

Mecanismos de coexistencia pastos-arbustos en sitios ecológicos del Chaco semiárido

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

Roxana Ramona del Valle Ledesma

Ingeniera Agrónoma- UNSE-2000

Magíster en Desarrollo de Zonas áridas y semiáridas-UNSE-2006

EEA INTA Santiago del Estero



FAUBA

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano



Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires

COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Carlos Roberto Kunst

Ingeniero agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

PhD (Texas A&M)

Co-directora

Sandra Josefina Bravo

Bióloga (Universidad Nacional de Tucumán)

Doctora en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Tucumán)

JURADO DE TESIS

JURADO

Eduardo Pucheta

Biólogo (Universidad Nacional de Córdoba)

Doctor en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Córdoba)

JURADO

Marcelo Cabido

Biólogo (Universidad Nacional de Córdoba)

Doctor en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Córdoba)

JURADO

Lisandro Blanco

Ing. de Recursos Naturales Renovables (Universidad Nacional de la Rioja)

Magíster Scientiae y Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Fecha de defensa de la tesis: 14 de diciembre de 2020

Agradecimientos

En primer lugar, agradezco a mis directores el Ing. Kunst y Sandra por todo el apoyo brindado para que pueda finalizar esta tesis, pero más aún, por los 20 años que llevamos trabajando juntos, en los que he crecido profesionalmente, formando parte de un equipo de trabajo.

Agradezco al INTA, por financiar mis estudios y por la posibilidad de trabajar en una institución que siempre nos plantea nuevos desafíos.

Gracias a nuestros ayudantes José Godoy y Víctor Navarrete por el apoyo técnico y a Florencia.

Quiero agradecer a mis compañeros de la EEA Santiago del Estero, en especial a los integrantes del Grupo de Producción Animal, por sus ánimos y por saber entender algunas ausencias.

Y finalmente, a mi familia con la convicción que sin su ayuda hubiera sido imposible realizar esta tesis.

Declaratoria

Declaro que el material incluido en esta tesis es a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifiquen explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado en forma parcial o total, como una tesis en esta u otra institución.

ÍNDICE GENERAL

	Contenido
Agradecimientos	III
Declaratoria	IV
Contenido	V
Resumen	XIII
Summary	XV
Capítulo 1 Introducción general	17
1.1 DINÁMICA DE LA VEGETACIÓN NATIVA EN ECOSISTEMAS SEMIÁRIDOS.....	17
1.2 MECANISMOS DE COEXISTENCIA PASTOS-ARBUSTOS	18
Mecanismos basados en la competencia	19
1.3 SITIOS ECOLÓGICOS DEL CHACO SEMIÁRIDO.....	23
1.4 OBJETIVO GENERAL	27
1.6 PLANTEO DE LA INVESTIGACIÓN	28
1.6.1 Área de estudio	28
1.6.2 Caracterización del suelo de los sitios ecológicos	30
1.7 ORGANIZACIÓN DE LA TESIS	33
Capítulo 2 Mecanismo de separación de nichos por exploración radical	35
2.1 INTRODUCCIÓN	35
2.1.1 Coexistencia pastos-arbustos	35
2.1.2 Sistemas radicales de pastos y arbustos	36
2.1.3 Los sitios ecológicos y la exploración radical	37
2.2 HIPÓTESIS, PREDICCIONES Y OBJETIVOS.....	39
2.2.1 Hipótesis.....	39
2.2.2 Predicción.....	39
2.2.3 Objetivos	40
2.3 MATERIALES Y MÉTODOS	40
2.3.1 Trabajo de campo.....	40
2.3.2 Identificación y clasificación de raíces	41
2.3.3 Densidad aparente del suelo	42
2.3.4 Análisis estadístico e interpretación.....	42
2.4 RESULTADOS.....	44
2.4.1 Densidad radical de pastos y arbustos en el perfil del suelo	44
2.4.2 Tamaño de las raíces	49
2.4.3 Espacios vacíos de raíces	52
2.4.4 Densidad de raíces y densidad aparente del suelo	52
2.5 DISCUSIÓN	53
2.5.1 Mecanismo de Walter	53
2.5.2 Tamaño de las raíces	57
2.5.3 Espacios vacíos de raíces	58
2.5.4 Densidad de raíces y densidad aparente del suelo	59
2.6 CONCLUSIONES	59
Capítulo 3 Competencia y facilitación entre pastos y arbustos	61

3.1	INTRODUCCIÓN	61
3.1.1	Competencia y facilitación.....	61
3.1.2	Modelo de Bertness y Callaway (1994).....	62
3.1.3	Niveles de estudio de las interacciones.....	63
3.1.4	Cuantificación de las interacciones.....	65
3.2	HIPÓTESIS, PREDICCIONES Y OBJETIVOS.....	66
3.3	MATERIALES Y MÉTODOS	67
3.3.1	Trabajo de campo.....	67
3.3.2	Determinación de la humedad del suelo (HS).....	68
3.3.3	Acumulación de biomasa aérea anual de pastos.....	69
3.3.4	Crecimiento de arbustos.....	71
3.3.5	Determinación del tipo de interacción y su intensidad	71
3.3.6	Análisis estadístico.....	72
3.4	RESULTADOS.....	74
3.4.1	Humedad del suelo para todos los años del estudio.....	74
3.4.2	Humedad del suelo para los años posteriores a los tratamientos.....	76
3.4.3	Biomasa de pastos y volumen de arbustos	76
3.4.4	Determinación de <i>RII</i>	78
3.4.5	<i>RII</i> y la humedad del suelo	79
3.5	DISCUSIÓN	81
3.5.1	Análisis de <i>RII</i> y Humedad del suelo.....	81
3.5.2	Análisis de <i>RII</i> entre sitios.....	82
3.6	CONCLUSIONES	84
Capítulo 4 Mecanismo regenerativo: emergencia de pastos y rebrote de arbustos post-disturbios en el Chaco semiárido.....		85
4.1	INTRODUCCIÓN	85
4.1.1	Mecanismo regenerativo	85
4.1.2	Estrategias de vida de las especies.....	86
4.1.3	Estrategias de las especies chaqueñas.....	88
4.1.4	Perturbaciones.....	89
4.2	HIPÓTESIS, PREDICCIONES Y OBJETIVOS.....	91
4.3	MATERIALES Y MÉTODOS	92
4.3.1	Fundamento de los tratamientos empleados.....	92
4.3.2	Experimento 1. Emergencia de las especies post-perturbaciones	93
4.3.3	Evaluaciones a campo	94
4.3.4	Análisis estadístico.....	95
4.3.5	Experimento 2. Habilidad para rebrotar de los arbustos	96
4.3.6	Evaluaciones a campo	97
4.4	RESULTADOS.....	101
4.4.1	Experimento 1.....	101
4.4.1.1	Caracterización previa de los combustibles por sitio	101
4.4.1.2	Emergencia de plántulas post-disturbio.....	104
4.4.2	Experimento 2.....	108
4.4.2.1	Habilidad para rebrotar de los arbustos	108
4.4.2.2	Comportamiento del fuego	110
4.4.2.3	Efectos del fuego	113
4.5	DISCUSIÓN	119
4.5.1	Emergencia de las plántulas	119
4.5.2	Habilidad para rebrotar	122

4.6	CONCLUSIONES	125
Capítulo 5	Discusión y conclusiones generales.....	127
4.7	EL APORTE DE LA TESIS.....	134
Capítulo 6	Referencias	136
Capítulo 7	Anexo	163

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1.1 GRAN CHACO AMERICANO (CON LEYENDAS AMPLIADAS). "PROYECTO MAPBIOMAS CHACO- COLECCIÓN 1.0 DE LOS MAPAS ANUALES DE COBERTURA Y USO DEL SUELO, A LOS QUE SE ACCEDIÓ EN 16-12-2019 A TRAVÉS DEL ENLACE: HTTP://CHACO.MAPBIOMAS.ORG/PROYECTO "	24
FIGURA 1.2 SITIOS ECOLÓGICOS CARACTERÍSTICOS DEL CHACO SEMIÁRIDO: ALTO DONDE DOMINA EL BOSQUE Y BAJO DONDE DOMINA EL PASTIZAL. IMAGEN CEDIDA POR LIC. DARIO CORIA (PUBLICACIÓN EN REDACCIÓN).....	26
FIGURA 1.3 CLIMODIAGRAMA DE LA LOCALIDAD DE SANTIAGO DEL ESTERO (SERIE 1989-2018). DATOS ESTACIÓN METEOROLÓGICA INTA SANTIAGO DEL ESTERO.	28
FIGURA 1.4 MAPA DE A) VEGETACIÓN Y SUELOS DEL ÁREA DE ESTUDIO, CON LOS SITIOS ECOLÓGICOS ALTO (BOSQUE) Y BAJO (PASTIZAL) IMAGEN LANDSAT OLI 2018 Y B) IMAGEN LANDSAT MSS 1976 DEL CAMPO EXPERIMENTAL FRANCISCO CANTOS. REFERENCIAS DE LOS SUELOS: LM1: CONSOCIACIÓN LA MARÍA; LM2: COMPLEJO SERIE LA MARÍA 50%, MODERADAMENTE ALCALINO 30% Y ALCALINO SUPERFICIAL 30%. LM3: COMPLEJO SERIE LA MARÍA, FASE MODERADAMENTE ALCALINA 80% Y SERIE EL SIMBOL 30%. LM4: COMPLEJO SERIE LA MARÍA, FASE MODERADAMENTE ALCALINA 80% Y SERIE EL SIMBOL 20%. FUENTE INTA-SIGSE.	29
FIGURA 1.5 ESQUEMA GENERAL DE LA TESIS.....	34
FIGURA 2.1 A) CALICATA UBICADA EN EL SITIO ECOLÓGICO BAJO Y B) ARBUSTO DESCALZADO DEL SITIO BAJO DEL CHACO SEMIÁRIDO, EN EL CAMPO EXPERIMENTAL FRANCISCO CANTOS, EEA SANTIAGO DEL ESTERO.	41
FIGURA 2.2 ESQUEMA METODOLÓGICO DEL CAPÍTULO 2	44
FIGURA 3.1 REPRESENTACIÓN ESQUEMÁTICA DE LOS NIVELES DE ESTUDIO DE LAS INTERACCIONES COMPETENCIA Y FACILITACIÓN Y ALGUNAS PREGUNTAS QUE ESTA TESIS BUSCA RESPONDER.....	64
FIGURA 3.2 ESQUEMA METODOLÓGICO DE LOS EXPERIMENTOS EN LOS SITIOS ECOLÓGICOS ALTO (BOSQUE) Y BAJO (PASTIZAL): PARCELAS CON TRATAMIENTO A (ELIMINACIÓN DE PASTOS), P (ELIMINACIÓN DE ARBUSTOS) Y P+A (CONTROL, SIN ELIMINACIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES).	68
FIGURA 3.3. MARCOS FIJOS INSTALADOS EN: A) PARCELA DEL SITIO BAJO EN LA QUE SE ELIMINARON LOS ARBUSTOS, Y B) PARCELA DEL SITIO BAJO CON ARBUSTOS (CONTROL).....	70
FIGURA 3.4 A) PARCELA DEL SITIO ALTO CON ARBUSTOS, B) PARCELA DEL BAJO CON ARBUSTOS Y C) PARCELA DEL BAJO, UNA ESTACIÓN DE CRECIMIENTO POSTERIOR A LA ELIMINACIÓN DE LOS ARBUSTOS. CAMPO EXPERIMENTAL FRANCISCO CANTOS, EEA SANTIAGO DEL ESTERO.....	71

FIGURA 3.5 PORCENTAJE DE HUMEDAD DEL SUELO PARA TRES AÑOS, EN DOS SITIOS ECOLÓGICOS ALTO Y BAJO DEL CHACO SEMIÁRIDO. PP=DATOS DE PRECIPITACIONES ACUMULADAS DURANTE EL PERÍODO DE LLUVIAS. LETRAS DIFERENTES INDICAN DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS. DATOS PROPORCIONADOS POR LA ESTACIÓN METEOROLÓGICA INTA SANTIAGO DEL ESTERO. CAMPO EXPERIMENTAL FRANCISCO CANTOS, EEA SANTIAGO DEL ESTERO.	74
FIGURA 3.6 PORCENTAJE DE HUMEDAD EN EL SUELO, EN TRES PROFUNDIDADES (0,35 M; 1 M Y 1,5 M) PARA TRES AÑOS CONSECUTIVOS EN LOS SITIOS ALTO (A) Y BAJO (B) DEL CHACO SEMIÁRIDO. CAMPO EXPERIMENTAL FRANCISCO CANTOS. LAS PRECIPITACIONES PARA LOS AÑOS 2013, 2014 Y 2015 SON 240 MM, 597 MM Y 577 MM. RESPECTIVAMENTE.	75
FIGURA 4.1 QUEMA PRESCRIPTA EN PARCELAS DEL SITIO ECOLÓGICO BAJO. CAMPO EXPERIMENTAL FRANCISCO CANTOS, SANTIAGO DEL ESTERO, ARGENTINA.	98
FIGURA 4.2 ESQUEMA METODOLÓGICO DE LOS EXPERIMENTOS DEL CAPÍTULO 4.	99
FIGURA 4.3 PRECIPITACIONES MENSUALES REGISTRADAS DURANTE EL PERÍODO DE MUESTREO. DATOS DE LA ESTACIÓN METEOROLÓGICA DEL CAMPO EXPERIMENTAL, FRANCISCO CAMPOS, INTA, SANTIAGO DEL ESTERO.	104
FIGURA 4.4 LOGARITMO DEL NÚMERO DE PLÁNTULAS M ⁻² DE GRAMÍNEAS (GRAM), LATIFOLIADAS (LAT) Y LEÑOSAS (LEÑ) EN DOS SITIOS ECOLÓGICOS DEL CHACO SEMIÁRIDO, ALTO (GRÁFICO SUPERIOR) Y BAJO (GRÁFICO INFERIOR), CON TRATAMIENTO FUEGO Y CONTROL.	107
FIGURA 4.5 A) Tt (SEG.), TIEMPO QUE TARDA EL FUEGO EN ATRAVESAR LA PARCELA Y B) Tf (SEG.), TIEMPO QUE TARDA EL FUEGO EN CONSUMIR LOS COMBUSTIBLES EN SITUACIONES DE CARGA ALTA A Y BAJA B, PARA TRES ESPECIES ARBUSTIVAS MOLLE, GARABATO Y TALA; EN DOS FECHAS DE QUEMA JULIO Y OCTUBRE Y EN DOS AÑOS, 2008 Y 2009, EN EL CAMPO EXPERIMENTAL FRANCISCO CANTOS, SANTIAGO DEL ESTERO, ARGENTINA.	113
FIGURA 4.6 RESPUESTAS POST-FUEGO (DifV y DifS) DE LAS ESPECIES. LETRAS IGUALES INDICAN QUE NO HAY DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS ENTRE MEDIAS, T-TEST, A = 0,05.	114
FIGURA 4.7 EFECTOS DEL A) TAMAÑO INICIAL (VOLUMEN ANTES DEL FUEGO, Vi, M ³) SOBRE DifV (M ³) Y B) DEL NÚMERO DE REBROTES PREVIO AL FUEGO (Si) SOBRE DifS, EN TRES ESPECIES ARBUSTIVAS DEL CHACO SEMIÁRIDO. MISMA LETRA: NO HAY DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS. MÁS DETALLES SOBRE LAS RELACIONES SE ENCUENTRAN EN EL TEXTO.	118
FIGURA 4.8 EFECTOS Y TENDENCIAS DE LA CARGA DE COMBUSTIBLE (W, MENOS DE 2 CM DE DIÁMETRO) SOBRE LA REDUCCIÓN DEL VOLUMEN DEL CANOPEO (DifV, M ³) DE TRES ESPECIES NATIVAS DEL CHACO SECO, ARGENTINA, OBSERVADA UNA ESTACIÓN DE CRECIMIENTO DESPUÉS DEL FUEGO. REFERENCIAS: SG CON LOS CÍRCULOS LLENOS, S. GILLIESI; SB CON LOS CÍRCULOS VACÍOS, S. BUMELIOIDES; CE CON LAS CRUCES, C. EHRENBURGIANA.	119

FIGURA 7.1 VALORES DE *RII* PARA LAS ESPECIES DE LOS SITIOS ALTO Y BAJO. ESPECIES DEL ALTO: CE, *CELTIS EHRENBORGIANA* (TALA); MM, *MEGATHYRSUS MAXIMUS* (GATTON PANIC); CA, *CAPPARIS ATAMISQUEA* (ATAMISQUI); SE, *SENEGALIA GILLIESI* STEUD. (GARABATO). ESPECIES DEL BAJO: PP: *PAPPOPHORUM PAPPIIPHERUM* (PASTO ALTO); TP, *TRICHLORIS PLURIFLORA* (PASTO CRESPO); SB, *SCHINUS BUMELIOIDES JOHNST* (MOLLE); VA, *VACHELLIA AROMA* (TUSCA). LETRAS DIFERENTES INDICAN DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS..... 165

ÍNDICE DE CUADROS

CUADRO 1.1 ATRIBUTOS DEL SUELO (TAXONOMÍA Y TEXTURA), DE LA VEGETACIÓN (FISONOMÍAS VEGETALES, ESPECIES, PRODUCTIVIDAD FORRAJERA, DENSIDAD ARBÓREA Y ÁREA BASAL) Y DE MANEJO (RECEPTIVIDAD GANADERA, HISTORIA DE USO) EN LOS SITIOS ECOLÓGICOS ALTO Y BAJO, A UNA ESCALA CARTOGRÁFICA 1:50.000 EN EL CHACO SECO (ADAPTADO DE KUNST ET AL. 2006 Y 2015).	32
CUADRO 2.1 ANÁLISIS DE LA VARIANZA DE LA DENSIDAD DE RAÍCES (NÚMERO M ⁻²) PARA LOS FACTORES E INTERACCIONES MÁS IMPORTANTES, SUS SIGNIFICANCIAS Y EL % DE LA VARIABILIDAD EXPLICADA POR CADA FACTOR, SIGUIENDO: A) UN MODELO GENERAL CON SITIO, GRUPO FUNCIONAL (GF), PROFUNDIDAD (PROF) COMO FACTORES Y B) UN MODELO POR SITIO, CON LOS FACTORES GF, PROF Y TAMAÑO (TAM) Y SUS CORRESPONDIENTES INTERACCIONES. CAMPO EXPERIMENTAL 'FRANCISCO CANTOS', INTA EEA SANTIAGO DEL ESTERO.	47
CUADRO 2.2 VALORES PROMEDIO DE DENSIDAD (NÚMERO M ⁻²) Y DESVIACIÓN ESTÁNDAR (D.E.) DE RAÍCES DE PASTOS Y ARBUSTOS, EN CUATRO CATEGORÍAS DE TAMAÑO: RAICILLAS (DIÁMETRO < 0,1 CM), PEQUEÑAS (DIÁMETRO = 0,11 - 0,5 CM); MEDIANAS (DIÁMETRO = 0,51 A 1,5 CM) Y GRANDES (DIÁMETRO > 1,51 CM), EN DOS SITIOS ECOLÓGICOS DEL CHACO SEMIÁRIDO, ARGENTINA: ALTO, (BOSQUE) Y BAJO, (PASTIZAL). DENTRO DE CADA SITIO Y DE CADA GRUPO FUNCIONAL, MEDIAS CON UNA LETRA COMÚN NO SON SIGNIFICATIVAMENTE DIFERENTES (P>0,05).	50
CUADRO 3.1 VALORES DE P Y MEDIAS DE LA HUMEDAD DEL SUELO % HS, PARA LOS SITIOS ALTO Y BAJO, EN LOS TRATAMIENTOS P (SOLO PASTOS), CONTROL (PASTOS MÁS ARBUSTOS) Y A (SOLO ARBUSTOS), A TRES PROFUNDIDADES (0-0,35 M, 0,35-1 M, 1-1,5 M), PARA LOS AÑOS 2014 Y 2015. *LETRAS DIFERENTES INDICAN DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS ENTRE NIVELES DE UN MISMO FACTOR A UN P=0,05.	77
CUADRO 3.2 ANOVA PARA EL ÍNDICE RELATIVO DE INTERACCIÓN <i>RII</i> , A) PARA LOS PASTOS; B) PARA LOS ARBUSTOS Y C) PARA AMBOS GRUPOS FUNCIONALES. PROMEDIOS DE <i>RII</i> PARA LOS SITIOS.	79
CUADRO 4.1 CANTIDAD DE COMBUSTIBLE FINO HERBÁCEO Y LEÑOSO (KG HA ⁻¹), DENSIDAD DE ARBUSTOS POR M ² , CANTIDAD DE ESPECIES ARBUSTIVAS, VOLUMEN, ALTURA Y NÚMERO DE REBROTES PROMEDIO DE LOS ARBUSTOS POR SITIO ECOLÓGICO. T: PRUEBAS DE T DE STUDENT, PARA LAS VARIABLES CUYOS DATOS SE DISTRIBUYEN NORMALMENTE. W: PRUEBA DE WILCOXON, PARA LOS DATOS SIN DISTRIBUCIÓN NORMAL.	102
CUADRO 4.2 CONDICIONES METEOROLÓGICAS Y COMPORTAMIENTO DEL FUEGO DE QUEMAS PRESCRIPTAS, EN LOS SITIOS ALTO Y BAJO DEL CHACO SEMIÁRIDO.	103

CUADRO 4.3 A). VALORES DE P DE LOS FACTORES E INTERACCIONES PARA LAS GRAMÍNEAS, LEÑOSAS Y LATIFOLIADAS. B).

MEDIAS DEL NÚMERO DE PLÁNTULAS.M⁻² DE GRAMÍNEAS, LATIFOLIADAS Y LEÑOSAS POR SITIO Y PARA LOS
 TRATAMIENTOS FUEGO Y CONTROL Y VALORES DE P PARA LOS FACTORES E INTERACCIONES PARA CADA GRUPO EN CADA
 SITIO. 106

CUADRO 4.4 CONDICIONES METEOROLÓGICAS DURANTE LAS QUEMAS REALIZADAS EN JULIO Y OCTUBRE DE 2008 Y 2009 EN

EL CAMPO EXPERIMENTAL FRANCISCO CANTOS, INTA SANTIAGO DEL ESTERO. TEMPERATURA DEL AIRE, HUMEDAD
 RELATIVA DEL AIRE Y VELOCIDAD DEL VIENTO REGISTRADA A LA ALTURA DEL ESTRATO ARBUSTIVO..... 109

CUADRO 4.5 VALORES DE F Y P DE LAS VARIABLES LONGITUD DE LLAMA, I : INTENSIDAD DE FUEGO, TT : TIEMPO QUE TARDA EL

FUEGO EN ATRAVESAR LA PARCELA Y TF : TIEMPO QUE TARDA EL FUEGO EN CONSUMIR LOS COMBUSTIBLES..... 111

CUADRO 4.6 PARÁMETROS DEL COMPORTAMIENTO DEL FUEGO DURANTE LAS QUEMAS DE ACUERDO AL AÑO, LA FECHA DE

QUEMA Y LA CARGA DE COMBUSTIBLE. CAMPO EXPERIMENTAL FRANCISCO CANTOS' ESTACIÓN EXPERIMENTAL INTA
 SANTIAGO DEL ESTERO. DESVIACIÓN ESTÁNDAR ENTRE PARÉNTESIS. 112

CUADRO 4.7 EFECTO DEL FUEGO SOBRE LA ESTRUCTURA DE LAS PLANTAS, EVALUADO MEDIANTE LAS DIFERENCIAS ANTES Y

DESPUÉS DEL FUEGO EN EL NÚMERO DE REBROTES ($DIFS$) Y EL VOLUMEN DEL ARBUSTO ($DIFV$) DE *SENEGALIA GILLIESII*,
CELTIS EHRENBURGIANA Y *SCHINUS BUMELIODES*. LOS DATOS FUERON TRANSFORMADOS A RANGOS. CAMPO
 EXPERIMENTAL 'FRANCISCO CANTOS' SANTIAGO DEL ESTERO, ARGENTINA 117

CUADRO 7.1 PARÁMETROS DE PROBABILIDAD DE PRESENCIA DE ESPACIOS VACÍOS DE RAÍCES EN EL SUELO, SEGÚN EL MODELO

LOGÍSTICO. 163

CUADRO 7.2 VALORES DE MEDIAS Y SUS DESVIACIONES ESTÁNDAR DE: ALTURA (M), VOLUMEN (M³) Y NÚMERO DE REBROTES

(NÚM.) ANTES Y DESPUÉS DEL DISTURBIO FUEGO..... 163

Resumen

El incremento de la biomasa aérea, cobertura y densidad de las especies leñosas, especialmente arbustivas, en detrimento de las gramíneas y eventualmente otros grupos funcionales, es un proceso muy común en ambientes subhúmedos a áridos. La coexistencia pastos-arbustos puede ser explicada mediante distintos mecanismos ecológicos, agrupados bajo dos grandes enfoques: competencia y demografía. Los mecanismos competitivos involucran entre otros, separación de nichos por exploración radical, competencia balanceada, relaciones de competencia y facilitación, mecanismos regenerativos, efecto almacenaje. El enfoque demográfico sugiere que los disturbios gobiernan la coexistencia pastos-arbustos a través del control sobre la demografía. El objetivo de este trabajo fue comprender los mecanismos ecológicos que regulan la coexistencia pastos-arbustos en el Chaco semiárido, mediante un estudio que contempla ambos enfoques. Los experimentos se realizaron en dos sitios ecológicos en la provincia de Santiago del Estero: *alto*, con un bosque de dos quebrachos y *bajo*, dominado por sabanas de *Elionurus muticus*. Para estudiar el mecanismo de separación de nichos por exploración radical vertical (Hipótesis de Walter) se desarrolló un estudio descriptivo de la distribución de raíces en el perfil del suelo. Además, se realizó un ensayo de remoción de especies para analizar el tipo de interacción que ocurre entre los grupos funcionales, con los tratamientos: a) remoción de arbustos, b) remoción de pastos y c) sin remoción (control) usando un Índice de Interacción. El efecto almacenaje fue analizado mediante el estudio de la emergencia y la habilidad para rebrotar de los arbustos en respuesta a la secuencia sinérgica de dos perturbaciones: mecánica y fuego. Los principales resultados fueron: a) el patrón de distribución radical encontrado responde parcialmente a la Hipótesis de Walter, ya que existe en ambos sitios ecológicos superposición de los sistemas radicales de pastos y arbustos en el perfil del suelo; b) en el bajo prevalecerían

las relaciones de competencia, mientras que en el alto las relaciones neutrales y de facilitación; c) la emergencia de las plántulas varió en función del sitio, de la intensidad del fuego y del grupo funcional y d) la habilidad rebrotadora de los arbustos estuvo condicionada por la intensidad de las perturbaciones y por la especie. Esta tesis contribuye a comprender qué mecanismos ecológicos prevalecerían entre pastos y arbustos en los sitios de bosque y sabana del Chaco semiárido, y cómo las perturbaciones (tratamiento mecánico y fuego) influyen en los procesos regenerativos. Este conocimiento permitirá explicar a futuro los cambios en la estructura de las comunidades y en las funciones ecosistémicas, con el fin de generar recomendaciones de manejo más conservativas y sustentables.

Palabras claves: interacciones pastos arbustos, competencia, perturbaciones, Chaco seco.

Summary

The increase of the aerial biomass, canopy cover and density of woody plants, mainly shrubs, with the reduction of grasses and other functional groups is a quite common process in subhumid to arid areas. Grasses-shrubs coexistence can be explained by different ecological mechanisms, classified into two approaches: plant competition and demography. Competitive mechanisms involve niche separation by root exploration, balanced competition, competition and facilitation interactions, and storage effect. The Demographic approach suggests that the disturbances guide the grasses-shrubs coexistence by means of demographic control. The objective of this work is to understand the ecological mechanisms that regulate the grasses-shrubs coexistence in Dry Chaco, by a study including both approaches. The experiments were made in two ecological sites in the province of Santiago del Estero: *Highland*, with a two quebrachos forest and *Lowland*, dominated by a savanna of *Elionurus muticus*. The following trials were developed: 1) root distribution in the soil profile, by a descriptive study to analyze the vertical niche separation of the functional groups. 2) A removal experiment of functional groups was used to analyze the intensity of the interactions between grasses and shrubs with the following treatments: a) shrub removal, b) grass removal and c) without removal (control) by using an interaction index. 3) The storage effect was analyzed by studying the emergence of the grasses and the shrubs ability to sprout in response to the disturbances synergic sequence: mechanical (roller chopping) and fire. Main results were: a) the root distribution responds partially to the Walter hypothesis, the roots of shrubs and grasses share the same space in the soil, in both ecological sites; b) the competitive interactions would dominate in the *Lowland*, while facilitation and neutral relations were more frequent in the *Highland*; c) seedling emergence varied according to the site, the fire

intensity and the functional group and d) the resprouting ability was conditioned by the intensity of the perturbation and species. This thesis contributes to understanding the ecological mechanisms that would prevail between grasses and shrubs in the forest and savanna sites of the semiarid Chaco, and how mechanical and fire disturbances influence on the regenerative processes. This knowledge will explain the changes in the community structure and ecosystem functions, in order to generate more conservative and sustainable management recommendations.

Keywords: grasses-shrubs interactions, competition, disturbances, dry Chaco.

Capítulo 1 Introducción general

1.1 Dinámica de la vegetación nativa en ecosistemas semiáridos

El aumento de la densidad, cobertura y biomasa de leñosas arbustivas, con el consecuente desplazamiento de los pastos representa uno de los cambios más notables en la cobertura de la vegetación natural en los últimos 150 años en zonas subhúmedas a áridas del mundo (O'Connor et al. 2014; Maestre et al. 2016; Archer et al. 2017). Este desbalance pastos-arbustos produce modificaciones en el paisaje, en la estructura de las comunidades vegetales (Van Auken 2000), en la productividad de los pastos y herbáceas (Eldridge et al. 2011), en las funciones de los ecosistemas (Cipriotti et al. 2010; Grau et al. 2014) y a largo plazo, en la riqueza de las especies (Alofs y Fowler 2013).

Históricamente, el manejo de las leñosas arbustivas en áreas abiertas se ha focalizado principalmente en maximizar la producción de forraje y la asociación arbustización-degradación es generalmente comprendida desde un enfoque ganadero (Van Auken 2000; Eldridge et al. 2011). En USA y Australia se destinaron muchos esfuerzos en programas para erradicar a los arbustos, con éxito variable (Rango et al. 2005; Ansley y Castellano 2006). Sin embargo, esta dominancia de las especies arbustivas también conocido como arbustización (Adámoli et al. 1990), tiene efectos mixtos sobre las funciones del ecosistema, por ejemplo, sobre la producción primaria, el ciclado de nutrientes y la acumulación de materia orgánica del suelo (Knapp et al. 2008; Archer et al. 2011; Barger et al. 2011). Por esto, no sería correcto referirse a la arbustización como un proceso que conduce a la degradación de los ecosistemas naturales (Eldridge et al. 2011; Archer et al. 2017). Estas discrepancias se asocian al nivel de cobertura arbustiva, por ejemplo, algunos estudios indican que un 30% de cobertura es óptima para mantener la riqueza de especies vegetales (Soliveres et al. 2014) así como, otras especies

animales (Sirami et al. 2009) y favorecer a múltiples funciones ecosistémicas (Eldridge y Soliveres 2015; Maestre et al. 2016).

Entre las causas que intervienen en la arbustización se pueden citar:

-Clima. A una escala global, la alternancia de ciclos húmedos y secos, modifican los patrones de vegetación, a través de efectos sobre la fenología y fisiología vegetal (Snyder y Tartowski 2006). Las sequías favorecen la dominancia de arbustos xerófitos en detrimento de pastos mesófitos (Archer et al. 2011).

-Pastoreo. El sobrepastoreo puede favorecer el incremento de las especies arbustivas mediante la reducción de la biomasa de herbáceas y la dispersión de semillas de leñosas (Archer 1996; Ward 2005; de Knecht et al. 2008; Archer et al. 2011). Altos niveles de herbivoría durante tiempos prolongados afectan la habilidad de los pastos para rebrotar, esto reduce la cantidad de combustible fino, modificando el régimen de fuego y favoreciendo el desarrollo de las especies arbustivas (Van Auken 2000).

-Cambios en el régimen del fuego. El régimen del fuego ha influenciado la dinámica de la vegetación en muchos ecosistemas terrestres (Scholes y Walker 1993; Archer et al. 2011; O'Connor et al. 2014), sin embargo, algunos autores consideran que esta evidencia es circunstancial y controversial (Joubert et al. 2012).

Todos estos factores co-ocurren e interactúan para promover o limitar la proliferación de las especies arbustivas, con sus características diferenciales en cada lugar, por lo que el manejo no debería ser estandarizado para todos los casos (Eldridge y Soliveres 2015).

1.2 Mecanismos de coexistencia pastos-arbustos

Existen diferentes modelos que tratan de explicar la coexistencia pastos-arbustos, en las comunidades vegetales de las regiones áridas y semiáridas (Sarmiento 1984; Scholes y Archer

1997; House et al. 2003). Estos modelos se agrupan en dos categorías: a) modelos basados en la competencia, los que ponen énfasis en el rol de las interacciones negativas y b) modelos basados en la demografía, aquéllos que relacionan las perturbaciones con la germinación y el establecimiento de los arbustos (Scholes y Archer 1997; Sankaran et al. 2004; Riginos 2009; O' Connor et al. 2014). Los recursos, como el agua y los nutrientes, la variabilidad climática y las perturbaciones, como el fuego y la herbivoría, son factores que juegan papeles diferentes en cada modelo de estudio y determinan la coexistencia de las especies (Sankaran et al. 2004).

Mecanismos basados en la competencia

Estos mecanismos involucran diferencias en la adquisición de los recursos y plantean la importancia de la competencia, como uno de los principales factores determinantes de la composición vegetal (Couso 2011). Algunos de ellos son:

- Modelo de separación de nichos por exploración radical (Walter 1971; van Langevelde et al. 2003).
- Modelo de separación de nichos por fenología (Sala et al. 1997; Scholes & Archer 1997; House et al. 2003; Silvertown, 2004).
- Modelo de competencia balanceada (Scholes & Archer 1997; House et al. 2003) y el modelo de competencia-colonización conducido por procesos hidrológicos (Sankaran et al. 2004).
- Modelo de competencia-facilitación (Callaway y Walker 1997).
- Mecanismos de regeneración.

En esta tesis se profundizará sobre tres de estos modelos:

- El mecanismo de separación de nichos por exploración radical de pastos y arbustos propuesto por Walter (1971). Se asume que el agua es el factor limitante en regiones

áridas y semiáridas, y este es el principal supuesto de este modelo. El modelo de Walter admite que los pastos son competidores superiores por el agua frente a los arbustos en las capas superficiales del suelo, mientras que los arbustos lo son en las capas inferiores (Knoop y Walker 1985). Ward et al. (2013) señalan que este modelo es apropiado para explicar la co-dominancia de pastos y arbustos en ecosistemas áridos y semiáridos con menos de 650 mm.

Aunque este modelo esté ampliamente aceptado (Sala et al. 1989; Ward et al. 2013) algunos datos de campo y modelos teóricos brindan evidencia contrastante (Ward 2005, Baudena et al. 2010; Cipriotti et al. 2014). Por ejemplo, autores como Montaña et al. (1995) y Gibbens y Lenz (2001) han descripto que las raíces de pastos y arbustos exploran en forma conjunta los primeros centímetros del perfil, convirtiéndose en potenciales competidores por el agua.

El sistema radical de los arbustos se caracteriza por lo general, por una plasticidad que les permite desarrollarse tanto en dirección vertical como horizontal, amplificando el área de exploración (Gibbens y Lenz 2001; Ferrante et al. 2014). Sin embargo, esta característica difiere dentro de un mismo grupo funcional, indicando la importancia de la especie a diferentes niveles (intra e interespecífica, dentro y entre grupos funcionales) (Cipriotti y Aguiar 2010).

- **Modelo de Competencia-Facilitación.** En una comunidad vegetal existen interacciones negativas y positivas. Las interacciones negativas ocurren cuando una planta perjudica el desempeño de plantas vecinas (Keddy 2002). Esta competencia se establece por los recursos agua, espacio, luz, y nutrientes (Scholes y Archer 1997). Las interacciones positivas o de facilitación ocurren cuando una especie modifica directa o indirectamente el ambiente biótico o abiótico, y de esta forma mejora el desempeño de las especies y/o plantas vecinas (Cock 2018). La dinámica de la competencia y la facilitación y el balance entre ellas está relacionada con las características de las especies, particularmente su ciclo de vida (Scholes y Archer 1997; Callaway y Walker 1997; Dohn et al. 2013) y las condiciones ambientales

(Maestre et al. 2005; Maestre & Cortina 2004). Conocer el balance entre la competencia y la facilitación explicaría la coexistencia pastos-arbustos (Callaway y Walker 1997).

La asociación entre las interacciones vegetales y el grado de estrés abiótico fue estudiada a partir de varios modelos teóricos. Estos predicen que la importancia de la facilitación y la competencia varían a lo largo de gradientes ambientales. Así surge la hipótesis del gradiente de estrés SGH, por sus siglas en inglés (“Stress-gradient-hypothesis”) (Maestre et al. 2009). Según esta hipótesis, la facilitación sería dominante bajo condiciones de alto estrés abiótico y la competencia en un ambiente más benigno (Bertness y Callaway 1994; Callaway y Walker 1997; Dohn et al. 2013). Sin embargo, existe un número creciente de estudios que no sustentan la hipótesis del gradiente de estrés (Tielbörger y Kadmon 2000; Maestre y Cortina 2004; Maestre et al. 2005). Al-Namazi et al. (2016) sostienen que la competencia y la facilitación pueden ocurrir simultáneamente en ambientes estresantes. Los estadios de vida de las especies pueden afectar el balance general de las interacciones (Callaway y Walker 1997; Baudena et al. 2010). Los pastos pueden competir con las plántulas de leñosas condicionando su establecimiento (Weltzin y McPherson 1997; Bond 2008) y también pueden reducir su crecimiento y la probabilidad de transición demográfica de un estadio a otro (Riginos 2009).

- Mecanismos de regeneración. El potencial reproductivo y de regeneración de las especies está latente hasta que las condiciones ambientales sean favorables para pulsos de establecimientos de nuevos individuos a partir de semillas y/o rebrotes vegetativos (Higgins et al. 2000, Bellingham, 2000, Silvertown, 2004). Este mecanismo es denominado por Chesson y Warner (1981), “efecto almacenaje” y es capaz de promover la coexistencia en un ambiente variable (Facelli et al. 2005). Este mecanismo puede ser estudiado a partir del conocimiento de las respuestas de las poblaciones al ambiente, que varía entre las especies y por lo tanto separan sus nichos temporalmente (Angert et al. 2009). El efecto almacenaje está relacionado con las perturbaciones como el pastoreo, el fuego y eventos de sequía, que influyen los procesos de

regeneración como la emergencia, el establecimiento de plántulas de leñosas y la producción de rebrotes a partir de un banco de yemas (Jeltsch et al. 1996; Higgins et al. 2000; Sankaran et al. 2004; Clarke et al. 2012). Existen otras perturbaciones que actúan a escala variable como la predación de semillas y la herbivoría por organismos menores (hormigas, micro-mamíferos, etc.) (Berlow et al. 2002). Las perturbaciones modifican el ambiente físico, la disponibilidad de los recursos y por lo tanto, las respuestas de las especies (Facelli et al. 2005), impactando sobre la coexistencia de los grupos funcionales.

En bosques y pastizales del Chaco seco ocurre la coexistencia de pastos y arbustos, así como de otros grupos funcionales (que no son tratados en esta tesis). Esta co-ocurrencia se presenta con diferentes grados de dominancia de un grupo sobre otro y se da por una competencia por recursos, principalmente el agua del suelo (Ledesma, 2006). El mecanismo de separación de nichos de Walter, permite diferenciar espacios de exploración radical de los pastos y arbustos. En los bosques chaqueños donde dominan las leñosas y la abundancia de pastos es reducida, la coexistencia de ambos grupos podría estar ligada a una diferenciación en la exploración radical por la búsqueda de recursos. En estos sitios las perturbaciones de pastoreo y fuego son menos frecuentes, debido a la reducida biomasa forrajera de gramíneas y a la baja carga de combustibles finos necesarias para iniciar una quema.

Bajo el enfoque de los mecanismos competitivos, la coexistencia pastos-arbustos también puede ocurrir mediante un balance de relaciones de competencia y facilitación (Callaway y Walker 1997). La disponibilidad de los recursos es diferente en el bosque y en el pastizal, por lo que puede variar el grado de estrés en cada uno de ellos, y de esta manera la predominancia de la competencia y/o facilitación. Las especies también adquieren rasgos que les permiten su ocurrencia/dominio en sitios de bosques y sabanas. Por ejemplo, en las sabanas chaqueñas donde el fuego y el pastoreo ocurren frecuentemente las especies han adquirido rasgos como el espesor de corteza para protegerse contra el fuego (Bravo et al. 2018). En los

bosques las estrategias de las especies están más relacionadas con la competencia por luz, el agua y nutrientes del suelo, como por ejemplo a través de la gran altura de las plantas leñosas (Maracahipes et al. 2018).

El potencial de regeneración propuesto como otro mecanismo competitivo, también puede ser diferente en las especies de los bosques y sabanas; conocer estas características permitirá entender la coexistencia de pastos y arbustos en ambos sitios y predecir las respuestas a las principales perturbaciones. Por ejemplo, el fuego puede ingresar a los bosques chaqueños desde las zonas de ecotonos cambiando las condiciones y generando cambios en la emergencia de plántulas y en la capacidad de rebrote de las leñosas. Es probable que varios mecanismos de coexistencia estén involucrados en una misma comunidad vegetal (Barot 2004, Cipriotti et al 2014).

1.3 Sitios ecológicos del Chaco semiárido

El “Gran Chaco” es una vasta planicie que constituye una unidad biogeográfica (Morello 1968) (Figura 1.1). Posee clima semiárido-subhúmedo con alta variabilidad de temperaturas y de pluviometría anual, manifestándose esta última por una alternancia de inundaciones y sequías (Bucher 1982, Boletta 1988).

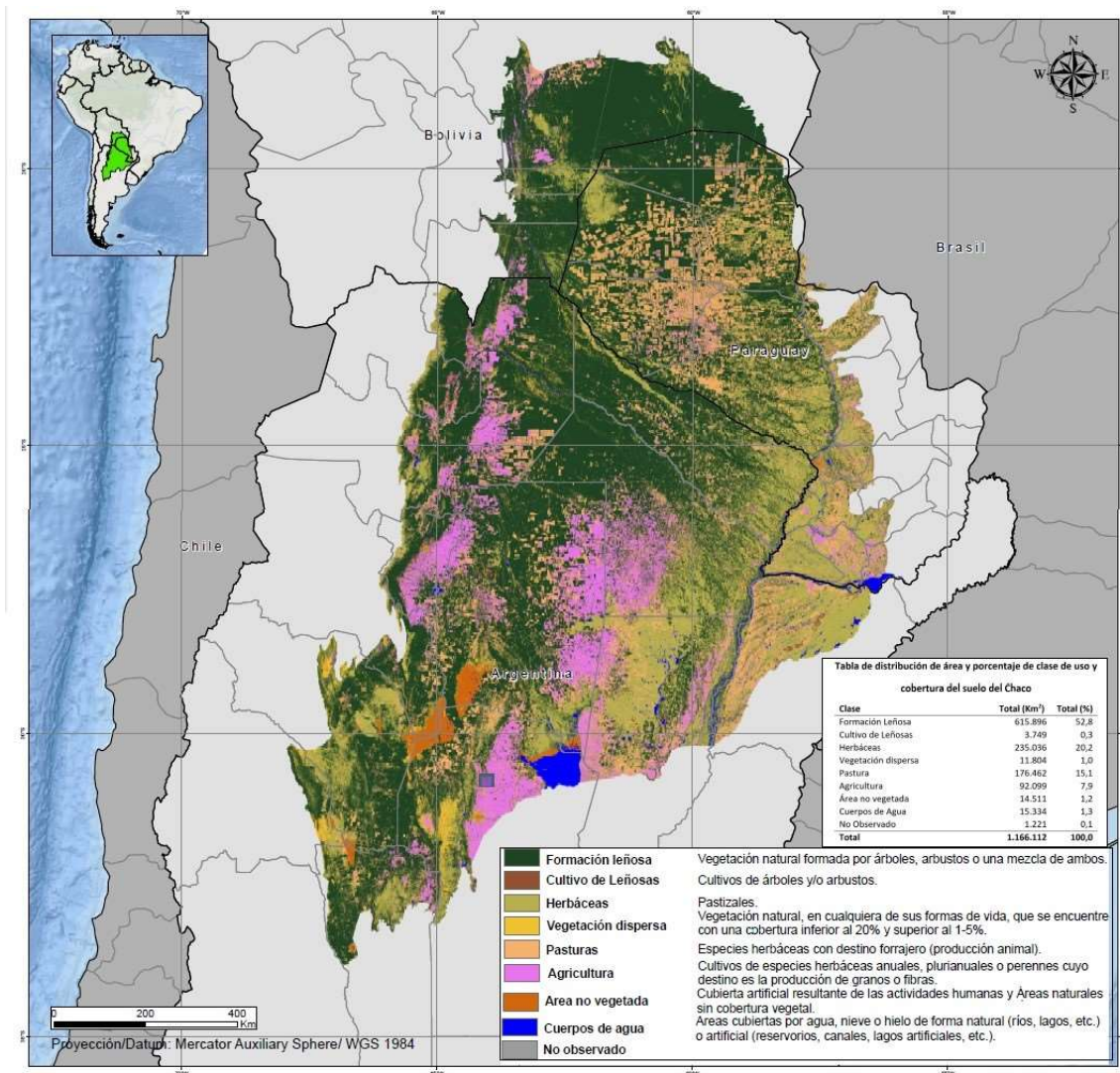


Figura 1.1 Gran Chaco americano (con leyendas ampliadas)."Proyecto MapBiomias Chaco- Colección 1.0 de los mapas anuales de cobertura y uso del suelo, a los que se accedió en 16-12-2019 a través del enlace: <http://chaco.mapbiomas.org/proyecto>".

Varios factores participaron en el modelado natural del paisaje del Chaco y en su rediseño (Morello et al. 2007): el fuego (Kunst et al. 2015), las inundaciones, el desmonte, las labranzas, el sobrepastoreo, la herbivoría por hormigas y roedores (Morello y Adámoli 1974; Bucher 1982) y muy particularmente, la mudanza de los cauces (Adámoli et al. 1972). La cobertura

vegetal del Chaco es resultante de una serie de procesos geomorfológicos que han definido paleomodelos que determinan la distribución espacial de las fisonomías (Popolizio 1978). La reducción de los pueblos originarios, el sobrepastoreo del ganado doméstico y la explotación forestal incontrolada modificaron el régimen del fuego y la estructura de la vegetación nativa (Bucher 1982, Adámoli et al. 1990).

A escala de paisaje, la vegetación de la región Chaqueña es un mosaico de fisonomías vegetales de bosques, sabanas y pastizales (Morello y Adámoli 1974; Bucher 1982; Bordón 1983). Estos tipos de vegetación corresponden a diferentes tipos de suelos y características de drenaje relacionados a procesos geomorfológicos (Popolizio 1978), asociados al escurrimiento de los ríos y del agua de lluvia (Bucher 1982). En el Chaco semiárido, a una escala de 1:20.000, los suelos y la vegetación se distribuyen a lo largo de una catena, desde los altos hasta los bajos. Usando el concepto de sitio ecológico (Kunst et al. 2006), el bosque ocupa el sitio alto mientras que los arbustales y sabanas están localizados en los sitios intermedios o ecotonos y en los bajos, respectivamente. *Schipnopsis lorentzi* (Griseb.) Engl. o ‘quebracho colorado’ y *Aspidosperma quebracho-blanco* Schltdl. o ‘quebracho blanco’ especies arbóreas entre 15 y 25 m de altura dominan el alto (Kunst et al. 2015) (Figura. 1.2). *Prosopis nigra*, *Ziziphus mistol* Griseb (mistol), *Cercidium praecox* (brea) entre otras, son especies comunes del estrato medio. *Senegalia gilliesi* (garabato), *Condalia microphyla* (piquillín) y otras caracterizan al estrato arbustivo (Kunst et al. 2015). Otras especies de los estratos arbóreos, arbustivos y herbáceo-graminoso se encuentran detalladas en el Cuadro 1.1.

Las sabanas ‘abras’ o ‘aibales’, se encuentran en las posiciones topográficas más bajas del paisaje asociadas a las líneas de escurrimiento hídrico (Popolizio 1978) (Figura 1.2). Éstas son comunidades mayormente herbáceo-arbustivas, donde dominan las gramíneas con escasa presencia de individuos arbóreos de quebracho blanco (Casillo et al. 2012) y nula presencia de quebracho colorado y mistol. En sabanas en condición buena, suelen presentarse gramíneas

nativas de los géneros *Trichloris*, *Pappophorum*, *Bothriochloa*, *Schyzachirium*, entre otros. Las latifoliadas corresponden a los géneros *Aloysia*, *Lantana*, *Zexmenia*, *Indigofera*, *Rynchosia*, *Baccharis* y *Bidens*. En la actualidad, la mayoría de las sabanas están degradadas por sobrepastoreo, y *Elionurus muticus* o ‘aibe’, una paja de escaso valor forrajero, con características inflamables, es la especie dominante (Kunst et al. 2003). Los pastizales se encuentran arbustificados en distintos grados, con especies arbustivas de los géneros *Vachellia*, *Schinus*, *Geoffrea*, *Condalia*, *Atamisquea*, *Celtis* y *Prosopis*. Los sitios bajos fueron los que mayor acción antrópica han recibido, transformándose así grandes superficies en pasturas megatérmicas y cultivos agrícolas (Grau et al. 2014).

El bosque en el alto y pastizal en el bajo, se constituyen como dos unidades fisonómicas vegetales contrastantes desde los puntos de vista ecológico y productivo (Morello et al. 2007). Funciones como la dinámica del agua en el suelo, los ciclos del nitrógeno y carbono y su captación por las distintas especies, la distribución de la radiación, entre otros, difieren entre estos sitios (Anriquez et al. 2005, Kunst et al. 2003; 2012).

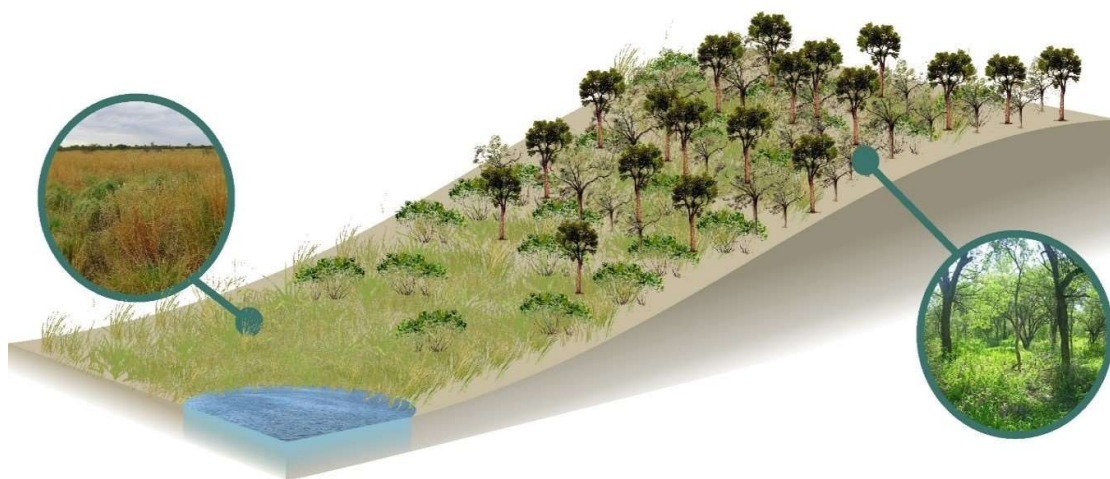


Figura 1.2 Sitios ecológicos característicos del Chaco semiárido: alto donde domina el bosque y bajo donde domina el pastizal. Imagen cedida por Lic. Darío Coria (publicación en redacción).

En síntesis, la abundancia de la vegetación leñosa y herbácea estaría determinada por interacciones que se ubican en una jerarquía de causas y restricciones que ocurren a diferentes escalas espaciales y temporales. El clima actúa como un factor controlante a gran escala; la geomorfología, la topografía y los suelos lo hacen a escalas menores, y finalmente, las perturbaciones, como la herbivoría y el fuego, a escalas más pequeñas. Los grupos funcionales pastos y arbustos co-ocurren en un mismo sitio mediante diferentes estrategias o mecanismos, los cuales requieren ser conocidos para entender mejor las dinámicas de la vegetación.

1.4 Objetivo general

Determinar la importancia relativa que tienen diferentes mecanismos ecológicos que explican la coexistencia pastos-arbustos: a) separación de nichos por exploración radical vertical, b) competencia y facilitación y c) mecanismos de regeneración, en sitios ecológicos con topografía contrastante del Chaco occidental.

1.5 Objetivos específicos

- Estudiar el patrón de distribución vertical de las raíces de pastos y arbustos y poner a prueba el modelo de separación de nichos por exploración radical, mediante el estudio de la densidad de raíces a distintas profundidades del perfil del suelo, en los sitios alto y bajo.
- Definir el tipo de interacción (competencia y facilitación) que prevalece entre pastos y arbustos en los sitios alto y bajo.
- Analizar respuestas regenerativas mediante el estudio del impacto de las perturbaciones sobre el establecimiento de plántulas y la capacidad de rebrote de arbustos.

1.6 Planteo de la investigación

1.6.1 Área de estudio

El estudio se realizó en el Campo Experimental “Francisco Cantos” perteneciente a la EEA-INTA Santiago del Estero (28° 03' LS; 64° 15' LW; 169 m.s.n.m.), en la subregión Chaco occidental. El clima es semiárido, la temperatura media anual es de 21°C. Se destaca la amplitud térmica de alrededor de 30°C entre el promedio de las temperaturas mínimas (6,4°C) y máximas (36,1°C) y la alta evapotranspiración potencial de 1000 mm anuales, lo que provoca déficit hídrico todo el año (Torres Bruchmann 1981; Boletta 1988). El promedio histórico de precipitaciones (1981-2014) en el campo experimental “Francisco Cantos” es de 612 mm anuales con una temperatura media anual de 20,1 °C. Las precipitaciones se concentran entre los meses de noviembre y mayo (Figura 1.3).

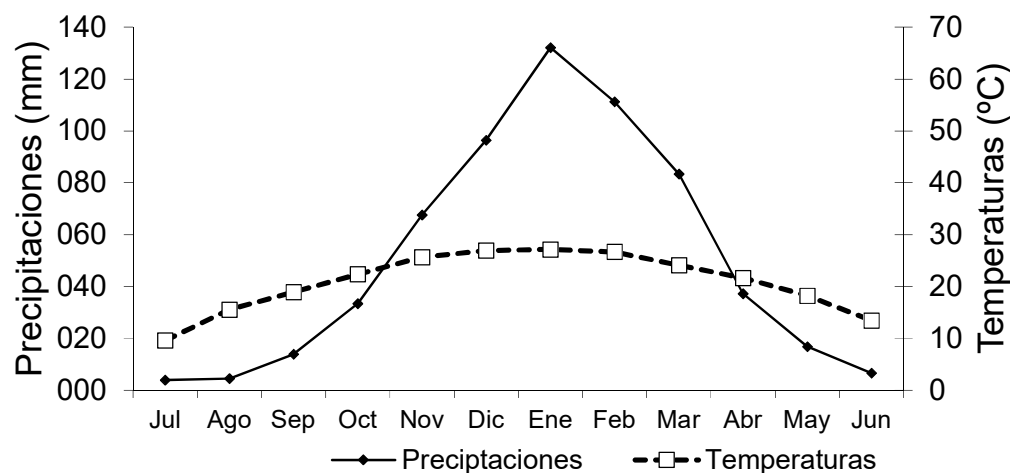


Figura 1.3 Climodiagrama de la localidad de Santiago del Estero (Serie 1989-2018).

Datos estación meteorológica INTA Santiago del Estero.

Los sitios ecológicos están representados por un sitio alto donde domina el bosque y el bajo donde domina el pastizal (Figura 1.2, 1.4 y Cuadro 1). El alto comprende un bosque con dosel abierto, de una altura promedio de 10-14 m, una densidad promedio de 246 árboles ha⁻¹ (Araujo et al. 2008) y un área basal de 8,41 m² ha⁻¹ (Navall 2008). El área de las parcelas se

detalla en cada experimento. La densidad de arbustos se estimó en 3000 plantas ha^{-1} (Kunst et al. 2012). La composición de especies por estrato, para los dos sitios ecológicos mencionados se describe en el Cuadro 1.1 (Bucher 1982; Kunst et al. 2003, 2006, 2015).

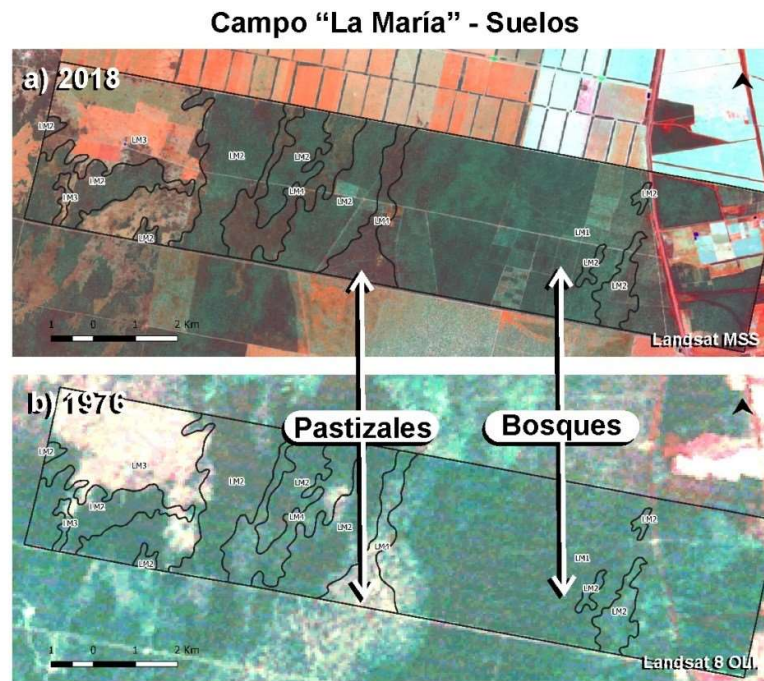


Figura 1.4 Mapa de a) vegetación y suelos del área de estudio, con los sitios ecológicos Alto (Bosque) y Bajo (Pastizal) Imagen Landsat OLI 2018 y b) Imagen Landsat MSS 1976 del campo experimental Francisco Cantos. Referencias de los suelos: LM1: Consociación La María; LM2: Complejo serie La María 50%, moderadamente alcalino 30% y alcalino superficial 30%. LM3: Complejo serie La María, fase moderadamente alcalina 80% y serie El Simbol 30%. LM4: Complejo serie La María, fase moderadamente alcalina 80% y serie El Simbol 20%. Fuente INTA-SIGSE.

1.6.2 Caracterización del suelo de los sitios ecológicos

El suelo del alto evolucionó a partir de sedimentos loésicos con marcada influencia fluvial, se caracteriza por un escaso desarrollo, debido al clima semiárido, representándose con un perfil del tipo A-AC-C. Se destaca por una acumulación profunda de la materia orgánica (horizonte A-AC), presencia de carbonatos de calcio y yeso (horizonte C), procesos asociados a la penetración del agua en el suelo (Lorenz y Göckle 1993; Ramsperger 1992). Los suelos son Typic Torriorthent (Soil taxonomy, Orden Entisol (Lorenz 1995) (Cuadro 1.1). La densidad aparente es muy baja ($1,1 \text{ gr cm}^3$), por lo que la porosidad total es elevada (60%), manifestándose el predominio de macroporos sobre los microporos, la permeabilidad al agua se estima como moderadamente rápida (velocidad de percolación entre $6,25$ y $12,5 \text{ cm h}^{-1}$) (Duffau 2009). En el suelo del alto el contenido de carbono orgánico total es de 17 g C kg^{-1} de suelo, el de nitrógeno total $1,7 \text{ g N kg}^{-1}$ y los contenidos de arena, limo y arcilla de 43, 48,7 y 8,3 %, respectivamente (Albanesi et al. 2013; Silberman 2016). Existe presencia de carbonatos en profundidad (horizonte C) (Angueira 2016). La humedad del suelo también difiere entre los sitios altos y bajos del área de estudio de esta tesis, según evaluaciones registradas al inicio y al final del periodo lluvioso, registrándose mayores valores de contenido de agua en el bajo, en ambos momentos (Ledesma 2006).

El suelo del sitio bajo evolucionó a partir de sedimentos loésicos, con una escasa fracción de arena fina y debido a que ocupa una posición levemente cóncava, (casi no perceptible como tal), donde se acumula agua de escorrentía, las condiciones de drenaje y escurrimiento determinaron su evolución (Lorenz y Göckle 1993, Gonzalez et al. 2001). El suelo es Torriothentic haplustoll (Soil taxonomy, Orden Mollisol). En estos suelos se observan rasgos de bioturbación y gran cantidad de tubos de raíces rellenos con material humoso.

Los suelos del alto y del bajo pertenecen a órdenes diferentes (Tabla 1) y las condiciones de escurrimiento y drenaje llevaron a condiciones de evolución distintas. En el suelo del bajo

se destaca la morfología del horizonte A, marcada fuertemente por el fuego que se refleja en un color gris debido a la presencia de cenizas y a la materia orgánica carbonizada (Lorenz y Göckle 1993, González et al. 2001). Estas diferencias topográficas y edáficas entre el alto y el bajo, muestran distintas fisonomías vegetales.

Cuadro 1.1 Atributos del suelo (taxonomía y textura), de la vegetación (fisonomías vegetales, especies, productividad forrajera, densidad arbórea y área basal) y de manejo (receptividad ganadera, historia de uso) en los sitios ecológicos alto y bajo, a una escala cartográfica 1:50.000 en el Chaco seco (adaptado de Kunst et al. 2006 y 2015).

Sitios ecológicos	Alto	Bajo
Suelos	Typic Torriorthent (Soil taxonomy, Orden Entisol) Textura franco limosa hasta los 50 cm, y luego franco arenosa	Torriothentic haplustoll (Soil taxonomy, Orden Mollisol) Textura franco limosa en todo el perfil
Fisonomía vegetal	Bosque alto	Pastizal
Especies arbóreas	<i>Schinopsis lorentzii</i> (Griseb.) Engl. <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schltdl.	<i>Aspidosperma quebracho blanco</i> Schltdl. (aislados o ausentes)
Especies arbustivas	<i>Senegalia gilliesii</i> (Steud.) Seigler & Ebinger, (Ex <i>Acacia furcatispina</i>) <i>Celtis ehrenbergiana</i> (Klotzsch) Liebm. var. <i>ehrenbergiana</i> <i>Capparis atamisquea</i>	<i>Schinus molle</i> , <i>Vachellia aroma</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Seigler & Ebinger, (Ex <i>Acacia aroma</i>) <i>Prosopis nigra</i> (Griseb.) Hieron. var. <i>nigra</i>
Gramíneas y herbáceas	<i>Trichloris crinita</i> (Lag.) Parodi <i>Setaria lachnea</i> (Nees) Kunth <i>Digitaria californica</i> (Benth.) Henrard var. <i>villosissima</i> Henrard <i>Justicia</i> sp.	<i>Trichloris pluriflora</i> E. Fourn. f. <i>pluriflora</i> <i>Papophorum caespitosum</i> <i>Elionurus muticus</i> (Spreng.) Kuntze <i>Heteropogon contortus</i> (L.) P. Beauv. ex Roem. & Schult. <i>Paspalum</i> sp. <i>Schizachyrium tenerum</i> Nees var. <i>tenerum</i> Leguminosas herbáceas
Productividad de biomasa anual (kg MS ha⁻¹)	600-1300	2000-5000
Receptividad ganadera (ha UG⁻¹)	12-5	4-2

Densidad arbórea y área basal	210 árboles ha ⁻¹ y 8,41 m ³ ha ⁻¹	
Historia de uso	Pastoreo moderado (cargas bajas) a partir del año 1980.	Pastizal con elementos leñosos dispersos. Pastoreo moderado y fuegos.

1.7 Organización de la tesis

Esta tesis se inicia con un primer capítulo introductorio, en el que se plantea el problema del desbalance pastos-arbustos y los mecanismos que intervienen en la coexistencia de estos grupos funcionales. Se brinda una descripción de los sitios ecológicos alto (Bosque) y bajo (Pastizal) y se plantean las hipótesis y los objetivos generales. En el Capítulo 2 (primer objetivo específico) se pone a prueba la hipótesis de Walter de separación de nichos a través de un estudio descriptivo de la distribución radical vertical de pastos y arbustos en los dos sitios de estudio mediante el conteo de raíces a diferentes profundidades en cada sitio. En el Capítulo 3 (segundo objetivo específico) se busca estudiar las interacciones que ocurren entre pastos y arbustos, mediante un experimento de remoción de estos grupos funcionales en ambos sitios ecológicos, a la vez que se relacionaron estas interacciones con el contenido del agua en el suelo. En el Capítulo 4, se plantea poner a prueba la hipótesis que el potencial de regeneración por rebrote y semillas que representan el efecto almacenaje de las especies de pastos y arbustos, permiten su coexistencia en función de la intensidad de los disturbios y de las características del sitio ecológico. Para ello, se realizaron dos experimentos con la aplicación de una combinación de perturbaciones, consistente en una práctica de rolado y una quema prescripta. Luego se presenta un Capítulo de Discusión general y Conclusiones y finalmente, la Bibliografía.

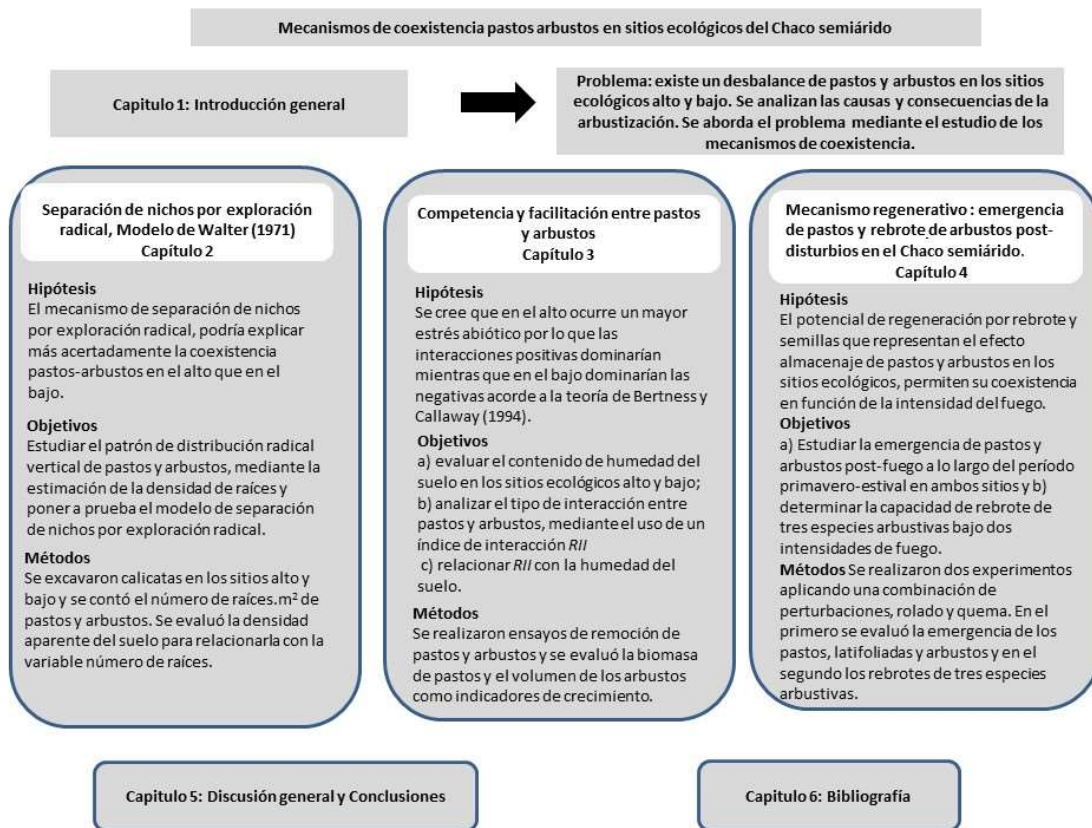


Figura 1.5 Esquema general de la tesis.

Capítulo 2 Mecanismo de separación de nichos por exploración radical

Parte de estos resultados dieron origen a la siguiente publicación:

Ledesma, R.; Elias, A.; Kunst, C.; Navarrete, V.; Godoy J. 2018. Efecto del rolado de baja intensidad (RBI) sobre la distribución radical de pastos y arbustos en un bosque del Chaco occidental. Revista RIA, 44 (2), p.8.

2.1 Introducción

2.1.1 Coexistencia pastos-arbustos

La coexistencia de diferentes grupos funcionales es atribuida generalmente a diferencias en la adquisición de los recursos (Walter 1971, 1979; Knoop y Walker 1985; Sala et al. 1997; Dodd y Laueronth 1997). En ecosistemas áridos y semiáridos, el recurso más limitante es el agua, por lo que las especies desarrollan diferentes estrategias para su captura (Casanova et al. 2007). Uno de los mecanismos que trata de explicar esta coexistencia es el propuesto por Walter (1971), que propone el uso diferencial del agua del suelo por parte de ambos grupos funcionales (pastos y arbustos), resultando en una separación de nichos. Los pastos absorberían el agua de los horizontes superiores del suelo, mientras que los arbustos captarían agua de horizontes más profundos (Sala et al. 1989, 1997; Belsky et al. 1990; Peláez et al. 1994). Esas diferencias podrían originarse debido al desarrollo longitudinal de las raíces y/o su distribución en el espacio. Aunque este modelo es una simplificación de procesos complejos que ocurren en el espacio subterráneo (Scholes y Archer 1997; Cordell y Sandquist, 2008), muchos estudios lo avalan (Sala et al. 1989; Weltzin y McPherson 1997; Dodd y Laueronth 1997; van Langevelde et al. 2003).

En ecosistemas argentinos, como en la estepa patagónica, se encontró que la competencia entre pastos y arbustos ocurre principalmente por el agua subterránea y que el

modelo de Walter es clave para entender este balance (Sala et al. 1989, 1997; Aguiar y Sala 1998). El contenido del agua en el suelo es influenciado por factores como la topografía (van Langevelde et al. 2003, van der Wall et al. 2009), la textura y la estacionalidad de las precipitaciones (Warren et al. 2015). Cipriotti et al. (2014) confirmaron que el contenido de agua del horizonte superficial (0-0,10 m) representa un indicador clave para determinar el crecimiento y la coexistencia de pastos y arbustos. En arbustales de la región semiárida central Argentina, el modelo de Walter se aplica en forma diferente para las especies presentes, de acuerdo con su forma de vida y sus características morfológicas (Peláez et al. 1994). Por ejemplo, *Prosopis caldenia* y *Condalia microphylla*, dos especies leñosas de estos ecosistemas, exploran distintos estratos de suelo, debido a diferencias en el desarrollo radical.

Los pastos y arbustos también compiten por la luz, los nutrientes y el espacio biológico (McConnaughay y Bazzaz 1991). Ross y Harper (1972) definen espacio biológico, como aquel volumen de suelo que contiene los recursos necesarios para el desarrollo de raíces. El incremento de especies arbustivas modifica la distribución de la luz solar en el canopeo, disminuyendo su transmisión hacia el estrato herbáceo (Siemann y Rogers, 2003). Estas diferencias en la captura de la luz por las especies, genera una diferente producción de biomasa aérea y radical de pastos y arbustos. February y Higgins (2010) informaron sobre la competencia por los nutrientes entre estos grupos funcionales y la disminución de densidad de raíces con la profundidad.

2.1.2 Sistemas radicales de pastos y arbustos

Pastos y arbustos representan dos grupos funcionales diferentes y las especies que conforman cada grupo, por lo general, comparten características morfológicas y fisiológicas (Sala et al. 1989). Las funciones primarias de las raíces son el anclaje, la adquisición y conducción del agua y los nutrientes; otras funciones como el almacenaje y la síntesis de reguladores de crecimiento son consideradas secundarias (Salisbury y Ross 1992, Gregory

2006). Los sistemas radicales de las gramíneas son altamente ramificados (fibrosos) y no tienen una raíz central bien definida. Pueden almacenar sustancias de reserva que les permiten volver a crecer rápidamente si se eliminan las partes aéreas de las plantas (Chapman y Peat 1992). Las raíces superficiales de pastos serían más eficientes al captar el agua del horizonte superior, que las raíces típicamente axonomorfas de las leñosas.

Por otro lado, los arbustos poseen sistemas radicales pivotantes que les permiten acceder a zonas donde no llegan las raíces de las herbáceas (Casanova et al. 2007). Especies del género *Acacia* presentan una raíz primaria profunda y raíces de primer orden en los primeros 25 cm del suelo (Hoffman y Mitchell 1986). Además, algunas especies arbustivas pueden tener una gran cantidad de raíces laterales en el horizonte superficial y una menor cantidad en horizontes profundos, como una estrategia para evadir la sequía (Schroth 1999) y esta plasticidad les permite permanecer en ecosistemas áridos y semiáridos (Gibbens et al. 2001; Liu et al. 2010).

Las perturbaciones como el fuego, el pastoreo y los tratamientos mecánicos también influyen en las estructuras radicales; por ejemplo, la intensidad de pastoreo puede incrementar la actividad radical, debido a que las plantas asignan mayor cantidad de fotoasimilados a la producción y mantenimiento de las raíces (Schroth 1999; Bai et al. 2015). El fuego puede generar rebrotes a partir de raíces laterales horizontales y superficiales (Kruger et al. 2017). Los tratamientos mecánicos pueden modificar la producción de raíces. En un trabajo previo, hemos reportado que la práctica del rolado ha incrementado la densidad de raicillas (menores a 0,1 cm de diámetro) en *Megathyrsus maximum* (Ledesma et al. 2018a).

2.1.3 Los sitios ecológicos y la exploración radical

La distribución de las raíces en el espacio es controlada por factores genéticos, pero también influye el entorno edáfico, principalmente el contenido del agua en el suelo. En suelos

con bajo contenido de humedad, muchas especies destinan mayor biomasa a los órganos subterráneos que a la parte aérea (Salisbury y Ross 1992). En los ambientes chaqueños, la génesis de los suelos y sus parámetros de calidad física, química y biológica de los sitios ecológicos son diferentes (Lorenz y Goelckle 1993). Como se mencionó en el capítulo 1, el sitio alto, se origina a partir de materiales aluviales (Sayago 1977), es moderadamente fértil y bien drenado, de textura franca, presenta acumulación de materia orgánica y una baja densidad aparente, lo que permite una buena capacidad de enraizamiento a las plantas (Lorenz 1995; Angueira 2016). En este sitio, la hojarasca generada por árboles y arbustos mejora las condiciones del suelo bajo la canopia (Navall 2008; Priyadarshini, 2016), reduce la evaporación del agua del suelo (Ledesma 2006) y favorece la infiltración y percolación profunda (Kunst et al. 2003). En el alto la radiación fotosintéticamente activa que llega al sotobosque es baja (Ledesma 2006) y limita la germinación y crecimiento de las gramíneas, no así para el desarrollo de las leñosas (Kunst et al. 2012).

En el bajo, los suelos acumulan mayor humedad que en el alto y se mantiene por mayor tiempo debido a su ubicación deprimida en el paisaje (Albanesi et al. 2003; Anriquez et al. 2005). Son de permeabilidad moderadamente lenta e imperfectamente drenados (Angueira 2016). En este sitio, la luz solar no es limitante, y las especies de pastos y arbustos encuentran buenas posibilidades para su desarrollo (Kunst et al. 2012). El contenido de carbono orgánico total es superior en los suelos del bajo (20 gr kg⁻¹ de suelo) que en el alto (17 gr kg⁻¹ de suelo) (González et al. 2001; Albanesi et al. 2003; Anriquez et al. 2005). La ausencia del estrato arbóreo podría incrementar la evaporación de agua principalmente de los primeros centímetros del suelo, reduciendo la infiltración hacia horizontes más profundos. Sin embargo, los antecedentes referidos a los suelos en el bajo son escasos.

Los bosques y pastizales han recibido sobrepastoreo, soberramoneo y sobrepisoteo del ganado vacuno y caprino (Adámoli et al. 1972; Morello y Adámoli 1974), lo que ha modificado

la composición botánica original. Ward (2005) señala para otras regiones áridas y semiáridas que el sobrepastoreo elimina los pastos de la matriz vegetal liberando recursos para ser usados por las leñosas. Sin embargo, también se han encontrado áreas arbustizadas donde el pastoreo fue nulo o leve. Esto indica la multiplicidad de factores que intervienen en la coexistencia pastos-arbustos (Ward 2005; Archer et al. 2011; 2017).

2.2 Hipótesis, predicciones y objetivos

2.2.1 Hipótesis

El mecanismo de separación de nichos por exploración radical explicaría más acertadamente la coexistencia pastos-arbustos en el alto que en el bajo. En el alto la textura del suelo, la baja densidad aparente y la más rápida permeabilidad del agua, permitirían un mayor acceso de las raíces de arbustos a los horizontes inferiores, por lo que podría darse la separación de nichos planteada por Walter (1971). La escasa radiación solar que llega al estrato herbáceo del bosque también podría influenciar negativamente el desarrollo de la biomasa aérea y subterránea de las gramíneas. Por otro lado, en el bajo, la infiltración del agua a horizontes profundos se encuentra más limitada (textura limosa en todo el perfil, mayor densidad aparente y drenaje imperfecto), lo que restringiría el desarrollo radical vertical de las leñosas en profundidad, por lo que la Hipótesis de Walter no aplicaría. Además, otros factores como el fuego y el pastoreo podrían ser más importantes al momento de explicar la coexistencia de pastos y arbustos en este sitio.

2.2.2 Predicción

En el alto se encontrará una mayor densidad de raíces de pastos en el horizonte superior y mayor densidad de raíces de arbustos en horizontes inferiores y en el bajo las raíces de ambos grupos funcionales compartirán el estrato superior del suelo.

2.2.3 Objetivos

Estudiar el patrón de distribución radical de pastos y arbustos, mediante la estimación de la densidad de raíces y poner a prueba el modelo de separación de nichos por exploración radical vertical.

Analizar la ocupación de las raíces en el espacio edáfico vertical, mediante la determinación de la probabilidad de encontrar espacios vacíos de raíces en los horizontes del suelo.

2.3 Materiales y métodos

2.3.1 Trabajo de campo

En cada sitio ecológico se ubicaron al azar tres calicatas de 3 m de largo, 1 m de ancho y 1 m de profundidad, siguiendo a Macinnis et al. (2010) (Figura 2.1). Las mismas se excavaron en áreas distanciadas 2-3 m del fuste principal de los árboles de mayor altura (en el alto) para evitar la ocupación del suelo por las raíces arbóreas, que no están destinadas a la absorción sino al anclaje de las plantas. Sobre una de las caras de cada calicata se colocó una malla de alambre cuadrículada (5 x 5 cm) (Knoop y Walker 1985). Cada calicata se subdividió en 3 submuestras de 1 m² (1 x 1 m), y para simplificar la cantidad de celdas registradas en forma vertical, se dividió el metro de profundidad en cuatro clases de profundidad: Clase 1: 0-0,25 m; clase 2: 0,25-0,50 m, Clase 3: 0,50-0,75 m y Clase 4: 0,75-1 m. Esta división se basa en la diferenciación de los horizontes del perfil del suelo (Lorenz 1995). Previo al conteo se extrajeron (de sectores vecinos del área de estudio) plantas de pastos y arbustos y se lavaron sus raíces para su reconocimiento. La diferenciación entre las raíces fue a nivel de grupo funcional, no a nivel de especie. Esta metodología fue probada en el alto, permitiendo la obtención de datos confiables para evaluar la profundidad de la exploración radical de pastos y arbustos, dentro de la misma área de estudio (Ledesma et al. 2018a).

Para cada sitio el número de unidades experimentales fue el siguiente: 3 calicatas x 3 submuestras x 4 profundidades x 4 tamaños= 144 unidades experimentales.

a)



b)



Figura 2.1 a) Calicata ubicada en el sitio ecológico Bajo y b) arbusto descalzado del sitio bajo del Chaco Semiárido, en el campo experimental Francisco Cantos, EEA Santiago del Estero.

2.3.2 Identificación y clasificación de raíces

El trabajo de campo se realizó entre diciembre de 2014 y enero de 2015 en el alto y entre diciembre de 2015 y enero de 2016 en el bajo. Ambos sitios fueron muestreados en los mismos meses, pero de diferentes años. Se contó el número de raíces expuestas en cada cuadrícula por submuestra y clase de profundidad. Las raíces se clasificaron según las siguientes categorías:

(a) grupo funcional (pastos y arbustos) y

(b) tamaño: raicillas (diámetro < 0,1 cm), pequeñas (diámetro = 0,11 a 0,5 cm); medianas (diámetro = 0,51 a 1,5 cm) y grandes (diámetro > 1,51 cm).

Los datos se expresaron en número de raíces m⁻². La clasificación por tamaño responde a una necesidad de conocer principalmente la densidad de raíces finas (raicillas) que representan la superficie efectiva de absorción (February y Higgins 2010). Los sistemas radicales de los árboles no fueron considerados en este estudio. Se observó ausencia de raíces de latifoliadas herbáceas.

2.3.3 Densidad aparente del suelo

Para conocer las características locales de los suelos del alto y el bajo y su relación con la densidad de raíces, se determinó la densidad aparente DAP (gr cm⁻³) a tres profundidades: 0 a 0,05 m; 0,5 m y 1 m en las mismas calicatas, donde se realizó el conteo de las raíces. Las muestras se tomaron con un cilindro de volumen=200 cm³ y se determinó la DAp por gravimetría (Klute 1986).

2.3.4 Análisis estadístico e interpretación

La densidad de raíces (número de raíces m⁻²) se empleó como un indicador de su distribución en el perfil (Peláez et al. 1994). Se realizó un análisis de la varianza, empleando un modelo general (fórmula 1) y un modelo para cada sitio ecológico (fórmula 2):

$$Densidad\ de\ raíces = f(Sitio, Grupo\ Funcional, Profundidad) [1]$$

$$Densidad\ de\ raíces_{alto, bajo} = f(Grupo\ Funcional, Profundidad, Tamaño) [2]$$

Cada variable independiente representó:

- a) *sitio*, las diferencias topográficas, edáficas y de fisonomías vegetales entre sitios ecológicos, que intervienen principalmente en la dinámica del agua de suelo, en su evaporación, su infiltración y su percolación profunda;

- b) *grupo funcional*, (GF) las características morfofisiológicas propias de las especies que conforman ambos grupos funcionales (pastos y arbustos);
- c) *profundidad*, (Prof) la variabilidad espacial vertical, relacionada con la capacidad de exploración de las raíces en el espacio, asociada a parámetros del suelo como la textura y la DAp;
- d) *tamaño de raíces*, (Tam) la capacidad de absorción, reserva, anclaje, etc. Se buscó conocer cómo es su participación en términos de densidad, principalmente de las raíces finas, debido a que son una de las estructuras más dinámicas y activas de la planta (Liu et al. 2010). Las raíces de mayor diámetro se encargan del soporte mecánico y proveen la red de conducción de las sustancias asimiladas por las raíces finas en micrositios del suelo (Caldwell et al. 1991; Klimešová et al. 2018).

Los modelos conceptuales se expresaron en modelos matemáticos estadísticos donde densidad de raíces fue la variable dependiente y las demás, independientes. Sitio, grupo funcional, tamaño fueron consideradas como factores de clasificación. Se incluyeron las interacciones. Los términos del análisis de la varianza no significativos fueron removidos.

Se realizaron pruebas de normalidad y homogeneidad de varianzas, resultando que los datos no son normales, pero sí existe homogeneidad de varianzas. Los datos se transformaron a rangos (Conover 1980) ($R^2=0,77$ y el CV se redujo de 134,2 a 27,3). La proporción de la variabilidad explicada por cada uno de los términos del modelo estadístico, se determinó mediante el cociente entre la Suma de cuadrados de cada variable y la Suma de cuadrados total (Lane et al. 2013). Para los cálculos matemáticos se empleó el paquete estadístico InfoStat versión 2015 (Di Rienzo et al. 2008). Se utilizó un $\alpha = 0,05$ en todos los análisis estadísticos.

La probabilidad de encontrar espacios sin raíces (“roots gaps”) en cada calicata se analizó mediante un modelo logístico binario (sin raíz=0; con raíz=1), usando como variables

independientes: *sitio*, *grupo funcional* y *tamaño de raíces*. Para los cálculos matemáticos se empleó el procedimiento Regresión logística del programa Infostat.

Se usó un análisis de regresión lineal para relacionar la densidad de raíces con la DAP para cada sitio. Para interpretar los resultados, la DAP media observada se comparó con el umbral crítico $DAP \approx 1,40 \text{ g cm}^{-3}$ (Wilson et al. 2013).

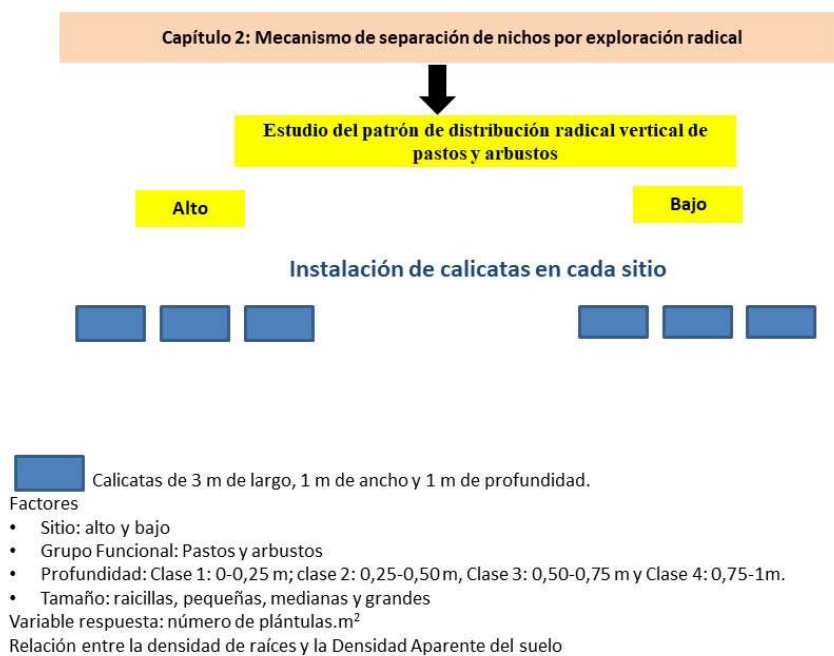


Figura 2.2 Esquema metodológico del capítulo 2

2.4 Resultados

2.4.1 Densidad radical de pastos y arbustos en el perfil del suelo

Modelo general

En este modelo, el Grupo Funcional fue altamente significativo y explicó en mayor medida la variabilidad de los datos (Cuadro 2.1). La densidad media de raíces de arbustos fue

significativamente mayor que la de pastos ($424,26 \pm 775,47$ vs. $59,37 \pm 246,95$ raíces m^{-2} , respectivamente) independiente del sitio y de la profundidad. La Profundidad fue altamente significativa y la mayor densidad media de raíces, independiente del grupo funcional se observó en los primeros 25 cm y disminuyó al aumentar la profundidad.

Si bien el factor sitio no resultó significativo, la interacción Sitio* GF, sí lo fue. La densidad media de raíces de pastos fue similar en ambos sitios, en cambio la densidad media de raíces de arbustos fue significativamente mayor en el alto que en el bajo (Figura 2.3). La interacción GF*Prof resultó altamente significativa. La mayor cantidad de raíces de pastos se encontró en los primeros 25 cm del suelo y las raíces de arbustos se distribuyeron hasta los 75 cm de profundidad. Desviaciones altas se deben a la alta heterogeneidad de la densidad de raíces.

Modelo por sitio

Alto. Todos los factores fueron altamente significativos (Cuadro 2.1). La interacción GF*Prof es importante para poder interpretar si el modelo de Walter explicaría la coexistencia pastos-arbustos en este sitio. La densidad media de raíces de pastos fue significativamente menor que la de los arbustos y se ubican en los primeros 25 cm del perfil del suelo (Figura 2.3a). Para los pastos no existen diferencias significativas entre las distintas profundidades (Figura 2.3a). A partir de los 50 cm no se encontraron raíces de pastos. Las raíces de los arbustos exploran todo el perfil del suelo, pero reducen su densidad con la profundidad. La densidad de raíces de arbustos de los dos primeros horizontes fue significativamente diferente de la densidad del resto de los horizontes (Figura 2.3a).

Bajo. Todos los factores fueron altamente significativos y nuevamente es importante analizar la interacción GF*Prof. La densidad media de los pastos fue significativamente menor que la de los arbustos y la mayoría de ellas se extienden hasta los 75 cm del perfil del suelo,

encontrándose raíces de pastos hasta el metro de profundidad (Figura 2.3b). Este comportamiento no se observó para este grupo funcional en el alto. La densidad de raíces de pastos en los primeros 25 cm fue significativamente diferente del resto de los horizontes. La densidad de raíces de arbustos de los dos primeros horizontes fue significativamente diferente de la densidad del resto de los horizontes (Figura 2.3b). Al igual que en el alto, las raíces de arbustos exploran todo el perfil del suelo, pero en una densidad menor (aprox. un 50%).

Cuadro 2.1 Análisis de la varianza de la densidad de raíces (número m⁻²) para los factores e interacciones más importantes, sus significancias y el % de la variabilidad explicada por cada factor, siguiendo: a) un modelo general con Sitio, Grupo Funcional (GF), Profundidad (Prof) como factores y b) un modelo por sitio, con los factores GF, Prof y Tamaño (Tam) y sus correspondientes interacciones. Campo Experimental ‘Francisco Cantos’, INTA EEA Santiago del Estero.

Factor	G.L.	F	p	%Variabilidad explicada	
a) Modelo general					
Sitio	1	0,43	ns	0,07	
GF	1	522,69	<0,0001	93,4	
Prof	3	25,52	<0,0001	1,5	
Sitio*GF	1	25,85	<0,0001	4,62	
Sitio*Prof	3	1,19	ns	0,07	
GF*Prof	3	4,36	0,004	0,25	
b) Modelo por sitio					
Alto	GF	1	1626,60	<0,0001	59,03
	Prof	3	33,16	<0,0001	3,61
	Tam	3	149,07	<0,0001	16,23
	GF*Prof	3	4,87	<0,0001	0,53
	GF*Tam	3	42,15	<0,0025	4,59
	Prof*Tam	9	4,78	<0,0001	1,56
Bajo	GF	1	283,85	<0,0001	27,37
	Prof	3	33,67	<0,0001	9,74
	Tam	3	91,01	<0,0001	26,33
	GF*Prof	3	6,35	0,0004	1,84
	GF*Tam	3	11,65	<0,0001	3,37

Prof*Tam	9	2,86	0,0031	2,49
----------	---	------	--------	------

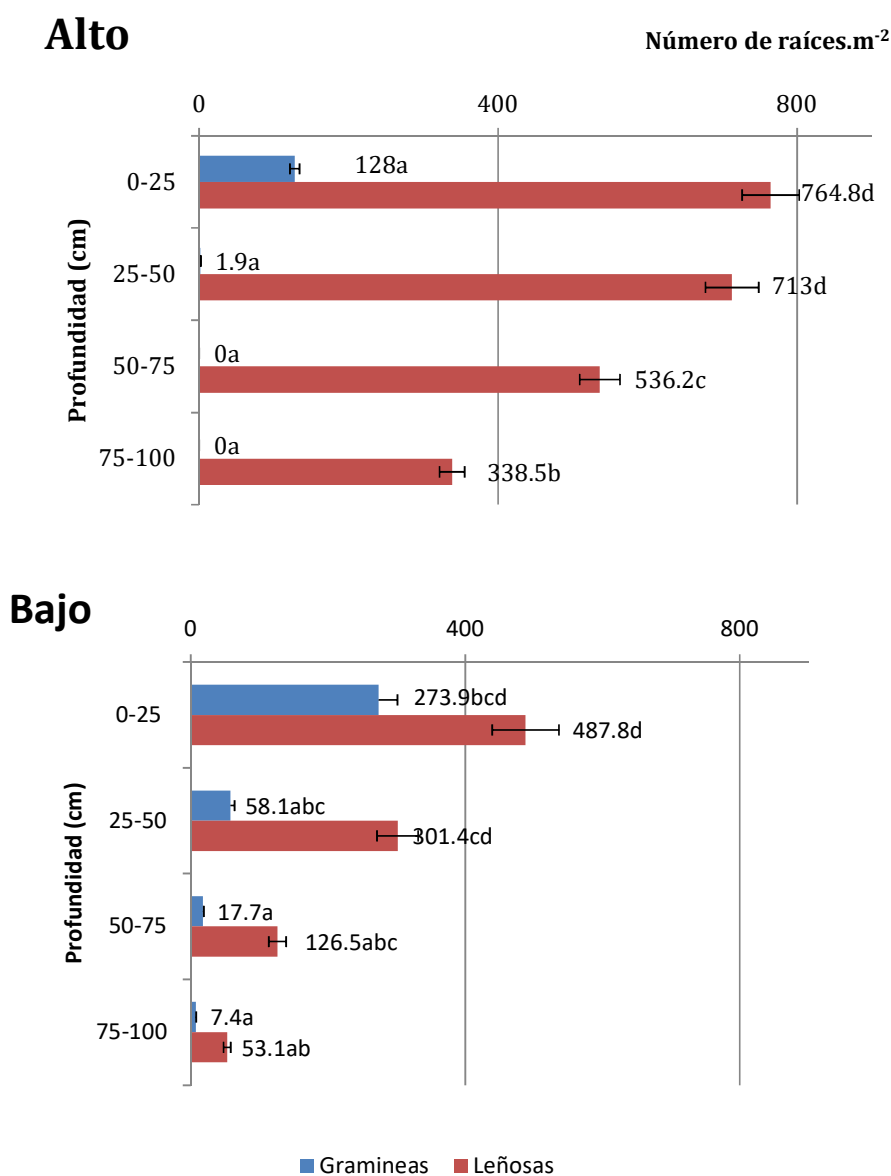


Figura 2.3 Densidad media total de raíces de gramíneas y arbustos (número m⁻²) en dos sitios ecológicos del Chaco semiárido, Argentina. A) Alto, (Bosque) y B) Bajo, (Pastizal), para cuatro clases de profundidad de suelo. Campo Experimental ‘Francisco Cantos’, INTA

EEA Santiago del Estero. Dentro de cada sitio, medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p>0,005$).

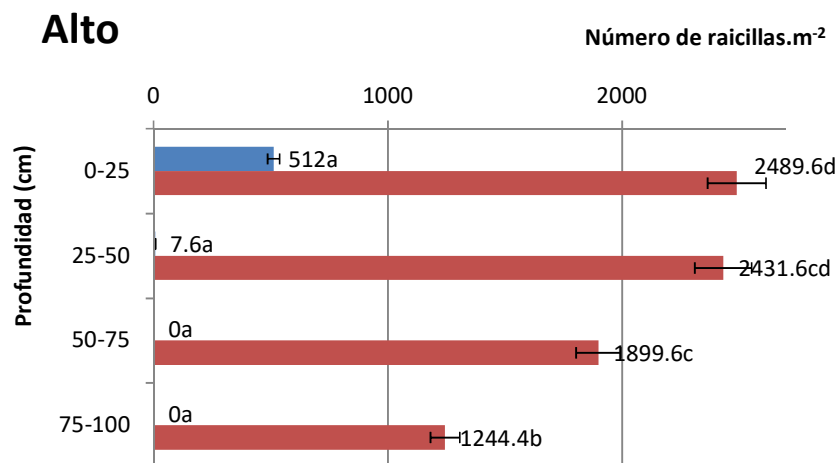
2.4.2 Tamaño de las raíces

En el alto, la densidad de raicillas total fue significativamente mayor que la de las otras 3 categorías y la densidad de raicillas de arbustos fue superior que las raicillas de pastos (Figura 2.4a; Cuadro 2.2). Los pastos del alto no desarrollaron raíces mayores de 0,1 cm de diámetro (Cuadro 2.2), mientras que hubo raíces de arbustos de los cuatro tamaños. Las raíces disminuyeron con la profundidad.

En el bajo se observaron raíces de todos los tamaños, en ambos grupos funcionales. Con el mismo patrón que en el alto, la densidad media de raicillas fue significativamente mayor que la de las otras 3 categorías y la densidad de raicillas de arbustos fue superior a la de los pastos (Cuadro 2.2). La cantidad de raicillas disminuyó a medida que aumentó la profundidad. La densidad media de raicillas de los pastos en el bajo fue superior a la densidad de raicillas del mismo grupo en el alto.

Cuadro 2.2 Valores promedio de densidad (número m⁻²) y desviación estándar (D.E.) de raíces de pastos y arbustos, en cuatro categorías de tamaño: raicillas (diámetro < 0,1 cm), pequeñas (diámetro = 0,11 - 0,5 cm); medianas (diámetro = 0,51 a 1,5 cm) y grandes (diámetro > 1,51 cm), en dos sitios ecológicos del Chaco semiárido, Argentina: Alto, (Bosque) y Bajo, (Pastizal). Dentro de cada sitio y de cada grupo funcional, medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p>0,05$).

Sitio	Tamaño	Pastos		Arbustos	
		Promedio	D.E.	Promedio	D.E.
Alto	Raicillas	129,90b	315,71	2016,30b	727,83
	Pequeñas	0a	0	250,80a	190,34
	Medianas	0a	0	41,10a	37,34
	Grandes	0a	0	44,30a	73,88
	Promedio	32.48	78.93	588.13	257.35
Bajo	Raicillas	292,34b	552,80	676,05b	876,33
	Pequeñas	61,55a	175,32	245,19a	322,73
	Medianas	1,09a	6,54	33,35a	53,21
	Grandes	2,06a	7,38	14,14a	22,63
	Promedio	89.26	185.51	242.18	318.72



Bajo

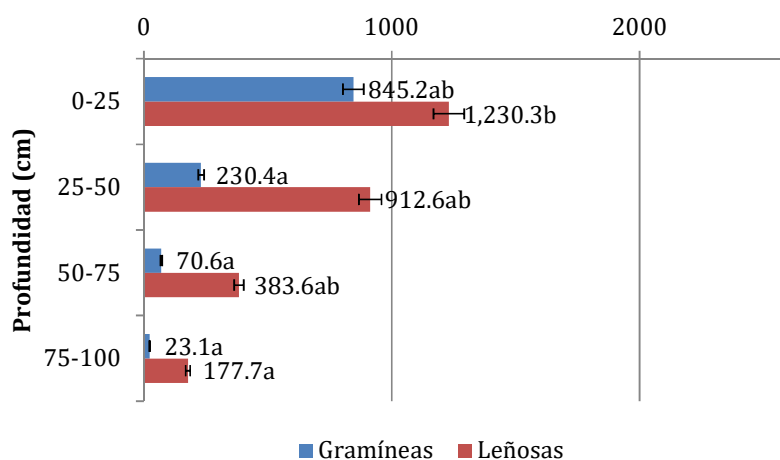


Figura 2.4 Densidad media de raicillas (diámetro < 0,1 cm) de gramíneas y arbustos (número.m⁻²) en dos sitios ecológicos del Chaco semiárido, Argentina. A) Alto, Bosque y B) Bajo, Pastizal, en cuatro clases de profundidad de suelo (cm). Campo Experimental ‘Francisco Cantos’, INTA EEA Santiago del Estero. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p>0,05$).

2.4.3 Espacios vacíos de raíces

Los factores Grupo funcional y Profundidad resultaron altamente significativos (ambos con un $p < 0,0001$, Cuadro 1 del Anexo). La probabilidad de encontrar espacios vacíos de raíces de arbustos es menor que la de encontrar espacios vacíos de raíces de pastos, en otras palabras, el espacio subterráneo está ocupado en mayor medida por raíces de arbustos. En relación a la profundidad, a medida que aumenta la misma incrementa la probabilidad de encontrar espacios vacíos.

2.4.4 Densidad de raíces y densidad aparente del suelo

Los valores de DAP oscilaron entre 1,03 y 1,56 gr cm^3 . En general, se observó una asociación negativa entre la DAP y la densidad de raíces para ambos sitios, mientras que en el alto la regresión fue marginalmente significativa $y = 692,58 - 286,65x$; $p = 0,063$, $R^2 = 0,44$; en el bajo no tuvo significancia $y = 643,84 - 350,28x$; $p = 0,105$; $R^2 = 0,11$ (Figura 2.4 a y b). La DAP media no superó en ningún caso el umbral crítico propuesto para suelos francos (Wilson et al. 2013). La DAP media del sitio bajo ($1,33 \text{ gr cm}^3 \pm 0,04$) fue más alta que la del alto ($1,24 \text{ gr cm}^3 \pm 0,04$). La DAP del suelo incrementó con la profundidad, en ambos sitios, según se observa en la Figura 2.6.

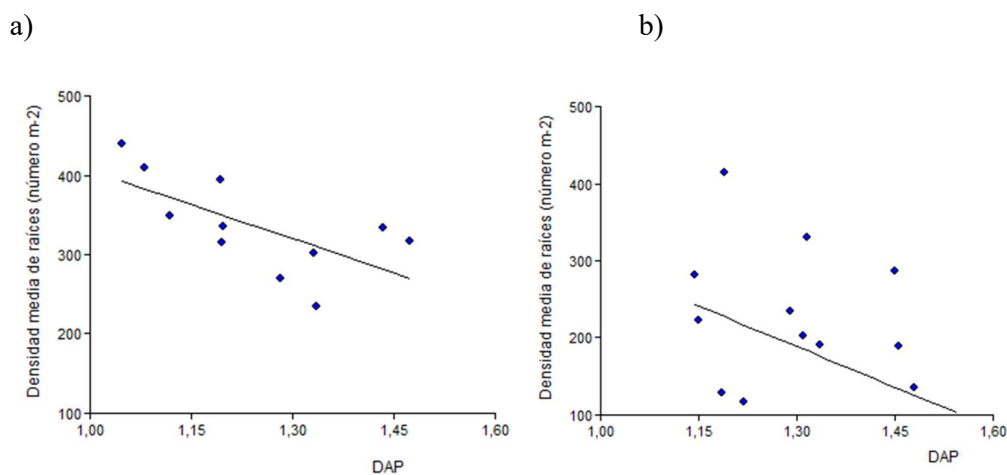


Figura 2.5 Densidad media de raíces (número de raíces m^{-2}) en función de la densidad aparente del suelo (DAP; gr cm^{-3}) en dos sitios ecológicos del Chaco semiárido, Argentina, a) Alto (Bosque) y b) Bajo (Pastizal). Datos de la regresiones en el cuerpo del texto. Campo Experimental ‘Francisco Cantos’, INTA EEA Santiago del Estero.

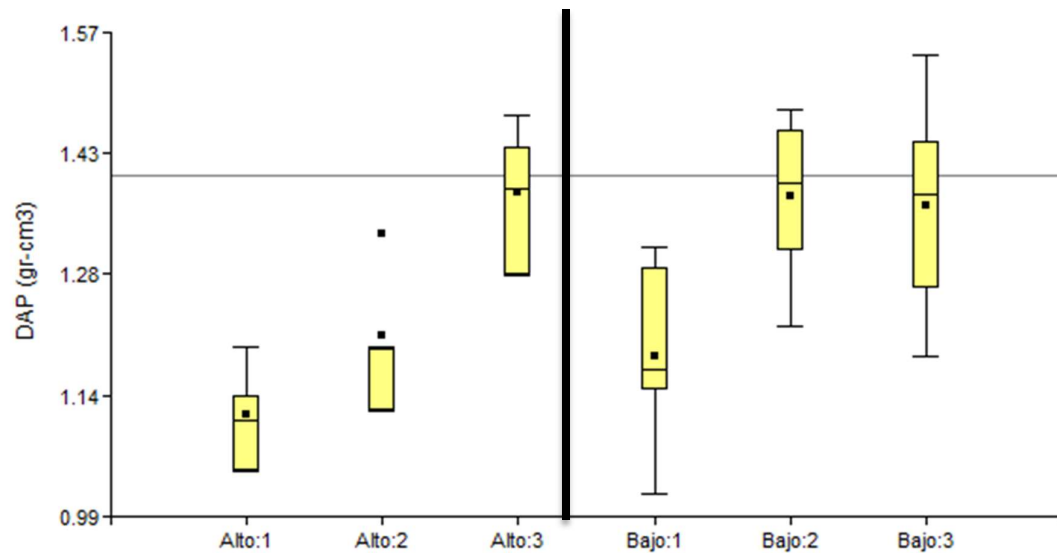


Figura 2.6 Valores medios de DAP en dos sitios ecológicos del Chaco semiárido, Argentina, a) Alto (Bosque) y b) Bajo (Pastizal); en tres profundidades del suelo, 1: a 0,05 m, 2: a 0,5 m y 3: a 1 m de profundidad. Campo Experimental ‘Francisco Cantos’, INTA EEA Santiago del Estero. Letras comunes no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

2.5 Discusión

2.5.1 Mecanismo de Walter

La hipótesis planteada fue que el mecanismo de separación de nichos por exploración radical en el espacio vertical podría explicar más adecuadamente la coexistencia pastos-arbustos en el alto, en relación al bajo. Los resultados obtenidos en esta tesis permiten rechazar

parcialmente esta hipótesis, ya que el patrón de la distribución radical de pastos y arbustos no responde plenamente al mecanismo propuesto por Walter.

En el modelo general, el factor sitio no resultó significativo debido principalmente a la alta variabilidad de los datos, característica común de los ambientes semiáridos. Estudios previos sobre características edáficas como el movimiento del agua en el perfil, la materia orgánica, el nitrógeno del suelo y otras como la distribución de la luz en los sitios alto y bajo han revelado que existen diferencias entre los mismos (Lorenz y Goelckle 1993; Albanesi et al. 2003; Anriquez et al. 2005; Kunst et al. 2006; Ledesma 2006; Angueira 2016). Sin embargo, la variable densidad de raíces no logró captar diferencias entre los sitios. La interacción Sitio*GF sí resultó altamente significativa, indicando que la densidad de raíces de los pastos y arbustos fue diferente en ambos sitios. El GF en ambos modelos explicó gran parte de la variabilidad (Cuadro 2.1), destacando la importancia de las características morfofisiológicas de las especies (Dodd y Lauenroth 1997). El efecto de la Prof y de GF*Prof fueron altamente significativos, presentando mayor densidad total de raíces en los horizontes superficiales y menor en los subsuperficiales. Como era de esperar los pastos desarrollaron mayor cantidad de raíces en los primeros cm del suelo; sin embargo, los arbustos lo hicieron en todo el perfil estudiado. Esta característica les brinda a los arbustos mayores oportunidades para la absorción del agua y los nutrientes y por lo tanto mayores posibilidades de persistencia en ambos sitios. Estos datos indican una superposición de nicho en los primeros 25 cm del perfil del suelo donde se encuentra la mayor cantidad de raíces de ambos grupos funcionales, por lo que se sugiere que en este espacio habría competencia por los recursos (February et al. 2010).

Por otro lado, un factor que podría influir en la densidad de raíces de ambos sitios es el tipo y la distribución de los eventos de lluvias. Las plantas en los ecosistemas áridos y semiáridos están expuestas a fluctuaciones de corto tiempo en la disponibilidad del agua, debido principalmente a diferencias en los pulsos de precipitación (Huxman et al. 2004). En

general, la distribución de las lluvias en la región Chaqueña, se produce según un patrón de alta frecuencia de eventos, pero de pocos milímetros (Casillo, 2012). Esto sugiere que las plantas, tanto pastos como arbustos, absorben el agua de los primeros centímetros del suelo, concentrando sus sistemas radicales en los horizontes superiores para reducir así, el riesgo de pérdida de agua por evaporación (Noy Meir 1973).

Análisis por sitio

En el **Alto** todos los factores resultaron altamente significativos (Cuadro 2.1). El GF explicó el 59% de la variabilidad. Las raíces de los pastos exploran solo hasta los 25 cm, mientras que los arbustos lo hacen en todo el perfil del suelo, indicando una superposición de raíces de pastos y arbustos en el horizonte superior (Ludwig et al. 2003; Mordelet et al. 1997) y por lo tanto una competencia de ambos grupos por los recursos en ese horizonte. En general los sitios altos, (bosque) presentan una baja densidad de plantas de pastos y su biomasa aérea es escasa (Morello 1968; Kunst et al. 2006; Ledesma 2006), esperándose por lo tanto una baja densidad radical de este grupo. Este sitio sostiene una densidad promedio de 575 individuos leñosos/ha; con 17 especies (Araujo et al. 2008) por lo que se corresponde con una alta densidad de raíces arbustivas en el suelo. El patrón de distribución radical depende también de las características físicas de los suelos (Partel y Wilson 2002), principalmente de la textura. El suelo del alto presenta textura franco limosa en los primeros horizontes, incrementándose levemente el contenido de arena con la profundidad. Esto indicaría una permeabilidad media a alta (Porta Casanella y Reguerin, 2005), lo que podría explicar la alta densidad de raíces de arbustos hasta los horizontes subsuperficiales (Figura 2.2).

Otro factor que influye en la asignación de la biomasa aérea y subterránea es la luz solar. En el alto la radiación fotosintéticamente activa que llega a la subcanopia es escasa (Ledesma, 2006, Kunst et al. 2012). Las plantas bajo sombra modifican su asignación de

biomasa, favoreciendo a las partes aéreas en detrimento de las raíces, para maximizar su exposición al sol (Campos Paciullo et al. 2010).

Para el **Bajo**, todos los factores resultaron con alta significancia estadística (Cuadro 2.1). GF y Tam explicaron más del 50% de la variabilidad (su sumatoria). Pastos y arbustos exploran todo el perfil del suelo, en mayor medida el horizonte superior y luego se reduce la densidad de raíces en profundidad (Figura 2.2). El hallazgo de que las raíces de los pastos pueden explorar hasta el metro de profundidad en el bajo puede estar asociado a que la densidad y la biomasa aérea los mismos en este sitio es alta, pudiendo alcanzar entre 2000 a 5000 kg MS ha⁻¹ (Bravo et al. 2001; Kunst et al. 2006). Además, los pastos han desarrollado en este sitio raíces de diferentes tamaños, mejorando así la captura de agua y nutrientes (Zhang et al. 2019). Estas habilidades competitivas permiten que los pastos puedan persistir y coexistir con los arbustos. En áreas abiertas como el sitio bajo, el factor lumínico no es limitante, por lo que ocurre una mayor emergencia y crecimiento de las gramíneas (Kunst et al. 2012).

Por otra parte, el suelo del bajo presenta textura franco limosa en todo el perfil (Lorenz y Goelckle 1993). En suelos de textura fina el agua se almacena cerca de la superficie mientras que, en los suelos de textura gruesa, el agua percola a horizontes más profundos (Sala et al. 1997; Porta Casanella y Reguerin, 2005). Como teoría general, suelos de textura más gruesa favorecerían a los arbustos, mientras que suelos de textura más fina, a los pastos (Sala et al. 1997; Dodd y Lauenroth 1997).

En un trabajo anterior, en la misma área de estudio, se ha evaluado la velocidad de infiltración del agua en el suelo en sitios altos y bajos. En el mismo se ha encontrado que el tiempo a partir del cual un evento de lluvia de 75 mm h⁻¹ (evento recurrente en la provincia de Santiago del Estero cada 1,25 años) comienza a generar escorrentía de agua es mayor en el alto que en el bajo (123,37 min. vs. 73,57 min.) (Kunst et al. 2003). Estas diferencias revelan la alta

capacidad de infiltración que tiene el suelo del alto y se relaciona con la mayor densidad de raíces observadas en este sitio. Sin embargo, el factor sitio no resultó significativo estadísticamente.

En esta tesis se enfatiza sobre la distribución vertical de las raíces en el perfil del suelo, sin embargo, éstas se desarrollan en diferentes direcciones en el espacio edáfico creando un sistema de ramificaciones complejo (Dupuy et al. 2010). En el trabajo a campo, se ha observado que los sistemas radicales han explorado principalmente los primeros centímetros en forma horizontal (observación personal), característica que estaría asociada a la ubicación espacial de la mayor disponibilidad de agua y nutrientes (Ludwig et al. 2003). El sistema radical puede modificar su estructura morfológica en respuesta a las condiciones circundantes, y la distribución horizontal y vertical de las raíces es una manifestación de la habilidad de las plantas para aprovechar el agua y los nutrientes (Zhang et al. 2019).

En contraste con estos resultados, se han encontrado evidencias de que la Hipótesis de Walter explica la coexistencia pastos-arbustos en la estepa patagónica (Sala 1989) y en arbustales pampeanos (Peláez et al. 1994). En estos sistemas la textura del suelo juega un rol importante en la diferenciación de exploración radical. Algunos suelos de la estepa patagónica, a diferencia de los de la región Chaqueña, podrían tener en el subsuelo (aprox. 1 m) condiciones de textura fina, lo que les permitiría a las plantas, principalmente leñosas, absorber agua de estos horizontes (Dodd y Lauenroth 1997). Apoyando también esta teoría, Ansley y Castellano (2007) encontraron en los pastizales arbustificados con Mesquite (*Prosopis glandulosa*, 3 m de altura y 5 cm de diámetro) que las raíces de los pastos y leñosas exploran espacios diferentes.

2.5.2 Tamaño de las raíces

La mayor densidad media de raicillas tanto de pastos como de arbustos, desarrolladas principalmente en los horizontes superiores del suelo, podría atribuirse a una optimización de

la captura del agua, sobre todo en suelos de textura fina, como los de los sitios estudiados. Schroth (1999) y Casanova et al. (2007) consideran que las especies modifican sus estructuras para mejorar la absorción de los recursos más limitantes, por ej. mayor cantidad de raíces finas cuando el contenido de agua en el suelo disminuye. El factor tamaño de las raíces representa un aspecto clave en la adquisición de agua y nutrientes, enfatizando el rol de las raíces finas (Caldwell et al. 1991, Klimešová et al. 2018) permitiendo así la coexistencia de pastos y arbustos.

2.5.3 Espacios vacíos de raíces

Esta variable no aporta demasiada información para sustentar la hipótesis; sin embargo, al detectarse una elevada cantidad de celdas vacías en los muestreos del suelo, se decidió profundizar en su análisis. La probabilidad de encontrar espacios vacíos de raíces de arbustos es menor que la de encontrar espacios vacíos de raíces de pastos. La probabilidad de encontrar espacios vacíos aumenta con la profundidad. Muchos de estos vacíos de raíces son generados a partir de la actividad biológica de la micro y mesofauna, que forma crotovinas y galerías (Lorenz 1995), cuya presencia está asociada a suelos franco limosos, como los del área de estudio (Cumba et al. 2005).

Aunque el factor sitio no fue significativo, hubo mayor probabilidad de encontrar espacios vacíos de raíces totales (pastos + arbustos) en el alto que en el bajo, (Cuadro 1 del Anexo) considerando todo el perfil del suelo. La mayor densidad de raíces totales en el alto (Figura 2.2a) parece contradictorio con la mayor frecuencia de espacios vacíos en este sitio. Sin embargo, estos resultados podrían sugerir la existencia de algún patrón espacial de agregación (Ostertag 1998; Wakeling 2014), aunque faltarían más estudios para confirmarlo. El alto presenta muy frecuentemente, áreas de superficies variables sin cobertura arbórea, (observación personal) y probablemente con baja o nula presencia de raíces.

2.5.4 Densidad de raíces y densidad aparente del suelo

En ambos sitios la relación entre la densidad de raíces y la DAP fue negativa, aunque solo en el alto fue marginalmente significativa (Figura 2.4a). Este mayor grado de compactación del suelo en profundidad podría representar una limitante para el desarrollo de raíces, sin embargo, la DAP no alcanzó valores críticos. Esto lleva a sugerir que la distribución de las raíces estaría ligada a una distribución diferencial de los recursos. En el alto, la hojarasca producida por el estrato arbóreo (Navall, 2008) y las mejores condiciones de temperatura y humedad edáfica de la subcanopia (Anriquez et al. 2005; Ledesma, 2006) y de fertilidad (Eldridge y Soliveres 2014) incrementan el tiempo de desecación del suelo (Magliano et al. 2017) y reducen la densificación del mismo en los horizontes superiores (West et al. 2004). El mayor valor de DAP en el bajo en las tres profundidades (Figura 2.5) puede estar asociado al tipo de textura que prevalece, franco limosa en todo el perfil del suelo. El grado de compactación del suelo es influenciado por la textura del mismo (Campos Paciullo et al. 2010). Por otro lado, el bajo presenta una historia de pastoreo que puede haber densificado el suelo, impactando sobre la densidad de raíces (Bai et al. 2015) y sobre propiedades físicas y químicas del suelo (Archer 1996; Kunst et al. 2015). Las principales perturbaciones de la región: fuego, herbivoría y los tratamientos mecánicos pueden influir directamente sobre la densidad aparente del suelo, la disponibilidad de los recursos y por lo tanto sobre la distribución radical de los grupos funcionales.

2.6 Conclusiones

El patrón de distribución de raíces encontrado indica que los pastos y los arbustos superponen sus sistemas radicales en los horizontes superiores del suelo, aprovechando los pulsos menores de precipitación. De esta manera, la distribución vertical de las raíces no responde plenamente a la Hipótesis de Walter y por lo tanto la separación de nichos no explicaría la coexistencia entre pastos y arbustos. En los primeros horizontes existiría

competencia entre pastos y arbustos principalmente por el recurso agua, lo que conduce a pensar en la importancia de mantener la cobertura del suelo y así evitar pérdidas por evaporación. La separación de nichos se observaría en los sitios altos en capas más profundas del suelo donde las raíces de los arbustos están presentes pero las raíces de los pastos, no. En el bajo ambos grupos funcionales desarrollan raíces en todo el perfil del suelo, intensificando la competencia en este sitio. En el bajo, el factor luz no es limitante por lo que la competencia sería principalmente por agua y nutrientes. En ambos sitios, la densidad de raíces de pastos y arbustos fue superior en los horizontes superiores y disminuyó con la profundidad. La densidad radical de arbustos superó a la densidad de raíces de pastos, indicando una dominancia de los primeros sobre los últimos, en ambos sitios ecológicos.

En este capítulo se presentó que la densidad media de raicillas fue siempre mayor que la de los otros tamaños de raíces, y que la densidad de las mismas de los arbustos fue más alta que la de las gramíneas. Posiblemente ambos grupos funcionales hayan modificado sus estructuras radicales incrementando la producción de raicillas para poder absorber de manera más eficiente los recursos.

Capítulo 3 Competencia y facilitación entre pastos y arbustos

3.1 Introducción

3.1.1 Competencia y facilitación

El balance de las interacciones positivas y negativas que ocurren entre plantas vecinas permite conocer características de la coexistencia de las especies (Armas y Pugnaire 2011; Brooker et al. 2008). Una interacción negativa o de competencia ocurre cuando una planta perjudica el desempeño de plantas vecinas (ej. supervivencia, crecimiento o fecundidad). Una interacción positiva o de facilitación ocurre cuando una especie, denominada “nodriza”, modifica directa o indirectamente el ambiente biótico o abiótico, mejorando el desempeño de especies vecinas y/o propiciando el establecimiento de nuevas especies que aún no se presentan en la comunidad (Cock 2018).

Tradicionalmente, desde la ecología se ha enfatizado el rol de la competencia entre pastos y arbustos como factor determinante de la estructura de la vegetación (Scholes y Archer 1997; Walter 1971). A partir de los 90', hubo un incremento en la cantidad de estudios que valorizan el rol de la facilitación (Maestre et al. 2009; Bruno et al. 2003). Estos estudios encuentran mejores condiciones de fertilidad y de las condiciones microclimáticas bajo la canopia de las especies protectoras (Berdugo et al. 2018).

Las interacciones entre pastos y arbustos están determinadas por un balance de la competencia y la facilitación (Callaway y Walker 1997). Este balance varía según las condiciones de estrés y el ciclo de vida de las especies (Callaway y Walker 1997; Scholes y Archer 1997; Armas et al. 2004; Dohn et al. 2013). Las condiciones de estrés suelen ocurrir porque la disponibilidad de los recursos es limitada, y ésta varía a lo largo de gradientes ambientales.

3.1.2 Modelo de Bertness y Callaway (1994)

La literatura ofrece teorías para entender el balance de competencia y facilitación que ocurren en las comunidades vegetales, generando oportunidades de coexistencia estable (Baudena et al. 2010; Schwinning y Kelly 2013). Una de estas teorías es la expresada por Bertness y Callaway (1994), que predice que las interacciones cambian de competencia a facilitación cuando el estrés aumenta. Interacciones positivas suelen presentarse comúnmente en ambientes sometidos a un alto estrés abiótico, como por ejemplo el efecto nodriza de algunas especies de árboles y arbustos sobre el crecimiento de otras bajo su canopia, en zonas áridas (Bertness y Callaway 1994; Callaway y Walker 1997). Hay estudios que apoyan esta teoría (Pugnaire y Hasse 1996; Callaway & Walker, 1997; Brooker, 2008). Sin embargo, hay otros estudios que no han encontrado relación alguna entre las interacciones vegetales y el gradiente de estrés, o proponen que existen respuestas variables (Ludwig et al. 2003, Armas y Pugnaire 2011).

Algunos trabajos sugieren que en situaciones de aridez, domina la competencia (Tielbörger y Kadmon 2000; Maestre y Cortina 2004), o bien que los efectos positivos disminuyen (Kitzberger et al. 2000; Koyama y Tsuyuzaki 2012). Maestre et al. (2009) plantean una redefinición de la hipótesis del gradiente ambiental, en la que consideran que solo algunas combinaciones de estadios de vida de las especies y factores estresantes se adecúan a la misma. En un ambiente semiárido, Pugnaire y Hasse (1996) demostraron que existe facilitación entre un arbusto del género *Retama* y una herbácea del género *Marrubium*, probablemente debido a mejoras en la disponibilidad de nutrientes y agua en el suelo. Hay un debate vigente en lo que respecta al balance de interacciones entre especies según gradientes de estrés por disponibilidad de agua (Butterfield et al. 2015). Estas inconsistencias en los resultados pueden deberse a la heterogeneidad de los ecosistemas áridos y semiáridos y a la complejidad de factores que intervienen en el balance de las interacciones (Cock 2018).

3.1.3 Niveles de estudio de las interacciones

La estructura de la vegetación chaqueña cambia a lo largo de un gradiente ambiental (principalmente de precipitación y suelos) (Bucher 1982; Morello 1968). Las condiciones abióticas que prevalecen en cada sitio ecológico son diferentes. Por lo tanto, cabe pensar que estas diferencias podrían influir sobre las interacciones de competencia y facilitación y por lo tanto sobre la coexistencia de pastos y arbustos. Las especies compiten por luz, agua, espacio, nutrientes y al mismo tiempo se protegen unas a otras de los efectos de los herbívoros, u otros competidores (Brooker et al. 2008).

En el cuadro 1.1 del capítulo 1 y en el capítulo 2, se ha expuesto una serie de resultados de investigaciones propias, locales caracterizando la distribución de los recursos en el alto y en el bajo. Estos estudios indican que la radiación fotosintéticamente activa es menor bajo el canopy arbóreo del alto que en el bajo (Ledesma 2006) y que el contenido de humedad del suelo y de nutrientes es menor en el alto que en el bajo (Albanesi et al. 2003; Anriquez et al. 2005). Estas diferencias en la disponibilidad de recursos, a escala de sitio, representan un primer nivel de estudio (Figura 3.1) y responde a una necesidad de analizar las variaciones de las interacciones de competencia y facilitación en sitios contrastantes (Brooker et al. 2008).

En un segundo nivel de estudio, se consideran los grupos funcionales y las especies presentes en los sitios ecológicos. La magnitud y el tipo de interacción puede cambiar según la ontogenia de las especies que interactúan y sus características (Maestre et al. 2009). Las especies presentan rasgos funcionales, es decir características morfológicas, fisiológicas o fenológicas medibles a nivel individual (Violle et al. 2007). Estas características les permiten a las especies coexistir de forma estable en una comunidad aprovechando los recursos de forma diferencial (Maracahipes et al. 2018) y en algunos casos, desplazando a especies con estrategias menos eficientes (Al-Namazi et al. 2016).

Las especies del bosque suelen presentar rasgos funcionales asociados con estrategias adquisitivas, que les permiten competir mejor por la luz y los nutrientes del suelo (Hoffman et al. 2012; Marachipes et al. 2018). En las especies de sabanas y pastizales predominan características relacionadas a la protección contra el fuego, como el espesor de la corteza (Hoffman et al. 2012; Dantas et al. 2013) y contra la alta radiación solar como la baja área foliar específica o el grosor de las hojas (Marachipes et al. 2018).

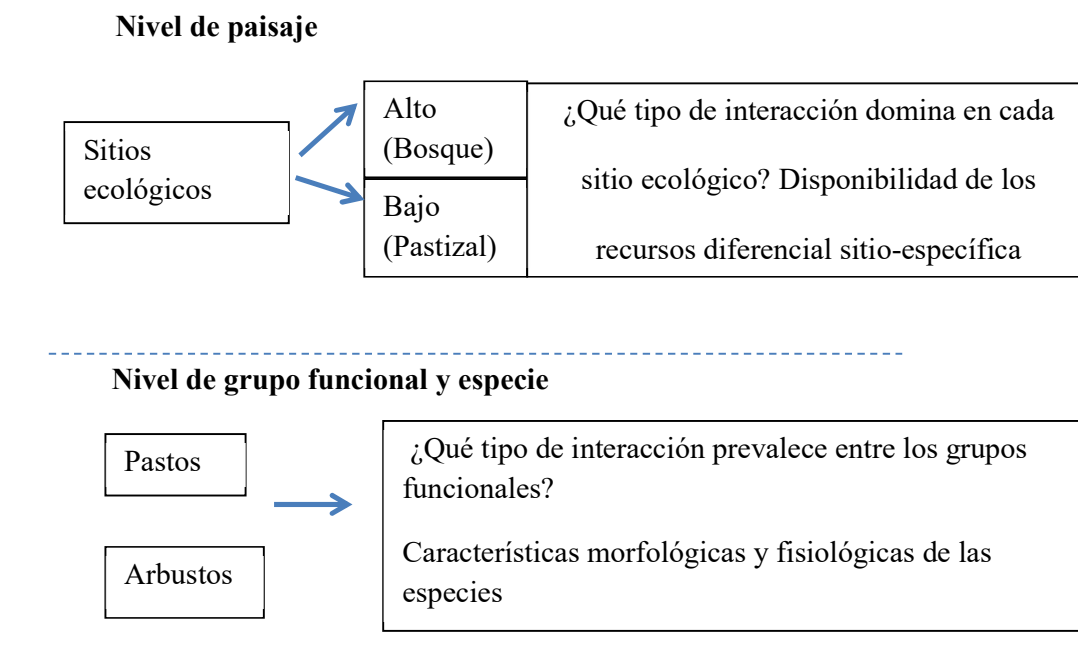


Figura 3.1 Representación esquemática de los niveles de estudio de las interacciones competencia y facilitación y algunas preguntas que esta tesis busca responder.

3.1.4 Cuantificación de las interacciones

Cuantificar la magnitud de las interacciones que ocurren en un sitio determinado, permitiría determinar si predomina la competencia o la facilitación. Existe un amplio debate acerca de cuál es el instrumento más apropiado para medir los efectos netos de las interacciones entre organismos (Wilson et al. 2007) y la mayoría de estos trabajos pone foco sobre la competencia por los recursos. Por ejemplo, las especies pueden presentar una alta habilidad competitiva en términos de una rápida búsqueda y captura de recursos y en la asignación de la biomasa (Grace y Tilman 1990). Otros autores sugieren que las interacciones entre las especies en un bosque varían con la disponibilidad de los recursos en el sitio (Del Rio et al. 2013; Pala et al. 2017).

Existen índices que permiten evaluar el tipo de interacción entre especies o grupos funcionales y su intensidad (Wilson 2007) y que comparan el desempeño de una planta objetivo que crece aislada o mezclada con vecinos (Armas et al. 2004; Wilson 2007; Kikvidze et al. 2011). El desempeño puede ser determinado a través de la biomasa aérea, la producción de semillas, la tasa de crecimiento relativa u otra variable ecológica apropiada (Foster 2002; Wilson 2007). Las tasas de crecimiento de pastos y arbustos son indicadores de la eficiencia en el uso de los recursos (Montenegro et al. 1979). Comparar índices de competencia permite también predecir el crecimiento de las especies leñosas en un bosque (Contreras et al. 2011; Pala et al. 2017).

En esta tesis se aborda el estudio de un índice de interacción (Armas et al. 2004) en relación a los sitios ecológicos representativos del Chaco semiárido y a los grupos funcionales pastos y arbustos, presentes en los mismos. Las especies de pastos y arbustos del bosque y pastizal en el Chaco semiárido presentan diferentes habilidades para capturar recursos y sostenerse en el tiempo. Algunas especies de gramíneas, han disminuido su densidad debido al sobrepastoreo y al cambio en la frecuencia del fuego, prevaleciendo aquellas con mejores

habilidades competitivas y tolerancia a estas perturbaciones. Eventos de fuegos ocurridos durante todos los años en sabanas limita la germinación, emergencia y crecimiento de algunas gramíneas, especialmente las más palatables (Kunst et al. 2003). El estudio de las interacciones entre plantas se desarrolla mediante experimentos de remoción de biomasa, que analizan los efectos de diferentes especies vecinas (o grupos funcionales) sobre una especie objetivo (Goldberg y Werner 1983).

3.2 Hipótesis, predicciones y objetivos

En el alto ocurre un mayor estrés abiótico (menor disponibilidad de luz solar en la subcanopia, menor contenido de humedad en el suelo y de nutrientes que en el bajo) por lo que las interacciones positivas dominarían en la primera posición acorde a la teoría de Bertness y Callaway (1994).

Se predice que el alto presentaría un menor contenido de humedad del suelo que el bajo, acorde a antecedentes locales (Lorenz 1995; Anriquez et al. 2005; Ledesma 2006) de esta manera en el primer sitio ocurriría la facilitación reflejada en el signo positivo del índice de interacción relativo *RII*, (del inglés Relative Interaction Index) mientras que en el segundo sitio prevalecería la competencia, manifestada en el signo negativo de *RII*.

Los objetivos de este capítulo fueron: a) evaluar el contenido de humedad del suelo en los sitios ecológicos alto y bajo; b) analizar el tipo de interacción que prevalece entre pastos y arbustos en los sitios bajo estudio, mediante el uso del índice de interacción *RII* y c) relacionar *RII* con la humedad del suelo.

3.3 Materiales y métodos

3.3.1 Trabajo de campo

Los experimentos para evaluar la competencia y la facilitación, se desarrollaron en la misma área de estudio descrita en el capítulo 1, en los sitios ecológicos alto y bajo. El diseño de este experimento consistió de un control y dos tratamientos en los cuales arbustos y pastos fueron removidos experimentalmente, con tres réplicas de cada tratamiento y 3 réplicas del control, en cada sitio, siguiendo metodología propuesta por Sala et al. (1997). Los tratamientos se aplicaron al azar a 9 parcelas de 20 x 20 m distanciadas entre sí a 10 metros, en cada sitio (9 en el alto y 9 en el bajo, total de parcelas en el experimento=18). Si bien, se trata de pseudorréplicas debido a dificultades logísticas de realizar otro experimento en otros sitios similares, se siguieron las recomendaciones de Hurlbert (1984), sobre el interespaciado (disposición espacial de los tratamientos) y la aleatorización de los tratamientos. El mismo diseño se aplicó en ambos sitios ecológicos. El tratamiento solo pastos, (**P**) se realizó cortando todos los arbustos en la base del tallo y aplicando un arbusticida (aminopyralid, este producto actúa sobre el tocón). El tratamiento solo arbustos, (**A**) se realizó cortando los pastos con motoguadaña y se controló el rebrote con aplicación de herbicidas que no afectaron a las leñosas. En el Control (**P+A**) no se realizó remoción de los grupos funcionales. Al momento de la aplicación de los tratamientos el área estaba clausurada al pastoreo hace aproximadamente 10 años. El estudio se desarrolló entre el 2013 y el 2015. Se registraron las variables: biomasa aérea acumulada en los pastos, volumen en los arbustos y humedad del suelo, en todos los tratamientos realizados. La Figura 3.2 resume los aspectos metodológicos más importantes de esta parte del estudio.

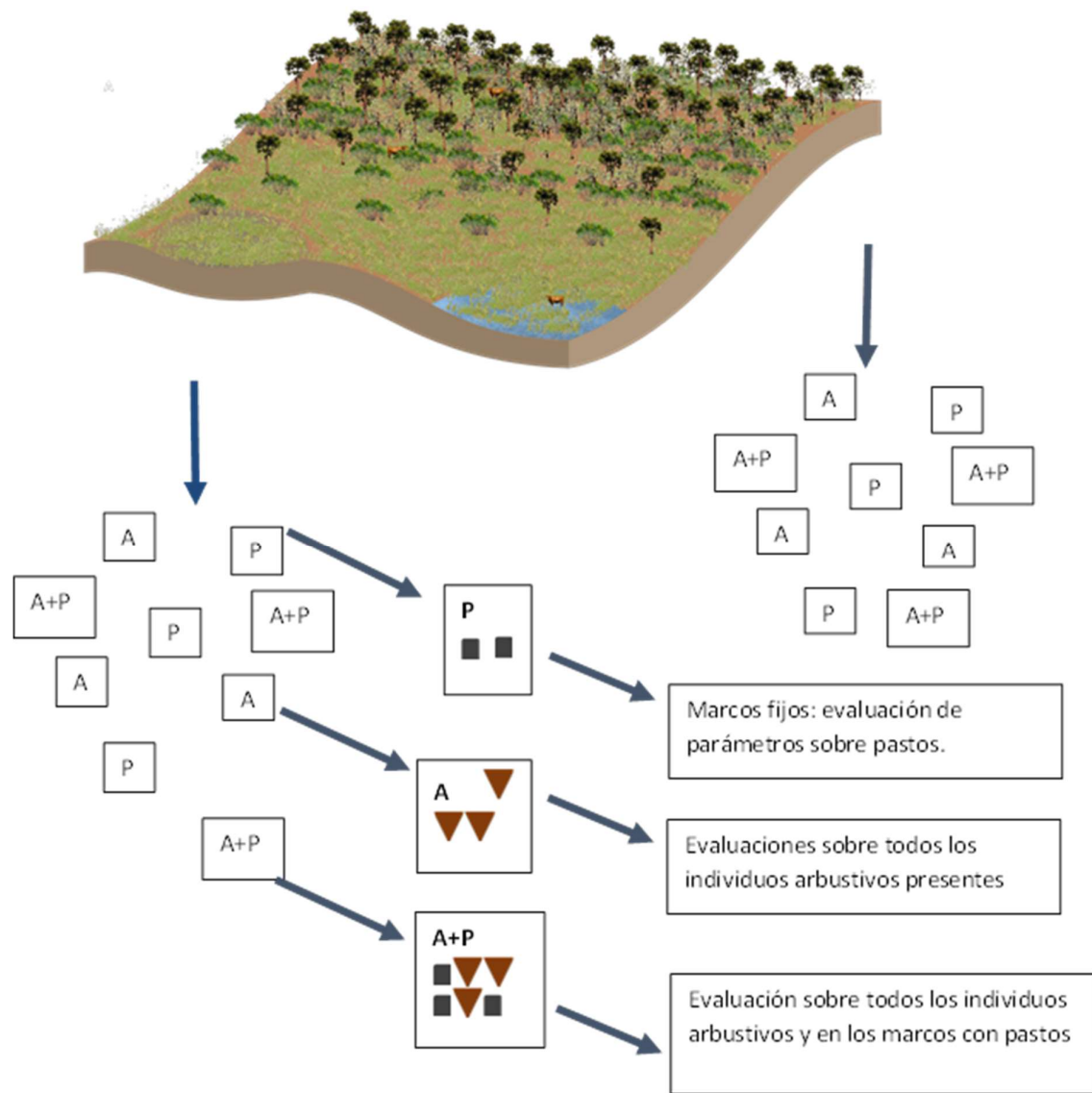


Figura 3.2 Esquema metodológico de los experimentos en los sitios ecológicos Alto (Bosque) y Bajo (Pastizal): parcelas con tratamiento A (eliminación de pastos), P (eliminación de arbustos) y P+A (control, sin eliminación de grupos funcionales).

3.3.2 Determinación de la humedad del suelo (HS)

Esta variable se midió en ambos sitios ecológicos, en todas las parcelas correspondientes a los tratamientos A, P y A+P con $n=2$ por parcela, al final del período de crecimiento (abril-mayo), momento en el que los procesos de mineralización comienzan a estabilizarse, porque las precipitaciones cesaron y las temperaturas comienzan a descender.

Las muestras se tomaron con barreno a las profundidades 0-0,35 m, 0,35-1 m y 1,5 m, consecutivamente, durante los años 2013, 2014 y 2015. Los resultados se expresaron en porcentaje en peso.

3.3.3 Acumulación de biomasa aérea anual de pastos

En cada parcela se instalaron 3 marcos fijos de 0,25 m², sobre plantas vigorosas, de apariencia saludable para evitar pérdidas por muerte. Se consideró mata al conjunto de vástagos o macollos (Gillet 1984). Se evaluó la biomasa aérea anual de cada mata (gr/mata), el material verde fue cortado y llevado a estufa a 60°C, durante 24 hs. hasta peso constante. Los cortes se realizaron sobre los mismos marcos en otoño en los años 2013, 2014 y 2015, ya que se busca estudiar la acumulación de la biomasa aérea anual en cada tratamiento. El primer año representó un corte de inicio, es la acumulación de biomasa generada durante un período de por lo menos 10 años sin pastoreo. Se grafican los valores medios de biomasa de pastos para los años 2014 y 2015 para ambos sitios.

En el sitio alto, no se encontró la suficiente cantidad de plantas de gramíneas nativas que pudieran conformar las parcelas con sus unidades experimentales, por lo que se decidió trabajar con una pastura implantada de *Megathyrsus maximus* (Jacq.) B.K. Simon & S.W.L. Jacobs var. *maximus*. La biomasa de *M. maximus* es similar a la de las gramíneas nativas del bajo *T. pluriflora* y *P. pappipherum* (Ledesma 2006; Kunst et al. 2012). Las parcelas del alto, corresponden a un área de un ensayo implementado en el año 2006 mediante un tratamiento de rolado de baja intensidad RBI, que fue clausurado al pastoreo desde ese momento hasta después de la finalización de este ensayo. Este tratamiento fue selectivo y perturbó al mínimo la vegetación nativa conservando las funciones ecosistémicas de las leñosas del bosque como la sombra, el aporte de mantillo y forraje (Kunst et al. 2012; 2014; Rejžek et al. 2017). Después de 7 años de este primer tratamiento, las especies leñosas arbustivas recuperaron casi en un 90% su cobertura inicial (datos aún no publicados).

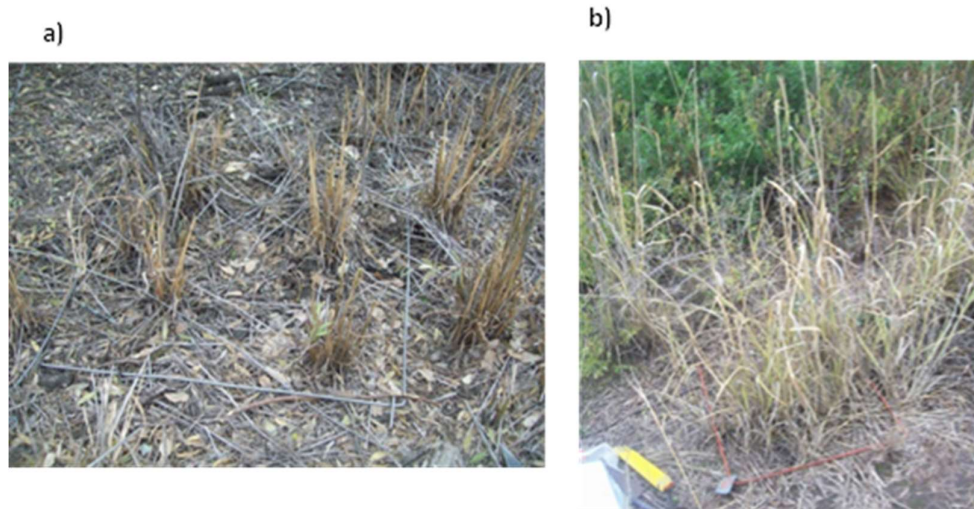


Figura 3.3. Marcos fijos instalados en: a) parcela del sitio bajo en la que se eliminaron los arbustos, y b) parcela del sitio bajo con arbustos (Control).

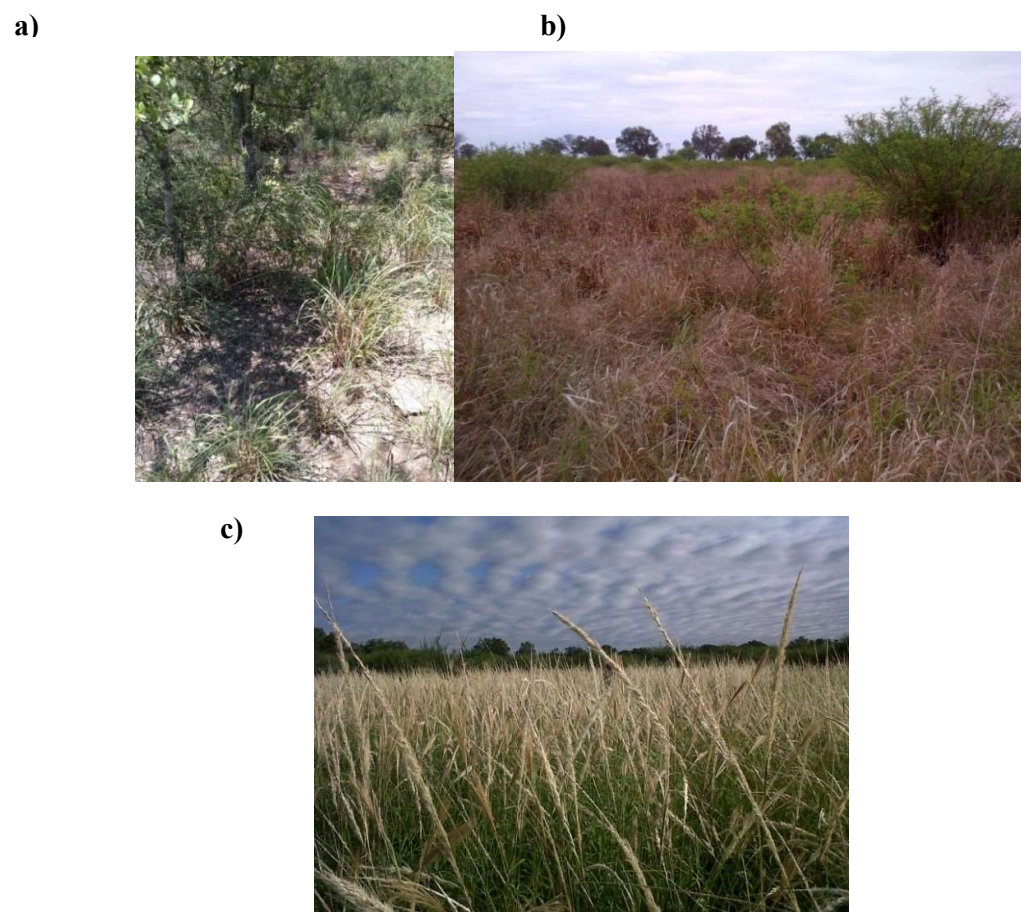


Figura 3.4 a) Parcela del sitio alto con arbustos, b) parcela del bajo con arbustos y c) parcela del bajo, una estación de crecimiento posterior a la eliminación de los arbustos. Campo Experimental Francisco Cantos, EEA Santiago del Estero

3.3.4 Crecimiento de arbustos

Se usó la variable volumen como un predictor del crecimiento de los arbustos, para ello se identificó a cada individuo presente en las parcelas A y A+P, en los que se determinó: altura (m) y diámetros ortogonales (m). A partir de los diámetros ortogonales se calculó el área de proyección sobre el suelo, que representa la cobertura arbustiva. El volumen individual de los arbustos (m³) fue estimado asimilando cada individuo a una forma geométrica conocida (ej. cono invertido, semiesfera) (Rango et al. 2005; Kunst et al. 2012, Ledesma et al. 2018b). Esta determinación solo se realizó para el año 2014. Se presentan los gráficos del volumen medio de los arbustos en los tratamientos con y sin pastos para los dos sitios.

3.3.5 Determinación del tipo de interacción y su intensidad

Siguiendo a Armas et al. (2004), se calculó el índice de interacción relativo *RII*, (del inglés Relative Interaction Index) para evaluar la interacción entre pastos y arbustos. Para los pastos, se utilizaron los valores de biomasa aérea anual de las gramíneas mediante la fórmula 3.1:

$$RII = (B_{ca} - B_{sa}) / (B_{ca} + B_{sa}), \quad (3.1)$$

dónde: B_{sa} y B_{ca} son respectivamente la biomasa aérea anual de los pastos que crecieron en las parcelas sin arbustos y la biomasa de los pastos que crecieron en presencia de los mismos. *RII* tiene un rango de valores con límites definidos [-1, +1], es positivo cuando predomina la facilitación, negativo cuando predomina la competencia y cero cuando el balance de la interacción es neutro o no existe tal interacción. Se compararon los índices en cada sitio y para cada grupo funcional.

En los arbustos se tomaron para el cálculo de *RII*, los valores de volumen de arbustos, usando la ecuación 3.1:

$$RII = (V_{cp} - V_{sp}) / (V_{cp} + V_{sp}),$$

donde: V_{sp} y V_{cp} son respectivamente el volumen de los arbustos que crecieron en las parcelas sin pastos y el volumen de los arbustos que crecieron en presencia de los mismos.

Se calculó el índice *RII* en tres especies de arbustos de cada sitio, en el alto: *Capparis atamisquea* (atamisqui), *Senegalia gilliesi* Steud. (garabato) y *Celtis ehrenbergiana* (tala). En el bajo: *Schinus bumelioides* Johnst. (molle), *Vachellia aroma* (tusca) y *Celtis ehrenbergiana* (tala).

3.3.6 Análisis estadístico

-Humedad del suelo (HS) para todos los años del estudio: se realizó un análisis de modelos lineales, usando como variables dependiente HS y como independientes: año (2013, 2014, 2015); sitio (alto y bajo) y profundidad (0-0,35 m, 0,35-1m, 1-1,5m).

-Humedad del suelo (HS) posterior a los tratamientos de remoción (2014 y 2015), se analizó la HS para cada año (por separado) mediante modelos lineales, usando como variables dependiente HS, en función de: sitio, (alto y bajo), tratamiento (A: solo arbustos, P: solo pastos y A+P: control) y profundidad (0-0,35 m, 0,35-1m, 1-1,5m). No se incluyeron los datos del año 2013, porque solo sirvieron como punto de partida del experimento y los tratamientos aún no se habían realizado.

-Acumulación de biomasa de pastos y volumen de arbustos: se compararon las medias mediante test de Tuckey y se grafica cada variable en función de: a) año y del sitio para los pastos y b) sitio para los arbustos, solo se presentan los datos volumen de arbustos para el año 2014. Los modelos a campo usados para estas variables fueron los siguientes:

Acumulación de biomasa de pastos = $f(\text{año (2014, 2015)}, \text{sitio (alto, bajo)}, \text{Tratamiento (Sin arbustos, Control)}, \text{Repeticiones (3 parcelas por tratamiento)}, \text{Marcos (3)}) = 72$ unidades experimentales.

Volumen de arbustos = $f(\text{sitio (alto, bajo)}, \text{Tratamiento (Sin pastos, Control)}, \text{Repeticiones (3 parcelas por tratamiento)}, \text{Especie (3 por sitio x 5 individuos por especie)}) = 180$ unidades experimentales.

-Índice *RII*: se analizó el índice *RII* mediante análisis de modelos lineales para: a) los pastos, con las variables independientes, año (2014 y 2015), sitio y especie; b) los arbustos, con las variables independientes sitio y especie; y c) el conjunto de pastos más arbustos, con las variables independientes, sitio, grupo funcional y especie. Se utilizaron pruebas de T, para la comparación de medias dentro de los factores con significancia.

-Relación entre *RII* y HS: se realizó análisis de regresión lineal entre el *RII* y la HS, usando el índice de los pastos (años 2014 y 2015) y el de los arbustos por separado y *RII* de pastos + arbustos, por sitio y por especie (solo el año 2014). Se realizaron las pruebas de AIC y BIC (Criterio de información de Akaike y criterio de información bayesiano, respectivamente). Se graficaron solo las relaciones significativas.

El factor Año representa la variación interanual de las precipitaciones que impactan sobre el contenido de HS. Sitio representa la variación de suelos y vegetación en una toposecuencia. Grupo funcional representa las características morfofisiológicas y las estrategias de captura de recursos, que diferencian a los pastos y a los arbustos. Especie representa los rasgos funcionales específicos. Todas las variables fueron testeadas con un $\alpha < 0,05$. Se utilizó el programa estadístico INFOSTAT (Di Rienzo, et al. 2018). Para todos los datos se probaron normalidad y homogeneidad de varianzas.

3.4 Resultados

3.4.1 Humedad del suelo para todos los años del estudio

La HS fue estadísticamente diferente entre los años evaluados (2013, 2014, 2015) $p<0,0001$, el sitio no mostró un efecto significativo, las interacciones año*sitio y sitio*profundidad sí lo mostraron ($p<0,0001$). En la Figura 3.5 se presentan los valores de HS para los tres años y en los dos sitios. En el 2013 y en el 2015 la HS del alto fue menor en relación al bajo, situación inversa sucedió en el 2014. La HS incrementó con la profundidad en el alto para los años 2013 y 2015 y en el bajo solo para el 2013 (Figura 3.6). En el año 2014 ambos sitios mostraron un patrón similar, la HS disminuyó hasta el metro de profundidad y luego vuelve a ascender a los 1,5 m. Para este año, la reducción de HS en el primer metro fue mayor en el bajo en relación al alto. En el año 2015, el menor contenido de HS se observa en los primeros cm en ambos sitios.

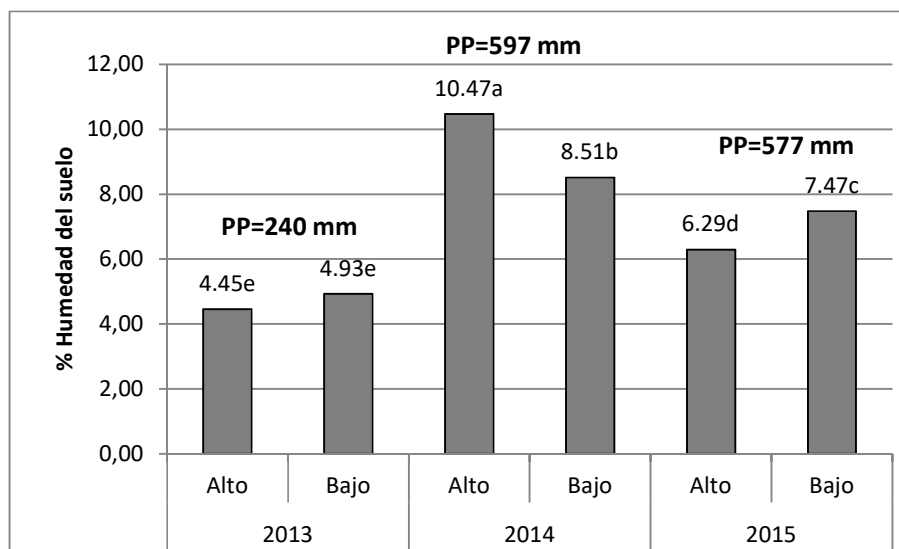


Figura 3.5 % de Humedad del suelo para tres años, en dos sitios ecológicos alto y bajo del Chaco semiárido. PP=Datos de precipitaciones acumuladas durante el período de lluvias. Letras diferentes indican diferencias significativas. Datos proporcionados por la Estación

meteorológica INTA Santiago del Estero. Campo Experimental Francisco Cantos, EEA Santiago del Estero.

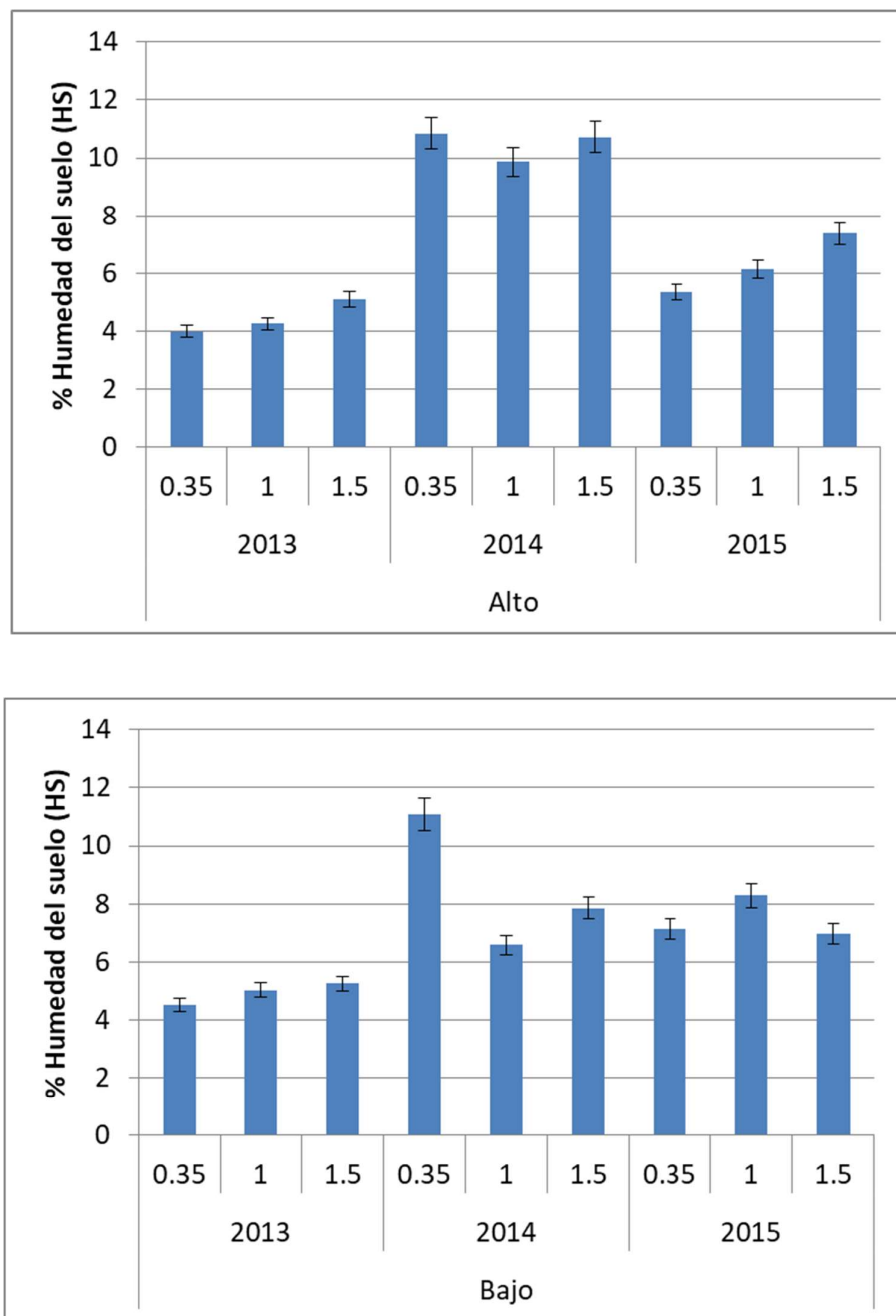


Figura 3.6 % de Humedad en el suelo, en tres profundidades (0,35 m; 1 m y 1,5 m) para tres años consecutivos en los sitios alto (a) y bajo (b) del Chaco semiárido. Campo

experimental Francisco Cantos. Las precipitaciones para los años 2013, 2014 y 2015 son 240 mm, 597 mm y 577 mm. respectivamente.

3.4.2 Humedad del suelo para los años posteriores a los tratamientos

El factor sitio y la interacción sitio*profundidad resultaron significativos para los años 2014 y 2015 (Cuadro 3.1). En el 2014, la HS del alto fue superior en relación al bajo y en el 2015 fue inverso (Cuadro 3.1). El tratamiento fue altamente significativo en el año 2015 y marginalmente para el año 2014. Para los dos años la HS del tratamiento P fue mayor que el control, es decir la remoción de arbustos produjo un incremento en la HS. En el año 2014, la remoción de pastos redujo la HS mientras que en el 2015 no la modificó en relación al control.

3.4.3 Biomasa de pastos y volumen de arbustos

Los valores de biomasa de pastos acumulada en las parcelas sin arbustos y en las parcelas control durante los años 2014 y 2015, se presentan en la Figura 3.7. Para ambos sitios y para los dos años, se observa que los pastos presentaron mayor biomasa promedio en las parcelas sin arbustos que en las parcelas control, indicando competencia entre ambos grupos funcionales (Figura 3.7).

Cuadro 3.1 Valores de p y medias de la humedad del suelo % HS, para los sitios alto y bajo, en los tratamientos P (solo pastos), Control (pastos más arbustos) y A (solo arbustos), a tres profundidades (0-0,35 m, 0,35-1 m, 1-1,5 m), para los años 2014 y 2015. *Letras diferentes indican diferencias significativas entre niveles de un mismo factor a un $p=0,05$.

		2014		2015	
Año					
Factor	Nivel	%HS	<i>P</i>	%HS	<i>P</i>
Sitio	Alto	10,47 ^a	0,001	6,3 ^a	0,004
	Bajo	8,54 ^b		7,5 ^b	
Tratamiento	P	10,46 ^b	0,064	8,14 ^b	0,0002
	Control	9,18 ^{ab}		6,11 ^a	
Profundidad	A	8,88 ^a		6,35 ^a	
	0-0,35 m	11,01 ^a	0,001	6,21 ^a	0,094
	0,35-1 m	8,23 ^b		7,22 ^a	
	1-1,5 m	9,29 ^b		7,28 ^a	
Sitio*Tratamiento			0,126	0,067	
Sitio*Profundidad			0,033	0,026	
Trat*Profundidad			0,034	0,094	

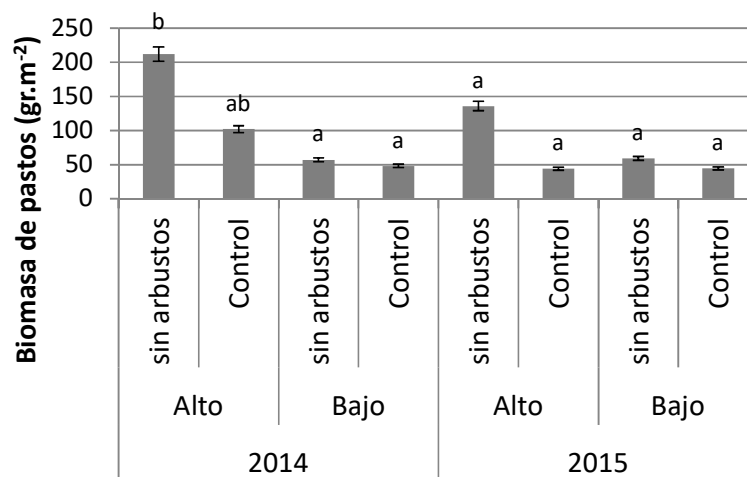


Figura 3.7 Biomasa (gr.m⁻²) de pastos que crecieron en las parcelas sin arbustos y en las parcelas control (con arbustos) en el sitio alto y bajo, para los años 2014 y 2015. Campo

Experimental Francisco Cantos, EEA Santiago del Estero. Letras diferentes dentro de cada año indican diferencias significativas.

Además, el volumen medio de los arbustos también mostró una reducción en las parcelas con pastos, indicando una interacción negativa entre arbustos y pastos (Figura 3.8) en ambos sitios.

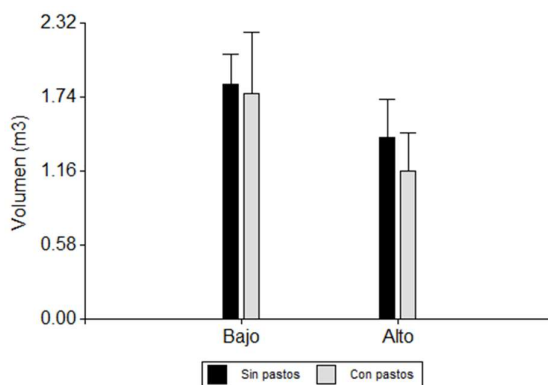


Figura 3.8 Volumen promedio de arbustos (m^3) en las parcelas sin pastos y en las parcelas control (con pastos) en los sitios alto y bajo, para el año 2014. Campo Experimental Francisco Cantos, EEA Santiago del Estero.

3.4.4 Determinación de RII

Solo el factor sitio fue significativo ($p=0,023$) para RII de los pastos (Cuadro 3.2); presentando un valor de RII en el bajo de -0,25 y en el alto 0,09. Ningún factor resultó significativo para RII de los arbustos ni para el RII del conjunto pastos y arbustos. El factor año no resultó significativo, ambos años presentaron valores de precipitación similares y levemente mayores a la media histórica (Figura 3.5). En general, la mayoría de los casos presentan valores negativos, esto estaría indicando que prevalece la competencia, principalmente por el agua y la luz. Sin embargo, muchos de estos valores se acercan a 0, es decir a relaciones neutras según Armas et al. (2004).

Cuadro 3.2 Anova para el Índice relativo de interacción *RII*, a) para los pastos; b) para los arbustos y c) para ambos grupos funcionales. Promedios de *RII* para los sitios.

RII para pastos

Fuente de var.	G.L.	F	p
Año	1	0,04	0,8475
Sitio	1	5,78	0,0231
Especie	1	0,07	0,7925

RII para arbustos

Fuente de var.	G.L.	F	p
Sitio	1	0,09	0,770
Especie	4	1,84	0,136

RII para pastos y arbustos

Fuente de var.	G.L.	F	p
Sitio	1	0,10	0,7535
GF	1	0,10	0,7535
Especie	6	1,74	0,1328

3.4.5 *RII* y la humedad del suelo

En los dos años estudiados 2014 y 2015 la relación entre el índice *RII* para los pastos y la humedad del suelo mostró una asociación negativa, aunque solo para el año 2015 resultó significativa (Figura 3.10a). Analizando por especie, solo se encontró significancia para *M. máxima* para el año 2014, sugiriendo que las interacciones de esta pastura con sus vecinos

está determinada por la humedad del suelo ($RII=2,31-0,24*HS$, $p=0,055$; $R^2=0,43$). La relación entre RII de los arbustos y la humedad del suelo no presentó buen ajuste, ni fue significativa; esto podría estar indicando una falta de dependencia del crecimiento de los arbustos con la humedad del suelo.

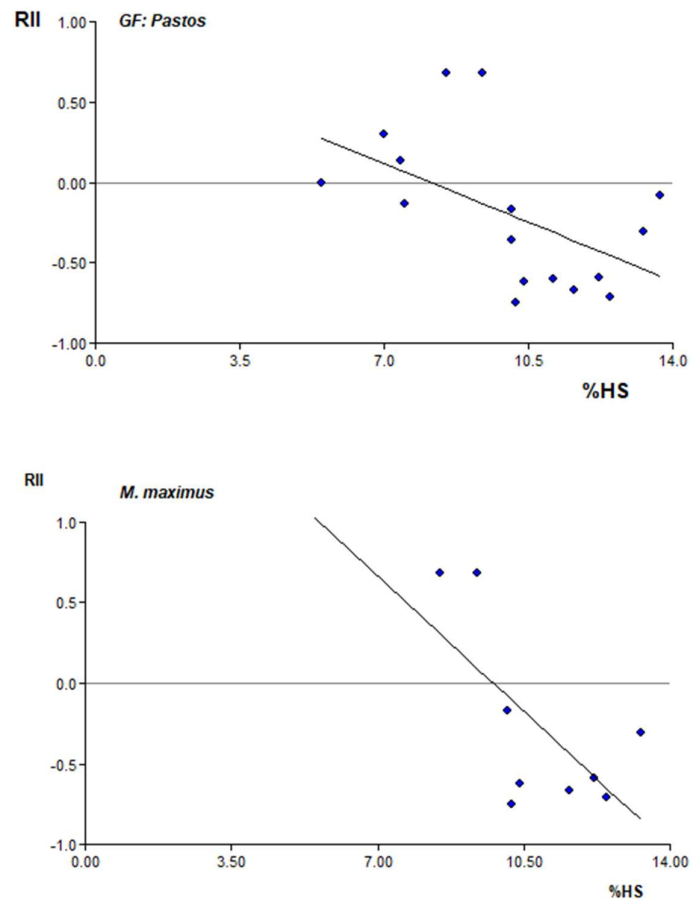


Figura 3.9 a) RII (Índice de interacción relativo) del grupo funcional pastos vs. HS (% humedad del suelo) para el año 2015: $RII=0,85-0,10*HS$, $p=0,034$; $R^2=0,15$ y b) RII de la especie *M. maximus* vs. HS para el año 2014: $RII=0,04-0,10*HS$, $p=0,047$; $R^2=0,22$.

3.5 Discusión

3.5.1 Análisis de R_{II} y Humedad del suelo

Se parte de la predicción que el alto presentaría un menor contenido de humedad del suelo que el bajo, y de esta manera en el primer sitio ocurriría la facilitación reflejada en el signo positivo del índice R_{II} , mientras que en el segundo prevalecería la competencia, manifestada en el signo negativo de R_{II} , acorde a la teoría de Bertness y Callaway (1994).

En este estudio se encontró una relación levemente negativa entre R_{II} y la HS para los pastos en los años 2014 y 2015, que fue solo significativa para el año 2015 (Figura 3.9 a). Para este grupo funcional, existe una tendencia a que el tipo de interacción cambie de competencia a facilitación a medida que disminuye el contenido de agua en el suelo, coincidente con lo propuesto por Bertness y Callaway (1994). Esta relación negativa indica una dependencia del agua del suelo, por parte del grupo de los pastos. Bond (2008) sostiene que los pastos presentan una respuesta más sensible a los pulsos de los recursos en relación a los arbustos. Los pastos serían mejores competidores que las leñosas cuando comparten el espacio radical y crecen junto a plántulas de leñosas (Bond 2008). Dentro del grupo de los pastos solo para la especie cultivada *M. maximus* en el año 2014, se encontró significancia estadística en la relación R_{II} vs. HS.

El mayor contenido de HS observado en los años 2014-2015 en las parcelas con pastos (sin arbustos) (P) y el menor contenido de HS en las parcelas con arbustos (sin pastos) (A) para el año 2014 (Cuadro 3.1) podría estar indicando que: a) la cobertura de pastos puede mantener la humedad del suelo, y b) existe un mayor consumo de agua por los arbustos cuando se encuentran solos (A) que cuando están acompañados de pastos (Control). Se asume que, el menor contenido de humedad en el suelo estaría indicando un mayor consumo por las especies (Butterfield et al. 2015), aunque se debe tener en cuenta que también existen pérdidas por

evaporación y percolación hacia capas más profundas. En este estudio la cobertura de pastos podría estar reduciendo las pérdidas por evaporación (Cuadro 3.1 y Figura 3.7). El mayor consumo de agua hasta el metro de profundidad (Cuadro 3.1) podría estar asociado al hallazgo en el capítulo anterior, que pastos y arbustos superponen sus raíces en los horizontes superiores. De esta manera aprovechan los recursos principalmente agua, de espacios comunes, generando interacciones competitivas. A diferencia de lo expuesto por Sala et al. (1989) para ecosistemas patagónicos, estos resultados estarían indicando que la competencia por el agua ocurre hasta 1 m de profundidad.

En este estudio se ha analizado el contenido de agua en el suelo, factor limitante en regiones áridas y semiáridas (Kurc y Small, 2004), asociado al balance de interacciones en dos sitios ecológicos. Sin embargo, coexisten múltiples factores que deberían ser considerados en el análisis de la coexistencia (Bulleri et al. 2008), como la luz y los nutrientes. En otros estudios se ha evaluado el factor radiación que llega al estrato herbáceo y arbustivo en el sitio alto, el cual representa una limitante lumínica para las especies que componen este estrato (Ledesma, 2006) generando competencia entre los grupos funcionales.

3.5.2 Análisis de *RII* entre sitios

El objetivo de este capítulo fue analizar el tipo de interacción que prevalece entre pastos y arbustos en cada sitio ecológico usando el índice *RII* que compara el desempeño de los pastos y arbustos que crecieron con y sin vecinos (Armas et al. 2004). Solo en el análisis de *RII* de los pastos, el factor sitio resultó significativo (Cuadro 3.2). En el bajo *RII* fue negativo sugiriendo una prevalencia de las interacciones negativas entre los pastos y sus vecinos. En el alto *RII* fue levemente positivo, casi neutro (Cuadro 3.2), sugiriendo que los pastos podrían relacionarse mediante la facilitación con sus vecinos, acorde con lo expuesto en la hipótesis, o también que

la coexistencia de pastos y arbustos, podría sostenerse sin la exclusión de alguno de ellos. En ambientes donde el agua es limitante, los arbustos podrían mejorar la fertilidad del suelo y las condiciones microclimáticas bajo sus canopeos (Maestre et al. 2009). Sin embargo, son necesarios más años de estudios sobre el mismo experimento para poder confirmar esta tendencia. Resulta complicado establecer un balance de interacciones entre los grupos funcionales presentes en una comunidad vegetal, dado que existen numerosos factores involucrados (Pala et al. 2017). Aun así, los experimentos de remoción de especies, realizados a campo, como el abordado en esta tesis, sirven para conocer en forma general cómo ocurren las interacciones (Goldberg y Werner 1983).

Si bien el factor especie para R_{II} de arbustos y para R_{II} del conjunto de pastos y arbustos (Cuadro 3.2) no fue significativo por lo que no es concluyente, pero sí sugestivo (Ramsey y Schafer 2002). Este resultado sugiere indagar más el efecto de las diferencias entre especies en el estudio de las interacciones (Bowker et al. 2010; Maestre et al. 2016) y sus respuestas bajo diferentes condiciones ambientales (Chesson y Warner 1981). Algunas respuestas observadas en las especies estudiadas son:

P. pappipherum y *T. pluriflora* presentaron valores de R_{II} cercanos a 0. Ambas son gramíneas nativas del sitio bajo, y presentan similar biomasa aérea (Kunst et al. 2006). Probablemente, se hayan adaptado de manera semejante a las condiciones del ambiente y a las perturbaciones, como el fuego y el pastoreo, y puedan relacionarse de manera similar con sus vecinos.

M. maximus es una especie cultivada con una biomasa alta (aprox. 5000 kg MS ha⁻¹) pero cuando comparte espacio y recursos con los arbustos, reduce su productividad primaria aérea (Kunst et al. 2014) y prevalece la competencia ($R_{II} = -0,27$) (Figura 3.9).

C. atamisquea fue el único arbusto con un valor positivo de *RII* (0,30) (Figura 3.9) y contrasta de manera significativa con *S. gilliesi* (-0,82) y con *V. aroma* (-0,35). *C. atamisquea* es una especie arbustiva ubicua del sitio alto, su estrategia perennifolia la torna una buena productora de hojas y flores (Valladares, 2008, Saracco, 2017), por lo que le permitiría crecer sin mayores dificultades cuando está acompañada de pastos vecinos. Por otro lado, *S. gilliesi* (garabato) y *V. aroma* (tusca) interactúan negativamente con sus vecinos, estas especies presentan hábito caducifolio, altas de tasas de fotosíntesis y mayores tasas de crecimiento que las perennifolias (Villar et al. 2008).

3.6 Conclusiones

Estos resultados representan una primera aproximación a campo, sobre las interacciones que ocurren entre pastos y arbustos, en dos sitios alto (bosque) y bajo (pastizal), mediante ensayos de exclusión de grupos funcionales. En general la tendencia fue que las interacciones cambiaron de competencia a facilitación a medida que disminuyó la HS, aunque las relaciones solo para los pastos y, particularmente para *M. maximus*, tuvieron significancia estadística. Solo para el grupo de los pastos el valor de *RII* sugirió que en el bajo prevalecerían las relaciones de competencia, mientras que en el alto serían más frecuentes las relaciones neutrales y de facilitación.

Capítulo 4 Mecanismo regenerativo: emergencia de pastos y rebrote de arbustos post-disturbios en el Chaco semiárido.

❖ Parte de estos resultados dieron origen a la siguiente publicación:

Ledesma R., Kunst C., Bravo S., Leiva M., Lorea L., Godoy J. y Navarrete V. 2018. Developing a prescription for brush control in the Chaco region, effects of combined treatments on the canopy of three native shrub species. *Arid Land Research and Management* 32(3): 351-366.

4.1 Introducción

4.1.1 Mecanismo regenerativo

Los mecanismos de regeneración que permiten coexistir a pastos y arbustos y los factores que determinan las proporciones relativas de los componentes herbáceos y leñosos a lo largo de diferentes sitios, no están claros aún (Sankaran et al. 2004, Archer et al. 2017). La coexistencia de pastos y arbustos puede ser explicada mediante mecanismos demográficos (dinámica de las poblaciones) (Sankaran et al. 2004) que ocurren principalmente en sabanas y pastizales donde la variabilidad climática y/o los disturbios (fuego y pastoreo, fundamentalmente) limitan la germinación y el establecimiento de plántulas de leñosas y su transición a clases maduras (Jeltsch et al. 1996; Higgins et al. 2000).

Las condiciones ambientales varían a lo largo del año y entre años, por lo cual las especies podrán establecerse en momentos diferentes (Warner y Chesson, 1985; Silvertown, 2004). Chesson y Warner (1981) definen un mecanismo denominado “efecto almacenaje” por el cual el potencial regenerativo de las especies de un sitio (banco de semillas, banco de yemas) se encuentra latente hasta que las condiciones ambientales sean favorables para pulsos de establecimiento de nuevos individuos y rebrotes vegetativos (Higgins et al. 2000, Bellingham 2000, Bond y Migdley, 2001; Silvertown 2004). Cuando ocurre un pulso de reclutamiento de

leñosas en áreas abiertas, se generan nuevas cohortes de individuos que presentan características morfofisiológicas (espesor de corteza, tasa de crecimiento, almacenamiento de reservas en raíces, entre otras). Estas características varían entre las especies y les confiere a las mismas la capacidad de sobrevivir a disturbios como el pastoreo y el fuego, siempre y cuando su frecuencia e intensidad les permitan conseguir el espesor de corteza necesario para sobrevivir y proteger los tejidos de crecimiento (para rebrotar) y/o recargar los bancos de semillas del suelo. Las características de los bancos de semillas (tamaño, persistencia), las tasas de germinación, el éxito en el reclutamiento-establecimiento y las habilidades para rebrotar de las especies brindan una idea del potencial regenerativo del sitio (Bond y Midgley, 2001; Bond 2008).

La teoría del efecto almacenaje define algunas condiciones para que ocurra la partición temporal de nichos que permita la coexistencia de las especies; éstas son: las respuestas al ambiente son especie-dependiente, una respuesta positiva va a conducir a mayor competencia y algunos factores en los estadios de vida deben regular el crecimiento de la población en períodos desfavorables (Facelli et al. 2005). El mecanismo efecto almacenaje que depende de fluctuaciones ambientales, les permitiría a las especies que existen con una baja densidad en el ambiente poder recuperarse (Angert et al. 2009) y así evitar su exclusión.

4.1.2 Estrategias de vida de las especies

Las especies presentan ciertos rasgos funcionales como: la tasa de crecimiento, la periodicidad foliar, la distribución de fotoasimilados, la localización y tamaño de su banco de yemas y la capacidad de formar bancos de semillas persistentes (Lloret 2005; Barchuk et al. 2006, Bravo et al. 2018) que les permiten responder a la variabilidad ambiental y mantenerse. Las estrategias son básicamente dos: a) rebrotar a partir de yemas en órganos aéreos y/o subterráneos o b) formar nuevos individuos a partir de semillas (Kruger et al. 2017). Sin

embargo, hay especies facultativas que ejercen las dos estrategias y otras, sin estrategias evidentes, que pueden desaparecer con los disturbios (Pausas y Keeley, 2014).

Banco de semillas

El banco de semillas del suelo (BSS) es el conjunto de semillas viables que representan el potencial reproductivo de las comunidades vegetales (Roberts 1981; Henderson et al. 1988). Éste se constituye como un reservorio de la comunidad frente a cambios ambientales, una fuente de resiliencia de las comunidades vegetales (Lipoma et al. 2017) que asegura la perpetuación de las especies con reproducción sexual (Abdala 2016). Las perturbaciones pueden afectar la producción de semillas a través de la remoción de biomasa. A largo plazo, esto impacta sobre la densidad y composición del banco de semillas del suelo: las especies cuyas semillas no presenten reposición en el banco, tendrán otros mecanismos para recuperarse o podrían llegar a desaparecer de la comunidad (Lipoma et al. 2017). Los bancos de semillas han sido clasificados de diferentes maneras y por diversos autores (De Souza et al. 2006; Lipoma et al 2017). Funes et al. (2003) sugieren que la topografía influye sobre la formación del banco de semillas en el suelo y la densidad y persistencia de las semillas en el suelo.

La emergencia y el estado de plántula son períodos sensibles y decisivos para la supervivencia del individuo y la persistencia de una población (Salisbury y Ross, 1992). La comprensión de los controles de la emergencia y el establecimiento de las especies en condiciones de campo resulta compleja, debido fundamentalmente a la gran cantidad de factores ambientales que interactúan (Wester 1995). Además, las perturbaciones pueden introducir cambios en los procesos de emergencia y reclutamiento (Bond y Migdley 2001; Bond 2008).

Banco de yemas

Las especies toleran perturbaciones como el fuego debido a una característica evolutiva, como es la protección de un banco de yemas viable que produce rebrotes (Wright y Bailey 1982; Casillo et al. 2012; Clarke et al. 2012; Bravo et al. 2018). La habilidad para rebrotar brinda información sobre los procesos demográficos en las especies leñosas (Bond 2008). Estudios recientes han destacado el rol del rebrote como un modo de persistencia en ecosistemas diversos (Bravo et al. 2018) y en el tamaño de la planta y el número de rebrotes previo a una perturbación (Bond y Migdley 2001; Bond 2008; Pausas y Keeley 2014). El número de rebrotes determina el tamaño del banco de yemas, sugiriendo mayor tejido meristemático en corona y raíces (Malanson y Trabaud 1988).

La habilidad para rebrotar está íntimamente asociada a la severidad de los disturbios; por ejemplo, en sitios quemados del Monte Austral se ha encontrado que fuegos de alta severidad reducen la cobertura de especies arbustivas rebrotadoras de los géneros *Prosopis*, *Condalia*, *Schinus*, entre otros (Bran et al. 2007). Los patrones de rebrote (basal, epicórnico, de órganos subterráneos) pueden variar entre las especies y frente a diferentes tipos e intensidad de disturbios (Bravo et al. 2014; 2019; Herrero et al. 2015; Ledesma et al. 2018b). Esto genera la necesidad de estudios más detallados a nivel de comunidad y en diferentes sitios ecológicos para disponer de información más precisa y poder delinear planes de manejo más sustentables.

4.1.3 Estrategias de las especies chaqueñas

En bosques de la región Chaqueña Occidental de Argentina se determinó que alrededor del 50% de las especies leñosas de la vegetación establecida se encuentran en el banco de semillas del suelo (Abdala 2016). Las especies arbustivas chaqueñas son principalmente rebrotadoras, multicaulinales (Bravo et al. 2018) y destinan principalmente sus recursos a desarrollar, mantener y proteger al banco de yemas (Kruger et al. 2017). Estas especies se caracterizan por una elevada eficiencia para rebrotar desde el banco aéreo de yemas (Bravo et al. 2018; 2019) o a partir de yemas localizadas en órganos subterráneos (Herrero et al. 2015).

Sin embargo, podría tratarse de especies facultativas, que bajo condiciones ambientales favorables podrían establecer nuevos individuos a partir del banco de semillas. En el Chaco serrano, también se ha determinado que las especies leñosas se regeneran principalmente por rebrote posterior al fuego (Torres et al. 2013; Herrero et al. 2013). La intensidad del rebrote y los cambios de hábitos de crecimiento responden a características específicas como el tamaño del banco de yemas su localización y el grado de protección de las cortezas (Bravo et al. 2008, 2014).

4.1.4 Perturbaciones

Una perturbación puede definirse como un evento discreto, que modifica las condiciones naturales y produce cambios en la estructura de las comunidades vegetales (Sousa 1984). En el contexto de esta tesis se sigue a White y Pickett (1985) quienes consideran apropiado usar el término perturbación, cuando se trata principalmente de acciones antrópicas y bajo el control de un experimentador. Las perturbaciones pueden ser descritas mediante: a) la intensidad, fuerza física del evento por unidad de tiempo, por ejemplo: el calor liberado en un fuego, la potencia de una maquinaria, etc.; b) la severidad, el impacto sobre el organismo, comunidad o ecosistema, por ejemplo: la cantidad de biomasa removida y c) la frecuencia: el número de eventos por unidad de tiempo, entre otros (White y Pickett 1985). Las perturbaciones modifican el ambiente físico, por lo tanto, las respuestas de las especies incluyen el efecto del evento mismo sumado a la respuesta a los cambios ambientales que éstos producen (Facelli et al. 2005). El conocimiento de estas respuestas es clave para el manejo de la vegetación (Vesk et al. 2004).

a) Fuego

Las primeras crónicas ambientales del área de estudio mencionan las inundaciones y el fuego, ambos los disturbios más frecuentes en el Chaco (Morello 1968). A principios del siglo XX, las comunidades vegetales de la región Chaqueña presentaban una alta inflamabilidad debido a la gran cantidad de combustible fino y las condiciones climáticas (Morello et al. 2007). La introducción del ganado bovino alrededor de 1940 modificó las comunidades vegetales originales (Adámoli et al. 1990), reduciendo la disponibilidad de combustibles finos, provocando un cambio en el régimen del fuego y conduciendo a un severo incremento de la densidad de las especies leñosas (Morello y Adámoli 1974).

Existen pocos estudios sobre el régimen de fuego en los ecosistemas chaqueños (Kunst et al. 2014). El régimen de fuego de sabanas de *Elionurus muticus* y de ecotonos (sitios de transición entre la sabana y el bosque) del Chaco seco, ha sido estudiado mediante técnicas dendrocronológicas, estimándose una recurrencia del fuego de 3 a 5 años, en el último siglo (Bravo et al. 2001). El fuego en los sitios de bosque no es muy común, debido a la escasa disponibilidad de material fino (Kunst et al. 2015). Sin embargo, el estrato arbustivo presenta rasgos que le otorgan inflamabilidad al bosque chaqueño (Santacruz et al. 2019), razón por lo cual los arbustales puros suelen arder más que los bosques, pero menos que los pastizales (Landi et al. 2017).

El fuego puede ser usado bajo condiciones de prescripción, con objetivos concretos (Fernandes et al. 2013), como es el manejo del estrato arbustivo. En la práctica del fuego prescripto se debe considerar el régimen natural de fuego de cada ecosistema y proceder bajo condiciones meteorológicas controladas (Wright y Bailey 1982). Casillo et al. (2012) encontraron que: a) el fuego tuvo un primer efecto depresor en la emergencia de gramíneas nativas en sabanas, (mismo sitio de estudio que esta tesis) pero luego de dos años el establecimiento de este grupo funcional se incrementó y b) el fuego redujo el establecimiento

de las especies leñosas. Jaureguiberry et al. (2011) analizaron la inflamabilidad de los grupos funcionales pastos, herbáceas, arbustos y árboles, encontrando patrones similares: los pastos fueron los más inflamables y los arbustos fueron más inflamables que los árboles.

b) Rolado

El rolado es un tratamiento mecánico que se aplica a la vegetación para reducir la densidad y la cobertura de arbustivas y promover el crecimiento de especies herbáceas (Kunst et al. 2012). Este tratamiento puede ser de baja intensidad, utilizando maquinaria de bajo porte y peso, generalmente se trata de un tractor que arrastra un rolo, que es un cilindro de metal que puede estar o no lastrado con agua. Este tipo de rolado de baja intensidad (RBI) se realiza con criterios silvícolas, permite mantener una cantidad aceptable de individuos arbóreos y una parte de la regeneración (Navall 2008; Kunst et al. 2012). Rejžek et al. (2017) indicaron que este tratamiento mantuvo la composición de especies y servicios ecosistémicos del bosque del área de estudio. En las sabanas, el rolado se realiza con el objetivo de reducir la cobertura de arbustivas y facilitar la germinación de gramíneas nativas.

La coexistencia entre pastos y arbustos está regida por las características de las perturbaciones implementadas y las respuestas de las especies. Este capítulo estudia la emergencia de pastos y arbustos y el rebrote de los últimos, en los sitios alto y bajo, en relación a las perturbaciones fuego y rolado y bajo el enfoque del efecto almacenaje.

4.2 Hipótesis, predicciones y objetivos

El potencial de regeneración por rebrote y semillas que representa el efecto almacenaje de las especies de pastos y arbustos, permite su coexistencia en función de la intensidad de los disturbios y de las características del sitio ecológico.

Predicción 1. La emergencia de pastos y arbustos ocurre por episodios a lo largo del período primavera-estival viéndose comprometidas:

- a) las poblaciones de leñosas en el bajo donde la intensidad del fuego es más alta, en relación al alto, debido a la mayor acumulación de combustible fino y;
- b) las poblaciones de gramíneas en el alto donde el banco de semillas de este grupo es reducido.

Predicción 2. La capacidad de rebrote de las especies arbustivas disminuye con la intensidad de fuego y según la especie. Especies arbustivas más hábiles para rebrotar presentan mayores oportunidades de persistir y coexistir con los pastos.

Los objetivos específicos de este capítulo fueron: a) evaluar la coexistencia pastos-arbustos mediante el estudio de la emergencia de ambos grupos funcionales post-fuego, en los sitios ecológicos alto y bajo a lo largo del período primavera-estival y b) determinar la capacidad de rebrote de tres especies arbustivas características del Chaco semiárido, bajo dos intensidades de fuego.

4.3 Materiales y métodos

4.3.1 Fundamento de los tratamientos empleados

Existen dos grupos de métodos sugeridos en la literatura para la aplicación de perturbaciones en comunidades invadidas por arbustos: a) la repetición de un simple disturbio (por ej. fuego-fuego, Peterson y Reich 2001) y/o b) una combinación de disturbios en secuencia (ej. mecánico-fuego, Lohmann et al. 2014). La secuencia tratamiento mecánico-fuego ha sido exitosa para reducir la densidad y el volumen de los arbustos y promover el desarrollo de los pastos (Paynter y Flanagan 2004; Vesik et al. 2004; Thompson y Purcell 2016). En esta tesis se decidió aplicar como tratamiento la secuencia rolado-fuego, debido que a partir de la

experiencia se conoce que, cuando los ecosistemas están invadidos por leñosas, el combustible fino (pastos) es insuficiente para iniciar una quema, por lo que es necesario que el tratamiento mecánico cumpla este fin, en forma previa. En la región hay información disponible sobre los efectos de las perturbaciones, sólo en forma individual sobre los componentes pastos y arbustos (Kunst et al. 2012; Ledesma et al. 2018b).

La intensidad del fuego varía principalmente en función de la época de la quema y la cantidad de combustible (Kunst et al. 2003, Joubert et al. 2012; Ledesma et al. 2018). Por ello en el experimento 2 se trabajó con dos fechas de quema, la temprana en julio y la tardía en octubre. Generalmente las condiciones meteorológicas reinantes en julio son propicias para fuegos de baja intensidad mientras que en octubre las condiciones son más extremas y los fuegos suelen ser de alta intensidad. Además, en este mismo experimento se usaron dos cargas de combustible para simular dos intensidades de fuego diferentes.

El efecto almacenaje se evaluó sobre la emergencia de las especies y su habilidad para rebrotar, posterior a las perturbaciones rolado y fuego, que actuaron en forma sinérgica. Los experimentos se realizaron en dos momentos diferentes y bajo dos diseños experimentales distintos, en la misma área de estudio descripta en el capítulo 1.

4.3.2 Experimento 1. Emergencia de las especies post-perturbaciones

Para estudiar la primera predicción se instalaron 3 parcelas experimentales y un control en cada sitio (4 parcelas en el alto y 4 en el bajo). Las parcelas, de 20 x 20 m cada una, estuvieron distanciadas entre sí por calles cortafuegos de 6 m de ancho.

Tratamientos:

Alto: las parcelas fueron roladas en el año 2014, con el objetivo de incrementar el combustible fino, sin siembra de pasturas megatérmicas. La quema se realizó el 29/10/2015.

Bajo: las parcelas fueron roladas en el año 2009 y al momento de comenzar este estudio disponían de suficiente combustible fino (pastos nativos) para la quema (6 años desde el rolado). La quema en el bajo se realizó el 7/10/2015.

Ambas quemas se realizaron bajo condiciones de prescripción (Cuadro 4.1) (Kunst et al. 2001). El área de estudio estuvo clausurada al pastoreo, aproximadamente desde el 2009 y durante todo el período de estudio.

4.3.3 Evaluaciones a campo

Previo al fuego, en cada uno de los sitios se estimaron: a) cantidad de combustible fino herbáceo en pie expresada en kg ha^{-1} ; b) densidad de individuos leñosos m^{-2} , c) riqueza de especies y d) carga (kg ha^{-1}) de los combustibles leñosos finos, medianos y gruesos (Cuadro 4.1). En el sitio bajo las únicas gramíneas presentes fueron: *Pappophorum pappipherum* y *Trichloris pluriflora*, mientras que en el alto dominó *Trichloris crinita*. La cantidad de combustible fino se estimó a partir del peso del material vegetal cosechado en marcos de $0,25 \text{ m}^2$ ($n=5$ por parcela o unidad experimental) mediante corte y secado a estufa durante 48 horas. Los combustibles medianos y gruesos fueron evaluados mediante el Método de Brown (Brown 1974).

Posterior al tratamiento fuego se evaluó la emergencia de las especies, contabilizando el número de plántulas usando un marco (no fijo) de $0,10 \text{ m}^2$ aleatoriamente en cada parcela, con un $n=5$. Se asistió al campo una vez cada 15-20 días, desde la fecha de quema hasta febrero de 2016 (10 evaluaciones). Las plántulas se clasificaron por grupo funcional: leñosas, latifoliadas y gramíneas. Las latifoliadas fueron incluidas en estas evaluaciones, ya que generalmente, posterior al fuego, se observa una alta emergencia de este grupo (Kunst et al. 2012). Se definió como plántula emergida a toda plántula observada en la superficie del suelo menor a cinco centímetros de altura (Casillo et al. 2012). Las especies presentaron variaciones

de color, forma o tamaño lo que permitió a simple vista identificarlas como plántulas recientemente emergidas (Casillo et al. 2012).

4.3.4 Análisis estadístico

Se probó la normalidad de los datos y homogeneidad de varianzas. Se compararon las medias de las variables: cantidad de combustible fino, densidad de individuos leñosos m^{-2} , carga de los combustibles leñosos finos, medianos y gruesos. Se utilizó el procedimiento GLM para el análisis de la emergencia de plántulas para cada grupo funcional (pastos, latifoliadas y leñosas) mediante el siguiente modelo:

$$\text{Emergencia (plántulas } m^2) = f(\text{sitio, tratamiento, fecha})$$

Sitio (alto, bajo) x Tratamiento (3 parcelas con fuego y 1 parcela control) x Fecha de muestreo (10) x repeticiones (10) = 800 unidades experimentales.

Se realizó un segundo análisis GLM para cada sitio y para cada grupo funcional, tomando como factores tratamiento y fecha.

Tratamiento representa la aplicación de la combinación de dos perturbaciones rolado+fuego, considerando los cambios físicos producidos en el ambiente, principalmente en el suelo, los cuales determinarán la dinámica de la emergencia. *Sitio*: representa las variaciones en suelos y topografía entre el alto y el bajo, considerando principalmente la dinámica del agua y la disponibilidad de luz. *Fecha de muestreo*, representa las variaciones climáticas dentro de la estación de crecimiento que impactan sobre la emergencia de las especies. No se trata de medidas repetidas ya que no se vuelve a medir sobre el mismo marco o unidad experimental. Se empleó el programa InfoStat versión 2015 (Di Rienzo et al. 2008). A posteriori se compararon las medias mediante test de Duncan, empleando un $\alpha = 0,05$.

4.3.5 Experimento 2. Habilidad para rebrotar de los arbustos

Para estudiar la predicción 2, se realizó este estudio a nivel de especie, para ello se seleccionaron tres arbustos *Schinus bumelioides* Johnst. (*Anacardiaceae*), *Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm. var. *ehrenbergiana* (*Celtidaceae*), y *Senegalia gilliesii* Steud. (*Fabaceae*). La primera es ubicua del bajo, la segunda aparece en ambos sitios y la tercera se encuentra con mayor frecuencia en el alto. Presentan una altura máxima de 3.5 m, son multicaulinales y con ramas espinosas. El área de estudio no tuvo fuegos desde fines de 1980. El rolado fue aplicado un año antes de las quemas experimentales, sin la siembra de pasturas, con el objetivo de incrementar la disponibilidad de combustible fino, al igual que en el experimento anterior. La quema se realizó una sola vez en cada parcela.

Este segundo experimento se realizó durante dos años sucesivos (2008 y 2009). Se establecieron 120 parcelas de 2 x 2 m al azar, distanciadas entre sí al menos por 5 m. En el centro de cada parcela se señaló un individuo de cada especie. Se quemaron 60 parcelas cada año, (30 en la fecha temprana y 30 en la tardía) con 5 réplicas por individuo, siguiendo a Rissi et al. (2017). Los tratamientos fueron: a) Fecha de quema, temprana (Julio) y tardía (octubre) (cada parcela se quemó solo una vez); b) carga de combustible fino: alta 8000 kg MS ha⁻¹ (representa las situaciones de alta biomasa aérea, por ejemplo, en pasturas subtropicales) y baja, 4000 kg MS ha⁻¹, correspondiente a valores de biomasa de pastos nativos. Se agregó combustible fino (gramíneas cortadas de áreas cercanas y colocadas sobre la parcela) para alcanzar la carga deseada (Drewa 2003). La carga de los residuos leñosos (W, kg MS ha⁻¹) remanente posterior al rolado fue evaluada en cada parcela, mediante el método propuesto por Brown (1974).

Manipulando las cargas y las fechas de quema, podemos superar las limitaciones de los fuegos de vegetación sin prescripción, donde la intensidad, la velocidad de avance, la severidad y otros indicadores del comportamiento del fuego son desconocidos. Este enfoque que permite

cambios en la intensidad y severidad del fuego, es útil para relacionar las respuestas de las especies como por ejemplo, la posterior emergencia (Drewa 2003, Facelli 2005). La fecha de quema tardía y la alta carga representan fuegos de alta intensidad.

4.3.6 Evaluaciones a campo

a) Comportamiento del fuego

Las quemas se realizaron usando antorchas de precisión, en dirección perpendicular al viento dominante, generalmente N-NE (Figura 4.1). Las variables usadas para caracterizar el comportamiento del fuego, fueron:

I: intensidad de fuego, representa la energía liberada en la quema y fue estimada por el largo de la llama (Alexander 1982, formula 3).

$$I (\text{kWm}^{-1}) = 259:83 * LL^{2,174} \quad (3)$$

Donde LL= es el promedio de largo de llama, estimado visualmente por dos observadores independientes. Se asume que, a mayor LL, mayor es la intensidad de fuego (Alexander 1982).

Tiempo de residencia. Se registró el tiempo que tarda el fuego en recorrer toda la parcela (tt, minutos), y el tiempo que lleva el consumo de los combustibles (tf, minutos)

Estos parámetros dan una idea de la severidad del fuego, a mayor tiempo de residencia del mismo, más severo es el efecto en la vegetación y en el suelo (Wright y Bailey 1982; Stoof et al. 2013).

Se evaluó la temperatura del suelo en 12 parcelas (3 especies x 2 cargas x 2 fechas de quema) mediante termocuplas K ubicadas delante y por detrás de cada arbusto y sobre el suelo, dentro de la parcela. Las termocuplas conectadas a un datalogger Campbell X10, se instalaron

solo en el segundo año. Se grafican los valores de temperatura máxima para las tres especies estudiadas, según la localización de la termocupla.



Figura 4.1 Quema prescrita en parcelas del sitio ecológico bajo. Campo Experimental Francisco Cantos, Santiago del Estero, Argentina.

b) Estructura aérea de los arbustos

Un mes antes y una estación de crecimiento después del fuego, se registró: a) la altura H , (m); b) el área de canopy medio, estimado por los dos diámetros ortogonales (m) y c) el número de rebrotes por planta S (conteo). A partir de estos datos, se calculó el volumen de cada arbusto V (m^3) asumiendo que su arquitectura se asemeja a una forma geométrica de cono invertido (Kunst et al. 2012). Los cambios en la estructura de los arbustos debido al fuego se calcularon usando la fórmula:

$$DifV = -I * (V_i - V_a) \quad (1)$$

$$DifS = -I * (S_i - S_a) \quad (2)$$

Dónde: sufijos *i* y *a* representan las mediciones de Volumen (V) y de rebrotes (S) tomadas antes y una estación de crecimiento después del fuego, respectivamente. La media de DifS es también un indicador del vigor y del éxito del rebrote (Malanson y Traub 1988).

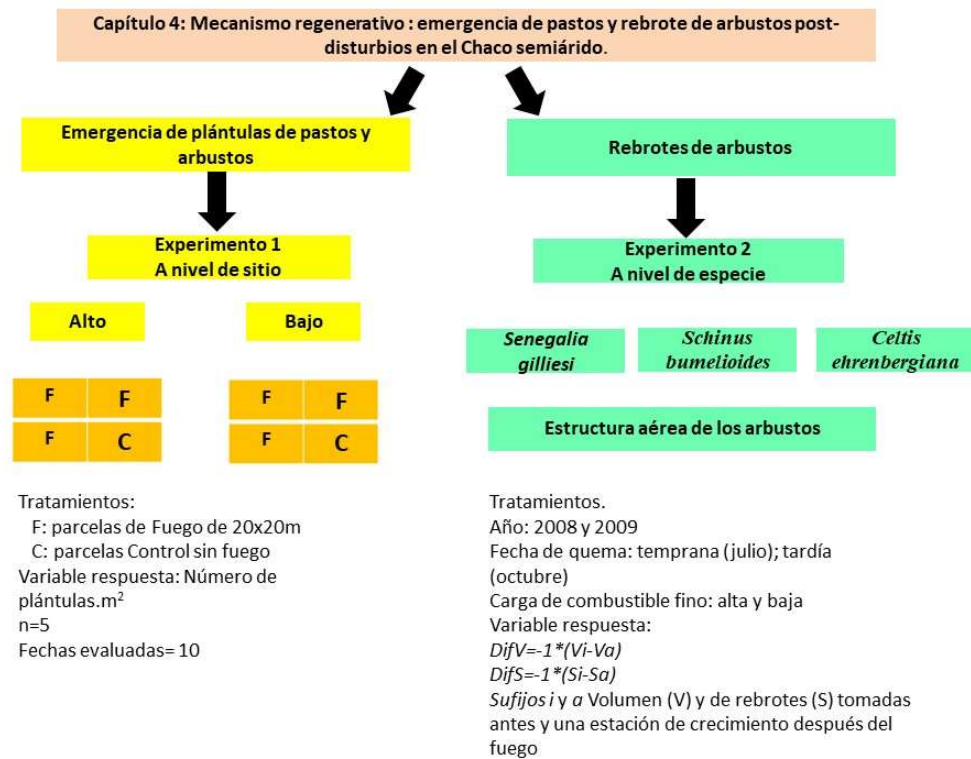


Figura 4.2 Esquema metodológico de los experimentos del capítulo 4.

$$DifV \text{ y } DifS = f(\text{año, fecha de quema, carga de combustible fino, especie})$$

Año (2008 y 2009) x Fecha de quema (julio y octubre) x Carga de combustible fino (alta y baja) x especie (3) x repeticiones (5) = 120 unidades experimentales.

El factor año representa la variación climática anual que influye sobre la severidad del fuego (Dale et al. 2001). La fecha de quema fue el tratamiento, que representa la variación estacional de los combustibles y las condiciones atmosféricas. La carga de combustible fino es el tratamiento asociado a la cantidad de energía almacenada en la biomasa y es un estimador

de la intensidad del fuego. El factor Especie representa las características intrínsecas de los individuos como su inflamabilidad, su arquitectura y volumen que pueden afectar la resistencia al fuego.

Para caracterizar las diferencias en el comportamiento del fuego, las variables: longitud de llama, W, tt y tf se analizaron usando un ANOVA con carga de combustible, año y fecha de quema y sus interacciones como variables independientes.

Se analizó el efecto del fuego sobre las especies usando dos enfoques. En primer lugar, se analizaron las diferencias de las medias de DifV y DifS, para cada especie, usando test de T, Student. Si DifV o Dif S fue =0, >0, o <0, luego el efecto del fuego sobre la estructura aérea y la habilidad para rebrotar de los arbustos, fue interpretado como nulo, benéfico y/o negativo, respectivamente. Para analizar las relaciones entre las características de los arbustos previo al fuego y los efectos del fuego, se construyeron gráficos de DifV y DifS vs. las medias de Vi y Si, clasificadas por clases (Hodgkinson 1998) y discriminadas por especie para conocer el efecto del tamaño inicial. Cuatro clases fueron consideradas: I, de 0 a 0,4 m³; II, de 0,41 a 0,8 m³; III, 0,81 a 1, 2 m³ y IV, de 1.21 a 1.6 m³. Para Si las clases fueron I, de 0 a 10 rebrotes; II, de 11 a 20 rebrotes; III, de 21 a 30 rebrotes. El rango de Vi y Si fue definido empíricamente, visualizando los gráficos. Los cambios en DifV y DifS fueron analizados en un ANCOVA con un diseño al azar, con estas características de los arbustos como variables dependientes y año, fecha de quema, especie y carga de combustible fino como variables independientes.

Las características iniciales (previas al fuego) (Vi y Si) y los descriptores del fuego (longitud de llama, W, tt y tf) se usaron como covariables. DifV y DifS fueron transformados a rangos por el método no paramétrico para cumplir los supuestos del ANOVA (Conover 1980). Debido a que las variables dependientes fueron una combinación de los atributos de las plantas usadas como variables independientes, su colinealidad fue testada usando el factor de

inflación de la varianza (VIF), con un umbral del 10% (Neter et al. 1983). Se usaron los procedimientos FREQ, REG, TTEST, y GLM del paquete estadístico SAS (SAS Institute Inc. 2015). Las variables independientes y las covariables fueron consideradas significativas si $p < 0,05$. En todos los análisis, las interacciones no significativas fueron eliminadas.

4.4 Resultados

4.4.1 Experimento 1

4.4.1.1 Caracterización previa de los combustibles por sitio

La biomasa aérea herbácea fue superior en el bajo en relación al alto (Cuadro 4.1), esto representó mejores condiciones para la ignición y el avance del fuego. La densidad de arbustos en las parcelas fue similar en ambos sitios. La carga de los combustibles leñosos en las categorías finos (0-0,5 cm), medianos (0,5-2,5 cm) y gruesos (2,5-7,5 cm) fue mayor en el alto que en el bajo. Se debe considerar que en el alto el rolado se realizó un año antes del fuego, por lo tanto, los residuos leñosos aún no se encontraban en avanzada descomposición. En el bajo, debido a que el rolado se realizó 6 años antes, los residuos se degradaron y por ello había menos material en el suelo. El volumen, la altura y el número de rebrotes que alcanzaron los arbustos en el sitio bajo también fueron superiores que en el alto, debido principalmente a los años de descanso que permitieron a los arbustos crecer.

Las condiciones meteorológicas registradas para las quemas del alto y del bajo variaron levemente entre ambas fechas, la temperatura del día de la quema en el alto fue más alta, y la humedad relativa de ambos días fue similar (Cuadro 4.2). La mayor longitud de llama observada en el bajo en relación al alto, es debido principalmente a la mayor altura y volumen que presentaron los arbustos en ese sitio. En consecuencia, la intensidad del fuego fue mayor en el bajo, además debido a la alta cantidad de combustible fino acumulado (Cuadro 4.1).

Cuadro 4.1 Cantidad de combustible fino herbáceo y leñoso (kg ha^{-1}), densidad de arbustos por m^2 , cantidad de especies arbustivas, volumen, altura y número de rebrotes promedio de los arbustos por sitio ecológico. T: Pruebas de T de Student, para las variables cuyos datos se distribuyen normalmente. W: Prueba de Wilcoxon, para los datos sin distribución normal.

Sitio	Alto	Bajo	Estadístico	p	
Combustible fino herbáceo en pie (kg ha ⁻¹)	2805a	6635b	T=-2,48	0,022	
Densidad de adultos m ⁻²	0,91	0,96	W=10	ns	
Cantidad de especies arbustivas	10	10			
Residuos leñosos (kg ha ⁻¹)	Fino (0-0,5 cm)	891	347	W=54	0,015
	Mediano (0,5-2,5 cm)	8972	1772	W=56	0,004
	Grueso (2,5-7,5 cm)	24858	2644	W=56	0,006
Volumen (m ³)	0,69	1,33	W=12009	<0,001	
Altura (m)	1,37	1,62	W=10969	0,016	
Rebrotes (número)	3	4,89	W=11826	<0,001	

Cuadro 4.2 Condiciones meteorológicas y comportamiento del fuego de quemas prescriptas, en los sitios alto y bajo del Chaco semiárido.

	Sitio	
	Alto	Bajo
Fecha	29/10/2015	7/10/2015
Precipitación ¹	633	
Temperatura ambiental (°C) ²	32-36,2	19,3 -24,8
Velocidad del viento promedio (km/h)	2,5	1,1
Humedad relativa (%) ²	45-32	45-34
Longitud de llama (m) ³	1,8	5
Intensidad del fuego (kW m ⁻¹) ⁴	932,5	8595,0

¹ Precipitación registrada durante la estación activa de crecimiento octubre de 2014 a mayo de 2015. Estación Meteorológica INTA Santiago del Estero.

² Temperatura y humedad relativa al inicio y al final de la quema, de cada día.

³ Longitud de llama promedio de las parcelas.

⁴ Intensidad calculada a partir de Alexander (1982) $I=259,83*(\text{Long. de llama})^{2,174}$ (Fórmula 3).

Las precipitaciones registradas desde el 1-09-2015 (un mes antes de la quema) hasta el 24-04-2015 se presentan en la Figura 4.3. En la misma se observa que ocurrieron 23 eventos de lluvia, solo tres eventos de caudal alto (45, 60, 37) y el resto de menos de 20 mm. Según

información sobre frecuencia de eventos de lluvia registrada de la serie histórica 1981-2005 en el Campo experimental de la E.E.A INTA Santiago, se determinó que las frecuencias de lluvias de 4, 12 y 20 mm son las más frecuentes en este campo (Casillo 2012).

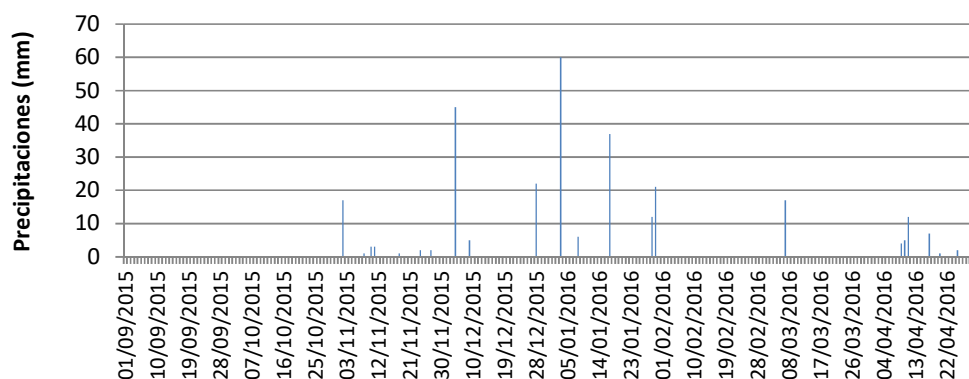


Figura 4.3 Precipitaciones mensuales registradas durante el período de muestreo. Datos de la Estación Meteorológica del campo experimental, Francisco Campos, INTA, Santiago del Estero.

4.4.1.2 Emergencia de plántulas post-disturbio

Los factores sitio, tratamiento, fecha y sus interacciones resultaron altamente significativos para las gramíneas y latifoliadas (Cuadro 4.3). Para las leñosas el único factor que resultó altamente significativo fue la fecha evaluada. En el análisis por sitio, en el alto el fuego favoreció significativamente la emergencia de gramíneas aumentando en un 542% el valor registrado en el control. En este sitio la gramínea presente fue *T. crinita*, pero en una baja densidad y biomasa por lo que, aunque se haya favorecido la emergencia de este grupo, podría estar comprometida la persistencia de estas poblaciones en el alto. La emergencia de las leñosas y latifoliadas fue afectada negativamente por el fuego, aunque sin significancia estadística.

En el bajo el fuego afectó negativamente a los tres grupos funcionales (Cuadro 4.3) solo con significancia estadística para las gramíneas y latifoliadas. El fuego redujo la emergencia

de las gramíneas en un 30,8% y la de latifoliadas en un 56,7% con respecto al control. Sin embargo, en este sitio la densidad de gramíneas nativas es marcadamente superior con respecto al alto indicando la presencia de un banco de semillas rico en pastos nativos. Las especies que predominan son *P. pappipherum* y *T. pluriflora*, las que son capaces de liberar una gran cantidad de semillas en el suelo, por lo que podría asegurarse la dominancia de este grupo en este sitio. La persistencia de las poblaciones de leñosas y latifoliadas estarían en riesgo posterior al fuego.

En general, la fecha evaluada fue altamente significativa para los tres grupos funcionales, excepto para las leñosas del bajo. En el alto el primer evento de emergencia ocurrió entre los 20 y 30 días de aplicado el fuego (evaluación registrada el 25-11-2015) (Figura 4.4). En este primer evento de emergencia se registró mayor cantidad de gramíneas y latifoliadas, en las parcelas quemadas que en el control y no hubo emergencia de leñosas (Figura 4.4). En ambos tratamientos, los siguientes episodios de emergencia ocurrieron a fines de diciembre y a mediados de febrero, coincidentes con dos picos de humedad. Durante el mes de enero no se observó emergencia de ningún grupo en ambos sitios, probablemente por una alta irradiación. Hacia fines del estudio, durante el mes de marzo no hubo emergencia de ningún grupo.

En el bajo el primer evento de emergencia ocurrió a los 35 días de aplicado el fuego (evaluación registrada el 5-11-2015). En este primer evento el fuego deprimió la emergencia de gramíneas y latifoliadas, y la emergencia de leñosas se mantuvo similar al control. En las dos siguientes fechas el fuego redujo la emergencia de los tres grupos funcionales, con respecto al control. En la última fecha (11-02-2016) el fuego favoreció la emergencia de gramíneas y latifoliadas y redujo la de leñosas, en el control no hubo pulso de germinación de gramíneas pero sí de leñosas. Este resultado indicaría que las poblaciones de especies leñosas arbustivas del bajo pueden verse afectadas por la acción del fuego.

Cuadro 4.3 a). Valores de p de los factores e interacciones para las gramíneas, leñosas y latifoliadas. B). Medias del número de plántulas.m⁻² de gramíneas, latifoliadas y leñosas por sitio y para los tratamientos Fuego y Control y valores de p para los factores e interacciones para cada grupo en cada sitio.

a)						
		Sitio	Tratamiento	Fecha	Sitio*Trat	Trat*Fecha
	Gramíneas	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
	Leñosas	0,124	0,667	<0,0001	0,492	0,916
	Latifoliadas	<0,0001	0,011	<0,0001	0,0122	<0,0001
b)						
Sitio	Variable	Factor/Nivel	Medias	Trat	Fecha	Trat*Fecha
				p	p	p
Alto	Gramíneas	Fuego	7,6	0,068	0,0002	0,276
		Control	1,4			
	Leñosas	Fuego	1,63	0,153	<0,0001	0,949
		Control	2,66			
	Latifoliadas	Fuego	3,57	0,634	<0,0001	0,985
		Control	5,2			
Bajo	Gramíneas	Fuego	208,49	<0,0001	<0,0001	<0,0001
		Control	675,19			
	Leñosas	Fuego	0,63	0,350	0,344	0,213
		Control	1,27			
	Latifoliadas	Fuego	18,68	0,005	<0,0001	<0,0001
		Control	32,91			

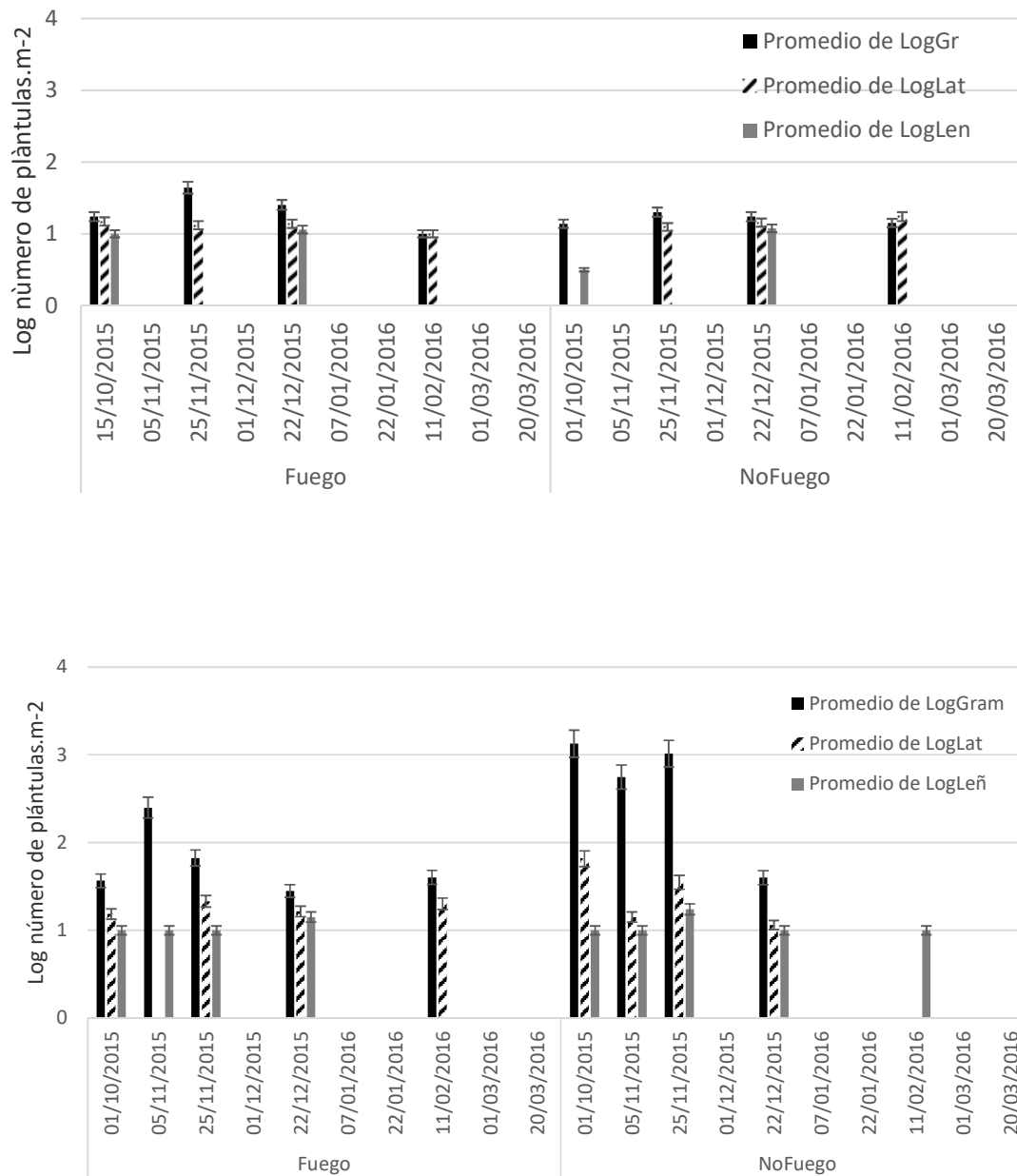


Figura 4.4 Logaritmo del número de plántulas m^{-2} de gramíneas (Gram), latifoliadas (Lat) y leñosas (Leñ) en dos sitios ecológicos del Chaco semiárido, Alto (gráfico superior) y Bajo (gráfico inferior), con tratamiento fuego y control.

4.4.2 Experimento 2.

4.4.2.1 Habilidad para rebrotar de los arbustos

Acorde a lo esperado, la habilidad rebrotadora de los arbustos cambió posterior a la combinación de los tratamientos rolado y fuego, y particularmente según la intensidad del último y la especie. El rolado aplastó todos los órganos aéreos de los arbustos y fue caracterizado como una perturbación de alta severidad. Sin embargo, las plantas no murieron y rebrotaron plenamente. En general los valores de altura, volumen y número de rebrotes promedio, antes del fuego fueron mayores que los encontrados después del fuego (Cuadro 2 del anexo).

La lluvia registrada durante la estación de crecimiento fue mayor en 2008 en relación al 2009, mientras que el número de días con heladas fue mayor en el último año (Cuadro 4.4). Las temperaturas observadas durante las quemas fueron más templadas y menos variables en 2008. La humedad relativa y la velocidad del viento en 2009 fueron más bajas que en 2008 (Cuadro 4.4).

Cuadro 4.4 Condiciones meteorológicas durante las quemas realizadas en Julio y Octubre de 2008 y 2009 en el campo experimental Francisco Cantos, INTA Santiago del Estero. Temperatura del aire, humedad relativa del aire y velocidad del viento registrada a la altura del estrato arbustivo.

Variables	Año			
	2008		2009	
Lluvia acumulada (mm) ¹	514		357	
Número de días con temperaturas bajo 0°C	30		43	
Estación de quema	Temprana	Tardía	Temprana	Tardía
Día y hora de las quemas	17 de julio (entre 9:50 y 12:50)	24 de octubre (entre 10:15 y 15:50)	29 de julio (entre 11:45 and 16:25)	20 de octubre (entre 9:15 and 15:15)
Temperatura del aire (°C) ²	24-27,1	26,6-28	15,5-24	25,6-38,2
Humedad relativa (%) ²	48-38	56-50	29-19	37-23
Velocidad del viento (km h ⁻¹) ²	3,7-2,8	3,4-2,4	1,3-2	0,9-7,3

¹ Cantidad de milímetros registrados durante la estación de crecimiento de las plantas antes de cada experimento, octubre a abril. Estación meteorológica, INTA Santiago del Estero.

² Registrada durante la fecha de quema

4.4.2.2 Comportamiento del fuego

El consumo del combustible fino y grueso fue total. La carga de combustibles gruesos, W varió de acuerdo a las especies. *S. bumelioides* y *C. ehrenbergiana* presentaron un mayor valor de W que *S. gilliesii* (30,306, 25,368, y 16,851 kg ha⁻¹, respectivamente). La longitud de llama y la Intensidad de fuego fueron influenciadas por el año, la fecha de quema, la carga de combustible y por las interacciones año*fecha de quema y año*especie (Cuadro 4.5). La longitud de llama fue más larga: (a) en el 2009, (b) en la fecha de quema tardía y (c) en las parcelas con alta carga de combustible fino (Cuadro 4.6). La carga de combustible grueso, W no afectó la longitud de llama. La intensidad, I fue más alta en 2009 que en 2008. En 2008, I fue similar en las dos fechas de quema, siendo más alto en la fecha temprana con alta carga de combustible fino. En el 2009, el valor más alto de I fue registrado en la fecha de quema tardía y en las parcelas con alta carga de combustible fino.

La media de tt varió de acuerdo al año, la fecha de quema y la especie. La dispersión del fuego fue más rápida en 2009 (menor tt) que en 2008 y en la fecha tardía que en la temprana (Cuadro 4.6; Figura 4.5a). La carga de combustible fino y W no afectaron significativamente a tt . En las parcelas con *S. bumelioides* el valor de tt fue superior en relación a las otras especies. La variable tf fue afectada por la fecha de quema, la especie, la carga y las interacciones año*fecha, año*especie y fecha*especie. La media de tf fue mayor en la época temprana que en la tardía, en el 2009 y a la inversa en el 2008 (Cuadro 4.7). Tf fue mayor para las parcelas de *S. bumelioides* y *C. ehrenbergiana* que para *S. gilliesii* (Figura 4.5b).

Cuadro 4.5 Valores de F y p de las variables Longitud de llama, I: Intensidad de fuego, tt: tiempo que tarda el fuego en atravesar la parcela y tf: tiempo que tarda el fuego en consumir los combustibles.

	Long. de llama		Intensidad del fuego		tt		tf	
F.V.	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>	F	<i>P</i>	F	<i>p</i>
Modelo	9,5	<0,0001	10,26	<0,0001	6,68	<0,0001	9,84	<0,0001
Año	104,77	<0,0001	104,16	<0,0001	92,35	<0,0001	0,23	ns
Fecha	11.95	0.0008	16.02	0.0001	14.45	0.0003	10.59	0.0016
Especie	0.01	0.9908	0.34	ns	3.82	0.0255	25.3	<0.0001
Carga	55.26	<0.0001	55.47	<0,0001	0,67	ns	3,96	0,0498
Año*Fecha	20,75	<0,0001	31,21	<0,0001	2,56	0,113	70,21	<0,0001
Año*Especie	4,26	0,0169	3,53	0,0333	1,85	0,1622	33,19	<0,0001
Año*Carga	--	ns	6,52	0,0122	--	ns	--	ns
Fecha*Especie	--	ns	--	ns	--	ns	3,63	0,0307

Cuadro 4.6 Parámetros del comportamiento del fuego durante las quemas de acuerdo al año, la fecha de quema y la carga de combustible. Campo experimental Francisco Cantos' Estación experimental INTA Santiago del Estero. Desviación estándar entre paréntesis.

Año	Fecha de quema	Carga de combustible	Longitud de llama (m)	Intensidad de fuego kW/m	tt	tf
2008	Temprana	Alta	2,54 (0,71)	2155,06	61,47 (16,6)	288,62 (141,65)
		Baja	1,59 (0,64)	855,08	56,4 (16,67)	332 (278,89)
	Tardía	Alta	2,22 (0,51)	1567,87	53,7 (19,03)	443,21 (251,57)
		Baja	1,73 (0,54)	960,91	54,31(17,81)	504,33 (342,06)
2009	Temprana	Alta	3,19 (0,46)	3309,85	34,5 (7,6)	553,21 (99,61)
		Baja	2,17 (0,52)	1492,88	42,7 (17,58)	563,5 (67)
	Tardía	Alta	3,94 (0,65)	5294,16	23,2 (9,47)	247,2 (53)
		Baja	3,14 (0,55)	3229,74	25,9 (8,52)	285,27 (59,2)

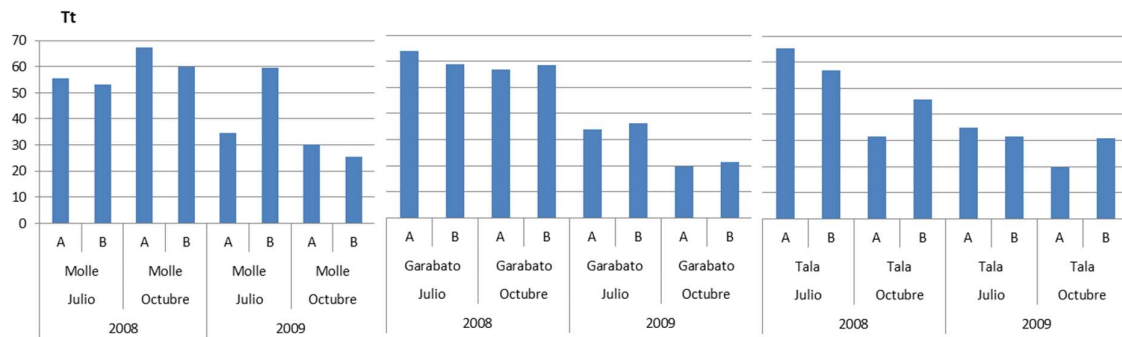
Referencias: Carga de combustible alta: 8000 kg MS ha⁻¹; Baja: 4000 kg MS ha⁻¹

Intensidad de fuego calculada usando la fórmula 3.

tt = Tiempo que tarda el fuego en atravesar la parcela (segundos),

tf = tiempo que tarda el fuego en consumir los combustibles (segundos)

a)



b)

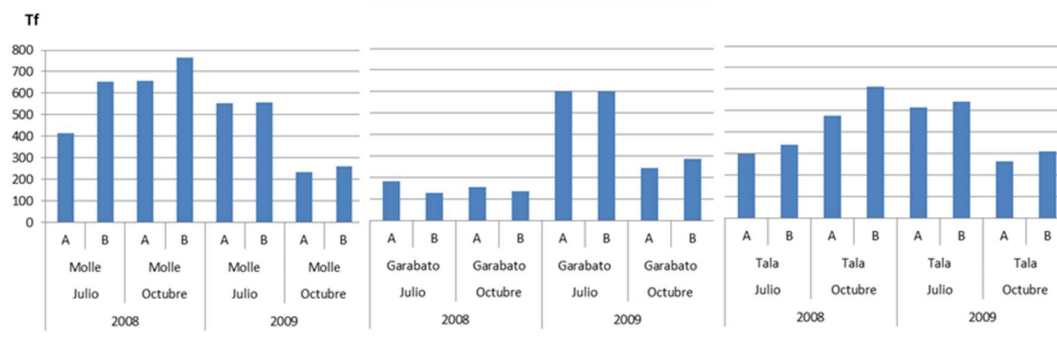


Figura 4.5 a) Tt (seg.), tiempo que tarda el fuego en atravesar la parcela y b) Tf (seg.), tiempo que tarda el fuego en consumir los combustibles en situaciones de carga alta A y baja B, para tres especies arbustivas Molle, Garabato y Tala; en dos fechas de quema julio y octubre y en dos años, 2008 y 2009, en el Campo Experimental Francisco Cantos, Santiago del Estero, Argentina.

4.4.2.3 Efectos del fuego

El fuego (en ambas intensidades y en los dos años) consumió casi completamente la estructura aérea de los arbustos y luego rebrotaron desde la corona, donde se encuentra las yemas basales (Bond y Midgley 2001). Las medias de DifV fueron diferentes de 0 en las tres

especies (Figura 4.5). *S. gilliesii* presentó un valor más negativo de DifV que *S. bumelioides* y *C. ehrenbergiana* (Figura 4.6) indicando un efecto más severo del fuego sobre la primera y por lo tanto afectando su potencial regenerativo y su capacidad de persistir. El valor de DifS de *C. ehrenbergiana* fue positivo (diferente a las otras dos especies), es decir incrementaron el número de rebrotes después del fuego (Figura 4.6), considerándose una especie rebrotadora vigorosa con una buena oportunidad para persistir y coexistir con los otros grupos funcionales.

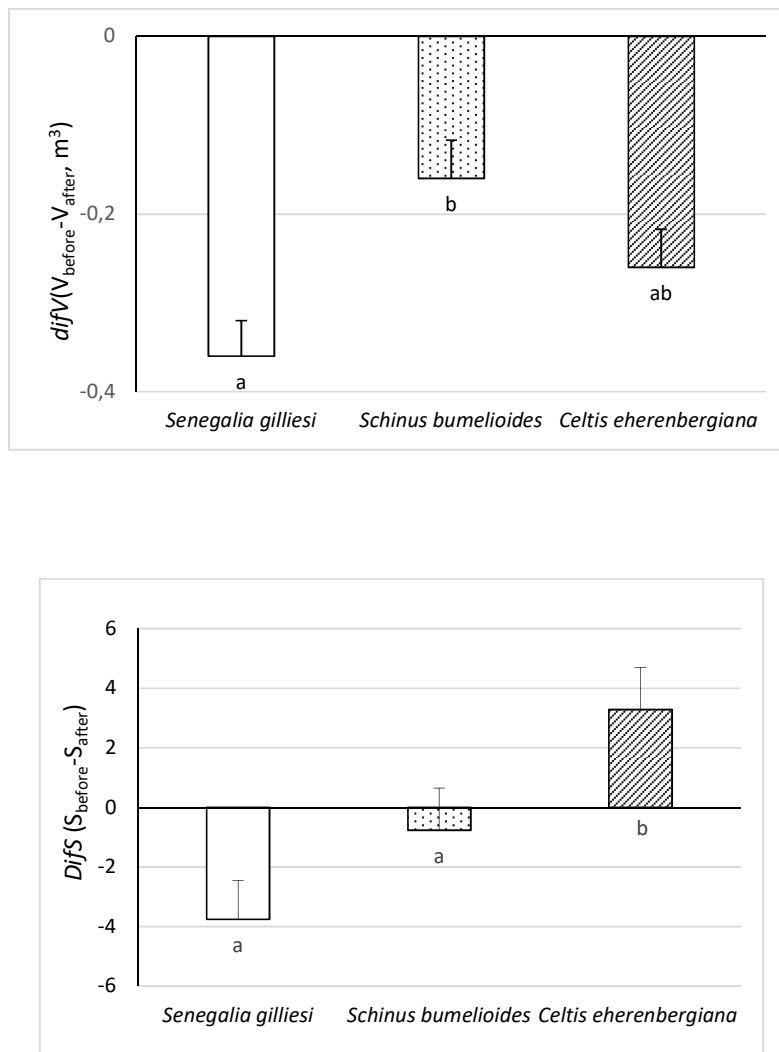


Figura 4.6 Respuestas post-fuego (DifV y DifS) de las especies. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas entre medias, t-test, $\alpha = 0,05$

DifV presentó una asociación negativa con Vi, para el conjunto de valores de las tres especies ($\beta = -0,79$, $R^2 = 0,45$, VIF < 10%, Figura 4.6a). Se observaron 4 clases de Vi en esta relación, cada una con distintos patrones de DifV, la clase I muestra un efecto del fuego indiferente, aunque positivo con una reducción de Vi de $0,10 \text{ m}^3$, principalmente en *S. gilliesii* y *S. bumelioides*; mientras que la clase IV ($Vi > 1,2 \text{ m}^3$) muestra una reducción aproximadamente de 1.0 m^3 en las tres especies (Figura 4.7a). Para cada especie las relaciones fueron todas significativas con diferentes grados de ajustes. *S. gilliesii* $= -0,95 * \text{DifV} + 0,14$; $R^2 = 0,63$, $p < 0,0001$; *S. bumelioides* $= -0,83 * \text{DifV} + 0,19$; $R^2 = 0,39$, $p < 0,0001$; *C. erhenbergiana* $= -0,32 * \text{DifV} - 0,04$; $R^2 = 0,11$, $p < 0,022$.

DifS fue significativamente influenciada por Si, para el conjunto de todas las especies $\beta = -0,57$; $R^2 = 0,13$ (Figura 4.7b). La relación negativa fue mejorada cuando Si es visualmente clasificada en tres categorías (Figura 4.7b), plantas con $Si < 10$, presentaron una DifS > 0, sugiriendo un efecto neutral hasta beneficioso del fuego. Por otro lado, las plantas con $Si > 20$ mostraron una reducción de $Si \approx -10,6$ indicando una disminución de los rebrotes después del fuego. Este patrón de asociación varió de acuerdo a las especies, *S. gilliesii* presentó un $\beta = -0,77$, $R^2 = 0,33$, mientras que *C. erhenbergiana* y *S. bumelioides* mostraron una tendencia negativa pero con una pequeña magnitud de β . Para cada especie las relaciones fueron todas significativas con diferentes grados de ajustes: *S. gilliesii* $= -0,77 * \text{DifS} + 4,37$; $R^2 = 0,31$, $p < 0,0001$; *S. bumelioides* $= -0,64 * \text{DifS} + 4,44$; $R^2 = 0,10$, $p < 0,067$; *C. erhenbergiana* $= -0,58 * \text{DifS} + 8,48$; $R^2 = 0,10$, $p < 0,042$.

Solo el factor año influyó sobre DifV (Cuadro 4.7). La media de DifV fue $-0,32$ en 2009 vs. $-0,21$ en 2008. La fecha de quema no resultó significativa. El factor especie afectó a DifS y marginalmente a DifV y la interacción año*especie también afectó a DifS. La variable DifS fue más baja en 2008 ($-1,28$) que en 2009 ($0,46$). La covariable W afectó a DifV y en

menor medida a DifS. El efecto de W fue significativo en *S. gilliesii* (Figura 4.8). La variable Si y Vi influyeron significativamente sobre DifS y DifV significativamente (Cuadro 4.6).

Cuadro 4.7 Efecto del fuego sobre la estructura de las plantas, evaluado mediante las diferencias antes y después del fuego en el número de rebrotes (*DifS*) y el volumen del arbusto (*DifV*) de *Senegalia gilliesii*, *Celtis ehrenbergiana* y *Schinus bumelioides*. Los datos fueron transformados a rangos. Campo experimental ‘Francisco Cantos’ Santiago del Estero, Argentina

Fuente de variación	<i>difS</i>	<i>difV</i>
$P < F =$		
Tratamientos		
Año	0,28	0,04
Fecha de quema	0,33	0,22
Especie	0,0129	0,0745
Carga de combustible fino	0,14	0,2
Año*Especie	0,045	0,89
Especie* Carga de combustible fino	0,48	0,6
Covariables		
Longitud de llama (m) ¹	0,77	0,58
Número de rebrotes previo al fuego ¹	0,007	0,12
Volumen previo al fuego (m ³) ¹	0,95	<0,0001
<i>W</i> (residuos leñosos) ¹	0,15	0,018

¹ Covariables

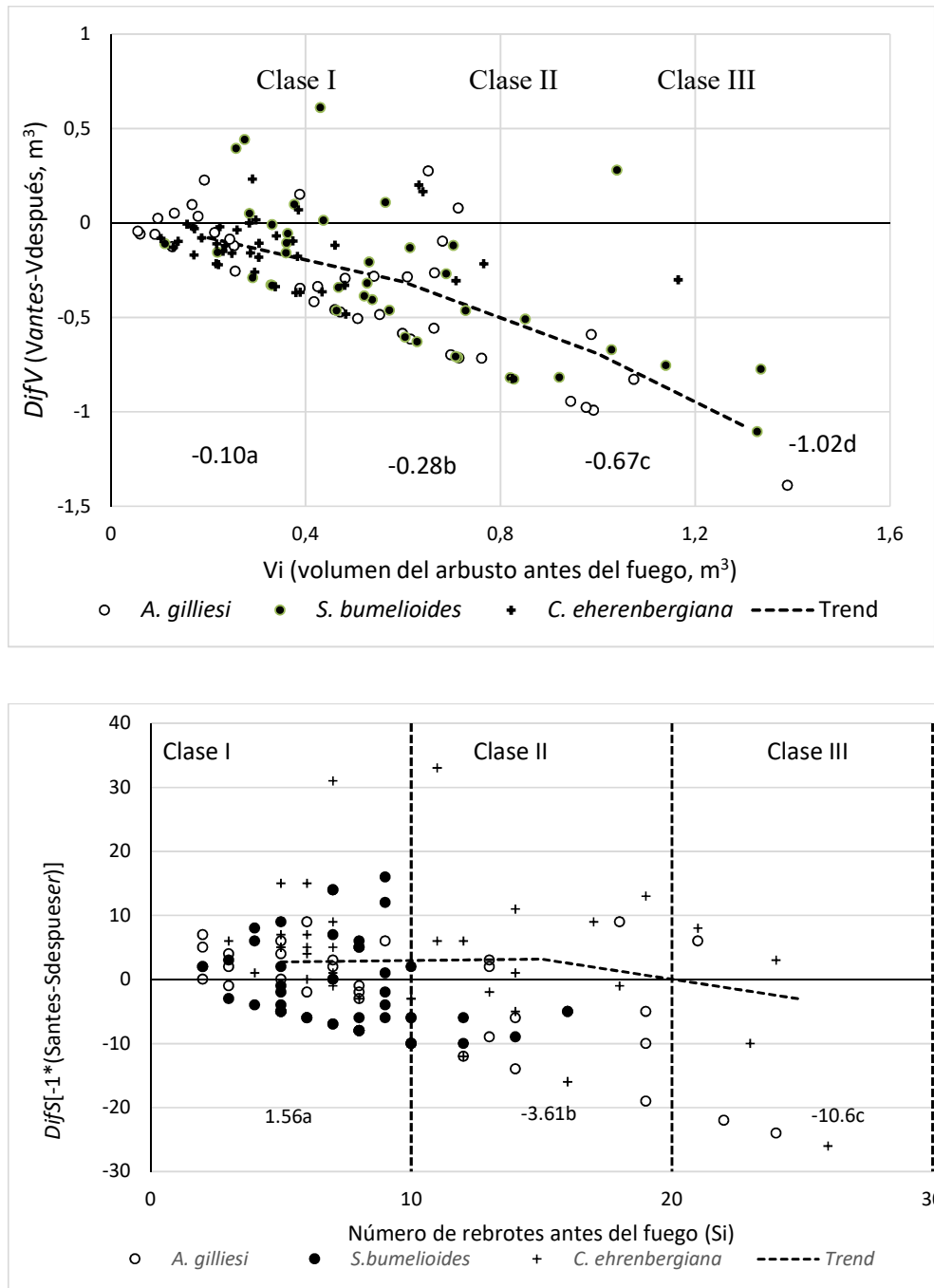


Figura 4.7 Efectos del a) tamaño inicial (Volumen antes del fuego, Vi , m^3) sobre $DifV$ (m^3) y b) del número de rebrotes previo al fuego (Si) sobre $DifS$, en tres especies arbustivas del Chaco semiárido. Misma letra: no hay diferencias significativas. Más detalles sobre las relaciones se encuentran en el texto.

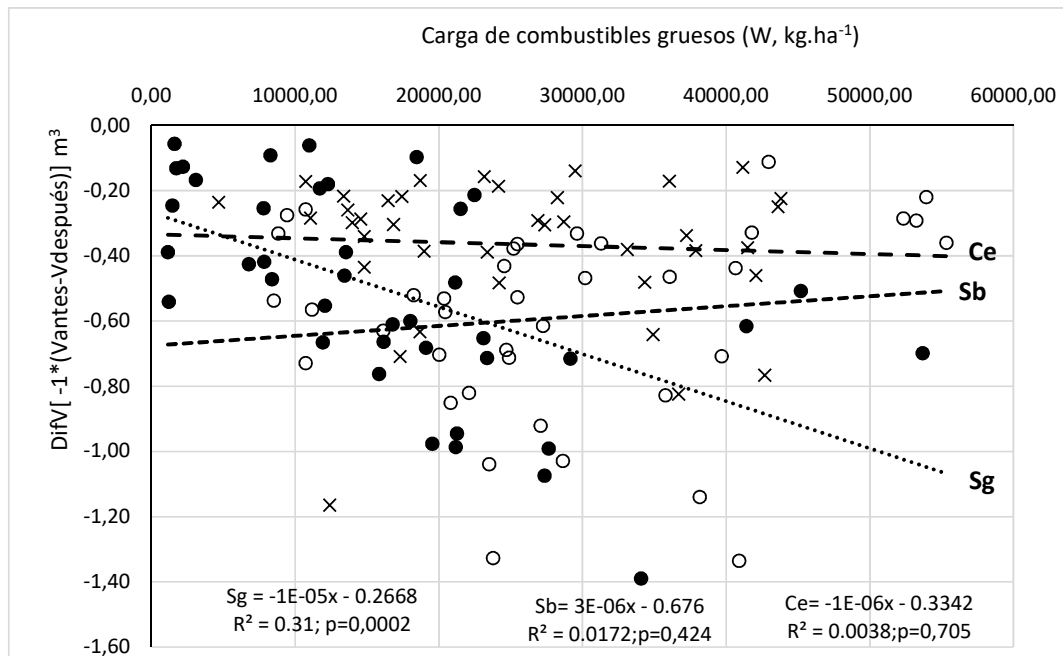


Figura 4.8 Efectos y tendencias de la carga de combustible (W, menos de 2 cm de diámetro) sobre la reducción del volumen del canopeo (DifV, m³) de tres especies nativas del Chaco seco, Argentina, observada una estación de crecimiento después del fuego. Referencias: Sg con los círculos llenos, *S. gilliesi*; Sb con los círculos vacíos, *S. bumelioides*; Ce con las cruces, *C. ehrenbergiana*.

4.5 Discusión

4.5.1 Emergencia de las plántulas

La predicción asociada a esta variable fue que la emergencia de pastos y arbustos ocurre por episodios a lo largo del período primavera-estival y se verían comprometidas las poblaciones de leñosas en el bajo y las poblaciones de gramíneas en el alto, debido principalmente a diferencias en la intensidad de fuego y a características de los bancos de semillas. Los tres grupos funcionales (pastos, arbustos y latifoliadas) mostraron emergencias episódicas ligadas principalmente a eventos de disponibilidad hídrica edáfica y al factor

lumínico. La fecha evaluada fue altamente significativa en ambos sitios, destacando la importancia de las fluctuaciones temporales en los recursos que promoverían la coexistencia de los grupos funcionales mediante el efecto almacenaje (Facelli et al. 2005; Angert et al. 2009). En las parcelas quemadas del alto el primer episodio de emergencia posterior al fuego presentó valores más altos que en el control (Figura 4.4). El primer evento de lluvia fue el 23-09-15 con 2,4 mm, (Figura 4.3), esta cantidad de humedad fue suficiente para propiciar un episodio de germinación y emergencia. Las temperaturas del suelo también fueron adecuadas (22,1°C). Como lo destaca Huxman et al. (2004) para ecosistemas áridos y semiáridos, los pulsos de precipitaciones tempranos en la estación de crecimiento pueden desencadenar la germinación y emergencia. Sala et al. (1997) refieren a que eventos de lluvia pequeños de aprox. 5 mm son ecológicamente muy importantes y pueden representar un umbral para ciertos procesos biológicos. Al final del período de crecimiento la emergencia se redujo en ambos sitios, en el alto probablemente porque el banco de semillas es escaso y en el bajo, el canopeo de las matas de pastos establecidas sombrean el suelo y reducen la disponibilidad de luz solar para la emergencia. Facelli et al. (2005) define que ocurre partición temporal de nichos cuando una respuesta positiva al ambiente, lleva a una situación de mayor competencia, como podría ser el caso de la emergencia inicial que luego fue limitada debido a un mayor canopeo de plantas adultas. La acumulación de mantillo también disminuye la disponibilidad de luz para la germinación y la emergencia (Wright y Bailey 1982). En general, los valores promedio de emergencia de plántulas fueron significativamente mayores en el bajo en relación al alto, esto evidencia un banco de semillas más abundante en el primero, principalmente de gramíneas y latifoliadas, asegurando su persistencia.

Una mayor intensidad de fuego es interpretada como un efecto más severo sobre la emergencia de plántulas y comprometiendo así la coexistencia de los grupos funcionales. Los sitios ecológicos alto y bajo acumularon diferentes cargas de combustible, por lo tanto, los

fuegos ocurridos presentaron distintos comportamientos e intensidades. En general, el fuego deprimió la emergencia de los tres grupos funcionales (en relación al control) (Cuadro 4.3). El combustible fino acumulado en el sitio bajo fue mayor que el registrado para el mismo sitio en otros años (Casillo, 2012; Kunst et al. 2012) y mayor que en el sitio alto. Esta mayor carga propició un ambiente más inflamable y generó un fuego de alta intensidad (Cuadro 4.2) lo que provocó una menor emergencia de los grupos funcionales en las parcelas quemadas en relación al control (Cuadro 4.3 y Figura 4.5). La longitud de llama observada en el bajo, indicó fuegos de alta intensidad (Cuadro 4.2), pero que se encuentran dentro de los rangos informados para fuegos en pastizales y sabanas (Trollope 1984; Kunst et al. 2001; Trollope et al. 2002). El sitio alto presentó una mayor carga de combustible mediano y grueso que el bajo (Cuadro 4.1), lo que pudo generar también fuegos de alta severidad (Pausas y Keeley 2014) impactando negativamente sobre la emergencia de las leñosas y latifoliadas. Sin embargo, el grupo de las gramíneas no se vio afectado, por el contrario, incrementó su emergencia. El fuego puede producir efectos diversos en el banco de semillas en el suelo, dependiendo de la severidad y de la especie (Ernst et al. 2015).

El fuego en el alto, perturbación no común en este sitio, puede haber favorecido algunos procesos de mineralización de nutrientes en el suelo (Rau et al. 2008) y así propiciar la emergencia de las gramíneas. Probablemente estas semillas hayan podido resistir el pasaje del fuego y este rasgo de resistencia al fuego, debe ser considerado importante en los ecosistemas inflamables (Fidelis et al. 2016). *Trichloris crinita* gramínea ubicua del sitio alto fue caracterizada por Jaureguiberry y Díaz (2014) como una especie con semillas cuya germinación es estimulada por el calor. Por otro lado, la eliminación del estrato arbustivo genera una mayor disponibilidad de luz solar, condición que podría ser mejor aprovechada por los pastos. En el alto, *T. crinita* está presente a una baja densidad y según el efecto almacenaje, esta especie podría recuperarse debido a los cambios en el ambiente, específicamente en la

disponibilidad de los recursos producidos por el fuego. Otra especie como *Setaria lachnea* ausente en estos muestreos, pero sí presente en el sitio alto (Kunst et al. 2005) que también ocurre a una baja densidad podría tener similar respuesta post-fuego.

En el bajo, el fuego deprimió la emergencia de los tres grupos funcionales, esto podría explicarse por dormición y/o muerte de las semillas debido a las altas temperaturas, o bien por efectos indirectos (por ej. desecación del perfil del suelo en distintas épocas) (Tyler 1995) en combinación con estrategias comunes a las especies de estos grupos funcionales (por ej. r o K). El calor liberado por el fuego, depende de la estación y la carga de combustible (Wright y Clarke 2007). Los resultados de emergencia observados en el bajo, coinciden con los de Casillo et al. (2012) dentro de la misma área de estudio. Jaureguiberry y Díaz (2014) describen a *Trichloris pluriflora* (característica del bajo) como una especie cuya germinación es estimulada por el calor y especies de los géneros *Pappophorum* y *Gowinia*, de germinación tolerante al calor (todas ellas encontradas en el sitio bajo de este estudio). Lo anterior lleva a pensar que la primera especie tendrá mejores posibilidades de emerger y establecerse que el resto de las gramíneas del bajo.

4.5.2 Habilidad para rebrotar

La segunda predicción fue que la habilidad para rebrotar, otra de las características que se utilizó para estimar el efecto almacenaje de las arbustivas, disminuye con la intensidad de fuego y según la especie. Especies arbustivas más hábiles para rebrotar presentan mayores oportunidades de persistir y coexistir con los pastos.

El fuego afectó la estructura de las plantas, según la especie: *S. gilliesi* fue más susceptible que *S. bumelioides* y *C. ehrenbergiana*. Esto es debido principalmente a diferencias en la tolerancia y/o adaptación de las especies al fuego y al estado fenológico de las mismas en

la fecha de la quema. La cantidad de reserva de carbohidratos en las raíces y en la corona de las plantas es una condición fisiológica clave. El rebrote debería ser menos vigoroso cuando la reserva de carbohidratos es baja cerca del momento de rebrotar (Robbins y Myers 1993).

Tamaño inicial de la planta: la relación significativamente negativa de DifV y DifS con Vi y Si en las tres especies, respectivamente, sugiere que las plantas pueden perder la habilidad para rebrotar a medida que aumenta la edad y el tamaño (Malanson y Trabaud 1988; Hodgkinson 1998; Robertson y Hmielowski 2014). Gurvich et al. (2005) encontraron este efecto en especies nativas del Chaco. Este resultado contradice la información proporcionada por Wright y Bailey (1982) que plantas de tamaño pequeño o jóvenes son más susceptibles al fuego. Probablemente, esta información refiera principalmente a la mortalidad o a la pérdida de biomasa, que a los cambios estructurales. En este estudio, Vi y Si fueron heterogéneos entre las especies seleccionadas, por ejemplo *C. ehrenbergiana* tuvo los valores más altos de Si y los más bajos de Vi, en *S. bumeloides* fue a la inversa y en *S. gilliesii* fue intermedio. *S. gilliesii* mostró los cambios más negativos en tamaño (DifV) y en número de rebrotes (DifS) después del fuego, confirmando la mayor reducción postfuego de volumen de planta y en el número de rebrotes, lo que resalta la variabilidad interespecífica en la tolerancia al fuego. Esto podría estar relacionado a los niveles de reservas en órganos subterráneos y a la periodicidad foliar de las especies (Barchuck et al. 2006). La disminución en el número de rebrotes postfuego en *S. gilliesii* revela cierta susceptibilidad de esta especie a este disturbio, comprometiendo la persistencia de los individuos e indirectamente promoviendo que los recursos sean usados por otras especies o por otros grupos funcionales, como los pastos. *S. gilliesii* es una especie común en los sitios ecológicos altos del Chaco, donde la frecuencia del fuego es menor que en los sitios bajos, debido a la escasez de combustible fino (Loto y Bravo, 2020). Por otro lado, aunque el fuego redujo el tamaño de *C. ehrenbergiana*, también estimuló la habilidad para rebrotar y producir crecimiento nuevo, sugiriendo un importante banco de yemas y

confirmando su alta tolerancia al fuego. La reacción de *S. bumelioides* fue intermedia entre las otras dos especies. El valor de Si de *C. ehrenbergiana*, fue más alto que las otras dos especies, esto sugiere que esta especie tiene mayor tolerancia al fuego que *S. gilliessi* y que el disturbio puede incrementar aún el volumen inicial de las plantas (Bravo et al. 2019). Clarke et al. (2012) destaca que las plantas que producen rebrotes desde la base protegen sus yemas basales creciendo rápidamente y alcanzando una altura de escape al fuego. Estas características colocan a *C. ehrenbergiana* en una posición óptima para la persistencia y coexistencia con los pastos u otros grupos funcionales.

Fecha de quema: se ha planteado que la fecha de quema tardía (octubre) representa un fuego de mayor intensidad que la quema temprana (julio) y que afectaría la capacidad de rebrotes de las especies. Acorde a la hipótesis, el efecto del fuego sobre DifV fue mayor en octubre que en Julio para *S. gilliessi* y *S. bumelioides*. En la región Chaqueña, las fechas de quema tardías coinciden con las primeras precipitaciones de primavera y el comienzo del ciclo anual de crecimiento. Probablemente, *S. gilliessi* comenzó el transporte de las reservas hacia las flores y las hojas, dejando a la corona y a las raíces con una baja concentración de carbohidratos. Por lo tanto, el fuego tuvo un efecto más severo sobre su habilidad para rebrotar. Las condiciones meteorológicas y el estado de desecación de los combustibles aumentaron la intensidad de las quemas en octubre y su efecto sobre los arbustos. La habilidad de las plantas para sobrevivir y persistir en diferentes épocas de quema está asociada al estado fisiológico y fenológico de las mismas al momento del disturbio (Trollope 1982; Rissi et al. 2017). No hubo efecto significativo de la época de quema sobre DifV de *C. ehrenbergiana* lo que reafirma su elevada tolerancia al rolado y al fuego. Los individuos de esta especie se encontraban senescentes en ambas fechas (julio y octubre). Probablemente, el contenido de carbohidratos de raíces y corona fue alto al momento de las quemas, y las plantas pudieron rebrotar y crecer rápidamente después del fuego. El elevado número de rebrotes de *C. ehrenbergiana* en ambas

fechas de quemas indica que esta especie cuenta con un importante banco de yemas, útil para su persistencia.

Cantidad de combustible: si bien la fecha de quema fue importante, estuvo secundada por el efecto de W. La fecha temprana y la baja carga de combustible presentaron los valores más bajos de DifS y DifV, sugiriendo que en estas condiciones el fuego no tendría un fuerte impacto sobre la comunidad de arbustos más que reducir su tamaño. *S. bumelioides*, que pertenece a la familia de las Anacardiáceas, tiene también un alto contenido de aceites, fenoles y otros componentes químicos que incrementan la inflamabilidad de los combustibles (Kunst et al. 2012).

4.6 Conclusiones

Los resultados permiten concluir que el efecto almacenaje estudiado en esta tesis mediante el potencial de regeneración por rebrote y semillas podría explicar la coexistencia de pastos y arbustos, teniendo en cuenta las diferentes intensidades de fuego generadas en cada sitio ecológico. La emergencia de pastos y arbustos ocurre por episodios a lo largo del período primavera-estival y se ha observado que, en el bajo, aunque el fuego haya afectado la emergencia de pastos, estos pueden persistir y coexistir con otras especies debido a su abundante banco de semillas y porque algunas especies evidencian tolerancia al pasaje del fuego. Si bien el fuego favoreció la emergencia de gramíneas en el alto, el banco de semillas de este grupo es reducido y por lo tanto se vería comprometida su persistencia.

Por otro lado, el mecanismo regenerativo de las especies arbustivas estudiado mediante la capacidad de producir rebrotes posterior al disturbio tuvo respuestas diferenciales según la intensidad de fuego. *C. ehrenbergiana* presentó una mayor capacidad de rebrote que las otras dos especies, sugiriendo que esta especie tiene mayor tolerancia al fuego probablemente por

un banco de yemas protegido, lo que le confiere mayores oportunidades de persistir y coexistir con los pastos.

Capítulo 5 Discusión y conclusiones generales

Los grupos funcionales pastos y arbustos coexisten en los sitios ecológicos alto y bajo del Chaco semiárido y en diferentes proporciones y composición botánica. Esta coexistencia puede ser explicada mediante distintos mecanismos ecológicos. El objetivo general de la tesis fue determinar la importancia relativa que tienen estos mecanismos para comprender la coexistencia de pastos-arbustos. Para ello se plantearon hipótesis, predicciones y objetivos y los principales resultados se discuten a continuación, en base a incógnitas planteadas a lo largo de la tesis:

¿El modelo de separación de nichos propuesto por Walter explica la coexistencia pastos-arbustos en los sitios ecológicos del Chaco semiárido?

El agua es considerada un recurso limitante en la región chaqueña. La hipótesis de Walter asume que las especies captan el agua de diferentes estratos del perfil del suelo, debido a diferencias en sus estructuras radicales. En esta tesis se propuso estudiar el patrón de distribución vertical de las raíces de pastos y arbustos, con el objetivo de analizar si la hipótesis de Walter también llamada, modelo de separación de nichos por exploración radical, podría explicar la coexistencia pastos-arbustos en los sitios del Chaco semiárido. La evidencia encontrada no fue concluyente, es decir no puede aceptarse en forma completa la hipótesis, debido a que ambos grupos funcionales, pastos y arbustos desarrollan sus sistemas radicales en los primeros horizontes del perfil del suelo. La densidad media de raíces es alta en los horizontes superiores y disminuye en profundidad y este patrón de distribución radical es semejante en ambos sitios ecológicos para los dos grupos funcionales. Esta respuesta está íntimamente asociada a la dinámica del agua en los ecosistemas áridos y semiáridos (Jurena y Archer 2003, Makita et al. 2011, Wakeling et al. 2014). En el alto las raíces de los pastos solo exploran el primer horizonte, mientras que los arbustos lo hacen en todo el perfil del suelo. En

el bajo ambos grupos funcionales exploran hasta el metro de profundidad, siendo la densidad de raíces de arbustos superior a la de pastos. La superposición de las raíces de pastos y arbustos en el mismo espacio, indica que la separación de nichos no explicaría en forma completa la coexistencia pastos arbustos. Esta respuesta también fue registrada por otros estudios (Ludwig et al. 2003; Mordelet et al. 1997; Seghieri et al. 1995). En términos de manejo estos resultados sugieren planificar prácticas que minimicen las pérdidas por evaporación y escurrimiento mediante la conservación de la cobertura arbórea, (cuando ésta se encuentre presente) y promoviendo la presencia de mantillo por el aporte de las leñosas y la broza de los pastos. Las precipitaciones episódicas, características de los ambientes semiáridos como el chaqueño (Huxman et al. 2004) influyen sobre la dinámica del agua y gobierna la fisonomía de los ecosistemas (Walter 1971).

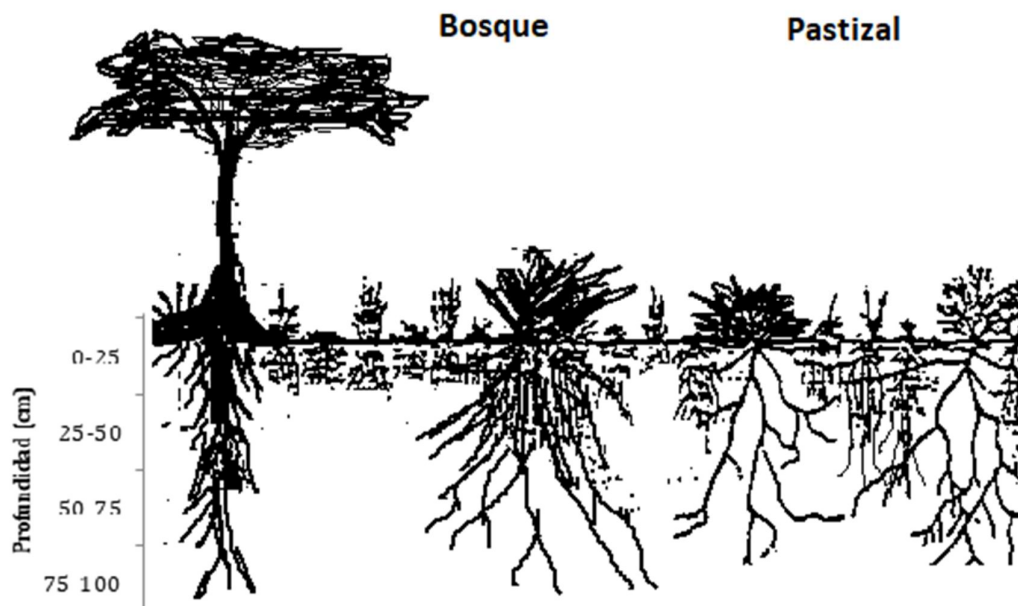


Figura 5.1. Esquema de la distribución de raíces los grupos pastos y arbustos en los sitios alto (Bosque) y bajo (Pastizal) del Chaco seco.

Un segundo hallazgo fue que el tamaño de las raíces representó un factor significativo y las raicillas ($< 0,1$ cm), serían las principales responsables de la absorción del agua. La densidad media de raicillas fue siempre mayor que la de los otros tamaños de raíces, y la densidad de las mismas de los arbustos fue significativamente más alta que la de las gramíneas (Figura 2.3). Si bien, es conocido que el recurso agua es limitante en estos ambientes, es probable que ambos grupos funcionales hayan realizado modificaciones, como por ejemplo el aumento de la cantidad de raíces finas, para poder captar más eficientemente los recursos (Casanova et al. 2007). Esto representa una estrategia de vida elemental, principalmente en períodos secos y responde a la disponibilidad del agua en el suelo (Bucheli et al. 2013). La determinación de la producción de raíces finas, activas en términos de biomasa, podría ser un aspecto complementario a considerar, en futuros estudios con el fin de profundizar la caracterización de los grupos funcionales pastos y arbustos. Otros recursos, no solo el agua, podrían ser limitantes para la separación de nichos y la coexistencia de grupos funcionales.

Como un tercer aspecto importante descubierto en esta tesis, se presentó la alta cantidad de espacios vacíos de raíces encontrados en el perfil del suelo. Aunque no hubo significancia estadística, la probabilidad de encontrar espacios sin raíces en el sitio alto fue mayor que en el bajo y la densidad radical se comportó en forma inversa (Cuadro 2.2). Este resultado sugiere que podría existir un patrón espacial de agregación de las raíces, asociado a las características del suelo, como la actividad biológica, textura, estructura, entre otros (Lorenz 1995, Cumba et al. 2005).

Dado que el mecanismo de separación de nichos propuesto por Walter explicó parcialmente la coexistencia de pastos y arbustos en los sitios alto y bajo, característicos del Chaco semiárido, continué la investigación estudiando las interacciones dominantes para responder principalmente, a las preguntas:

- ¿Qué tipo de interacción prevalece entre pastos y arbustos en cada sitio ecológico?
- ¿Cómo explican estos resultados la coexistencia de ambos grupos funcionales?

En esta parte de la tesis analicé las interacciones entre pastos y arbustos de ambos sitios ecológicos, mediante experimentos de remoción de grupos funcionales, con el objetivo de determinar qué tipo de interacción (competencia o facilitación) prevalece entre los mismos utilizando un índice de interacción *RII*. El factor sitio solo resultó significativo cuando se analizó el *RII* de los pastos (Cuadro 3.2). En el bajo existiría una tendencia a que prevalezcan las interacciones negativas entre los pastos y sus vecinos. En el alto *RII* fue levemente positivo, casi neutro sugiriendo que la coexistencia de pastos y arbustos puede ocurrir mediante la facilitación. Las interacciones cambiaron de competencia a facilitación a medida que disminuyó la HS, siendo esta respuesta significativa para el grupo de los pastos y dentro de estos, para *M. maximus*. En la naturaleza, existe una combinación de interacciones competitivas y facilitadoras que ocurren simultáneamente (Callaway y Walker 1997; Ludwig et al. 2003; Dohn et al. 2013). El balance neto de estas interacciones interespecíficas determina la coexistencia de las especies y grupos funcionales (Brooker 2006). La prevalencia de las interacciones neutras y de facilitación que ocurre en el alto le permitiría a los pastos cultivados y nativos coexistir con los arbustos presentes. Aunque como se vio en el capítulo 4, la densidad de pastos nativos es reducida debido principalmente a un banco de semillas pobre de este grupo.

En este estudio el factor especie no resultó significativo en el análisis de *RII*, sin embargo, la experiencia a campo lleva a pensar que muchas respuestas en las interacciones son especie-dependiente. Por ejemplo, *M. maximus* presentó un valor negativo alto de *RII*, lo que sugiere que compite con los arbustos. Muchos estudios han demostrado que la dominancia de leñosas nativas produce la pérdida de herbáceas nativas (Allofs y Fowler, 2013) así como la de pasturas implantadas, pudiendo provocar la exclusión de estas del sistema. Las dos gramíneas nativas *P. pappipherum* y *T. pluriflora* presentaron valores similares de *RII*, y cercanos a 0.

Probablemente, ambas hayan tenido una historia evolutiva similar frente a las condiciones del ambiente y a las perturbaciones, como el fuego y el pastoreo (Kunst et al. 2006). Existe evidencia que afirma que la dinámica, la estabilidad y la resiliencia de los ecosistemas semiáridos chaqueños (particularmente los pastizales) fueron significativamente afectados por los herbívoros, entre ellos, las hormigas que hasta llegan a competir con el ganado (Bucher, 1982).

En este estudio he evaluado la influencia del contenido de agua en el suelo en el valor de *RII*, dada su importancia en los ecosistemas semiáridos (Kurc y Small, 2004). Sin embargo, también es importante y necesario el estudio de la radiación solar y los nutrientes, para poder comprender mejor las interacciones de las especies con el ambiente. Solo se encontró una relación significativamente negativa entre *RII* y la HS (Figura 3.9) para el grupo de los pastos y particularmente para *M. maximus*. Este resultado es coincidente con lo propuesto por Bertness y Callaway (1994), quienes sugieren que las interacciones positivas incrementan con altos niveles de estrés físico. Sin embargo, dada la alta variabilidad que presenta el contenido del agua en el suelo, los estudios sobre la dinámica de las comunidades vegetales y su relación con los recursos del suelo, deben ser evaluados a largo plazo.

El estudio de las interacciones ecológicas entre grupos funcionales es complejo y demanda la consideración de los principales factores abióticos y bióticos que influyen en el balance final (Bulleri et al. 2004). El rol esclarecedor de los mecanismos de competencia y facilitación para la coexistencia pastos-arbustos, no ha sido completamente probado y ha perdido robustez, dando lugar al enfoque demográfico (Sankaran et al. 2004, Higgins et al. 2000), donde las perturbaciones juegan un papel clave. En este contexto, he estudiado en esta tesis el efecto almacenaje buscando responder:

- ¿El efecto almacenaje puede explicar la coexistencia de pastos y arbustos en los sitios ecológicos alto y bajo?

El efecto almacenaje se entiende como el mecanismo que permite la coexistencia de grupos funcionales mediante las fluctuaciones en la emergencia de las plántulas asociada a las variaciones ambientales. En esta tesis se analizó el potencial de regeneración por rebrote y semillas que permitiría la coexistencia de pastos y arbustos, en función de la intensidad de los disturbios y de las características del sitio ecológico. Se estudiaron dos procesos vegetativos, cada uno de ellos a diferentes escalas y con distintos métodos. La dinámica de la emergencia de los pastos y arbustos se estudió a nivel de sitio y bajo los tratamientos: con y sin quema. La habilidad para rebrotar de los arbustos se analizó mediante los cambios en la estructura aérea según dos intensidades de fuego.

Acorde a la hipótesis planteada, se puede inferir que el mecanismo efecto almacenaje es importante para entender lo que sucede en especies que se encuentran en una baja densidad (Warner y Chesson 1985) como es el grupo de las gramíneas en el sitio alto. En este sitio, el fuego al cambiar las condiciones ambientales, promovió la emergencia de las gramíneas, aunque en una baja magnitud (comparado con la emergencia en el bajo). Esto último probablemente puede ser debido a la alta carga de combustible mediano y grueso, que generó fuegos de alta severidad, creando áreas de suelo desnudo donde no se observó emergencia (Huxman et al. 2004). Por otro lado, es posible que el banco de semillas de gramíneas nativas en el alto se encuentre agotado o sea pobre (Abdala 2016). Sin embargo, este aumento en la emergencia de gramíneas puede representar un potencial para el establecimiento y desarrollo de estas poblaciones posterior al fuego. Los fuegos en los sitios de bosque no son frecuentes, salvo en aquellos casos que se encuentren cerca de ecotonos, con dominancia de herbáceas y gramíneas constituyendo estas, la vía de entrada para el fuego en el bosque (Morello y Adámoli, 1973; Kunst et al. 2014).

La habilidad para rebrotar que es un rasgo que estima el banco de yemas de las arbustivas y que les permitiría a las mismas persistir, se estudió a nivel de especie. Los resultados demuestran que acorde a la hipótesis planteada, la habilidad rebrotadora y el crecimiento post disturbio, dependería de los factores: especie, tamaño inicial de planta, fecha de quema y cantidad de combustible fino y grueso. *S. gilliesi* fue la más afectada, mientras que *S. bumelioides* lo fue en menor medida. *S. bumelioides* es una especie que muestra un potencial regenerativo superior a las otras especies, dado principalmente por su banco de yemas (número y posición), fisiología y estructura (Bravo et al. 2008; 2018).

La carga de combustible y la fecha de quema están asociadas al ambiente durante la aplicación del fuego, un aspecto que permite determinar el momento adecuado para la misma. Los resultados indican que el año y la fecha de quema influyeron directamente sobre el comportamiento del fuego (por ej. en la longitud de llama) y este a su vez en el efecto sobre la estructura de las plantas y el potencial regenerativo de las especies.

Las características intrínsecas de las especies (ejemplo el tamaño, el banco de yemas) tuvieron más peso en determinar los efectos del fuego. El tamaño inicial (volumen) de las plantas influyó en los efectos del fuego, y este estudio sugiere que cuanto mayor es el tamaño de los arbustos estudiados, mayor es el efecto del fuego en reducir el volumen post disturbio y la habilidad para rebrotar. El efecto de la carga de combustible fino sobre las características estructurales de las plantas fue marginal. Trollope (1984) determinó que el umbral mínimo de carga de combustible para llegar a la muerte de la parte aérea de los arbustos es 2000 kg MS ha⁻¹, una cantidad ampliamente excedida por la carga presente en las parcelas de este experimento. Este hecho probablemente excede todos los otros efectos del fuego.

El mecanismo efecto almacenaje asociado a las perturbaciones puede ser útil para explicar la coexistencia pastos-arbustos en sitios del Chaco semiárido. Para ello es necesario

tener en cuenta las características de las perturbaciones, principalmente su intensidad y severidad que modifican el ambiente y las respuestas de las especies, de manera de lograr condiciones favorables para el establecimiento de nuevos individuos y de rebrotes vegetativos (Higgins et al. 2000, Bellingham, 2000, Silvertown, 2004). En esta tesis se ha observado que la intensidad del fuego, en su carácter de prescripto ha modificado el ambiente físico y, por lo tanto, la emergencia y la habilidad rebrotadora de los grupos funcionales. Finalmente, distintos mecanismos de coexistencia pueden ocurrir simultáneamente en las comunidades vegetales de los sitios alto y bajo del Chaco semiárido, así como en otras comunidades (Barot 2004, Cipriotti et al. 2014).

4.7 El aporte de la tesis

Esta tesis aportó información sobre los mecanismos que regulan la coexistencia de los pastos y arbustos en dos sitios en posiciones extremas dentro de un gradiente topográfico. La mayoría de los estudios sobre coexistencia de pastos y arbustos se desarrollan en un ambiente específico como son las sabanas y los grupos funcionales se estudian en forma aislada.

Este trabajo estudia las interacciones entre pastos y arbustos, aplicando las mismas metodologías en cada sitio ecológico e interpretando los resultados bajo el enfoque de mecanismos de separación de nichos. El patrón de distribución radical de pastos y arbustos desarrollado en esta tesis es el primer estudio en la región Chaqueña. Si bien es una foto instantánea de un proceso muy complejo (February y Higgins, 2010), brinda una idea de la distribución de las raíces en los ecosistemas bosque y pastizal y sobre el uso de los recursos, principalmente el agua.

¿Qué aspectos se deben tener en cuenta en la aplicación de las perturbaciones para lograr una coexistencia de pastos y arbustos que responda a objetivos productivos y de recuperación y/o mantenimiento de servicios ecosistémicos?

Las perturbaciones representan una fuente importante de heterogeneidad en la estructura de las comunidades naturales por lo que, conocer el régimen con el que ocurren permitiría entender mejor su funcionamiento. En general, las perturbaciones deben ser estudiadas, teniendo en cuenta atributos como la intensidad, severidad y frecuencia, entre otros (White y Pickett 1985; Kunst et al. 2012). Las perturbaciones como el tratamiento mecánico (rolado) y el fuego, modifican el ambiente físico y producen diferentes efectos sobre la estructura aérea de los arbustos y las oportunidades para la emergencia y establecimiento de los grupos funcionales. Los impactos de las perturbaciones tanto actúen aisladamente como en forma sinérgica producen efectos variados según el estadio de vida de las especies, por lo que es necesario su atención. El manejo de los residuos resultantes de las prácticas antrópicas (silvícolas, ganaderas u otras), es un aspecto clave al momento de planificar una intervención y requiere el estudio de la transformación energética de los mismos.

¿Cuáles son las futuras líneas de investigación a desarrollar?

El desbalance pastos-arbustos es un proceso complejo y multifacético (Maestre et al. 2016) que presenta consecuencias ecológicas y productivas. Este proceso que en términos prácticos produce la arbustización de los ecosistemas requiere estudios específicos como la autoecología de las especies dominantes. Esto permitiría conocer con mayor detalle los comportamientos de los pastos y arbustos ante las perturbaciones. En futuras investigaciones, es necesario reconocer cuáles son los umbrales críticos de arbustización, que disparan cambios sustanciales en la diversidad y productividad de los grupos funcionales.

Capítulo 6 Referencias

- Abdala N.R. 2016. Banco de semillas en el suelo de especies leñosas de un bosque nativo del Chaco semiárido. Tesis de maestría. Maestría en Desarrollo de zonas áridas y semiáridas. Universidad Nacional de Santiago del Estero. 65p.
- Adámoli J., Neumann R., Ratier de Colina A. y Morello J. 1972. El Chaco aluvional salteño. RIA INTA, Buenos Aires, Rep. Arg. Serie 3, *Clima y Suelo*, IX (5), 82 p.
- Adámoli J., Sennhauser E., Acero J. y Rescia A. 1990 Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *J. Biogeogr.* 17, 491–500.
- Aguiar M. y Sala O. 1998. Interactions among grasses, shrubs and herbivores in Patagonian grass-shrub steppe. *Ecología Austral* 8: 201-210.
- Albanesi, A., Anriquez A. y Polo Sánchez A. 2003. Efectos de la agricultura convencional sobre algunas formas del C en una toposecuencia de la Región Chaqueña, Argentina. *Agriscientia*, XX: 9 - 17
- Albanesi A., Kunst C., Anríquez A., Silverman J., Ledesma R., Navall M., Domínguez Nuñez J., Duffau R., Suárez R., Werenistky D., Raña E. Socolik L., Coria D., Coria O. 2013. Rolado selectivo de baja intensidad (RBI) y sistemas silvopastoriles de la región chaqueña. En Libro: Hacia la construcción del desarrollo agropecuario y agroindustrial. De la Faya al NOA. 1ed. Magna Publicaciones, 260 p.
- Alexander, M. 1982. Calculating and interpreting forest fire intensities. *Can. J. Botany* 60: 349-357.
- Al-Namazi A., El-Bana M. y Bonser S.P. 2016. Competition and facilitation structure plant communities under nurse tree canopies in extremely stressful environments. *Ecology and Evolution*. 7: 2747–2755

Allofs K. y Fowler N. 2013. Loss of native herbaceous species due to woody plant encroachment facilitates the establishment of an invasive grass. *Ecology* 94 (3): 751-760

Angert, A. L., Huxman, T. E., Chesson, P., y Venable, D. L. 2009. Functional tradeoffs determine species coexistence via the storage effect. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106 (28): 11641–11645.

Angueira M.C. 2016. Relevamiento de suelos utilizando las nuevas técnicas de Geomática: un caso en Santiago del Estero, Argentina. Tesis doctoral. Universidad de Córdoba, España. 335 pp.

Anríquez A., Albanesi A., Kunst C. Ledesma R., Lopez C., Rodríguez A. y Godoy J. 2005. Rolado de fachinales y calidad de suelos en el chaco occidental, Argentina. *Ciencia del suelo (Argentina)* 23 (2): 145-157.

Ansley R.J. y Castellano M.J. 2007. Strategies for Savanna Restoration in the Southern Great Plains: Effects of Fire and Herbicides. *Restoration Ecology* 14 (3): 420–428

Araujo, P., M. C. Iturre, V. H. Acosta, R. F. y Renolfi. 2008. Estructura del bosque de La María. EEA INTA Santiago del Estero. Quebracho, 16: 5-19

Archer S. 1996. Assessing and interpreting grass-woody plants dynamics. En: *The ecology and management of grazing systems*. CAB International. 465 p.

Archer S., Davies K., Fulbright T. E, Mc Daniel K., Wilcox B. y Predick K. 2011 Brush Management as a Rangeland Conservation Strategy: A Critical Evaluation. En: Briske D.D. Ed. *Conservation Benefits of Rangeland Practices: assessment, recommendations, and knowledge gaps*. Unites States Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service, 429 p.

Archer S.R., Andersen E. M., Predick K. I., Schwinning S., Steidl R., y Woods S.R. 2017. Woody Plant Encroachment: Causes and consequences. En: Rangeland Systems Processes, Management and Challenges. Editor: David D. Briske ISSN 0172-6161 Springer Series on Environmental Management ISBN 978-3-319-46707-8

Armas C., Ordiales R. y Pugnaire F. 2004. Measuring Plant Interactions: A New Comparative Index. *Ecology* 85 (10): 2682-2686

Armas C., y Pugnaire F. 2011. Plant Neighbour Identity Matters to Belowground Interactions under Controlled Conditions. *PLoS ONE* 6 (11): 7 p.

Bai W., Fang F. Zhou M., Xie T., Li L., y Zhang W. 2015. Heavily intensified grazing reduces root production in an Inner Mongolia temperate steppe. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 200: 143–150

Barchuk, A.H.; E. B. Campos; C. Oviedo y M. del P. Díaz. 2006. Supervivencia y crecimiento de plántulas de especies leñosas del Chaco Árido sometidas a remoción de la biomasa aérea. *Ecología Austral* 16: 47-61.

Barot S. 2004. Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled? *Oikos* 106 (1) 185-192.

Baudena M., D’Andrea F. y Provenziale A. 2010. An idealized model for tree–grass coexistence in savannas: the role of life stage structure and fire disturbances. *Journal of Ecology* 98: 74–80.

Bellingham P., 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* 89 (2): 409-416.

Belsky A. 1990. Tree grass ratios in East African savannas: a comparison of existing models. *Journal of biogeography* 17: 483-489

Bertness M. y Callaway R. 1994. Positive interactions in communities. *Tree* 9 (5): 191-193.

Berdugo M., Soliveres S., Kéfi S., y Maestre F. 2018. The interplay between facilitation and habitat type drives spatial vegetation patterns in global drylands. *Ecography* 42: 755-767.

Berlow E., D'Antonio C., Reynolds S. 2002. Shrub expansion in montane meadows: the interaction of local-scale disturbance and site aridity. *Ecological Applications* 12(4): 1103–1118.

Boletta, P. 1988. Clima, desmonte y habilitación de tierras en la región chaqueña semiárida. F.A.O., Santiago, Chile. R. Casas (editor): 7-21.

Bond W. 2008. What Limits Trees in C4 Grasslands and Savannas? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39: 641–659

Bond W., y Midgley J. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution* 16 (1): 45-51

Bordón, A. 1983. Comentarios e ideogramas sobre la vegetación de la Provincia del Chaco emergentes de una muestra de descripciones de vegetación en relación a series de suelo. Boletín 86, INTA EEA Saénz Peña.

Bowker M., Soliveres S. y Maestre F. 2010. Competition increases with abiotic stress and regulates the diversity of biological soil crusts. *Journal of Ecology* 98, 551–560

Bucher, E., 1982. South American arid savannas, woodlands and tickets. In: Huntley, B., Walker, B. (Eds.), *Ecological Studies 42, Ecology of Tropical Savannas*. Springer Verlag, Berlin.

Bucheli P., Benjamin T., Rusch G., Ibrahim M., Casals P., Sánchez D., y Pugnaire F. 2013. Estrategias de los árboles para el uso eficiente del agua y tolerancia a la sequía en sistemas silvopastoriles. *Agroforestería en las Américas*, 50: 53-84.

Bulleri F., Bruno J.F., y Benedetti-Cecchi L. 2008. Beyond Competition: Incorporating Positive Ecosystem Invasibility 6:1136–1140.

Bran D., Cecchi G., Gaitán J., Ayesa J. y Lopez C. 2007. Efecto de la severidad de quemado sobre la regeneración de la vegetación en el Monte Austral. *Ecología Austral* 17:123-131.

Bravo S., Kunst C., Gimenez A. y Moglia G. 2001. Fire regime of a *Elionorus muticus* Spreng. Savanna, western Chaco región, Argentina. *International Journal of Wildland Fire* 10: 65-72

Bravo, S., Kunst, C., y Grau. H., 2008. Suitability of the native woody species of the Chaco region, Argentina, for use in dendroecological studies offire regimes. *Dendrochronologia* 26: 43-52.

Bravo, S.; R. Abdala; F. del Corro; V. Ibáñez-Moro; A. C. Santacruz-García; D. Loto y F. Ojeda. 2018. Regeneración en especies de leñosas nativas del Chaco de Argentina y su respuesta a disturbios. Libro: Los bosques y el futuro. Capítulo 10. FCF.UNSE. 127 p.

Bravo S., Basualdo M., Kunst C. y del Corro F. 2019. Aerial Bud Bank and Structural Changes of Woody Species from Argentine Chaco in Response to Disturbances. *Journal of Environmental Science and Engineering* 8: 58-69

Brooker, R. W. 2006. Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist* 171: 271–284.

Brooker R.W., Maestre F.T., Callaway R.C., Lortie C.L., Cavieres L.A., Kunstler G., Liancourt P., Tielbörger K., Travis J.M., Anthelme F., Armas C., Coll L., Corcket E., Delzon S., Forey E., Kikvidze Z., Olofsson J., Pugnaire F., Quiroz C.L., Saccone P., Schiffers K., Seifan M., Touzard B. y Michalet R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96: 18–34

Brown, J. K. 1974. Handbook for inventorying downed woody material. USDA Forest Service. General Technical Report INT – 16. Utah, USA. 24 p.

Bruno J., Stachowicz J., Bertness M. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *TRENDS in Ecology and Evolution* 18 (3): 119-125.

Butterfield B. Bradford J. Armas C., Prieto I. y Pugnaire F.I. 2015. Does the stress-gradient hypothesis hold water? Disentangling spatial and temporal variation in plant effects on soil moisture in dryland systems. *Functional Ecology* 30: 10-19.

Caldwell M. M., Manwaring J.H. y Durham S. L. 1991. The microscale distribution of neighbouring plant roots in fertile soil microsites. *Functional Ecology* 5: 765-772.

Callaway R. y Walker L. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78 (7): 1958-1965

Campos Paciullo D., Tavares de Castro C., de Miranda Gomide C., Beligoli Fernandes P., Duarte da Rocha W., Dias Müller M., y Pereyra Rossiello R. 2010. Soil bulk density and biomass partitioning of *Brachiaria decumbens* in a silvopastoral system. *Sci. Agric. (Piracicaba, Braz.)* 67 (5): 598-603

Casanova F. Ramirez L. y Solorio F. 2007. Interacciones radicales en sistemas agroforestales, mecanismos y opciones de manejo. *Avances en investigación agropecuaria* 11 (3): 41-52.

Casillo J., Kunst C., y Semmartin M. 2012. Effects of fire and water availability on the emergence and recruitment of grasses, forbs and woody species in a semiarid Chaco savanna. *Austral Ecology* 37: 452–459.

Chapman, G. P., y Peat W. E. 1992. *An Introduction to the Grasses*. Melksham, UK: CAB International, Redwood Press, Ltd. 203 p.

Chesson P.L. y Warner R.R. 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *American naturalist* 117 (6): 923-943.

Cipriotti P.A., y Aguiar M. R. 2010. Resource partitioning and interactions enable coexistence in a grass-shrub steppe. *Journal of Arid Environments* 74: 1111-1120

Cipriotti P., Aguiar M., Wiegand T. y Paruelo J. 2014. A complex network of interactions controls coexistence and relative abundances in Patagonian grass-shrub steppes. *Journal of Ecology* 74: 1111-1120

Clarke P., Lawes M., Midgley J., Lamont B., Ojeda F., Burrows G., Enright N. y Knox K. 2012. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist* 197: 19-35.

Cock M. 2018 Balance facilitación-competencia entre plantas a lo largo de gradientes de estrés biótico y abiótico. Tesis de Doctorado UBA. 84 pp

Conover, W. 1980. *Practical nonparametric statistics*. John Wiley & Sons, New York, 493 pp.

Cordell S. y Sandquist D.R. 2008. The impact of an invasive African bunchgrass (*Pennisetum setaceum*) on water availability and productivity of canopy trees within a tropical dry forest in Hawaii. *Functional Ecology* 22: 1008-1017.

Couso L. 2011. Mecanismos de tolerancia a sequía y sus efectos sobre la habilidad competitiva de pastos de la estepa patagónica. Tesis de Doctorado. UBA. 152p.

Cumba A., Imbellone P. y Ligier D. 2005. Propiedades morfológicas, físicas, químicas y mineralógicas de suelos del sur de Corrientes. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 60 (3): 571-582.

Dantas V., Batalha M., y Pausas J. 2013. Fire drives functional thresholds on the savanna–forest transition. *Ecology* 94 (11): 2454–2463.

Dale V., Joyce L., McNulty S., Neilson R., Ayres M., Flannigan M., Hanson P., Irland L., Lugo A., Peterson C. Simberloff D., Swanson F., Stocks B. y Wotton B. 2001. Climate Change and Forest Disturbances. *BioScience* 51 (9): 723-734.

Del Río M., Schutze G. y Pretzsch H. 2013. Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. *Plant Biology* 16:166-176

de Knecht H., Groen T.A., van de Vijver C., Prins H.H. Langevelde F. 2008. Herbivores as architects of savannas: inducing and modifying spatial vegetation patterning. *Oikos* 117: 543-554.

De Souza M. Maia F.C. y Perez M.A. 2006. Bancos de semillas en el suelo. *Agriscientia*, 2006 13 (1): 33-44

Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Cuadroda, M. y Robledo, C.W. (2008). InfoStat, versión 2008, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

Dodd M. y Laueronth W. 1997. The influence of soil texture on the soil water dynamics and vegetation structure of a shortgrass steppe ecosystem. *Plant Ecology* 133: 13–28.

Dohn J., Dembélé F., Karembé M., Moustakas A., Amévor K. y Hanan N. 2013. Tree effects on grass growth in savannas: competition, facilitation and the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology* 101: 202–209

Drewa, P. 2003. Effects of fire season and intensity on *Prosopis glandulosa* Torr. Var. *glandulosa*. *International Journal of Wildland Fire* 12:147–57.

Duffau, A.R. 2009. Indicadores de calidad de suelos para evaluar sustentabilidad ecológica en sistemas agropecuarios de la Región Chaqueña. Informe de proyecto. Univ. Nac. De Santiago del Estero. 30p.

Dupuy, L., Gregory P. y Bengough A. 2010. Root growth models: towards a new generation of continuous approaches. *Journal of Experimental Botany* 61 (8): 2131–2143.

Eldridge D. y Soliveres S. 2015. Are shrubs really a sign of declining ecosystem function? Disentangling the myths and truths of woody encroachment in Australia. *Australian Journal of Botany* 62: 594–608.

Eldridge D., Bowker M., Maestre F., Roger E., Reynolds J., y Whitford W. 2011. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecol Lett.* 14 (7): 709–722.

Ernst, R.D.; Morici, E.; Estelrich, H.; Muiño, W.A. y Ruiz, M.A. 2015. Efecto de la quema controlada sobre el banco de semillas de gramíneas en diferentes parches del bosque de caldén en la región semiárida central Argentina. Arch. Zootec. 64 (247): 245-254.

Facelli J. M., Chesson P., y Barnes N. 2005. Differences in seed biology of annual plants in arid lands: a key ingredient of the storage effect. Ecology 86 (11) 2998–3006.

Ferrante D., Oliva G.E. y Fernández R.J. 2014. Soil water dynamics, root systems, and plant responses in a semiarid grassland of Southern Patagonia. Journal of Arid Environments 104: 52-58.

Fernandes P., Matt Davies G., Ascoli D., Fernández C., Moreira F., Rigolot E., Stoof G., Vega J., y Molina D. 2013. Prescribed burning in southern Europe: developing fire management in a dynamic landscape. Frontiers in Ecology and Environments 11: 4-14.

Fidelis A., Daibes L. Redondo Martins A. 2016. To resist or to germinate? The effect of fire on legume seeds in Brazilian subtropical grasslands. Acta Botanica Brasilica 30 (1): 147-151.

Foster B. 2002. Competition, facilitation and distribution of *Schizachyrium scoparium* along a topographic productivity gradient. Ecoscience 9 (3): 355-363.

February, E., y Higgins, S. 2010. The distribution of tree and grass roots in savannas in relation to soil nitrogen and water. South African Journal of Botany 76: 517-523.

Gillet M. Las gramíneas forrajeras. Editorial Acribia. ISBN 84-200-0525-8. 340p.

Gibbens R. y Lenz J. 2001. Roots systems of some Chihuahuan deserts. Journal of arid environments 49: 221-263.

Goldberg, D. E., y P. A. Werner. 1983. Equivalence of competitors in plant communities: a null hypothesis and an experimental approach. *American Journal of Botany* 70: 1098-1104.

Gonzalez C.C., Studdert G.A., Kunst C. y Albanesi A. 2001. Comportamiento de algunas propiedades del suelo en una sabana del Chaco semiárido occidental bajo distintas frecuencias de fuego. *Ciencia del suelo* 19 (2): 6 p.

Grace D., y Tilman J. 1990. *Perspectives on plant competition*. Academic Press ISBN 0-12294452-6

Grau, H.R., Torres R., Gasparri I., Blendinger P., Marinaro S., Macchi L. 2014. Natural grasslands in the Chaco. A neglected ecosystem under threat by agriculture expansion and forest-oriented conservation policies, *Journal of Arid Environments* 143(12):40-46

Gregory P. 2006. *Roots plants: Growth, Activity and Interaction with Soils*. ISBN-10: 1-4051-1906-3

Gurvich D., Enrico L., y Cingolani A. 2005. Linking plant functional traits with post fire sprouting vigour in woody species in Central Argentina. *Austral Ecology* 30: 789-796.

Henderson, C.B., Petersen K.E. y Redak R.A. 1988. Spatial and temporal in the seed bank and vegetation of a desert grassland community. *Journal of Ecology* 76: 717-728.

Herrero M.L., Torres R.C., y Renison D. 2015. Do Wildfires Promote Woody Species Invasion in a Fire-Adapted Ecosystem? Post-fire Resprouting of Native and Non-native Woody Plants in Central Argentina. *Environmental Management* 57 (2): 308-317.

Higgins S.I., Bond W.J., y Trollope W.S. 2000. Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *The Journal of Ecology* 88 (2): 213-229.

Hodgkinson, K. 1998. Sprouting success of shrubs after fire: height dependent relationships for different strategies. *Oecologia* 115: 64–72.

Hoffman M.T. y Mitchell D.T. 1986. The root morphology of some legume spp. in the south-western Cape and the relationship of vesicular arbuscular mycorrhizas with dry mass and phosphorus content of *Acacia saina* seedlings. *S. Afr. J. Bot.* 52 (4): 316-320.

Hoffmann W., Geiger E.L., Gotsch S.G. Rossatto D.R., Silva L.C., Lau O.L., Haridasan M. y Franco A.C. 2012. *Ecology Letters* 15: 759–768.

House J.I., Archer S., Breashears D.D., Scholes R.J., y NCEAS Tree-Grass Interactions Participants 2003. Conundrums in mixed woody-herbaceous plant systems. *Journal of Biogeography* 30: 1763-1777.

Hurlbert S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54 (2): 187-211.

Huxman, T.E., Snyder, K.A., Tissue, D., Leffler, A.J., Ogle, K., Pockman, W.T., Sandquist, D.R., Potts, D.L., y Schwinning, S., 2004. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia* 141: 254–268.

Jaureguiberry P. y Diaz S. 2014. Post-burning regeneration of the Chaco seasonally dry forest: germination response of dominant species to experimental heat shock. *Oecologia* 177 (3): 689-699.

Jeltsch F., Milton S.J., Dean W.R., y Van Rooyen N. 1996. Tree spacing and coexistence in semiarid savannas. *Journal of Ecology* 84 (4): 583-595.

Joubert D. Smit G., y Hoffman M. 2012. The role of fire in preventing transitions from a grass dominated state to a bush thickened state in arid savannas. *Journal of Arid Environments* 87: 1-7.

Jurena P. N. y Archer S. 2003. Woody plant establishment and spatial heterogeneity in grasslands. *Ecology* 84(4): 907–919.

Keddy PA. Nielsen K. Weiher E. y Lawson R. 2002. Relative competitive desempeño of 63 species of terrestrial herbaceous plants. *Journal of Vegetation Science* 13: 5–16.

Kikvidze Z., Armas C. y Pugnaire F. 2011. The effect of initial biomass in manipulative experiments on plants. *Functional Ecology* 20: 1–3.

Kitzberger T., Steinaker D.F. y Veblen T.T. 2000. Effects of Climatic Variability on Facilitation of Tree Establishment in Northern Patagonia. *Ecology* 81:1914–1924.

Klimešová J., Martínková J. y Herben T., 2018. Horizontal growth: An overlooked dimension in plant trait space. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 38: 18.21.

Klute, A. 1986. Methods of soil analysis. Part 1: Physical and mineralogical methods. *Agronomy* 9, ASA, ASSA, inc, Publisher Madison, Wisconsin. USA. 1188 p.

Knapp A., Briggs J., Collins S., Archer S., Bret-Harte M.S., Ewers B., Peters D., Young D., Shaver G., Pendall E. y Cleary M. 2008. Shrub encroachment in North American grasslands: shifts in growth form dominance rapidly alters control of ecosystem carbon inputs. *Global Change Biology* 14: 615-623.

Knoop W.T., y Walker B.H. 1985. Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. *Journal of Ecology* 73 (1): 235-253.

Koyama A, y Tsuyuzaki S. 2012. Facilitation by tussock-forming species on seedling establishment collapses in an extreme drought year in a post-mined *Sphagnum peatland*. *J Veg. Sci.* 24: 473–483.

Kruger L., Dominique T., Bond W., Midgley J., Balfour D. y Mkhwanazi W. 2017. Woody Plant Traits and Life-history Strategies across Disturbance Gradients and Biome boundaries in the Hluhluwe-iMfolozi Park. *Conserving Africa's Mega-Diversity in the Anthropocene*, ed. Joris P.G.M. Cromsigt, Sally Archibald and Norman Owen-Smith. Publicado por Cambridge University Press. Cambridge University Press 2017.

Kunst, C., Bravo, S., Moscovich, F., Herrera, J., Godoy, J., y Vélez, S. 2001. Control de tusca (*Acacia aroma* Gill ap. H. et A.) mediante fuego prescripto. *Revista Argentina de Producción Animal* 20: 199-213.

Kunst C., Ledesma R., Basan M., Angella G., Prieto D. y Godoy J. 2003. Rolado de fachinales e infiltración de agua en el suelo en el Chaco occidental argentino. *RIA. Revista de Investigaciones Agropecuarias* 32: 105-122.

Kunst, C., Monti, E., Perez, H., y Godoy, J., 2006. Assessment of rangelands of southwestern Santiago del Estero for management and research. *J. Environ. Manage* 80: 248-265.

Kunst C., Ledesma R., Albanesi A., Anriquez A. van Meer H., Bravo S., y Godoy J. 2012. Disrupting woody steady states in the Chaco region (Argentina): Responses to combined disturbance treatments. *Ecological Engineering*. 42: 42-53

Kunst, C., Bravo, S., Ledesma, R., Navall M., Anriquez, A., Coria D., Silberman, J., y Albanesi, A. 2015. Ecology and management of the dry forests and savannas of the western

Chaco region, Argentina, 31p. En Dry Forests. Ecology, species diversity and sustainable management. Nova Publishers. New York. Ed Francis Elliot Greer ISBN 978-1-63321-291-6.

Kurc S. Small E. 2004. Dynamic of evapotranspiration in semiarid grassland and shrubland ecosystems during the summer monsoon season, Central New Mexico. Water Resources Research 40:1-15p.

Lane D.M. 2013. Online Statistics Education: A Multimedia Course of Study (<http://onlinestatbook.com/>). Project Leader: David M. Lane, Rice University.

Landi M., Di Bella C.M., Argañaraz J.P. y Bellis L.M. 2017. Frecuencia y propagación de los incendios en el paisaje del Chaco árido y semiárido, efecto de la cantidad de biomasa combustible. III Congreso Argentino de Ecología de Pastizales.

Ledesma R., 2006. Desarrollo de sistemas ganaderos: una alternativa de manejo en ecosistemas degradados del Chaco semiárido, Universidad Nacional de Santiago del Estero, Santiago del Estero, Argentina. Tesis de maestría. 134 p.

Ledesma, R.; Elias, A.; Kunst, C.; Navarrete, V.; Godoy J. 2018a. Efecto del rolado de baja intensidad (RBI) sobre la distribución radical de pastos y arbustos en un bosque del Chaco occidental. Revista RIA, 44 (2), p.8.

Ledesma R., Kunst C., Bravo S., Leiva M., Lorea L., Godoy J. y Navarrete V. 2018b. Developing a prescription for brush control in the Chaco region, effects of combined treatments on the canopy of three native shrub species. Arid Land Research and Management 32(3): 351-366.

Liu F., Ben X., Bai E. Boutton T. y Archer S. 2010. Spatial scaling of ecosystem C and N in a subtropical savanna landscape. Global Change Biology 16: 2213–2223.

Lipoma M.L., Funes G. y Diaz S. 2017. Fire effects on the soil seed bank and post-fire resilience of a semi-arid shrubland in central Argentina. *Austral ecology* 43 (1): 46-55.

Lohmann D., Tietjen B., Blaum N., Joubert D., y Jeltsch F. 2014. Prescribed fire as a tool for managing shrub encroachment in semiarid savanna rangelands. *Journal of Arid Environments* 107: 49-56.

Lorenz G. y Göckle D. 1993. Caracterización de suelos de bajo pastizal en la estación Experimental La Maria Inta Santiago del Estero. Informe técnico 28 pp.

Lorenz G. 1995. Caracterización ecológica de un suelo Eutric regosol bajo bosque en el Chaco semiárido, Argentina. *Quebracho* (3): 13-23.

Lloret F., Peñuelas J. y Estiarte M. 2005. Effects of vegetation canopy and climate on seedling establishment in Mediterranean shrubland. *Journal of Vegetation Science* 16: 67-76.

Loto D. y Bravo S. 2020. Species composition, structure, and functional traits in Argentine Chaco forests under two different disturbance histories. *Ecological Indicators* 113: 1-9.

Ludwig F., Dawson T. E., Kroon H., Berendse F., y Prins H. 2003. Hydraulic lift in *Acacia tortilis* trees on an East African savanna. *Oecologia* 134: 293-300.

Macinnis C. M. O., Fuentes S., O’Grady A. P., Palmer A. R., Taylor D., Whitley R. J., y Eamus D. 2010. Root biomass distribution and soil properties of an open woodland on a duplex soil. *Plant and Soil* 327(1-2): 377-388.

Maestre F.T. y Cortina J. 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proc Biol Sci* 271: 331–333.

Maestre F.T., Valladares F. y Reynolds J.F. 2005. Is the change of plant–plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology* 93: 748–757.

Maestre F.T. Callaway R., Valladares F. y Lortie C.J. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97: 199-205.

Maestre F., Eldridge D. y Soliveres S. 2016. A multifaceted view on the impacts of shrub encroachment. *Applied Vegetation Science* 19: 369-370.

Magliano P., Giménez R., Houspanossian J., Páez R., Nosseto M., Fernández R., y Jobbágy E. 2017. Litter is more effective than forest canopy reducing soil evaporation in Dry Chaco rangelands. *Ecohydrology* 10 (7): 1-10.

Makita N.; Hirano Y.; Mizoguchi T.; Kominami Y.; Dannoura M.; Ishii H.; Finer L.; y Kanazawa Y. 2011. Very fine roots respond to soil depth: biomass allocation, morphology, and physiology in a broad-leaved temperate forest. *Ecological Research* 26: 95-104.

Malanson Q., y Trabaud L. 1988. Vigour of postfire resprouting by *Quercus coccifera* L. *Journal of Ecology* 76: 351-365.

Maracahipes L., Carluccib M., Lenzac E., Marimonc B.S. Marimon B.H. Guimarãesd F., y Cianciaruso M.V. 2018. How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 34:17-25.

McConnaughay K. D. M. y Bazzaz F. A. 1991. Is Physical Space a Soil Resource? *Ecology* 72 (1): 94-103.

Montenegro G., Aljaro M. y Kummerow J. 1979. Growth Dynamics of Chilean Matorral Shrubs. *Botanical Gazette* 140 (1): 114-119.

Mordelet, P., Menaut J. C. y Mariotti A. 1997. Tree and grass rooting patterns in an African humid savanna. *Journal of Vegetation Science* 8: 65-70.

Morello J. 1968. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Primera parte: objetivos y metodología. INTA Serie fitogeográfica N° 10 Buenos Aires, 125 p.

Morello J. y Adámoli J. 1974. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Segunda parte: vegetación y ambiente de la provincia del Chaco. INTA Serie fitogeográfica N° 13 Buenos Aires, 130 p.

Morello, J; Pengue W. y A.F. Rodríguez 2007. Un siglo de cambios de diseño del paisaje: el Chaco Argentino. En: Matteucci, S. (editora) *Panorama de la Ecología de Paisajes en Argentina y Países Sudamericanos*. Ediciones INTA. 490 p. ISBN: 978-987-521-251-0

Navall M. 2008. Implementación de rolados. Rolados y manejo forestal. En: Kunst C., Ledesma R., Navall M. RBI. 2008. Rolado selectivo de Baja Intensidad. Editores: INTA EEA Santiago del Estero. Ed. INTA. 139p.

Neter, J., W. Wasserman, y M. Kutner. 1983. *Applied linear regression models*. McGraw-Hill, IL: Irwin. ISBN-13: 978-0-07-310874-2.

Noy-Meir, I., 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual review of ecology and systematics* 4(1): 25-51.

O'Connor T.G., Puttick J.R. y Hoffman M.T. 2014. Bush encroachment in southern Africa: changes and causes. *African Journal of Range & Forage Science* 31(2): 67–88.

Ostertag R. 1998. Belowground effects of canopy gaps in a tropical wet forest. *Ecology* 79 (4): 1294-304.

Pala N.A., Mathur M., Iqbal K., Negi A.K., Shukla G. y Chakravarty S. 2017. Community Dynamics: Competition and facilitation studies of tree species in temperate forest of the Indian Himalaya. *Indian Journal of Ecology* 44(2): 279-288

Pausas, J., y Keeley J. 2014. Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. *New Phytologist* 204: 55–65.

Paynter, Q., y G. Flanagan. 2004. Integrating herbicide and mechanical control treatments with fire and biological control to manage an invasive wetland shrub, *Mimosa pigra*. *Journal of Applied Ecology* 41:615–29.

Partel M. y Wilson S. 2002. Root dynamics and spatial pattern in prairie and forest. *Ecology* 83(5): 1199–1203.

Pelaez D., Distel R., Boo R., Elia O. y Mayor M. 1994. *Journal of arid environments* 27: 71-78.

Peterson, D., y P. Reich. 2001. Prescribed fire in oak savanna: Fire frequency effects on stand structure and dynamics. *Ecological Applications* 11: 914–27.

Priyadarshini K. V. R. 2016. The facilitative role of trees in tree-grass interactions in savannas, PhD Thesis, Wageningen University, Wageningen, NL 134 p. ISBN 978-94-6257-700-8

Popolizio E. 1978. Aportes al conocimiento de los bajos submeridionales. Serie especial n°9. Estudios geográficos de la provincia de Santa Fé. Tomo 16 n°2, 34p.

Porta Casanellas J. y Lopez-Acevedo Reguerín M. 2005. Agenda de campo de suelos. Información de suelos para la agricultura y el medio ambiente. Ed. Mundi-Prensa. España. ISBN 84-8476-231-9.

Pugnaire F. y Hasse 1996. Facilitation between higher plants species in a semiarid environment. *Ecology* 77 (5): 1240-1246.

Ramsey F.L y Schafer D.W. 2002. The statistical sleuth. A course in Methods of data analysis. 742 p. ISBN 0-534-38670-9.

Ramsperger B. 1992. Alteraciones de las condiciones del suelo debido a un cambio en el uso agrícola caso particular Regosoles en el Chaco Seco. Tesis doctoral, versión corta, 38 p. Universidad de Hoheinheim, Alemania.

Rango A., Huenneke L., Buonopane M. Herrick J.E. y Havstada K.M. 2005. Using historic data to assess effectiveness of shrub removal in southern New Mexico. *Journal of Arid Environments* 62: 75–91.

Rau B. Chambers J.C., Blank R.R. y Johnson D.W. 2008. Prescribed fire, soil, and plants: burn effects and interactions in the Central Great Basin. *Rangeland Ecol. Manage* 61:169–181.

Rejžek, M., Coria R.D., Kunst C., Svátek M., Kvasnica J., Navall M., Ledesma R., Gómez A., Matula R. 2017. To chop or not to chop? Tackling shrub encroachment by roller-chopping preserves woody plant diversity and composition in a dry subtropical forest. *Forest Ecology and Management* 402: 29–36.

Riginos C. 2009. Grass competition suppresses savanna tree growth across multiple demographic stages. *Ecology* 90 (2): 335–340.

Ross, M. A., y J. L. Harper. 1972. Occupation of biological space during seedling establishment. *Journal of Ecology* 60: 77-88.

Rissi, M., M. Baeza, E. Gorgone-Barbosa, T. Zupo, y A. Fidelis. 2017. Does season affect fire behaviour in the Cerrado? *International Journal of Wildland Fire* 26: 427–33.

Roberts, H.A. 1981. Seed banks in soils. *Advances in Applied Biology* 6:1-55.

Robertson, K., T. y Hmielowski. 2014. Effects of fire frequency and season on resprouting of woody plants in southeastern US pine-grassland communities. *Oecología* 174:765–776.

Robbins, L. E., y R. L. Myers. 1993. Seasonal effects of prescribed burning in Florida: A review. Miscellaneous Publication NO. 8. Tallahassee: Tall Timbers Research, Inc.

Sala O.E., Golluscio R.A., Lauenroth W.K., y Soriano A. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecología* 81:501-505.

Sala O.E., Lauenroth W.K., Golluscio R.A. 1997. Plant functional types in temperate semi-arid regions. In: *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change* (Ed: T.M. Smith, H.H. Shugart, F.I. Woodward) Cambridge university, Press Cambridge Pp: 217-233.

Salisbury F. y Ross C. 1992. *Plant physiology*. Wadsworth Publishing Company, 550 p. ISBN 0534983901, 9780534983901

Sankaran M., Ratnam J., y Hanan N. 2004. Tree- grass coexistence in savannas revisited-insights form an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. *Ecology Letters* 7: 480-490.

Santacruz García A.C., Bravo S., del Corro F. y Ojeda F. 2019. A comparative assessment of plant flammability through a functional approach: The case of woody species from Argentine Chaco region. *Austral Ecology* 44: 1416–1429

Saracco F. 2017. Comparación de métodos para evaluar la oferta forrajera de leñosas para caprinos. Tesis de grado, Facultad de Agronomía y Agroindustrias. UNSE. 60 p.

Sarmiento, G. 1984. The ecology of neotropical savannas. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA. 280 p.

SAS Institute Inc. 2015. SAS/STAT 14.1 users guide. Cary, NC: SAS Institute Inc.

Sayago, J.M. 1977. Reconocimiento de suelos en el establecimiento "La María". Departamento- Capital-Provincia de Santiago del Estero. INTA) Santiago del Estero. Informe técnico 5p.

Schwinning S. y Kelly C. 2013. Mechanisms of plant competition. Plant competition, temporal niches and implications for productivity and adaptability to climate change in water-limited environments. *Functional Ecology* 27: 886–897.

Schroth G. 1999. A review of belowground interactions in agroforestry, focussing on mechanisms and management options. *Agroforestry Systems* 43: 5–34.

Scholes R.J., y Archer S.R. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28:517-544.

Scholes R. y Walker B. 1993. An African savanna. Synthesis of the Nylsvley study. Cambridge University Press. 306 p.

Seghieri J. 1995. The rooting patterns of woody and herbaceous plants in a savanna; are they complementary or in competition? *Afr. J. Ecol.* 33:358–365.

Siemann E. y Rogers W. 2003. Changes in light and nitrogen availability under pioneer trees may indirectly facilitate tree invasions of grasslands. *Journal of Ecology* 91, 923–931.

Silverman 2016. Diversidad microbiana y materia orgánica del suelo en sistemas silvopastoriles de la Región chaqueña” Tesis doctoral. Universidad Nacional de la Plata. 198 p.

Silvertown J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* 19 (11): 605-611.

Sirami C., Seymour C., Midgley G. y Barnard P. 2009. The impact of shrub encroachment on savanna bird diversity from local to regional scale. *Diversity and Distributions* 15: 948–957.

Snyder K., y Tartowski S.L. 2006. Multi-scale temporal variation in water availability: implications for vegetation dynamics in arid and semi-arid ecosystems. *Journal of Arid Environments* 65: 219–234.

Soliveres S., Maestre F.T., Eldridge D.J., Delgado-Baquerizo M., Quero J.L., Bowker M.A., Gallardo A. 2014. Plant diversity and ecosystem multifunctionality peak at intermediate levels of woody cover in global drylands. *Global Ecology and Biogeography* 23: 1408–1416.

Sousa W.P. 1984. The Role of Disturbance in Natural Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353-391.

Stoof, C., D. Moore, P. Fernandes, y J. Stoorvogel. 2013. Hot fire, cool soil. *Geophysical Letters* 40:1–6.

Thompson, C., y K. Purcell. 2016. Conditions inside Fisher dens during prescribed fires: what is the risk posed by spring under burns. *Forest Ecology and Management* 359:156–161.

Tielbörger K. y Kadmon R. 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81:1544–1553.

Torres Bruchmann, E. 1981. *Climatología general y agrícola de la provincia de Santiago del Estero*. Universidad Nacional de Tucumán. Publicación N°1301. 199 p.

Torres R.C. Giorgis M.A., Trillo C., Volkmann L., De Maio P., Heredia J. y Renison D. 2013. Post-fire recovery occurs overwhelmingly by resprouting in the Chaco Serrano forest of Central Argentina. *Austral Ecology* 39 (3): 346-354.

Trollope, W. S. W. 1984. Fire in savanna. In *Ecological effects of fire in South African ecosystems*, eds. P. V. de Booyesen and N. Tainton, Berlin: Springer Verlag. 170 p.

Trollope W.S.W., Trollope L.A. y Hartnett D.C. 2002. Fire behaviour a key factor in the fire ecology of African grasslands and savannas. *Forest Fire Research & Wildland Fire Safety*, Viegas (ed.) Millpress, Rotterdam, ISBN 90-77017-72-0

Tyler, C. M. 1995. Factors contributing to postfire seedling establishment in Chaparral: direct and indirects effects of fire. *Journal of Ecology* 83: 1009-1020.

Valladares, F. 2008. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (Segunda edición). Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF, S. A., Madrid. Pp:193-230. ISBN: 978-84-8014-738-5.

Van Auken O.W. 2000. Causes and consequences of woody plant encroachment into western North American grasslands. *Journal of Environmental Management* 90: 2931-2942.

van der Waal C., de Kroon H., de Boer W., Heitkönig I., Skidmore A., de Knecht H., van Langevelde F., van Wieren S., Grant R., Page B., Slotow R., Kohi E., Mwakiwa E. y Prins H. 2009. Water and nutrients alter herbaceous competitive effects on tree seedlings in a semi-arid savanna. *Journal of Ecology* 97:430–439.

van Langevelde, F., van de Vijver, C., Kumar, L., van de Koppel, J., de Ridder, N., van Andel, J. 2003. Effects of fire and herbivory on the stability of savanna ecosystems. *Ecology* 84: 337–350.

Villar R., Ruiz-Robledo J., Quero J.L., Poorter H., Valladares F., Maranon T. 2008. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: Valladares, F. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (Segunda edición). Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF, S. A., Madrid. Pp. 193-230. ISBN: 978-84-8014-738-5.

Violle C., Navas M.L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I. y Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-89.

Vesk, P., D. Warton, y M. Westoby. 2004. Sprouting by semiarid plants: Testing a dichotomy and predictive traits. *Oikos* 107:72–89.

White P.S. y Pickett S.T. 1985. Chapter 1. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, Academic Press, 1985, Pages 3-13, ISBN 9780125545204.

Wakeling J.L., Bond W.J., Ghau M. y February E. 2014. Grass competition and the savanna-grassland ‘treeline’: A question of root gaps? *South African Journal of Botany* 101: 91–97.

Walter H. 1971. Ecology of tropical and subtropical vegetation. In: Walker B.H., Ludwig D., Holling C.S., Peterman R.M. 1981. Stability of semiarid savanna grazing systems. *Journal of Ecology* 69 (2): 473-498.

Ward D. (2005). Do we understand the causes of bush encroachment in African savannas? *Afr J Range Forage Sci* 22: 101–105.

Ward D., Wiegand K., y Getzin S. 2013. Walter's two-layer hypothesis revisited: back to the roots! *Oecologia* 172:617–630.

Warner R. y Chesson P. 1985. Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect. *The American Naturalist* 125 (6): 669-787.

Warren P., Kulmatiski A., y Beard K. 2015. A combined tracer/evapotranspiration model approach estimates plant water uptake in native and non-native shrub-steppe communities. *Journal of Arid Environments* 121: 67-68.

Weltzin J. F., y Mc Pherson G. R. 1987. Spatial and temporal soil moisture resource partitioning by trees and grasses in a temperate savanna Arizona, USA. *Oecologia* 112:156-164.

Wester, D. 1995. Seed physiology and germination: in *Wildland plants Physiological Ecology and Developmental Morphology*. Bedunah, J. y Sosebe, R. E. (eds). Society for Range Management, Denver, Co. ISBN-10: 1884930026

Wilson M. 2007. Measuring the components of competition along productivity gradients. *Journal of Ecology* 95: 301–308.

Wilson M., Sasal M., y Caviglia O. 2013. Critical bulk density for a Mollisol and a Vertisol using least limiting water range: Effect on early wheat growth. *Geoderma* 192: 354-361.

Wright, H., y H. Bailey. 1982. *Fire Ecology in the United States and Canada*. New York: J. Wiley and Sons. ISBN: 978-0-471-09033-5

Wright, B., y P. Clarke. 2007. Resprouting responses of *Acacia* shrubs in the Western Desert of Australia: Fire severity, interval and season influence survival. *International Journal of Wildland Fire* 16:317–23.

Zhang, J., Wang J., Chen J., Song H. Li S., Zhao Y., Tao J. y Liu J. 2019. Soil moisture determines horizontal and vertical root extension in the perennial grass *Lolium perenne* L. growing in Karst soil. *Front. Plant Sci.* 10: 10p.

Cuadro 7.1 Parámetros de probabilidad de presencia de espacios vacíos de raíces en el suelo, según el modelo logístico.

Parámetro	Estimador β_1^a	O.R. ^b	p
Sitio-Bajo	-0,11	0,90	0,7033
Grupo Leñosas	-6,06	8,3E-04	<0,0001
Tamaño raicillas	-1,92	0,15	0,135
Profundidad	0,95	2,58	<0,0001

^a El estimador β_1 indica que, la probabilidad de encontrar espacios vacíos aumenta (positivo) o disminuye (negativo) para el factor evaluado.

^b O.R. o razón de chances mide cuanto mayor (o menor) es la chance de que se presenten espacios vacíos, bajo una condición respecto de la otra.

En el apartado 3.4.4 se ha encontrado que el factor especie no fue significativo con un nivel de significancia del 0,05. Sin embargo, algunos autores como Ramsey y Schafer (2002) indican que valores cercanos al 0,1 son sugestivos. Por esto se anexa este cuadro con los valores de RII para las especies estudiadas.

Cuadro 7.2 Valores de medias y sus desviaciones estándar de: Altura (m), volumen (m³) y número de rebrotes (núm.) antes y después del disturbio fuego.

Año	Especie	Altura antes	D.E.	Altura después	D.E.
2008	<i>C. ehrenbergiana</i>	1.22	0.21	0.66	0.39

	<i>S. gilliesi</i>	1.08	0.27	0.53	0.25
	<i>S. molle</i>	1.15	0.14	0.56	0.46
2009	<i>C.</i>	1.19	0.16	0.77	0.31
	<i>ehrenbergiana</i>				
	<i>S. gilliesi</i>	1.15	0.15	0.77	0.29
	<i>S. molle</i>	1.07	0.13	0.87	0.3
		Rebrote	D.E.	Rebrote	D.E.
		antes		después	
2008	<i>C.</i>	11.95	6.86	9	7.98
	<i>ehrenbergiana</i>				
	<i>S. gilliesi</i>	6.6	3.68	7.4	4.24
	<i>S. molle</i>	8.2	3.47	6.25	6.76
2009	<i>C.</i>	9.25	5.06	18.67	11.01
	<i>ehrenbergiana</i>				
	<i>S. gilliesi</i>	12.85	6.43	9.58	9.7
	<i>S. molle</i>	7.1	3.02	10.19	6.52
		Volumen	D.E.	Volumen	D.E.
		antes		después	
2008	<i>C.</i>	0.35	0.21	0.25	0.26
	<i>ehrenbergiana</i>				
	<i>S. gilliesi</i>	0.29	0.2	0.16	0.15
	<i>S. molle</i>	0.52	0.26	0.3	0.36

2009	<i>C.</i>	0.37	0.23	0.17	0.2
	<i>ehrenbergiana</i>				
	<i>S. gilliesi</i>	0.73	0.26	0.18	0.29
	<i>S. molle</i>	0.66	0.32	0.28	0.24

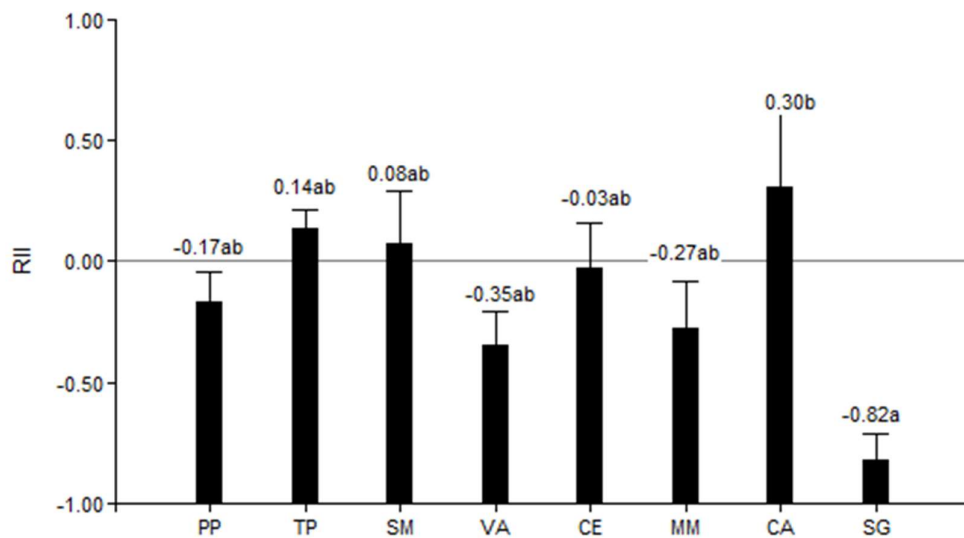


Figura 7.1 Valores de *RII* para las especies de los sitios alto y bajo. Especies del Alto: CE, *Celtis ehrenbergiana* (tala); MM, *Megathyrsus maximus* (gatton panic); CA, *Capparis atamisquea* (atamisqui); SE, *Senegalia gilliesi* Steud. (garabato). Especies del bajo: PP: *Pappophorum pappipherum* (pasto alto); TP, *Trichloris pluriflora* (pasto cresco); SB, *Schinus bumelioides* Johnst (molle); VA, *Vachellia aroma* (tusca). Letras diferentes indican diferencias significativas.