

**Patrones y procesos ecológicos que determinan el mosaico de vegetación  
y el balance de leñosas y herbáceas en sistemas pastoriles áridos**

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

**Lucio Biancari**

**Lic. en Ciencias Ambientales - Universidad de Buenos Aires - 2016**

**Lugar de trabajo: Instituto de Investigaciones Fisiológicas y Ecológicas Vinculadas  
a la Agricultura (IFEVA) - FAUBA - CONICET**



**Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano  
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires**

## COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

**Martín Roberto Aguiar**

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor of Philosophy in Ecology (Colorado State University)

Co-director

**Pablo Ariel Cipriotti**

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

## JURADO DE TESIS

JURADO

**Lucas Enrico**

Licenciado en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Córdoba)

Doctor en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Córdoba)

JURADO

**José Luis Hierro**

Licenciado en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de La Pampa)

Doctor of Philosophy in Biological Sciences (University of Montana)

JURADO

**Diego Fernando Steinaker**

Licenciado en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Córdoba)

Doctor of Philosophy in Plant Ecology (University of Regina)

Fecha de defensa de la tesis: 29 de Junio de 2022

**AGRADECIMIENTOS**

---

A Martín y Pablo, por darme la posibilidad de trabajar con ellos durante estos años. Por todo el tiempo y trabajo que dedicaron a las ideas de este proyecto y a mi formación. Son excelentes personas e investigadores. Me siento privilegiado de haber trabajado con ustedes.

A los jurados, por el tiempo y trabajo que dedicaron a revisar mi tesis. Sus comentarios contribuyeron a mejorar esta tesis.

A toda mi familia, en especial a mis viejxs y mis hermanxs, muchas gracias por estar siempre presentes. Los quiero mucho.

A “Los salieris”, Juanfi, Pipa, Seba, Luigi y PS. Gracias por todas las horas y charlas compartidas, las bondiolas y las tradicionales caminatas al JF.

A “La pesada”, Feche, Totti, Oso, Juanchi, Santo y Facha. Gracias por estar siempre cuando necesitaba desconectar de la tesis los fines de semana.

A “Pasantías”, Mel, Ro, Lucho y Joa. Gracias por los fernets compartidos y por las escapadas a Spega y Madryn.

A todos mis amigos de la carrera que también han estado presentes durante el doctorado, en especial a Agos, Vicha, Cesó, Juli, Fili, Eli, Sebita, Rous y Tama.

A mis amigos y compañeros de grupo: Gastón, Lauti y Vicky. Muchas gracias por estar siempre que necesité discutir algo, y por ser una excelente compañía en todos los viajes al campo.

A mis amigos del fulbo IFEVA y fútbol mixto. Compartir una cancha con ustedes es la mejor manera de cortar la semana.

A Meli Aranda y Lu Mochi. Gracias por las charlas compartidas sobre leñosas cuando empezaba mi doctorado, y por las birras compartidas sobre el final.

A mis amigos y compañeros del piso de becarios a lo largo de estos 5 años: Cele, Vivi, Andy, Sofi, Ceci, Ale, Lucho, Fer, Danis, Sergio, Yesi, Lety, Paus, Feli, Luquitas, Belu, Flor, Ros, Agus, Facus, Lu, Marians, Ido, Mati, Xime, Fedes, Pedro, Rolo, Pri, Ludmi, Sole, Vickys.

A Fernando Maestre y su grupo de trabajo, Sergio, Marina, Dolo, Mario, Bea, Vicky y Lena. Gracias por haberme recibido durante los últimos meses de mi doctorado y por haberme hecho sentir como en casa.

A todos los docentes de la Cátedra de Ecología, y a Susana Perelman y Pedro Tognetti. Compartir cursos junto a ustedes ha contribuido sustancialmente a mi formación. Muchas gracias por todo.

A los trabajadores del Campo Experimental Río Mayo del INTA durante estos años: Javier, Pablo, Luis, Omar, Héctor, Jorge. Muchas gracias por su hospitalidad, los guisos, asados y trucos compartidos.

A todas las personas que trabajan o trabajaron en la estepa patagónica, generando conocimiento sobre su estructura, funcionamiento y sus especies.

A la EPG, Gustavo, Alicia, Mabel, Santiago, María Laura, Romina, Vanesa, Agustina, y a todos los miembros de la Comisión Académica y Comisión de Doctorado, en especial a Gabriela Abeledo y Roberto Fernández. Muchas gracias por todo el trabajo que hacen en evaluaciones, asuntos administrativos y por la organización de mi defensa.

Muchas gracias a IFEVA, UBA, FAUBA, INTA, MINCyT y a todos aquellos que trabajan y colaboran por el funcionamiento de estas instituciones.

A UBA y AGENCIA por financiar mis becas y proyectos.

A todos aquellos que defendieron y defienden la educación pública, abierta y gratuita, y la inversión en ciencia y técnica nacional.

Es sorprendente la cantidad de personas e instituciones que de distintas maneras acompañaron o actuaron como sostén para que yo haya podido trabajar en mi doctorado en las mejores condiciones posibles. Muchas gracias a todos.

**DECLARACIÓN**

---

*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 identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.*

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

---

**Capítulo II:** Biancari, L., Aguiar, M. R., y Cipriotti, P. A. (2020). Grazing impact on structure and dynamics of bare soil areas in a Patagonian grass-shrub steppe. *Journal of Arid Environments*, 179 (Abril), 104197. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2020.104197>

## ÍNDICE GENERAL

<b>CAPÍTULO I: DINÁMICA DE PARCHES EN ESTEPAS ÁRIDAS Y EL BALANCE DE LEÑOSAS Y HERBÁCEAS .....</b>	<b>1</b>
1.1. INTRODUCCIÓN .....	1
1.1.1. ¿Qué mecanismos determinan el mosaico de parches de vegetación?.....	1
1.1.2. Relación entre estructura y procesos para el mantenimiento del mosaico .....	3
1.1.3. Dinámica de parches en zonas áridas.....	6
1.1.4. El rol del pastoreo en la dinámica de parches de zonas áridas.....	8
1.1.5. Dinámica de parches en estepas patagónicas .....	9
1.2. OBJETIVOS Y PREDICCIONES .....	12
1.3. IMPLICANCIAS DE LA TESIS.....	15
1.4. SISTEMA DE ESTUDIO.....	17
1.5. ESTRUCTURA DE LA TESIS .....	18
<b>CAPÍTULO II: EFECTOS DEL PASTOREO SOBRE LA ESTRUCTURA Y DINÁMICA DE ÁREAS DE SUELO DESNUDO .....</b>	<b>21</b>
2.1. INTRODUCCIÓN .....	21
2.2. METODOLOGÍA .....	23
2.2.1. Descripción de las áreas de suelo desnudo en campos con distinta historia de pastoreo .....	23
2.2.2. Dinámicas de áreas de suelo desnudo .....	27
2.3. RESULTADOS.....	30
2.3.1. Descripción de las áreas de suelo desnudo en campos con distinta historia de pastoreo .....	30
2.3.2. Dinámicas de áreas de suelo desnudo .....	33
2.4. DISCUSIÓN .....	36
2.5. CONCLUSIONES .....	40
<b>CAPÍTULO III: RESPUESTAS DE LAS TASAS VITALES DE HERBÁCEAS A LA ESTRUCTURA DEL VECINDARIO Y AL PASTOREO .....</b>	<b>42</b>
3.1. INTRODUCCIÓN .....	42
3.2. METODOLOGÍA .....	46
3.2.1. Especies de pastos .....	46
3.2.2. Especies de arbustos.....	47
3.2.3. Tratamientos de pastoreo .....	48
3.2.4. Diseño experimental .....	49
3.2.5. Análisis estadístico.....	52
3.3. RESULTADOS.....	53
3.4. DISCUSIÓN .....	57
3.5. CONCLUSIONES .....	60

<b>CAPÍTULO IV: REDES DE INTERACCIONES ENTRE LEÑOSAS Y HERBÁCEAS ..</b>	<b>62</b>
4.1. INTRODUCCIÓN .....	62
4.2. METODOLOGÍA .....	64
4.3. RESULTADOS.....	67
4.4. DISCUSIÓN .....	69
4.5. CONCLUSIONES .....	70
<b>CAPÍTULO V: ESTRUCTURA DE VECINDARIOS Y PASTOREO COMO DETERMINANTES DE LAS TASAS VITALES DE ARBUSTOS.....</b>	<b>71</b>
5.1. INTRODUCCIÓN .....	71
5.2. METODOLOGÍA .....	74
5.2.1. Especies de arbustos.....	74
5.2.2. Diseño experimental y estimación de tasas vitales .....	74
5.2.3. Caracterización del stand de arbustos .....	75
5.2.4. Análisis estadístico.....	76
5.3. RESULTADOS.....	77
5.4. DISCUSIÓN .....	81
5.5. CONCLUSIONES .....	86
<b>CAPÍTULO VI: DISCUSIÓN GENERAL.....</b>	<b>87</b>
6.1. RELACIONES ENTRE ESTRUCTURA Y PROCESOS EN LA DINÁMICA DE PARCHES .....	87
6.2. CAMBIOS GENERADOS POR EL PASTOREO EN ESTRUCTURA Y PROCESOS .....	91
6.3. LA IMPORTANCIA DE CONSIDERAR LAS ESPECIES: CONCLUSIONES PARA LA CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD. ....	94
6.4. COMENTARIOS FINALES Y PERSPECTIVAS .....	95
<b>REFERENCIAS.....</b>	<b>99</b>

## ÍNDICE DE CUADROS

- Cuadro 2.1.** Ranking de los 10 mejores modelos respecto a los 275 modelos posibles de acuerdo a las variables consideradas, por medio de inferencia multimodelo. Pastoreo hace referencia al factor condición de pastoreo (clausura o pastoreo), y está presente en todos los modelos. Los modelos fueron ordenados del menor al mayor de acuerdo al AICc. El cuadro muestra los valores de AICc, el delta respecto al mejor modelo y el  $r^2$  ajustado. La variable *peso* estima el peso de la evidencia en favor de cada modelo para ser el que mejor explica la velocidad del viento, asumiendo que la suma de los pesos de los 275 modelos tiene un valor de 1. Celdas sin valores implican que esa variable no fue incluida en ese modelo..... 32
- Cuadro 2.2.** Análisis de la varianza para el modelo final obtenido para el cual se realizó un análisis de regresión múltiple. En negrita se resaltan los efectos significativos ( $p < 0,05$ ). ..... 33
- Cuadro 3.1.** Comparación de rasgos ecológicos de cinco especies patagónicas de gramíneas. Se detallan las medias. Elaboración propia basada en Graff y Aguiar (2017, tabla 2). ..... 47
- Cuadro 3.2.** Comparación de rasgos ecológicos de dos especies patagónicas de arbustos. Se detallan medias  $\pm$  errores estándar. Tomada de Graff y Aguiar (2017, tabla 1). 49
- Cuadro 3.3.** Efecto de los factores fijos y sus interacciones en las tasas vitales de gramíneas perennes según tests de Wald a partir del estadístico Chi-cuadrado. En negrita se resaltan los efectos significativos ( $p < 0,05$ ). Los factores e interacciones no significativos fueron simplificados del modelo final cuando era posible, a través del método de selección de modelos de pruebas de cocientes de verosimilitud. .... 53
- Cuadro 4.1.** Caracterización de las distintas redes de interacción durante emergencia, establecimiento y supervivencia, en clausuras y bajo pastoreo. Se describe para cada red el  $n^\circ$  de interacciones, la conectancia ( $n^\circ$  interacciones presentes. $n^\circ$  interacciones posibles<sup>-1</sup>), la intensidad de las interacciones (media  $\pm$  error estándar) y el balance neto de todas las interacciones que puede ser positivo (+) o negativo (-). ..... 69
- Cuadro 5.1.** Efecto de los factores fijos y su interacción en las variables utilizadas para describir la estructura del stand de arbustos (área de Voronoi y suma de tamaños de vecinos) de acuerdo con tests de Wald a partir del estadístico Chi-cuadrado. En negrita se resaltan los efectos significativos ( $p < 0,05$ ). ..... 78
- Cuadro 5.2.** Tasas vitales de las especies de los arbustos (establecimiento, crecimiento y mortalidad). Efecto de los factores fijos (especie, área de Voronoi, sumatoria de vecinos y pastoreo) y su interacción de acuerdo con tests de Wald a partir del estadístico Chi-cuadrado. En negrita se resaltan los efectos significativos ( $p < 0,05$ ). Los factores e interacciones no significativas se simplificaron del modelo cuando fue posible, empleando selección de modelos con tests de cocientes de verosimilitud. 79

## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.1.** (a) Climodiagrama ombrotérmico de Gausson mostrando la precipitación (mm) y la temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) de julio a junio para el sitio de estudio. (b) Velocidad del viento diaria promedio ( $\text{km h}^{-1}$ ) de julio a junio para el sitio de estudio. .... 17
- Figura 2.1.** Ejemplo de una de las 100 fotografías de suelo desnudo analizadas. .... 24
- Figura 2.2.** Ejemplo de la estimación de distancias entre individuos (líneas rojas) y delimitación de áreas de suelo desnudo (línea azul) en una de las fotografías analizadas. .... 25
- Figura 2.3.** Variables estructurales que caracterizaron las áreas de suelo desnudo (ASD) en clausura y pastoreo (media  $\pm$  error estándar). a) Tamaño de ASD. b) Índice de forma. Siendo 1 perfectamente circular, y valores mayores indicando formas cada vez más irregulares. c) Apertura de ASD. d) Número de plantas individuales delimitando las ASD. e) Tamaño medio de plantas que delimitan las ASD. .... 31
- Figura 2.4.** Diferencias en la velocidad del viento promedio ( $\text{m s}^{-1}$ ) entre el centro y el borde de las ASD para clausura y pastoreo. Se representan medias y errores estándar. .... 32
- Figura 2.5.** Resultados del modelo de regresión múltiple con mejor ajuste que relaciona la diferencia en la velocidad de viento promedio ( $\text{m s}^{-1}$ ) con a) tamaño de ASD ( $\text{m}^2$ ), b) Índice de forma y c) apertura de ASD (cm). Líneas llenas negras representan transectas en clausura y las líneas grises de trazo representan transectas en pastoreo. .... 33
- Figura 2.6.** Probabilidad de transición de parches de suelo desnudo a arbustos (rojo), pastos (azul), o permanencia como suelo desnudo (negro) a través de los años de simulación. Cada punto de la línea es el promedio de 8 escenarios (4 parametrizaciones por 2 situaciones iniciales, línea llena) con sus máximos y mínimos (banda de colores claros). Los análisis comenzaron en el año 60 para excluir dinámicas de ajuste inicial del modelo. .... 34
- Figura 2.7.** Dinámicas individuales de los 8 escenarios diferentes simulados comparando tratamiento en clausura y pastoreo para las transiciones desde una celda con a) suelo desnudo a suelo desnudo, b) suelo desnudo a pasto, c) suelo desnudo a arbusto. .... 34
- Figura 2.8.** Valores de autocorrelación para las transiciones desde a) suelo desnudo a suelo desnudo, b) suelo desnudo a arbusto y c) suelo desnudo a pasto, en escenarios con clausura (línea llena) y pastoreo (línea de trazo). Las líneas de trazo rojo oscuro señalan los intervalos de confianza del 95% comparando con una serie temporal teórica de ruido blanco estricto. .... 35

**Figura 2.9.** Valores de correlaciones cruzadas entre diferentes probabilidades de transición, desde desfase 0 (sin desfase) hasta 4 años. Valores positivos de desfase indican la correlación entre valores de transición a arbustos [t+1] y transición a pastos [t] (verde, línea de traza); transición a suelo desnudo [t+1] y transición a pastos [t] (azul, línea de puntos); y transición a suelo desnudo [t+1] y transición a arbustos [t] (rojo, línea llena). Valores negativos de desfase indican la correlación entre valores de transición a arbustos [t] y transición a pastos [t+1] (verde, línea de trazo); transición a suelo desnudo [t] y transición a pastos [t+1] (azul, línea de puntos); y transición a suelo desnudo [t] y transición a arbustos [t+1] (rojo, línea llena). Las líneas rojo oscuro indican los intervalos de confianza del 95% comparando con una serie temporal teórica de ruido blanco estricto. .... 35

**Figura 3.1.** Representación esquemática del diseño experimental. Se detallan las etapas de la sucesión cíclica simuladas experimentalmente. En cada etapa (parche en el mosaico de la vegetación) se sembraron semillas y se trasplantaron juveniles. El fondo en cada esquema representa al suelo desnudo, las formas irregulares verdes a matas de pasto y los círculos grises a los arbustos. Este diseño fue repetido en 4 clausuras y 4 campos con pastoreo. En cada una de esas repeticiones verdaderas, se replicaron 3 submuestras del diseño. Los arbustos en las etapas o tratamientos de estructura C y D eran de las especies *Azorella prolifera* y *Senecio filaginoides*. En la etapa D, la copa del arbusto fue removida manualmente tratando de no remover el suelo. .... 50

**Figura 3.2.** Probabilidad de emergencia de cinco especies de gramíneas perennes (de izquierda a derecha *Bromus pictus*, *Poa ligularis*, *Pappostipa speciosa*, *Pappostipa humilis*, *Pappostipa speciosa var. major*). Los valores representan medias  $\pm$  errores estándar. .... 54

**Figura 3.3.** Probabilidad de establecimiento promedio de gramíneas perennes en clausura y pastoreo, en distintas fases de la sucesión cíclica (suelo desnudo, construcción y degradación) en parches dominados por *Azorella prolifera* y *Senecio filaginoides*. Los valores representan medias  $\pm$  errores estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias usando tests de Tukey post-hoc ( $p < 0,05$ ). . 55

**Figura 3.4.** Probabilidad de establecimiento de cinco especies de gramíneas perennes (*Bromus pictus*, *Poa ligularis*, *Pappostipa speciosa*, *Pappostipa humilis*, *Pappostipa speciosa var. major*) en distintas fases de la sucesión cíclica (suelo desnudo, construcción y degradación). Los valores representan medias  $\pm$  errores estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias usando tests de Tukey post-hoc ( $p < 0,05$ ). .... 56

**Figura 3.5.** (a) Probabilidad de supervivencia de plantas juveniles de las gramíneas perennes en clausura y pastoreo. (b) Probabilidad de supervivencia de cinco especies de gramíneas perennes (*Bromus pictus*, *Poa ligularis*, *Pappostipa speciosa*, *Pappostipa humilis*, *Pappostipa speciosa var. major*) en parches dominados por

*Azorella prolifera* y *Senecio filaginoides*. Los valores representan medias  $\pm$  errores estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias usando tests de Tukey post-hoc ( $p < 0,05$ )..... 57

**Figura 4.1.** Representación esquemática del diseño para estimar el efecto de los arbustos sobre las tasas vitales de herbáceas. Estos efectos fueron estimados para tres tasas vitales (emergencia, establecimiento y supervivencia) de cinco especies de gramíneas (*Bromus pictus*, *Poa ligularis*, *P. speciosa*, *P. speciosa* var. *major* y *P. humilis*). ..... 66

**Figura 4.2.** Interacciones entre arbustos (*A. prolifera* y *S. filaginoides*) y pastos (*B. pictus*, *P. ligularis*, *P. humilis*, *P. speciosa* y *P. speciosa* var. *major*) para cada condición de pastoreo (clausura y pastoreo) y etapa del ciclo de vida: (a) emergencia, (b) establecimiento de plántulas y (c) supervivencia de juveniles. El color rojo representa balance competencia-facilitación negativo. Con verde el balance de interacciones es positivo. El ancho de las flechas representa la media. El valor exacto de intensidad se explicita en el texto. Solo se muestran las interacciones para aquellas medias cuyos intervalos de confianza no incluían el 0 (balance neto de interacciones neutro).... 68

**Figura 5.1.** (a) Área de Voronoi de las especies en distintas condiciones de pastoreo (clausura vs pastoreo), (b) suma de tamaños de vecinos para las especies en distintas condiciones de pastoreo (clausura vs pastoreo). Los valores representan medias  $\pm$  errores estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias usando tests de Tukey post-hoc ( $p < 0,05$ ). ..... 78

**Figura 5.2.** (a) Probabilidad de establecimiento de cada especie individual en el período de tres años, y (b) probabilidad de establecimiento de cada especie en función de la suma del tamaño de vecinos en el período de tres años. Los valores representan valores ajustados  $\pm$  intervalos de confianza para un modelo lineal generalizado mixto con distribución binomial con función de enlace logit. .... 80

**Figura 5.3.** (a) Tasa relativa de crecimiento individual para cada especie bajo diferentes condiciones de pastoreo (clausura vs pastoreo), (b) tasa relativa de crecimiento (para las tres especies juntas) en función del área de Voronoi del arbusto focal y (c) tasa relativa de crecimiento (para las tres especies juntas) en función de la suma de tamaños de vecinos. Los valores representan valores ajustados  $\pm$  intervalos de confianza para un modelo lineal generalizado mixto. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias usando test post-hoc de Tukey ( $p < 0,05$ ).... 80

**Figura 5.4.** (a) Probabilidad de mortalidad en el período de tres años para cada especie, (b) Probabilidad de mortalidad en el período de tres años (para las tres especies juntas) en función del tamaño del arbusto focal. Los valores representan valores ajustados  $\pm$  intervalos de confianza para un modelo lineal generalizado mixto con distribución binomial con función de enlace logit. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias usando test post-hoc de Tukey ( $p < 0,05$ ). ..... 81

**Figura 6.1.** Densidad promedio de arbustos de *A. prolifera* (negro), *S. filaginoides* (azul) y *A. volckmanii* (rojo) en (a) clausuras, y (b) y pastoreo. Los valores representan medias observadas  $\pm$  errores estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias usando test post-hoc de Tukey ( $p < 0,05$ ). Se indican los valores p de cada factor en un ANDEVA de medidas repetidas en el tiempo. Cada análisis se realizó para clausura y pastoreo por separado. .... 93

**Figura 6.2.** Relación entre cobertura de arbustos (%) y cobertura de pastos (%) en el Distrito Occidental de la Provincia Fitogeográfica Patagónica (Campo Experimental de INTA Río Mayo, Chubut). Se muestran promedios de cobertura en 4 parcelas clausuradas al pastoreo doméstico para los años 1996, 2010 y 2021. Las líneas discontinuas representan ajustes de regresiones lineales simples para las parcelas de cada año. Las líneas con flechas siguen las trayectorias de cada una de las parcelas en el tiempo. .... 97

**ABREVIATURAS**

---

acf: del inglés autocorrelation function. Función de autocorrelación

ANDEVA: Análisis de la varianza

ASD: áreas de suelo desnudo

C: carbono

ccf: del inglés crosscorrelation function. Función de correlación cruzada

cm: centímetro

CSR: del inglés: C-competitors, S-stress-tolerators y R-ruderals. Estrategias de vida de plantas propuestas por Grime (1977)

Df: del inglés degrees of freedom. Grados de libertad

DINVEG = modelo de simulación espacialmente explícito desarrollado para la estepa patagónica (Cipriotti et al., 2012, 2014, 2019)

Ec.: ecuación

e.g.: del latín *exempli gratia*, “dado como ejemplo”, “por ejemplo”

EqOv: equivalente oveja. Aproximadamente igual a 0,16 equivalente vaca

et al.: del latín *et alii*; “y otros”

g: gramo

ha: hectárea

i.e.: del latín *id est*; “es decir”

ind: individuos

m = metro

mm: milímetro

Mpa: megapascal

N: nitrógeno

O-E: oeste-este. Dirección predominante de los vientos en la estepa patagónica

RGR: del inglés, relative growth rate. Tasa de crecimiento relativo

s: segundo

t: tiempo

var.: variedad. En referencia a una variedad taxonómica dentro una especie.

**RESUMEN**

---

Una de las preguntas más relevantes a nivel global para climas subhúmedos y áridos es cuáles son los mecanismos que determinan que las plantas leñosas y herbáceas coexistan. En mi tesis doctoral propongo que es necesario complejizar los marcos conceptuales que sostienen que el equilibrio pasto-arbusto está controlado exclusivamente por recursos (sólo competencia) y disturbios (pastoreo). La organización espacial y las tasas vitales de las especies dominantes son factores claves que deben incorporarse para entender ese equilibrio. Para poner a prueba estas ideas trabajé con experimentos descriptivos, manipulativos y con modelos de simulación, en situaciones con y sin pastoreo. En el primer capítulo de resultados describo la estructura de las áreas de suelo desnudo utilizando fotografías a campo y su dinámica (la tasa de ocupación de suelo desnudo por pastos y arbustos) utilizando modelos de simulación a largo plazo (>100 años). En el segundo capítulo evalué las tasas vitales de gramíneas en diferentes etapas de la dinámica de parches del mosaico simuladas manipulativamente. Mientras en el tercer capítulo construyo una red de interacciones entre arbustos y pastos que controla las distintas tasas vitales. Por último, analizo un set de datos de campo de largo plazo (30 años) al que contribuí con dos nuevos relevamientos para entender cómo las áreas de vecindad pueden determinar tasas vitales de las especies dominantes de arbustos. Mis resultados indican que el pastoreo cambia el tamaño, la forma y la apertura de las áreas de suelo desnudo (ASD). Estos cambios se relacionan con aumentos de la velocidad del viento en superficie. Simulaciones con DINVEG indican que a largo plazo (>100 años) el pastoreo disminuye la colonización de ASD por pastos y arbustos. Corroboré que hay una compleja red de interacciones entre las especies dominantes de pastos y arbustos, sus estadíos (semilla, plántula, juveniles), la estructura de los parches y el pastoreo. La identidad de las gramíneas determinó todas las tasas vitales, pero moderó las respuestas a los controles exclusivamente ante cambios en la estructura. Por último, las tasas vitales de los arbustos (establecimiento y crecimiento, pero no mortalidad) se relacionan con la organización espacial de las poblaciones. Estos resultados aportan evidencias sobre cómo las tasas demográficas de las diferentes especies se conjugan con la organización de la vegetación ya establecida y regulan no sólo la composición de la comunidad si no también la dinámica de parches. Conceptualmente, esta idea es novedosa y el apoyo empírico le da realismo y generalidad.

**Palabras clave:** dinámica de parches, estepa patagónica, balance de interacciones, herbivoría, estructura, funcionamiento, composición, coexistencia de formas de vida

**ABSTRACT**

---

One of the most relevant questions at global level for subhumid and arid climates is what are the mechanisms that determine that woody and herbaceous plants coexist. In my doctoral thesis I propose that it is necessary to refine the model that proposes that the grass-shrub balance is controlled exclusively by resources (only competition) and disturbances (grazing). Spatial organization and vital rates of the dominant species are key factors that must be incorporated to understand this balance. To test these ideas, I worked with descriptive, manipulative and simulation model experiments, in grazed and ungrazed paddocks. In the first chapter of results, I describe the structure of bare soil areas using field photographs and the rate of occupation of bare soil by grasses and shrubs using long-term simulation models (>100 years). In the second chapter I evaluate the vital rates of grasses in different stages of the mosaic patch dynamics. While in the third chapter I built networks of interactions between shrubs and grasses that control different vital rates. Finally, I analyze a long-term (30-year) field dataset to understand how neighborhood areas can determine vital rates of dominant shrub species. My results indicate that grazing changes size, shape, and openness of bare soil areas (BSAs), increasing surface wind speed. Simulations with DINVEG indicate that in the long term (>100 years) grazing decreases BSA colonization by grasses and shrubs. My work confirmed that there is a complex network of interactions between the dominant species of grasses and shrubs, their stages (seed, seedling, juveniles), the structure of the patches and grazing. Herbaceous species identity determined all vital rates, but moderated responses to controls exclusively to changes in structure. Finally, the vital rates of the shrubs (establishment and growth, but not mortality) are related to the spatial organization of populations. These results provide evidence on how the demographic rates of the different species combine with the organization of the already established vegetation and regulate not only the composition of the community but also the patch dynamics. Conceptually, this idea is novel and empirical support gives it realism and generality.

**Keywords:** patch-dynamics, Patagonian steppe, interactions balance, herbivory, structure, functioning, composition, grass-shrub coexistence.

# Capítulo I

---

## Dinámica de parches en estepas áridas y el balance de leñosas y herbáceas

### 1.1. INTRODUCCIÓN

#### 1.1.1. ¿Qué mecanismos determinan el mosaico de parches de vegetación?

Una de las preguntas más relevantes a nivel global para el rango de climas subhúmedos y áridos, aún sin una respuesta general aceptada, es cuáles son los mecanismos que determinan que las plantas leñosas y herbáceas coexistan evitando que unas excluyan a las otras (House, Archer, Breshears, Scholes, Coughenour, et al., 2003). Esto es particularmente relevante en un contexto de cambio global pues hay evidencias que el aumento de temperatura ha causado la lignificación de muchos ecosistemas mixtos con historias biogeográficas diversas (*e.g.* Belay y Moe 2015 en Etiopía; Lunt et al. 2010 en Australia; Maestre et al. 2009 en España; Parizek, Rostagno y Sottini 2002 en Patagonia). Como una forma de ordenar la discusión, Sankaran, Ratnam y Hanan (2004) clasifican las hipótesis alternativas para explicar la coexistencia de leñosas y herbáceas en dos grupos. El primer grupo incluye hipótesis basadas en modelos de competencia por recursos del suelo. La clásica hipótesis de Walter (1971) sobresale en el primer grupo. Según ésta, la coexistencia se debe a la separación por profundidad de las raíces y a las diferencias en la ecofisiología del uso del agua que tienen herbáceas y leñosas. También incluye en este grupo la hipótesis de “competencia balanceada”. En ella la coexistencia se explica proponiendo que los competidores superiores se auto-limitan debido a una alta competencia intra-forma de vida a densidades menores a las necesarias para excluir al

otro grupo. Por competidores superiores me refiero a formas de vida<sup>1</sup> que creciendo bajo amplia disponibilidad de recursos pueden extinguir localmente (exclusión competitiva) a otra forma de vida. En cambio, el segundo grupo incluye hipótesis basadas en la demografía de las especies, donde los factores ambientales (principalmente la variabilidad climática que controla la disponibilidad de recursos y otros disturbios como el pastoreo) modifican las tasas vitales (*i.e.* transiciones entre estadíos<sup>2</sup> del ciclo de vida). Alguna de esas tasas vitales es un cuello de botella pues restringe el crecimiento poblacional de una de las formas de vida de manera que no alcanza a excluir a la otra. A pesar del tiempo transcurrido desde sus formulaciones, ningún modelo por separado ha sido robusto para explicar de manera general y predecir la coexistencia de leñosas y herbáceas.

Explorando un camino alternativo que incluya aspectos generales de ambos tipos de hipótesis, recientemente se propuso un marco conceptual que retoma la dinámica espacial y temporal de parches dentro de una misma comunidad propuesta por Watt (1947) (*gap-phase dynamics*, Meyer, Wiegand y Ward 2009; Wiegand, Saltz y Ward 2006). En este marco, el conjunto de los mecanismos de coexistencia recopilados por Sankaran et al. (2004) pueden estar ocurriendo dentro de cada parche<sup>3</sup>, o a una jerarquía mayor, la del mosaico. En esta nueva explicación conceptual la estructura espacial de la vegetación compuesta por herbáceas y leñosas es descrita por un mosaico cambiante (en

---

<sup>(1)</sup> A lo largo de esta tesis me referiré a los grupos de pastos y a los grupos de arbustos como “formas de vida”. Utilizaré el término “grupo funcional” exclusivamente cuando haga referencia a grupos de especies que tengan efectos y/o respuestas similares (Aguiar et al., 1996; Díaz y Cabido, 2001). Muchas de las especies de pastos y arbustos con las que trabajamos tienen estrategias de vida y rasgos funcionales distintos. Por lo cual, en este ecosistema estudiado no siempre coinciden las formas de vida con los grupos funcionales.

<sup>(2)</sup> Utilizaré estadíos cuando me refiera a etapas ontogénicas de las especies, y estados cuando me refiera a distintos momentos a lo largo de un proceso sucesional.

<sup>(3)</sup> Trabajaré con la definición de parche y mosaico propuesta por Watt (1947). Un parche es una agregación espacial de individuos y especies, que puede tener distintas fases dependiendo de los estadíos ontogénicos de los individuos y especies que lo compongan. El mosaico es definido como un conjunto de parches contiguos.

tiempo y espacio) de parches en distintas fases o estados sucesionales. Estos parches evidencian distintos niveles de dominancia de herbáceas o leñosas que al interactuar (competencia) promueven el inicio, desarrollo y senescencia del parche (Gillson 2004; Meyer, Wiegand y Ward 2009; Wiegand, Saltz y Ward 2006). Este marco conceptual para explicar la coexistencia sitúa a las sabanas dentro del paradigma de dinámica de parches jerárquico (Hierarchical Patch Dynamics Paradigm, HPDP, O’Neill et al. 1986; Wu y Loucks 1995) que hasta este momento ha sido tratado mayoritariamente de manera teórica o con modelos de simulación sencillos. El HPDP suma al modelo de Watt (1947), la teoría de jerarquías propuesta para sistemas ecológicos de Allen y Starr (1982). Este modelo ha sido propuesto para sistemas ecológicos acuáticos y terrestres diversos, y posteriormente adaptado a la coexistencia en sabanas. En el HPDP se postula que las dinámicas locales —definidas a escala de parche de vegetación por los procesos que ocurren entre plantas individuales, el nivel jerárquico inferior— determinan y están determinadas por dinámicas y patrones de heterogeneidad a nivel de mosaico de parches (nivel jerárquico superior).

### **1.1.2. Relación entre estructura y procesos para el mantenimiento del mosaico**

Considero que en este marco unificador aún falta profundizar sobre al menos un elemento clave: la importancia de la estructura (organización de la vegetación) como reguladora del funcionamiento de la dinámica leñosas-herbáceas. Específicamente, cómo el arreglo de los parches (espacial por su ubicación, y temporal por su fase) puede estar controlando procesos que ocurren en el nivel jerárquico de parche. La importancia de estudiar procesos en esta jerarquía es que establecen las condiciones para las estructuras que emergen a niveles jerárquicos superiores (O’Neill et al., 1986; Gillson, 2004). En este caso, la heterogeneidad en la estructura de la vegetación a nivel de paisaje. A diferencia

de los modelos conceptuales propuestos hasta el momento, en la mayoría de los sistemas ecológicos los parches no tienden a estructurarse en una grilla de cuadrados o hexágonos equidistantes dentro de un mosaico. En cambio, se estructuran como mosaico de bandas o manchas (Aguilar y Sala, 1999). Por lo tanto, una característica que necesita ser estudiada es el rol de las ubicaciones y configuraciones espaciales de parches de distintos tamaños, y en distintas fases, sobre el funcionamiento. Esta idea no es novedosa, pero ha sido olvidada. Watt (1947) propuso que los factores del hábitat propios de una fase influirían y serían influenciados por los hábitats de las fases cercanas. Más recientemente, Wu y Loucks (1995) proponen que la organización en parches impone restricciones estructurales a procesos que ocurren en distintos niveles de organización. Sin embargo, estas ideas no han sido desafiadas con estudios de campo descriptivos y manipulativos.

Esta propuesta conceptual es lo suficientemente general como para aplicarla a una amplia diversidad de sistemas ecológicos terrestres y acuáticos que presuntamente funcionan de acuerdo con el paradigma de dinámica de parches. En mi tesis, me centro en explicar su importancia para el mantenimiento del mosaico de vegetación en sistemas áridos mixtos (es decir, compuestos por leñosas y herbáceas). El mecanismo que postulo puede actuar a varias jerarquías y entre escalas (Peters, Bestelmeyer, y Turner 2007). Por ejemplo, el entorno de cada parche podría actuar como regulador de las dinámicas que ocurren en los parches y en los espacios entre los parches (suelo desnudo, también denominados “interparche”). Pero también, dentro de un mismo parche, las distintas fases dentro de la sucesión cíclica afectarían de manera diferencial las tasas vitales de las distintas especies. Este mecanismo puede considerarse como de estabilidad estructural, dentro de la clasificación de hipótesis de equilibrio y no equilibrio para explicar ecosistemas complejos (DeAngelis y Waterhouse 1987; Wu y Loucks 1995). Sin embargo, la estabilidad estructural ha sido estudiada a partir de la heterogeneidad espacial

respecto a características topográficas, edafológicas o geológicas, donde la combinación de estos factores en el paisaje determina distintos tipos de hábitat, que ajustan mejor o peor a los requerimientos y tolerancias de las distintas especies y formas de vida (DeAngelis y Waterhouse 1987). Esta es una visión centrada en la heterogeneidad abiótica. Pero la heterogeneidad también puede estar dada por la distribución de la propia vegetación (parches) en el espacio (heterogeneidad biótica), y por la consecuente afectación (positiva o negativa) sobre recursos y reguladores que determinan el balance de interacciones entre especies (Chen et al., 2020). Mi interés es contribuir a este tema central para la ecología de zonas limitadas por recursos del suelo desde las perspectivas poblacional y comunitaria que, en general, ha sido mucho menos explorada en relación a los estudios ecofisiológicos (*e.g.* Duan et al. 2015) y ecosistémicos (*e.g.* Hanan y Ross 2010). Me parece importante aclarar que estos sistemas mixtos forman parte del remanente a nivel planetario de vegetación con baja modificación antrópica de la estructura y la composición (Riggio et al., 2020).

Los ecosistemas áridos y semi-áridos son ideales para estudiar cómo la estructura puede controlar los procesos poblacionales, ya que en ellos la vegetación se organiza frecuentemente en un mosaico de dos fases: una fase con alta cobertura vegetal y una fase con alta proporción de suelo desnudo (Aguiar y Sala 1999; Van Der Valk y Warner 2009). Como indiqué precedentemente, estas fases pueden formar diversos patrones como manchas (Armas, Pugnaire, y Sala 2008; Soriano, Sala, y Perelman 1994), bandas o franjas (Noy-Meir, 1973; Montaña, 1992; Mauchamp et al., 1993; Deblauwe et al., 2012), o anillos (Ravi et al., 2008; Getzin et al., 2016). Estos patrones surgen como consecuencia de la auto-organización de la vegetación, debido a retroalimentación (feedbacks) positiva entre la vegetación y la disponibilidad de recursos (Rietkerk et al. 2004; Rietkerk y van de Koppel 2008), ya que las fases con alta cobertura determinan una alta heterogeneidad

en el plano horizontal respecto a las condiciones de agua y viento, en ambientes donde los recursos son escasos. Las fases con alta cobertura en su estado de desarrollo más avanzado actúan como “islas de fertilidad”, dado que en su zona de influencia aumentan la infiltración de agua, retención de propágulos y acumulación de nutrientes (Daryanto, Eldridge, y Koen 2012; Giladi, Segoli, y Ungar 2013; Pueyo et al. 2013; Schlesinger et al. 1990). Esto contribuye al mejoramiento de hábitat para otras especies al favorecer su establecimiento y crecimiento (Pueyo et al., 2016). En muchos sitios, el viento también cumple un rol central controlando la evapotranspiración (demanda atmosférica) y el movimiento de partículas y semillas [*e.g.* Aguiar y Sala (1997) en estepas de Patagonia; Li, Okin, y Epstein (2009) en pastizales de desierto en Nueva Mexico; Zhao et al. (2017) en estepas de Mongolia Interior]. Cambios en la configuración de la vegetación en el espacio (ubicación y tamaño de los parches) pueden generar cambios en la conectividad de la matriz de suelo desnudo regulando el transporte de sedimentos, nutrientes y semillas por agua y viento (Okin et al., 2015, 2018).

### **1.1.3. Dinámica de parches en zonas áridas**

La dinámica de los parches no necesariamente está sincronizada. De acuerdo con el paradigma de dinámica de parches, cada uno de esos parches experimenta un proceso de sucesión cíclica autogénico (Meyer, Wiegand, y Ward 2009; Watt 1947), por lo cual los mosaicos suelen ser heterogéneos y fluctuantes en el tiempo, independientemente del patrón de distribución observado (*i.e.* manchas, bandas o anillos) a escala de paisaje. Durante la sucesión cíclica suelen destacarse dos fases temporales marcadas, una de construcción y una de degradación (Watt, 1947). En la fase de construcción no sólo aumenta la densidad de plantas pues aumenta la tasa de colonización, sino que también hay acumulación de agua y nutrientes aumentando la productividad. Mientras en la fase de degradación predomina la senescencia y mortalidad de plantas y el parche tiende a

desarmarse, y disminuye la productividad. En sistemas mixtos, el proceso de sucesión cíclica está dominado en general por la dinámica poblacional de las leñosas acompañadas por especies herbáceas subordinadas. La dinámica de un parche sería entonces muy larga por la expectativa de vida de las leñosas. La senescencia y muerte de las plantas leñosas desencadena la fase de degradación (Montaña, 1992; Ludwig y Tongway, 1995; Cipriotti y Aguiar, 2017). El régimen de disturbios (*i.e.* fuego, sequía, herbivoría), muy dependiente de la precipitación media anual de la región, puede resetear el proceso de sucesión cíclica, o desencadenar la fase de degradación, controlando la persistencia de parches en etapas climáticas (Coffin y Lauenroth 1989; Watt 1947).

La duración del proceso de sucesión cíclica en cada parche, así como la proporción de leñosas y herbáceas en el nivel jerárquico de mosaico, están principalmente definidas por la demografía de cada especie y el balance de interacciones directas e indirectas entre los individuos presentes (Watt, 1947; Cipriotti y Aguiar, 2017). Respecto a las interacciones, mi supuesto es que las leñosas en sus distintos estados ontogénicos cumplen un papel relevante como organizadores de esta comunidad. Las herbáceas, en tanto, pueden integrarse a la dinámica de dos formas: como plantas individuales en baja densidad en la matriz de suelo (o interparche) o bien formando parte o creciendo cercanas a las leñosas organizadoras del parche de alta cobertura.

Se ha demostrado experimentalmente que las interacciones planta-planta son el resultado de un balance de competencia/facilitación que depende de la identidad de las especies que interactúan en la comunidad (Cipriotti y Aguiar, 2015, 2017). En particular ese balance depende de los rasgos funcionales o las estrategias ecológicas de las especies [competitivas, estrés-tolerantes y ruderales (CSR), *sensu* Grime, (1977) (Butterfield y Briggs 2011; Graff y Aguiar 2017; Melfo, Callaway, y Llambí 2020)]. Dado que la comunidad está compuesta por especies con distintas estrategias ecológicas, se puede

describir una red de interacciones entre especies. Esta red de interacciones involucra interacciones directas e indirectas entre los pastos y los arbustos, y otros modificadores bióticos como la herbivoría. Tanto la intensidad como el signo de esas interacciones de pares dentro de la red pueden cambiar a lo largo de los distintos estadios ontogénicos de las plantas. Bajo el supuesto que los estadios ontogénicos de los arbustos controlan el proceso de dinámica de parches, se puede pensar a la red de interacciones entre especies como un regulador de la dinámica de parches.

#### **1.1.4. El rol del pastoreo en la dinámica de parches de zonas áridas**

La dinámica de parches puede ser modificada por la herbivoría silvestre y el pastoreo doméstico. Históricamente, en ecología se ha propuesto que la herbivoría podría evitar la exclusión competitiva afectando diferencialmente a la especie dominante (Silvertown, 2004). A su vez, el pastoreo podría reiniciar los parches a fases previas (Watt, 1947). Esto coincide con la idea de pastoreo como factor estabilizante en comunidades ecológicas (DeAngelis y Waterhouse 1987). Si bien la herbivoría forma parte del régimen de disturbio histórico en muchos sistemas áridos (Lauenroth, 1998), actualmente existe un patrón de intensificación de uso ganadero de los pastizales con una densidad de animales superior a la de los sistemas silvestres (McNaughton et al., 1993; Vitousek et al., 1997). El pastoreo continuo con altas densidades de animales puede conducir a la desertificación en sistemas áridos. Principalmente debido a una disminución en la cobertura total, cambiando la composición de especies, estructura y funcionamiento de la vegetación, y aumentando la circulación del viento, que a su vez promueve la demanda atmosférica y la erosión del suelo (Maestre et al. 2016; Maestre, Salguero-Gómez, y Quero 2012; Valladares et al. 2015). Por lo tanto, el pastoreo (que es selectivo aún con altas cargas) también puede promover cambios en la red de interacciones (directas e indirectas) entre especies de pastos y arbustos y modificar la proporción de

leñosas y herbáceas. Mi tesis asume que el pastoreo puede afectar la estructura de la vegetación, pero también la red de interacciones entre especies y por lo tanto la dinámica de parches. Mi objetivo es profundizar el estudio sobre el rol que cumple el pastoreo en estepas templadas, afectando la coexistencia de formas de vida, la dinámica de parches y el mantenimiento del mosaico de vegetación.

#### **1.1.5. Dinámica de parches en estepas patagónicas**

Hasta el momento, la mayoría de los trabajos que pusieron a prueba las hipótesis del HPDP para explicar la coexistencia de leñosas y herbáceas lo han hecho en sabanas tropicales y subtropicales (Gillson, 2004; Moustakas et al., 2009). En cambio, no existe información empírica sobre lo que ocurre en sistemas templados y con especies leñosas de menor porte que los árboles. La estepa patagónica dominante en el distrito florístico Occidental de Argentina (Soriano, 1956; León et al., 1998; Oyarzabal et al., 2018) es un sistema adecuado para estudiar de qué manera las interacciones entre la organización espacial y los procesos demográficos controlan la abundancia relativa de leñosas y herbáceas. Esta estepa está compuesta por dos formas de vidas dominantes y perennes, gramíneas en matas (desde ahora serán nombradas pastos) y arbustos de mayor porte que los pastos. Dentro de cada una de estas formas de vida se puede caracterizar un gradiente de estrategias de vida desde especies más competitivas hasta especies más estrés tolerantes. Dentro de los pastos, las especies competidoras suelen ser también las más preferidas por el ganado. Los arbustos como forma de vida tienen diferencias significativas con los árboles en las sabanas. Por ejemplo, los arbustos pueden ser afectados por la herbivoría en todo su ciclo de vida como es el caso de *Azorella prolifera* (Valenta et al., 2020), en tanto que los árboles no (Sankaran et al., 2004). Además, algunas especies de arbustos como *Senecio filaginoides* presentan un alto solapamiento radical con los pastos (Fernandez y Paruelo 1988). Esto se traduce en diferencias

ecológicas relevantes para las interacciones planta–planta y planta–animal que componen la red de interacciones. En este sentido, los mecanismos que explican la coexistencia de herbáceas y leñosas podrían diferir entre estepas y sabanas.

El mosaico de vegetación en las estepas gramíneo-arbustivas se compone por una fase extensa (o matriz) integrada por pastos y suelo desnudo (vegetación dispersa, baja densidad de plantas) y otra fase con plantas de arbustos en diferentes estados ontogénicos que pueden estar rodeados de pastos (alta densidad de plantas) (Cipriotti y Aguiar 2005; Soriano, Sala, y Perelman 1994). Para explicar el mantenimiento de esta estructura en mosaico se ha propuesto una sucesión cíclica (Soriano, Sala, y Perelman 1994) que la ubica dentro del marco teórico de dinámica de parches propuesto por Watt (1947). La sucesión cíclica comenzaría con el establecimiento de un arbusto en la fase dominada por pastos en baja densidad. Al crecer, generaría en su vecindad un sitio con mayor reclutamiento de pastos, formándose un anillo de individuos a su alrededor (fase de construcción). Esto sería el resultado de la acumulación de propágulos en su vecindad y del balance de interacciones (competencia y facilitación) (Aguiar y Sala 1994; Cipriotti y Aguiar 2015). Cuando el arbusto senesce y finalmente muere, la planta pierde hojas y ramas y altura, lo que determinaría que nuevamente cambien las condiciones en su vecindad (Cipriotti y Aguiar 2015, 2017). En general, de acuerdo con la hipótesis de sucesión cíclica, los pastos que crecen en alta densidad alrededor de los arbustos muertos aumentan sus tasas de mortalidad, lo que permite inferir que hay una tendencia a desarticular el anillo, es decir una gradual fragmentación del anillo (fase temporal de degradación). De esta forma, cada parche dentro del mosaico seguirá un proceso de ocupación y desocupación a lo largo del tiempo. Es decir, que en cada parche se suceden estadios dominados en un momento por leñosas y en otro por herbáceas.

La descripción anterior corresponde al proceso de sucesión que ocurriría en todos los parches dentro del mosaico, pero considerados de manera individual. En los distintos parches del mosaico se suceden simultáneamente (pero no de manera coordinada) las fases de construcción, articuladas alrededor de la leñosa que se recluta y crece, y las fases de degradación, que ocurren al morir y desintegrarse el arbusto y su anillo de pastos (Soriano, Sala, y Perelman 1994). A nivel de mosaico (y con una imagen congelada de la organización espacial de la comunidad), la conformación estructural de la estepa estaría entonces determinada por el conjunto de parches en distinto estado sucesional. La asincronía entre los estados de transición en los parches determinaría que en la estepa coexistan pastos y arbustos y por lo tanto la fisonomía de la comunidad nunca sea la de un arbustal o la de un pastizal. Además, esta asincronía determina una alta heterogeneidad en el plano horizontal respecto a las condiciones de viento y agua en el suelo (Aguiar y Sala, 1994; Cipriotti y Aguiar, 2017).

Lo que propongo en esta tesis es que la configuración espacial y temporal de cada parche puede no ser azarosa y en cambio tener cierto determinismo dado por la propia organización espacial de pastos y arbustos. Es decir, que los parches están determinados por la configuración del mosaico. Por ejemplo, las ubicaciones posibles para un parche en formación pueden estar condicionadas por la organización espacial de la comunidad, que es la que determina el movimiento de partículas, agua, y diásporas (Mauchamp et al., 1993). Por ejemplo, la disponibilidad de agua en suelo puede ser menor debajo de plantas que en suelos desnudos. En cambio, la de materia orgánica es mayor debajo de plantas perennes que en suelo desnudo (Golluscio et al., 2009). Otro determinante de la comunidad como es la disponibilidad de diásporas en el suelo también puede cambiar, pues las plantas o los parches de necromasa (broza, mantillo) pueden retener propágulos de manera diferencial entre tipos de sitios (Aguiar y Sala 1994; Rotundo y Aguiar 2004,

2005). Es decir que la ocupación del mosaico determina efectos de legado que condicionan la dinámica temporal dentro de cierto rango de influencias (Cipriotti y Aguiar, 2017). Cada parche al ocuparse es condicionado por la organización anterior, donde se desarrollaron como ocupantes pastos o arbustos. Esto puede entenderse como un control sobre las dinámicas de ocupación posteriores, pues la vegetación ya establecida y las interacciones con la vecindad, modifican el contenido de agua en el suelo y la condiciones de viento en superficie (Biancari, Aguiar, y Cipriotti 2020; Cipriotti y Aguiar 2017).

La estructura y dinámica de la vegetación descrita para la estepa patagónica comparte muchas características con diversos sistemas terrestres enmarcados bajo la dinámica de parches. Los recursos son limitantes favoreciendo la formación de un mosaico cambiante de parches en distintos estados sucesionales (control abiótico). Esta sucesión de etapas es el resultado de las dinámicas poblacionales controladas por procesos intrínsecos y por las interacciones inter-específicas con otras especies vegetales y con herbívoros (control biótico). Debido a ello, propongo que las conclusiones de mi trabajo sobre las relaciones entre patrones y procesos pueden ser generalizables a otros sitios con características equivalentes.

## **1.2. OBJETIVOS Y PREDICCIONES**

El objetivo general de mi trabajo de tesis doctoral es estudiar cómo la estructura del mosaico de parches de vegetación que tiene la estepa patagónica regula procesos demográficos de las especies dominantes de pastos y arbustos, y en qué medida el pastoreo doméstico puede influir sobre estas relaciones entre patrones y procesos. Este objetivo general se desagrega en tres objetivos específicos.

La estepa patagónica, como otros sistemas áridos, tiene más del 50% del suelo sin cobertura. Esta superficie se reparte en áreas de suelo de tamaños variables. En el **primer**

**objetivo específico** propongo estudiar el efecto del pastoreo sobre la estructura y la dinámica de las áreas de suelo desnudo, que componen la mayoría de la fase “vegetación dispersa” del mosaico de vegetación, ya que es en estas áreas donde luego se inician y construyen los parches de vegetación. Las preguntas específicas que respondo con estudios de campo y analizando simulaciones de DINVEG (modelo de simulación espacialmente explícito de la dinámica de la vegetación en la estepa patagónica, Cipriotti et al., 2012, 2014, 2019) son: **¿Cuál es el efecto del pastoreo sobre la estructura espacial y la velocidad del viento en superficie en parches de suelo desnudo?**

**Predicción 1:** El pastoreo controla la estructura espacial de las áreas de suelo desnudo, aumentando su tamaño y grado de apertura, determinando una mayor velocidad de viento a nivel de superficie. **¿Cómo es la dinámica temporal (largo plazo) de ocupación del suelo desnudo en estepas con diferente intensidad de pastoreo?** **Predicción 2:** El pastoreo disminuye la tasa de colonización de los suelos por parte de pastos y arbustos, respecto a estepas clausuradas al pastoreo. Estas diferencias se deben a una menor reproducción sexual y asexual de las especies más afectadas por el pastoreo.

En el **segundo objetivo específico** propongo estudiar cómo a lo largo de la sucesión cíclica cambian las interacciones entre dos especies de arbustos dominantes con estrategia ecológica diferente (Graff y Aguiar 2017) y cinco especies de gramíneas perennes dominantes. Específicamente estudié los efectos de esas interacciones sobre la emergencia de plántulas y su establecimiento, y sobre la supervivencia de juveniles de gramíneas. Teniendo en cuenta que las interacciones están controladas por la disponibilidad de recursos (“bottom-up control”) y por los herbívoros (“top-down control”), busco entender los efectos del pastoreo sobre las interacciones entre pastos y arbustos a lo largo de la sucesión cíclica. Este objetivo se desarrolla en dos capítulos sucesivos que involucran estudios de campo. En el capítulo 3 presento y analizo los datos

buscando diferencias entre las medias de los diferentes tratamientos. En el capítulo 4 los resultados son utilizados para construir redes de interacciones entre las especies de pastos, las de arbustos y el pastoreo ovino. **A lo largo de la sucesión cíclica, ¿cambian las tasas vitales de las gramíneas que crecen en fases contrastantes de la sucesión guiadas por diferentes especies de arbustos? Predicción 3:** El ciclo de vida de una planta de arbusto (ontogenia) controla las tasas vitales de las especies de gramíneas que crecen en su vecindad al cambiar el balance de facilitación-competencia. En el caso de un arbusto estrés tolerante con raíces superficiales (*Senecio filaginoides*) las gramíneas vecinas tendrán tasas de emergencia y establecimiento más bajas que las plantas próximas a un arbusto competitivo (*Azorella prolifera*). **¿Las distintas especies de gramíneas difieren en sus estrategias ecológicas en relación a la sucesión cíclica o pueden considerarse como un único grupo funcional de respuesta? Predicción 4:** Respecto a las estrategias de vida, las respuestas de supervivencia de las gramíneas vecinas serán mayores para las especies competitivas durante la fase de construcción. En cambio, en la fase de degradación será mayor la supervivencia de las especies estrés tolerantes (*sensu* Grime 1977). **¿Cambian por el pastoreo las respuestas poblacionales de las especies herbáceas a lo largo de la sucesión cíclica? Predicción 5:** El pastoreo doméstico promueve la emergencia y el establecimiento de nuevos individuos y enterrado de diásporas por medio del pisoteo por igual, independientemente del momento de sucesión cíclica. En otras palabras, no hay interacción entre el pastoreo y la fase sucesional.

En el tercer objetivo específico investigo si organización de las vecindades de los arbustos pueden determinar sus tasas vitales. De las vecindades estudié dos aspectos: el tamaño del área de vecindad y la suma del tamaño de los arbustos vecinos. En censos sucesivos de parcelas permanentes (de más de 15 años) estimé las probabilidades de establecimiento y mortalidad de individuos en función de la organización espacial de

arbustos a su alrededor. En este objetivo, las preguntas fueron: **¿Cuán importante es la organización espacial del área de vecindad controlando los procesos de establecimiento, crecimiento y mortalidad?** **Predicción 6:** La organización espacial del mosaico controla las tasas vitales o demográficas poblacionales de las especies de arbustos dominantes al modificar el balance de competencia/facilitación. Áreas de vecindad amplias con vecinos de bajo porte reducen la competencia por recursos entre los arbustos, respecto a situaciones con áreas de vecindad de menor tamaño con vecinos de mayor porte. **¿Modifica el pastoreo las relaciones entre estructura y tasas vitales?** **Predicción 7:** El pastoreo modera las relaciones entre estructura y funcionamiento, ya que al promover la disminución de la densidad de arbustos reduce la intensidad de la competencia. Este control es ejercido de manera directa por el consumo de estructuras reproductivas, y de manera indirecta por el control negativo sobre la biomasa de pastos, que facilita el establecimiento de algunas especies de arbustos como *Azorella*.

### 1.3. IMPLICANCIAS DE LA TESIS

Mi tesis representa un aporte a la teoría ecológica que trata la organización y funcionamiento de las comunidades mixtas templadas-áridas. Uno de los aspectos claves y novedosos de la tesis es profundizar el estudio de las relaciones entre composición, estructura y procesos sobre la red de interacciones entre especies de plantas dominantes. Las relaciones entre patrones y procesos han sido propuestas muchas veces como conceptos claves para la ecología de comunidades y de paisajes (Wiens, 2002). Sin embargo, son pocos los estudios que han encarado su abordaje en conjunto en plantas superiores y a escalas temporales y espaciales propias del nivel de organización de comunidad. Hasta ahora, existe una asimetría entre la teoría y las hipótesis derivadas de ella, y los datos experimentales producidos para ponerlas a prueba. Además, trabajar la red de interacciones entre especies dominantes da cuenta de la importancia de considerar

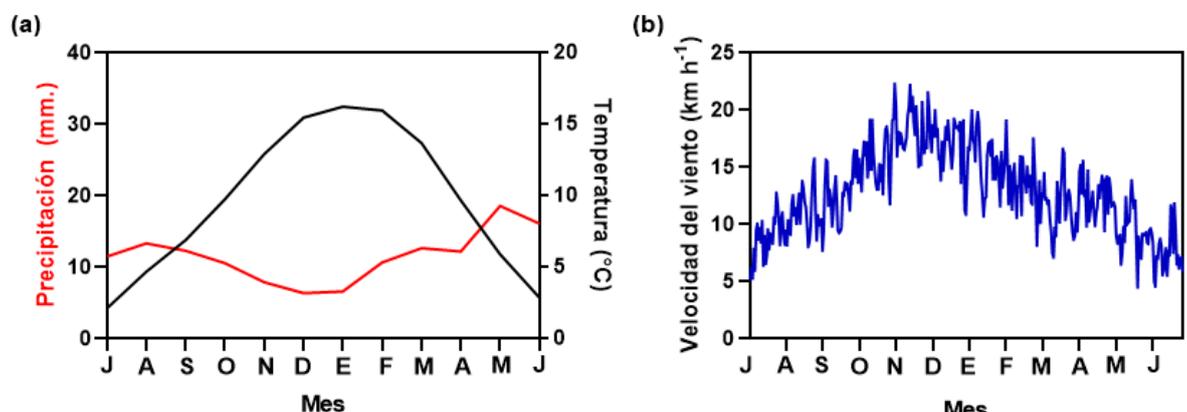
las diferencias entre especies y cuestiona el clásico modelo conceptual de “pastos, arbustos y herbívoros” que es insuficiente para explicar la coexistencia de herbáceas y leñosas (Scholes y Archer 1997). Conocer los mecanismos demográficos que determinan la coexistencia de leñosas y herbáceas en comunidades mixtas ha sido propuesta como una de las 100 preguntas fundamentales en Ecología (Sutherland et al., 2013). Estos son aspectos importantes en sistemas templados con arbustos pues mucha de la teoría que aplicamos sin control empírico fue desarrollada en sabanas subtropicales y tropicales.

El énfasis de mi trabajo sobre los efectos del pastoreo doméstico como factor ecológico relevante se debe a que el 65% del uso de la tierra en zonas áridas está destinado a pastoreo doméstico, una actividad de la que dependen millones de personas para su sustento en países en desarrollo (Safriel et al., 2005). Por ello, continuar profundizando el conocimiento acerca de cómo el pastoreo afecta la biodiversidad (en sentido amplio, *sensu* Noss, 1990) es importante. Propongo que el régimen de disturbios por pastoreo doméstico es un determinante principal en las estepas: se ha reportado que el pastoreo provoca disminuciones en el ciclado de nutrientes, infiltración de agua en el suelo y estabilidad del suelo (Maestre et al., 2016), así como procesos de arbustización (Perelman, León, y Bussacca 1997). Sin embargo, los efectos del pastoreo no son generalizables para todos los sistemas pastoriles y su efecto puede cambiar con la intensidad o carga ganadera, y con su manejo o variación espacio-temporal. Por ejemplo, en densidades de ovejas bajas a medias, la biomasa de pastos disponible para consumo puede aumentar respecto a situaciones sin animales (clausuras). Este cambio en biomasa, no representa cambios en la composición de especies, ni en la proporción pastos:arbustos o en el ciclado de nutrientes (Oñatibia y Aguiar 2016; Oñatibia, Aguiar, y Semmartin 2015).

## 1.4. SISTEMA DE ESTUDIO

El lugar donde realicé los estudios manipulativos y descriptivos-comparativos fue la estación experimental del INTA en Río Mayo, en la Provincia de Chubut (S 45° 23' 05,6" - O 70° 14' 36,7") y en campos aledaños. Estos sitios están ubicados en el Distrito Occidental de la Provincia Fitogeográfica Patagónica (Soriano, 1956; León et al., 1998; Oyarzabal et al., 2018). Este distrito de vegetación cubre aproximadamente 150.000 km<sup>2</sup>, y se caracteriza por una estepa arbustivo-graminosa con una altura entre 60 cm y 180 cm y una cobertura del 50%. La mayor parte de la cobertura vegetal corresponde a gramíneas. El campo experimental posee una superficie de 9.895 ha.

En el sitio de estudio el agua es el principal recurso limitante (Jobbagy y Sala, 2000; Flombaum et al., 2017). La precipitación media anual es de 131 mm (rango: 55–251 mm, n = 38, período: 1982–2020). Las precipitaciones se concentran (aproximadamente un 69%) durante el otoño e invierno (marzo a septiembre). La temperatura media anual es de 9,5 °C, variando desde los 2 °C en promedio para el mes de julio a los 15 °C en enero. Esto implica un desfase entre los momentos de mayor precipitación en otoño-invierno con los de temperaturas óptimas para el crecimiento en primavera-verano (Figura 1.1a). A su vez, la velocidad del viento es mayor durante los meses más cálidos acentuando la desecación en superficie (Figura 1.1b).



**Figura 1.1.** (a) Climodiagrama ombrotérmico de Gaussen mostrando la precipitación (mm) y la temperatura (°C) de julio a junio para el sitio de estudio. (b) Velocidad del viento diaria promedio (km h<sup>-1</sup>) de julio a junio para el sitio de estudio.

En la actualidad, la principal actividad agropecuaria en las estepas es la ganadería ovina. En mis estudios incluyo lotes que presentan cargas que históricamente han sido moderadas (entre 0,2 y 0,4 EqOv ha<sup>-1</sup>) y otros con cargas altas (0,6 EqOv ha<sup>-1</sup>), correspondientes a INTA y campos privados, respectivamente. También trabajé con clausuras dentro del campo experimental de INTA que fueron instaladas con distinta fecha de inicio: 1954, 1972, 1983 y 1994. Diversos grupos de investigación han trabajado en estos sitios durante más de 60 años, lo que permite contar con una base importante de conocimiento empírico y científico de la historia natural y la ecología de la estepa.

La cobertura vegetal es de aproximadamente 50% (León et al., 1998), repartida entre gramíneas perennes, arbustos y broza. Los pastos tienen una cobertura basal promedio cercana al 25%, y están representados por *Pappostipa speciosa* Trin. et Rupr., *Pappostipa humilis* Cav., *Poa ligularis* Nees ap. Steud y *Bromus pictus* Hook. (Fernández, Sala, y Golluscio 1991). Los arbustos, con alturas máximas cercanas a 1 m, cubren el 12% y están representados principalmente por *Azorella prolifera* (Cav.) (previamente denominada *Mulinum spinosum* Cav. Pers), *Adesmia volckmannii* Philippi y *Senecio filaginoides* De Candolle (Oñatibia y Aguiar 2016). Estas especies de pastos y arbustos acumulan más del 90% de la biomasa vegetal presente en el sitio, siendo la productividad primaria neta aérea similar para ambas formas de vida (Fernández, Sala, y Golluscio 1991; Jobbagy y Sala 2000).

## **1.5. ESTRUCTURA DE LA TESIS**

Mi tesis para optar al grado de Doctor de la Universidad de Buenos Aires consta, además de este capítulo introductorio, de cuatro capítulos que presentan resultados de experimentos y estudios descriptivos, y uno final de discusión general. En el Capítulo 2 presento los resultados relativos a las predicciones 1 y 2, referidas a las áreas de suelo desnudo y de su dinámica de ocupación en el largo plazo. En el capítulo comparo estas

áreas entre clausuras (disturbio por ausencia total de herbivoría) y pastoreos intensivos (disturbios por muy alta herbivoría). En estas áreas es donde potencialmente puede instalarse la vegetación, dando inicio al proceso de sucesión cíclica (Watt, 1947), por lo cual es fundamental su estudio para entender la organización de la vegetación en el espacio. En el Capítulo 3, estudio cómo cambian las tasas vitales de cinco especies de gramíneas perennes dominantes creciendo cerca de dos especies de arbustos perennes dominantes con estrategias ecológicas contrastantes (Cipriotti y Aguiar 2012; Graff y Aguiar 2017), que presuntamente actúan como organizadores de la comunidad. Las respuestas en tasas vitales de las gramíneas (emergencia, establecimiento y supervivencia) son estudiadas en distintos momentos de la sucesión cíclica (suelo desnudo, fase de construcción y fase de degradación de los parches de vegetación). Luego comparo los resultados obtenidos dentro de la clausura con los obtenidos fuera de ella. Esto permite inferir la importancia relativa de los controles bottom-up (disponibilidad de recursos, determinada por el micrositio en la sucesión cíclica y la especie de arbusto presente) y top-down (acción de la herbivoría) sobre las tasas vitales de las distintas especies de pastos perennes (predicciones 3, 4 y 5). En el Capítulo 4, para profundizar y sintetizar los resultados del capítulo anterior, presento un análisis de redes de interacciones entre especies dominantes (leñosas y herbáceas) bajo situaciones con y sin pastoreo doméstico. Construyo las redes a partir del efecto de los arbustos dominantes de la estepa sobre las tasas vitales de cinco especies de herbáceas perennes dominantes. Además, evalúo métricas clásicas para el estudio de redes: conectancia de cada red y número, intensidad y signo de las interacciones entre arbustos y pastos. A diferencia de los capítulos precedentes, donde trabajo con pastos y arbustos, en el Capítulo 5 me centro en tres especies de arbustos dominantes que, de acuerdo con el modelo de sucesión cíclica, actúan como organizadores de la vegetación. Estudio cómo la estructura espacial

ya existente puede determinar sus tasas vitales evaluando patrones de establecimiento, crecimiento y mortalidad en relación a las áreas de vecindad. Este estudio permite estimar cómo la estructura puede condicionar a los procesos (predicción 6), y como el pastoreo puede afectar estas relaciones entre patrones y procesos (predicción 7). En el capítulo de discusión final, sintetizo y unifíco los principales resultados de esta tesis de acuerdo con el objetivo general y el marco conceptual discutido en el Capítulo 1. Discuto las relaciones entre estructuras y procesos en la dinámica de parches, y los cambios generados por el pastoreo y la composición de especies sobre estas relaciones. Cierro el capítulo con las perspectivas y líneas futuras que se abren a partir de este trabajo.

## Capítulo II

---

### **Efectos del pastoreo sobre la estructura y dinámica de áreas de suelo desnudo**

#### **2.1. INTRODUCCIÓN**

La vegetación en zonas áridas es escasa y usualmente está organizada en un mosaico con dos fases, una vegetada y una con alta proporción de suelo desnudo (Noy-Meir, 1973; Aguiar y Sala, 1999). Ha sido propuesto, y en muchos casos empíricamente demostrado, que la estructura del mosaico es un controlador clave de la dinámica ecológica de la estepa. El mosaico de vegetación controla la redistribución de recursos en tiempo y espacio controlando a su vez las interacciones entre especies (Aguiar y Sala, 1999; Tongway et al., 2001). Hasta el momento, la mayoría de los trabajos relacionados a patrones y procesos en zonas áridas hicieron, generalmente, foco en la fase vegetada (Bisigato et al., 2005; Cipriotti et al., 2012; Getzin et al., 2016; Dohn et al., 2017).

En este capítulo, describo las áreas de suelo desnudo (ASD), y su dinámica de colonización de largo plazo (siglos). Estas dinámicas pueden ser afectadas por diversos factores, como la disponibilidad de agua (Jobbagy y Sala, 2000; Chesson et al., 2004) o la velocidad de viento. El viento es un factor clave en muchos ecosistemas áridos que interactúa con el suelo y la vegetación determinando patrones de evapotranspiración (Okin et al., 2018). La velocidad del viento en superficie puede ser también un controlador de la erosión del suelo (Li et al., 2009; Zhao et al., 2017) pero también de las dinámicas de dispersión de propágulos y por lo tanto de la colonización (Chambers y MacMahon, 1994; Aguiar y Sala, 1997; Rotundo y Aguiar, 2004). Esto controlaría el origen y tipo de parches (Aguiar y Sala, 1994; Puigdefábregas et al., 1999).

La intensificación del pastoreo podría conducir al aumento del suelo sin cobertura en ecosistemas áridos y semiáridos (Schlesinger et al., 1990; Del Valle et al., 1998; Ares et al., 2003; Oñatibia et al., 2015; Maestre et al., 2016). Pero aún no hay una descripción de cómo cambian las tasas de aparición o desaparición de ASD y, en más detalle, cómo cambia la conformación de esas áreas. Estas transiciones a estadíos degradados promovidas por el pastoreo doméstico con altas cargas pueden ser graduales o abruptas (Rietkerk et al., 2004). En los últimos años, algunas métricas basadas en parches de vegetación (Bautista et al., 2007; Kéfi, Rietkerk, Alados, et al., 2007; Berdugo et al., 2017; Oñatibia y Aguiar, 2019), así como de conectividad de interparches a escala de paisaje (Moreno-De Las Heras et al., 2012; Rodríguez et al., 2018) han sido propuestas como predictores de esas transiciones. Sin embargo, las dinámicas de la vegetación ocurren a distintas escalas espaciales y temporales (Rietkerk et al., 2004). Por lo tanto, el estudio de las áreas de suelo desnudo a una escala de mayor detalle que paisaje puede aportar información que ayude a entender mejor estos procesos.

Los estudios de este capítulo están centrados en describir las áreas de suelo desnudo (ASD), y el efecto del pastoreo sobre su dinámica de colonización y cambios en estructura. Utilicé el supuesto que las ASD pueden ser estudiadas como unidades discretas sin cobertura vegetal de entre 1 y 2 m<sup>2</sup> delimitadas por pastos y arbustos. Estas áreas pueden permanecer vacantes o ser colonizadas por plantas de pastos o de arbustos. La primera pregunta que estudié fue: **¿Cuál es el efecto del pastoreo sobre la estructura espacial y la ventilación del suelo desnudo? Predicción 1:** El pastoreo controla la estructura espacial de las áreas de suelo desnudo, aumentando su tamaño y grado de apertura determinando una mayor ventilación a nivel de superficie. Esto sería el resultado de cambios en el número y tamaño de los individuos bordeando esas áreas (Kéfi, Rietkerk, Alados, et al., 2007; Oñatibia y Aguiar, 2019) y en su organización espacial (Kéfi,

Rietkerk, van Baalen, et al., 2007). La segunda pregunta fue: **¿Cómo es la dinámica temporal (largo plazo) de ocupación del suelo desnudo en estepas con diferente intensidad de pastoreo?** **Predicción 2:** El pastoreo disminuye la tasa de colonización de los suelos por parte de pastos y arbustos, respecto a estepas clausuradas al pastoreo. Estas diferencias se deben a una menor reproducción sexual y asexual de las especies más palatables y afectadas por el pastoreo. Debido al largo plazo de estos procesos (años-décadas), trabajé con un modelo de simulación espacialmente explícito (DINVEG) que fue desarrollado para la estepa patagónica. La robustez de DINVEG ha sido verificada en la estepa, y reproduce la composición, la densidad de seis especies dominantes, su productividad y organización espacial de la vegetación (Cipriotti et al., 2012). Recientemente, el modelo fue utilizado para predecir los efectos a largo plazo del manejo del pastoreo en la estepa (Cipriotti et al., 2019). Con este modelo, simulé las transiciones de suelo desnudo a áreas cubiertas por pastos o arbustos y de ellas a suelo sin cobertura.

## **2.2. METODOLOGÍA**

### **2.2.1. Descripción de las áreas de suelo desnudo en campos con distinta historia de pastoreo**

Para describir las áreas de suelo desnudo (ASD) establecí tres transectas de 50 m en cada condición de pastoreo representada por una clausura (>5 ha) y un campo con pastoreo intensivo (>600 ha). De este modo, las transectas capturaron la heterogeneidad del paisaje respecto a los patrones de ASD estudiados de aproximadamente  $2 \cdot 10^{-4}$  ha. Se evitaron localizaciones cercanas a aguadas o alambrados para evitar áreas con alta presión local de pastoreo. En estas transectas, fotografié todas las ASD interceptadas (Cámara NIKON E8400, 3264x2448 pixeles). Las fotos fueron tomadas a principios de enero del 2018, momento de alta verticalidad en la posición cenital del sol. Cada foto incluía el ASD y las plantas que la rodeaban (ejemplo en la figura 2.1). Cada fotografía digital se

tomó desde una altura promedio de 1,5 m. De un total de 98 fotos en lotes pastoreados y 87 en clausuras, sorteamos y seleccionamos 50 para cada condición (n total por tratamiento = 50). De este modo, en la mayoría de los casos no analicé ASD contiguas. Por lo tanto, el procedimiento utilizado redujo significativamente la potencial autocorrelación espacial.

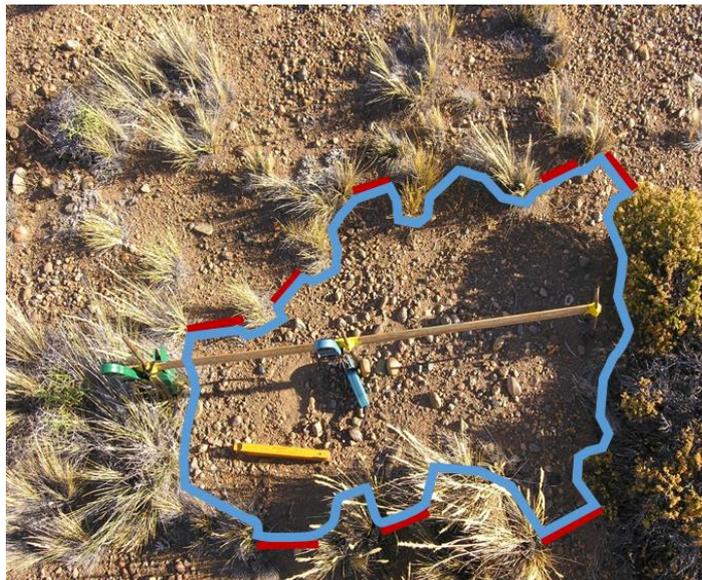


**Figura 2.1.** Ejemplo de una de las 100 fotografías de suelo desnudo analizadas.

Utilizando el software ImageJ, establecí la escala y dimensión de cada foto utilizando una regla como guía. Las fotos fueron analizadas para definir polígonos y medir distancias entre puntos con el software QGIS (QGIS Development Team, 2020). En cada imagen, usé las plantas individuales de pastos perennes y arbustos que rodeaban cada ASD para delimitar polígonos (Figura 2.2). Los límites se dibujaron en cada foto conectando pares de plantas vecinas. De este modo, estimé para cada ASD: tamaño del área, número y tamaño de individuos rodeando el ASD, y la suma de distancias entre plantas que limitan el ASD (a partir de ahora llamada “apertura”). En cada foto coloqué una regla para establecer la escala de cada fotografía utilizando el software ImageJ (Schneider et al., 2012). Las áreas de ASD y de las plantas fueron calculadas a partir de polígonos marcados con vectores. Asimismo, calculé una medida sintética para estudiar

el desvío entre la forma de las ASD respecto a un círculo perfecto [Índice de forma (Shape index, Ec. 2.1); Patton, 1975]. Este índice toma valores de 1 cuando la forma es perfectamente circular. Valores  $> 1$  indican irregularidad. El estudio de la forma de las áreas de suelo desnudo se relaciona con la rugosidad del sistema ( $Z_0$ ), un parámetro clave en el estudio de perfiles de viento y erosión eólica. El índice de forma elegido (entre diversos posibles) tiene sentido biológico, pues áreas más circulares poseen menor rugosidad en el plano horizontal y menor restricción al paso del viento, lo cual aumentaría la velocidad de viento en superficie.

$$\text{Índice de forma} = \frac{\text{Perímetro}}{2 \cdot \sqrt{\pi \cdot \text{Área}}} \quad (2.1)$$



**Figura 2.2.** Ejemplo de la estimación de distancias entre individuos (líneas rojas) y delimitación de áreas de suelo desnudo (línea azul) en una de las fotografías analizadas.

Medí la velocidad del viento en superficie durante 1 minuto, a 20 cm sobre el suelo, en cada ASD fotografiada. Realicé las mediciones en el borde y el centro de las ASD, luego del mediodía y antes del atardecer. La velocidad del viento fue medida en enero, que es un mes con alta frecuencia de días ventosos (Figura 1.1b). La velocidad del viento histórica a 2 m de alto durante enero es  $4,47 \text{ m s}^{-1}$ . Los anemómetros integran las mediciones de velocidad de viento durante 1 minuto. Utilicé dos anemómetros (Kestrel

2000, Pennsylvania, EE.UU., año 2010) localizados en dirección O-E debido a que es la dirección predominante del viento. Durante los cuatro días de mediciones, la velocidad del viento medida en la estación meteorológica fue de  $5,90 \text{ m s}^{-1}$  en promedio (sensor ubicado a 2 m de altura).

Utilicé análisis de la varianza (ANDEVA) para analizar el efecto del pastoreo en las variables medidas y calculadas. El tamaño de las ASD fue transformado con logaritmo para ajustar los valores a una distribución normal antes del análisis. Calculé la distribución poblacional de las ASD (distribución de frecuencia de las variables) y estudié el efecto del pastoreo con tests Kolmogorov-Smirnov. Las diferencias de velocidad del viento entre el centro y borde de cada ASD fueron analizadas con ANDEVA. Estudié la correlación entre la diferencia en la velocidad de viento con todas las variables que describen las ASD (tamaño ASD, forma y apertura, y tamaño y número de plantas rodeando cada ASD). Estas variables descriptivas fueron incluidas en el modelo a partir de sus efectos simples y la interacción con el pastoreo. Antes del análisis, evalué si existía una alta colinealidad entre variables descriptivas que pudiera estar inflando la varianza (Graham, 2003; Zuur et al., 2010). Estas variables presentaron una correlación menor a 0,6 entre ellas. Las variables descriptivas fueron centradas y estandarizadas (antes de los análisis) para poder comparar su importancia relativa. Estas transformaciones permiten estimar coeficientes independientes, interpretables y numéricamente estables (Schielzeth, 2010). El modelo inicial ajustado que consideraba todas las variables de estructura fue simplificado por medio de una selección de modelos hacia atrás, utilizando tests de cocientes de verosimilitud (Zuur et al., 2009). También, utilicé una inferencia multi-modelo para determinar la importancia del resto de las variables a partir de su presencia y efecto en modelos alternativos (Burnham y Anderson, 2002). Estos modelos alternativos se basan en subconjuntos de modelos globales considerando todas las

variables y sus diferentes combinaciones. Seleccioné los diez mejores modelos (de un total de 275) y los ordené a partir del segundo criterio de información de Akaike (AICc).

### **2.2.2. Dinámicas de áreas de suelo desnudo**

Para estimar la dinámica de colonización de las ASD usé resultados de simulaciones realizadas con DINVEG (Cipriotti et al., 2019). Si bien los resultados de las simulaciones a nivel de comunidad fueron publicados, este conjunto de resultados de las simulaciones sobre colonización de celdas permanecía sin analizar. En simulaciones de 200 años, registré la probabilidad de que cada celda de ASD permanezca como ASD (estasis), o sea ocupado por un arbusto o pasto bajo dos escenarios de pastoreo (con y sin pastoreo ovino). Brevemente, DINVEG es un modelo de simulación eco-hidrológico espacialmente explícito basado en individuos, calibrado y validado por Cipriotti et al. (2012) para estas estepas graminoso-arbustivas. Simula la dinámica temporal y espacial de la vegetación en la estepa patagónica considerando tres especies de pastos (*Bromus pictus*, *Poa ligularis*, y *Pappostipa speciosa*) y tres especies de arbustos (*Adesmia volckmanii*, *Azorella prolifera* y *Senecio filaginoides*). El modelo simula una parcela de 50m x 50m, dividida en 62.500 celdas de 0,2m x 0,2m. Es decir, la unidad de simulación y análisis es una celda. Este tamaño de celda representa el tamaño aproximado de una mata de pasto adulto. Por el contrario, los arbustos pueden ocupar varias celdas a lo largo de su crecimiento. El paso temporal del modelo es mensual.

El modelo DINVEG tiene cuatro tipos de objetos: pastos, arbustos, banco de semillas del suelo, y agua del suelo. La dinámica de los primeros tres objetos es controlada por reglas sobre transiciones demográficas y aspectos clave de su ciclo de vida. Estas transiciones están controladas por la disponibilidad de agua en el suelo en cada celda, la cual depende del consumo de las plantas, evaporación y precipitación (Paruelo y Sala, 1995). El consumo depende de la biomasa en una celda y en sus 8 celdas vecinas. De esta

manera, la vegetación rodeando esa celda controla la disponibilidad de agua y, por lo tanto, las transiciones demográficas en la celda. Las interacciones entre plantas ocurren a través de la disponibilidad de agua. Esto controla los procesos de emergencia, reclutamiento, crecimiento y mortalidad. Cipriotti et al. (2012) provee una descripción detallada del modelo y del método de parametrización inversa basado en un largo registro de datos obtenidos en la estepa. La serie temporal de precipitación y temperatura fue construida a partir de aleatorizar un registro de 31 años de datos climáticos del sitio de estudio. El procedimiento de aleatorización fue diseñado de modo tal de conservar la autocorrelación observada entre años, la media, y la variabilidad interanual. La versión de DINVEG utilizada en este capítulo incluye pastoreo ovino (Cipriotti et al., 2019). El pastoreo ovino es simulado de manera continua con un paso mensual removiendo biomasa de plantas de acuerdo con la especie (más o menos preferidas por el ganado) y su ubicación (cerca o lejos de arbustos). El pastoreo también afecta las tasas vitales de las especies.

Estudí el registro de transición desde una celda de suelo desnudo (SD) a pasto (P), arbusto (A), o SD (permanece como SD) en el lapso de un año. La probabilidad de transición entre parches fue registrada a partir de la frecuencia de ocurrencia de este evento desde un tiempo  $t$  a un tiempo  $t+1$ , para toda la parcela simulada. Los análisis estadísticos comienzan en el año 60 de cada simulación para no incluir los primeros años en los cuales el modelo presenta una dinámica inicial de ajuste. Las simulaciones se corrieron hasta el año 200, donde se aproximan a un equilibrio estocástico (Cipriotti et al. 2019).

Las series de tiempo de las tasas de transición de parches de suelo desnudo a diferentes estados fueron construidas para el promedio de 8 escenarios simulados (4 parametrizaciones y dos condiciones iniciales de DINVEG). Las 4 parametrizaciones

simulan dinámicas compatibles con datos de campo usados para la validación del modelo. A su vez, ambas situaciones iniciales son representativas de una estepa gramíneo-arbustiva en condiciones de clausura al pastoreo, respecto a cobertura de pastos y arbustos, densidad de plantas, y al patrón espacial del mosaico de vegetación. Estos 8 escenarios son un subconjunto de los 42 escenarios originalmente simulados. Utilizando la serie temporal promedio de los 8 escenarios para los 140 años analizados, calculé los autocorrelogramas y correlogramas cruzados para cada tipo de transición (SD a SD, SD a P, y SD a A), para ambas condiciones de pastoreo. Para estos análisis utilicé las funciones “acf” y “ccf” del software estadístico R (R Core Team, 2020). Las funciones de autocorrelación fueron calculadas en la función “acf” usando la ecuación (2.2) propuesta por Venables y Ripley (2002); y las funciones de correlaciones cruzadas fueron calculadas usando la ecuación (2.3) propuesta por Brockwell y Davis (1991).

$$acf_X(k) = \frac{\sum_{t=1}^{n-k} y_t y_{t+k}}{\sum_{t=1}^n y_t^2} \quad (\text{Ec. 2.2})$$

Donde  $x$  es la serie temporal,  $k$  es el lag o desfase temporal,  $y$  es el residual respecto a la media estimada de la serie,  $t$  es tiempo y  $n$  el máximo desfase (lag).

$$ccf_{X,Y}(k) = \frac{Cov(X_t + Y_{t+k})}{\sqrt{VarX_t VarY_t}} \quad (\text{Ec. 2.3})$$

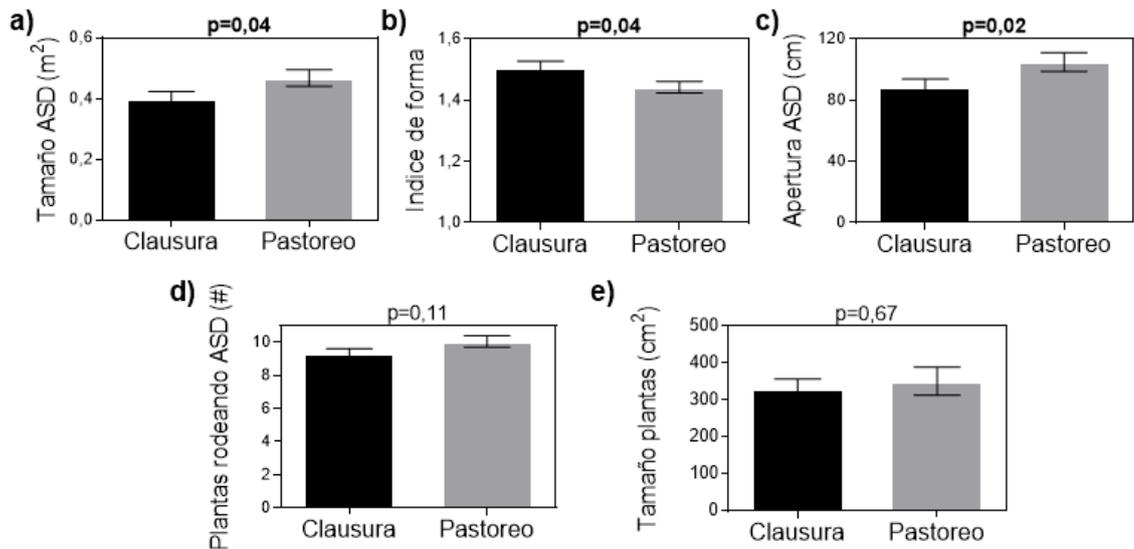
Donde  $X$  e  $Y$  son las series temporales,  $t$  es tiempo, y  $k$  es el desfase (lag).

Utilizando correlaciones cruzadas entre tasas de transición dentro de cada condición de pastoreo estimé si las probabilidades de transición de SD a SD, SD a P, y SD a A, estaban temporalmente relacionadas y en fase. Estas correlaciones cruzadas fueron calculadas con un desfase temporal (lag) de hasta 4 años. Los intervalos de significancia fueron estimados a partir de bandas de confianza del 95% contrastando con una serie de ruido blanco estricto.

## 2.3. RESULTADOS

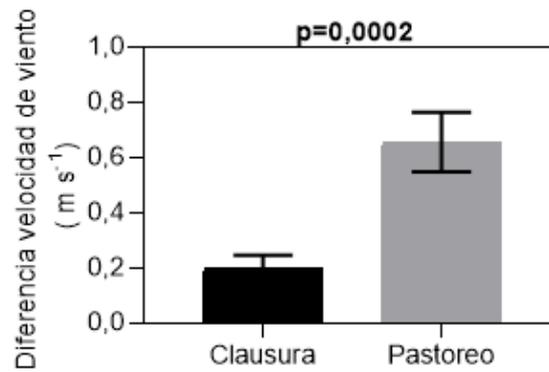
### 2.3.1. Descripción de las áreas de suelo desnudo en campos con distinta historia de pastoreo

Algunas de las variables que describen las ASD fueron estadísticamente diferentes entre las transectas realizadas en clausura y en pastoreo (Figura 2.3). El tamaño ( $m^2$ ) de las ASD fue un 17% mayor en sitios con pastoreo que en clausuras (Pastoreo= $0,46\pm 0,03 m^2$  vs Clausura= $0,39\pm 0,02 m^2$ ,  $p<0,05$ ). Las formas de las ASD fueron en general irregulares ( $1,47 \pm 0,02$ ), indicando que las ASD poseen 47% más perímetro que un círculo de la misma área. El pastoreo disminuyó la irregularidad un 13% (Pastoreo= $1,44\pm 0,02$  vs. Clausura= $1,50\pm 0,02$ ,  $p<0,05$ ). La apertura de las ASD (cm) fue un 15% mayor en pastoreo comparado a transectas en clausura (Pastoreo =  $104,9\pm 6,16$  cm vs. Clausura =  $88,66\pm 5,05$  cm,  $p<0,05$ ). El número y tamaño de plantas individuales rodeando las ASD no mostraron diferencias significativas entre las dos condiciones de pastoreo ( $p>0,05$ ). La distribución de frecuencias acumuladas para estas cinco variables descriptoras de ASD no cambiaron con el pastoreo ( $p>0,05$  en tests de Kolmogorov-Smirnov de dos muestras, para todas las variables).



**Figura 2.3.** Variables estructurales que caracterizaron las áreas de suelo desnudo (ASD) en clausura y pastoreo (media  $\pm$  error estándar). a) Tamaño de ASD. b) Índice de forma. Siendo 1 perfectamente circular, y valores mayores indicando formas cada vez más irregulares. c) Apertura de ASD. d) Número de plantas individuales delimitando las ASD. e) Tamaño medio de plantas que delimitan las ASD.

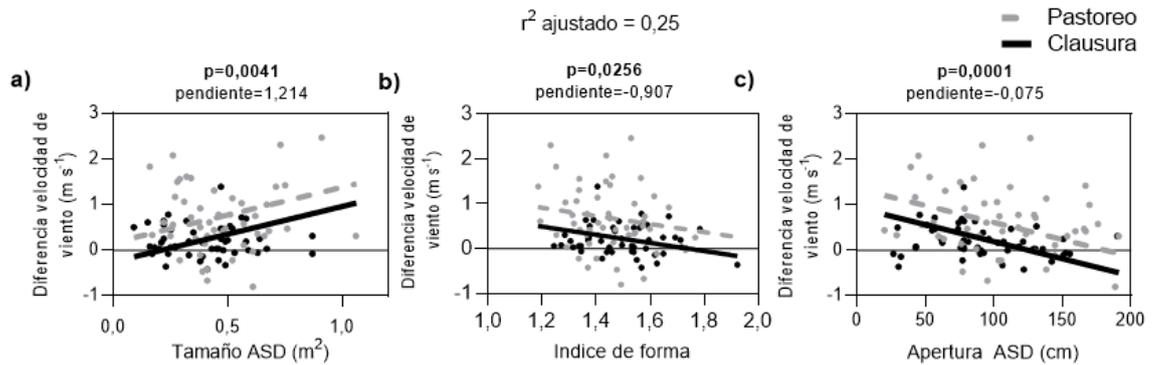
La velocidad promedio del viento ( $\text{m s}^{-1}$ ) fue mayor en el centro que en el borde de las ASD. La diferencia entre estas dos posiciones fue un 70% mayor en pastoreo que en clausuras (Pastoreo= $0,65 \pm 0,11$  vs Clausura= $0,20 \pm 0,05$ ,  $t=3,86$ , grados de libertad=98,  $p < 0,001$ ) (Figura 2.4). La diferencia de velocidad del viento entre el centro y el borde no estuvo fuertemente correlacionada con las variables estructurales que describen las ASD. El mejor modelo de regresión múltiple para explicar la velocidad del viento incluyó los factores: condición de pastoreo, tamaño, forma, y apertura de las ASD, pero solo explicó un bajo porcentaje de variabilidad ( $R^2=0,25$ ) (Figura 2.5; Cuadro 2.1; Cuadro 2.2). No hubo interacciones estadísticamente significativas entre las variables de estructura y el pastoreo. El tamaño de las ASD fue la única variable de estructura asociada positivamente a la diferencia en la velocidad del viento (pendiente= $1,21$ ). Por otro lado, cuando las formas de las ASD eran más irregulares, las diferencias en velocidad del viento eran atenuadas (pendiente= $-0,91$ ). Finalmente, cuando las ASD eran más abiertas, las diferencias en velocidad del viento tendieron a ser menores (pendiente= $-0,08$ ).



**Figura 2.4.** Diferencias en la velocidad del viento promedio ( $\text{m s}^{-1}$ ) entre el centro y el borde de las ASD para clausura y pastoreo. Se representan medias y errores estándar.

Ranking	Tamaño ASD	Forma ASD	N° de plantas	Apertura ASD	Tamaño de plantas	Interacción significativa	$r^2$ ajustado	AICc	delta	peso
1	0,82	-0,46		-1,11			0,25	427,8	-	0,09
2	0,37	-0,41		-0,59		Pastoreo:Tamaño ASD y Pastoreo:Apertura	0,26	429,1	1,31	0,06
3	0,89	-0,38	-0,21	-1,12			0,25	429,1	1,35	0,05
4	0,83	-0,45		-0,90		Pastoreo:Apertura	0,25	429,2	1,50	0,04
5	0,79	-0,36		-1,09		Pastoreo:Forma	0,24	429,7	2,02	0,03
6	0,71	-0,46		-1,12		Pastoreo:Tamaño ASD	0,24	429,8	2,03	0,03
7	0,79	-0,45		-1,07	0,08		0,24	429,9	2,17	0,03
8	0,89		-0,36	-1,09			0,23	429,9	2,19	0,03
9	0,41		-0,37	-0,49		Pastoreo:Tamaño ASD y Pastoreo:Apertura	0,25	430,0	2,26	0,03
10	0,45	-0,32	-0,24	-0,58		Pastoreo:Tamaño ASD y Pastoreo:Apertura	0,26	430,2	2,48	0,02

**Cuadro 2.1.** Ranking de los 10 mejores modelos respecto a los 275 modelos posibles de acuerdo a las variables consideradas, por medio de inferencia multimodelo. Pastoreo hace referencia al factor condición de pastoreo (clausura o pastoreo), y está presente en todos los modelos. Los modelos fueron ordenados de menor a mayor AICc. En el cuadro mostramos los valores de AICc, el delta respecto al mejor modelo, y el  $r^2$  ajustado. La variable *peso* estima el peso de la evidencia en favor de cada modelo para ser el que mejor explica la velocidad del viento, asumiendo que la suma de los pesos de los 275 modelos tiene un valor de 1. Celdas sin valores implican que esa variable no fue incluida en ese modelo.



**Figura 2.5.** Resultados del modelo de regresión múltiple con mejor ajuste que relaciona la diferencia en la velocidad de viento promedio ( $\text{m s}^{-1}$ ) con a) tamaño de ASD ( $\text{m}^2$ ), b) Índice de forma, y c) apertura de ASD (cm). Líneas llenas negras representan transectas en clausura, y las líneas grises de trazo representan transectas en pastoreo.

	Estimado	Error estándar	Grados de libertad	Valor F	valor p
<b>Clausura</b>	0,77	0,29	1	13,41	<b>0,0004</b>
<b>Pastoreo</b>	2,29	0,29	1	15,94	<b>0,0001</b>
<b>Apertura ASD</b>	-1,11	0,28	1	8,63	<b>0,004</b>
<b>Tamaño ASD</b>	0,82	0,28	1	5,14	<b>0,03</b>
<b>Forma</b>	-0,46	0,21	1		

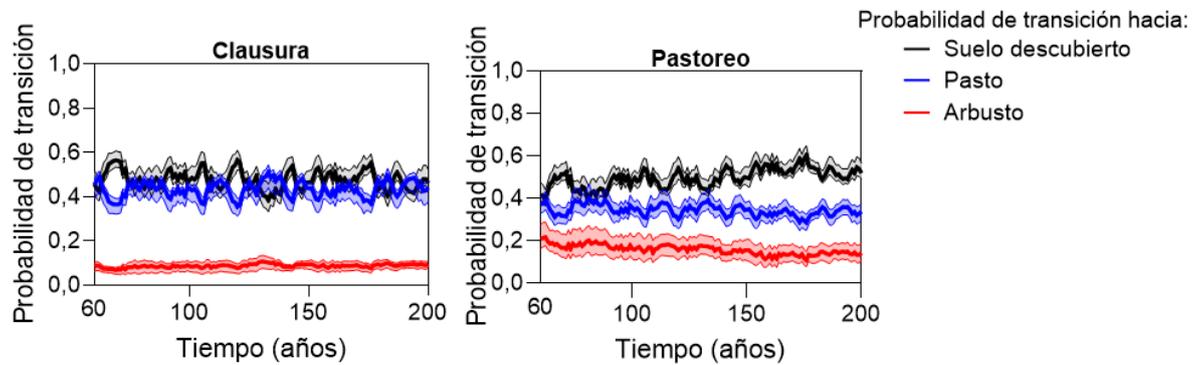
**Cuadro 2.2.** Análisis de la varianza para el modelo final obtenido para el cual se realizó un análisis de regresión múltiple. En negrita se resaltan los efectos significativos ( $p < 0,05$ ).

### 2.3.2 Dinámicas de áreas de suelo desnudo

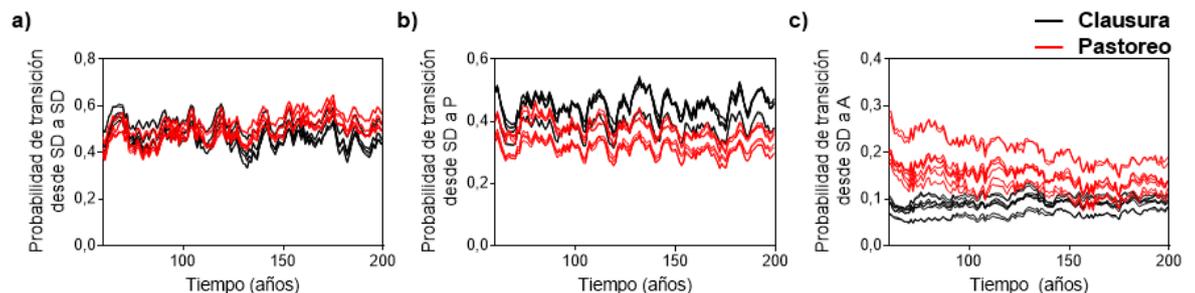
En base a los valores simulados por el modelo, el pastoreo disminuye la probabilidad de transición desde suelo desnudo (SD) a parches cubiertos por pasto (P) (Figura 2.6). Además, el pastoreo aumenta la transición desde SD a arbusto (A), pero a lo largo del tiempo hay una leve caída en esta transición. En ausencia de pastoreo, la transición desde SD a A es 3 veces menos probable que la transición a P o SD.

Las dinámicas individuales de los diferentes escenarios presentan una variabilidad diferente dependiendo de la transición analizada y la condición de pastoreo (Figura 2.7). Las transiciones de suelo desnudo a suelo desnudo son las que tienen menor variabilidad entre escenarios, en ambas condiciones de pastoreo. Las transiciones hacia pastos en

general tienen mayores valores en pastoreo, pero la variabilidad es similar en ambas condiciones. Finalmente, las transiciones hacia arbustos, tanto en magnitud de transiciones como en variabilidad son mayores en pastoreo.



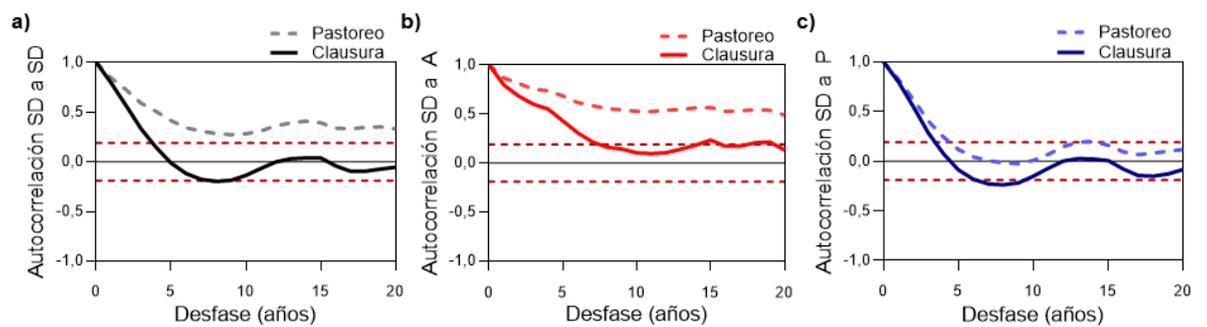
**Figura 2.6.** Probabilidad de transición de parches de suelo desnudo a arbustos (rojo), pastos (azul), o permanencia como suelo desnudo (negro) a través de los años de simulación. Cada punto de la línea es el promedio de 8 escenarios (4 parametrizaciones por 2 situaciones iniciales, línea llena) con sus máximos y mínimos (banda de colores claros). Los análisis comenzaron en el año 60 para excluir dinámicas de ajuste inicial del modelo.



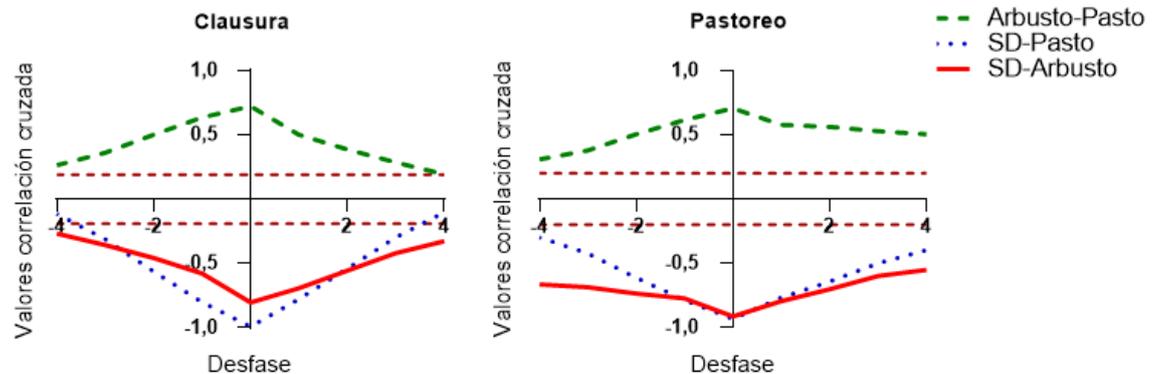
**Figura 2.7.** Dinámicas individuales de los 8 escenarios diferentes simulados comparando tratamiento en clausura y pastoreo para las transiciones desde una celda con a) suelo desnudo a suelo desnudo, b) suelo desnudo a pasto, c) suelo desnudo a arbusto.

El pastoreo aumenta significativamente la autocorrelación temporal de transiciones desde SD a SD (Figura 2.8a) y desde SD a A (Figura 2.8b), pero tiene un menor impacto en la estructura de autocorrelación de la transición desde SD a P (Figura 2.8c). En las dos condiciones de pastoreo se observa que la autocorrelación disminuye a medida que el desfase (lag) aumenta, particularmente en condiciones sin pastoreo. En simulaciones con pastoreo, la estructura de autocorrelación se mantiene aún a altos desfases.

Analizando las correlaciones cruzadas para ambas condiciones de pastoreo, las transiciones desde SD a P y desde SD a A, son significativas y de signo opuesto a la probabilidad de transición desde SD a SD (Figura 2.9). La correlación entre la probabilidad de transición desde SD a SD con la transición desde SD a P es -0,99 sin pastoreo y -0,93 con pastoreo ovino. En clausuras al pastoreo, la correlación negativa entre la transición desde SD a A es -0,80 e incrementa en términos absolutos con pastoreo a -0,91.



**Figura 2.8.** Valores de autocorrelación para las transiciones desde a) suelo desnudo a suelo desnudo, b) suelo desnudo a arbusto, y c) suelo desnudo a pasto, en escenarios con clausura (línea llena) y pastoreo (línea de traza). Las líneas de traza rojo oscuro señalan los intervalos de confianza del 95% comparando con una serie temporal teórica de ruido blanco estricto.



**Figura 2.9.** Valores de correlaciones cruzadas entre diferentes probabilidades de transición, desde desfase 0 (sin desfase) hasta 4 años. Valores positivos de desfase indican la correlación entre valores de transición a arbustos [t+1] y transición a pastos [t] (verde, línea de traza); transición a suelo desnudo [t+1] y transición a pastos [t] (azul, línea de puntos); y transición a suelo desnudo [t+1] y transición a arbustos [t] (rojo, línea llena). Valores negativos de desfase indican la correlación entre valores de transición a arbustos [t] y transición a pastos [t+1] (verde, línea de trazo); transición a suelo desnudo [t] y transición a pastos [t+1] (azul, línea de puntos); y transición a suelo desnudo [t] y transición a arbustos [t+1] (rojo, línea llena). Las líneas rojo oscuro indican los intervalos de confianza del 95% comparando con una serie temporal teórica de ruido blanco estricto.

## 2.4. DISCUSIÓN

El suelo desnudo es una característica importante e idiosincrática de los ecosistemas áridos (Schlesinger et al., 1990). La proporción total de suelo desnudo está relacionada positivamente con la aridez, al igual que su importancia ecológica. Como la vegetación se estructura en parches, el suelo desnudo también puede presentar límites discretos. En la estepa patagónica, el pastoreo ovino modifica algunas variables que definen las áreas de suelo desnudo individuales (ASD) como la cobertura total, las especies dominantes y la cobertura de broza (Oñatibia et al., 2018; Oñatibia y Aguiar, 2019). Sin embargo, a la escala de área de suelo desnudo y contrario a mis predicciones, estos cambios nunca superaron el 20% de diferencia entre condiciones de clausura y pastoreo intensivo (donde la densidad de ovejas duplica la densidad recomendada). Por el contrario, bajo condiciones de pastoreo intensivo las diferencias en la velocidad del viento entre el borde y el centro de las ASD incrementaron dramáticamente (70%). Este cambio no estuvo robustamente asociado con variables estructurales como establecían mis predicciones. El pastoreo, de acuerdo con las simulaciones de DINVEG, también promueve cambios en la dinámica temporal de las ASD. En simulaciones sin pastoreo, la probabilidad que una ASD sea colonizada por arbustos es tres veces más baja que la probabilidad de permanecer como ASD. Mientras que la probabilidad de ser colonizada por pastos es similar a la de permanecer como ASD. El pastoreo disminuye las probabilidades de las ASD de ser colonizadas por pastos, e incluso por arbustos en el largo plazo. Por el contrario, la condición de suelo desnudo incrementa a lo largo del tiempo. Estos resultados apoyan la hipótesis de que el pastoreo afecta negativamente patrones y procesos que tienen lugar en los suelos desnudos, y estos cambios son lo suficientemente importantes como para afectar procesos relevantes a escalas superiores (Peters et al., 2007). Por ejemplo, incrementos en la velocidad del viento podrían reducir

las probabilidades de las semillas de permanecer en ASD, e iniciar el reclutamiento en estas áreas (Aguilar y Sala, 1997).

En general, los cambios promovidos por el pastoreo en las variables de estructura con que caractericé las ASD no excedieron el 20%. El tamaño de las ASD tendió a ser mayor en campos con pastoreo ovino. La magnitud y dirección de los cambios estimados son consistentes con aquellos propuestos en otros estudios (Augustine et al., 2012; Oñatibia et al., 2018). Sin embargo, conviene aclarar que los estudios previos están basados en líneas de intercepción de suelos desnudos en vez de medir sus áreas individuales. En ese tipo de estudios, las líneas de muestreo interceptan las ASD en diferentes partes por lo cual sus tamaños exactos solo pueden ser inferidos muestreando un gran número de áreas. Por otro lado, por la distribución dispersa de las plantas, los estudios “basados en áreas” recurren a una forma hipotética del suelo desnudo que establece reglas para definir los límites o contornos de las ASD. En mi trabajo, seleccioné como forma hipotética el círculo y contrasté esta geometría con ASD en campos con y sin pastoreo. En sitios con pastoreo, las formas de las ASD son más parecidas al círculo. Además, las ASD tienen mayor distancia entre plantas o barreras (apertura) que marcan los límites, comparadas con las de clausura. El número y tamaño de plantas individuales rodeando las ASD no fueron afectadas por pastoreo ovino. En esta estepa, al igual que en muchos otros sitios, el pastoreo doméstico promueve el reemplazo de especies en vez de disminuir la densidad total de pastos (Oñatibia et al., 2018). Adicionalmente, estudios previos en la estepa encontraron que el pastoreo reduce el tamaño de plantas de especies preferidas y aumenta el tamaño de las especies menos palatables (Oñatibia y Aguilar, 2019). Esto explicaría que, en promedio, no haya cambios en el tamaño de individuos en mi sitio de estudio. Por lo tanto, contrariamente a las predicciones del estudio, los efectos

del pastoreo en la estructura de las ASD podrían causar cambios en la distribución de individuos en el espacio, pero no en su número o tamaño.

En esta estepa patagónica la velocidad del viento a nivel de superficie fue fuertemente aumentada por el pastoreo (70%). Estos cambios podrían implicar una mayor evaporación del agua del suelo, así como transportar fuera del sistema semillas, partículas de minerales y materia orgánica particulada (Aguiar y Sala, 1997; Li et al., 2009; Bochet, 2015). La vegetación es el principal control de la velocidad del viento a nivel de superficie (longitud de rugosidad,  $Z_0$ ) y puede ser modificada por pastoreo (Aguiar et al., 1996). Sin embargo, encontré que los efectos del pastoreo en tamaño, forma y apertura de ASD fueron en general <20%. Para explicar esta asimetría entre cambios estructurales y cambios en la velocidad del viento, pueden proponerse dos explicaciones complementarias. La primera establece que estas variables estructurales actúan de manera conjunta sinérgicamente determinando diferencias en velocidad de viento. Por lo tanto, pequeños cambios en ellas podrían implicar un efecto desproporcionado sobre la velocidad de viento. Cuando las ASD son más grandes, más abiertas y con superficies sin obstáculos en la dirección del viento podrían tener una mayor velocidad de viento que áreas con cada una de estas características por separado. Se ha propuesto que la degradación de los mosaicos de vegetación en zonas áridas generan sistemas más homogéneos, que resultan ser disfuncionales porque desaparecen zonas que actúen como sumideros (Tongway et al., 2001). En este sentido, es importante considerar la forma y las distancias entre plantas (apertura) ya que determinarán la superficie de rugosidad de la vegetación en el sistema. Teniendo menos rugosidad un sistema es más susceptible a transporte de materiales por viento, o erosión (Wolfe y Nickling, 1993; Dupont et al., 2014). Complementariamente, una segunda explicación es que las diferencias de viento son determinadas por patrones a una jerarquía mayor (*i.e.* nivel de mosaico de vegetación)

(Peters et al., 2007). Mi modelo de regresión múltiple apoya esta segunda explicación. En efecto, el modelo de regresión final que incluye solo las variables relevantes para explicar esta respuesta tiene un poder explicativo relativamente bajo ( $r^2=0,25$ ). En otras palabras, quizás la estructura espacial de la vegetación a nivel de paisaje juega un rol clave en la formación y mantenimiento de los patrones, controlando la redistribución y consumo de los recursos. Por lo tanto, las características de las ASD como las que medí no serían buenas predictoras de una variable clave como velocidad de viento en superficie. A futuro, se requiere profundizar el trabajo respecto a la organización de los arbustos y grandes matas de pastos, junto a mediciones de la circulación general del viento a nivel de mosaico/paisaje. En el capítulo V de esta tesis profundizo sobre cambios en la organización espacial de los arbustos debido al pastoreo que pueden ser relevantes para esta discusión.

En relación con la segunda pregunta específica (¿cómo es la dinámica temporal de ocupación del suelo desnudo en estepas con diferente intensidad de pastoreo?), el pastoreo podría cambiar la dinámica temporal de las ASD, ya que estos cambios son controlados por procesos poblacionales (Oñatibia y Aguiar, 2019) es necesario seguir estos procesos a largo plazo o alternativamente simularlos con modelos espacialmente explícitos. En arbustos de la estepa patagónica, los tiempos generacionales de las especies dominantes son mayores a dos décadas (Cipriotti et al., 2012) por lo que estudiar empíricamente la dinámica de las ASD es difícil. Simulaciones con DINVEG indican que el pastoreo disminuye la probabilidad de las ASD de ser colonizadas por pastos. Estos resultados concuerdan con trabajos en los que se comparó la estructura de la vegetación de clausuras con la de sitios con pastoreo. En ellos las distancias interparche aumentan (Funk et al., 2018; Oñatibia et al., 2018). Las simulaciones con DINVEG demostraron que el pastoreo disminuye la colonización de suelos por pastos, mientras que las

transiciones hacia arbustos son más estables en el tiempo. Estos cambios pueden ser explicados ya que los arbustos tienen mayor esperanza de vida que los pastos perennes dominantes en la estepa. También encontramos que habría una correlación positiva entre transiciones desde ASD hacia pastos y desde ASD hacia arbustos. Esta evidencia indica que los tiempos óptimos para la colonización de los suelos desnudos son similares para pastos y arbustos, por lo cual no hay evidencia que apoye que el sistema gane o pierda arbustos significativamente. Aumentos o disminuciones en la transición desde ASD a arbustos pueden involucrar un mayor número o tamaño de arbustos, implicando procesos demográficos o individuales, respectivamente. Sin embargo, es importante notar que las salidas de DINVEG son el resultado de dinámicas de celdas individuales condicionadas por la dinámica de su contexto (8 celdas vecinas). Finalmente, los resultados de DINVEG indican incrementos en la autocorrelación temporal dentro de la transición desde ASD hacia ASD. Esto apoya la idea de que en estepas pastoreadas hay menor capacidad de aprovechar los años más adecuados para colonizar áreas de suelo desnudo (es decir, cuando hay mayor disponibilidad de agua, principal recurso limitante desde la perspectiva de leñosas y herbáceas). Mis resultados fueron simulados corriendo DINVEG con el escenario climático actual. Estudios futuros deberían investigar cómo la disponibilidad de agua afecta la dinámica de ocupación de los suelos desnudos con pastoreo.

## **2.5. CONCLUSIONES**

Estudiar descriptores de áreas de suelo desnudo individuales (en lugar de las tradicionales intercepciones en transectas) mostró que el pastoreo en la estepa promueve pequeños cambios en su tamaño, forma y apertura. La velocidad del viento en superficie, un controlador crítico del movimiento de materiales, aumentó significativamente en situaciones de pastoreo. Sin embargo, este cambio no se correlaciona fuertemente con cambios estructurales en las áreas de suelo desnudo. Resolver esta discrepancia es

importante y requiere estudios más profundos que permitan expandir las escalas de los estudios, y hacer análisis de escalas cruzadas como fue propuesto por Peters et al. (2007). Los resultados de simulación muestran que manejos contrastantes del pastoreo, como su intensificación o el abandono, puede resultar en cambios a largo plazo en las probabilidades de ocupación de áreas de suelo desnudo. Esta información sobre las transiciones hacia pastos o arbustos puede ser difícil de obtener por medio de estudios de campo, y puede ser crucial para predecir la estructura de la vegetación. Mis resultados sugieren que estudios de áreas individuales de suelo desnudo pueden proveer información valiosa para mejorar nuestro entendimiento sobre el funcionamiento y la estructura de la vegetación en zonas áridas.

## Capítulo III

---

### Respuestas de las tasas vitales de herbáceas a la estructura del vecindario y al pastoreo

#### 3.1. INTRODUCCIÓN

En el capítulo anterior, analicé las áreas de suelo desnudo y su dinámica de colonización por pastos y arbustos durante períodos de tiempos largos con un modelo de simulación espacialmente explícito. También estudié el efecto del pastoreo ovino sobre las áreas de suelo desnudo y su dinámica de ocupación temporal. En este capítulo, estudio experimentalmente los controles y mecanismos que pueden regular el ensamble de herbáceas en la comunidad. Las tasas vitales de las especies pueden estar controladas tanto por medio de consumidores (top-down) como por disponibilidad de recursos (bottom-up). En algunos sistemas pueden predominar los controles bottom-up, mientras que en otros los top-down (Báez et al., 2006; Hillebrand et al., 2007). Ambos tipos de controles pueden interactuar entre sí (van der Waal et al., 2016; Sitters y Olde Venterink, 2021). En zonas áridas, los trabajos que estudian ambos tipos de controles simultáneamente y sus interacciones son escasos (Meserve et al., 2003; Báez et al., 2006; Lezama et al., 2014; Davis et al., 2015; Cipriotti et al., 2019). Además, los estudios previos se han enfocado en variables de respuestas como cobertura aérea o biomasa. En cambio, es menos frecuente estudiar las tasas vitales de las poblaciones. Las tasas poblacionales serían el resultado de los mecanismos involucrados, y permiten comprender si las jerarquías entre controles se mantienen a lo largo del ciclo de vida de las plantas.

La herbivoría, como control top-down, puede ser un determinante clave sobre las distintas etapas del ciclo de vida en poblaciones vegetales (Smit et al., 2006, 2007;

Kladivová y Münzbergová, 2016). En el caso del pastoreo doméstico, los efectos sobre las especies tienen que ver principalmente con defoliación y pisoteo (Lezama y Paruelo, 2016). A su vez, el pastoreo forma parte del régimen de disturbios lo cual involucra cambios y redistribución de recursos entre las especies (Soliveres y Eldridge, 2014; Oñatibia et al., 2015). El pastoreo ovino es altamente selectivo y la presión de consumo puede ser mucho mayor sobre las especies preferidas (Graff et al., 2007; Cipriotti et al., 2019; Oñatibia y Aguiar, 2019; Oñatibia, Golluscio, et al., 2020).

En zonas áridas, el agua es considerada el recurso más limitante de las dinámicas de la comunidad actuando como control bottom-up (Yahdjian et al., 2011; Davis et al., 2015). Su efecto o control sobre plantas en diferentes estadios o tamaños depende tanto de procesos subterráneos que controlan la provisión, como de aéreos que controlan la demanda atmosférica que debe tolerar la planta. La estructura espacial en mosaico de dos fases (fase con alta cobertura vegetal y fase con alta proporción de suelo desnudo) condiciona la redistribución de agua en el espacio y la demanda atmosférica para las plantas (Aguiar y Sala, 1994, 1999). Mi supuesto es que las tasas vitales de las especies de una comunidad pueden estar condicionadas por esta heterogeneidad ambiental. En general, los parches vegetados son considerados islas de fertilidad por la interceptación de nutrientes, propágulos, y por menor evaporación relacionada a disminuciones en velocidad del viento (Aguiar y Sala, 1999; Wang et al., 2007; Biancari et al., 2020).

Los controles bottom-up podrían estar determinados particularmente por la especie de arbusto (y su tamaño o vitalidad) que domina cada parche del mosaico (Catorci et al., 2016; Noumi et al., 2016). Por ejemplo, especies de arbustos con distinta profundidad radical, pueden determinar la disponibilidad de recursos a lo largo del perfil del suelo, condicionando el acceso para las herbáceas que en general tienen sus raíces en los primeros 20 cm del suelo. O también, distintas arquitecturas aéreas pueden modificar

la influencia de reguladores sobre plantas vecinas (Reisman-Berman, 2007). A su vez, las estrategias de vida también podrían determinar el balance de interacciones (Liancourt et al., 2005; Maestre, Callaway, et al., 2009). En Patagonia, la diferenciación de estrategias ecológicas dentro de los grupos de arbustos y de pastos se traduce en un balance de interacciones que puede ser positivo o negativo (Graff y Aguiar, 2017).

En un contexto de cambios ambientales drásticos debido al cambio climático y la intensificación del pastoreo, las tasas vitales de las poblaciones vegetales son un aspecto clave para conocer y predecir respuestas de esas comunidades (Vitousek et al., 1997; Foley et al., 2005). En zonas áridas, hacer foco sobre las especies herbáceas resulta particularmente relevante. Como demostré en el capítulo anterior, este grupo funcional es el que determina con mayor magnitud las dinámicas de ocupación del suelo desnudo y es el más sensible al pastoreo (Biancari et al., 2020). A su vez, cambios en la composición de especies herbáceas se relacionan con cambios en la estructura y el funcionamiento (Gaitán et al., 2017). Estos cambios en el funcionamiento controlan la provisión de servicios de forraje y conservación de C y N en los pastizales áridos (Safriel y Adeel, 2005; Oñatibia et al., 2015).

Las tasas vitales de las especies a distintos contextos ambientales de disponibilidad de recursos y herbivoría podrían estar reguladas por sus estrategias de vida. Por ejemplo, las especies competitivas podrían tener mayores tasas de establecimiento y supervivencia que las especies estrés tolerantes durante la fase de construcción, donde la disponibilidad de agua y nutrientes es mayor a la fase de degradación (Grime, 1977; Cipriotti y Aguiar, 2017). Mientras que lo contrario ocurriría durante la etapa de degradación, pues en esa etapa de la sucesión cíclica hay alto estrés por desecación y menor disponibilidad de nutrientes (Cipriotti y Aguiar, 2017). En relación al control que ejerce la herbivoría, las especies estrés-tolerantes en general son menos preferidas por el

ganado pues sus rasgos funcionales que permiten tolerar la baja disponibilidad de recursos suelen converger con los que aumentan la evasión a la herbivoría [e.g. presencia de espinas y alta relación carbono/nitrógeno, Adler et al. (2004, 2005)]. Por lo tanto, al aumentar la presión de pastoreo doméstico sería esperable que las tasas vitales de las especies estrés tolerantes sean menos afectadas que las de las especies competitivas.

En este capítulo propongo estudiar cómo en etapas progresivas de la sucesión cíclica cambian las tasas vitales de cinco especies de gramíneas perennes dominantes. Específicamente estudié la emergencia de plántulas y su establecimiento, y la supervivencia de juveniles de gramíneas en distintas etapas de la sucesión cíclica. Teniendo en cuenta que las interacciones están controladas por la disponibilidad de recursos (“bottom-up control”) y por los herbívoros (“top-down control”), busco entender los efectos del pastoreo sobre las interacciones entre pastos y arbustos a lo largo de la sucesión cíclica. Las preguntas y predicciones de este capítulo fueron: **A lo largo de la sucesión cíclica, ¿cambian las tasas vitales de las gramíneas que crecen en fases contrastantes de la sucesión guiadas por diferentes especies de arbustos? Predicción 3:** El ciclo de vida de una planta de arbusto (ontogenia) controla las tasas vitales de las especies de gramíneas que crecen en su vecindad al cambiar el balance de competencia-facilitación. En el caso de un arbusto estrés tolerante con raíces superficiales (*Senecio filaginoides*) las gramíneas vecinas tendrán tasas de emergencia y establecimiento más bajas que las plantas próximas a un arbusto competitivo (*Azorella prolifera*). **¿Las distintas especies de gramíneas difieren en sus estrategias ecológicas en relación a la sucesión cíclica o pueden considerarse como un único grupo funcional de respuesta? Predicción 4:** Respecto a las estrategias de vida, las respuestas de supervivencia de las gramíneas vecinas serán mayores para las especies competitivas durante la fase de construcción. En cambio, en la fase de degradación será mayor la supervivencia de las

especies estrés tolerantes (*sensu* Grime 1977). **¿Cambian las respuestas poblacionales de las especies herbáceas por el pastoreo a lo largo de la sucesión cíclica? Predicción 5:** El pastoreo doméstico promueve la emergencia y el establecimiento de nuevos individuos por medio del pisoteo y enterrado de diásporas por igual, independientemente del momento de sucesión cíclica. En otras palabras, no hay interacción entre el pastoreo y la fase sucesional.

## 3.2. METODOLOGÍA

### 3.2.1. Especies de pastos

Trabajé con las cuatro especies de pastos dominantes del distrito Occidental de la estepa patagónica: *Bromus pictus* Hook, *Poa ligularis* Nees ap. Steud, *Pappostipa speciosa* Trin. et Rupr. y *Pappostipa humilis* Cav. (Golluscio et al., 1982; Oyarzabal et al., 2018). También incluimos a la variedad *P. speciosa* var. *major*, que posee como rasgo ecológico relevante y distinto a *P. speciosa* su palatabilidad extremadamente baja. En el Cuadro 3.1 se resumen las principales características funcionales de las cinco especies. Las mismas fueron ordenadas de acuerdo con su preferencia por el ganado en sentido decreciente, y por su xeromorfismo en sentido creciente. No pude conseguir información en la bibliografía respecto a los rasgos funcionales de *P. speciosa* var. *major*.

Rasgo	Especie gramínea					Fuente
	<i>Bromus pictus</i>	<i>Poa ligularis</i>	<i>Pappostipa speciosa</i>	<i>P. humilis</i>	<i>P. speciosa var. major</i>	
Palatabilidad	Muy alta	Alta	Intermedia	Baja	Muy baja	(Couso y Fernández, 2012; Oñatibia y Aguiar, 2016)
N (%)	1,15	0,73	0,72	0,77	-	(Adler et al., 2004)
C/N hoja	33,9	61,9	63,5	59,6	-	(Adler et al., 2004)
Área foliar específica (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	175	131	21,9	29,1	-	(Armas et al., 2008; Leva et al., 2013)
Potencial agua efectivo	-1,45	-1,31	-1,45	-1,48	-	(Golluscio y Oosterheld, 2007)
Superficialidad de las raíces	0,39	0,32	0,41	0,43	-	(Golluscio y Oosterheld, 2007)
RGR tallo (% día <sup>-1</sup> )	1,78	0,91	1,16	0,29	-	(Leva et al., 2009)
RGR raíz (% día <sup>-1</sup> )	2,67	1,58	0,57	0,50	-	(Leva et al., 2009)
Xeromorfismo	Bajo	Intermedio	Alto	Muy Alto	Muy Alto	(Couso y Fernández, 2012); inferida con información previa
Estrategia relativa	C+	C	S	S+	S+	Inferida con información previa; (Grime, 1977)

**Cuadro 3.1.** Comparación de rasgos ecológicos de cinco especies patagónicas de gramíneas. Se detallan las medias. Elaboración propia basada en Graff y Aguiar (2017, tabla 2).

### 3.2.2. Especies de arbustos

Para este estudio elegí parches con dos especies de arbustos dominantes en la estepa: *A. prolifera* o *S. filaginoides* (Cuadro 3.2.). Ambas especies representan el 76% de la densidad y la cobertura de arbustos en esta zona (Fernández et al., 1991). Ambas especies difieren en sus defensas físicas y químicas a la herbivoría determinando diferencias en la palatabilidad (Bonvissuto et al., 1983; Cavagnaro et al., 2003). Respecto a la morfología, *S. filaginoides* tiene un sistema radical con la mayor concentración de raíces en los primeros 30 cm del suelo (Fernández y Paruelo, 1988) determinando mayor solapamiento de raíces con los pastos. *Azorella prolifera*, por su parte, tiene un sistema radical más profundo, con la mayor concentración radical entre los 30 y 50 cm de

profundidad (Fernández y Paruelo, 1988). Utilizando las estrategias ecológicas CSR propuestas por Grime (1977) y teniendo en cuenta sus rasgos funcionales se ha propuesto que *A. prolifera* puede clasificarse cualitativamente como una especie competitiva, mientras que *S. filaginoides* se encontraría dentro de las tolerantes al estrés por sequía (Graff y Aguiar 2017).

### **3.2.3. Tratamientos de pastoreo**

Para estimar la importancia del control top-down trabajé en cuatro potreros con pastoreo doméstico y en cuatro potreros con clausuras al mismo, ubicados dentro de una región que ha sido pastoreada por ovejas durante los últimos 100 años (Golluscio et al., 1998). Las clausuras tienen distintos años de inicio (1954, 1972, 1983 y 1994) y se encuentran en el Campo Experimental de INTA Río Mayo. En ese campo experimental también trabajé dentro de un potrero con pastoreo moderado (0,3 ovejas ha año<sup>-1</sup>). Los restantes potreros, con alta carga de pastoreo (0,5-0,6 ovejas ha año<sup>-1</sup>), se ubicaron en tres campos vecinos. Los cuadros mencionados tienen pastoreo ovino de razas Merino desde abril hasta diciembre, ya que entre enero y marzo las ovejas son llevadas a un mallín.

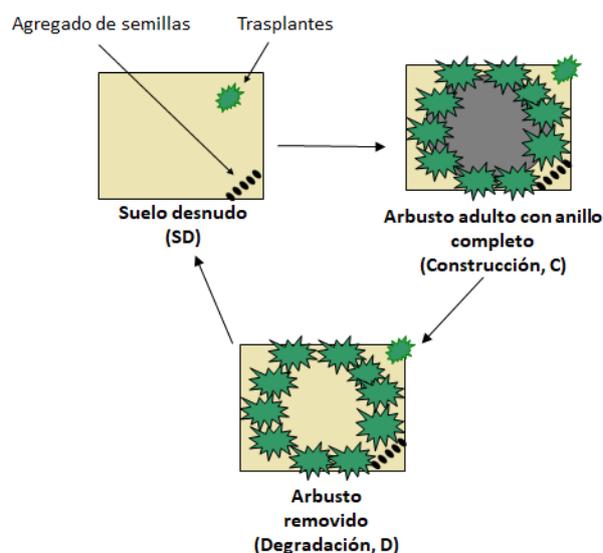
Rasgo	Especies de arbusto		Fuente
	<i>Azorella proliferata</i>	<i>Senecio filaginoides</i>	
Palatabilidad	Alta	Muy baja	(Bonvissuto et al., 1983; Cavagnaro et al., 2003)
Metabolitos secundarios basados en carbono (%)	17,2 ± 0,5	21,2 ± 0,8	(Cavagnaro et al., 2003)
Fenología de la planta (número de meses en el año en los cuales las plantas tienen hojas verdes)	7	12	(Golluscio et al., 2005; Flombaum y Sala, 2012)
Área foliar específica (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	57 ± 2,16	45 ± 2,16	(Bucci et al., 2009)
Densidad de madera (g cm <sup>-3</sup> )	0,36 ± 0,01	0,45 ± 0,01	(Bucci et al., 2009)
Tasa de crecimiento relativa	1,3 ± 0,13	1,2 ± 0,16	(Flombaum y Sala, 2012)
Conductividad hidráulica específica (ks: kg m <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> Mpa <sup>-1</sup> )	0,43 ± 0,03	0,33 ± 0,04	(Bucci et al., 2009)
Conductividad hidráulica específica en hoja (Kl: 10 <sup>-4</sup> kg m <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> Mpa <sup>-1</sup> )	0,51 ± 0,03	0,38 ± 0,05	(Bucci et al., 2009)
Eficiencia en el uso del agua / potencial agua efectivo	21,1 ± 2,3 / -0,22	10,6 ± 0,05 / -0,82	(Golluscio y Oesterheld, 2007)
Profundidad de las raíces	Mayor concentración entre 30-50 cm	Mayor concentración en los primeros 30 cm	(Fernández y Paruelo, 1988)
Estrategia ecológica	C	S	Inferida con información previa; (Grime, 1977)

**Cuadro 3.2.** Comparación de rasgos ecológicos de dos especies patagónicas de arbustos. Se detallan medias ± errores estándar. Tomada de Graff y Aguiar (2017, tabla 1).

### 3.2.4. Diseño experimental

El estudio fue iniciado en mayo 2018 y el último muestreo lo realicé sobre las plantas supervivientes al estrés de sequía estival en mayo 2019. A partir de este momento los datos empíricos indican que las plántulas tienen bajas chances de morir (Aguiar et al., 1992; Aguiar y Sala, 1994; Graff et al., 2007). Durante el experimento, la precipitación acumulada fue 102 mm (la probabilidad de una precipitación igual o menor es de 0,26), y durante la etapa de crecimiento (octubre a marzo) se acumularon 39,6 mm (la

probabilidad de una precipitación acumulada igual o menor es 0,32). En base a esta información, el año experimental puede ser catalogado como seco. Para estudiar el efecto de los controles bottom up y top-down sobre las tasas de emergencia, reclutamiento y supervivencia de gramíneas llevé a cabo un diseño experimental manipulativo de tipo parcelas divididas (split-plot). Trabajé con tres etapas de la sucesión cíclica (Soriano et al., 1994) identificadas en cuatro clausuras y cuatro potreros pastoreados: suelo desnudo, arbusto adulto con anillo de pastos y anillo con arbusto modal removido. Esta última etapa fue generada manipulativamente en el campo (Figura 3.1). Para ello, inicialmente busqué dos tipos distintos de parches: con suelo desnudo de tamaño modal y con un arbusto adulto con el anillo de pastos cubiertos entre un 60 y 80%. Los parches con arbustos eran de dos tipos: con el arbusto *S. filaginoides* o con el arbusto *A. prolifera*. En la mitad del segundo tipo de parches con arbustos de *S. filaginoides* y *A. prolifera*, removí el arbusto dejando el anillo de pastos intacto. Estos tratamientos fueron establecidos tanto en clausuras como en pastoreos. Un diseño equivalente fue probado exitosamente para una situación sin pastoreo y en parches dominados por *A. prolifera* por Cipriotti y Aguiar (2015).



**Figura 3.1.** Representación esquemática del diseño experimental. Se detallan las etapas de la sucesión cíclica simuladas experimentalmente. En cada etapa (parche en el mosaico de la vegetación) se sembraron semillas y se trasplantaron juveniles. El fondo en cada

esquema representa al suelo desnudo, las formas irregulares verdes a matas de pasto y los círculos grises a los arbustos. Este diseño fue repetido en 4 clausuras y 4 campos con pastoreo. En cada una de esas repeticiones verdaderas, se replicaron 3 submuestras del diseño. Los arbustos en las etapas o tratamientos de estructura C y D eran de las especies *Azorella prolifera* y *Senecio filaginoides*. En la etapa D, la copa del arbusto fue removida manualmente tratando de no remover el suelo.

Para evaluar emergencia y establecimiento, sembré cantidades conocidas de semillas de las especies de pastos estudiadas en los tres tratamientos (SD, C y D). La recolección de semillas de cada gramínea fue hecha durante el mes de enero antes del comienzo del ensayo en el área de estudio, durante el pico de producción de semillas. Realicé un ensayo de germinación en incubadoras a 10-20 °C para estimar la viabilidad de las semillas recolectadas de las distintas especies. A partir de este ensayo, determiné la cantidad de semillas adecuada a añadir en cada repetición por especie, en función de la viabilidad de germinación de las semillas. Busqué que en condiciones óptimas germinen en cada micrositio de siembra al menos 10 plántulas por especie en un período de un mes. La cantidad de semillas de *Bromus pictus* fue 10, de *Poa ligularis* 50, y de *Pappostipa speciosa*, *Pappostipa speciosa* var. *major* y *Pappostipa humilis* fue 30. La tasa de emergencia de plántulas por especie de pasto fue estimada como el número de plántulas nuevas detectadas durante los meses de octubre-noviembre (6 meses después de la siembra) respecto del total de semillas sembradas. La tasa de establecimiento fue estimada al año de haber comenzado el experimento como la proporción de plantas sobrevivientes respecto al total de plántulas emergidas en cada repetición.

Para evaluar supervivencia de plantas, durante otoño del 2018 trasplanté individuos jóvenes de las mismas cinco especies extraídos del área de estudio. Para ello me basé en la metodología publicada por Graff y Aguiar (2017). Los trasplantes fueron de individuos de cuatro macollos con su raíz. De esta forma reduje la mortalidad por el trasplante a un nivel aceptable. Los individuos fueron trasplantados hacia el noreste del parche experimental, uno a continuación del otro, separados por una distancia de 5 cm.

La supervivencia se evaluó al año de haberlos trasplantado, a través de una variable dicotómica.

Cada tratamiento contó con 4 repeticiones y 3 subréplicas dentro de cada lote. De este modo, quedaron establecidas 720 unidades experimentales, como resultado de la combinación de 5 especies de pasto, 2 especies de arbusto, 3 fases de sucesión cíclica, repetido 3 veces en 4 lotes en cada una de las condiciones de pastoreo.

### **3.2.5. Análisis estadístico**

Para el análisis estadístico del efecto sobre las tasas vitales de las herbáceas ajusté modelos lineales mixtos y modelos generalizados lineales mixtos con los que realicé análisis de varianza (ANDEVA). En todos los modelos, dentro de los factores fijos se incluyó a los efectos simples e interacciones de pastoreo, etapa (sucesión cíclica), especie de arbusto y especie de pasto. En el factor aleatorio se incluyó la subréplica para cada especie de arbusto anidada dentro del lote (repetición verdadera) donde se encontraban. De ese modo explicité el diseño experimental de parcelas divididas (split-plot) en el modelo estadístico. Los modelos lineales mixtos fueron ajustados en R (R Core Team, 2020) utilizando la función `lmer`, del paquete `lme4` (Bates et al., 2015), para las variables emergencia y establecimiento. El modelo generalizado lineal mixto fue ajustado utilizando la función `glmer` en el mismo paquete para la variable supervivencia. Las variables emergencia y establecimiento fueron transformadas con logaritmos para ajustarse a una distribución normal. La variable supervivencia no fue transformada, pero se trabajó con la familia de distribución binomial ya que los datos son dicotómicos. En los análisis de las tres tasas vitales, el modelo complejo con los efectos simples de todos los factores y sus interacciones fue simplificado por medio de un *step backward-regression analysis* (Zuur et al., 2009). Es decir que del modelo más complejo en factores e interacciones se decrece a un modelo más simple con menos factores e interacciones. En

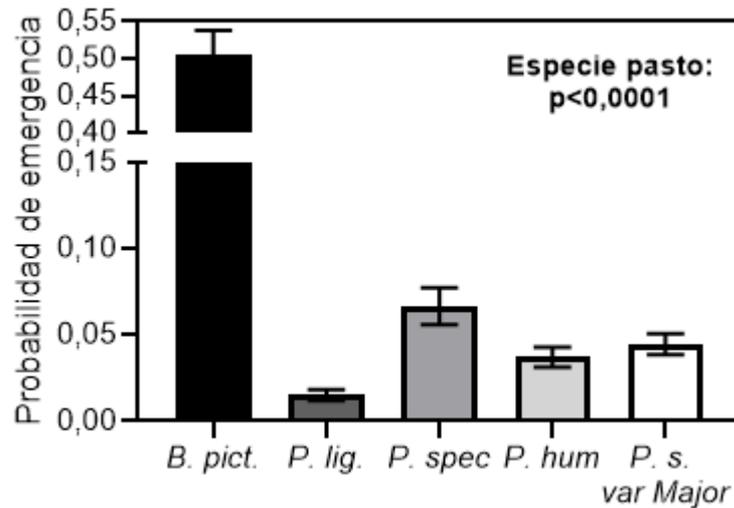
los cuadros de resultados muestran los modelos completos luego de la simplificación, incluyendo factores fijos no significativos si formaban parte de una interacción. Los tests de Tukey a posteriori fueron realizados con el paquete emmeans en R (Lenth, 2020).

### 3.3. RESULTADOS

La emergencia de plántulas sólo dependió de la especie de los pastos ( $p < 0,0001$ , Cuadro 3.3, Figura 3.2). La especie *B. pictus* tuvo mayor probabilidad de emergencia ( $0,5 \pm 0,03$ ) que las otras cuatro especies ( $p < 0,0001$ ). *Poa ligularis* tuvo la menor probabilidad de emergencia ( $0,01 \pm 0,003$ ), significativamente distinta a las otras cuatro especies ( $p < 0,05$ ). *Pappostipa humilis*, *Pappostipa speciosa* y *Pappostipa speciosa* var. *major* se comportaron como un grupo de respuesta relativamente homogéneo con baja probabilidad de emergencia y sin diferencias significativas entre sí ( $p > 0,05$ ). *Pappostipa speciosa* tuvo una probabilidad de emergencia de  $0,07 \pm 0,01$ , *P. humilis* de  $0,04 \pm 0,006$ , y *P. speciosa* var. *major* de  $0,05 \pm 0,006$ .

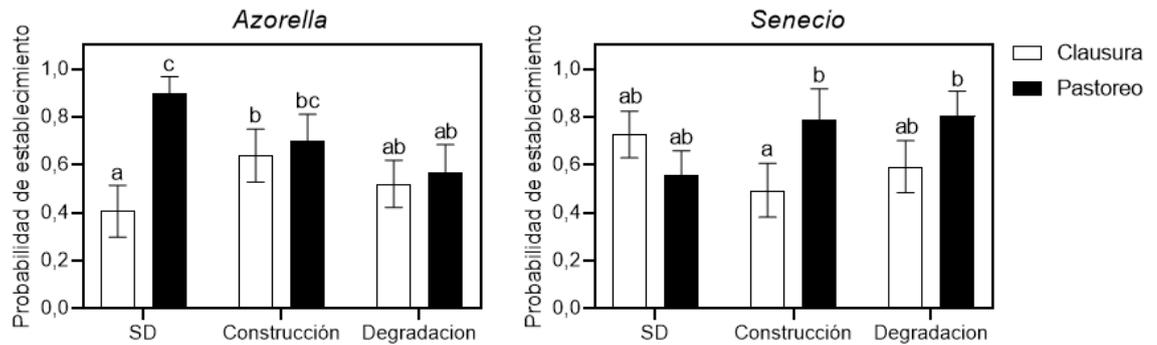
	Emergencia			Establecimiento			Supervivencia		
	$\chi^2$	df	p	$\chi^2$	df	p	$\chi^2$	df	p
Pastoreo				0,14	1	0,71	<b>11,9</b>	<b>1</b>	<b>&lt;0,001</b>
Etapa				1,74	2	0,42	5,05	2	0,08
Especie arbusto (Arbusto)				1,18	1	0,28	<b>4,47</b>	<b>1</b>	<b>0,03</b>
Especie pasto (Pasto)	<b>747,7</b>	<b>4</b>	<b>&lt;0,0001</b>	1,13	4	0,89	<b>22,1</b>	<b>4</b>	<b>&lt;0,001</b>
Pastoreo $\times$ Arbusto				0,94	1	0,33			
Pastoreo $\times$ Pasto				8,39	4	0,07			
Arbusto $\times$ Pasto				7,31	4	0,12	<b>10,6</b>	<b>4</b>	<b>0,03</b>
Pastoreo $\times$ Etapa				4,96	2	0,08			
Arbusto $\times$ Etapa				4,07	2	0,13			
Pasto $\times$ Etapa				<b>16,3</b>	<b>8</b>	<b>0,03</b>	12,4	8	0,14
Pastoreo $\times$ Etapa $\times$ Arbusto				<b>10,1</b>	<b>2</b>	<b>&lt;0,01</b>			
$R^2$ modelo final		<b>0,77</b>				<b>0,26</b>			<b>0,27</b>

**Cuadro 3.3.** Efecto de los factores fijos y sus interacciones en las tasas vitales de gramíneas perennes según tests de Wald a partir del estadístico Chi-cuadrado. En negrita se resaltan los efectos significativos ( $p < 0,05$ ). Los factores e interacciones no significativos fueron simplificados del modelo final cuando fue posible, a través del método de selección de modelos de pruebas de cocientes de verosimilitud.



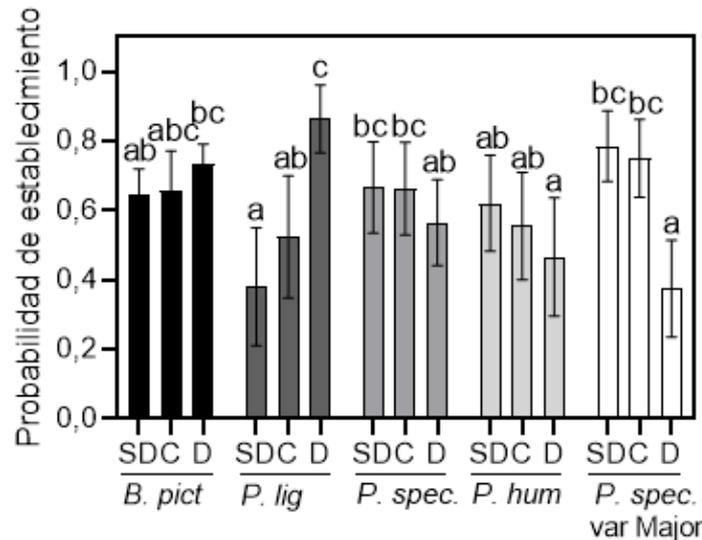
**Figura 3.2.** Probabilidad de emergencia de cinco especies de gramíneas perennes (de izquierda a derecha *Bromus pictus*, *Poa ligularis*, *Pappostipa speciosa*, *Pappostipa humilis*, *Pappostipa speciosa* var. *major*). Los valores representan medias  $\pm$  errores estándar.

El establecimiento de esas plántulas emergidas estuvo controlado por la triple interacción entre la condición de pastoreo, etapa de la sucesión cíclica, y la especie de arbusto controlando ese parche, y también por la doble interacción entre la etapa de la sucesión cíclica y la especie de pasto (Cuadro 3.3, Figura 3.3 Figura 3.4). En otras palabras, la interacción entre los controles modificó de manera significativa el establecimiento de todas las especies herbáceas por igual. En los suelos desnudos cercanos a *Azorella* (Figura 3.3A), el establecimiento fue un 117% mayor en pastoreo que en clausura (SD-Clausura=0,41 $\pm$ 0,11 vs. SD-Pastoreo=0,89 $\pm$ 0,07,  $p<0,05$ ). En parches dominados por *Azorella*, en sitios con exclusión del pastoreo el establecimiento fue mayor durante la etapa de construcción que en los parches de suelo desnudo (SD-Clausura=0,41 $\pm$ 0,11 vs. C-Clausura=0,64 $\pm$ 0,11,  $p<0,05$ ). Mientras que, en pastoreo, la emergencia fue mayor en suelos desnudos que en la etapa de degradación (SD-Pastoreo=0,89 $\pm$ 0,07 vs. D-Pastoreo=0,56 $\pm$ 0,12,  $p<0,05$ ). Estas respuestas a las etapas de la sucesión cíclica y al pastoreo, no fueron similares en parches dominados por *Senecio* (Figura 3.3B). Con *Senecio*, el establecimiento fue mayor durante la etapa de construcción en presencia de pastoreo (C-Clausura= 0,49 $\pm$ 0,11 vs. C-Pastoreo= 0,79 $\pm$ 0,13,  $p<0,05$ ).



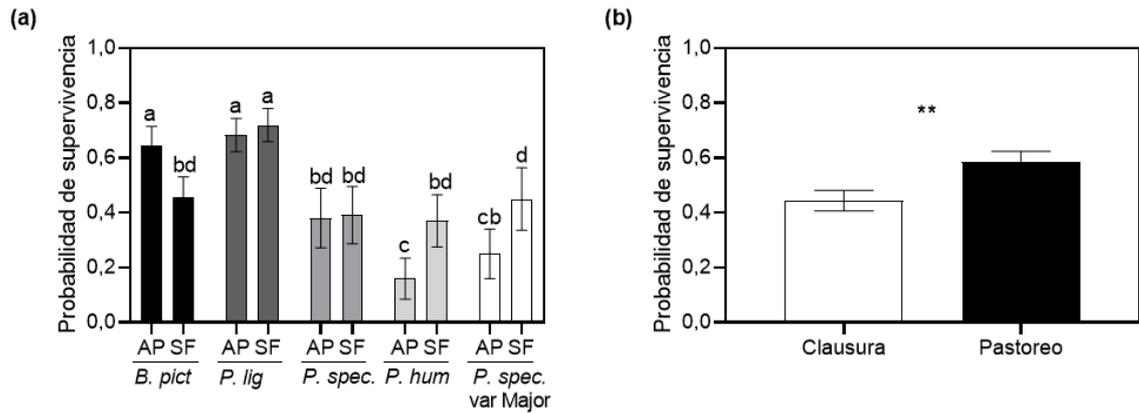
**Figura 3.3.** Probabilidad de establecimiento promedio de gramíneas perennes en clausura y pastoreo, en distintas fases de la sucesión cíclica (suelo desnudo, construcción y degradación) en parches dominados por *Azorella prolifera* y *Senecio filaginoides*. Los valores representan medias  $\pm$  errores estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias usando tests de Tukey post-hoc ( $p < 0,05$ ).

El establecimiento también dependió de la interacción entre la etapa de la sucesión cíclica y la especie de pasto estudiada (Cuadro 3.3, Figura 3.4). En *P. ligularis* (PL) el establecimiento fue más bajo en las etapas de suelo desnudo y construcción del parche, respecto a la etapa de degradación (SD-PL=0,38 $\pm$ 0,17, C-PL=0,52 $\pm$ 0,18, D-PL=0,86 $\pm$ 0,10,  $p < 0,05$ ). Sin embargo, la respuesta fue inversa en la especie más tolerante al estrés, *P. speciosa var. major* (VM). El establecimiento de esta especie fue mayor en suelo desnudo y en la etapa de construcción respecto a la etapa de degradación del parche (SD-VM=0,79 $\pm$ 0,10, C-VM=0,75 $\pm$ 0,11, D-VM=0,38 $\pm$ 0,14,  $p < 0,05$ ).



**Figura 3.4.** Probabilidad de establecimiento de cinco especies de gramíneas perennes (*Bromus pictus*, *Poa ligularis*, *Pappostipa speciosa*, *Pappostipa humilis*, *Pappostipa speciosa* var. *major*) en distintas fases de la sucesión cíclica (suelo desnudo, construcción y degradación). Los valores representan medias  $\pm$  errores estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias usando tests de Tukey post-hoc ( $p < 0,05$ ).

La supervivencia de los juveniles dependió del pastoreo y de la interacción entre la especie de pasto y la especie de arbusto que domina o conforma el parche (Cuadro 3.3, Figura 3.5a,b). El pastoreo aumentó un 34% el porcentaje de supervivencia (Clausura= $0,44 \pm 0,04$  vs Pastoreo= $0,59 \pm 0,04$ ,  $p < 0,01$ ). La supervivencia de *B. pictus*, la especie con rasgos más competitivos y preferida por el ganado, fue 30% menor en los parches bajo la influencia de *S. filaginoides* respecto a *A. prolifera* (AP= $0,65 \pm 0,07$  vs. SF= $0,46 \pm 0,07$ ,  $p < 0,05$ ). Sin embargo, en *P. humilis* (PH) y *P. speciosa* var *major*, la supervivencia aumentó en promedio un 91% en los parches dominados por *S. filaginoides* respecto a *A. prolifera* (AP-PH= $0,16 \pm 0,07$  vs. SF-PH= $0,37 \pm 0,09$ , y AP-VM= $0,25 \pm 0,09$  vs. SF-VM= $0,45 \pm 0,11$ ,  $p < 0,05$ ).



**Figura 3.5.** (a) Probabilidad de supervivencia de cinco especies de gramíneas perennes (*Bromus pictus*, *Poa ligularis*, *Pappostipa speciosa*, *Pappostipa humilis*, *Pappostipa speciosa* var. *major*) en parches dominados por *Azorella prolifera* (AP) y *Senecio filaginoides* (SF). Los valores representan medias  $\pm$  errores estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias usando tests de Tukey post-hoc ( $p < 0,05$ ). (b) Probabilidad de supervivencia de plantas juveniles de las gramíneas perennes en clausura y pastoreo.

### 3.4. DISCUSIÓN

La identidad de las herbáceas fue el principal y único factor que determinó significativamente la magnitud de las tres tasas vitales estudiadas en este experimento, emergencia y establecimiento de plántulas, y supervivencia de juveniles. La emergencia en general no estuvo afectada por el ambiente abiótico y biótico que rodeó a las semillas. En cambio, el establecimiento y la supervivencia dependieron de la especie, pero también fueron afectados por los controles impuestos por los recursos disponibles (control bottom-up) y los herbívoros (control top-down). Tanto el control top-down por pastoreo, como el bottom-up por la sucesión cíclica y la especie de arbusto, tendrían una importancia y jerarquía similar ya que hay interacción entre estos factores en establecimiento y supervivencia. Este resultado agrega un nivel de complejidad a lo encontrado en estudios previos, donde el pastoreo (Flombaum et al., 2017; Tadey, 2020) y la precipitación (Davis et al., 2015; Farías et al., 2021) se distinguían como los controles más importantes de la vegetación en pastizales y arbustales áridos. Analizando las tasas vitales por especie, encontré que las *Pappostipas* (coirones) se comportaron siempre como un grupo

relativamente homogéneo. Esto es esperable, considerando que tienen rasgos similares de tolerancia y evasión a la sequía y al pastoreo (Milchunas et al., 1988). *Bromus pictus* tuvo tasas altas de emergencia y establecimiento, y tasas medias de supervivencia. Por último, *P. ligularis* presentó tasas de emergencia y establecimiento extremadamente bajas, pero las tasas de supervivencia más altas de las cinco especies.

El efecto top-down por pastoreo fue importante para el establecimiento y supervivencia de los pastos. Sin embargo, estos efectos son similares para todas las especies, y no parecen estar relacionados a diferencias en palatabilidad de las herbáceas. Esto podría deberse a que estudié tasas vitales que ocurren durante los primeros estadios de vida de los pastos. Es decir, el consumo es alto para todas las especies por tener tamaños pequeños y poca biomasa muerta, y no hay una selectividad marcada (Hester et al., 1999; Oñatibia y Aguiar, 2019). Por lo tanto, la promoción bajo pastoreo del establecimiento de herbáceas en suelos desnudos podría deberse a una mayor disponibilidad de recursos, que sería el resultado de la liberación de los mismos por disminución de la competencia interespecífica, y también de adición de nutrientes al sistema por deposiciones (Lezama y Paruelo, 2016; Sitters y Olde Venterink, 2021). La ocurrencia de esas deposiciones en la proximidad de *Azorella* y no de *Senecio* podría deberse a una mayor frecuencia de visita debido al consumo preferencial de estructuras reproductivas de *Azorella* durante la estación de crecimiento (Valenta et al., 2020). Por otra parte, el mayor establecimiento de las herbáceas creciendo cerca de *Senecio* bajo pastoreo puede estar relacionado a una mayor disponibilidad de recursos dada por el disturbio, ya que *Senecio* posee una alta concentración de raíces en superficie en solapamiento con las herbáceas, y en clausuras la competencia puede ser más intensa. Si bien mi predicción proponía que el establecimiento de gramíneas sea mayor en *Azorella*, no haber encontrado diferencias entre ambas especies de arbustos puede estar relacionado

a que los arbustos estrés tolerantes pueden ser nodrizas para especies competitivas (Liancourt et al., 2005; Graff y Aguiar, 2017). Por último, la promoción de la supervivencia bajo pastoreo independientemente de la especie de pasto o arbusto no puede ser desentrañada con este experimento, pero podría deberse a una mayor disponibilidad de recursos como ocurre con el establecimiento.

El control bottom-up está determinado por la interacción entre recursos disponibles y su utilización diferencial por las diferentes especies que conforman la red y que se organizan espacialmente en los diferentes parches. Este control bottom-up no determinó la emergencia, pero sí el establecimiento y la supervivencia. La estructura de la comunidad dada por la sucesión cíclica entra en juego sólo para el establecimiento. Esta tasa vital es una fase crítica porque integra la transición de raíces seminales a raíces adventicias que ocurre en el momento en que aumenta el estrés hídrico de la estación estival. La estructura de la vegetación controla la interacción plantas-herbívoros como describimos en el párrafo anterior y mis resultados coinciden con resultados de interacciones entre pastoreo y gradientes de productividad, donde los controles bottom-up y top-down son relevantes (Lezama et al., 2014; Oñatibia et al., 2018). Pero, por otro lado, los resultados indicaron que la estructura de la vegetación controló el establecimiento diferencialmente dependiendo de la especie estudiada. Así, el establecimiento de *P. ligularis* es mayor durante la etapa de degradación del parche que en las etapas de suelo desnudo y construcción lo que permite proponer que es una especie tardía dentro de la sucesión cíclica. Lo opuesto fue observado en *P. speciosa* var. *major* con un establecimiento menor durante la etapa de degradación. Una posible hipótesis es que las especies competidoras (o adquisitivas; Wright et al., 2004) se ven favorecidas por la mayor disponibilidad de recursos, mientras lo opuesto ocurre en las especies estrés-tolerantes (conservativas). Por último, en general las tasas vitales de las herbáceas en

suelos desnudos no fueron diferentes a las de la etapa de construcción (i.e. arbusto presente) como propone mi predicción. Esto podría explicarse ya que, en ciertos momentos del año, las áreas de suelo desnudo tienen mayor disponibilidad de agua debido a una menor competencia por recursos (Cipriotti y Aguiar, 2017).

La especie de arbusto que domina el parche de vegetación modificó la supervivencia, y este efecto dependió de la especie herbácea. *Bromus pictus* la especie más competitiva y palatable, tuvo menor supervivencia en la proximidad a *S. filaginoides*. Por el contrario, *P. humilis* y *P. speciosa* var. *major*, especies estrés tolerantes y menos palatables, tuvieron mayor supervivencia creciendo en un parche dominado por *S. filaginoides*. Al menos para supervivencia estos resultados contrastan con estudios previos, donde la diferenciación de estrategias ecológicas (competitivas o estrés tolerantes) de los pastos y de los arbustos aumentaba la importancia de las interacciones positivas debido a estrés por reguladores (Graff y Aguiar, 2017). Una posible explicación es que en el año de mi estudio la precipitación fue escasa (102 mm, una precipitación similar o menor durante esos meses tiene una probabilidad de ocurrencia de 0,26), aumentando la importancia del estrés por recursos. Lo cual puede cambiar el balance neto de interacciones (Maestre et al., 2005).

### **3.5. CONCLUSIONES**

Encontré que en la estepa patagónica hay interacciones complejas entre los controles bottom-up y top-down sobre las tasas poblacionales de las especies herbáceas. La identidad de las herbáceas determinó todas las tasas vitales, pero moderó las respuestas a los controles exclusivamente en bottom-up, ya que la respuesta al pastoreo como control top-down fue similar para todas las especies, promoviendo establecimiento y supervivencia. Como el experimento fue instalado y seguido durante un año, no pude observar cómo las variaciones interanuales en los recursos podrían determinar las

respuestas observadas (Meserve et al., 2003; Liancourt et al., 2005). Esto abre nuevos interrogantes a futuro sobre cómo la variabilidad en la disponibilidad de recursos puede determinar la jerarquía de los controles bottom-up y top-down sobre las tasas vitales.

Los resultados de este capítulo confirman empíricamente la importancia de la dinámica de parches y del pastoreo como controles de la composición de herbáceas y la estructura de la comunidad. Si bien esto tiene sentido ecológico y se menciona en la mayoría de las discusiones de los trabajos, hasta ahora no había datos concretos de estos mecanismos. Incluso, en ecología de comunidades se ha puesto en duda el papel de las interacciones en el ensamblado de las comunidades (Teoría Neutral de Comunidades, Hubbell, 2001). También los resultados alertan en el sentido que cambios en la composición de especies de una comunidad pueden afectar nuestra capacidad de entender y predecir las respuestas a los controladores del cambio global.

## Capítulo IV

---

### Redes de interacciones entre leñosas y herbáceas

#### 4.1. INTRODUCCIÓN

Al presentar el marco conceptual general de la tesis planteé que mi intención era abandonar la visión usual de interacciones entre leñosas y herbáceas, es decir entre formas de vida, y en cambio trabajar con las especies dominantes individuales. Mis estudios proponían diferenciar las respuestas (tasas vitales) de las especies para poder identificar el papel que juegan en la dinámica estructural y composicional de la comunidad. Asimismo, propuse que para poder inferir el efecto neto de todas las especies era necesario pensar a la comunidad como el resultado de una red de interacciones positivas y negativas. En general, los trabajos y modelos más recientes siguen proponiendo a la competencia entre leñosas y herbáceas como la interacción más importante (Meyer et al., 2009).

A escalas espaciales de extensión media (mosaico) y pequeña (parche de un mosaico) las interacciones bióticas representan un filtro clave en el ensamble de comunidades de plantas y en el mantenimiento del mosaico de vegetación (House, Archer, Breshears, Scholes, Tree, et al., 2003; Ponisio et al., 2019). Estas interacciones pueden ocurrir dentro de un mismo nivel trófico y ser negativas (Silvertown, 2004) o positivas (Bruno et al., 2003; Graff et al., 2007; Graff y Aguiar, 2017), pero también ocurren entre especies de distintos niveles tróficos (i.e. herbivoría, Cipriotti et al. 2019; Eldridge et al. 2018; Oñatibia and Aguiar 2019).

Los análisis de redes de interacciones son una herramienta que permite avanzar en el estudio de las comunidades (Verdú y Valiente-Banuet, 2008; Losapio, de la Cruz, et al., 2018; Saiz et al., 2018). Cuando las redes se construyen a partir de datos de campo

se estructuran a partir de la agregación de interacciones realizadas entre pares de especies (Delmas et al., 2019). En esta tesis, donde estudio experimentalmente la interacción y coexistencia de especies leñosas y herbáceas, estos pares de especies están conformados por una especie de cada forma de vida que interactúan pues crecen muy cerca una de otra. Esta vecindad genera competencia por recursos como agua (Sala et al., 1989; Aguiar et al., 1992) o nutrientes (Yahdjian et al., 2014), pero las interacciones pueden también ser positivas (facilitación). Muchas herbáceas tienen mayores tasas vitales creciendo cerca de especies leñosas que lejos, tanto por mejoramiento de hábitat como por refugio de herbivoría (Aguiar y Sala, 1994; Graff et al., 2007). El resultado final debe ser comprendido como un balance de interacciones positivas y negativas que actúan al mismo tiempo en un ambiente multifactorial, y estos factores pueden ser recursos o reguladores (Graff y Aguiar, 2017).

La mayoría de los trabajos de campo que han abordado el estudio del ensamble y coexistencia a partir de las interacciones en general lo han hecho con modelos experimentales simplificados. Por ejemplo, una simplificación sería excluir la interacción de los herbívoros aunque estos en la realidad actúen intensamente generando muerte de tejidos o individuos (disturbio *sensu* Grime (1977)) o estrés biótico *sensu* Bertness y Callaway (1994). Sabemos que el pastoreo doméstico puede ejercer un rol clave como moderador en las redes de interacción de comunidades vegetales (Smit et al., 2009). Analizando las interacciones entre plantas de especies forrajeras y no forrajeras que conforman la comunidad, en presencia de herbivoría las interacciones positivas por defensas por asociación (efecto refugio) pueden tener un mayor peso que las interacciones negativas por competencia (Callaway et al. 2005; Smit, Den Ouden, y Müller-Schärer 2006). Otra simplificación usual es que las redes suelen diseñarse con plantas en un único estadio de vida cuando las interacciones entre especies pueden cambiar a lo largo de su

ciclo de vida (Losapio, Pugnaire, et al. 2018; Sankaran, Ratnam, y Hanan 2004). Por último, al momento de analizar las interacciones entre especies de una red, muchas veces no se consideran sus estrategias ecológicas que resumen sus efectos y respuestas frente al ambiente biótico y abiótico (*e.g.* especies competidoras vs. stress tolerantes, *sensu* Grime, 1977). Como ha sido demostrado, este aspecto puede ser importante para determinar el balance de interacciones positivas y negativas entre especies (Graff y Aguiar 2017; Maestre et al. 2009).

El objetivo de este estudio fue utilizar la información empírica de mis estudios para construir redes de interacciones entre las especies dominantes de la estepa patagónica. Al incluir a las ovejas como un actor importante en las redes damos cuenta de la larga historia de investigación en ecosistemas áridos en los que se señala su importancia como estructurador de las comunidades. La predicción que puse a prueba es que el pastoreo aumenta la frecuencia e intensidad de interacciones positivas en la red de interacciones debido al efecto refugio.

## **4.2. METODOLOGÍA**

Utilizando los datos de los estudios reportados en el Capítulo 3 construí redes para cinco gramíneas perennes interactuando con dos especies de arbustos. Estas redes incluyen el efecto (intensidad de la interacción positiva o negativa) que tiene la presencia de los arbustos sobre tres tasas vitales importantes para las gramíneas: emergencia y establecimiento de plántulas, y supervivencia de juveniles.

En este análisis utilicé el índice de intensidad de interacción de Armas et al. (2004). Este índice tiene propiedades matemáticas y estadísticas específicas: varía entre -1 y 1, y las magnitudes negativas y positivas son equivalentes. Valores positivos implicaban balance de interacción positivo, es decir que predomina la facilitación. Valores negativos indican que predomina la competencia. Para estimarlo, calculé la

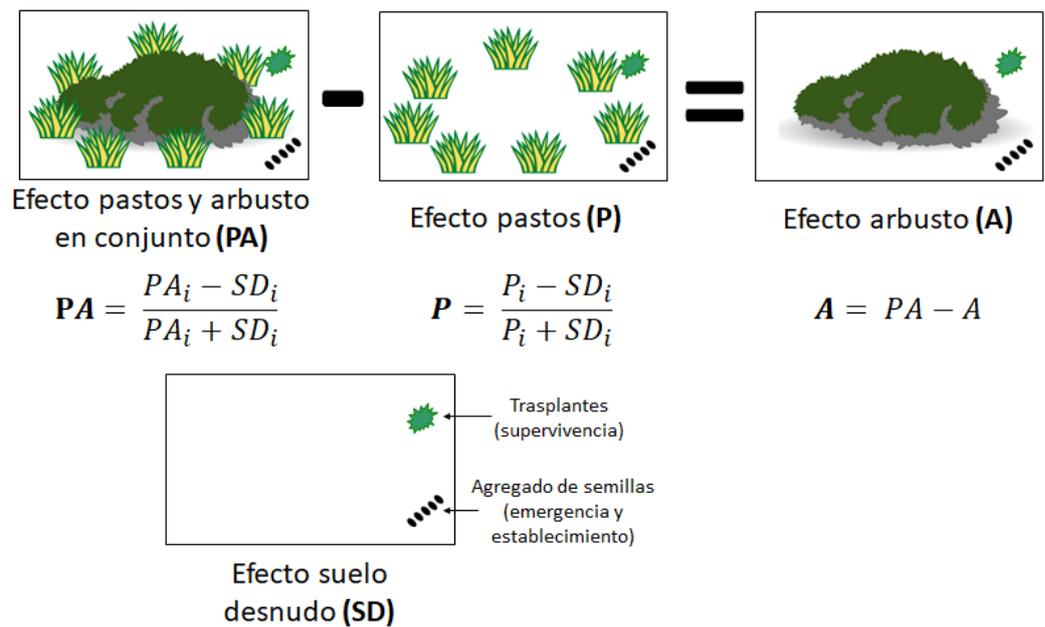
respuesta de cada gramínea creciendo cerca de un arbusto rodeado por un conjunto de pastos formando un anillo (PA) respecto a crecer en el medio de un parche de suelo desnudo (SD) [Figura 4.1, Ec. 4.1, PA: efecto de pastos y arbustos en conjunto sobre tasas vitales (germinación, establecimiento y supervivencia)]. Por otro lado, comparé el desempeño (es decir, las distintas tasas vitales) de especies de gramíneas cerca del anillo de pastos sin el arbusto (P) con el desempeño en suelo desnudo (SD) (Figura 4.1, Ec. 4.2, P, efecto del anillo de los pastos). Finalmente, el efecto de los arbustos respecto a crecer en suelo desnudo sobre las tasas vitales de las gramíneas (Figura 4.1, Ec. 4.3, A) fue estimado como la diferencia entre las ecuaciones (4.1) y (4.2).

$$PA = \frac{PA_i - SD_i}{PA_i + SD_i} \quad (\text{Ec. 4.1});$$

$$P = \frac{P_i - SD_i}{P_i + SD_i} \quad (\text{Ec. 4.2});$$

$$A = PA - P \quad (\text{Ec. 4.3})$$

Estas ecuaciones se estimaron para cada especie herbácea (*Bromus pictus*, *Poa ligularis*, *Pappostipa speciosa*, *Pappostipa speciosa var. major*, y *Pappostipa humilis*). El cálculo fue realizado para tres tasas: la emergencia de plántulas a partir de semillas sembradas, el establecimiento de esas plántulas emergidas, y la supervivencia de juveniles trasplantados.



**Figura 4.1.** Representación esquemática del diseño para estimar el efecto de los arbustos sobre las tasas vitales de herbáceas. Estos efectos fueron estimados para tres tasas vitales (emergencia, establecimiento y supervivencia) de cinco especies de gramíneas (*Bromus pictus*, *Poa ligularis*, *P. speciosa*, *P. speciosa* var. *major*, y *P. humilis*).

Consideré que las interacciones fueron significativas entre pares de especies cuando las medias e intervalos de confianza del índice de interacciones no incluían al 0. Luego realicé un análisis general de cada red de interacciones, y de las diferencias entre ellas. Cada red fue caracterizada por el número de interacciones significativas presentes, por el valor medio de las interacciones, su signo (positivo o negativo), y por su conectancia (número de interacciones presentes / número de interacciones posibles) (Delmas et al., 2019). El número de interacciones posibles no siempre fue de 10 (5 especies de pastos x 2 de arbustos). Esto se debe a que algunas especies herbáceas no sobrevivieron al trasplante en la misma réplica para las fases temporales suelo desnudo (SD), construcción (C) y degradación (D), por lo cual no pude estimar el índice de interacciones para su supervivencia.

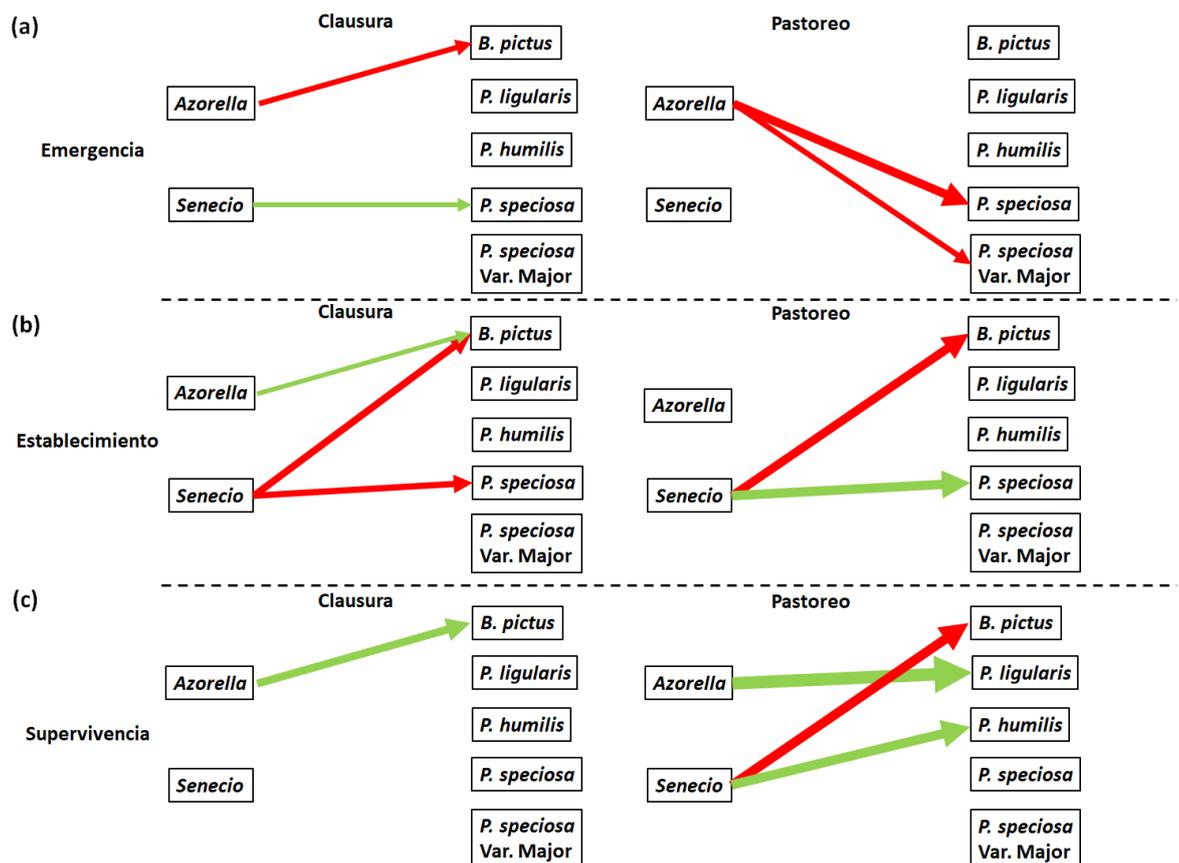
### 4.3. RESULTADOS

En la estepa patagónica estudiada las redes de interacciones entre gramíneas y arbustos que se desarrollan en ausencia prolongada de herbívoros (clausura) o en su presencia (potreros pastoreados) presentan diferencias sustantivas (Figura 4.2, Cuadro 4.1). La emergencia de gramíneas estuvo controlada por redes en las que predominaron interacciones negativas, tanto en clausura como pastoreo (Cuadro 4.1). El pastoreo no cambia drásticamente la conectancia ni la intensidad media de las interacciones durante la emergencia (Cuadro 4.1). En clausura, las interacciones negativas son un 14% más intensas que las positivas entre *A. prolifera* y *B. pictus* ( $-0,14 \pm 0,06$ ), Figura 4.2), y un 8% más intensas las positivas entre *S. filaginoides* y *P. speciosa* ( $0,08 \pm 0,05$ ). En pastoreo, las interacciones significativas sólo incluyen a *A. prolifera* como leñosa, y son negativas con *P. speciosa* (29%,  $-0,29 \pm 0,17$ ) y *P. speciosa var. major* (12%,  $-0,12 \pm 0,08$ ).

El establecimiento de plántulas estuvo controlado por redes en las que la especie de arbusto y la herbivoría son significativos. En clausura predominan las interacciones negativas, pero en presencia de pastoreo predominan las interacciones positivas (Cuadro 4.1). Sin embargo, la conectancia de la red (una medida de la complejidad ecológica) es el doble en clausuras (Cuadro 4.1). En clausuras, cuando *A. prolifera* es el arbusto que organiza la red, el efecto es positivo sobre *B. pictus* (9%,  $0,09 \pm 0,05$ , Figura 4.2). Por el contrario, al analizar el balance de interacciones con *S. filaginoides* las interacciones significativas son más intensas y negativas con *B. pictus* (19%,  $-0,19 \pm 0,13$ ) y con *P. speciosa* (16%,  $-0,16 \pm 0,09$ ). En presencia de pastoreo, el balance de interacciones es un 30% más negativo ( $-0,30 \pm 0,16$ ) entre *S. filaginoides* y *B. pictus* y un 34% positivo entre *S. filaginoides* y *P. speciosa* ( $0,34 \pm 0,20$ ).

La red de interacciones para la supervivencia de trasplantes de plantas juveniles es más compleja que para las otras tasas vitales estudiadas. En general, predominan las

interacciones positivas tanto en clausura como en pastoreo (Cuadro 4.1). Sin embargo, en campos con pastoreo la conectancia de la red de interacciones es mayor, y aumenta la intensidad promedio de las interacciones (Cuadro 4.1). En clausura, la presencia de *A. prolifera* aumenta un 25% ( $0,25\pm0,14$ ) la supervivencia de las plantas juveniles de *B. pictus* (Figura 4.2). Con pastoreo, el efecto de *A. prolifera* en la supervivencia continúa siendo positivo, pero en este caso el efecto significativo es sobre *P. ligularis* (50%,  $0,50\pm0,20$ ). Para *S. filaginoides*, por otro lado, encontramos tanto interacciones positivas con *P. humilis* (33%,  $0,33\pm0,17$ ), como negativas con *B. pictus* (34%,  $-0,34\pm0,10$ ).



**Figura 4.2.** Interacciones entre arbustos (*A. prolifera* y *S. filaginoides*) y pastos (*B. pictus*, *P. ligularis*, *P. humilis*, *P. speciosa* y *P. speciosa* var. *major*) para cada condición de pastoreo (clausura y pastoreo) y etapa del ciclo de vida: (a) emergencia, (b) establecimiento de plántulas y (c) supervivencia de juveniles. El color rojo representa balance competencia-facilitación negativo. Con verde el balance de interacciones es positivo. El ancho de las flechas representa la media. El valor exacto de intensidad se explicita en el texto y en Cuadro 1. Solo se muestran las interacciones para aquellas medias cuyos intervalos de confianza no incluían el 0 (balance neto de interacciones neutro).

	Condición de pastoreo	N° interacciones	Conectancia	Intensidad media de la interacción	Balance neto
<b>Emergencia</b>	Clausura	2	0,20	0,11±0,03	-
	Pastoreo	2	0,20	0,21±0,09	-
<b>Establecimiento</b>	Clausura	3	0,30	0,15±0,03	-
	Pastoreo	2	0,20	0,32±0,02	+
<b>Supervivencia</b>	Clausura	1	0,11	0,25	+
	Pastoreo	3	0,50	0,39±0,06	+

**Cuadro 4.1.** Caracterización de las distintas redes de interacción durante emergencia, establecimiento y supervivencia, en clausuras y bajo pastoreo. Se describe para cada red el n° de interacciones, la conectancia (n° interacciones presentes n° interacciones posibles<sup>-1</sup>), la intensidad de las interacciones (media ± error estándar), y el balance neto de todas las interacciones que puede ser positivo (+) o negativo (-).

#### 4.4. DISCUSIÓN

Para las gramíneas, la vecindad de los arbustos tiene un efecto distinto y dependiente de las especies involucradas, la etapa en el ciclo de vida (semilla, plántula o juvenil) y las condiciones de herbivoría. Estos resultados basados en datos experimentales de campo apoyan la idea de una compleja red de interacciones que había sido propuesta para la estepa basados en simulaciones con el modelo de simulación DINVEG (Cipriotti et al., 2014).

Las respuestas de *B. pictus* y *P. ligularis* en general se diferenciaron de las tres especies de *Pappostipas* incluidas en mis estudios, pero entre ambas especies se encontraron diferencias aun siendo del grupo de las más palatables (Oñatibia, Golluscio, et al., 2020), mayor habilidad competitiva, y mayor tasa de crecimiento relativo (Cuadro 3.1). En tasas vitales más avanzadas en el ciclo de vida tiende a aumentar la intensidad de las interacciones, y la frecuencia de las interacciones positivas. Este resultado coincide con la idea de que a lo largo de la ontogenia de los individuos aumenta la partición de nichos y la ocurrencia de interacciones positivas (Flombaum y Sala 2008).

El pastoreo modifica las redes de interacción aumentando la intensidad de interacción para las tres tasas vitales reforzando la idea de que las interacciones son más fuertes en presencia de estrés biótico (Callaway et al., 2005; Smit et al., 2006; Graff et al., 2007). Pero el pastoreo también cambia el balance de interacciones durante el establecimiento, siendo más frecuentes las interacciones positivas. Este resultado sustenta con datos de campo para diversas especies con distintos rasgos morfológicos y funcionales, el concepto de defensa de herbivoría por asociación (i.e., efecto refugio Graff, Aguiar, and Chaneton 2007). Por lo tanto, la presencia de pastoreo doméstico en la estepa patagónica y su carácter selectivo controlan las tasas vitales de plántulas y juveniles de algunas herbáceas promoviendo la coexistencia de especies, pero también de formas de vida.

#### **4.5. CONCLUSIONES**

La idea de pensar a la estepa co-dominada como el producto de la red de interacciones bióticas que ocurren en presencia de diferentes especies de arbustos es novedosa, ya que la mayoría de los modelos actuales recurren a la competencia entre pastos y especies arbustivas o árboles. Además, permite postular la existencia de mecanismos que sostienen a diferentes especies evitando la dominancia de una única especie de herbácea. De este modo, queda en evidencia el papel controlador de los arbustos sobre la composición de la comunidad. El balance de las interacciones entre pastos y arbustos depende fuertemente del momento del ciclo de vida de las gramíneas, de la presencia de herbivoría, y de la identidad de las especies involucradas, al menos en este conjunto de datos experimentales.

## Capítulo V

---

### **Estructura de vecindarios y pastoreo como determinantes de las tasas vitales de arbustos**

#### **5.1. INTRODUCCIÓN**

A nivel de stand (área de 100-200 m<sup>2</sup> sin diferencias de suelo o clima), las dinámicas poblacionales (aquí definidas como el resultado y balance de establecimiento, crecimiento y mortalidad de las plantas del stand) pueden estar controladas por las estrategias ecológicas de las especies, filtradas por las interacciones inter- e intraespecíficas con plantas y enemigos naturales (Sankaran et al., 2004; Graff y Aguiar, 2017; Cipriotti et al., 2019). La organización del stand (aquí definida como la abundancia relativa de plantas de diferentes tamaños y el arreglo espacial de plantas individuales) podría ser un control de las dinámicas poblacionales, dado que impone a una planta focal efectos directos e indirectos de otras plantas y herbívoros. Este modelo simple ha sido puesto a prueba solo con modelos de simulación o en plantas anuales sin identificar el posible efecto de enemigos naturales (Watkinson y Harper, 1978; Pacala, 1986). Las especies leñosas perennes permanecen poco estudiadas experimentalmente debido a la escasez de estudios lo suficientemente largos como para cubrir contingencias biológicas en escalas temporales ecológicamente significativas. En este capítulo me enfoco en un grupo de tres especies de arbustos dominantes en la estepa mixta con diferentes estrategias ecológicas. De esta manera pretendo capturar gran parte del rango de complejidad ecológica en estepas gramíneo-arbustivas y hacer inferencias robustas de los efectos de los patrones de organización sobre los procesos que la mantienen. Estas relaciones causales entre patrones y procesos son un paradigma de la ecología y sin embargo no han sido suficientemente validadas de forma empírica. Las interacciones planta-animal

agregan una complejidad ecológica significativa cuando se propone comprender y predecir el efecto de la actividad antrópica sobre la relación entre patrones y procesos. Un ejemplo de estas interacciones puede ser el pastoreo doméstico, considerado como ingeniero del ecosistema (Derner et al., 2009)

Los arbustos cumplen un rol clave en las estepas gramíneo-arbustivas pues por su biomasa y arquitectura controlan la dinámica de la comunidad y funcionamiento del ecosistema (Noy-Meir, 1973; Soriano et al., 1994; Aguiar y Sala, 1998, 1999). En su zona de influencia, entre otros efectos, pueden aumentar la disponibilidad de agua por levantamiento hidráulico e infiltración, retener diásporas, acumular nutrientes, y disminuir la demanda atmosférica de agua (Daryanto et al., 2012; Giladi et al., 2013). Sin embargo, los efectos descriptos observados entre distintas formas de vida pueden ser distintos a los que pueden observarse entre especies de una misma forma de vida. Al pertenecer a una misma forma de vida sería esperable un alto solapamiento de nichos ecológicos entre especies, y por lo tanto alta intensidad de competencia inter-específica que afecte sus tasas vitales, generando finalmente auto-raleo. Usualmente, los efectos negativos de la densidad aumentan a medida que las plantas en poblaciones de arbustos crecen, y acumulan porte y biomasa. Debido a ello, propongo que el balance de interacciones positivas y negativas podría retroalimentar cambios en la organización espacial (Wiegand et al., 2005; Cipriotti y Aguiar, 2010; Sea y Hanan, 2012) e interactuar de manera sinérgica con el pastoreo doméstico (Cipriotti et al., 2019).

La herbivoría doméstica (pastoreo y ramoneo) intensifica el régimen de disturbios en ecosistemas áridos, y modifica la estructura y el funcionamiento a diferentes escalas, desde stand hasta una región (Schlesinger et al., 1990; Aguiar et al., 1996; Soliveres y Eldridge, 2014; Oñatibia, et al., 2020). Por ejemplo, el pastoreo y el ramoneo promueven cambios en los patrones de vegetación, que incrementan las áreas de suelo desnudo y la

velocidad del viento en superficie (Schlesinger et al., 1990; Oñatibia et al., 2018; Biancari et al., 2020; Valenta et al., 2020). Además, la herbivoría también puede afectar el balance de interacciones entre especies. En la presencia de herbívoros, las interacciones positivas pueden superar las interacciones negativas debido a defensas por asociación, pero hasta un cierto nivel de presión de pastoreo (Callaway et al., 2005; Smit et al., 2006; Graff et al., 2007). Finalmente, la herbivoría puede afectar directamente las tasas vitales de arbustos como establecimiento, crecimiento y mortalidad (Hunt, 2010; Cipriotti y Aguiar, 2012; Kladivová y Münzbergová, 2016; Cipriotti et al., 2019).

En este capítulo investigo si la organización de las vecindades de los arbustos puede determinar sus tasas vitales. En censos sucesivos de parcelas permanentes (de más de 15 años) estimé las probabilidades de establecimiento y mortalidad de individuos en función de la organización espacial de arbustos a su alrededor. Debido a los tiempos de clausura (>15 años al momento de establecer las parcelas permanentes) y los registros de densidad de ovejas, asumo que tanto la organización como las dinámicas de las tasas vitales se encuentran en estado estacionario respecto a los tratamientos de pastoreo. En este objetivo, las preguntas fueron: **¿Cuán importante es la organización espacial del área de vecindad controlando los procesos de establecimiento, crecimiento y mortalidad? Predicción 6:** La organización espacial del mosaico controla las tasas vitales o demográficas poblacionales de las especies de arbustos dominantes al modificar el balance de competencia/facilitación. Áreas de vecindad amplias con vecinos de bajo porte reducen la competencia por recursos entre los arbustos, respecto a situaciones con áreas de vecindad de menor tamaño con vecinos de mayor porte. **¿Modifica el pastoreo las relaciones entre estructura y tasas vitales? Predicción 7:** El pastoreo regula las relaciones entre estructura y funcionamiento, ya que al disminuir la densidad de arbustos reduce la intensidad de la competencia. Este control es ejercido de manera directa por el

consumo de estructuras reproductivas, y de manera indirecta por el control negativo sobre la biomasa de pastos, que facilita el establecimiento de algunas especies de arbustos como *Azorella prolifera*.

## 5.2. METODOLOGÍA

### 5.2.1. Especies de arbustos

Trabajé con tres especies de arbustos que dominan el Distrito Occidental de la estepa patagónica: *Azorella prolifera* (densidad = 0,19 ind m<sup>-2</sup>), *Senecio filaginoides* (densidad = 0,13 ind m<sup>-2</sup>) y *Adesmia volckmanii* (densidad = 0,11 ind m<sup>-2</sup>), a partir de ahora llamadas *Azorella*, *Senecio*, y *Adesmia* (Golluscio et al., 1982; Oyarzabal et al., 2018). Estas especies difieren en su palatabilidad (*Azorella*>*Adesmia*>*Senecio*) (Cavagnaro et al., 2003; Oñatibia et al., 2018). *Senecio* tiene un sistema radical superficial que se desarrolla principalmente en los primeros 30 cm del suelo (Fernández and Paruelo, 1988). Mientras que *Azorella* y *Adesmia* tienen sistemas radicales más profundos, mayormente localizados entre 30-50 cm, y entre 30-90 cm de profundidad, respectivamente (Fernández and Paruelo, 1988). *Adesmia* es la única especie fijadora de nitrógeno de estas tres especies (Golluscio et al., 2006). La función del follaje es también diferente. *Senecio* tiene hojas perennes, mientras en *Azorella* y *Adesmia* son deciduas (Golluscio et al., 2005; Flombaum y Sala, 2012).

### 5.2.2. Diseño experimental y estimación de tasas vitales

Este estudio se realizó a partir de cinco censos espacialmente explícitos de poblaciones de arbustos en parcelas de 10 x 10 m establecidas en 1997, en las que se relevaron más de 300 individuos en total. Trabajé en 3 parcelas incluidas en áreas sin pastoreo doméstico (clausura) y 3 parcelas en potreros de tamaños usuales en la explotación ganadera con cargas o densidades de ovejas moderadas (0,3 ovejas ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>, pastoreo). En cada parcela, en 1997, se identificaron (marcados con rótulos de aluminio)

y se midieron todos los individuos vivos de *Azorella*, *Adesmia* y *Senecio*. Luego se midieron en 2000, 2003, 2017 y 2020. Cada planta fue identificada con un número, y su ubicación dentro de la parcela registrada en un mapa a partir de coordenadas cartesianas. Además, la información para cada individuo incluía: especie y tamaño (altura y dos diámetros perpendiculares). A partir del censo del 2000 se identificaron las plantas que habían muerto desde 1997, y los nuevos individuos establecidos desde el censo anterior. Un individuo se consideraba establecido cuando su tamaño era >10 cm de altura y tenía al menos una ramificación del tallo principal. Este criterio aseguraba que los individuos hayan sobrevivido al menos un ciclo de crecimiento que incluye una temporada de alto estrés (verano). Transformé la información de establecimientos y muertes en dos variables dicotómicas. En el caso de establecimiento tomaban un valor de 1 aquellos individuos establecidos durante ese período, y de 0 el resto de los individuos vivos. Para la variable mortalidad, tomaban valor de 1 los individuos muertos durante ese período, y 0 el resto de los individuos vivos. El crecimiento fue estimado utilizando la tasa relativa de crecimiento individual para el tamaño ( $\text{cm cm}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ) (Paine et al., 2012). Para cada planta, comparamos su tamaño inicial y final (promedio de diámetro mayor y el de su perpendicular + altura) en un período de tres años, usando la ecuación 5.1:

$$RGR (\text{cm cm}^{-1} \text{ año}^{-1}) = \frac{\ln(\text{Tamaño}_t) - \ln(\text{Tamaño}_{t-1})}{3} \quad (\text{Ec. 5.1})$$

### 5.2.3. Caracterización del stand de arbustos

En cada parcela permanente de 100 m<sup>2</sup> definí el stand de arbustos como la sumatoria de arbustos y sus áreas de vecindades en términos de áreas de Voronoi (siguiendo a Aguilera y Lauenroth, 1993). Comparé los cambios (dinámicas) en el stand durante los períodos 2000-2003 y 2017-2020, y los analicé como réplicas temporales. En el análisis sólo entraron los arbustos que tenían todos sus vecinos dentro de la parcela. Para cada

arbusto, estimé su polígono de Voronoi usando el software QGIS (QGIS Development Team, 2020) para analizar el mapa de la parcela. Consideré como vecinos aquellos arbustos cuyas áreas de Voronoi eran adyacentes al área del arbusto focal (pudiendo ser de la misma o distinta especie que el arbusto focal). En resumen, para cada arbusto dentro de cada parcela estimé: el área del polígono de Voronoi (vecindad o área de vecindad), el número de arbustos vecinos, y la suma de tamaños de esos vecinos. Utilicé estas variables para estudiar si explican el establecimiento, el crecimiento en tamaño, y la mortalidad de las distintas especies de arbustos, en clausura y pastoreo.

#### **5.2.4. Análisis estadístico**

Luego de un análisis preliminar seleccioné dos variables para representar el efecto de la vecindad: el área dentro del polígono de Voronoi alrededor del arbusto focal y la suma de tamaños de sus plantas vecinas. Usando estas dos variables evité la multicolinealidad, ya que la correlación con las otras variables descriptivas del vecindario era mayor a 0,7 (Graham, 2003). Además, estas dos variables representan mejor el efecto ecológico asociado a interacciones planta-planta, y planta-animal.

Ajusté modelos lineales mixtos para el área de Voronoi y la suma de tamaño de vecinos incluyendo dos factores: condición de pastoreo y especie de arbusto. Además, incluí el efecto aleatorio del diseño experimental jerárquico del estudio, anidando los individuos dentro de las parcelas como interceptos aleatorios. También modelé interceptos aleatorios para los períodos de tiempo en que realizamos los censos (2000-2003 y 2017-2020). Para cada modelo con interacciones significativas, realicé tests de Tukey *post-hoc* para detectar diferencias entre tratamientos con el paquete emmeans en R (Lenth, 2020; R Core Team, 2020).

Utilicé modelos lineales generalizados mixtos para estudiar si las variables del vecindario explican las tasas de establecimiento, crecimiento (sólo para plantas vivas en

el periodo considerado) y mortalidad. Los factores fijos incluían: especie de arbusto, condición de pastoreo, suma de tamaños de los vecinos del arbusto focal, tamaño del área de Voronoi del arbusto focal, y las interacciones dobles entre estos cuatro factores. No incluí interacciones triples o cuádruples, para evitar sobreajuste y falta de parsimonia. Además, consideré que la probabilidad de falta de convergencia se incrementa junto a la complejidad del modelo. Para el análisis de las tasas de crecimiento y mortalidad, también incluí el tamaño del arbusto focal en interacción con el área de Voronoi como co-variable. De este modo, consideré en el análisis las relaciones entre el tamaño de los arbustos respecto a su área de vecindad. Pero también la asimetría de tamaños entre la planta focal y sus vecinos, que podría definir el resultado de las interacciones (Thomas y Weiner, 1989; Dieckmann et al., 2000).

Los modelos lineales mixtos y lineales generalizados mixtos fueron ajustados utilizando el paquete lme4 en R (Bates et al., 2015; R Core Team, 2020). Los datos de establecimiento y mortalidad fueron modelados con una distribución binomial con función de enlace logit. Los datos de crecimiento fueron transformados con logaritmo para cumplir el supuesto de normalidad. Los modelos fueron analizados estadísticamente con tests de Wald tipo III con estadístico Chi-cuadrado, utilizando la función Anova del paquete car (Fox y Weisberg, 2019). Realicé análisis de simplificación de modelos hacia atrás (backward stepwise regression analysis) para cada variable respuesta utilizando tests de cocientes de verosimilitud (Zuur et al., 2009). El objetivo fue ajustar los modelos más simples que mejor expliquen las variables respuesta.

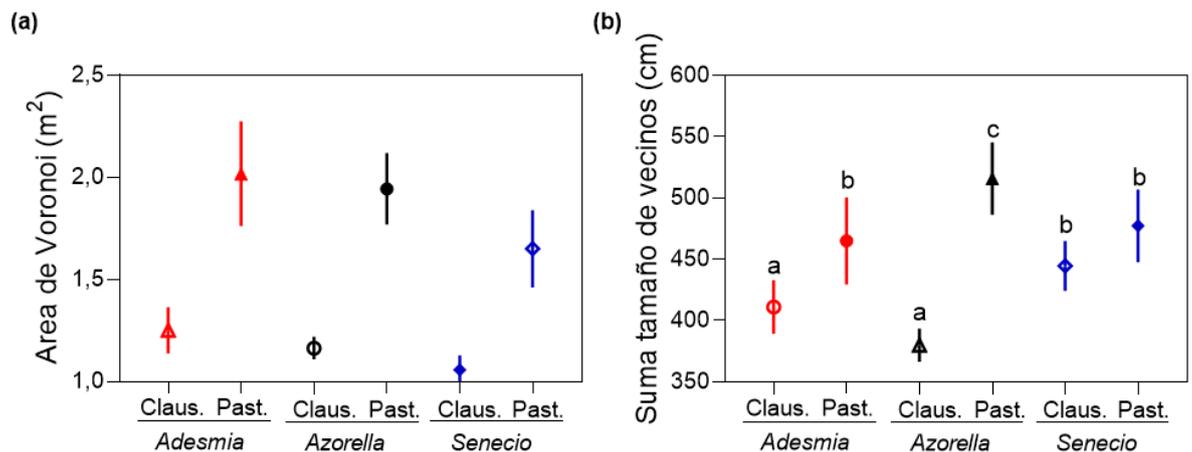
### **5.3. RESULTADOS**

Las tres especies de arbustos tuvieron áreas de Voronoi de tamaños similares. Estas fueron significativamente más grandes en potreros pastoreados que en potreros clausurados ( $p < 0,0001$ , Cuadro 5.1, Figura 5.1a). Las diferencias fueron más grandes en

*Adesmia* (clausura =  $1,25 \pm 0,11 \text{ m}^2$  vs. pastoreo =  $2,02 \pm 0,26 \text{ m}^2$ ,  $p < 0,05$ ), y en *Azorella* (clausura =  $1,16 \pm 0,06 \text{ m}^2$  vs. pastoreo =  $1,94 \pm 0,18 \text{ m}^2$ ,  $p < 0,05$ ) comparadas con *Senecio* (clausura =  $1,06 \pm 0,07 \text{ m}^2$  vs. pastoreo =  $1,65 \pm 0,19 \text{ m}^2$ ,  $p < 0,05$ ). El efecto del pastoreo sobre el tamaño de los vecinos dependió de la especie (interacción especie x pastoreo,  $p = 0,01$ , Cuadro 5.1, Figura 5.1b). Los vecinos de *Adesmia* fueron 13% más grandes en lotes pastoreados (clausura =  $411 \pm 21,8 \text{ cm}$  vs. pastoreo =  $465 \pm 35,5 \text{ cm}$ ,  $p < 0,05$ ) y 36% en *Azorella* (clausura =  $380 \pm 13,6 \text{ cm}$  vs. pastoreo =  $516 \pm 29,5 \text{ cm}$ ,  $p < 0,05$ ), pero no hubo cambios significativos en *Senecio* (clausura =  $445 \pm 20,4 \text{ cm}$  vs. pastoreo =  $477 \pm 29,6 \text{ cm}$ ,  $p > 0,05$ ).

Factor	Variable respuesta					
	Área de Voronoi			Suma tamaños de vecinos		
	$\chi^2$	df	valor p	$\chi^2$	df	valor p
Especies (E)	4,56	2	0,10	<b>9,72</b>	<b>2</b>	<b>0,008</b>
Condición de pastoreo (P)	<b>25,9</b>	<b>1</b>	<b>&lt;0,0001</b>	1,51	1	0,22
E×P				<b>9,24</b>	<b>2</b>	<b>0,01</b>

**Cuadro 5.1.** Efecto de los factores fijos y su interacción en las variables utilizadas para describir la estructura del stand de arbustos (área de Voronoi y suma de tamaños de vecinos) de acuerdo con tests de Wald a partir del estadístico Chi-cuadrado. En negrita se resaltan los efectos significativos ( $p < 0,05$ ).

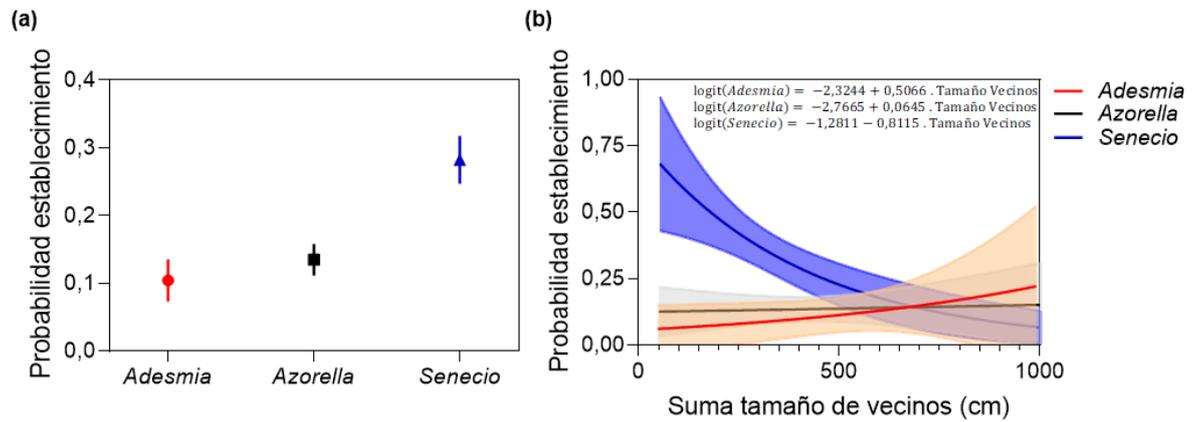


**Figura 5.1.** (a) Área de Voronoi de las especies en distintas condiciones de pastoreo (clausura vs pastoreo), (b) suma de tamaños de vecinos para las especies en distintas condiciones de pastoreo (clausura vs pastoreo). Los valores representan medias  $\pm$  errores estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias usando tests de Tukey post-hoc ( $p < 0,05$ ).

La probabilidad de establecimiento de arbustos fue afectada por la identidad de las especies ( $p < 0,01$ , Cuadro 5.2, Figura 5.2a). *Senecio* ( $0,28 \pm 0,03$ ) tuvo mayor tasa de establecimiento comparada con *Adesmia* ( $0,10 \pm 0,03$ ) y *Azorella* ( $0,13 \pm 0,02$ ) ( $p < 0,05$ ). La probabilidad de establecimiento también dependió de la interacción entre las especies de arbustos y la suma del tamaño de sus vecinos (Figura 5.2b). En *Senecio*, la probabilidad de establecimiento disminuyó a medida que la sumatoria de sus vecinos aumenta. *Adesmia* mostró una relación positiva con una pendiente leve. Pero el establecimiento de *Azorella* no respondió al tamaño de los arbustos vecinos.

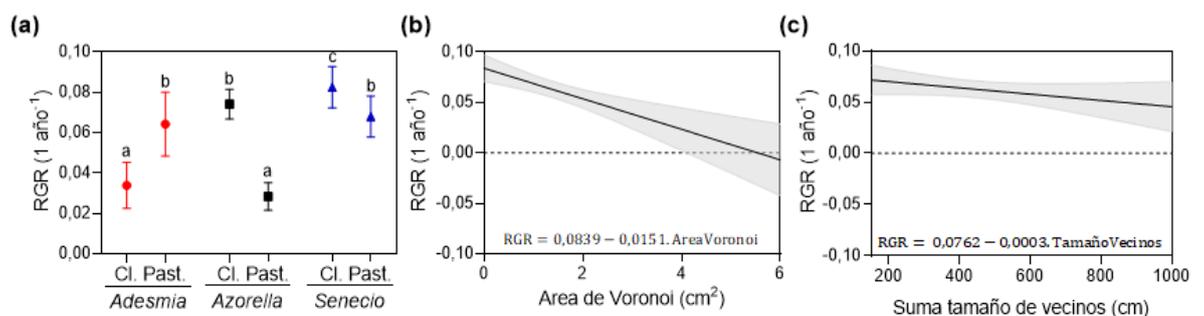
Factor	Variable respuesta								
	Establecimiento			Crecimiento			Mortalidad		
	$\chi^2$	df	valor p	$\chi^2$	df	valor p	$\chi^2$	df	valor p
Especies (E)	11,2	2	<b>0,003</b>	2,64	2	0,27	17,9	2	<b>p&lt;0,001</b>
Condición de pastoreo (G)				2,13	1	0,14	0,0001	1	0,99
Sumatoria tamaño vecinos (STV)	1,96	1	0,16	5,35	1	<b>0,02</b>			
Área Voronoi arbusto focal (AV)				5,37	1	<b>0,02</b>			
E×P				12,8	2	<b>0,001</b>	5,71	2	0,06
E×STV	9,83	2	<b>0,007</b>						
E×AV									
P×STV									
P×AV									
Tamaño arbusto focal (TAF)	-	-	-	59,3	1	<b>p&lt;0,001</b>	14,5	1	<b>p&lt;0,001</b>
AV×TAF	-	-	-						
<b>R<sup>2</sup> modelo final</b>			<b>0,17</b>			<b>0,69</b>			<b>0,85</b>

**Cuadro 5.2.** Tasas vitales de las especies de los arbustos (establecimiento, crecimiento y mortalidad). Efecto de los factores fijos (especie, área de Voronoi, sumatoria de vecinos y pastoreo) y su interacción de acuerdo con tests de Wald a partir del estadístico Chi-cuadrado. En negrita se resaltan los efectos significativos ( $p < 0,05$ ). Los factores e interacciones no significativas se simplificaron del modelo cuando fue posible, empleando selección de modelos con tests de cocientes de verosimilitud.



**Figura 5.2.** (a) Probabilidad de establecimiento de cada especie individual en el período de tres años, y (b) probabilidad de establecimiento de cada especie en función de la suma del tamaño de vecinos en el período de tres años. Los valores en (b) representan valores ajustados  $\pm$  intervalos de confianza para un modelo lineal generalizado mixto con distribución binomial con función de enlace logit.

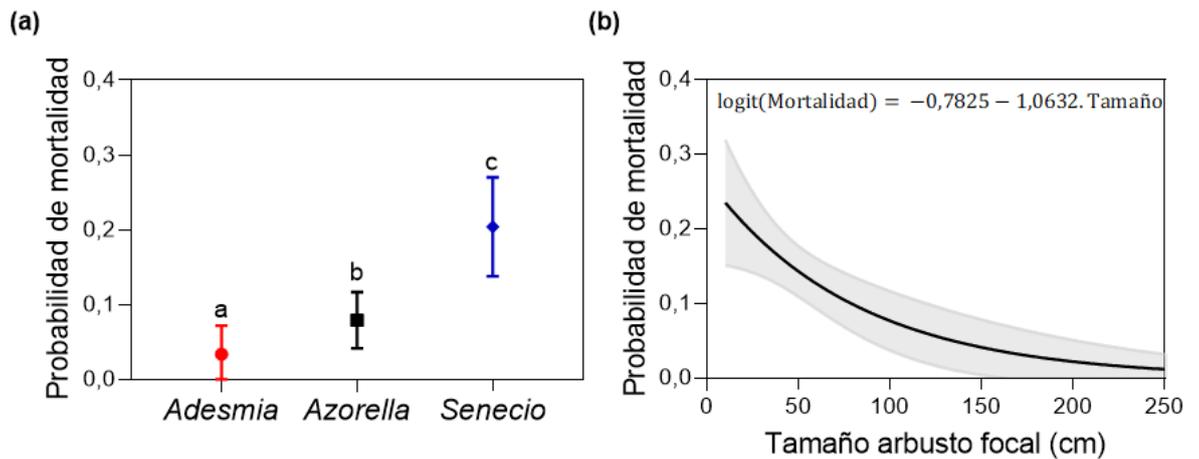
El crecimiento de arbustos también fue diferente para cada especie y condición de pastoreo (interacción especie x pastoreo,  $p < 0,05$ ) (Cuadro 5.2, Figura 5.3a). El pastoreo aumentó 93% el crecimiento de *Adesmia* (clausura =  $0,033 \pm 0,011 \text{ año}^{-1}$  vs pastoreo =  $0,064 \pm 0,016 \text{ año}^{-1}$ ,  $p < 0,05$ ) y redujo 62% el crecimiento de *Azorella* (clausura =  $0,074 \pm 0,007 \text{ año}^{-1}$  vs pastoreo =  $0,028 \pm 0,007 \text{ año}^{-1}$ ,  $p < 0,05$ ) y 17% el crecimiento de *Senecio* (clausura =  $0,082 \pm 0,01 \text{ año}^{-1}$  vs pastoreo =  $0,068 \pm 0,006 \text{ año}^{-1}$ ,  $p < 0,05$ ). A nivel de stand, el crecimiento del pool de las tres especies (es decir tomadas como una forma de vida) estuvo negativamente correlacionado con áreas de vecindad más amplias ( $p < 0,05$ , Figura 5.3b). Finalmente, hubo una relación negativa entre el crecimiento del pool de las tres especies (forma de vida) y el tamaño de los arbustos vecinos ( $p < 0,05$ , Figura 5.3c).



**Figura 5.3.** (a) Tasa relativa de crecimiento individual para cada especie bajo diferentes condiciones de pastoreo (clausura vs pastoreo), (b) tasa relativa de crecimiento (para las tres especies juntas) en función del área de Voronoi del arbusto focal, y (c) tasa relativa de crecimiento (para las tres especies juntas) en función de la suma de tamaños de

vecinos. Los valores en (b) y (c) representan valores ajustados  $\pm$  intervalos de confianza para un modelo lineal generalizado mixto. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias usando test post-hoc de Tukey ( $p < 0,05$ ).

Los factores que utilicé para describir las áreas de vecindad no explicaron de manera significativa la mortalidad (Cuadro 5.2). La mortalidad dependió de la especie independientemente de la condición de pastoreo (Figura 5.4a). *Senecio* tuvo la mayor probabilidad de mortalidad ( $Senecio = 0,204 \pm 0,033 > Adesmia = 0,034 \pm 0,019$  y  $Azorella = 0,079 \pm 0,019$ , Figura 5.4a). A su vez, la mortalidad disminuyó con el tamaño del arbusto focal, independientemente de la especie o el pastoreo (Figura 5.4b).



**Figura 5.4.** (a) Probabilidad de mortalidad en el período de tres años para cada especie, (b) Probabilidad de mortalidad en el período de tres años (para las tres especies juntas) en función del tamaño del arbusto focal. En (b), los valores representan valores ajustados  $\pm$  intervalos de confianza para un modelo lineal generalizado mixto con distribución binomial con función de enlace logit. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias usando test post-hoc de Tukey ( $p < 0,05$ ).

## 5.4. DISCUSIÓN

La organización del mosaico de vegetación es un aspecto central para el funcionamiento de ecosistemas áridos pues controla tanto la red de interacciones entre especies como los procesos del ecosistema (Noy-Meir, 1973; Schlesinger et al., 1990; Aguiar y Sala, 1999). Las dinámicas poblacionales de las especies de arbustos censadas indican que la estructura de los vecindarios no está relacionada de la misma forma con

todas las tasas vitales de las especies que dominan el mosaico de vegetación. El efecto del tamaño de los vecinos sobre el establecimiento dependió de la especie de arbusto focal, siendo negativa para *Senecio*, positiva para *Adesmia* y neutral para *Azorella*. El crecimiento fue menor en arbustos con áreas de vecindad grandes y con vecinos de mayor tamaño. A diferencia de lo esperado, la mortalidad no estuvo significativamente relacionada con las variables del vecindario estudiadas, ni cambió con el pastoreo. El pastoreo cambió la organización espacial de los vecindarios y algunas tasas vitales de las especies. Sin embargo, el pastoreo en el rango de intensidad moderada estudiado no cambió las relaciones entre patrones (variables de vecindario) y procesos (tasas vitales).

El tamaño de los vecinos como variable de estructura del stand sería un indicador de cambios generados por el pastoreo en la red de interacciones. En potreros clausurados al pastoreo, los arbustos de *Senecio* (sistema radical superficial) pueden tener vecinos de mayor tamaño que *Adesmia* y *Azorella*, probablemente debido a una menor competencia inter-específica por menor solapamiento de nichos con otros arbustos. Además, los efectos positivos del pastoreo en los vecinos de *Azorella*, podrían ser resultado de competencia aparente debido al consumo preferencial de flores y tallos de *Azorella* durante la temporada de crecimiento (Valenta et al., 2020). La organización espacial del vecindario es similar para los individuos de las tres especies, pero las áreas de Voronoi son significativamente más amplias bajo pastoreo. Los cambios medidos en campos pastoreados pueden ser explicados por impactos directos en las tasas vitales como ha sido descrito en otros estudios (Hunt, 2010; Cipriotti et al., 2012; Kladviová y Münzbergová, 2016; Løkken et al., 2019). A su vez, los cambios observados en la organización espacial del stand permiten explicar las grandes diferencias en la velocidad del viento en superficie entre clausura y pastoreo observadas en el Capítulo 2. Las grandes diferencias en la velocidad del viento no solo tendrían que ver con áreas más grandes de suelo desnudo,

sino también con arbustos más separados reduciendo la rugosidad del sistema y la capa límite. Estos cambios podrían tener consecuencias funcionales ya que al aumentar la ventilación del sistema cambia la distribución espacial de nutrientes y materiales generando áreas de deflación y de acumulación (Aguiar y Sala, 1997; Li et al., 2009; Bochet, 2015; Biancari et al., 2020).

La menor probabilidad de establecimiento de *Senecio* al aumentar el tamaño de sus vecinos podría ser el resultado de efectos indirectos mediados por una mayor densidad de pastos en la vecindad de arbustos (Soriano et al., 1994; Cipriotti et al., 2014). Considerando que *Senecio* tiene una mayor densidad de raíces en superficie, el establecimiento puede ser menor si predominan interacciones negativas inter-forma de vida (Cipriotti y Aguiar, 2010). Lo opuesto ocurrió con *Adesmia* y *Azorella*, que tienen crecimiento de raíces en profundidad durante la primera estación de crecimiento (Sala et al., 1989). Por lo tanto, al menos para establecimiento, el balance de interacciones positivas y negativas entre arbustos dependería de la identidad de las especies y sus rasgos funcionales.

El pastoreo redujo las tasas de crecimiento de *Azorella* y *Senecio*, lo cual era esperable ya que las ovejas consumen tallos durante la floración pudiendo generar mayores costos metabólicos (Valenta et al., 2020). Además, las áreas de Voronoi más amplias en condiciones de pastoreo pueden intensificar el estrés de reguladores por viento, reduciendo el agua disponible en la superficie y las tasas de crecimiento de *Senecio* (raíces superficiales). El aumento del crecimiento de *Adesmia* en condiciones de pastoreo podría ser un efecto indirecto debido a un menor crecimiento de las otras especies de arbustos dominantes. La disminución en las tasas de crecimiento cuando las áreas de vecindad son más grandes contrastan con mis predicciones, y sustentan la idea de que las interacciones positivas en esta estepa son también importantes entre las

especies de arbusto. Esto podría ser explicado por una mayor demanda atmosférica en mosaicos más abiertos debido a una mayor distancia entre las plantas que controlan la altura de la capa límite y/o por la pérdida de materiales por erosión eólica de materia orgánica particulada (Puigdefábregas et al., 1999; Li et al., 2009; Dupont et al., 2014; Mayaud y Webb, 2017). Sin embargo, el menor crecimiento de arbustos focales cuando el tamaño de los vecinos es mayor permite inferir interacciones negativas entre vecinos y el arbusto focal. Por lo tanto, el crecimiento individual podría estar controlado de manera opuesta por los dos descriptores del vecindario estudiados ya que el tamaño del área de Voronoi y el tamaño de los vecinos controlan la importancia de la facilitación y la competencia, respectivamente. Esto podría depender de si el estrés es por reguladores (mayor evaporación en vecindades abiertas debido a mayor velocidad de viento en superficie) o recursos (mayor intensidad de competencia cuando los vecinos tienen mayor tamaño).

La mortalidad de los arbustos fue diferente entre las distintas especies (*Senecio*>*Azorella*>*Adesmia*) siguiendo la expectativa de vida de cada especie (Cipriotti et al., 2014). Las variables estudiadas del vecindario no condicionan la mortalidad de arbustos, lo cual abre interrogantes sobre cuáles son los procesos que afectan la mortalidad ya que aparentemente no es explicada por interacciones intra-forma de vida. La respuesta puede estar en las interacciones inter-forma de vida con los pastos, que el modelo conceptual de este capítulo considera constantes. Esto concuerda con la importancia del rol de los pastos en el modelo de sucesión cíclica descrito para este sitio de estudio (Soriano et al., 1994), donde anillos de pastos se forman alrededor de los arbustos, hasta que eventualmente el arbusto muere por falta de recursos. Otra explicación alternativa podría ser la importancia de la competencia intra-específica, ya que en este

capítulo no consideramos la identidad de especies de los vecinos (Kambatuku et al., 2011).

Mis resultados contribuyen a la discusión de las interacciones entre vecinos, y a las relaciones denso-dependientes en zonas áridas. La teoría tradicional de interacciones entre leñosas propone procesos de auto-raleo y relaciones negativas entre densidad y peso, rendimiento o tamaño (Silvertown y Charlesworth, 2009; Vandermeer y Goldberg, 2013). Estas hipótesis han sido principalmente estudiadas en cultivos y sistemas forestales, con individuos monoespecíficos, coetáneos, y con amplia disponibilidad de recursos. Sin embargo, en estepas áridas en donde la dinámica de la composición estaría controlada por la red de interacciones, según lo que propone mi hipótesis general, las conclusiones pueden ser diferentes. En el caso del componente arbustivo de esta comunidad esta red compleja incluye tres especies dominantes con distintos rasgos funcionales, individuos de distintas edades y estructuras de tamaño, en un contexto de escasos recursos en el suelo. Como indiqué previamente, en nuestro sistema de estudio las respuestas de las vecindades y la densidad no parecen estar relacionadas a la mortalidad (que solo responde a la longevidad esperada para cada especie), pero sí al establecimiento y crecimiento de individuos. Las relaciones que encontré entre estas tasas y los vecindarios permiten inferir relaciones positivas entre individuos, y no siempre competencia por recursos. Por último, es importante considerar al pastoreo doméstico (disturbio) dentro de los mecanismos que impiden o promueven la denso-dependencia, ya que, a diferencia de cultivos o bosques, el disturbio por pastoreo promueve mayor disponibilidad de recursos, y también interacciones indirectas entre leñosas. Por lo tanto, puede afectar la red de interacciones y las conclusiones sobre el auto-raleo.

## 5.5. Conclusiones

Los resultados de este capítulo describen la organización espacial del stand de arbustos en la estepa patagónica, y permiten entender cómo la estructura de la vegetación ya establecida puede condicionar el establecimiento y crecimiento de tres especies de arbustos dominantes. En general, los resultados apoyan las predicciones propuestas inicialmente. Las relaciones entre crecimiento y las variables de vecindario respaldan la importancia tanto de la facilitación como de la competencia en el balance de interacciones, que es dependiente de las especies y del vecindario. De acuerdo con estos resultados, cambios en la organización espacial parecen estar relacionados con el establecimiento y el crecimiento, pero no con la mortalidad. Aún quedan preguntas por responder sobre cuáles son los procesos que controlan la mortalidad, ya que las variables de estructura de la vegetación que incluí en este estudio no han sido capaces de explicarla.

En este capítulo estudié cómo la organización podría estar controlando el funcionamiento en un sistema que funciona bajo dinámica de parches. Bajo el supuesto de que las leñosas dominan la formación y dinámica de parches, se puede concluir que la organización de los parches controlaría la formación y crecimiento de nuevos parches en el mosaico, pero no el momento en que comienza la fase de degradación pues la mortalidad no estuvo asociada con la organización del vecindario.

## Capítulo VI

---

### Discusión general

En este último capítulo relaciono los resultados de mi tesis con los marcos conceptuales de la ecología de zonas áridas y sistemas mixtos. A su vez, también busco generar una síntesis que avance de manera robusta en nuevas explicaciones para entender el fenómeno de la co-dominancia de leñosas y herbáceas en estepas templadas. En primer lugar, presento una síntesis de los principales resultados en relación al objetivo general de estudiar las relaciones entre estructura y procesos en la organización de un mosaico de parches que es dinámico en tiempo y espacio. En segundo lugar, discuto los efectos del pastoreo doméstico sobre estas relaciones entre organización y funcionamiento. Luego abordo la importancia de considerar a las especies individuales más que a las formas de vida para entender la dinámica de parches. Por último, cierro el capítulo enumerando algunas de las perspectivas que abre mi tesis para ser estudiadas a futuro.

#### 6.1. Relaciones entre estructura y procesos en la dinámica de parches

El modelo jerárquico de dinámica de parches ha sido propuesto para explicar el mantenimiento del mosaico de vegetación, y la coexistencia entre formas de vida en comunidades áridas y semiáridas (Gillson, 2004; Wiegand et al., 2006; Meyer et al., 2009). En mi tesis estudié un aspecto particular e importante de este modelo conceptual: la estructura de la vegetación como reguladora de los procesos que determinan la dinámica de parches y la composición de la comunidad. El modelo de Sankaran et al. (2004) propone que la dinámica de la composición (proporción de pastos y arbustos) está determinada por las interacciones y sus efectos sobre la tasas vitales. Mi tesis avanza en una dirección poco explorada proponiendo que un aspecto clave de estas comunidades

mixtas, su estructura espacial, condiciona esas interacciones. A partir de preguntas a distintos niveles jerárquicos, he demostrado cómo la estructura puede estar condicionando a los procesos. Reducir el número de especies de la comunidad al grupo de especies de pastos y arbustos dominantes facilitó el trabajo experimental sin debilitar la robustez de las inferencias (Grime, 1998). En el Capítulo 2, indico que la dinámica de colonización de las áreas de suelo desnudo por plantas de gramíneas perennes puede ser ralentizada por el pastoreo. Sin embargo, el efecto de las ovejas sobre la colonización de plantas de arbustos es menos evidente. Si el supuesto de que la dinámica sucesional cíclica de parches está controlada por la dinámica de los arbustos es válido, se puede inferir que el pastoreo no tiene un efecto marcado sobre la sucesión por medio de este mecanismo. Muchos estudios describen que el pastoreo aumenta la proporción de suelo desnudo de los pastizales. Mi relevamiento fotográfico de áreas individuales de suelo sin cobertura vegetal indica que el pastoreo promovió cambios en la organización (mayor tamaño y apertura del perímetro) del área de suelo desnudo (ASD). También constaté que en estepas pastoreadas la velocidad del viento en superficie es más alta. Sin embargo, los cambios en la velocidad del viento, es decir de la vectorialidad del mosaico (dirección y movimiento de materiales transportados), son más que proporcionales a los cambios en la estructura de las ASD. Con base en estos resultados, propongo dos nuevas hipótesis complementarias. Por un lado, que el pastoreo condiciona la estructura del mosaico (nivel jerárquico superior). Por el otro, propongo que pequeños cambios en las variables de estructura (tamaño, apertura y forma de las ASD) pueden generar grandes cambios en un forzante importante del funcionamiento del ecosistema.

En relación con las interacciones inter-específicas que ocurren en el mosaico de vegetación, mi experimento comprobó que la organización o estructura del parche de vegetación -la especie de arbusto y su estado ontogénico- puede modificar las tasas vitales

de los pastos dependiendo de la presencia de pastoreo (Capítulo 3 y 4). Los resultados de las interacciones dependen fuertemente de la identidad de la especie de gramínea, y solo las tres especies de *Pappostipa* se comportan como un grupo de respuesta relativamente homogéneo. A partir de estos resultados propongo que, en la jerarquía de parche, la organización espacial de cada etapa en la sucesión puede regular procesos que eventualmente determinan la duración de esa etapa y fase. A su vez, la estructura de las distintas fases en que se organiza el mosaico también puede condicionar las probabilidades de colonización de especies con distintos rasgos a lo largo de esa sucesión, determinando en el tiempo la composición de la comunidad de herbáceas dentro de cada parche. También es importante señalar que las interacciones entre especies permiten una comprensión más ajustada de las interacciones entre las plantas respecto a modelos basados en formas de vida, ya que cada especie cumple un rol diferente. Por lo cual, un modelo conceptual basado en redes de interacciones entre múltiples especies puede brindar más detalles sobre los mecanismos que explican la coexistencia si se lo compara con modelos basados en interacciones entre dos grupos funcionales o formas de vida (herbáceas y leñosas) como suele ser usual al abordar el estudio de sabanas y estepas (Sankaran et al., 2004).

Por último, la dinámica poblacional de las especies arbustivas (el componente leñoso de esta comunidad) responde a la organización espacial. Mi estudio de mediano a largo plazo de las poblaciones de arbustos indicó que el establecimiento y el crecimiento fueron las tasas vitales más afectadas por la vecindad (área y tamaños de vecinos) y el pastoreo. En cambio, la mortalidad sólo fue controlada por la historia de vida de cada especie, es decir sus expectativas de vida. Sobre este aspecto, este sistema patagónico en donde el mosaico se organiza con manchas de vegetación (“patrones leopardo”) se comporta diferente que los sistemas con mosaico organizado con bandas de vegetación

(“patrones tigre” descritos en México, Australia y África) (Aguiar y Sala, 1999). En estos últimos, la densidad alta de plantas promueve menor crecimiento, pero también mayor mortalidad (Mauchamp et al., 1993).

La formación y mantenimiento de los parches podría estar condicionada por la ubicación de otros arbustos, lo que es importante ya que las leñosas son la forma de vida que controlaría el proceso de sucesión cíclica con su ciclo de vida (Soriano et al., 1994). Mi tesis demuestra que la estructura de los vecindarios puede regular la formación de nuevos parches pues controla el establecimiento de los arbustos, pero también el mantenimiento y la duración de cada fase al controlar el crecimiento de los arbustos (transiciones de arbustos pequeños, a medianos, a grandes). En sabanas y bosques, estos mecanismos de interacciones intra-forma de vida en el mosaico suelen estar agrupados bajo las hipótesis basadas en competencia entre especies leñosas (Sankaran et al., 2004; Kambatuku et al., 2011; Sea y Hanan, 2012). Sin embargo, las interacciones que observé en la estepa no siempre son de competencia, sino que también pueden ser positivas (facilitación). Muchos estudios han corroborado la hipótesis del gradiente de estrés (Bertness y Callaway, 1994; Maestre, Callaway, et al., 2009). Esta hipótesis establece que las interacciones positivas son más frecuentes en ambientes con más estrés físico (abiótico) o con mayor presión de consumo (biótico), pero bajo el supuesto que ambos tipos de estrés se maximizan en sentidos opuestos. Sin embargo, los resultados de mi tesis aportan información en contextos con alto estrés abiótico, pero también con alta presión de pastoreo selectivo, y evidencian co-ocurrencia de facilitación y competencia en estas comunidades áridas y semiáridas mixtas. Esta co-ocurrencia sucede especialmente cuando se consideran todos los estadios ontogénicos (y por lo tanto ecológicos) por los que pasan las plantas de distintas especies.

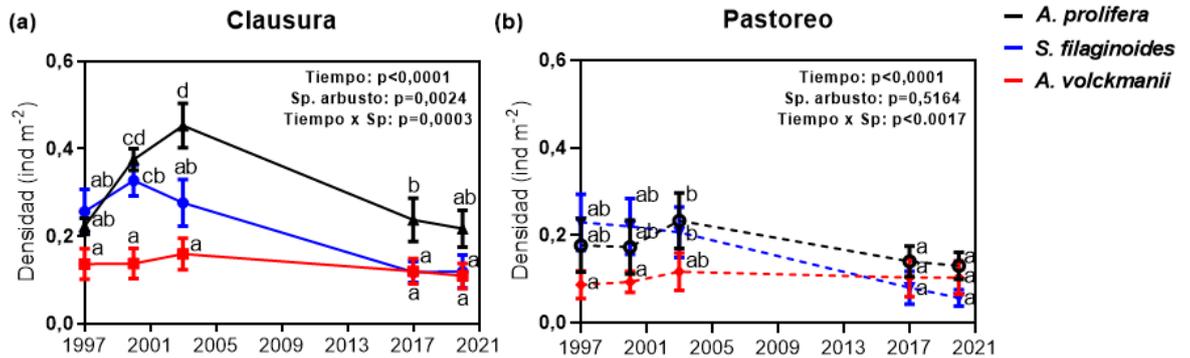
Como mencioné en el capítulo introductorio, el objetivo general de mi tesis es estudiar cómo la estructura del mosaico de parches de vegetación que tiene la estepa patagónica regula procesos demográficos de las especies dominantes de pastos y arbustos, y en qué medida el pastoreo doméstico puede influir sobre estas relaciones entre patrones y procesos. Los resultados de los capítulos previos aportan evidencias robustas en este sentido. Encontré que las tasas de los procesos poblacionales de las diferentes especies se conjugan con la organización de la vegetación ya establecida y regulan no sólo la composición de la comunidad (coexistencia de especies arbustivas y de especies de gramíneas) si no también la dinámica de parches (la formación de nuevos parches y sus cambios en el tiempo), y su persistencia aún en casos de intensificación de uso ganadero. En ecología es común encontrarse con procesos para los que hay desarrollo conceptual o teórico, y sin embargo los datos empíricos que las sustentan son relativamente escasos. La idea o hipótesis sobre dinámica de parches como mecanismo que mantiene la composición mixta es novedosa y el apoyo empírico de mis estudios aporta robustez, realismo y generalidad. Es decir, creo que puede ser generalizable para otros ecosistemas mixtos templados y áridos dominados por arbustos.

## **6.2. Cambios generados por el pastoreo en estructura y procesos**

Los efectos del pastoreo sobre las tasas vitales de pastos dependen de las especies y del estadio de vida. El estudio de trasplantes de semillas y de juveniles de herbáceas muestra que los efectos del pastoreo son positivos, promoviendo el establecimiento y supervivencia de todas las especies de gramíneas por igual. Sin embargo, este efecto no se sostendría en el tiempo. Las simulaciones en DINVEG del Capítulo 2 muestran que, bajo pastoreo, a largo plazo, y descontando las oscilaciones temporales debido a la variación climática, el sistema tiende a perder pastos. Por lo tanto, el pastoreo podría tener un efecto positivo durante los primeros estadios de vida de los pastos, pero negativo

posteriormente afectando su densidad. A su vez, las diferencias de palatabilidad y de estrategias de vida entre especies se expresarían en tasas vitales no registradas en este estudio. Por ejemplo, el pastoreo podría reducir la producción de flores y por lo tanto la densidad de semillas de gramíneas forrajeras en relación a las no forrajeras. En el arbusto *Azorella prolifera* se ha propuesto este mismo mecanismo (Cipriotti y Aguiar, 2012; Valenta et al., 2020).

En general, mis datos muestran que además de cambios en las tasas vitales de herbáceas y leñosas perennes, el pastoreo también cambia la distribución de estas plantas en el espacio a la escala de décadas. Las parcelas permanentes muestran que el pastoreo moderado modifica la estructura del stand de arbustos disminuyendo sus densidades (Figura 6.1). Estos resultados no mostrados en el Capítulo 5 (pero que se utilizaron para calcular las tasas mostradas en el capítulo) coinciden con las simulaciones a escala temporal de siglo del programa DINVEG, sobre una menor ocupación de suelo desnudo por arbustos en pastoreo a lo largo del tiempo. Estas disminuciones son importantes para *Azorella prolifera* y *Senecio filaginoides*, pero no para *Adesmia volckmanii*. Sin embargo, durante los períodos estudiados en el Capítulo 5 no encontré un efecto claro del pastoreo sobre el establecimiento ni la mortalidad de arbustos. Una posible explicación es que el establecimiento y/o la mortalidad de arbustos sean controlados por el pastoreo en interacción con la disponibilidad de recursos, y no lo haya capturado en los dos trienios que analicé.



**Figura 6.1.** Densidad promedio de arbustos de *A. prolifera* (negro), *S. filaginoides* (azul) y *A. volckmanii* (rojo) en (a) clausura, y (b) y pastoreo. Los valores representan medias observadas  $\pm$  errores estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias usando test post-hoc de Tukey ( $p < 0,05$ ). Se indican los valores p de cada factor en un ANDEVA de medidas repetidas en el tiempo. Cada análisis se realizó para clausura y pastoreo por separado.

Comparando con lo que se sabe de otros sistemas mixtos del mundo, los cambios observados en la estructura del mosaico de parches de vegetación son novedosos. En general, las especies leñosas de sabanas son afectadas por el pastoreo sólo durante los primeros estadios de vida (Sankaran et al., 2004). Sin embargo, en estepas áridas, los efectos indirectos del pastoreo por competencia aparente, y directos por consumo de estructuras reproductivas, podrían actuar favoreciendo la coexistencia de gramíneas y arbustivas en el mosaico de vegetación. A su vez, algunas especies como *S. filaginoides* tienen mayor concentración de raíces en superficie, por lo que cambios en la estructura a la jerarquía de mosaico generadas por pastoreo, y una mayor velocidad de viento, pueden afectar su crecimiento al aumentar la evaporación del agua en las capas superficiales.

Por último, si bien históricamente la estepa evolucionó con herbivoría, el abandono de la actividad ovina en algunos campos de la región abre interrogantes sobre la estructura y dinámica de la vegetación en situaciones de abandono de tierras (Lauenroth, 1998; Texeira y Paruelo, 2006). Los resultados de mis estudios en clausuras al pastoreo ovino de largo plazo (entre 67 y 27 años) aportan información nueva. Las tasas de establecimiento y supervivencia de pastos son menores en ausencia de ovejas, posiblemente por una mayor competencia por los recursos en ausencia de disturbios. A

su vez, para las mismas clausuras se ha registrado menor producción de biomasa y mayor porcentaje de biomasa muerta en clausuras respecto a potreros con pastoreo moderado (Oñatibia y Aguiar, 2016). Por lo tanto, en situaciones de abandono de tierra, podrían ocurrir cambios en las densidades poblacionales de las especies herbáceas, y una menor capacidad de provisión de servicios ecosistémicos (Oñatibia et al., 2015).

### **6.3. La importancia de considerar las especies: conclusiones para la conservación de la biodiversidad**

Una de las conclusiones de mis estudios manipulativos y descriptivos es que la mayoría de las respuestas son especie-específicas. Las especies tienen respuestas idiosincráticas, y no siempre encontré patrones de respuesta de acuerdo con su forma de vida. Las especies estudiadas de pastos y arbustos tienen rasgos y estrategias de vida distintas, que se traducen en diversos grupos funcionales de efecto y respuesta (Díaz y Cabido 2001). Es decir, la composición de especies cumple un rol importante en la moderación de las relaciones entre organización y procesos. Estas conclusiones contradicen uno de los supuestos propuestos por Soriano et al. (1994) sobre la sucesión cíclica [y más recientemente por Meyer et al., (2009)], dado que una de las hipótesis era que las formas de vida son más importantes para el proceso de sucesión que las especies. Sin embargo, en la red de interacciones la presencia de arbustos no se relaciona de manera similar con todas las especies de pastos. En el estudio manipulativo del Capítulo 3 encontramos que la etapa de mayor establecimiento dentro de la sucesión cíclica es distinta para cada especie.

Las especies de arbustos presentaron diferencias en sus efectos y en sus respuestas. Estas diferencias estarían explicadas por sus rasgos funcionales, y pueden determinar diferencias en la red de interacciones con pastos. Las disminuciones en las densidades de *A. prolifera* y *S. filaginoides* en los últimos años representan una señal de

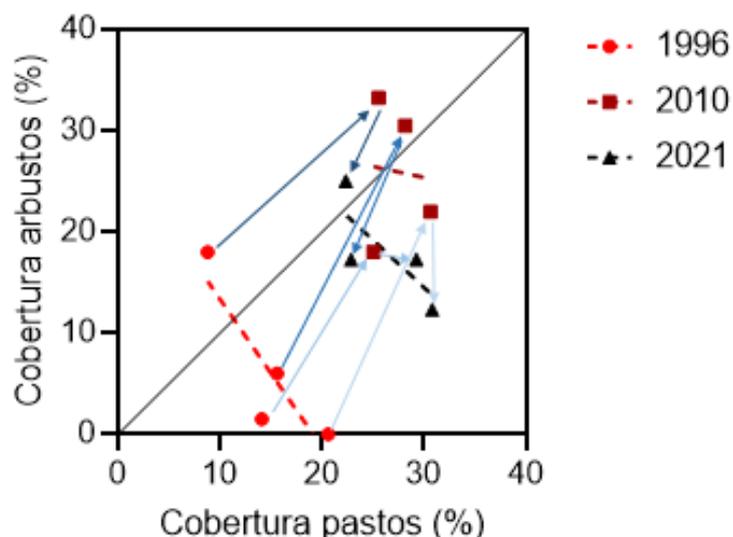
alarma (Figura 6.1). Disminuciones en la densidad de arbustos puede tener implicancias en el funcionamiento por cambios en la estructura del mosaico de vegetación. Como mencioné, los arbustos cumplen un rol clave originando y manteniendo islas de fertilidad en la estepa, y también regulando el proceso de erosión controlando la velocidad del viento en superficie (Schlesinger et al., 1990; Ludwig y Tongway, 1995; Daryanto et al., 2012; Giladi et al., 2013). De todos modos, por tratarse de una comunidad mixta es necesario considerar cuál ha sido la tendencia de los pastos para los que no tenemos parcelas permanentes que sigan su densidad. En este sentido, es importante continuar con los estudios de largo plazo, siguiendo a las poblaciones de las especies dominantes para entender si estos cambios en la densidad son temporales y oscilatorios, o si es una tendencia marcada.

Estas conclusiones sobre la composición de la comunidad son importantes para la conservación, ya que no parece haber redundancia funcional entre las especies. El recambio de especies podría dar estabilidad en ciertos atributos como cobertura. Sin embargo, analizando otros procesos a escala de comunidad como las interacciones, la pérdida o recambio de especies podría tener consecuencias sobre el funcionamiento.

#### **6.4. Comentarios finales y perspectivas**

En esta tesis, estudié y discutí relaciones entre patrones y procesos en la dinámica de parches como mecanismos para entender la formación y mantenimiento del mosaico de vegetación. La mayor parte del trabajo estuvo centrado en la jerarquía de parche, o conjunto de parches vecinos. Un mecanismo complementario para entender la coexistencia entre leñosas y herbáceas consiste en integrar las dinámicas de parche estudiadas en la jerarquía de paisaje (DeAngelis y Waterhouse, 1987). A nivel de paisaje, el aumento de la escala espacial y la heterogeneidad ambiental proveen las condiciones para estabilizar las inestabilidades bióticas (*e.g.* asimetrías en la habilidad competitiva)

que ocurren en jerarquías inferiores (*e.g.* par de plantas vecinas). En otras palabras, a nivel de paisaje puede haber un balance entre la formación y degradación de parches, que permite la persistencia de parches en distintas fases dominadas por distintas formas de vida. El paradigma jerárquico de dinámica de parches para la coexistencia en sabanas se sustenta en esta idea (Wu y Loucks, 1995). Sin embargo, aún faltan estudios con datos de campo que apoyen estos modelos conceptuales. En la figura 6.2 presento datos de cobertura de arbustos y pastos en parcelas clausuradas distribuidas en un área de 5 ha de estepa patagónica para un período de 25 años. Las parcelas tienen 20 x 20 m y a esa escala podrían estar dominadas por pastos o arbustos. Estas 4 parcelas indican cambios en la cobertura relativa en el tiempo, con ganancia y pérdida de cobertura tanto de pastos como de arbustos, llegando en algunos casos a cambios en la forma de vida dominante. A nivel de paisaje (conjunto de parcelas), se observan relaciones negativas entre pastos y arbustos que se mantienen en el tiempo (similitud en la pendiente de la función de regresión para los tres periodos;  $p > 0,05$ ). Este juego de datos a la escala de décadas y hectáreas muestran que la estepa no es uniforme espacialmente (clausura de 5 ha), y que a nivel de paisaje se mantiene el equilibrio entre formas de vida en el tiempo. A futuro, se puede seguir profundizando sobre las relaciones entre la organización de la vegetación y el funcionamiento entre distintas escalas como explicación al mantenimiento del mosaico de vegetación (Peters et al., 2007). Para ello, es importante mantener parcelas y estudios de largo plazo y, al mismo tiempo, llevar adelante más estudios de campo a distintas escalas espaciales, con el objetivo de reducir la asimetría existente entre datos y teoría manifiesta en las comunidades áridas mixtas. Otro aspecto que resta entender es cómo el pastoreo doméstico, como disturbio, puede afectar estas relaciones entre formas de vida a nivel de paisaje.



**Figura 6.2.** Relación entre cobertura de arbustos (%) y cobertura de pastos (%) en el Distrito Occidental de la Provincia Fitogeográfica Patagónica (Campo Experimental de INTA Río Mayo, Chubut). Se muestran promedios de cobertura en 4 parcelas clausuradas al pastoreo doméstico para los años 1996, 2010 y 2021. Las líneas discontinuas representan ajustes de regresiones lineales simples para las parcelas de cada año. Las líneas con flechas siguen las trayectorias de cada una de las parcelas en el tiempo.

En contexto de cambios climáticos globales es importante seguir estudiando cómo cambios en precipitación y temperatura pueden afectar las conclusiones de este trabajo. Por ejemplo, la cobertura de pastos y arbustos, y las relaciones entre ambas formas de vida cambian dependiendo de los años (Figura 6.2), lo cual podría deberse a la heterogeneidad temporal en la disponibilidad de recursos. Por lo tanto, sería esperable que cambios en variables climáticas puedan afectar procesos estudiados en esta tesis como la ocupación de los suelos desnudos, o las redes de interacciones entre pastos y arbustos. Incluso podrían cambiar las interacciones entre arbustos dentro de los vecindarios (Zambrano et al., 2017). En el caso de la estepa es llamativo que las parcelas en general muestran aumentos o disminuciones sincrónicas de pastos y de arbustos (ver ajustes lineales y paralelos entre sí en la Figura 6.2). Para este tipo de preguntas, creemos que no sólo es importante manipular la disponibilidad de recursos, o trabajar con modelos de simulación, sino también diseñar y mantener experimentos de largo plazo. Las parcelas

permanentes permiten seguir las relaciones entre patrones y procesos a lo largo del tiempo.

Por último, un avance de mi tesis fue complejizar la idea de formas de vida, pensando a la comunidad a partir del balance neto de interacciones entre especies con distintas estrategias de vida. Hasta el momento, los trabajos fundacionales de sistemas mixtos basaron su desarrollo conceptual en el estudio de formas de vida (i.e. árboles y pastos) o grupos funcionales (i.e. C<sub>3</sub> vs. C<sub>4</sub>, fijadoras de nitrógeno vs. no fijadoras) (Knoop y Walker, 1985; Scholes y Archer, 1997; Jeltsch et al., 2000; House, Archer, Breshears, Scholes, Coughenour, et al., 2003; Sankaran et al., 2004). Esta aproximación ha facilitado el modelado de dinámicas de sabanas, en busca de una mayor generalización. Sin embargo, los resultados de mi tesis indican que la composición específica puede ser un claro moderador de las relaciones entre patrones y procesos.

## REFERENCIAS

---

- Adler, P.B., Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K., Sala, O.E., Burke, I.C. 2004. Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: A test of grazing histories. *Journal of Applied Ecology* 41: 653-663.
- Aguiar, M.R., Paruelo, J.M., Sala, O.E., Lauenroth, W.K. 1996. Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: an example from the Patagonian steppe. *Journal of Vegetation Science* 7: 381-390.
- Aguiar, M.R., Sala, O.E. 1994. Competition, facilitation, seed distribution and origin of patches in a Patagonia steppe. *Oikos* 70: 36-44.
- Aguiar, M.R., Sala, O.E. 1998. Interaction among grasses, shrubs, and herbivores in Patagonia. *Ecología Austral* 8: 201-210.
- Aguiar, M.R., Sala, O.E. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 273-277.
- Aguiar, M.R., Sala, O.E. 1997. Seed distribution constrains the dynamics of the patagonian steppe. *Ecology* 78: 93-100.
- Aguiar, M.R., Soriano, A., Sala, O.E. 1992. Competition and Facilitation in the Recruitment of Seedlings in Patagonian Steppe. *Functional Ecology* 6: 66-70.
- Aguilera, M.O., Lauenroth, W.K. 1993. Neighborhood interactions in a natural population of the perennial bunchgrass *Bouteloua gracilis*. *Oecologia* 94: 595-602.
- Allen, T.F.H., Starr, T.B. 1982. *Hierarchy: perspectives for ecological complexity*. Univ. of Chicago Press., Chicago.
- Ares, J., Del Valle, H., Bisigato, A. 2003. Detection of process-related changes in plant patterns at extended spatial scales during early dryland desertification. *Global Change Biology* 9: 1643-1659.
- Armas, C., Ordiales, R., Pugnaire, F.I. 2004. Measuring plant interactions: A new comparative index. *Ecology* 85: 2682-2686.
- Armas, C., Pugnaire, F.I., Sala, O.E. 2008. Patch structure dynamics and mechanisms of cyclical succession in a Patagonian steppe (Argentina). *Journal of Arid Environments* 72: 1552-1561.
- Augustine, D.J., Booth, D.T., Cox, S.E., Derner, J.D. 2012. Grazing intensity and spatial heterogeneity in bare soil in a grazing-resistant grassland. *Rangeland Ecology and Management* 65: 39-46.
- Báez, S., Collins, S.L., Lightfoot, D., Koontz, T.L. 2006. Bottom-up regulation of plant community structure in an aridland ecosystem. *Ecology* 87: 2746-2754.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects

Models Using lme4. *Journal of Statistical Software; Vol 1, Issue 1 (2015)* .

- Bautista, S., Mayor, Á.G., Bourakhouadar, J., Bellot, J. 2007. Plant spatial pattern predicts hillslope runoff and erosion in a semiarid mediterranean landscape. *Ecosystems* 10: 987-998.
- Belay, T.A., Moe, S.R. 2015. Assessing the Effects of Woody Plant Traits on Understory Herbaceous Cover in a Semiarid Rangeland. *Environmental Management* 56: 165-175.
- Berdugo, M., Kéfi, S., Soliveres, S., Maestre, F.T. 2017. Plant spatial patterns identify alternative ecosystem multifunctionality states in global drylands. *Nature Ecology and Evolution* 1: 1-7.
- Bertness, M.D., Callaway, R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 187-191.
- Biancari, L., Aguiar, M.R., Cipriotti, P.A. 2020. Grazing impact on structure and dynamics of bare soil areas in a Patagonian grass-shrub steppe. *Journal of Arid Environments* 179: 104197.
- Bisigato, A.J., Bertiller, M.B., Ares, J.O., Pazos, G.E., Pugnaire, F.I. 2005. Effect of Grazing on Plant Patterns in Arid Ecosystems of Patagonian Monte. *Ecography* 28: 561-572.
- Bochet, E. 2015. The fate of seeds in the soil : a review of the influence of overland flow on seed removal and its consequences for the vegetation of arid and semiarid patchy ecosystems. 131-146.
- Bonvissuto, G., Morics de Tecso, E., Astibia, O., de Anchorena, J. 1983. Resultados preliminares sobre los hábitos dietarios e ovinos en un pastizal semidesértico de Patagonia. *IDIA* 36: 243-253.
- Brockwell, P.J., Davis, R.A. 1991. *Time Series: Theory and Methods*. 2nd ed. Springer-Verlag, New York.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J., Bertness, M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119-125.
- Bucci, S.J., Scholz, F.G., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Arce, M.E. 2009. Soil water availability and rooting depth as determinants of hydraulic architecture of Patagonian woody species. *Oecologia* 160: 631-641.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd ed. Springer, New York.
- Butterfield, B.J., Briggs, J.M. 2011. Regeneration niche differentiates functional strategies of desert woody plant species. *Oecologia* 165: 477-487.
- Callaway, R.M., Kikodze, D., Chiboshvili, M., Khetsuriani, L. 2005. Unpalatable plants protect neighbors from grazing and increase plant community diversity. *Ecology* 86: 1856-1862.

- Catorci, A., Malatesta, L., Velasquez, J.L., Tardella, F.M., Zeballos, H. 2016. The interplay of nurse and target plant traits influences magnitude and direction of facilitative interactions under different combinations of stress and disturbance intensities in Andean dry grassland. *Journal of Plant Ecology* 9: 296-310.
- Cavagnaro, F.P., Golluscio, R.A., Wassner, D.F., Ravetta, D.A. 2003. Caracterización química de arbustos patagónicos con diferente preferencia por parte de los herbívoros. *Ecología Austral* 13: 215-222.
- Chambers, J.C., MacMahon, J.A. 1994. A day in the life of a seed: Movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 263-292.
- Chen, D., Liao, J., Bearup, D., Li, Z. 2020. Habitat heterogeneity mediates effects of individual variation on spatial species coexistence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287: .
- Chesson, P.L., Gebauer, R.L.E., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M.S.K., Sher, A. et al. 2004. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia* 141: 236-253.
- Cipriotti, P.A., Aguiar, M.R. 2017. Biotic and abiotic changes along a cyclic succession driven by shrubs in semiarid steppes from Patagonia. *Plant and Soil* 414: 295-308.
- Cipriotti, P.A., Aguiar, M.R. 2012. Direct and indirect effects of grazing constrain shrub encroachment in semi-arid Patagonian steppes. *Applied Vegetation Science* 15: 35-47.
- Cipriotti, P.A., Aguiar, M.R. 2005. Effects of grazing on patch structure in a semi-arid two-phase vegetation mosaic. *Journal of Vegetation Science* 16: 57-66.
- Cipriotti, P.A., Aguiar, M.R. 2015. Is the balance between competition and facilitation a driver of the patch dynamics in arid vegetation mosaics? *Oikos* 124: 139-149.
- Cipriotti, P.A., Aguiar, M.R. 2010. Resource partitioning and interactions enable coexistence in a grass-shrub steppe. *Journal of Arid Environments* 74: 1111-1120.
- Cipriotti, P.A., Aguiar, M.R., Wiegand, T., Paruelo, J.M. 2014. A complex network of interactions controls coexistence and relative abundances in Patagonian grass-shrub steppes. *Journal of Ecology* 102: 776-788.
- Cipriotti, P.A., Aguiar, M.R., Wiegand, T., Paruelo, J.M. 2019. Combined effects of grazing management and climate on semi-arid steppes: Hysteresis dynamics prevent recovery of degraded rangelands. *Journal of Applied Ecology* 1-11.
- Cipriotti, P.A., Aguiar, M.R., Wiegand, T., Paruelo, J.M. 2012. Understanding the long-term spatial dynamics of a semiarid grass-shrub steppe through inverse parameterization for simulation models. *Oikos* 121: 848-861.
- Coffin, D.P., Lauenroth, W.K. 1989. Disturbances and gap dynamics in a semiarid grassland: A landscape-level approach. *Landscape Ecology* 3: 19-27.

- Couso, L.L., Fernández, R.J. 2012. Phenotypic plasticity as an index of drought tolerance in three Patagonian steppe grasses. *Annals of botany* 110: 849-857.
- Daryanto, S., Eldridge, D.J., Koen, T.B. 2012. Soil nutrients under shrub hummocks and debris mounds two decades after ploughing. *Plant and Soil* 351: 405-419.
- Davis, M.K., Cook, E.M., Collins, S.L., Hall, S.J. 2015. Top-down vs. bottom-up regulation of herbaceous primary production and composition in an arid, urbanizing ecosystem. *Journal of Arid Environments* 116: 103-114.
- DeAngelis, D.L., Waterhouse, J.C. 1987. Equilibrium and Nonequilibrium Concepts in Ecological Models. *Ecological Monographs* 57: 1-21.
- Deblauwe, V., Couteron, P., Bogaert, J., Barbier, N. 2012. Determinants and dynamics of banded vegetation pattern migration in arid climates. *Ecological Monographs* 82: 3-21.
- Delmas, E., Besson, M., Brice, M.H., Burkle, L.A., Dalla Riva, G. V., Fortin, M.J., Gravel, D. et al. 2019. Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews* 94: 16-36.
- Derner, J.D., Lauenroth, W.K., Stapp, P., Augustine, D.J. 2009. Livestock as Ecosystem Engineers for Grassland Bird Habitat in the Western Great Plains of North America. *Rangeland Ecology & Management* 62: 111-118.
- Díaz, S., Cabido, M. 2001. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 646-655.
- Dieckmann, U., Law, R., Metz, J.A.J. 2000. *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Dohn, J., Augustine, D.J., Hanan, N.P., Ratnam, J., Sankaran, M. 2017. Spatial vegetation patterns and neighborhood competition among woody plants in an East African savanna. *Ecology* 98: 478-488.
- Duan, R., Huang, M., Kong, X., Wang, Z., Fan, W. 2015. Ecophysiological responses to different forest patch type of two codominant tree seedlings. *Ecology and Evolution* 5: 265-274.
- Dupont, S., Bergametti, G., Simoëns, S. 2014. Modeling aeolian erosion in presence of vegetation. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface* 119: 168-187.
- Eldridge, D.J., Delgado-Baquerizo, M., Travers, S.K., Val, J., Oliver, I. 2018. Livestock grazing and forest structure regulate the assembly of ecological clusters within plant networks in eastern Australia. *Journal of Vegetation Science* 29: 788-797.
- Farías, A.A., Armas, C., Gaxiola, A., Cea, A.P., Luis Cortés, J., López, R.P., Casanoves, F. et al. 2021. Species interactions across trophic levels mediate rainfall effects on dryland vegetation dynamics. *Ecological Monographs* 91: 1-16.
- Fernández, R.J., Paruelo, J.M. 1988. Root Systems of Two Patagonian Shrubs: A Quantitative Description Using a Geometrical Method. *Journal of Range*

*Management* 41: 220.

- Fernández, R.J., Sala, O.E., Golluscio, R.A. 1991. Woody and herbaceous aboveground production of a Patagonian steppe. *Journal Of Range Management* 44: 434-437.
- Flombaum, P., Sala, O.E. 2012. Effects of plant species traits on ecosystem processes : experiments in the Patagonian steppe R eports R eports. *Ecology* 93: 227-234.
- Flombaum, P., Sala, O.E. 2008. Higher effect of plant species diversity on productivity in natural than artificial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 6087-6090.
- Flombaum, P., Yahdjian, L., Sala, O.E. 2017. Global-change drivers of ecosystem functioning modulated by natural variability and saturating responses. *Global Change Biology* 23: 503-511.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S. et al. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309: 570-574.
- Fox, J., Weisberg, S. 2019. *An R Companion to Applied Regression*. Third edit. SAGE, Thousand Oaks, CA.
- Funk, F.A., Peter, G., Leder, C. V., Loydi, A., Kröpfl, A., Distel, R.A. 2018. The impact of livestock grazing on the spatial pattern of vegetation in north-eastern Patagonia, Argentina. *Plant Ecology and Diversity* 11: 219-227.
- Gaitán, J.J., Bran, D.E., Oliva, G.E., Aguiar, M.R., Buono, G.G., Ferrante, D., Nakamatsu, V. et al. 2017. Aridity and Overgrazing Have Convergent Effects on Ecosystem Structure and Functioning in Patagonian Rangelands. *Land Degradation and Development* 29: 210-218.
- Getzin, S., Yizhaq, H., Bell, B., Erickson, T.E., Postle, A.C., Katra, I., Tzuk, O. et al. 2016. Discovery of fairy circles in Australia supports self-organization theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: 3551-3556.
- Giladi, I., Segoli, M., Ungar, E.D. 2013. Shrubs and herbaceous seed flow in a semi-arid landscape: Dual functioning of shrubs as trap and barrier. *Journal of Ecology* 101: 97-106.
- Gillson, L. 2004. Evidence of Hierarchical Patch Dynamics in an East African savanna? *Landscape Ecology* 19: 883-894.
- Golluscio, R.A., Austin, A.T., García Martínez, G.C., Gonzalez-Polo, M., Sala, O.E., Jackson, R.B. 2009. Sheep grazing decreases organic carbon and nitrogen pools in the patagonian steppe: Combination of direct and indirect effects. *Ecosystems* 12: 686-697.
- Golluscio, R.A., Deregibus, V.A., Paruelo, J.M. 1998. Sustainability and range management in the Patagonian steppes. *Ecologia Austral* 8: 265-284.
- Golluscio, R.A., Faigón, A., Tanke, M. 2006. Spatial distribution of roots and nodules , and d 15 N evidence of nitrogen fixation in *Adesmia volckmanni* , a Patagonian

- leguminous shrub. *Journal of Arid Environments* 67: 328-335.
- Golluscio, R.A., León, R.J.C., Perelman, S.B. 1982. Caracterización fitosociológica de la estepa del Oeste de Chubut; su relación con el gradiente ambiental. *Boletín Sociedad Argentina de Botánica* 21: 299-324.
- Golluscio, R.A., Oesterheld, M. 2007. Water use efficiency of twenty-five co-existing Patagonian species growing under different soil water availability. *Oecologia* 154: 207.
- Golluscio, R.A., Oesterheld, M., Aguiar, M.R. 2005. Relationship between phenology and life form: A test with 25 Patagonian species. *Ecography* 28: 273-282.
- Graff, P., Aguiar, M.R. 2017. Do species' strategies and type of stress predict net positive effects in an arid ecosystem? *Ecology* 98: 794-806.
- Graff, P., Aguiar, M.R., Chaneton, E.J. 2007. Shift in positive and negative plant interactions along a grazing intensity gradient. *Ecology* 88: 188-199.
- Graham, M.H. 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84: 2809-2815.
- Grime, J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902-910.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194.
- Hanan, E.J., Ross, M.S. 2010. Across-scale patterning of plant-soil-water interactions surrounding tree islands in Southern Everglades landscapes. *Landscape Ecology* 25: 463-476.
- Hester, A.J., Gordon, I.J., Baillie, G.J., Tappin, E. 1999. Foraging behaviour of sheep and red deer within natural heather/grass mosaics. *Journal of Applied Ecology* 36: 133-146.
- Hillebrand, H., Gruner, D.S., Borer, E.T., Bracken, M.E.S., Cleland, E.E., Elser, J.J., Harpole, W.S. et al. 2007. Consumer versus resource control of producer diversity depends on ecosystem type and producer community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 10904-10909.
- House, J.I., Archer, S., Breshears, D.D., Scholes, R.J., Coughenour, M.B., Dodd, M.B., Gignoux, J. et al. 2003. Conundrums in mixed woody-herbaceous plant systems. *Journal of Biogeography* 30: 1763-1777.
- House, J.I., Archer, S., Breshears, D.D., Scholes, R.J., Tree, N., Interactions, G., Max, P. 2003. Conundrums in mixed woody – herbaceous plant systems. 1763-1777.
- Hubbell, S.P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press.

- Hunt, L.P. 2010. Spatial variation in the demography and population dynamics of a perennial shrub ( *Atriplex vesicaria* ) under sheep grazing in semi-arid Australian rangelands. *Austral Ecology* 35: 794-805.
- Jeltsch, F., Weber, G.E., Grimm, V. 2000. Ecological buffering mechanisms in savannas: A unifying theory of long-term tree-grass coexistence. *Plant Ecology* 150: 161-171.
- Jobbagy, E.G., Sala, O.E. 2000. Controls of Grass and Shrub Aboveground Production in the Patagonian Steppe. *Ecological Applications* 10: 541-549.
- Kambatuku, J.R., Cramer, M.D., Ward, D. 2011. Intraspecific competition between shrubs in a semi-arid savanna. *Plant Ecology* 212: 701-713.
- Kéfi, S., Rietkerk, M., Alados, C.L., Pueyo, Y., Papanastasis, V.P., ElAich, A., de Ruiter, P.C. et al. 2007. Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature* 449: 213-217.
- Kéfi, S., Rietkerk, M., van Baalen, M., Loreau, M. 2007. Local facilitation, bistability and transitions in arid ecosystems. *Theoretical Population Biology* 71: 367-379.
- Kladivová, A., Münzbergová, Z. 2016. Interacting effects of grazing and habitat conditions on seedling recruitment and establishment. *Journal of Vegetation Science* 27: 834-843.
- Knoop, W.T., Walker, B.H. 1985. Interactions of Woody and Herbaceous Vegetation in a Southern African Savanna. *Journal of Ecology* 73: 235-253.
- Lauenroth, W.K. 1998. Guanacos, spiny shrubs and the evolutionary history of grazing in the Patagonian steppe. *Ecologia Austral* 8: 211-215.
- Lenth, R. 2020. Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package.
- León, R.J.C., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J.M., Soriano, A. 1998. Main vegetation units of the extra andean Patagonia. *Ecologia Austral* 8: 125-144.
- Leva, P.E., Aguiar, M.R., Oesterheld, M. 2009. Underground ecology in a Patagonian steppe: Root traits permit identification of graminoid species and classification into functional types. *Journal of Arid Environments* 73: 428-434.
- Leva, P.E., Aguiar, M.R., Premoli, A.C. 2013. Latitudinal variation of genecological traits in native grasses of Patagonian rangelands. *Australian Journal of Botany* 61: 475-485.
- Lezama, F., Baeza, S., Altesor, A., Cesa, A., Chaneton, E.J., Paruelo, M. 2014. Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. 25: 8-21.
- Lezama, F., Paruelo, J.M. 2016. Disentangling grazing effects: trampling, defoliation and urine deposition. *Applied Vegetation Science* 19: 557-566.
- Li, J., Okin, G.S., Epstein, H.E. 2009. Effects of enhanced wind erosion on surface soil

texture and characteristics of windblown sediments. 114: 1-8.

- Liancourt, P., Callaway, R.M., Michalet, R. 2005. Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* 86: 1611-1618.
- Løkken, J.O., Hofgaard, A., Dalen, L., Hytteborn, H. 2019. Grazing and warming effects on shrub growth and plant species composition in subalpine dry tundra: An experimental approach. *Journal of Vegetation Science* 30: 698-708.
- Losapio, G., de la Cruz, M., Escudero, A., Schmid, B., Schöb, C. 2018. The assembly of a plant network in alpine vegetation. *Journal of Vegetation Science* 29: 999-1006.
- Losapio, G., Pugnaire, F.I., O'Brien, M.J., Schöb, C. 2018. Plant life history stage and nurse age change the development of ecological networks in an arid ecosystem. *Oikos* 127: 1390-1397.
- Ludwig, J.A., Tongway, D.J. 1995. Spatial organisation of landscapes and its function in semi-arid woodlands, Australia. *Landscape Ecology* 10: 51-63.
- Lunt, I.D., Winsemius, L.M., McDonald, S.P., Morgan, J.W., Dehaan, R.L. 2010. How widespread is woody plant encroachment in temperate Australia? Changes in woody vegetation cover in lowland woodland and coastal ecosystems in Victoria from 1989 to 2005. *Journal of Biogeography* 37: 722-732.
- Maestre, F.T., Bowker, M.A., Puche, M.D., Belén Hinojosa, M., Martínez, I., García-Palacios, P., Castillo, A.P. et al. 2009. Shrub encroachment can reverse desertification in semi-arid Mediterranean grasslands. *Ecology Letters* 12: 930-941.
- Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F., Lortie, C.J. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97: 199-205.
- Maestre, F.T., Eldridge, D.J., Soliveres, S., Kéfi, S., Delgado-Baquerizo, M., Bowker, M.A., García-Palacios, P. et al. 2016. Structure and Functioning of Dryland Ecosystems in a Changing World. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst* 47: 215-37.
- Maestre, F.T., Salguero-Gómez, R., Quero, J.L. 2012. It is getting hotter in here: determining and projecting the impacts of global environmental change on drylands. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 367: 3062-75.
- Maestre, F.T., Valladares, F., 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.
- Mauchamp, A., Montana, C., Lepart, J., Rambal, S. 1993. Ecotone dependent recruitment of a desert shrub, *Flourensia cernua*, in vegetation stripes. *Oikos* 68: 107-116.
- Mayaud, J., Webb, N.P. 2017. Vegetation in Drylands : Effects on wind flow and

aeolian sediment transport.

- McNaughton, S.J., Oesterheld, M., Sala, O.E. 1993. Large herbivores in rangelands. *Nature* 364: 293.
- Melfo, A., Callaway, R.M., Llambí, L.D. 2020. Interactions between nurse plants and parasitic beneficiaries: A theoretical approach to indirect facilitation. *Journal of Theoretical Biology* 494: 110238.
- Meserve, P.L., Kelt, D.A., Milstead, W.B., Gutiérrez, J.R. 2003. Thirteen Years of Shifting Top-Down and Bottom-Up Control. *BioScience* 53: 633-646.
- Meyer, K.M., Wiegand, K., Ward, D. 2009. Patch dynamics integrate mechanisms for savanna tree-grass coexistence. *Basic and Applied Ecology* 10: 491-499.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E., Lauenroth, W.K. 1988. A Generalized Model of the Effects of Grazing by Large Herbivores on Grassland Community Structure. *The American Naturalist* 132: 87-106.
- Montaña, C. 1992. The colonization of bare areas in two-phase mosaics of an arid ecosystem. *Journal of Ecology* 80: 315-327.
- Moreno-De Las Heras, M., Saco, P.M., Willgoose, G.R., Tongway, D.J. 2012. Variations in hydrological connectivity of Australian semiarid landscapes indicate abrupt changes in rainfall-use efficiency of vegetation. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 117: 1-15.
- Moustakas, A., Sakkos, K., Wiegand, K., Ward, D., Meyer, K.M., Eisinger, D. 2009. Are savannas patch-dynamic systems? A landscape model. *Ecological Modelling* 220: 3576-3588.
- Noumi, Z., Chaieb, M., Le Bagousse-Pinguet, Y., Michalet, R. 2016. The relative contribution of short-term versus long-term effects in shrub-understory species interactions under arid conditions. *Oecologia* 180: 529-542.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert Ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25-51.
- O'Neill, R. V., DeAngelis, D.L., Allen, T.F.H., Waide, J.B. 1986. *A Hierarchical Concept of Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Okin, G.S., De Las Heras, M.M., Saco, P.M., Throop, H.L., Vivoni, E.R., Parsons, A.J., Wainwright, J., Peters, D.P.C. 2015. Connectivity in dryland landscapes: Shifting concepts of spatial interactions. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13: 20-27.
- Okin, G.S., Sala, O.E., Vivoni, E.R., Zhang, J., Bhattachan, A. 2018. The interactive role of wind and water in functioning of drylands: What does the future hold? *BioScience* 68: 670-677.
- Oñatibia, G.R., Aguiar, M.R. 2016. Continuous moderate grazing management promotes biomass production in Patagonian arid rangelands. *Journal of Arid*

*Environments* 125: 73-79.

- Oñatibia, G.R., Aguiar, M.R. 2019. Grasses and grazers in arid rangelands: Impact of sheep management on forage and non-forage grass populations. *Journal of Environmental Management* 235: 42-50.
- Oñatibia, G.R., Aguiar, M.R., Semmartin, M. 2015. Are there any trade-offs between forage provision and the ecosystem service of C and N storage in arid rangelands? *Ecological Engineering* 77: 26-32.
- Oñatibia, G.R., Amengual, G., Boyero, L., Aguiar, M.R. 2020. Aridity exacerbates grazing-induced rangeland degradation: A population approach for dominant grasses. *Journal of Applied Ecology* 57: 1999-2009.
- Oñatibia, G.R., Boyero, L., Aguiar, M.R. 2018. Regional productivity mediates the effects of grazing disturbance on plant cover and patch-size distribution in arid and semi-arid communities. *Oikos* 127: 1205-1215.
- Oñatibia, G.R., Golluscio, R.A., Texeira, M., Paruelo, J.M. 2020. Controls of forage selective defoliation by sheep in arid rangelands. *Ecosphere* 11: e03285.
- Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., Maturo, H.M. et al. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* 28: 040-063.
- Pacala, S.W. 1986. Neighborhood Models of Plant Population Dynamics. 4. Single-Species and Multispecies Models of Annuals with Dormant Seeds. *The American Naturalist* 128: 859-878.
- Paine, C.E.T., Marthews, T.R., Vogt, D.R., Purves, D., Rees, M., Hector, A., Turnbull, L.A. 2012. How to fit nonlinear plant growth models and calculate growth rates: an update for ecologists. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 245-256.
- Parizek, B., Rostagno, C.M., Sottini, R. 2002. Soil erosion as affected by shrub encroachment in northeastern Patagonia. *Journal of Range Management* 55: 43-48.
- Paruelo, J.M., Sala, O.E. 1995. Water Losses in the Patagonian Steppe: A Modelling Approach. *Ecology* 76: 510-520.
- Patton, D.R. 1975. A Diversity Index for Quantifying Habitat «Edge». *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)* 3: 171-173.
- Perelman, S.B., León, R.J.C., Bussacca, J.P. 1997. Floristic changes related to grazing intensity in a Patagonian shrub steppe. *Ecography* 20: 400-406.
- Peters, D.P.C., Bestelmeyer, B.T., Turner, M.G. 2007. Cross-scale interactions and changing pattern-process relationships: Consequences for system dynamics. *Ecosystems* 10: 790-796.
- Ponisio, L.C., Valdovinos, F.S., Allhoff, K.T., Gaiarsa, M.P., Barner, A., Guimarães, P.R., Hembry, D.H. et al. 2019. A network perspective for community assembly. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: .

- Pueyo, Y., Moret-Fernández, D., Arroyo, A.I., De Frutos, A., Kéfi, S., Saiz, H., Charte, R. et al. 2016. Plant nurse effects rely on combined hydrological and ecological components in a semiarid ecosystem. *Ecosphere* 7: 1-19.
- Pueyo, Y., Moret-Fernández, D., Saiz, H., Bueno, C.G., Alados, C.L. 2013. Relationships Between Plant Spatial Patterns, Water Infiltration Capacity, and Plant Community Composition in Semi-arid Mediterranean Ecosystems Along Stress Gradients. *Ecosystems* 16: 452-466.
- Puigdefábregas, J., Gallart, F., Biaciotto, O., Allogia, M. 1999. Banded vegetation patterning in a subantarctic forest of Tierra del Fuego , as an outcome of the interaction between wind and tree growth. 20: 135-146.
- QGIS Development Team. 2020. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing.
- Ravi, S., D'Odorico, P., Wang, L., Collins, S. 2008. Form and function of grass ring patterns in arid grasslands: The role of abiotic controls. *Oecologia* 158: 545-555.
- Reisman-Berman, O. 2007. Age-Related Change in Canopy Traits Shifts Conspecific Facilitation to Interference in a Semi-Arid Shrubland. *Ecography* 30: 459-470.
- Rietkerk, M., Dekker, S.C., De Ruiter, P.C., Van De Koppel, J. 2004. Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems. *Science* 305: 1926-1929.
- Rietkerk, M., van de Koppel, J. 2008. Regular pattern formation in real ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 169-175.
- Riggio, J., Baillie, J.E.M., Brumby, S., Ellis, E., Kennedy, C.M., Oakleaf, J.R., Tait, A. et al. 2020. Global human influence maps reveal clear opportunities in conserving Earth's remaining intact terrestrial ecosystems. *Global Change Biology* 26: 4344-4356.
- Rodríguez, F., Mayor, Á.G., Rietkerk, M., Bautista, S. 2018. A null model for assessing the cover-independent role of bare soil connectivity as indicator of dryland functioning and dynamics. *Ecological Indicators* 94: 512-519.
- Rotundo, J.L., Aguiar, M.R. 2005. Litter effects on plant regeneration in arid lands: a complex balance between seed retention, seed longevity and soil–seed contact. *Journal of Ecology* 93: 829-838.
- Rotundo, J.L., Aguiar, M.R. 2004. Vertical seed distribution in the soil constrains regeneration of *Bromus pictus* in a Patagonian steppe. *Journal of Vegetation Science* 15: 515-522.
- Safriel, U., Adeel, Z. 2005. Dryland Systems. *Ecosystems and Human Well-Being: Current State and Trends. Millenn. Ecosyst. Assess.* 623-662.
- Safriel, U., Adeel, Z., Niemeijer, D., Puigdefábregas, J., White, R., Lal, R., Winslow, M. et al. 2005. Dryland Systems. *Ecosystems and Human Well-Being: Current*

*State and Trends: Findings of the Condition and Trends Working Group* 917 zvez see PNAS submission.

- Saiz, H., Gómez-Gardeñes, J., Borda, J.P., Maestre, F.T. 2018. The structure of plant spatial association networks is linked to plant diversity in global drylands. *Journal of Ecology* 106: 1443-1453.
- Sala, O.E., Golluscio, R.A., Lauenroth, W.K., Soriano, A. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia* 81: 501-505.
- Sankaran, M., Ratnam, J., Hanan, N.P. 2004. Tree-grass coexistence in savannas revisited - Insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. *Ecology Letters* 7: 480-490.
- Schiegg, H. 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 103-113.
- Schlesinger, W.H., Reynolds, J.F., Cunningham, G.L., Huenneke, L.F., Jarrell, W.M., Virginia, R.A., Whitford, W.G. 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science* 247: 1043-1048.
- Schneider, C.A., Rasband, W.S., Eliceiri, K.W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* 9: 671-675.
- Scholes, R.J., Archer, S.R. 1997. Tree-Grass Interactions in Savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 517-544.
- Sea, W.B., Hanan, N.P. 2012. Self - thinning and Tree Competition in Savannas. *Biotropica* 44: 189-196.
- Silvertown, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 605-611.
- Silvertown, J., Charlesworth, D. 2009. *Introduction to Plant Population Biology*. John Wiley & Sons, Ltd.
- Sitters, J., Olde Venterink, H. 2021. Herbivore dung stoichiometry drives competition between savanna trees and grasses. *Journal of Ecology* 109: 2095-2106.
- Smit, C., Den Ouden, J., Müller-Schärer, H. 2006. Unpalatable plants facilitate tree sapling survival in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology* 43: 305-312.
- Smit, C., Rietkerk, M., Wassen, M.J. 2009. Inclusion of biotic stress (consumer pressure) alters predictions from the stress gradient hypothesis. *Journal of Ecology* 97: 1215-1219.
- Smit, C., Vandenberghe, C., Den Ouden, J., Müller-Schärer, H. 2007. Nurse plants, tree saplings and grazing pressure: Changes in facilitation along a biotic environmental gradient. *Oecologia* 152: 265-273.
- Soliveres, S., Eldridge, D.J. 2014. Do changes in grazing pressure and the degree of shrub encroachment alter the effects of individual shrubs on understorey plant

- communities and soil function? *Functional Ecology* 28: 530-537.
- Soriano, A. 1956. La vegetación de la República Argentina. IV. Los distritos florísticos de la Provincia Patagónica. *Revista de Investigaciones Agrícolas* 10: 323-347.
- Soriano, A., Sala, O.E., Perelman, S.B. 1994. Patch structure and dynamics in a Patagonian arid steppe. *Vegetatio* 111: 127-135.
- Sutherland, W.J., Freckleton, R.P., Godfray, H.C.J., Beissinger, S.R., Benton, T., Cameron, D.D., Carmel, Y. et al. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology* 101: 58-67.
- Tadey, M. 2020. Reshaping phenology: Grazing has stronger effects than climate on flowering and fruiting phenology in desert plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 42: 125501.
- Texeira, M., Paruelo, J.M. 2006. Demography, population dynamics and sustainability of the Patagonian sheep flocks. *Agricultural Systems* 87: 123-146.
- Thomas, S.C., Weiner, J. 1989. Including competitive asymmetry in measures of local interference in plant populations. *Oecologia* 80: 349-355.
- Tongway, D.J., Menaut, J.C., Valentin, C., Walker, B., Seghieri, J. 2001. *Banded Vegetation Patterning in Arid and Semiarid Environments: Ecological Processes and Consequences for Management*. Springer New York.
- Valenta, M.D., Golluscio, R.A., Frey, A.L., Garibaldi, L.A., Cipriotti, P.A. 2020. Short-term responses to sheep grazing in a Patagonian steppe. *The Rangeland Journal* 42: 1-8.
- Van Der Valk, A.G., Warner, B.G. 2009. The development of patterned mosaic landscapes: An overview. *Plant Ecology* 200: 1-7.
- Valladares, F., Bastias, C.C., Godoy, O., Granda, E., Escudero, A. 2015. Species coexistence in a changing world. *Frontiers in Plant Science* 6: 1-16.
- Del Valle, H.F., Elissalde, N.O., Gagliardini, D.A., Milovich, J. 1998. Status of desertification in the Patagonian region: Assessment and mapping from satellite imagery. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 12: 95-121.
- Vandermeer, J.H., Goldberg, D.E. 2013. *Population Ecology: First principles*. Second ed. Princeton University Press.
- Venables, W.N., Ripley, B.D. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. 4.<sup>a</sup> ed. Springer-Verlag.
- Verdú, M., Valiente-Banuet, A. 2008. The Nested Assembly of Plant Facilitation Networks Prevents Species Extinctions. *The American Naturalist* 172: 751-760.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. 277: 494-499.

- van der Waal, C., de Kroon, H., van Langevelde, F., de Boer, W.F., Heitkönig, I.M.A.A., Slotow, R., Pretorius, Y., Prins, H.H.T.T. 2016. Scale-dependent bi-trophic interactions in a semi-arid savanna: how herbivores eliminate benefits of nutrient patchiness to plants. *Oecologia* 181: 1173-1185.
- Walter, H. 1971. *Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation*. Oliver & Boyd (ed.), Edinburgh, UK.
- Wang, L., D'Odorico, P., Ringrose, S., Coetzee, S., Macko, S.A. 2007. Biogeochemistry of Kalahari sands. *Journal of Arid Environments* 71: 259-279.
- Watkinson, A.R., Harper, J.L. 1978. The Demography of a Sand Dune Annual: *Vulpia Fasciculata*: I. The Natural Regulation of Populations. *Journal of Ecology* 66: 15-33.
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *The Journal of Ecology* 35: 1-22.
- Wiegand, K., Saltz, D., Ward, D. 2006. A patch-dynamics approach to savanna dynamics and woody plant encroachment - Insights from an arid savanna. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7: 229-242.
- Wiegand, K., Ward, D., Saltz, D. 2005. Multi-scale patterns and bush encroachment in an arid savanna with a shallow soil layer. *Journal of Vegetation Science* 16: 311-320.
- Wiens, J.A. 2002. Central Concepts and Issues of Landscape Ecology. En Gutzwiller, K. J. (ed.), *Applying Landscape Ecology in Biological Conservation*, pp. 3-21. Springer New York, New York, NY.
- Wolfe, S.A., Nickling, W.G. 1993. The protective role of sparse vegetation in wind erosion.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J. et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.
- Wu, J., Loucks, O. 1995. From Balance of Nature to Hierarchical Patch Dynamics : A Paradigm Shift in Ecology. *The Quarterly Review of Biology* 70: 439-466.
- Yahdjian, L., Gherardi, L., Sala, O.E. 2014. Grasses have larger response than shrubs to increased nitrogen availability: A fertilization experiment in the Patagonian steppe. *Journal of Arid Environments* 102: 17-20.
- Yahdjian, L., Gherardi, L., Sala, O.E. 2011. Nitrogen limitation in arid-subhumid ecosystems: A meta-analysis of fertilization studies. *Journal of Arid Environments* 75: 675-680.
- Zambrano, J., Marchand, P., Swenson, N.G. 2017. Local neighbourhood and regional climatic contexts interact to explain tree performance.
- Zhao, Y., Wu, J., He, C., Ding, G. 2017. Linking wind erosion to ecosystem services in

drylands : a landscape ecological approach. *Landscape Ecology* 32: 2399-2417.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Elphick, C.S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 3-14.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science & Business Media.