

Red de interacciones entre herbáceas, leñosas y ganado como control del proceso de lignificación en sabanas subtropicales

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

Lucia Sol Mochi

Lic. en Cs. Ambientales - UBA - 2014

Lugar de trabajo: Facultad de Agronomía, UBA



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

COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Noemí Mazía

Ing. Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)

Dra. en Cs. Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Co-director

Martín Roberto Aguiar

Ing. Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

PhD in Ecology (Universidad de Colorado)

Consejero

Fernando Biganzoli

Biólogo (Universidad Nacional de La Plata)

Dr. en Cs. Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

Ignacio Martín Barberis

Ingeniero Agrónomo (U.N.R)

PhD (University of Cambridge)

Corina Graciano

Ingeniera Forestal (Universidad Nacional de La Plata)

Dra. en Ciencias Naturales (Universidad Nacional de La Plata)

Pablo E. Villagra

Biólogo (Universidad Nacional de Córdoba)

Dr. en Biología (Universidad Nacional de Cuyo)

Fecha de defensa de la tesis: DD de MES de YYYY

AGRADECIMIENTOS

Agradezco en primer lugar a Noemí Mazía, Martín Aguiar y Fernando Biganzoli por tener confianza en mí y en este proyecto y darme libertad así como también un gran empuje. Gracias por enseñarme tanto y escucharme mucho también.

Gracias infinitas a la mejor compañera de doctorado que me pudo tocar, Meli Aranda. Compañera de campañas bien difíciles, de mates y charlas de todo tipo. Sin su energía y compañerismo este proyecto me hubiera sido imposible. Gracias a todas las personas que dispusieron su tiempo y energía y me brindaron el espacio para hacer todos los experimentos de campo: Luciano Fabi, Fredy Narduzzi y familia, personal de la Estancia Centella, Daniel Macías y personal de la Estación Experimental INTA - Mercedes. Gracias a quienes alguna o varias veces me acompañaron al campo y trabajaron conmigo a la par, pese al calor o las lluvias: Chulo, Marcelo, Braulio, Paco, Ceci C., Viole J., Juanfi, Mariana C., Cata F., Evelyn D., Gonzalo H., Tomi G., Priscila P., Jazmín D., Hernán H., Ariel G., Celes S., Lucio B., Pau L., Mica B., Marta T. y Flor G. Gracias a Luis Pérez y Laureano Oliva por ser valiosísimos compañeros en numerosas campañas, siempre dispuestos a ayudarme no solo a hacer sino también a pensar y repensar.

Gracias a Susana Perelman, Willie Batista y todas las personas del Departamento de Métodos Cuantitativos y Sistemas de Información, por las muy enriquecedoras charlas diarias, por reemplazarme en clases cuando trabajé en los experimentos a campo y por alivianarme las obligaciones cuando estuve escribiendo esta tesis. Gracias a Kari Hodara por ayudarme a diseñar el experimento de consumo de semillas, responder todas mis consultas y acompañarme al campo a instalarlo.

Gracias a Corina Graciano, Pablo Villagra e Ignacio Barberis por sus rigurosos comentarios y valiosos aportes al manuscrito final de esta tesis.

Gracias al CONICET por brindarme una Beca Doctoral para realizar este proyecto y a la FAUBA y su personal por ser un lugar de trabajo tan hermoso, donde todo esto fue posible. Gracias a Fulbright, Fundación Bunge y Born y Fundación Williams por brindarme una beca en el marco de este proyecto y a Ricardo Holdo por recibirme en su laboratorio.

Gracias para siempre a mi familia, a mis papás por todo lo que me han enseñado y por la libertad y el empuje desde siempre, para que haga lo que sea que me proponga. Gracias a la Chola por haber sido un cable a tierra en los momentos más difíciles. Gracias a Dami por los primeros empujes y las herramientas de trabajo. Gracias a Yacine por estar atento a los avances de esta tesis desde la distancia. Gracias a mis amigas y amigos estar siempre y por preguntarme y repreguntarme qué era eso que estaba haciendo en el campo. Gracias a mi amiga Lu Staiano por ayudarme a hacer *zoom out* y a ver todo desde otra perspectiva.

Gracias a Pabli por acompañarme en todo lo que fue y lo que vendrá.

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 esta u otra institución.

Lucia Sol Mochi

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

Mochi, L. S., Mazía N., Biganzoli, F & Aguiar, M.R. (2022). Contrasting effects of grazing on the early stages of woody encroachment in a Neotropical savanna. *Basic and Applied Ecology*. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2022.01.007>

ÍNDICE GENERAL

CAPÍTULO I. La lignificación de las sabanas: aumento de la densidad de <i>Vachellia cavem</i> y <i>Vachellia aroma</i> en sabanas subtropicales, un proceso demográfico controlado por interacciones complejas	1
1.1 El proceso de lignificación en ecosistemas de sabana	3
1.2 Modelos de competencia y modelos demográficos	5
1.3 Sabanas subtropicales en Argentina	11
1.4 El proceso de lignificación en ecosistemas de sabana en Argentina	12
1.5 Contexto ambiental	14
1.6 Especies del género <i>Vachellia</i>	16
1.7 Objetivos e hipótesis de trabajo	17
1.8 Estructura de la tesis	20
CAPÍTULO II. Efectos del pastoreo y la vegetación herbácea sobre el establecimiento de <i>Vachellia cavem</i> en una sabana húmeda en la provincia de Entre Ríos.....	23
2.1 Introducción	24
2.2 Materiales y métodos.....	28
2.2.1 Sitio de estudio	28
2.2.2 Diseño experimental	29
a) Depredación de semillas	31
b) Germinación de semillas y emergencia de plántulas.....	32
c) Supervivencia de plántulas	33
d) Establecimiento de plántulas	34
2.2.3 Análisis de datos	35
2.3 Resultados	36
2.3.1 Depredación de semillas	36
2.3.2 Germinación de semillas y emergencia de plántulas	37
2.3.3 Supervivencia de plántulas	38
2.3.4 Tasa de establecimiento.....	39
2.4 Discusión	42

CAPÍTULO III. Efecto del pastoreo y la vegetación herbácea sobre el establecimiento de plantas leñosas en un gradiente de aridez 46

3.1	Introducción.....	47
3.2	Materiales y métodos.....	50
3.2.1	<i>Sitios experimentales</i>	50
3.2.2	<i>Diseño experimental</i>	54
a)	Germinación de semillas y emergencia de plántulas	56
b)	Supervivencia y crecimiento de plántulas	58
3.2.2	<i>Análisis estadísticos</i>	61
3.3	Resultados	63
3.3.1	<i>Germinación de semillas y emergencia de plántulas</i>	63
3.3.2	<i>Supervivencia y crecimiento</i>	65
3.3.3	<i>Estimación del establecimiento por sitio</i>	71
3.4	Discusión	73

CAPÍTULO IV. Efectos de la defoliación sobre plantas leñosas juveniles de *Vachellia cavendishii* y *Vachellia aroma* 85

4.1	Introducción.....	86
4.2	Materiales y Métodos	90
4.2.1	<i>Diseño experimental</i>	90
a)	Experimento controlado en jardín común	90
b)	Experimento a campo en sabana húmeda	93
c)	Experimento a campo en sabana semiárida	94
4.2.2	<i>Análisis de datos</i>	95
4.3	Resultados	98
4.3.1	<i>Experimento controlado en jardín común</i>	98
4.3.2	<i>Experimento a campo en sabana húmeda</i>	108
4.3.2	<i>Experimento a campo en sabana semiárida</i>	108
4.4	Discusión	110

CAPÍTULO V. Resultados y conclusiones generales	119
5.1 Síntesis de los resultados obtenidos, discusión, alcances y limitaciones	120
5.2 Relevancia del trabajo	130
5.3 Aportes al marco teórico y aplicabilidad.....	131
BIBLIOGRAFÍA	134
APÉNDICE	168

ÍNDICE DE CUADROS

CAPÍTULO II

Cuadro 2.1. Resultados del efecto del pastoreo (P), de la vegetación herbácea (V) y, en el caso de supervivencia, de la fecha de visita (F) e interacciones sobre la depredación de semillas, la emergencia de plántulas y las tasas de supervivencia. Se presentan los valores del estadístico χ^2 para pruebas de hipótesis Tipo II para los efectos fijos de los modelos.....41

CAPÍTULO III

Cuadro 3.1. Resultados del efecto del pastoreo (P), la vegetación residente (V) y el sitio (S) sobre las tasas de emergencia y proporción de semillas de *Vachellia* perdidas (experimento 1). Se presentan los valores del estadístico χ^2 para la prueba de ANOVA Tipo II para los efectos fijos de los modelos mixtos planteados (H, V, S y todas sus interacciones dobles y triple)..... 65

Cuadro 3.2. Resultados del efecto del pastoreo (P), la vegetación residente (V) y la fecha de visita sobre la supervivencia de las plántulas de *Vachellia* en los distintos sitios (ordenados de izquierda a derecha de mayor a menor aridez). Se presentan los valores del estadístico χ^2 para la prueba de ANOVA Tipo II para los efectos fijos de los modelos mixtos planteados (H, V, F y todas sus interacciones dobles y triple) 68

Cuadro 3.3. Resultados del efecto del pastoreo (P), la vegetación herbácea (V) y el sitio (S) sobre la supervivencia final y el crecimiento de las plántulas de *Vachellia*. Se presentan los valores del estadístico χ^2 para la prueba de ANOVA Tipo II para los efectos fijos de los modelos mixtos planteados (H, V, S y todas sus interacciones dobles y triple)..... 70

CAPÍTULO IV

Cuadro 4.1. Detalle de las distintas frecuencias de defoliación que se aplicaron en el experimento en jardín común y el número de replicas..... 91

Cuadro 4.2. Resultados de los efectos de la frecuencia de defoliación y la especie sobre las distintas variables estudiadas. Se presentan los valores del estadístico F y χ^2 de la prueba de ANOVA Tipo II para los tres efectos fijos de los modelos evaluados (D, Sp y su interacción D x Sp). Para la variable # ramificaciones se presenta el estadístico χ^2 , dado que se utilizó una distribución *poisson* en el análisis. Las variables biomasa aérea en pie / biomasa raíces y biomasa aérea *total* / biomasa raíces los análisis estadísticos se efectuaron transformándolas con logaritmo natural. Para las variables concentración y contenido de almidón, las frecuencias de defoliación consideradas en los análisis de laboratorio y estadísticos fueron exclusivamente Frecuencia Alta (D+ Alta) y sin defoliación (D-).....107

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO I

Figura 1.1. Modelo de transición entre estados demográficos de las poblaciones leñosas en ecosistemas de sabanas con uso ganadero (desde semilla hasta árbol adulto), integrando los modelos de coexistencia y demográficos. Las flechas verdes indican las transiciones entre diferentes estadios demográficos de las plantas leñosas. Las flechas negras continuas indican efectos directos o indirectos del ganado sobre distintos estadios del ciclo de vida de las leñosas, sobre sus transiciones y/o sobre la vegetación herbácea. Las flechas dobles indican competencia inter o intraespecífica. Con asteriscos rojos se señalan aquellos efectos estudiados en esta tesis. Se considera plántula a individuos menores de ~20 cm que tengan tallo verde, juveniles a individuos con tallo leñoso que aún no hayan entrado en edad reproductiva y adultos a individuos capaces de producir semillas viables. Adaptado de Sankaran *et al.* (2004) 10

Figura 1.2. Imágenes satelitales de algunos sitios con fisonomía de sabana de la región Chaqueña y del Espinal, en los que se observa aumento de la cobertura de leñosas en el tiempo. A) sitios con fisonomía de sabana dominados por *Vachellia aroma* en la provincia de Chaco, Departamento Santa María de Oro, en los años 2005 y 2019; B) sitios con fisonomía de sabana dominados por *Vachellia caven* en la provincia de Corrientes, EEA INTA Mercedes, en los años 2003 y 2020; C) sitios con fisonomía de sabana dominados por *Vachellia caven* en la provincia de Entre Ríos, Departamento Uruguay, en los años 2004 y 2021. Fuentes: Google Earth 7.3.4 (2004, 2005, 2019, 2021), Barbera y Pizzio (2021)..... 14

CAPÍTULO II

Figura 2.1 Diseño experimental de parcelas divididas. En 4 bloques, cada clausura y un área adyacente bajo condiciones de pastoreo constituyeron las dos parcelas principales. Las subparcelas, de 30 cm de diámetro, con (V+) y sin vegetación (V-) están representadas por círculos grises y blancos, respectivamente. El número de subparcelas utilizadas difirió entre los experimentos (ver descripción de cada experimento para más detalles)..... 31

Figurar 2.2 Fotos de uno de los bloques de la sabana de *Vachellia caven* (Molina) donde se llevaron a cabo experimentos. A) Tubete con 5 semillas de *V. caven* (experimento de emergencia de plántulas) y B) Trasplantes de *V. caven* (experimento de supervivencia)...34

Figura 2.3. Tasa de depredación de semillas de *V. caven* para todos los tratamientos: clausura y pastoreo, con (V+) y sin (V-) vegetación herbácea. Las barras muestran el promedio de la tasa de depredación de semillas calculadas como la proporción de semillas perdidas respecto al total de semillas ofrecidas. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores pastoreo (P), vegetación herbácea residente (V) o de la interacción, con un nivel de significación de 0,05. Las barras de error indican intervalos de confianza de 0,95.....37

Figura 2.4. Tasa de emergencia *efectiva* de plántulas para todos los tratamientos: clausura y pastoreo, con (V +) y sin (V-) vegetación. Las barras muestran la tasa de emergencia *efectiva* promedio, como la proporción de plántulas emergidas respecto al número de semillas

remanentes (es decir, semillas sembradas menos semillas perdidas, por ej. por granivoría). Las barras de error indican intervalos de confianza de 0,95.38

Figura 2.5 Dinámica de supervivencia de plántulas de *V. caven* para todos los tratamientos: clausura y pastoreo con (V+) y sin (V-) vegetación herbácea (líneas completas y discontinuas, respectivamente) durante 570 días. Los cuadrados y los triángulos muestran la supervivencia en cada fecha. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores pastoreo (P), vegetación herbácea residente (V), Fecha (F) o interacciones con un nivel de significación de 0,05. La supervivencia disminuyó en el tiempo, independientemente de los otros factores y se estabilizó luego de ~ 9 meses (270 días)39

Figura 2.6 Tasas de establecimiento *V. caven*, estimada como la probabilidad de que una semilla germine y emerja como plántula y sobreviva a lo largo del tiempo (570 días) para cada tratamiento: pastoreo y clausura, con (V+) y sin (V-) vegetación herbácea. Las tasas de establecimiento se estimaron mediante un Bootstrap a partir de resultados combinados de los experimentos de depredación, emergencia y supervivencia de plántulas. Las barras de error indican intervalos de confianza del 95% 40

CAPÍTULO III

Figura 3.1. Figura 3.1. Ubicación de los 3 sitios de estudio. “CHA”, sitio semiárido en la provincia de Chaco. “ER” y “CORR”, sitios húmedos en las provincias de Entre Ríos y Corrientes respectivamente..... 51

Figura 3.2. Sabanas donde se llevaron a cabo los experimentos. A) Sabana dominada por *V. caven* en el centro de la provincia de Corrientes, B) Sabana dominada por *V. caven* en el centro este de la provincia de Entre Ríos y C y D) Sabana dominada por *V. aroma* al suroeste de la provincia de Chaco.....54

Figura 3.3. Biomasa seca promedio en clausura y en pastoreo en cada uno de los sitios de estudio para el período 2016/2018. Los asteriscos indican diferencias significativas para un nivel de significación de 0,05. El punto indica diferencia marginal ($0,05 < p < 0,1$). Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95%..... 56

Figura 3.4 Precipitación mensual (mm) histórica (líneas negras) y registrada durante los meses que duraron los experimentos (en rojo 2017, en verde 2018, en azul 2019) en los sitios de estudio Chaco (A), Entre Ríos (B) y Corrientes (C). Las flechas rojas indican el momento del año en que fueron llevados a cabo los experimentos de emergencia de plántulas (octubre).....60

Figura 3.5 A) Tasa de emergencia total (plántulas emergidas/semillas sembradas) B) proporción de semillas perdidas y C) tasa de emergencia efectiva (plántulas emergidas/semillas remanentes) de *Vachellia* para en los 3 sitios de estudio (ordenados de mayor a menor aridez), en clausura (barras negras) y en pastoreo (barras grises) con (V+) y sin (V-) vegetación herbácea (barras llenas y discontinuas, respectivamente). Las barras de error corresponden a los intervalos de confianza del 95%. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores sitio (S), pastoreo (P), vegetación herbácea residente (V) o de las interacciones correspondientes, con un nivel de significación de 0,05.64

Figura 3.6 Dinámica de supervivencia de plántulas de *Vachellia* para todos los tratamientos: bajo pastoreo y en clausura, con (V +) y sin (V-) vegetación herbácea (líneas completas y discontinuas, respectivamente) durante 540 días en Chaco (A) y Corrientes (C) y durante 570 días en Entre Ríos (B). Los cuadrados y los triángulos muestran la supervivencia de plantas en cada fecha. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores pastoreo (P), vegetación herbácea residente (V) o de las interacciones correspondientes con un nivel de significación de 0,05 y el punto indica efectos marginales ($0,05 < p < 0,1$). En todos los sitios la supervivencia disminuyó en el tiempo, independientemente de los otros factores.....67

Figura 3.7 Supervivencia de plántulas de *Vachellia* al final de los experimentos en los 3 sitios de estudio (ordenados de mayor a menor aridez), en clausura (barras negras) y en pastoreo (barras grises) con (V+) y sin (V-) vegetación herbácea (barras llenas y discontinuas, respectivamente). Las barras de error corresponden a los intervalos de confianza del 95%. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores sitio (S), pastoreo (P), vegetación herbácea residente (V) o de las interacciones correspondientes, con un nivel de significación de 0,05. Para el tratamiento pastoreo y con vegetación herbácea (V+) en Chaco la supervivencia promedio final fue igual a 0 y no se pudo estimar el intervalo de confianza por no contar con un número mínimo de plantas vivas para ese tratamiento.....69

Figura 3.8 A) Tasa de crecimiento relativo (RGR) en diámetro, B) y en altura de plántulas de *Vachellia*, en los 3 sitios de estudio (ordenados de mayor a menor aridez): en clausura (barras negras) y en pastoreo (barras grises) con (V+) y sin (V-) vegetación herbácea (barras llenas y discontinuas, respectivamente). Los asteriscos indican efectos significativos de los factores sitio (S), pastoreo (P), vegetación herbácea residente (V) o de las interacciones correspondientes, con un nivel de significación de 0,05. La estimación de las RGR para Chaco bajo pastoreo con vecinos no pudo hacerse por no contar con ninguna planta viva al final del experimento para ese tratamiento. La estimación de las RGR para Chaco bajo pastoreo sin vecinos (V-) no cuenta con intervalo de confianza dado que al final del experimento quedó una sola planta viva para ese tratamiento71

Figura 3.9 Tasa de establecimiento de *Vachellia* en los 3 sitios de estudio (ordenados de mayor a menor aridez), estimada como la probabilidad de que una semilla germine y emerja como plántula y sobreviva a lo largo del tiempo (540 días en Chaco y Corrientes y 570 días en Entre Ríos). Mediante un procedimiento de Bootstrap, a partir de resultados combinados del experimento de emergencia de plántulas y del experimento de supervivencia de plántulas, se estimaron las tasas de establecimiento, para todos los tratamientos: en clausura (barras negras) y en pastoreo (barras grises) con (V+) y sin (V-) vegetación herbácea (barras llenas y discontinuas, respectivamente). Las barras de error indican intervalos de confianza del 95%. Para el tratamiento pastoreo y con vegetación herbácea (V+) en Chaco la tasa de establecimiento fue igual a 0 dado que no sobrevivió ninguna planta para ese tratamiento...72

Figura 3.10 Modelo de transición entre los estados demográficos de las poblaciones leñosas en las sabanas de Chaco, Entre Ríos y Corrientes. Las cajas y flechas verdes indican los estadios demográficos de las plantas leñosas y sus transiciones, respectivamente. Entre llaves se resumen los resultados de los experimentos de germinación/emergencia y supervivencia para cada sitio (ordenados de arriba hacia abajo por aridez decreciente). El balance entre los resultados de ambos experimentos para cada sitio resultará en un efecto positivo, negativo o neutro sobre el establecimiento.....82

CAPÍTULO IV

Figura 4.1 A) Tasa de crecimiento relativo (RGR) en diámetro ($\text{mm} \cdot \text{mm}^{-1} \cdot \text{dia}^{-1}$) y B) en altura ($\text{cm} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{dia}^{-1}$) de las plantas *V. caven* y *V. aroma* sometidas a los distintos tratamientos de defoliación (D-: sin defoliación, D+ Media: frecuencia media de defoliación; D+ Alta: frecuencia alta de defoliación). Las barras indican el valor promedio y las barras de error el intervalo de confianza del 95%. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores frecuencia de defoliación (D), especie (Sp) o de la interacción (D × Sp)99

Figura 4.2 Número de ramificaciones generadas durante el tiempo que duró el experimento por las plantas de *V. caven* y *V. aroma* sometidas a los distintos tratamientos de defoliación (D-: sin defoliación, D+ Media: frecuencia media de defoliación; D+ Alta: frecuencia alta de defoliación). Las barras indican el valor promedio y las barras de error el intervalo de confianza del 95%. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores frecuencia de defoliación (D), especie (Sp) o de la interacción (D x Sp)..... 100

Figura 4.3 Tasa de crecimiento relativo (RGR) en biomasa aérea *total* ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{dia}^{-1}$) de las plantas de *V. caven* y *V. aroma* sometidas a los distintos tratamientos de defoliación (D-: sin defoliación, D+ Media: frecuencia media de defoliación; D+ Alta: frecuencia alta de defoliación). Las barras indican el valor promedio y las barras de error el intervalo de confianza del 95%. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores frecuencia de defoliación (D), especie (Sp) o de la interacción (D x Sp)..... 101

Figura 4.4 Tasa de crecimiento relativo (RGR) en biomasa radical ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{dia}^{-1}$) de las plantas de *V. caven* y *V. aroma* sometidas a los distintos tratamientos de defoliación (D-: sin defoliación, D+ Media: frecuencia media de defoliación; D+ Alta: frecuencia alta de defoliación). Las barras indican el valor promedio y las barras de error el intervalo de confianza del 95%. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores frecuencia de defoliación (D), especie (Sp) o de la interacción (D x Sp)..... 102

Figura 4.5 A) Biomasa de raíces gruesas (diámetro > 1mm; g/planta) y B) biomasa de raíces finas (diámetro < 1mm; g/planta) de las plantas de *V. caven* y *V. aroma* sometidas a los distintos tratamientos de defoliación (D-: sin defoliación, D+ Media: frecuencia alta de defoliación; D+ Alta: frecuencia media de defoliación). Las barras indican el valor promedio y las barras de error el intervalo de confianza del 95%. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores frecuencia de defoliación (D), especie (Sp) o de la interacción (D x Sp) 103

Figura 4.6 A) Relación biomasa aérea en pie / biomasa de raíces y B) relación biomasa aérea *total* / biomasa de raíces generada por las plantas de *V. caven* y *V. aroma* sometidas a los distintos tratamientos de defoliación (D-: sin defoliación, D+ Media: frecuencia alta de defoliación; D+ Alta: frecuencia media de defoliación). Las barras indican el valor promedio y las barras de error el intervalo de confianza del 95%. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores frecuencia de defoliación (D), especie (Sp) o de la interacción (D × Sp)104

Figura 4.7 A) Concentración (%) y B) Contenido de almidón (g/planta), estimado conjuntamente para en la base de tallo y raíz de las plantas de *V. caven* y *V. aroma* sometidas a tratamientos sin defoliación (D-) y a alta frecuencia de defoliación (D+ Alta). Las barras indican el valor promedio y las barras de error el intervalo de confianza del 95%. Los

asteriscos indican efectos significativos de los factores frecuencia de defoliación (D), especie (Sp) o de la interacción (D x Sp) 106

Figura 4.8 A) Tasa de crecimiento relativo (RGR) en diámetro ($\text{mm} \cdot \text{mm}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) y B) en altura ($\text{cm} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) de las plantas en los experimentos de defoliación en Entre Ríos. En el eje x se ubican los tratamientos de defoliación (D-: sin, D+: con). Las barras indican el valor promedio y las barras de error el intervalo de confianza del 95%. Los asteriscos indican efectos significativos del tratamiento de defoliación (D)108

Figura 4.9. A) Tasa de crecimiento relativo (RGR) en diámetro ($\text{mm} \cdot \text{mm}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) y B) en altura ($\text{cm} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) de las plantas en el experimento de defoliación en Chaco. En el eje x se ubican los tratamientos de defoliación (D-: sin, D+: con). Las barras indican el valor promedio y las barras de error el intervalo de confianza del 95%. Los asteriscos indican efectos significativos del tratamiento de defoliación (D)109

Figura 4.10. Tamaño del efecto del tratamiento de defoliación sobre A) la tasa de crecimiento relativo (RGR) en diámetro y B) la tasa de crecimiento relativo (RGR) en altura de las plantas de los experimentos llevados a cabo en una sabana húmeda en Entre Ríos y en una sabana semiárida en Chaco. Los cuadrados indican la diferencia entre las tasas de crecimiento promedio de plantas no defoliadas y defoliadas y las barras de error el desvío estándar de dicha diferencia..... 110

CAPÍTULO V

Figura 5.1. Modelo de transición entre los estados demográficos de las poblaciones leñosas en ecosistemas de sabanas con uso ganadero (desde semilla hasta árbol adulto). Las flechas verdes indican las transiciones entre diferentes estadios demográficos de las plantas leñosas. Las flechas azules indican interacciones positivas y las rojas negativas, directas (flechas enteras) o indirectas (flechas discontinuas) de la comunidad de herbáceas y/o del ganado sobre las distintas transiciones demográficas de las plantas leñosas. La flecha negra indica un efecto que varía de positivo a negativo dependiendo del sitio de estudio (ver capítulo III). Adaptado de Sankaran *et al.* (2004).....127

RESUMEN

La lignificación de sabanas es un fenómeno global que afecta la provisión de servicios ecosistémicos, como la producción de forraje, e incluso el rendimiento económico. Si bien se trata de un fenómeno multicausal, existe consenso acerca del impacto de los disturbios sobre la dinámica de las poblaciones leñosas responsables del proceso. Paralelamente a un aumento en la densidad de leñosas, la actividad ganadera se ha intensificado en las sabanas subtropicales. En esta tesis me focalicé en entender cómo el pastoreo y la vegetación herbácea afectan a semillas, plántulas y plantas juveniles leñosas entendiendo que su demografía está determinada por una red compleja de interacciones. Trabajé en 3 sitios de estudio que incluyen sabanas húmedas del Espinal y semiáridas del Chaco, donde *Vachellia caven* y *Vachellia aroma* son las especies responsables del proceso de lignificación. Mis resultados indican que el pastoreo y la vegetación herbácea actúan como cuellos de botella sobre algunas de las etapas del ciclo de vida de ambas especies. El pastoreo aumentó la disponibilidad de semillas de *V. caven* y, en todos los sitios de estudio, disminuyó la supervivencia de plántulas de ambas especies. Si bien la cobertura herbácea tuvo un efecto positivo sobre la tasa de emergencia de ambas especies, el efecto de la interacción entre plántulas leñosas y herbáceas dependió del sitio. El efecto del pastoreo sobre el establecimiento de plántulas resultó neutral en uno de los sitios, pero negativo en los otros. Finalmente, encontré que las plantas juveniles de ambas especies son tolerantes a la defoliación. Mis resultados sugieren que existe una ventana de tiempo identificable en la que el pastoreo podría manejarse de manera efectiva para controlar las primeras etapas del proceso de lignificación, en particular si se lo maneja en sincronía con la estacionalidad de las transiciones demográficas de los árboles.

Palabras clave: lignificación; pastoreo; sabanas neotropicales; demografía; *Vachellia aroma*, *Vachellia caven*.

Woody encroachment in subtropical savannas: interplay of grazing, woody and herbaceous plants.

ABSTRACT

Savanna woody encroachment is a global phenomenon that affects ecosystem services, such as forage production and economic yield. Although woody encroachment is a multi-causal phenomenon, there is consensus about disturbances' impact on woody population dynamics. During the last decades, livestock activity has been intensified in subtropical savannas and woody density has increased. In this thesis, I evaluated how grazing and herbaceous vegetation, acting in a complex network of interactions, affect woody plant seeds, seedlings, and saplings. I worked in 3 study sites that include humid and semi-arid savannas in the Espinal and the Chaco region of Argentina, where encroacher species are *Vachellia caven* and *Vachellia aroma*. My results indicate that grazing and herbaceous vegetation act as bottlenecks on some of the life cycle stages of both species. Grazing increased *V. caven* seeds availability and, in all the study sites, decreased both species seedling survival. Although herbaceous vegetation had a positive effect on the emergence rate of both species, its effect on seedling survival depended on the study site. Grazing effect on seedling establishment was neutral in one of the study sites but negative in the others. Finally, I found that saplings of both species tolerated defoliation. My results suggest that there is an identifiable time window in which grazing could be effectively managed to control the early stages of woody encroachment. For this purpose, stocking rates could be adjusted and synchronized with tree species phenology.

Keywords: grazing; savanna ecosystem; tree demography; *Vachellia aroma*; *Vachellia caven*; woody encroachment

CAPÍTULO I

La lignificación de las sabanas: Aumento de la densidad de *Vachellia caven* y *Vachellia aroma* en sabanas subtropicales, un proceso controlado por interacciones complejas.

Las sabanas constituyen uno de los principales biomas terrestres y se caracterizan por la co-dominancia árboles y pastos (Frost 1986, Frost y Robertson 1987, Archer 1990, Scholes y Archer 1997, Sankaran *et al.* 2004, Sankaran *et al.* 2005, Beerling y Osborne 2006). Si bien la proporción relativa de ambas formas de vida varía considerablemente entre distintas sabanas, se trata de ambientes conformados por un estrato herbáceo continuo, generalmente dominado por pastos, y un estrato discontinuo de arbustos y árboles (Archer 1990). Son sistemas muy dinámicos cuya proporción de herbáceas y leñosas puede cambiar principalmente con cambios en las precipitaciones, el contenido de nutrientes del suelo y el régimen de disturbios (Walker 1987, Skarpe 1991). Si bien gran parte de los ecosistemas terrestres catalogados como sabanas consisten en una matriz de pastos C4 y un dosel superior arbolado discontinuo, existe un debate acerca de si la fisiología de las gramíneas C4 es un requisito para que un ecosistema sea una sabana (Archibald *et al.* 2019). En esta tesis usaré el termino sabana para referirme a ecosistemas con una fisonomía determinada por una matriz continua de pastos y herbáceas de vía fotosintética C3 y/o C4 y un dosel arbóreo de no más de 200 individuos por hectárea.

Los ecosistemas de sabana aportan el 30% de la producción primaria neta, son claves en la regulación del ciclo del carbono, constituyen refugio y hábitat para la fauna silvestre, son reservas de biodiversidad y sitios para la conservación de especies de flora nativa (Scholes y Archer 1997, Sankaran *et al.* 2005, Grace *et al.* 2006, Kunst *et al.* 2014, Poulter *et al.* 2014, Liu *et al.* 2015, Murphy *et al.* 2016, Abreu *et al.* 2017). Además, las sabanas concentran gran parte de la actividad ganadera a escala global (Bourlière y Hadley 1970, Scholes y Archer 1997). Si bien disturbios como la sequía, el fuego y el pastoreo han influenciado su historia ecológica, en las últimas décadas se ha intensificado el régimen de

disturbios provocado por el ganado en estos ambientes. Paralelamente, se han documentado aumentos en la densidad y cobertura de plantas leñosas, una alteración conocida como *lignificación*. Esta alteración afecta las funciones ecosistémicas, especialmente la producción de forraje. En este sentido, la conservación de estos ecosistemas depende de evaluar en qué medida el pastoreo por ganado representa uno de los factores claves del proceso de lignificación. En esta tesis me concentré en estudiar algunos de los factores que podrían desencadenar el aumento de la densidad de especies nativas leñosas del género *Vachellia* en sabanas subtropicales húmedas y semiáridas. En particular, me focalicé en entender cómo las interacciones con la vegetación herbácea y el ganado bovino afectan a semillas, plántulas y plantas juveniles, entendiendo que su demografía está determinada por una red compleja de interacciones.

1.1 El proceso de lignificación en ecosistemas de sabana

Desde hace varias décadas se ha acumulado evidencia que sugiere que las sabanas de todo el mundo están siendo alteradas por fenómenos de lignificación y arbustización (Archer *et al.* 1995, Van Auken 2000, Knapp *et al.* 2008, Myers-Smith *et al.* 2011, O'Connor *et al.* 2014, Stevens *et al.* 2016). Este proceso fue documentado en todos los continentes y ocurre a través de gradientes ambientales amplios, incluyendo sistemas áridos, semiáridos y húmedos, con distinta historia biogeográfica (Briggs *et al.* 2005, Wiegand *et al.* 2005, Ward *et al.* 2013). La lignificación constituye un síntoma de alteración de los procesos ecosistémicos de sabanas y pastizales y es considerada uno de los determinantes más importantes en la disminución de la oferta de forraje en estos ecosistemas (Blaum *et al.* 2007, Parr *et al.* 2012).

Sus consecuencias son diversas e incluyen cambios en la composición de especies, cambios en los ciclos biogeoquímicos, en el ciclo hidrológico, disminución en la

disponibilidad de hábitat para la fauna y cambios en el albedo, entre otros (Dean *et al.* 1999, Scholes y Archer 1997, Archer *et al.* 2001, Huxman *et al.* 2005, Beltran-Przekurat *et al.* 2008, Kim y Jackson 2012, Noretto *et al.* 2012, Higgins *et al.* 2015). Particularmente, la lignificación de sabanas con uso ganadero amenaza la producción forrajera y el rendimiento económico (Tobler *et al.* 2003, Van Auken 2009, Eldridge *et al.* 2011, Ratajczak *et al.* 2012, Blaser *et al.* 2014, Honda y Durigan 2016, Archer *et al.* 2017). En muchos casos, el proceso de lignificación representa una transición a un estado estable y difícil de revertir (Scheffer y Carpenter 2003), dado que los cambios en la proporción de herbáceas y leñosas generan, a su vez, cambios en la dinámica interna del sistema que retroalimentan la persistencia del proceso (D'Odorico *et al.* 2012). Por ejemplo, cambios en el régimen de fuego por disminución de la cobertura herbácea y/o aumentos en la disponibilidad de propágulos leñosos facilitan la persistencia de las especies leñosas. En este sentido, resulta de especial relevancia entender las causas determinantes del proceso, de manera de aportar al desarrollo herramientas de manejo para controlarlo cuando todavía es posible.

La lignificación es un fenómeno multicausal, cuyos mecanismos son difíciles de desentrañar, sin embargo existe consenso acerca de que la intervención antrópica constituye uno de los principales desencadenantes del proceso (Van Auken 2009, Stevens *et al.* 2016). Los mecanismos que controlan la lignificación ocurren a diferentes escalas (Catford *et al.* 2009, 2012, Milbau *et al.* 2009, González-Moreno *et al.* 2014). Por un lado, el aumento de CO₂ atmosférico global, el cambio climático y el cambio en el régimen de precipitaciones serían determinantes globales del proceso (Bond y Midgley 2000, Köchy y Wilson 2001, Wigley *et al.* 2010, D'Odorico *et al.* 2012, Kulmatiski y Beard 2013, Stevens *et al.* 2016, Devine *et al.* 2017). Por otro lado, el cambio en el régimen de disturbios, especialmente del

pastoreo y del fuego, constituirían los principales determinantes del proceso de lignificación a escala local (Archer 1995, Scholes y Archer 1997, Van Auken 2000, Roques *et al.* 2001, Briggs *et al.* 2005, O'Connor *et al.* 2014, Archer *et al.* 2017). Si bien los determinantes globales resultan relevantes para predecir futuros patrones en ecosistemas que atraviesen procesos de lignificación, identificar los determinantes a escala local es primordial para el desarrollo de posibles estrategias de gestión (O'Connor *et al.* 2020). Sin embargo, aún no queda claro cómo los factores locales afectan las distintas tasas vitales de las leñosas responsables de los procesos de lignificación.

Los determinantes de la lignificación se pueden estudiar a través de una perspectiva demográfica basada en la o las especies leñosas responsables del proceso. Los factores que afectan las tasas vitales o transiciones demográficas a lo largo del ciclo de vida de una planta determinan la probabilidad de que una semilla pase por diferentes etapas y se convierta en un árbol adulto (Scholes y Archer 1997, Higgins *et al.* 2000, Jeltsch *et al.* 2000, Bond 2008). Así, la lignificación es modulada por diferentes mecanismos que controlan la transición entre los estadios del ciclo de vida de las especies leñosas (Sankaran *et al.* 2004, Sankaran *et al.* 2008, Holdo *et al.* 2014). Las primeras etapas de la vida de los árboles son críticas debido a su sensibilidad a los factores ambientales estresantes y a la competencia, herbivoría, depredación y parasitismo (Harper 1977, Donohue *et al.* 2010). Por tanto, representan un aspecto determinante de la densidad de árboles adultos, así como en la gestión del proceso de lignificación de sabanas (Kraaij y Ward 2006, Gignoux *et al.* 2009).

1.2 Modelos de competencia y modelos demográficos de cuello de botella

La coexistencia entre árboles y pastos en las sabanas se ha estudiado a través de dos enfoques: los modelos basados en la competencia y los modelos demográficos. Los primeros proponen

que la competencia por recursos (aéreos y subterráneos) y la diferenciación de nichos entre herbáceas y leñosas representan los principales mecanismos que permiten el equilibrio y la coexistencia entre ambas formas de vida (Walter 1971, Walker y Noy-Meir 1982). Esta visión ha sido discutida ya que la separación de nichos podría variar según la etapa del desarrollo ontogénico de las leñosas (Weltzin y McPherson 1997). Los modelos demográficos, alternativamente, proponen que factores abióticos y perturbaciones, como la herbivoría, los incendios y la variabilidad climática, son los responsables de la persistencia de árboles y pastos en las sabanas (Hochberg *et al.* 1994, Higgins *et al.* 2000, Jeltsch *et al.* 2000). Dado que la vulnerabilidad a estos factores cambia con la ontogenia de los árboles (Schupp 1995), los controles de las distintas tasas vitales cambiarán con la edad de las plantas. Se ha postulado que la integración de ambos modelos es un paso necesario para comprender la coexistencia entre árboles y pastos en las sabanas (Sankaran *et al.* 2004). Estudiar el papel que juegan la competencia entre árboles y pastos y los disturbios en las diferentes tasas vitales de las plantas leñosas y, finalmente, sobre el proceso de establecimiento, constituye una aproximación a la integración de ambos modelos.

Los pastos afectan el reclutamiento de especies leñosas mediante múltiples mecanismos que actúan simultáneamente (Scholes y Archer 1997, Lortie *et al.* 2004, Dickie *et al.* 2005, Maestre *et al.* 2005, Riginos y Young 2007, Maestre *et al.* 2009, Figura 1.1). Muchos estudios han documentado efectos negativos de los pastos y otras herbáceas sobre la supervivencia y reclutamiento de especies leñosas en ecosistemas de sabana (Walker y Noy-Meir 1982, Scholes y Archer 1997, Riginos y Young 2007, Riginos 2009, Macías *et al.* 2014, Morrison *et al.* 2019). La competencia entre ambas formas de vida podría ser tanto por los recursos aéreos (luz) como subterráneos (espacio, agua y nutrientes) (McConnaughay y

Bazzaz 1992, Scholes y Archer 1997, Jurena y Archer 2003). Sin embargo, también hay ejemplos en la literatura que indican que las tasas de emergencia, crecimiento y reclutamiento de algunas leñosas (por ej.: *Prosopis glandulosa*) no cambian con la biomasa de herbáceas (Brown y Archer 1999, Simmons *et al.* 2007). Incluso, se han documentado interacciones dominantes positivas entre pastos y leñosas, por ejemplo, por protección frente a excesiva radiación solar, calor o herbivoría (Western y Maitumo 2004, Smit *et al.* 2006, 2007, 2015, Good *et al.* 2014, Ansley *et al.* 2019).

A pesar del reconocimiento generalizado de que los grandes herbívoros afectan la estructura de las sabanas, aún existe incertidumbre sobre la dinámica de estos ambientes en respuesta a la herbivoría (Staver y Bond 2014). Si bien los herbívoros pueden provocar efectos de diferente magnitud y signo sobre las plantas leñosas, a menudo se asocia al pastoreo con aumentos de la densidad y cobertura leñosa y, por lo tanto, procesos de lignificación (van Vegten 1984, Archer 1995, Van Auken 2000, Roques *et al.* 2001, O'Connor *et al.* 2014, LaMalfa *et al.* 2021). Esto podría deberse, en parte, a que muchos de los estudios que abordan la temática se han centrado en el estudio de casos en los que se registra sobrepastoreo o se han basado en el efecto del pastoreo específicamente sobre algún estadio del ciclo de vida de las leñosas y no en el efecto final a través de varios estadios (Morello 1970, Fuentes *et al.* 1989, Adámoli *et al.* 1990, Holmgren 2002, Macías *et al.* 2014). Todo esto sugiere que análisis aislados del impacto de la herbivoría sobre algún estadio del ciclo de vida en particular resultan insuficientes para comprender su impacto global sobre las poblaciones leñosas (Herrera *et al.* 1994, Rey y Alcántara 2000, García 2001, Grellier *et al.* 2012, Morrison *et al.* 2019).

El impacto de la herbivoría sobre el reclutamiento de plantas leñosas depende del balance entre efectos *directos* e *indirectos*, positivos y negativos (Cipriotti y Aguiar 2012, Grellier *et al.* 2012). Varios son los efectos directos de los herbívoros sobre las semillas y plántulas leñosas. Por ejemplo, el consumo de frutos favorece la dispersión de semillas y en algunos casos acelera la germinación a través de la escarificación en el tracto digestivo de los animales (Fuentes *et al.* 1989, Traveset y Verdú 2002, Bodmer y Ward 2006, Venier *et al.* 2012a, Tjelele *et al.* 2015, Bravo *et al.* 2018, Figura 1.1). Los grandes herbívoros también pueden afectar la tasa de germinación de semillas y emergencia de plántulas mediante cambios en las condiciones abióticas de los micrositios (por deposición de heces, compactación del suelo por pisoteo, etc.) (Grellier *et al.* 2012, Macías *et al.* 2014, Tjelele *et al.* 2015, Figura 1.1). Además, el pastoreo también afecta de manera negativa la tasa de supervivencia de plántulas, a través del consumo (incidental o selectivo) y el daño mecánico por pisoteo (Brown y Archer 1988, Roques *et al.* 2001, Campos *et al.* 2011, Macías *et al.* 2014, Figura 1.1). Estos aspectos se abordan con mayor detalle en los capítulos II y III de esta tesis.

El pastoreo también ejerce efectos indirectos de diferente signo sobre las especies leñosas (Skarpe 1992, Scholes y Archer 1997, Sankaran *et al.* 2004, Riginos y Young 2007, Figura 1.1). Por ejemplo, dado que modifica la estructura de la vegetación, podría conducir a una reducción en la abundancia y diversidad de granívoros terrestres y, por tanto, mejorar indirectamente la disponibilidad de semillas leñosas (Milchunas *et al.* 1988, Jones 2000, Jones *et al.* 2003, Schmidt *et al.* 2005, Read y Cunningham 2010, Teman *et al.* 2021, Figura 1.1). Además, el pastoreo modula las relaciones entre plántulas leñosas y pastos (Figura 1.1). Por un lado, en ambientes donde domina la competencia, el consumo selectivo de herbáceas

tendría un efecto positivo sobre el reclutamiento de leñosas (Van Auken 2000, Bond 2008, Ward y Esler 2011, Grellier *et al.* 2012). Este efecto es particularmente importante, en sistemas pastoreados con alta carga y/o baja biomasa herbácea remanente (Riginos y Young 2007, Macias 2011). Por otro lado, en sistemas donde predomina la facilitación entre pastos y plántulas leñosas (por ej. por alta incidencia de radiación), el pastoreo podría ejercer un efecto indirecto negativo sobre las leñosas, mediado por el consumo de la matriz herbácea (Good *et al.* 2014). El pastoreo también puede modular la supervivencia de plantas leñosas y el proceso de lignificación mediante cambios en la frecuencia e intensidad de incendios naturales. Estos cambios están determinados por el consumo de la matriz herbácea y consecuente disminución de la disponibilidad de combustible vegetal (Archer 1995, Van Auken 2000, Roques *et al.* 2001, van Langevelde *et al.* 2003, Bond 2008, Villagra *et al.* 2009). Estos aspectos se abordan con mayor detalle en los capítulos II y III de esta tesis.

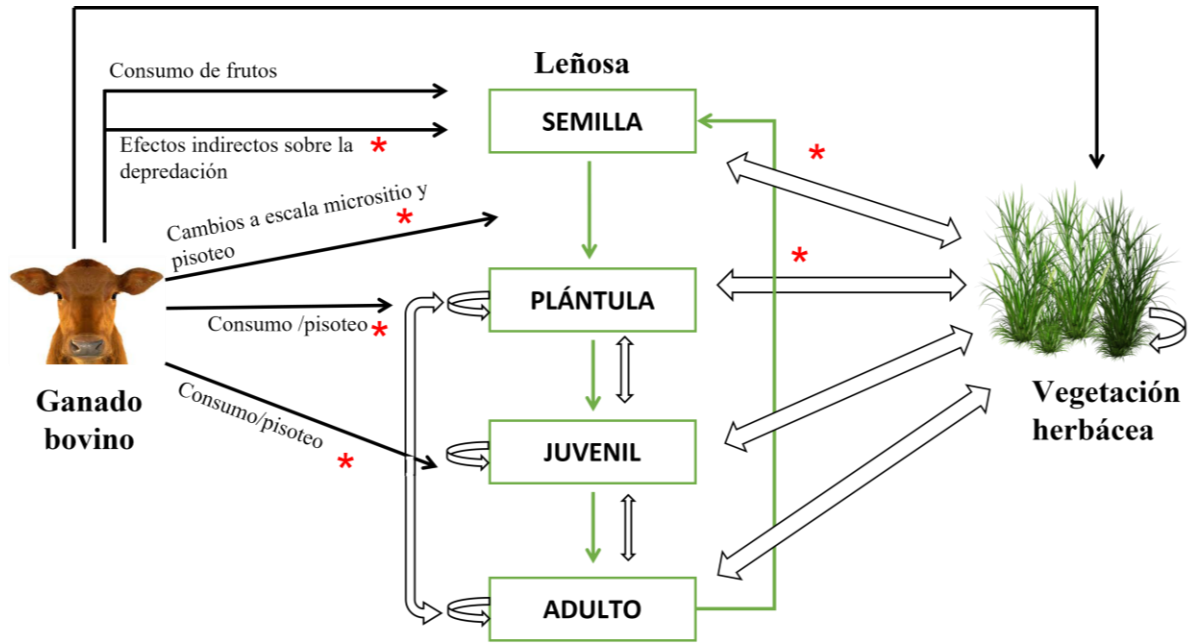


Figura 1.1. Modelo de transición entre estados demográficos de las poblaciones leñosas en ecosistemas de sabanas con uso ganadero (desde semilla hasta árbol adulto), integrando los modelos de coexistencia y demográficos. Las flechas verdes indican las transiciones entre diferentes estadios demográficos de las plantas leñosas. Las flechas negras continuas indican efectos directos o indirectos del ganado sobre distintos estadios del ciclo de vida de las leñosas, sobre sus transiciones y/o sobre la vegetación herbácea. Las flechas dobles indican competencia inter o intraespecífica. Con asteriscos rojos se señalan aquellos efectos estudiados en esta tesis. Se considera plántula a individuos menores de ~20 cm que tengan tallo verde, juveniles a individuos con tallo leñoso que aún no hayan entrado en edad reproductiva y adultos a individuos capaces de producir semillas viables. Adaptado de Sankaran *et al.* (2004).

Muchas especies cuentan con estrategias que disminuyen el impacto que los herbívoros generan sobre su desarrollo. Por un lado, el mecanismo de *resistencia* disminuye la calidad de la planta como alimento y, por lo tanto, se reduce la presión de consumo (Rausher 1992). Por otro lado, la *tolerancia* es la capacidad de la planta de recuperarse luego de un evento de remoción de biomasa, por ejemplo, por consumo (Crawley 1983, Rosenthal y Kotanen 1994). Ambas estrategias cambian con el estado ontogénico de la planta leñosa (Boege y Marquis 2005, Vesk 2006, Boege *et al.* 2011). En general, plantas más grandes son más tolerantes respecto a las más chicas por tener mayor cantidad de yemas y reservas acumuladas que aumentan la capacidad de rebrotar (Boege 2005). Sin embargo, existen

evidencias de que en algunas especies las plantas más jóvenes tienen mayor capacidad de tolerar la herbivoría que plantas de mayor edad (Weltzin *et al.* 1998). Estos aspectos se abordan en el capítulo IV de esta tesis.

1.3 Sabanas subtropicales en Argentina

Las sabanas subtropicales se extienden al sur del continente americano, en Brasil, Argentina y Uruguay, al norte del continente americano, en el sur de los Estados Unidos, al sur del continente africano y en el continente australiano (Archer 1990, Boutton *et al.* 1998, Macías 2011, Macías *et al.* 2014, Buisson *et al.* 2019, Semper-Pascual 2020, Buisson *et al.* 2021). En Argentina, ecosistemas de sabana se han descrito principalmente en las provincias fitogeográficas Chaqueña y del Espinal, aunque también en la porción mesopotámica de la provincia fitogeográfica Pampeana y en algunos sitios de la provincia Paranaense (Oyarzabal *et al.* 2018). En la provincia fitogeográfica Chaqueña los tipos de vegetación dominantes son bosques y sabanas con vegetación arbórea xerofítica de los géneros *Schinopsis*, *Prosopis*, *Aspidosperma* y *Vachellia* y un estrato herbáceo dominado por gramíneas cespitosas megatérmicas (Cabrera 1976, Oyarzabal *et al.* 2018). En la región de los bajos submeridionales se desarrollan sabanas abiertas con *Elionurus muticus* (Spreng.) Kuntze y otras gramíneas megatérmicas como *Bothriochloa* spp. y *Stapfochloa canterae* (Arechav.) P.M. Peterson. Al límite con la provincia fitogeográfica del Espinal, al centro y norte de la provincia de Corrientes se encuentran las sabanas con *Andropogon lateralis* Nees y *Paspalum notatum* Flügge con presencia de leñosas tales como *Prosopis affinis* Spreng., *Vachellia caven* (Molina) Seigler & Ebinger y *Celtis chichape* (Wedd.) Miq. (Oyarzabal *et al.* 2018).

En la provincia fitogeográfica del Espinal, la vegetación dominante es una combinación de especies arbóreas o arbustivas, en la que predominan las leguminosas mimosoideas, con un estrato herbáceo dominado por gramíneas cespitosas. Las unidades de vegetación de esta provincia se conocen como Ñandubayzal y Selva de Montiel, Espinillar, Algarrobal y Caldenal. En todos los casos dominan especies xerofíticas como *Prosopis affinis* Spreng., *Prosopis nigra* (Griseb.) Hieron., *Vachellia caven* y *Prosopis Caldenia* Burkart. Estas especies leñosas, generalmente son acompañadas por *Geoffroea decorticans* (Gillies ex Hook. & Arn.) Burkart, *Aspidosperma quebracho-blanco* Schltld. y *Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm. En todas las unidades de vegetación hay variedad de ambientes tales como bosques abiertos y sabanas con gramíneas megatérmicas o mesotérmicas de los géneros *Nassella*, *Leptochloa*, *Jarava*, *Piptochaetium* y *Elionurus* (Oyarzabal *et al.* 2018). Sabanas dominadas por palmeras son también frecuentes las unidades Ñandubayzal y Algarrobal, por ejemplo, las sabanas de *Butia yatay* (Mart.) Becc. del Palmar Grande de Colón o las sabanas dominadas por *Trithrinax campestris* (Burmeist.) Drude & Griseb. (Cabrera 1976, Lewis *et al.* 2009, Oyarzabal *et al.* 2018).

1.4 El proceso de lignificación en ecosistemas de sabana en Argentina

Las sabanas de las provincias fitogeográfica del Espinal y Chaqueña constituyen un bioma único en Sudamérica por su extensión e historia biogeográfica, que se encuentra actualmente amenazado por la actividad antrópica. En particular, constituyen refugios de fauna y flora silvestre que persiste en esta comunidad codominada por pastos y leñosas y son fuente de forraje para la ganadería, algunas veces de subsistencia (Casermeiro *et al.* 1999, Kunst *et al.* 2014, González-Roglich *et al.* 2015, Sabbatini *et al.* 2015a, 2015b). Ambas regiones se

localizan en zonas de desarrollo agrícola y urbano, motivo por el cual gran parte de su superficie se ha visto fuertemente reducida desde hace décadas (Brown *et al.* 2006).

En Argentina, como en el resto del Neotrópico y del mundo, diversos trabajos han documentado la lignificación de pastizales y sabanas e, incluso, la han identificado como un obstáculo para el desarrollo de la actividad ganadera (Feldman y Feldman 1987, Sabattini *et al.* 1999, Cabral *et al.* 2003, Anadón *et al.* 2014, González-Roglich *et al.* 2014, 2015, Macías *et al.* 2014, Stevens *et al.* 2017, Rosan *et al.* 2019, Figura 1.2). Paralelamente al proceso de lignificación, la actividad antrópica en las regiones Chaqueña y del Espinal se ha ido intensificando a través del avance de la agricultura y de la actividad ganadera (Arturi 2006). En particular, como consecuencia del corrimiento de actividades agrícolas en zonas que históricamente habían sido utilizadas para la cría de ganado, la presión de pastoreo bovino aumentó sobre ambientes de sabana (Calvi 2010, Macías 2011).

Si bien la lignificación de pastizales y sabanas en la región fue históricamente asociada con ambientes altamente pastoreados, degradación de la matriz herbácea, erosión del suelo y cambios en el régimen natural del fuego, otros trabajos han documentado procesos de lignificación asociados a la exclusión del pastoreo (Morello y Adámoli 1968, Morello 1970, Adámoli *et al.* 1990, Aronson 1992, Lewis *et al.* 1999, Holmgren 2002, Cabral *et al.* 2003, Ginzburg y Adámoli 2006, Van de Wouw *et al.* 2011, González-Roglich *et al.* 2012, Macías *et al.* 2014, Rolhauser y Batista 2014, Batista *et al.* 2018). Para la región, no existen hasta el momento trabajos que analicen el fenómeno de lignificación para sitios con diferentes regímenes hídricos. De hecho, son escasos los estudios que evalúan el efecto del pastoreo a lo largo de gradientes ambientales en Argentina (Lezama *et al.* 2013). Tampoco se conoce aún con precisión cuáles son los factores que afectan las distintas tasas vitales de

las especies dominantes y desencadenan el aumento de la densidad de árboles en estos ambientes.

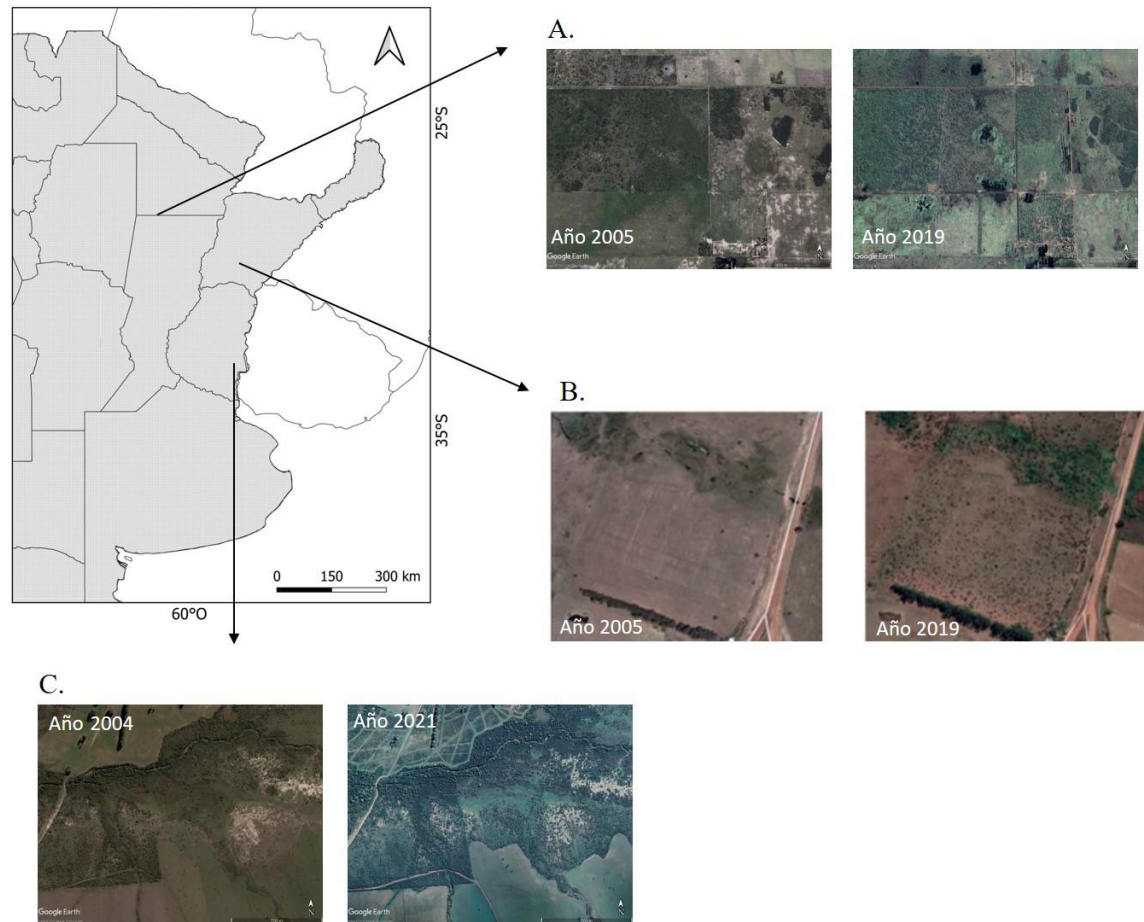


Figura 1.2. Imágenes satelitales de algunos sitios con fisonomía de sabana de la región Chaqueña y del Espinal, en los que se observa aumento de la cobertura de leñosas en el tiempo. A) sitios con fisonomía de sabana dominados por *Vachellia aroma* en la provincia de Chaco, Departamento Santa María de Oro, en los años 2005 y 2019; B) sitios con fisonomía de sabana dominados por *Vachellia caven* en la provincia de Corrientes, EEA INTA Mercedes, en los años 2003 y 2020; C) sitios con fisonomía de sabana dominados por *Vachellia caven* en la provincia de Entre Ríos, Departamento Uruguay, en los años 2004 y 2021. Fuentes: Google Earth 7.3.4 (2004, 2005, 2019, 2021), Barbera y Pizzio (2021).

1.5 Contexto ambiental

El contexto ambiental afecta la red de interacciones complejas entre leñosas, herbáceas y ganado. En primer lugar, se ha sugerido que el clima, las condiciones del suelo y los regímenes de disturbios afectan el signo y la magnitud de la interacción entre herbáceas y

leñosas (Scholes y Archer 1997, House *et al.* 2003, Bucini y Hanan 2007, Bond 2008, Bond y Midgley 2012, Moustakas *et al.* 2013, Soliveres y Maestre 2014). En particular, se ha propuesto que el balance de las interacciones entre plantas cambiaría de positivo, bajo condiciones más estresantes, a negativo - es decir, competitivas - cuando el estrés disminuye (Bertness y Callaway 1994, Pugnaire y Luque 2001, Callaway *et al.* 2002, Callaway 2007, February *et al.* 2013a). En segundo lugar, el efecto del pastoreo sobre las poblaciones leñosas también depende del contexto climático ya que la disponibilidad de recursos (por ej. agua) afecta la resistencia y la tolerancia a la herbivoría (Rosenthal y Kotanen 1994, Hawkes y Sullivan 2001, Wise y Abrahamson 2007, Gonzales *et al.* 2008, Lin *et al.* 2021). Es decir, la interacción entre disturbios como el pastoreo y el contexto climático podría tener resultados contrastantes sobre el proceso de lignificación (Grellier *et al.* 2012). La influencia del contexto climático sobre el proceso de lignificación es aún muy discutida, en parte porque la mayoría de los estudios son realizados bajo un solo tipo de régimen hídrico, abarcan una pequeña extensión espacial y, en general, focalizan sobre una sola variable respuesta (Sankaran *et al.* 2005).

Dado que el proceso de lignificación en sabanas ocurre a través de un marcado rango de condiciones ambientales, los estudios tendientes a examinar patrones, mecanismos y consecuencias de este proceso deberían abarcar, también, diferentes condiciones bioclimáticas. Por esta razón, en esta tesis me concentré en evaluar el impacto del pastoreo sobre el proceso de lignificación en un gradiente de aridez que incluye sabanas húmedas y semiáridas. El índice de aridez (IA, Trabucco *et al.* 2008) se calcula como la relación entre la precipitación media anual y la evapotranspiración potencial de un sitio (PMA/ETP). Dado que su definición incluye la demanda de agua atmosférica constituye una variable más

sensible para caracterizar el estrés ambiental que los valores de precipitación (Knapp y Smith 2001, Mazía *et al.* 2016). Valores más bajos de IA representan mayor aridez. Mientras que sitios con IA entre 0,2 y 0,5 son considerados semiáridos, sitios con IA mayores a 0,65 son considerados húmedos (Trabucco y Zomer 2018). Los sitios de estudio de esta tesis incluyen dos sitios de sabanas húmedas (IA = 0,67 y 0,74) y un sitio de sabana semiárida (IA = 0,49).

1.6 Especies del género *Vachellia*

Vachellia (anteriormente *Acacia*) es un género de árboles ampliamente extendido, que posee muchas especies que han sido reportadas como responsables de la lignificación de sabanas en África, Australia, Medio Oriente y Sudamérica (Fuentes *et al.* 1989, Midgley y Bond 2001, Moleele *et al.* 2002, Goheen *et al.* 2004, Wiegand *et al.* 2005, Riginos y Young 2007, Balfour y Midgley 2008, Van de Wouw *et al.* 2011, Wilson *et al.* 2011, Grellier *et al.* 2012, O'Connor *et al.* 2014). El aumento en densidad y abundancia de plantas de estas especies, en general, se asocia a ecosistemas perturbados o pastoreados (Gutiérrez y Armesto 1981, Armesto y Pickett 1985a, Aronson 1992, Shayo y Udén 1998, Pratolongo 2000, Pratolongo *et al.* 2003, Holmgren 2002, Tálamo y Caziani 2003, Funes *et al.* 2007, Van de Wouw *et al.* 2011). En particular, *Vachellia caven* (Molina) Seigler & Ebinger (anteriormente *Acacia caven*) y *Vachellia aroma* (Gillies ex Hook. & Arn.) Seigler & Ebingeres (anteriormente *Acacia aroma*) son dos especies dominantes y ampliamente distribuidas en las sabanas de Argentina y de América del Sur en general (Cialdella 1984, Fuentes *et al.* 1986, Casermeiro *et al.* 2001, Macías *et al.* 2014, Sabbattini *et al.* 1999, Van de Wouw *et al.* 2011). En nuestro país han sido identificadas como responsables del proceso de lignificación de zonas de sabana abierta en las provincias fitogeográficas del Espinal y Chaqueña (Kunst *et al.* 2001, Sabbattini *et al.* 1999, Macías 2011, Macías *et al.* 2014, Coria *et al.* 2021).

1.7 Objetivos e hipótesis de trabajo

Objetivo general: Estudiar en qué medida el pastoreo por ganado bovino y las interacciones con la vegetación herbácea, actuando bajo distintos contextos ambientales, afectan las distintas tasas vitales de las leñosas dominantes y promotoras del proceso de lignificación de sabanas subtropicales húmedas y semiáridas.

Objetivos específicos:

- 1) En sabanas húmedas del Espinal, estudiar en qué medida el pastoreo por ganado bovino y la competencia generada por la vegetación herbácea residente controlan las tasas de depredación de semillas, emergencia de plántulas, supervivencia y, de manera integral, el establecimiento de *V. caven* (Capítulo II).
- 2) En sabanas húmedas del Espinal y semiáridas del Chaco comparar el efecto del pastoreo por ganado bovino y la vegetación herbácea sobre las primeras etapas de vida - emergencia y supervivencia - y sobre el establecimiento de las leñosas dominantes y promotoras del proceso de lignificación (Capítulo III).
- 3) Examinar en qué medida las especies leñosas dominantes y promotoras del proceso de lignificación de sabanas húmedas del Espinal y semiáridas del Chaco son tolerantes a la herbivoría una vez establecidas y cómo varía la tolerancia bajo distintas frecuencias de defoliación (Capítulo IV).

Hipótesis

Hipótesis asociadas al objetivo 1:

1a.- En las sabanas húmedas del Espinal, el pastoreo disminuye el consumo de semillas de *V. caven* dado que afecta negativamente a la comunidad de granívoros (Jones 2000, Jones *et al.* 2003, Schmidt *et al.* 2005, Read y Cunningham 2010, Teman *et al.* 2021).

1b.- En las sabanas húmedas del Espinal, el pastoreo reduce la emergencia de plántulas de *V. caven* por efecto del pisoteo, mientras que la vegetación herbácea no tiene efecto sobre la emergencia de plántulas ya que se ha reportado para varias especies de los géneros *Vachellia* y *Prosopis* que la disponibilidad de luz no limita la germinación (Brown y Archer 1989, 1999, O'Connor 1995, Funes y Venier 2006, Kulkarni *et al.* 2007)

1c.- En las sabanas húmedas del Espinal, el pastoreo, por un lado, reduce la supervivencia de las plántulas directamente a través del pisoteo y del consumo. Por otro lado, indirectamente aumenta la supervivencia de plántulas de *V. caven*, al relajar la competencia entre leñosas y herbáceas, a través del consumo de pastos. La vegetación herbácea reduce la supervivencia de las plántulas por competencia (Aranda 2020, Macías 2011, Grellier *et al.* 2012, Macías *et al.* 2014, Morrison *et al.* 2019).

1d.- Los efectos finales del pastoreo y la vegetación herbácea sobre el establecimiento de las plantas leñosas constituyen una red compleja de interacciones difícil de predecir. En base a la observación de que la lignificación avanza desde hace décadas en sabanas con uso ganadero en la región, propongo que el pastoreo y la consecuente disminución de la biomasa herbácea aumentan el establecimiento de *V. caven*.

Hipótesis asociadas al objetivo 2:

2a - La tasa de emergencia es mayor en sabanas húmedas y, en todos los casos, el pastoreo la disminuye. Al igual que en el capítulo II de esta tesis, sugiero, por un lado, que el pastoreo reduce la emergencia de plántulas de *Vachellia* por efecto directo del pisoteo (Macías *et al.* 2014, Tjelele *et al.* 2015). Por otro lado, sugiero que la vegetación herbácea no tiene efecto sobre las tasas de emergencia dado que la germinación y emergencia no se vería limitada por la disponibilidad de luz como se ha reportado para varias especies de los géneros *Vachellia* y *Prosopis* (Brown y Archer 1989, 1999, O'Connor 1995, Funes y Venier 2006, Kulkarni *et al.* 2007).

2b - El balance de las interacciones entre la vegetación herbácea y las plántulas de *Vachellia* es más negativo (competencia) en sabanas húmedas - y más productivas - que en sabanas semiáridas (Bertness y Callaway 1994, Scholes y Archer 1997, Brooker y Callaghan 1998).

2c- En todos los sitios, el pastoreo, por un lado, reduce la supervivencia de las plántulas directamente a través del pisoteo y del consumo (Macías *et al.* 2014, Morrison *et al.* 2019). Por otro lado, tiene un efecto indirecto positivo sobre las plántulas de *Vachellia* mediado por el consumo de la biomasa de pastos y la consecuente relajación de la competencia con la matriz herbácea. Este efecto indirecto resulta más positivo en aquellos sitios donde la competencia sea mayor (e.i., sabanas húmedas, Bertness y Callaway 1994, Scholes y Archer 1997, Brooker y Callaghan 1998).

2d- En base a la observación de que la lignificación avanza desde hace décadas en sabanas con uso ganadero en la región y a partir a partir del equilibrio de todos los mecanismos que actúan conjuntamente sobre distintas etapas del ciclo de vida de las leñosas, propongo que el pastoreo y consecuente disminución de la biomasa herbácea aumentan el establecimiento de

V. caven y *V. aroma* en todos los sitios del gradiente. Este efecto resulta de mayor magnitud en las sabanas húmedas, donde el consumo de la biomasa herbácea por el pastoreo tiene un impacto más positivo sobre las plántulas leñosas que en sitios áridos, donde la competencia es más débil (ver hipótesis 2b y 2c).

Hipótesis asociadas al objetivo 3:

3a.- Dado que las plantas del género *Vachellia* han sido descritas como conspicuas en ambientes con alto nivel de disturbios, mi hipótesis es que ambas especies son tolerantes a la defoliación y que la tolerancia disminuirá con el aumento de la frecuencia de defoliación (Tálamo y Caziani 2003, Funes *et al.* 2007, Van de Wouw *et al.* 2011).

3b.- Dado que la disponibilidad de recursos incide sobre las reservas disponibles que facilitan el rebrote, mi segunda hipótesis es que en sabanas húmedas la tolerancia es mayor que en sabanas semiáridas (Rosenthal y Kotanen 1994, Hawkes y Sullivan 2001, Wise y Abrahamson 2007).

1.8 Estructura de la tesis

Esta tesis tiene cinco capítulos, el presente (capítulo I) como introducción, tres capítulos que contienen datos originales generados a través de experimentos manipulativos y un capítulo final de discusión general e integración de los resultados anteriormente mencionados. Los tres capítulos de resultados mantienen una estructura común, con una introducción, metodología detallada, resultados obtenidos y una última sección de discusión y conclusiones.

El capítulo II desarrolla el objetivo 1 y se titula “Efectos del pastoreo y la vegetación herbácea sobre el establecimiento de *Vachellia caven* en una sabana húmeda en la provincia

de Entre Ríos”. En este capítulo presento y discuto los resultados de distintos experimentos realizados en una sabana húmeda. En ellos manipulé la presencia de pastoreo bovino y la cobertura de vegetación herbácea para evaluar sus efectos sobre la depredación de semillas, germinación y emergencia, supervivencia y establecimiento de plántulas de *V. caven*.

El capítulo III desarrolla el objetivo 2 y se titula “Efecto del pastoreo y la vegetación herbácea sobre el establecimiento de plantas leñosas en un gradiente de aridez”. En este capítulo presento y discuto los resultados de distintos experimentos realizados en sabanas dominadas por el género *Vachellia*, a través de un gradiente de aridez, que representa un gradiente de estrés y productividad, en las provincias de Corrientes, Entre Ríos y Chaco. En estos experimentos manipulé la presencia de pastoreo bovino y la cobertura de vegetación herbácea para evaluar sus efectos sobre la germinación y emergencia, supervivencia, crecimiento y establecimiento de plántulas de *V. caven* y *V. aroma*.

El capítulo IV desarrolla el objetivo 3 y se titula “Efectos de la defoliación sobre plantas leñosas juveniles de *Vachellia caven* y *Vachellia aroma*”. En este capítulo presento y discuto los resultados de tres estudios, uno en condiciones controladas y otros dos a campo. El experimento bajo condiciones controladas fue realizado en macetas en un jardín común, para evaluar la tolerancia a distintas frecuencias de defoliación de plantas de *V. caven* y *V. aroma*. Los dos experimentos de defoliación a campo fueron realizados sobre plantas naturalmente establecidas de ambas especies, en ambientes de sabana húmeda y semiárida.

Finalmente, en el capítulo V enumero los principales resultados obtenidos, presento una visión general e integradora del trabajo y expongo la relevancia y significado de los principales hallazgos de esta tesis. Integro la información obtenida para la comprensión de los determinantes del proceso de lignificación a través de un gradiente ambiental, lo que

constituye una herramienta fundamental e imprescindible como puntapié inicial de acciones tendientes al control de este fenómeno.

CAPÍTULO II

Efectos del pastoreo y la vegetación herbácea sobre el establecimiento de *Vachellia caven* en una sabana húmeda en la provincia de Entre Ríos ⁽¹⁾

¹ Mochi, L. S., Mazía N., Biganzoli, F & Aguiar, M.R. (2022). Contrasting effects of grazing on the early stages of woody encroachment in a Neotropical savanna. *Basic and Applied Ecology*. 60, 13-24. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2022.01.007>

2.1 Introducción

El papel que juegan la comunidad de herbívoros y la vegetación herbácea en el reclutamiento de plantas leñosas está determinado por múltiples mecanismos que operan en una red de interacciones complejas (Archer 1995, Scholes y Archer 1997, Cipriotti y Aguiar 2012). En particular, el pastoreo modifica el reclutamiento y establecimiento de las plantas leñosas a través de mecanismos *directos* o *indirectos* que actúan sobre los distintos estadios del ciclo de vida. En ese sentido, el efecto neto global sobre el proceso de lignificación dependerá del sentido - positivo, negativo o neutral - y de la magnitud de sus efectos sobre cada una de las etapas del continuum semilla-planta adulta (Figura 1.1, capítulo I, Sankaran *et al.* 2004).

El pastoreo modifica la disponibilidad y viabilidad de semillas leñosas mediante diferentes mecanismos. Un efecto directo positivo ampliamente reportado es el rol de los grandes herbívoros como agentes de dispersión. En particular, gran parte de las especies leñosas responsables del proceso de lignificación pertenecen a la familia Fabaceae y se caracterizan por tener frutos nutritivos y apetecibles para los herbívoros (Becker *et al.* 1984, Oduol *et al.* 1986, Mandle *et al.* 2011, Rundel *et al.* 2014). Especialmente en situaciones de disponibilidad de forraje limitada, el ganado suele consumir estos frutos y dispersar sus semillas (Scholte 1992, Moleele 1998, Brown y Archer 1989, Kneuper *et al.* 2003, Tews *et al.* 2004, Katjiua y Ward 2006). Además, se ha documentado que el paso de las semillas a través del tracto digestivo de algunos animales reduce la dureza del tegumento y aumenta las chances de germinación en algunas especies leñosas (Fuentes *et al.* 1989, Traveset y Verdú 2002, Kneuper *et al.* 2003, Bodmer y Ward 2006, Venier *et al.* 2012a, Tjelele *et al.* 2015). Mediante impactos directos e indirectos en las comunidades de granívoros, el pastoreo también afecta las tasas de depredación de semillas. Se ha documentado que el ganado reduce

la abundancia y diversidad de granívoros, muchos de los cuales son depredadores eficaces que destruyen las semillas al consumirlas, ya sea por competencia directa como mediante cambios en la estructura de la vegetación (Milchunas *et al.* 1988, Lima y Dill 1990, Heske y Campbell 1991, Ostfeld *et al.* 1997, Keesing 1998, Eccard *et al.* 2000, Jones 2000, Jones *et al.* 2003, Schmidt *et al.* 2005, Honek *et al.* 2009, Read y Cunningham 2010). El consumo de la matriz de pastos reduce la cantidad y calidad de refugio disponible para pequeños mamíferos (por ejemplo, roedores), y, por ende, la tasa de depredación de semillas. A pesar de la relevancia de la depredación de semillas por pequeños mamíferos en muchos ecosistemas, y en particular sobre el proceso de lignificación, este factor es generalmente ignorado en los estudios demográficos de árboles en sabanas (Miller 1994, Midgley y Bond 2001, Shaw *et al.* 2002, Goheen *et al.* 2004, Walters *et al.* 2005, Vaz Ferreira *et al.* 2011, Busch *et al.* 2012, Stanton *et al.* 2018, Morrison *et al.* 2019, Teman *et al.* 2021). El balance entre distintos efectos directos e indirectos determinará el efecto neto del pastoreo sobre las semillas. Dado que la disponibilidad de propágulos es el primer filtro que desencadena el proceso de establecimiento de una especie (Chaneton *et al.* 2012), examinar el efecto neto de los herbívoros sobre la disponibilidad de semillas contribuye a comprender uno de los mecanismos detrás del proceso de lignificación.

Los herbívoros también pueden ejercer distintos efectos sobre los procesos de germinación de semillas y emergencia de plántulas. Por un lado, las deposiciones generan cambios en el ambiente abiótico, tales como aumentos de humedad, temperatura y nutrientes, que podrían favorecer las tasas de germinación (Grellier *et al.* 2012, Tognetti *et al.* 2019). Por otro lado, tanto mediante pisoteo directo como por compactación del suelo se han

reportado efectos negativos del ganado sobre la tasa de emergencia de plántulas (Macías *et al.* 2014, Tjelele *et al.* 2015).

De manera similar, los efectos directos e indirectos del pastoreo sobre la supervivencia de las plántulas tienen distintas facetas. Por un lado, el pastoreo puede reducir directamente la supervivencia de las plántulas a través del pisoteo y/o el consumo activo, dado que muchas de las leñosas tienen buena calidad forrajera, o incidental dado que la leñosa puede estar inmersa en una matriz de pastos y entrar accidentalmente en el bocado (Brown y Archer 1989, Roques *et al.* 2001, Augustine y McNaughton 2004, Baraza *et al.* 2007, Macias *et al.* 2014, Smit *et al.* 2015, Tjelele *et al.* 2015, Morrison *et al.* 2019). Por otro lado, a través del consumo de pastos, el pastoreo puede afectar indirectamente la supervivencia de plántulas leñosas mediante la relajación de la interacción entre árboles y herbáceas (Brown y Archer 1989). En ambientes donde domina la competencia, el consumo de los pastos por el ganado tendría un efecto positivo sobre la supervivencia y reclutamiento de leñosas (Van Auken 2000, Bond 2008, Ward y Esler 2011, Grellier *et al.* 2012). Sin embargo, dado que el efecto de las herbáceas sobre las plantas leñosas no es siempre negativo, en sistemas donde predomine la facilitación, el pastoreo podría ejercer un efecto indirecto negativo sobre las plántulas leñosas (Western y Maitumo 2004, Smit *et al.* 2006, 2007, Good *et al.* 2014, Smit *et al.* 2015, Ansley *et al.* 2019).

En este capítulo, a través de experimentos manipulativos, evalué los efectos directos e indirectos del pastoreo por bovinos y de la vegetación herbácea sobre diferentes estadios del ciclo de vida de *Vachellia caven*, desde semilla hasta su establecimiento exitoso. En particular, analicé el efecto del pastoreo y de la vegetación herbácea sobre (1) la tasa de depredación de semillas; (2) la tasa de emergencia; (3) la supervivencia de plántulas y,

finalmente, (4) la tasa de establecimiento como resultado de los tres procesos anteriores. En este capítulo, testeé las siguientes hipótesis asociadas al primer objetivo específico de esta tesis:

1a.- En las sabanas húmedas del Espinal, el pastoreo disminuye el consumo de semillas de *V. caven* dado que afecta negativamente a la comunidad de granívoros (Jones 2000, Jones *et al.* 2003, Schmidt *et al.* 2005, Read y Cunningham 2010, Teman *et al.* 2021).

1b.- En las sabanas húmedas del Espinal, el pastoreo reduce la emergencia de plántulas de *V. caven* por efecto del pisoteo, mientras que la vegetación herbácea no tiene efecto sobre la emergencia de plántulas ya que se ha reportado para varias especies de los géneros *Vachellia* y *Prosopis* que la disponibilidad de luz no limita la germinación (Brown y Archer 1989, 1999, O'Connor 1995, Funes y Venier 2006, Kulkarni *et al.* 2007)

1c.- En las sabanas húmedas del Espinal, el pastoreo, por un lado, reduce la supervivencia de las plántulas directamente a través del pisoteo y del consumo. Por otro lado, indirectamente aumenta la supervivencia de plántulas de *V. caven*, al relajar la competencia entre leñosas y herbáceas, a través del consumo de pastos. La vegetación herbácea reduce la supervivencia de las plántulas por competencia (Aranda 2020, Macías 2011, Grellier *et al.* 2012, Macías *et al.* 2014, Morrison *et al.* 2019).

1d.- Los efectos finales del pastoreo y la vegetación herbácea sobre el establecimiento de las plantas leñosas constituyen una red compleja de interacciones difícil de predecir. En base a la observación de que la lignificación avanza desde hace décadas en sabanas con uso ganadero en la región, propongo que el pastoreo y la consecuente disminución de la biomasa herbácea aumentan el establecimiento de *V. caven*.

2.2. Materiales y métodos

2.2.1 Sitio de Estudio

Llevé a cabo tres experimentos en una sabana dominada por *Vachellia caven* (anteriormente *Acacia caven*) y, en menor medida, *Prosopis affinis* en la Reserva Natural Multipropósito “Estancia Centella” en el centro este de la provincia de Entre Ríos, Argentina (32° 46’S, 58° 27’O). La temperatura media anual es de 17,5° C y la precipitación media anual 1139 mm (registro histórico de 1981 a 2010, INTA 2019), concentrada principalmente entre la primavera y principios del otoño (octubre – marzo). Durante el primer año de los experimentos, las precipitaciones totales estuvieron por encima del registro histórico (1835 mm), mientras que las precipitaciones del año siguiente fueron similares al registro histórico (1135 mm). Los suelos dominantes son vertisoles e inceptisoles en la zona de inundación del río Gualeguaychú. La comunidad de herbáceas está compuesta principalmente por gramíneas de los géneros *Briza*, *Bromus*, *Chascolytrum*, *Melica*, *Nassella*, *Piptochaetium* y *Schizachyrium*. Se trata de una comunidad principalmente dominada por especies con vía fotosintética C3. Los arbustos dominantes pertenecen a los géneros *Baccharis* y *Austroeupatorium* (Sabattini *et al.* 2015a, Sabattini comunicación personal).

El régimen de disturbios está controlado por el pastoreo de ganado bovino bajo un régimen rotativo, con una carga de ~ 0,4 EV/ha, que resulta un nivel adecuado para este tipo de ambiente (Sabattini *et al.* 2015a) y los incendios han sido suprimidos durante décadas. Dado que la actividad antrópica se ha desarrollado en la zona desde hace décadas, la abundancia de fauna nativa es baja y por lo tanto el estrato herbáceo es consumido casi exclusivamente por el ganado bovino. Durante el tiempo que duraron mis experimentos, en ninguna visita encontré evidencia de actividad o presencia de herbívoros medianos/grandes

en el área de estudio, a excepción del ganado bovino. Entre los roedores granívoros de la zona se han descrito las especies *Oligoryzomys flavescens*, *O. nigripes*, *Calomys laucha*, *C. musculinus* (Udrizar Sauthier *et al.* 2008). Los roedores sigmodontinos son conocidos como consumidores de semillas, especialmente durante el otoño y el invierno, cuando la actividad de los artrópodos es baja (Ellis *et al.* 1988, Bilenca *et al.* 1992). Además de los roedores, una especie potencialmente granívora de semillas de *V. caven* que se registra en la zona es el ave *Rhea americana* (Aronson 1992). Si bien existe evidencia anecdótica de la capacidad de las hormigas de transportar semillas de *V. caven* (Ferrerías *et al.* 2018), desafortunadamente no hay información sobre el efecto potencial de la granivoría de los artrópodos sobre esta especie.

2.2.2 Diseño experimental

En el área de la Reserva Natural “Estancia Centella” seleccioné al azar 4 sitios de sabana (en adelante bloques) apartados aproximadamente 500 m entre sí. En octubre de 2016, en cada bloque instalé, con boyero eléctrico de un alambre, una clausura de 30 m × 30 m que impedía el ingreso de ganado bovino y establecí experimentos con un diseño de parcelas divididas con dos factores. Cada clausura y una superficie adyacente bajo pastoreo constituyeron las parcelas principales de dos tratamientos contrastantes, clausura y pastoreo. Bajo la condición de pastoreo, el ganado no estaba confinado, sino que pastoreaba libremente en un potrero de ~250 ha. Dentro de las parcelas principales (clausura y pastoreo), en círculos de 30 cm de diámetro establecí aleatoriamente subparcelas con o sin vegetación herbácea (V+ y V-, respectivamente). De esta forma, los cuatro tratamientos resultantes fueron: clausura al ganado con vegetación herbácea, clausura al ganado sin vegetación herbácea, pastoreo con vegetación herbácea y pastoreo sin vegetación herbácea. El número de subparcelas dentro de

cada parcela difirió entre experimentos (ver detalles en la descripción de cada experimento, Figura 2.1). Para la ubicación de las subparcelas evité áreas debajo del dosel arbóreo, con el fin de evitar interacción con árboles adultos. La remoción de la vegetación herbácea tiene como finalidad disminuir la intensidad de las interacciones entre la matriz herbácea y las plántulas leñosa y permite evaluar el signo de la interacción herbácea-leñosa (bajo clausura) y su interacción con el pastoreo. La remoción de herbáceas en los tratamientos correspondientes (V-) la realicé manualmente, cortando toda la vegetación con una azada y tijeras, de manera de causar la menor alteración posible del suelo. Determiné que el área de remoción fuera de 30 cm de diámetro, teniendo en cuenta que el área promedio del bocado de un bovino es de 170 cm^2 (Laca *et al.* 1992). A partir de este valor, suponiendo que el bocado es circular, calculé el diámetro de un bocado ($\sim 15 \text{ cm}$) y corté la vegetación herbácea en un área mayor a dos bocados. Desde que instalé las clausuras y durante el tiempo que duraron los experimentos (octubre 2016 a noviembre 2018), en tres visitas removí biomasa de las clausuras y de las áreas bajo pastoreo para estimar la biomasa aérea generada bajo ambas condiciones. El primer corte fue en la primera primavera (octubre de 2017), el segundo en el verano siguiente (enero de 2018) y el tercero en la segunda primavera (noviembre de 2018). Coseché 10 cuadrantes ($20 \text{ cm} \times 50 \text{ cm}$) por cada bloque (5 en clausura y 5 en pastoreo) que sequé a $60 \text{ }^\circ\text{C}$ y pesé. En promedio, la biomasa vegetal en las clausuras fue mayor que en las áreas de pastoreo (promedio clausura = 503 g/m^2 , DE = $167,8 \text{ g/m}^2$; promedio pastoreo = 124 g/m^2 , DE = $67,1 \text{ g/m}^2$; $p < 0,01$).

Para todos los experimentos, en 2016 y 2017 coseché semillas de más de 50 individuos adultos en el sitio de estudio durante los meses de marzo y abril, cuando los frutos estaban maduros y aún en el árbol.

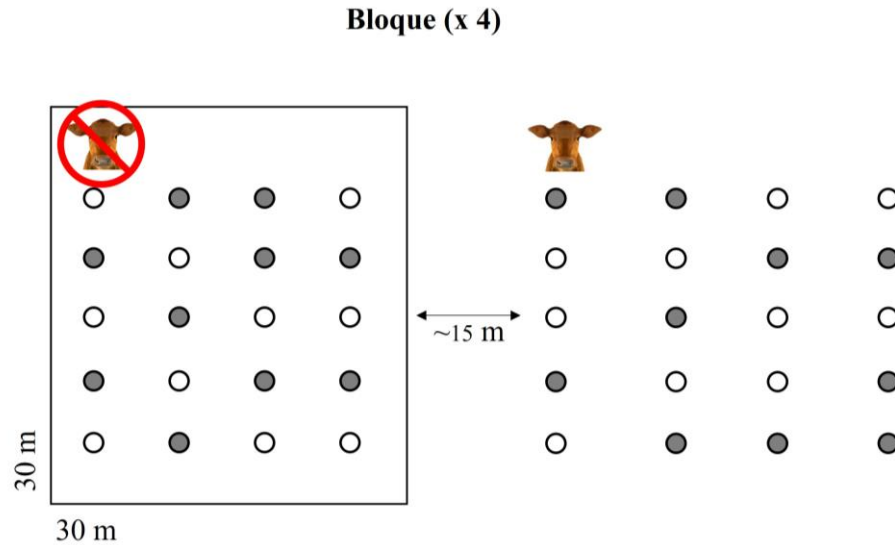


Figura 2.1 Diseño experimental de parcelas divididas. En 4 bloques, cada clausura y un área adyacente bajo condiciones de pastoreo constituyeron las dos parcelas principales. Las subparcelas, de 30 cm de diámetro, con (V+) y sin vegetación (V-) están representadas por círculos grises y blancos, respectivamente. El número de subparcelas utilizadas difirió entre los experimentos (ver descripción de cada experimento para más detalles).

a) Depredación de semillas (experimento 1)

Para evaluar los efectos del pastoreo y la vegetación herbácea sobre la depredación de semillas de *V. caven*, a campo, llevé a cabo un experimento de cafetería de semillas en junio de 2018, época del año en que los frutos ya habían madurado y sus semillas estaban visibles, caídas en el suelo, para ser consumidas por granívoros. En cada parcela principal (clausura o pastoreo) de cada uno de los cuatro bloques, establecí al azar cuatro subparcelas con y cuatro subparcelas sin vegetación herbácea (V+/V-). En el centro de cada subparcela coloqué una caja de Petri con 15 semillas (cuatro cajas de Petri \times cuatro tratamientos \times cuatro bloques = 64 cajas). Las cajas de Petri permanecieron en el campo durante cuatro días, ya que mediante ensayos preliminares estimé ese tiempo como suficiente para evaluar la depredación sobre las semillas de *V. caven*, y dado que ensayos de cafetería con otras especies leñosas fueron realizados con una duración menor o similar (Busch *et al.* 2012, Teman *et al.* 2021). Al

finalizar ese período cuantifiqué la tasa de depredación de semillas para cada tratamiento como la proporción de semillas perdidas respecto del total de semillas ofrecidas.

b) Germinación de semillas y emergencia de plántulas (experimento 2)

En cada parcela principal (clausura o pastoreo) de cada bloque, establecí al azar 10 subparcelas con y 10 subparcelas sin vegetación herbácea (V+/V-) y en el centro de cada una sembré cinco semillas escarificadas en un tubete (90cm³) de plástico de superficie abierta y fondo cerrado pero permeable, por el que corría verticalmente el flujo de agua. Llené los tubetes con suelo de cada subparcela y los enterré en el suelo de manera que no fueran visibles (Figura 2.2A). Dado que *V. caven* presenta dormición física, previamente había escarificado las semillas mediante abrasión manual con papel de lija dado que demostró ser el método más efectivo en ensayos anteriores (Franco y Feltrin 1994, Funes y Venier 2006, Ferreras y Galetto 2010, Venier *et al.* 2012b, Venier *et al.* 2013). Coloqué un total de 160 tubetes (10 tubetes × cuatro tratamientos × cuatro bloques). La siembra en tubetes me permitió, luego de 28 días desde la siembra, identificar el destino de cada una de las cinco semillas sembradas (por ej., germinación y emergencia, pudrición, pérdida). Con estos datos estimé, para cada tratamiento, la que denominé tasa de emergencia *efectiva* de las plántulas como la proporción de plántulas emergidas con respecto al número de semillas remanentes (es decir, el número de semillas sembradas menos el número de semillas perdidas). Además, estimé la proporción de semillas perdidas (por ej., por granivoría) respecto del total de semillas sembradas, en clausura y bajo pastoreo. En el momento de la medición las plántulas emergidas tenían los cotiledones y una o dos hojas. Durante el tiempo que duró este experimento, las parcelas de pastoreo contaron con presencia de animales. Realicé este experimento durante dos años consecutivos, al comienzo de la temporada de crecimiento (principios de primavera, octubre

de 2017 y 2018). El primer año solo pude recopilar datos de dos de los cuatro bloques, ya que en los otros dos los tubetes se perdieron por inundaciones después de una gran tormenta.

c) Supervivencia de plántulas (experimento 3)

Antes del comienzo de la primera temporada de crecimiento (septiembre de 2016), sembré semillas de *V. caven* escarificadas manualmente con papel de lija (Franco y Feltrin 1994, Ferreras y Galetto 2010, Venier *et al.* 2013) en tubetes de 90 cm³ en un invernadero en el predio de la Facultad de Agronomía (ver Apéndice, Figuras A1, A2). Regué diariamente los tubetes durante ~3 meses y suspendí el riego 20 días antes de llevar las plántulas al campo durante la temporada de crecimiento de la vegetación (diciembre de 2016 y enero de 2017). En cada parcela principal de cada bloque (clausura o pastoreo) establecí al azar 25 subparcelas con y 25 subparcelas sin vegetación herbácea (V+/V-), y en el centro de cada subparcela trasplanté una plántula. Realicé este experimento para un total de 400 plántulas (25 plántulas × cuatro tratamientos × cuatro bloques, Figura 2.2B), que fueron trasplantadas al azar desde los tubetes entre los cuatro tratamientos. Durante las primeras 10 semanas, revisé el experimento dos veces y reemplacé todas las plántulas que mostraban signos de haber sucumbido al shock del trasplante por estrés hídrico. Los reemplazos se hicieron con plantas generadas junto con las anteriores, del mismo tamaño y bajo el mismo protocolo. De esta manera, obtuve una cohorte completa al final de la primera estación de crecimiento (abril de 2017 – Día 0). Al inicio del experimento, las distribuciones de tamaños de las plantas de todos los tratamientos fueron similares (ver Apéndice, Figura A3), con una altura y diámetro promedio de 12,3 cm (DE = 5,9 cm) y 1,3 mm (DE = 0,5 mm), respectivamente. A lo largo de 570 días (19 meses), evalué la supervivencia de las plántulas en cinco fechas que incluyeran mediciones principalmente en todas las estaciones de crecimiento que duró el

experimento: 1– al final del primer invierno (agosto de 2017, día 120 desde el trasplante), 2– al comienzo de la primera primavera (octubre de 2017, día 180), 3– a mediados del primer verano (enero de 2018, día 270), 4– al final del segundo otoño (junio de 2018, día 420) y 5– a finales de la primavera (noviembre de 2018, día 570).

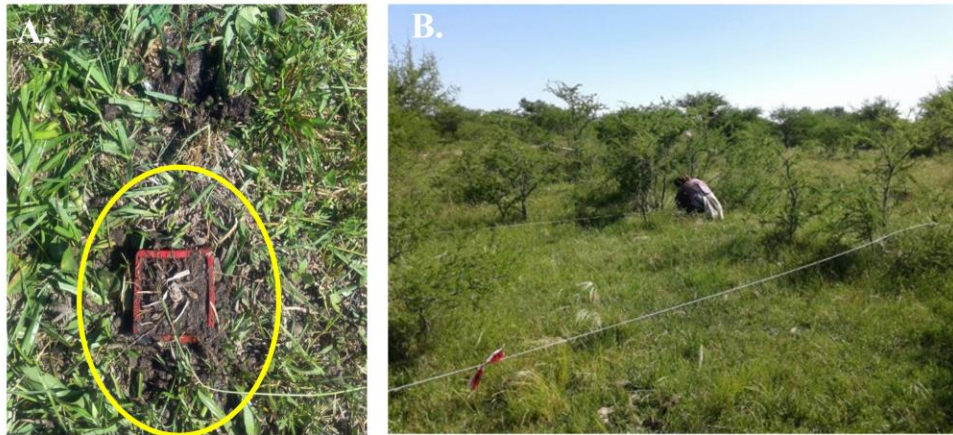


Figura 2.2 Fotos de uno de los bloques de la sabana de *Vachellia caven* (Molina) donde se llevaron a cabo experimentos. A) Tubete con 5 semillas de *V. caven* (experimento de emergencia de plántulas) y B) Trasplantes de *V. caven* (experimento de supervivencia).

d) Establecimiento de plántulas

Combinando los resultados de los modelos de los experimentos 1, 2 y 3 estimé tasas de establecimiento de *V. caven* desde semilla hasta una planta joven que sobrevivió ~19 meses, bajo cada tratamiento (ver abajo procedimiento de Bootstrap). Además, para examinar el patrón natural de establecimiento de *V. caven*, en julio de 2018 ubiqué 5 transectas (30 m de largo y 4 m de ancho) dentro de cada clausura y 5 transectas del mismo tamaño en cada área bajo pastoreo. En cada transecta registré todos los individuos con menos de 12 mm de diámetro al ras del suelo, para estimar el número de individuos de *V. caven* que se habían establecido dentro y fuera de las clausuras desde su instalación, dos años antes. El tamaño máximo de planta elegido para identificar las plántulas establecidas durante esos dos años

representa el diámetro máximo alcanzado por las plántulas de mi experimento de supervivencia.

2.2.3 Análisis de los datos

Analicé los resultados de los tres experimentos utilizando modelos lineales generalizados de efectos mixtos (GLMM) asumiendo una distribución de error binomial para estimar la depredación de semillas, la emergencia de plántulas y la supervivencia en cada tratamiento (Zuur *et al.* 2009). Modelé el pastoreo, la vegetación herbácea y su interacción como efectos fijos y a las subparcelas anidadas dentro de las parcelas dentro de los bloques como efectos aleatorios. Para el experimento 2 (emergencia de plántulas), incluí al año en que se hizo el experimento como un efecto aleatorio. Además de hacer el análisis sobre la tasa de emergencia en los distintos tratamientos, comparé la proporción entre semillas perdidas y semillas sembradas bajo clausura y pastoreo, utilizando modelos lineales generalizados de efectos mixtos (GLMM). Para ello, asumí una distribución de error binomial con el pastoreo como único factor fijo y la misma estructura de efectos aleatorios anidados explicada anteriormente. Para el experimento 3 (supervivencia de las plántulas), utilicé un modelo lineal generalizado de efectos mixtos que, además del pastoreo y la vegetación herbácea e interacción, incluyó a la fecha de visita al sitio de estudio como factor fijo. Este modelo me permitió estimar la supervivencia de plántulas por tratamiento (proporción de plantas vivas respecto de las trasplantadas) en cada temporada. Anidé la fecha de visita dentro de las subparcelas dentro de las parcelas, ya que visité cada subparcela 5 veces. Para todos estos modelos evalué la significancia de cada término a través de test de ANOVA Tipo II. Para todos los análisis estadísticos y chequeo de supuestos usé el software R (vs 3.5.0; R Core

Team 2019; paquetes *stats*, *lme4*, *car* y *emmeans*; funciones *lm*, *lmer*, *glmer*, *t.test*, *lsmeans* y *Anova*; Fox y Weisberg 2011, Bates *et al.* 2015, Lenth 2019).

Finalmente, por un lado, mediante un procedimiento de Bootstrap combiné los resultados de los 3 experimentos para predecir la probabilidad general de que una sola semilla se establezca exitosamente como una planta juvenil bajo cada tratamiento. Siguiendo el procedimiento de Morrison *et al.* (2019), re-muestreé los datos 1000 veces con cada modelo y estimé la probabilidad de establecimiento como un producto de tres factores: a) la probabilidad de que una semilla escape a la depredación, b) la probabilidad de que una semilla emerja como un plántula y c) la probabilidad de que una plántula sobreviva 570 días. Con esos 1000 datos calculé las medias y los intervalos de confianza del 95% de establecimiento para cada tratamiento. Por otro lado, para comparar el establecimiento natural de plantas dentro de las clausuras y bajo pastoreo, comparé la densidad de plantas en ambas condiciones. Sumé las plantas de cada una de las cinco transectas censadas por bloque, para cada condición (clausura o pastoreo) y usando los bloques como repeticiones, realicé una comparación de número de plantas naturalmente establecidas mediante una prueba de t pareada.

2.3 Resultados

2.3.1 Depredación de semillas (experimento 1)

La tasa de depredación de semillas en clausura fue el doble respecto a la condición de pastoreo, pero no mostró evidencias del efecto de la vegetación herbácea ni de la interacción entre factores (Figura 2.3, Cuadro 2.1).

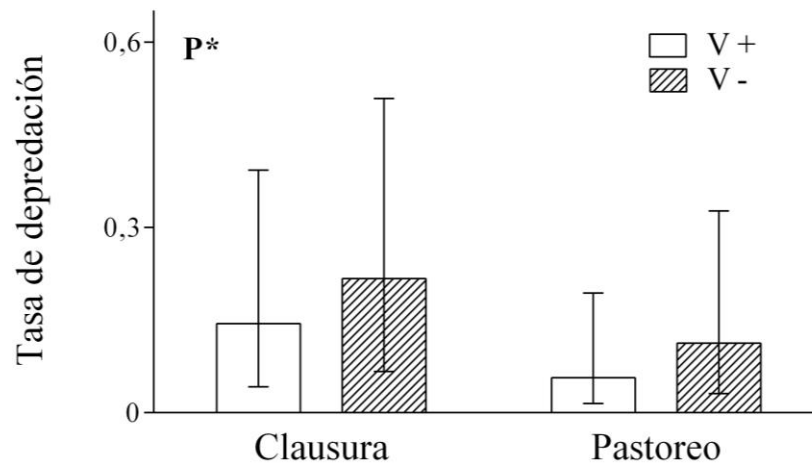


Figura 2.3 Tasa de depredación de semillas de *V. caven* para todos los tratamientos: clausura y pastoreo, con (V+) y sin (V-) vegetación herbácea. Las barras muestran el promedio de la tasa de depredación de semillas calculadas como la proporción de semillas perdidas respecto al total de semillas ofrecidas. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores pastoreo (P), vegetación herbácea residente (V) o de la interacción, con un nivel de significación de 0,05. Las barras de error indican intervalos de confianza de 0,95.

2.3.2 Germinación de semillas y emergencia de plántulas (experimento 2)

En concordancia con los resultados del experimento de depredación de semillas (experimento 1), la proporción de semillas perdidas de los tubetes de plástico fue menor bajo pastoreo que en clausura (promedio clausura = 0,73, EE = 0,1; promedio pastoreo = 0,42, EE = 0,1; $\chi^2 = 17,6$; g.l = 1; $p < 0,01$). La tasa de emergencia *efectiva* de plántulas (plántulas emergidas / semillas remanentes) no mostró evidencias del efecto de pastoreo, ni de la vegetación herbácea ni de la interacción entre ambos factores (Figura 2.4, Cuadro 2.1).

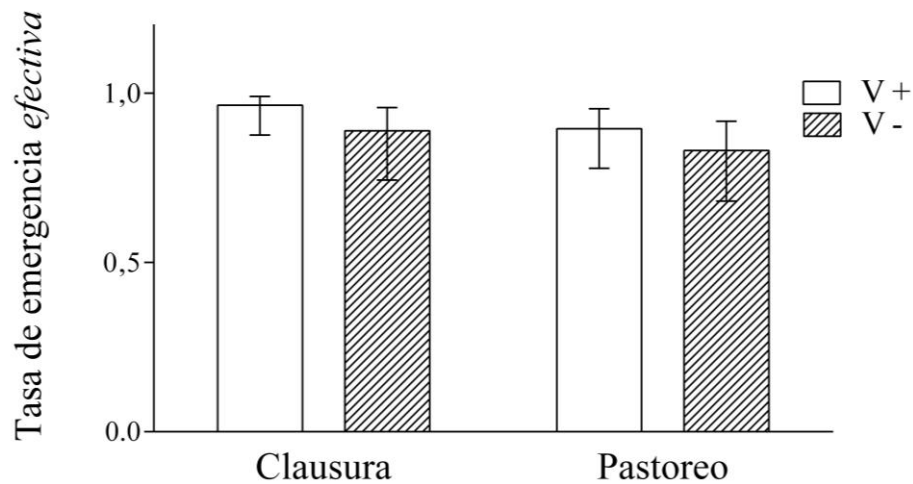


Figura 2.4. Tasa de emergencia *efectiva* de plántulas para todos los tratamientos: clausura y pastoreo, con (V +) y sin (V-) vegetación. Las barras muestran la tasa de emergencia *efectiva* promedio, como la proporción de plántulas emergidas respecto al número de semillas remanentes (es decir, semillas sembradas menos semillas perdidas, por ej. por granivoría). Las barras de error indican intervalos de confianza de 0,95.

2.3.3 Supervivencia de plántulas (experimento 3)

La supervivencia disminuyó en el tiempo para todos los tratamientos, pero se estabilizó después de casi 9 meses de iniciado el experimento y fue mayor bajo clausura y con vegetación herbácea (Figura 2.5, Cuadro 2.1). No hubo evidencias de ninguna de las interacciones entre los factores del modelo sobre la supervivencia de plántulas. Al finalizar el experimento (19 meses), la supervivencia en clausura con vegetación herbácea fue cinco veces mayor que la supervivencia bajo pastoreo y sin vegetación herbácea (0,25 vs. 0,05).

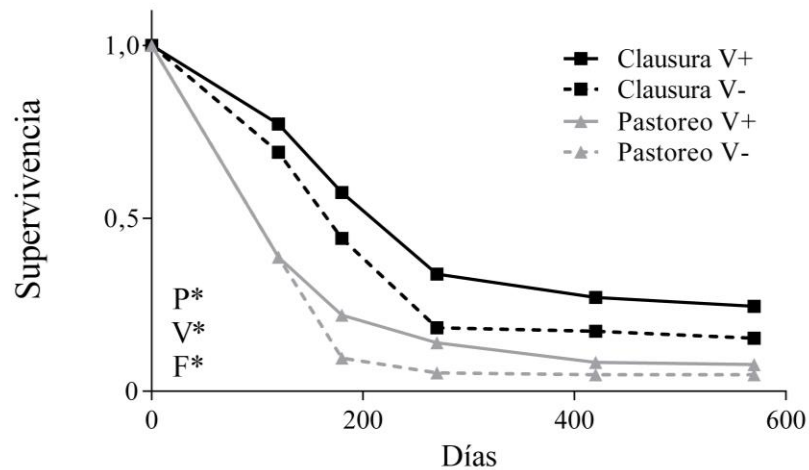


Figura 2.5. Dinámica de supervivencia de plántulas de *V. caven* para todos los tratamientos: clausura y pastoreo con (V+) y sin (V-) vegetación herbácea (líneas completas y discontinuas, respectivamente) durante 570 días. Los cuadrados y los triángulos muestran la supervivencia en cada fecha. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores pastoreo (P), vegetación herbácea residente (V), Fecha (F) o interacciones con un nivel de significación de 0,05. La supervivencia disminuyó en el tiempo, independientemente de los otros factores y se estabilizó luego de ~ 9 meses (270 días).

2.3.4 Tasa de establecimiento

Por un lado, las estimaciones de establecimiento siguiendo el procedimiento de Morrison y colaboradores (2019, ver 2.2.3 análisis de los datos) no mostraron diferencias significativas entre los tratamientos ya que todos los intervalos de confianza se superpusieron con las medias de todos los tratamientos (Figura 2.6). Por otro lado, entre las 5 transectas de 120 m² censadas en los 4 bloques bajo condición de clausura registré un total de 32 plantas de *V. caven* inferiores a 12 mm de diámetro, naturalmente establecidas. Para las 5 transectas de los 4 bloques en condición de pastoreo registré un total de 23 plantas. Es decir, registré el equivalente a 133 plantas/hectárea y 96 plantas/hectárea, naturalmente establecidas, bajo condición de clausura y pastoreo respectivamente. La prueba de t apareada no arroja evidencias de que la densidad de plantas naturalmente establecidas difiera entre clausura y pastoreo ($t = 1,2$; $gl = 3$; $p = 0,33$).

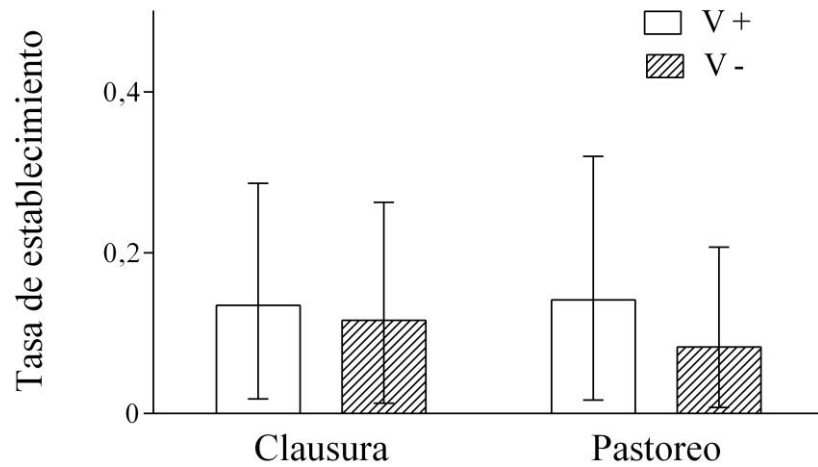


Figura 2.6 Tasas de establecimiento *V. caven*, estimada como la probabilidad de que una semilla germine y emerja como plántula y sobreviva a lo largo del tiempo (570 días) para cada tratamiento: pastoreo y clausura, con (V+) y sin (V-) vegetación herbácea. Las tasas de establecimiento se estimaron mediante un Bootstrap a partir de resultados combinados de los experimentos de depredación, emergencia y supervivencia de plántulas. Las barras de error indican intervalos de confianza del 95%.

Cuadro 2.1. Resultados del efecto del pastoreo (P), de la vegetación herbácea (V) y, en el caso de supervivencia, de la fecha de visita (F) e interacciones sobre la depredación de semillas, la emergencia de plántulas y las tasas de supervivencia. Se presentan los valores del estadístico χ^2 para pruebas de hipótesis Tipo II para los efectos fijos de los modelos.

	Factor	χ^2	<i>gl</i>	<i>P</i>
Depredación de semillas	Pastoreo (P)	5,17	1	0,023
	Vegetación herbácea (V)	2,28	1	0,131
	P * V	0,09	1	0,760
Emergencia efectiva de plántulas	Pastoreo (P)	2,63	1	0,105
	Vegetación herbácea (V)	2,90	1	0,089
	P * V	0,46	1	0,497
Supervivencia de plántulas	Pastoreo (P)	5,28	1	0,022
	Vegetación herbácea (V)	28,46	1	< 0,001
	Fecha de visita (F)	234,41	4	< 0,001
	P*V	0,29	1	0,591
	P*F	2,92	4	0,572
	V*F	2,42	4	0,659
	P*V*F	0,75	4	0,945

2.4 Discusión

En este capítulo examiné el efecto del pastoreo por ganado bovino y de la vegetación herbácea sobre distintas transiciones demográficas que pueden actuar como cuellos de botella durante las primeras etapas del proceso de lignificación. En primer lugar, el pastoreo disminuyó la depredación de semillas de *V. caven*. Diversos estudios que sugieren que el ganado reduce la abundancia y diversidad de granívoros (por ejemplo, roedores) mediante competencia directa o a través de cambios en la biomasa aérea y en la estructura de la vegetación (Milchunas *et al.* 1988, Jones 2000, Jones *et al.* 2003, Schmidt *et al.* 2005, Read y Cunningham 2010). Otros estudios han demostrado que la depredación de semillas representa un filtro directo importante para el establecimiento de árboles en las sabanas de todo el mundo (Miller 1994, Weltzin *et al.* 1997, Vaz Ferreira *et al.* 2011). Aquí, de manera novedosa encontré que la exclusión del pastoreo representaría un filtro demográfico para el establecimiento de plántulas leñosas.

Contrariamente a mi segunda hipótesis, no encontré efectos del pastoreo en las tasas de emergencia. Sin embargo, otro estudio mostró que la emergencia de plántulas de *V. caven* disminuyó bajo pastoreo probablemente debido al daño mecánico que el ganado ejerció sobre las plántulas (Macias *et al.* 2014). La presión de pastoreo registrada en ese estudio casi duplicó la de mis experimentos (1 EV/ha vs. 0,4 EV/ha). Posiblemente, con niveles moderados de pastoreo, el pisoteo de plántulas no sería suficiente para limitar la germinación y emergencia. Un aspecto no evaluado en esta tesis es que el pastoreo podría influir, además, sobre las tasas de dispersión de semillas mediante el consumo de frutos de *V. caven* (Gutiérrez y Armesto 1981, Aronson 1992, observación personal). Sin embargo, se ha demostrado que el paso por el tracto digestivo del ganado bovino no aumenta las tasas de

germinación y emergencia para esta especie. Esto ocurriría principalmente dado que la dura cubierta de las semillas de *V. caven* no se escarifica ni ablanda por la acción de los microorganismos, enzimas digestivas, ni por la temperatura del rumen (Venier *et al.* 2012a, Venier *et al.* 2017).

Mis resultados indican que la germinación y emergencia de *V. caven* no estarían limitadas por la disponibilidad de luz, al igual que se ha documentado para otras especies de *Vachellia* y del género *Prosopis* (Brown y Archer 1989, 1999, O'Connor 1995, Funes y Venier 2006, Kulkarni *et al.* 2007). El hecho de que en mis experimentos la vegetación herbácea no haya modificado las tasas de emergencia refuerza la idea de que, al menos durante la germinación y las primeras etapas de vida, *V. caven* no es limitada por la competencia lumínica. Funes y Vernier (2006) han demostrado que la temperatura afecta marcadamente la tasa de germinación de *V. caven*. Si bien la vegetación herbácea podría haber generado cambios de temperatura a nivel de micrositio que modificaran las tasas de germinación y emergencia en mi experimento, esto no ha sido detectado en mi ensayo. En este sentido, ya que no registré ningún otro filtro que impidiera la emergencia (por ejemplo, putrefacción o ataque de hongos), la germinación de semillas y la emergencia de plántulas de *V. caven* estaría determinada principalmente por la disponibilidad de propágulos (Turnbull *et al.* 2000, Orrock *et al.* 2006). Si bien los resultados de este ensayo me permitieron evaluar el efecto del pastoreo y la vegetación herbácea sobre las tasas de emergencia de *V. caven*, mis resultados podrían resultar en sobreestimaciones de las tasas de emergencia a campo ya que todas las semillas habían sido previamente escarificadas por abrasión manual.

En concordancia con mi tercera hipótesis, el pastoreo disminuyó la supervivencia de las plántulas, tal como fue reportado en sabanas africanas para otras especies de *Vachellia*

(Riginos y Young 2007, Morrison *et al.* 2019). En este caso, las plántulas de *V. caven* fueron consumidas por el ganado tanto de manera incidental, dentro del bocado con los pastos, como activamente ya que no fueron evitadas en los parches sin vegetación herbácea. Además, contrariamente a lo esperado, la vegetación herbácea aumentó la supervivencia de las plántulas independientemente del pastoreo. Este hallazgo resulta contradictorio a gran parte de la literatura ecológica que ha considera la relación de competencia entre árboles y pastos como determinante de la estructura de las sabanas (Walker y Noy-Meir 1982, Scholes y Archer 1997, Grellier *et al.* 2012). Sin embargo, algunos estudios han demostrado que las plántulas leñosas son susceptibles a altas temperaturas y elevada radiación, y que la protección contra estos estreses puede aumentar su supervivencia (O'Connor 1995, Niinemets 2010, Good *et al.* 2014). Mis resultados sugieren que el dosel generado por la vegetación herbácea podría facilitar la supervivencia de las plántulas de *V. caven*, posiblemente brindando protección contra el estrés asociado a las altas temperaturas y la radiación.

Al combinar los resultados de todos los experimentos encontré que el efecto neto global del pastoreo en el establecimiento de *V. caven* resultó neutral. Es decir, el aumento en la disponibilidad de semillas, debido a la reducción de la tasa de depredación sería compensado por el efecto negativo del pastoreo sobre la supervivencia de las plántulas. La presencia de vegetación herbácea también mostró un efecto neto global neutro en el establecimiento de *V. caven*. Este resultado está explicado por un efecto neutro sobre la depredación, germinación y emergencia y un efecto positivo sobre la supervivencia de plántulas. Esto indicaría que la magnitud de facilitación de la vegetación herbácea sobre la supervivencia de las plántulas no fue lo suficientemente grande como para tener un impacto

positivo por sí misma en el establecimiento final. El resultado del relevamiento a campo de plantas naturalmente establecidas bajo clausura y pastoreo refuerza la idea de que el establecimiento sería similar en ambas condiciones. Los distintos mecanismos por los que el pastoreo puede limitar o estimular las tasas vitales de las distintas etapas del ciclo de vida de *V. caven* se compensarían de manera tal de ejercer finalmente un efecto neutro.

Este enfoque experimental me permitió identificar algunos de los mecanismos determinantes de las tasas vitales de una especie leñosa responsable del proceso de lignificación en sabanas del Espinal. Conocer estos mecanismos resulta relevante para el desarrollo de potenciales herramientas que tiendan a limitar este proceso. En particular, identifiqué que el pastoreo ejercería un efecto contrastante sobre semillas y plántulas de *V. caven*. La exclusión del pastoreo constituiría el primer cuello de botella de las poblaciones de *V. caven*, modelado indirectamente por su impacto sobre la granivoría. Contrariamente, la presencia de pastoreo funcionaría como un segundo cuello de botella de estas poblaciones, dado por el consumo y pisoteo directo que el ganado ejerce sobre plántulas. Este efecto sería relevante durante el primer año de vida de las plántulas, antes de la lignificación del tallo y desarrollo de espigas grandes (Macias *et al.* 2014). En los siguientes capítulos (III y V) abordaré en mayor detalle las potenciales implicancias de estos y otros resultados en el manejo del pastoreo con la finalidad de controlar los procesos de lignificación de ecosistemas de sabana.

CAPÍTULO III

Efecto del pastoreo y la vegetación herbácea sobre el establecimiento de plantas leñosas en un gradiente de aridez

3.1 Introducción

El proceso de lignificación de sabanas y pastizales ha sido extensamente estudiado en la literatura ecológica, pero aún son escasos los estudios que evalúan sus mecanismos a través de gradientes climáticos e, incluso, inexistentes en las sabanas del Neotrópico (pero ver Morrison *et al.* 2019 en África). Además, en Argentina son infrecuentes los estudios que evalúan el efecto de la herbivoría a través de gradientes ambientales amplios (Lezama *et al.* 2013). Para lograr el entendimiento del fenómeno de lignificación a escala regional es necesario contrastar hipótesis con experimentos de gran extensión, con un protocolo común que garantice consistencia en el diseño y comparabilidad de los datos (Knapp *et al.* 2004). Con algunas excepciones notables, los estudios ecológicos en sabanas subtropicales se han limitado a proyectos aislados y bastante diferentes entre sí (Huntley y Walker 2012).

El signo y magnitud del balance neto de las interacciones entre plantas depende de diversos factores, entre ellos, las condiciones abióticas, el régimen de disturbios y la identidad de las especies involucradas (Bertness y Callaway 1994, Scholes y Archer 1997, Brooker y Callaghan 1998, Rousset y Lepart 2000, Tewksbury y Lloyd 2001, Rebollo *et al.* 2002, Maestre *et al.* 2005, Riginos *et al.* 2005, Bond y Midgley 2012, Moustakas *et al.* 2013, Soliveres y Maestre 2014). En este sentido, el efecto de la vegetación herbácea sobre las distintas etapas del ciclo de vida de las especies leñosas, y finalmente sobre el proceso de lignificación, cambiaría en función de las características ambientales y del régimen de disturbios. La literatura ecológica clásica postula que las interacciones positivas (facilitación neta) tienden a aumentar en contextos estresantes (Bertness y Callaway 1994, Brooker y Callaghan 1998, He y Bertness 2014). Concordantemente, en sabanas áridas se ha demostrado que el aumento de las precipitaciones aumenta la presión competitiva que ejercen

las gramíneas sobre los árboles (February *et al.* 2013a) y viceversa (Dohn *et al.* 2013). Además, en diversos ambientes de pastizales y sabanas húmedas templadas y tropicales se han documentado relaciones de competencia entre pastos y plántulas leñosas (Menaut *et al.* 1990, Hoffmann y Haridasan 2008, Vadigi y Ward 2013, Macias *et al.* 2014, Vadigi y Ward 2014, Aranda 2020). Sin embargo, aún no existe consenso sobre el balance neto de interacciones positivas y negativas entre leñosas y herbáceas a lo largo de gradientes ambientales amplios.

El rol del pastoreo sobre la dinámica de las poblaciones también depende del contexto climático y del signo y magnitud de la relación entre las herbáceas y leñosas. Por un lado, la disponibilidad de recursos afecta la capacidad de las plantas para tolerar el disturbio (Rosenthal y Kotanen 1994, Hawkes y Sullivan 2001, Wise y Abrahamson 2007). Por otro lado, los efectos indirectos del pastoreo sobre las plantas leñosas, mediados por el consumo selectivo de la vegetación herbácea dependerá del contexto y tipo de interacción entre ambas formas de vida (Skarpe 1992, Scholes y Archer 1997, Sankaran *et al.* 2004, Riginos y Young 2007). Por ejemplo, en ambientes donde domina la competencia entre leñosas y herbáceas, el consumo selectivo de estas últimas podría indirectamente favorecer el establecimiento de las leñosas (Van Auken 2000, Bond 2008, Ward y Esler 2011, Grellier *et al.* 2012). En caso contrario, si el balance de la interacción entre herbáceas y leñosas es positiva, el efecto indirecto del pastoreo será negativo para las leñosas (Good *et al.* 2014).

En el capítulo anterior (capítulo II) evalué el efecto del pastoreo bovino y de la vegetación herbácea sobre semillas y plántulas de *V. caven* en una sabana húmeda del Espinal, en Entre Ríos. El objetivo de este capítulo es comparar el efecto de ambos factores sobre distintas tasas vitales y finalmente sobre el establecimiento de las especies leñosas

dominantes en un gradiente ambiental y productivo que incluye sabanas húmedas en el Espinal y semiáridas del Chaco. Para ello, mediante un diseño experimental común, evalué la emergencia, la supervivencia, el crecimiento y finalmente el establecimiento de *V. caven* y *V. aroma* en sabanas húmedas y semiáridas, respectivamente. En particular, testeé las siguientes hipótesis, asociadas al segundo objetivo específico de esta tesis:

2a - La tasa de emergencia es mayor en sabanas húmedas y, en todos los casos, el pastoreo la disminuye. Al igual que en el capítulo II de esta tesis, sugiero, por un lado, que el pastoreo reduce la emergencia de plántulas de *Vachellia* por efecto directo del pisoteo (Macías *et al.* 2014, Tjelele *et al.* 2015). Por otro lado, sugiero que la vegetación herbácea no tiene efecto sobre las tasas de emergencia dado que la germinación y emergencia no se vería limitada por la disponibilidad de luz como se ha reportado para varias especies de los géneros *Vachellia* y *Prosopis* (Brown y Archer 1989, 1999, O'Connor 1995, Funes y Venier 2006, Kulkarni *et al.* 2007).

2b - El balance de las interacciones entre la vegetación herbácea y las plántulas de *Vachellia* es más negativo (competencia) en sabanas húmedas - y más productivas - que en sabanas semiáridas (Bertness y Callaway 1994, Scholes y Archer 1997, Brooker y Callaghan 1998).

2c- En todos los sitios, el pastoreo, por un lado, reduce la supervivencia de las plántulas directamente a través del pisoteo y del consumo (Macías *et al.* 2014, Morrison *et al.* 2019). Por otro lado, tiene un efecto indirecto positivo sobre las plántulas de *Vachellia* mediado por el consumo de la biomasa de pastos y la consecuente relajación de la competencia con la matriz herbácea. Este efecto indirecto resulta más positivo en aquellos sitios donde la competencia sea mayor (e.i., sabanas húmedas, Bertness y Callaway 1994, Scholes y Archer 1997, Brooker y Callaghan 1998).

2d- En base a la observación de que la lignificación avanza desde hace décadas en sabanas con uso ganadero en la región y a partir a partir del equilibrio de todos los mecanismos que actúan conjuntamente sobre distintas etapas del ciclo de vida de las leñosas, propongo que el pastoreo y consecuente disminución de la biomasa herbácea aumentan el establecimiento de *V. caven* y *V. aroma* en todos los sitios del gradiente. Este efecto resulta de mayor magnitud en las sabanas húmedas, donde el consumo de la biomasa herbácea por el pastoreo tiene un impacto más positivo sobre las plántulas leñosas que en sitios áridos, donde la competencia es más débil (ver hipótesis 2b y 2c).

3.2 Materiales y Métodos

3.2.1 Sitios experimentales

En un gradiente de aridez trabajé en tres sitios de sabana en los que en las últimas décadas se han reportado procesos de lignificación generados principalmente por especies del género *Vachellia*. El sitio en el extremo húmedo del gradiente de estudio se ubica en las cercanías de la localidad de Mercedes (29° 10'S; 58° 01'O), provincia de Corrientes, con un índice de aridez (IA) de 0,74. Otro sitio del gradiente se ubica en la reserva de usos múltiples "Centella" (32° 46'S; 58° 27'O), donde también realicé los experimentos presentados en el capítulo anterior de esta tesis (capítulo II), en la provincia de Entre Ríos, con un IA de 0,67. El sitio más seco del gradiente, con un IA de 0,49, se localiza en el campo Las Brujas, en el Departamento Santa María de Oro, al suroeste de la provincia de Chaco (27° 59'S; 61° 25'O) (Figura 3.1). Los valores de IA fueron calculados mediante la base de datos Global Aridity Index and Potential Evapotranspiration Climate Database v2 (Trabucco y Zomer 2018). El gradiente de aridez representa un gradiente de estrés, pero también un gradiente de productividad en esos ambientes. En particular, la productividad de la matriz herbácea va

desde 1 tnMS/ha/año en Chaco a 4,7 tnMS/ha/año en Corrientes (comunicación personal de técnicos del INTA EEA Mercedes, Corrientes y de la Agencia de Extensión Rural INTA Villa Angela, Chaco). Para cumplir con este objetivo emplearé algunos de los datos que ya presenté en el capítulo anterior (capítulo II), otros resultados de experimentos realizados en el mismo sitio en Entre Ríos, que no fueron presentados en el capítulo anterior y resultados de experimentos realizados en los otros dos sitios de estudio.

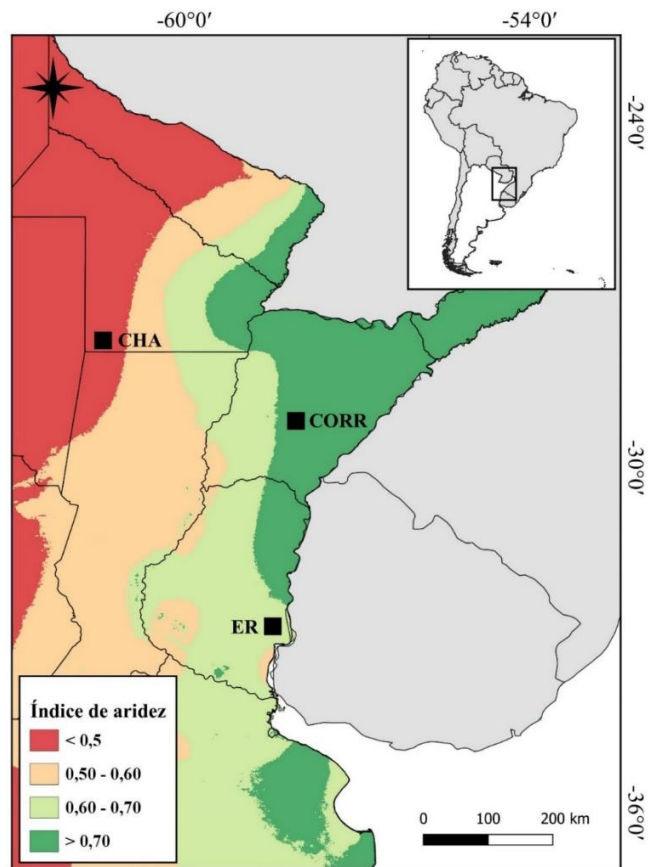


Figura 3.1. Ubicación de los 3 sitios de estudio. “CHA”, sitio semiárido en la provincia de Chaco. “ER” y “CORR”, sitios húmedos en las provincias de Entre Ríos y Corrientes respectivamente.

En el sitio más húmedo y productivo del gradiente, Corrientes, el clima es subtropical sin estación seca, la precipitación media anual 1440 mm y la temperatura media anual de 19,7 °C (observatorio agrometeorológico de la Estación Experimental del INTA Mercedes,

datos del período 1990 a 2010). Los suelos son molisoles, de tipo argiúoles y pertenecen a la serie María Isabel, caracterizada por la presencia de un horizonte mólico, franco arcilloso dispuesto sobre un horizonte Bt argílico de 25 cm. El drenaje de estos suelos es imperfecto a moderado con escurrimiento lento a medio y lenta permeabilidad. Son suelos susceptibles a anegamientos de corta duración (Escobar *et. al.* 1996, Macías 2011). Se trata de sabanas abiertas de individuos leñosos de *V. caven* y *Prosopis affinis*, distribuidos sobre un tapiz herbáceo formado principalmente por gramíneas C4 y una contribución menor de gramíneas C3 (~ 5 % en peso de la materia seca total, Benítez y Fernández 1977). Se distinguen parches de pastos altos (formados principalmente por *Andropogon lateralis* Nees) y parches de pastos cortos pluriespecíficos, compuestos por especies de los géneros *Paspalum*, *Axonopus*, *Aristida*, *Schizachyrium*, *Bothriocloa*, *Piptochaetium*, y *Nassella* (Figura 3.2A; Carnevali 1994, Macías *et al.* 2014). El régimen de disturbios está controlado por el pastoreo de ganado bovino, con una carga de ~ 0,9 EV/ha.

El sitio de estudio ubicado en el Departamento Uruguay, Entre Ríos, fue descrito en mayor detalle en el capítulo II. La temperatura media anual es de 17,5 °C y la precipitación media anual en la región es de 1139 mm (registro histórico de 1981 a 2010, INTA 2019), concentrada principalmente entre la primavera y principios de otoño (octubre – marzo). Los suelos dominantes son vertisoles e inceptisoles. Se trata de una sabana dominada por *V. caven*, con presencia de *Prosopis affinis* distribuidos sobre una matriz dominada por pastos C3, de los géneros *Briza*, *Bromus* y *Nassella*, entre otros. Los arbustos pertenecen a los géneros *Baccharis* y *Austroeupatorium* (Figura 3.2B; Sabbattini *et al.* 2015a). El régimen de disturbios está controlado por el pastoreo de ganado bovino, con una carga de ~ 0,4 EV/ha.

El sitio de estudio menos productivo y al extremo semiárido del gradiente está localizado al suroeste de la provincia de Chaco. El clima es subtropical con estación seca, la

precipitación media anual es de 860 mm (Administración Provincial del Agua (APA) 2010, para el período 1954-2010) y la temperatura media anual de 22° C (Servicio Meteorológico Nacional 2010). Los suelos son alfisoles, del tipo natrudalf mólico, pertenecen a la serie Tres Mojones y se caracterizan por ser salinos-sódicos, medianamente provistos de materia orgánica con media a alta capacidad de retención de agua (Brest *et al.* 2018, INTA 2005). Se trata de una sabana abierta con dominio arbóreo de *Vachellia aroma* y presencia de *Prosopis ruscifolia* Griseb y *V. caven*, acompañados de ejemplares de tala (*Celtis tala* Gillies ex Planch), molles (*Schinus molle* L. var. *molle*) y chañares (*Geoffroea decorticans* (H. et Ar.) Burk). El estrato bajo está formado por parches de pastos altos, principalmente *Sporobolus spartinus* (Trin.) P.M. Peterson & Saarela (anteriormente *Spartina argentinensis*), en una matriz de pastos cortos en su mayoría C4, dominada por *Cynodon dactylon*, especies del género *Eleusine* y otras gramíneas (Figura 3.2C y D; Fontana 2018). El régimen de disturbios está controlado por el pastoreo de ganado bovino, con una carga de ~ 0,3 EV/ha.

La carga ganadera en cada sitio fue la conveniente según disponibilidad de biomasa y manejo del pastizal. Los incendios en todos los sitios han sido suprimidos o controlados durante las últimas décadas. Para llevar a cabo los experimentos, en cada sitio de estudio elegí la especie más representativa, abundante y principalmente responsable del proceso de lignificación: *V. caven* en Corrientes y Entre Ríos y *V. aroma* en Chaco.

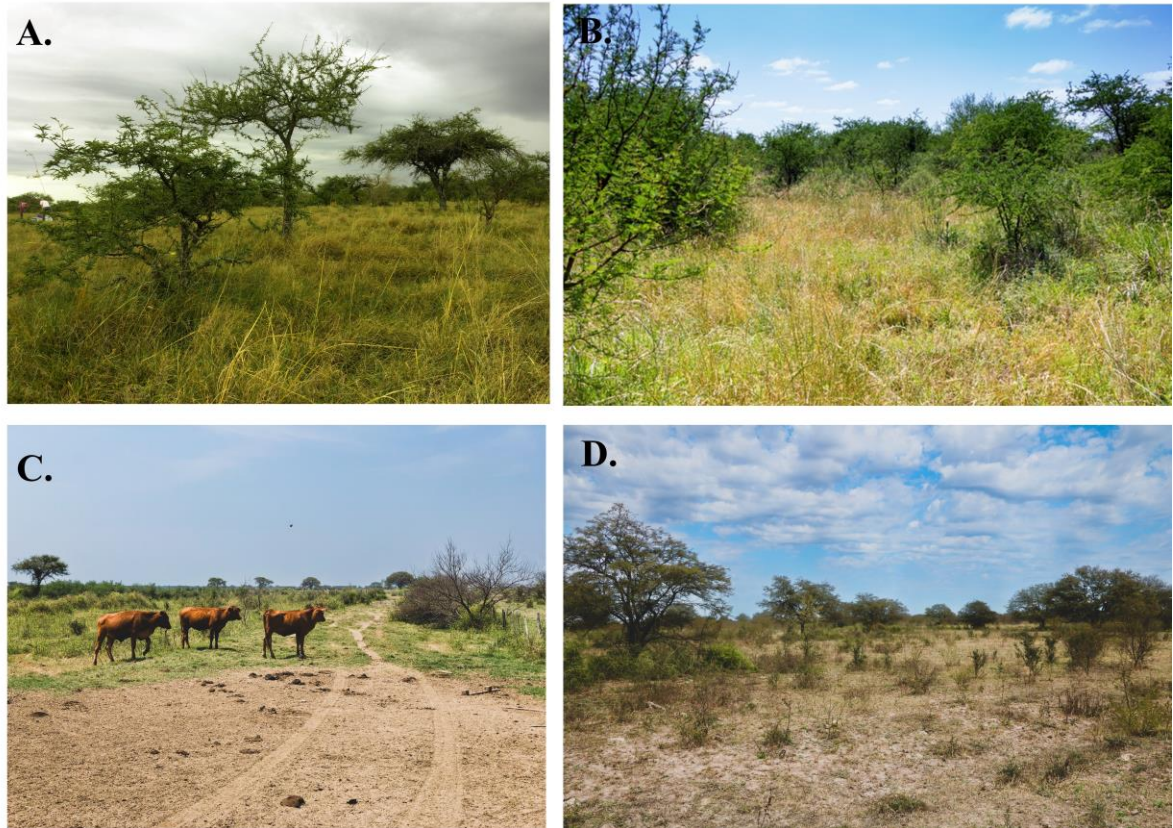


Figura 3.2. Sabanas donde se llevaron a cabo los experimentos. A) Sabana dominada por *V. caven* en el centro de la provincia de Corrientes, B) Sabana dominada por *V. caven* en el centro este de la provincia de Entre Ríos y C y D) Sabana dominada por *V. aroma* al suroeste de la provincia de Chaco.

3.2.2 Diseño experimental

Llevé a cabo dos experimentos en cada sitio de estudio, en uno de los experimentos estudié el efecto del pastoreo y de la vegetación herbácea residente sobre la germinación y emergencia de plántulas. En el otro experimento, para los mismos factores, evalué la supervivencia y crecimiento de plántulas generadas en invernáculo y trasplantadas al campo. Para todos los experimentos coseché semillas de varios individuos adultos en cada sitio de estudio en 2016 y 2017, al momento de maduración de los frutos para ambas especies (marzo y abril). Algunas de esas semillas se usaron para los experimentos de germinación y emergencia y otras se usaron para generar plántulas que luego trasladé a campo para los

experimentos de trasplantes. En cada sitio (Chaco, Entre Ríos y Corrientes) se usaron exclusivamente semillas y plántulas provenientes de semillas allí cosechadas.

El diseño experimental fue el mismo entre sitios y experimentos, descrito en el capítulo II. En cada sitio de estudio seleccioné sitios de sabana (en adelante bloques), donde establecí un diseño de bloques con parcelas divididas. En Corrientes y Entre Ríos trabajé con cuatro bloques mientras que en Chaco, por cuestiones logísticas, con tres. En cada bloque establecí dos parcelas principales: una bajo clausura al ganado y un área adyacente bajo pastoreo. Las clausuras al ganado bovino en todos los sitios fueron de 30 m × 30m, Chaco y Corrientes fueron hechas con postes de madera y 5 hilos de alambres (ver Apéndice, Figura A4), mientras que en Entre Ríos con un boyero eléctrico de un alambre. Dentro de estas parcelas principales (clausura y pastoreo) establecí subparcelas circulares de 30 cm de diámetro en las que asigné al azar los niveles del factor vegetación herbácea (con (V+) y sin (V-) vegetación herbácea; Figura 2.1, capítulo II). De esta forma, los cuatro tratamientos resultantes fueron: clausura al ganado con vegetación herbácea, clausura al ganado sin vegetación herbácea, pastoreo con vegetación herbácea y pastoreo sin vegetación herbácea. La remoción de la vegetación herbácea la realicé en todos los sitios de igual manera a lo descrito en el capítulo anterior, y el procedimiento se repitió en cada visita a cada sitio de estudio. El número subparcelas difirió entre experimentos y sitios (ver descripción de experimentos).

Durante el desarrollo de los experimentos, estimé la biomasa herbácea aérea seca bajo clausura y pastoreo. En Chaco hice dos cortes (en primavera de 2017 y fin de verano de 2018), en Entre Ríos tres cortes (en primavera de 2017, al fin de verano de 2018 y en primavera de 2018) y en Corrientes hice dos cortes (en primavera de 2017 y fin de verano de

2018). Los cortes de la biomasa aérea fueron realizados en 10 cuadrantes ($20\text{ cm} \times 50\text{ cm}$) por cada bloque (5 en clausura y 5 en pastoreo) por cada sitio, posteriormente sequeé a $60\text{ }^{\circ}\text{C}$ y pesé la biomasa cosechada. En promedio, la biomasa seca en las clausuras fue significativamente mayor que en las áreas bajo pastoreo en Corrientes, Entre Ríos y marginalmente en Chaco (Figura 3.3).

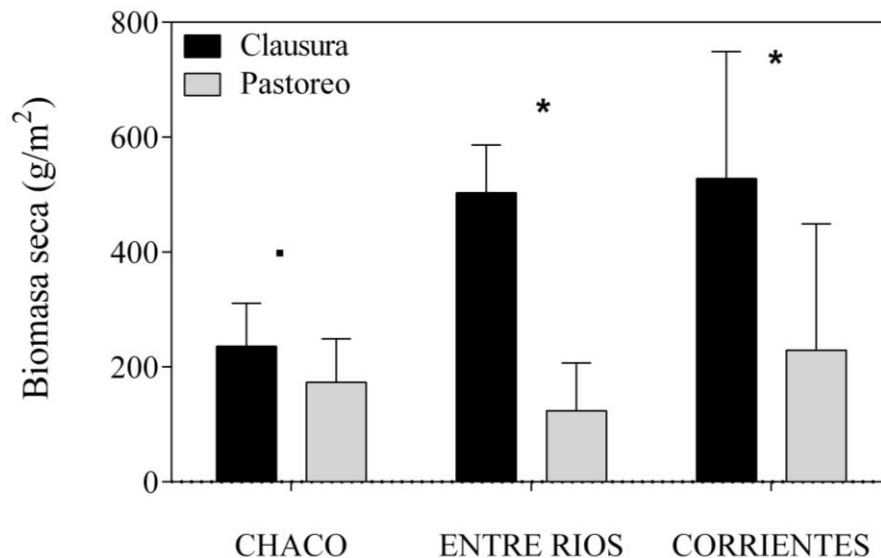


Figura 3.3. Biomasa seca promedio en clausura y en pastoreo en cada uno de los sitios de estudio para el período 2016/2018. Los asteriscos indican diferencias significativas para un nivel de significación de 0,05. El punto indica diferencia marginal ($0,05 < p < 0,1$). Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95%.

a) Experimento de germinación de semillas y emergencia de plántulas (experimento 1)

El procedimiento para llevar a cabo estos experimentos fue el mismo que describí para el experimento de germinación y emergencia en el capítulo II. En cada sitio de estudio y en cada bloque en clausura y pastoreo, establecí al azar las subparcelas con y sin vegetación herbácea (V+/V-). En el centro de cada subparcela coloqué en un tubete de plástico con la superficie abierta y la base cerrada pero permeable, que permitía el flujo vertical de agua. Cada tubete fue enterrado de manera que la superficie abierta quedó al ras del suelo no visible

para el ganado, en cada uno sembré 5 semillas previamente escarificadas con papel de lija (Ferrerías y Galetto 2010, Venier *et al.* 2013). El sustrato empleado para los tubetes fue el suelo de cada sitio. El total de tubetes colocados varió entre sitios, dada la disponibilidad de semillas. En Chaco sembré 6 tubetes por tratamiento por bloque (72 tubetes en total, 360 semillas), en Entre Ríos 10 tubetes por tratamiento por bloque (160 tubetes en total, 800 semillas) y en Corrientes 8 tubetes por tratamiento por bloque (128 tubetes en total, 640 semillas). Inicié los experimentos al comienzo de la estación de crecimiento, durante el mes de octubre y luego de 28 días de la siembra, en cada sitio, cuantifiqué el número de las plántulas emergidas, el número de semillas que permanecieron dentro de cada tubete sin signos de germinación y el número de semillas perdidas (por ej. por granivoría). En Entre Ríos realicé este experimento dos años consecutivos (octubre de 2017 y 2018), el primer año recopilé datos de 2 de los 4 bloques porque una tormenta dejó 2 bloques inundados durante varias semanas. En Corrientes y Chaco establecí el experimento en octubre de 2018, al comienzo de la temporada de crecimiento de la vegetación.

Estimé la tasa de emergencia de plántulas mediante dos aproximaciones diferentes. Por un lado, estimé la tasa de emergencia *total* de plántulas como la proporción de plántulas emergidas respecto del número total de semillas sembradas. Por otro lado, estimé la tasa de emergencia *efectiva* de plántulas (ver capítulo II), calculada como la proporción de plántulas emergidas respecto del número de semillas remanentes en cada tubete (es decir, el número de semillas sembradas menos el número de semillas perdidas). A través de estimar la emergencia *total* y *efectiva* pude separar el impacto de la pérdida de semilla (por ejemplo, por granivoría) de otros factores que afectan las tasas de germinación y emergencia, como la disponibilidad luz y pisoteo. También estimé la proporción de semillas perdidas del total de

5 semillas sembradas en los tubetes, bajo cada tratamiento, que representaría una aproximación a la depredación de semillas de los tubetes.

Durante el mes que duraron los experimentos, en los sitios de Corrientes y Entre Ríos las precipitaciones fueron respectivamente 22% y 16% menos que el registro histórico para ese mes (registros de lluvias de INTA, EEA Concepción del Uruguay e INTA EEA Mercedes). En Chaco, en cambio, durante octubre de 2018, llovieron 116 mm, 54% más que el registro histórico para ese mes (75 mm, Administración Provincial del Agua (APA) 2010).

b) Experimento de supervivencia de plántulas (experimento 2)

Las plántulas de *Vachellia* fueron generadas de la misma manera que describí en el capítulo anterior (capítulo II), y en primavera las trasladé para los trasplantes a campo. Los invernáculos usados para la producción de plantas y la posterior rustificación fuera del invernáculo (3 meses) estuvieron cerca de los sitios de estudio. En Chaco las plantas fueron generadas en la localidad de Santa Sylvina, y en Corrientes fueron generadas en la localidad de Mercedes, para ello conté con la colaboración de personal de la estación experimental del INTA Mercedes y de un vivero de la zona (ver Apéndice, Figura A5). Para los experimentos en Entre Ríos las plántulas fueron generadas en un invernadero en el predio de la Facultad de Agronomía (UBA) y posteriormente trasladadas al campo. En cada sitio de estudio, en cada parcela principal de cada bloque establecí al azar subparcelas con y sin vegetación herbácea (V+/V-), en cuyos centros trasplanté una plántula. El número de plántulas trasplantadas varió entre sitios ya que estuvo determinado por las plántulas que sobrevivieron a la etapa de cría en invernáculo. Coloqué 18 plántulas por tratamiento por bloque en Chaco (216 plántulas en total), 25 en Entre Ríos y 25 en Corrientes (400 plántulas en total en ambos casos). Obtuve una cohorte definitiva en cada sitio de estudio luego de reemplazar aquellas

plántulas muertas por estrés hídrico post trasplante. Las plántulas utilizadas para los reemplazos pertenecían el mismo pool de plántulas generadas en cada sitio, por lo que tenían edad y tamaño similar a las trasplantadas. La cohorte definitiva en Chaco la obtuve en octubre de 2017, en Entre Ríos en abril de 2017 y en Corrientes en octubre del mismo año, y a partir de ese momento se iniciaron los experimentos de supervivencia. Al inicio de los experimentos, si bien los tamaños de las plántulas fueron variables, tuvieron una distribución de tamaños inicial similar para todos los sitios (ver Apéndice, Figuras A6 y A7). En promedio, la altura inicial fue de 12,9 cm (primer cuartil = 7,4 cm; mediana = 9,8 cm; tercer cuartil = 15 cm; DE = 9,86 cm) y el diámetro de 1,3 mm (primer cuartil = 1 mm; mediana = 1,3 cm; tercer cuartil = 1,6 mm; DE = 0,53 mm). Todas las plántulas se caracterizaron por tener una raíz pivotante y poseer muy pocas raíces secundarias. Durante aproximadamente un año y medio desde los trasplantes (19 meses en Entre Ríos y 18 en Chaco y Corrientes) visité cada sitio varias veces por estación de crecimiento. En cada visita registré la supervivencia de cada planta y para las plantas vivas medí la altura y el diámetro en la base del tallo (al ras del suelo) con un centímetro y un calibre respectivamente. Visité tres veces el experimento en Chaco luego de su trasplante (en febrero y noviembre de 2018 y en marzo de 2019); cinco en Entre Ríos (en agosto y octubre de 2017 y en enero, mayo y noviembre de 2018); y tres en Corrientes (en marzo y octubre de 2018 y en marzo de 2019).

Durante el periodo en que duraron los experimentos de supervivencia y crecimiento de plántulas, las precipitaciones en los tres sitios de estudio fueron en promedio mayores al régimen histórico. En Entre Ríos, las precipitaciones fueron en promedio 13% mayores al registro histórico (107 mm/mes vs. 94 mm/mes), mientras que en Corrientes fueron 50% mayores (179 mm/mes vs. 120 mm/mes) y en Chaco fueron 83% mayores (126 mm/mes vs.

68,75 mm/mes). En todos los sitios las lluvias estuvieron concentradas en la estación de crecimiento (octubre-marzo, Figura 3.4).

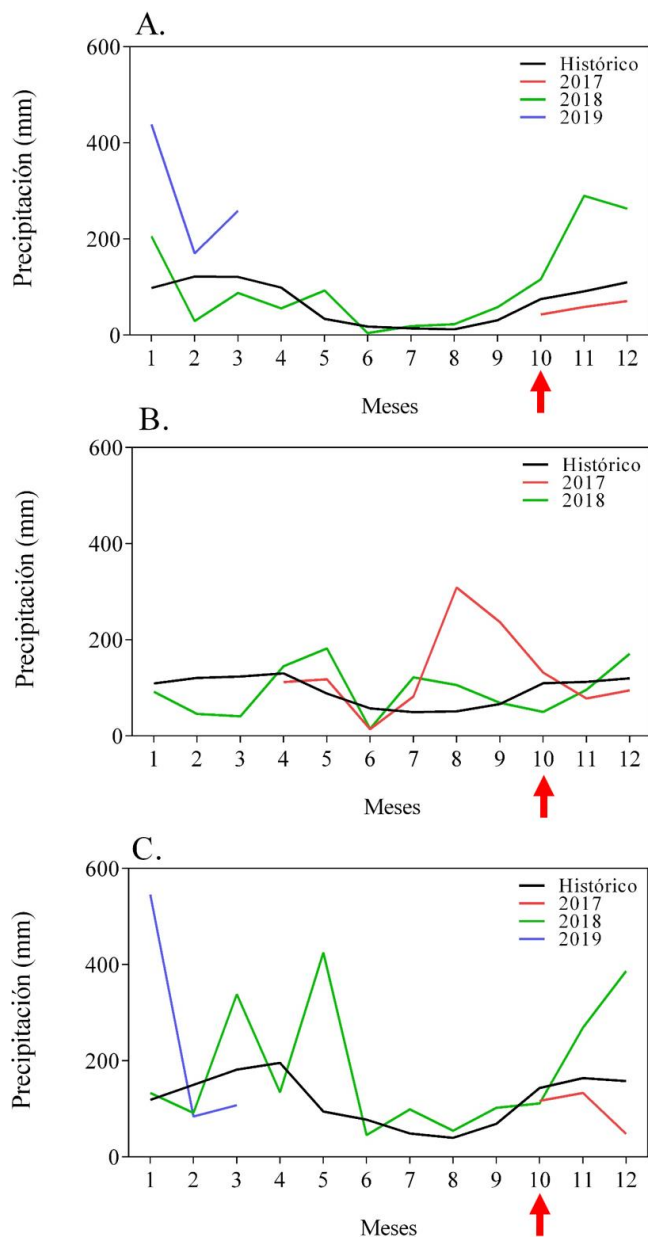


Figura 3.4. Precipitación mensual (mm) histórica (líneas negras) y registrada durante los meses que duraron los experimentos (en rojo 2017, en verde 2018, en azul 2019) en los sitios de estudio Chaco (A), Entre Ríos (B) y Corrientes (C). Las flechas rojas indican el momento del año en que fueron llevados a cabo los experimentos de emergencia de plántulas (octubre).

3.2.3 Análisis de los datos

Analicé todos los resultados de los experimentos utilizando el software R (vs 3.5.0, R Core Team 2019). Para estimar el efecto del pastoreo y de la vegetación herbácea en cada sitio sobre la emergencia y supervivencia de plántulas usé modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs) asumiendo una distribución de error binomial (Zuur *et al.* 2009, Bates *et al.* 2015, paquete *lme4*, función *glmer*). Modelé la tasa de emergencia – *total* y *efectiva* – así como la proporción de semillas perdidas con GLMMs en el que traté a la herbivoría, a la vegetación herbácea, al sitio de estudio (Chaco, Entre Ríos y Corrientes) y todas las interacciones como efectos fijos y a las subparcelas anidadas dentro de las parcelas principales, dentro de los bloques y dentro de los sitios de estudio como efectos aleatorios. Los sitios difieren no solo en índice de aridez y productividad, sino también en otros aspectos como las temperaturas medias, la identidad la identidad de las especies que componen la matriz herbácea e, incluso, la identidad de la especie leñosa dominante (*V. caven* en los Corrientes y Entre Ríos y *V. aroma* en Chaco). En ese sentido, decidí evaluar el efecto del pastoreo y la vegetación herbácea sobre la emergencia, supervivencia y crecimiento usando al sitio como factor fijo, y, por lo tanto, las diferencias de las distintas variables respuestas encontradas entre sitios estarán están explicadas por el conjunto de todas esas diferencias.

Para los registros de supervivencia de plántulas trabajé con dos aproximaciones. Por un lado, estimé curvas de supervivencia en el tiempo para cada sitio por separado, mediante un GLMM. Este modelo me permitió estimar la supervivencia en cada visita, e incluyó como efecto fijo a la fecha de visita, además del pastoreo y la vegetación herbácea residente. Anidé la fecha de visita dentro de las subparcelas, dentro de las parcelas principales y dentro de los bloques, ya que visité cada parcela varias veces. Por otro lado, para todos los sitios en

conjunto, modelé la supervivencia final con un GLMM en el que traté al pastoreo, a la vegetación herbácea, al sitio de estudio y todas las interacciones como efectos fijos y las subparcelas anidadas dentro de las parcelas principales, dentro de los bloques y dentro de los sitios como efectos aleatorios. En ambos tipos de modelo la supervivencia se estima como la proporción de plántulas vivas respecto de trasplantadas al inicio de los experimentos.

Para evaluar el efecto del pastoreo y de la vegetación herbácea sobre el crecimiento de las plántulas, con las plantas sobrevivientes al final de los experimentos calculé las tasas de crecimiento relativo en diámetro y altura de la siguiente manera (Hunt 1982, 1990, Kohi *et al.* 2010, Pillay y Ward 2021):

$$- \quad [\ln (\text{tamaño}_{\text{final}}) - \ln (\text{tamaño}_{\text{inicial}})] / [T_{\text{final}} - T_{\text{inicial}}],$$

donde tamaño_{final} es el diámetro (mm) o la altura (cm) de cada planta al final de los experimentos, tamaño_{inicial} es el diámetro (mm) o la altura (cm) de cada planta al iniciar cada experimento, y $T_{\text{final}} - T_{\text{inicial}}$ es el tiempo en días que duró cada experimento. A esta tasa la multipliqué por 365 para obtener la tasa anual de crecimiento relativo. La unidad resultante para esta tasa es (mm.mm⁻¹.año⁻¹) para el crecimiento relativo en diámetro y (cm.cm⁻¹.año⁻¹) para el crecimiento relativo en altura.

Estimé el efecto del pastoreo y de la vegetación herbácea sobre las tasas de crecimiento relativo con un modelo lineal mixto (paquete *lme4*, función *lmer*, Bates *et al.* 2015). El pastoreo, la vegetación herbácea, el sitio de estudio y todas las interacciones fueron considerados como efectos fijos y usé el mismo anidamiento que en los modelos de emergencia y supervivencia final. Para todos los modelos de emergencia, supervivencia y crecimiento evalué la significancia de cada término a través de test de ANOVA Tipo II con el paquete *car*, función *Anova* (Fox y Weisberg 2011), calculé los promedios e intervalos de

confianza con para todos los tratamientos con el paquete *emmeans*, función *lsmeans* (Lenth 2019), y chequeé los supuestos de los modelos con el paquete *predictmeans*, función *residplot* (Luo *et al.* 2018).

Finalmente, combiné los resultados de los modelos de los experimentos de emergencia y supervivencia para predecir la probabilidad de que una sola semilla se establezca como una planta juvenil, mediante una aproximación de Bootstrap, para cada sitio por separado (ver capítulo II, Morrison *et al.* 2019). La probabilidad de establecimiento, para cada tratamiento por sitio, la estimé como el producto de la probabilidad de que una semilla emerja como plántula por la probabilidad de una plántula de sobrevivir durante 18 o 19 meses, dependiendo del sitio.

3.3 Resultados

3.3.1 Germinación de semillas y emergencia de plántulas (experimento 1).

Los resultados de este experimento mostraron que exclusivamente el pastoreo tuvo efecto sobre la tasa de emergencia total (plántulas emergidas/semillas sembradas) y que este efecto dependió del sitio de estudio (Cuadro 3.1). En el sitio de aridez intermedia, Entre Ríos, la tasa de emergencia total fue el doble en pastoreo respecto de la clausura, mientras que ni en Chaco ni en Corrientes hubo diferencias entre tratamientos (Figura 3.5A; Cuadro 3.1). Concordantemente, el efecto del pastoreo sobre la proporción de semillas perdidas de los tubetes también dependió del sitio de estudio (Figura 3.5B; Cuadro 3.1). Exclusivamente en Entre Ríos el pastoreo disminuyó en 45% la proporción de semillas perdidas respecto de la clausura (Cuadro 3.1). La tasa de emergencia efectiva (plántulas emergidas/semillas remanentes) fue mayor con vegetación herbácea, independientemente del sitio y de la presencia de pastoreo (Figura 3.5C; Cuadro 3.1).

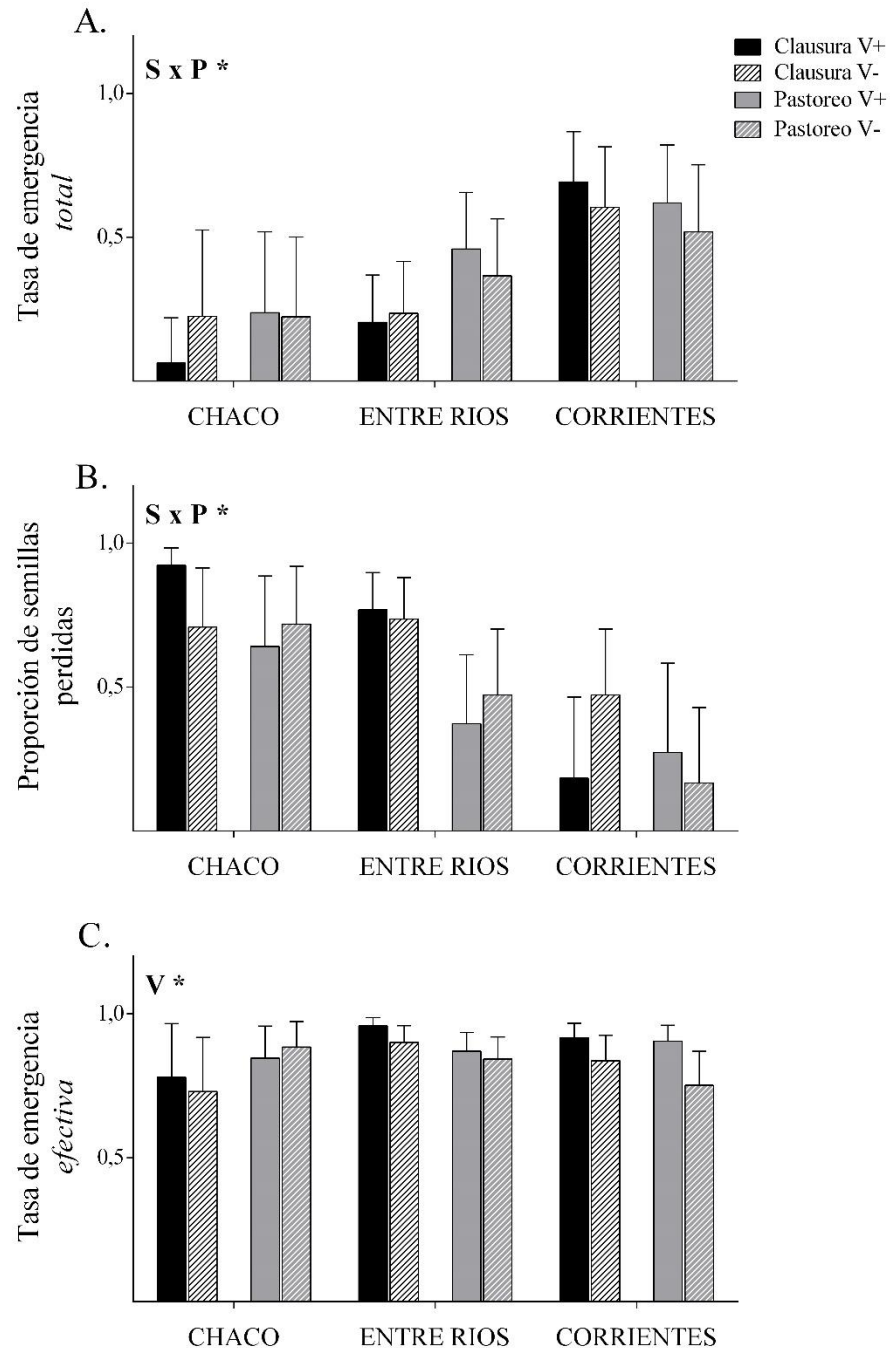


Figura 3.5 A) Tasa de emergencia total (plántulas emergidas/semillas sembradas) B) proporción de semillas perdidas y C) tasa de emergencia efectiva (plántulas emergidas/semillas remanentes) de *Vachellia* para en los 3 sitios de estudio (ordenados de mayor a menor aridez), en clausura (barras negras) y en pastoreo (barras grises) con (V+) y sin (V-) vegetación herbácea (barras llenas y discontinuas, respectivamente). Las barras de error corresponden a los intervalos de confianza del 95%. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores sitio (S), pastoreo (P), vegetación herbácea residente (V) o de las interacciones correspondientes, con un nivel de significación de 0,05.

Cuadro 3.1. Resultados del efecto del pastoreo (P), la vegetación residente (V) y el sitio (S) sobre las tasas de emergencia y proporción de semillas de *Vachellia* perdidas (experimento 1). Se presentan los valores del estadístico χ^2 para la prueba de ANOVA Tipo II para los efectos fijos de los modelos mixtos planteados (H, V, S y todas sus interacciones dobles y triple).

Factores	χ^2	<i>g.l</i>	<i>valor p</i>
Emergencia total			
Pastoreo (P)	4,36	1	0,037
Vegetación herbácea (V)	0,39	1	0,531
Sitio (S)	22,27	2	< 0,001
P*V	1,93	1	0,165
P*S	6,54	2	0,038
V*S	2,79	2	0,247
P*V*S	1,64	2	0,444
Proporción de semillas perdidas			
Pastoreo (P)	16,43	1	< 0,001
Vegetación herbácea (V)	0,23	1	0,630
Sitio (S)	42,66	2	< 0,001
P*V	0,96	1	0,416
P*S	10,92	2	0,004
V*S	1,75	2	0,416
P*V*S	4,74	2	0,094
Emergencia efectiva			
Pastoreo (P)	2,01	1	0,156
Vegetación herbácea (V)	4,37	1	0,037
Sitio (S)	2,08	2	0,353
P*V	0,13	1	0,721
P*S	3,03	2	0,22
V*S	1,44	2	0,486
P*V*S	0,82	2	0,662

3.3.2 Supervivencia y crecimiento (experimento 2).

En todos los sitios del gradiente de aridez, la supervivencia de las plántulas disminuyó en el tiempo, más allá de los tratamientos, sin embargo, se estabilizó luego de aproximadamente un año. En Chaco, la supervivencia fue mayor en clausura que en pastoreo y marginalmente menor con vegetación herbácea (Figura 3.6A; Cuadro 3.2). Al finalizar el experimento, luego

de 18 meses, la supervivencia de plántulas bajo pastoreo con vegetación herbácea fue 0. Ninguna de las interacciones entre los factores resultó significativa. En Entre Ríos, como se describió en el Capítulo II de esta tesis, la supervivencia de las plántulas fue mayor en la clausura y con vegetación herbácea (Figura 3.6B; Cuadro 3.2). Al finalizar este experimento la supervivencia - proporción de plántulas vivas al final respecto del inicio del experimento - en clausura con vegetación herbácea fue 5 veces mayor que bajo pastoreo sin vegetación herbácea (0,25 vs. 0,05). Ninguna de las interacciones entre los factores resultó significativa. En Corrientes, el efecto de la vegetación herbácea dependió del pastoreo (Figura 3.6C; Cuadro 3.2). En clausura la supervivencia fue mayor sin vegetación herbácea, pero esto no ocurrió bajo pastoreo. Al finalizar este experimento la supervivencia en clausura sin vegetación herbácea fue más del doble que bajo pastoreo sin vegetación herbácea (0,63 vs. 0,24). Ninguna de las otras interacciones resultó significativa.

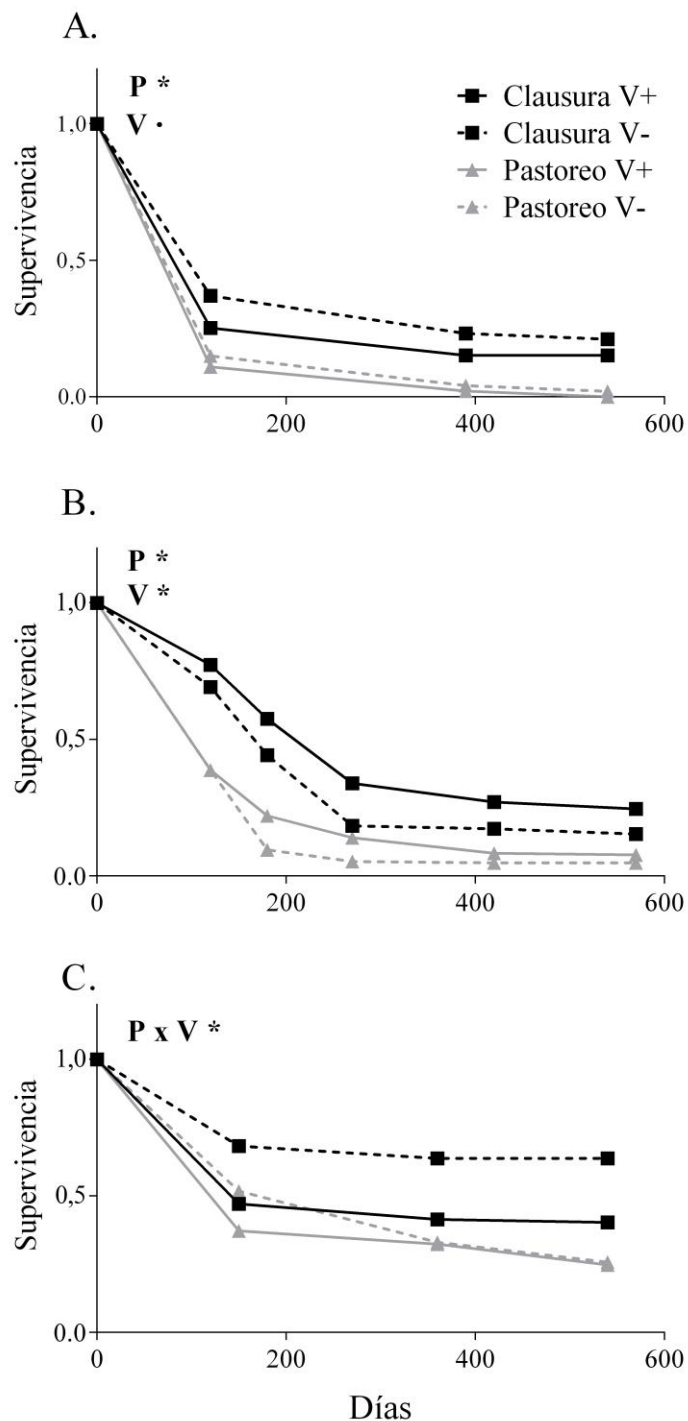


Figura 3.6 Dinámica de supervivencia de plántulas de *Vachellia* para todos los tratamientos: bajo pastoreo y en clausura, con (V +) y sin (V-) vegetación herbácea (líneas completas y discontinuas, respectivamente) durante 540 días en Chaco (A) y Corrientes (C) y durante 570 días en Entre Ríos (B). Los cuadrados y los triángulos muestran la supervivencia de plantas en cada fecha. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores pastoreo (P), vegetación herbácea residente (V) o de las interacciones correspondientes con un nivel de significación de 0,05 y el punto indica efectos marginales ($0,05 < p < 0,1$). En todos los sitios la supervivencia disminuyó en el tiempo, independientemente de los otros factores.

Cuadro 3.2. Resultados del efecto del pastoreo (P), la vegetación residente (V) y la fecha de visita sobre la supervivencia de las plántulas de *Vachellia* en los distintos sitios (ordenados de izquierda a derecha de mayor a menor aridez). Se presentan los valores del estadístico χ^2 para la prueba de ANOVA Tipo II para los efectos fijos de los modelos mixtos planteados (H, V, F y todas sus interacciones dobles y triple).

Curvas de supervivencia	Chaco			Entre Ríos			Corrientes		
	χ^2	<i>g.l</i>	valor <i>p</i>	χ^2	<i>g.l</i>	valor <i>p</i>	χ^2	<i>g.l</i>	valor <i>p</i>
Pastoreo (P)	7,16	1	0,007	5,28	1	0,022	8,35	1	0,003
Vegetación Herbácea (V)	3,67	1	0,055*	28,46	1	< 0,001	20,04	1	< 0,001
Fecha de visita (F)	11,72	2	0,004	234,41	4	< 0,001	14,69	2	< 0,001
P*V	0,03	1	0,873	0,29	1	0,591	7,51	1	< 0,001
P*F	2,34	2	0,310	2,92	4	0,572	4,13	2	0,127
V*F	0,05	2	0,975	2,42	4	0,659	1,12	2	0,570
P*V*F	0,09	2	0,952	0,75	4	0,945	1,35	2	0,510

El modelo de supervivencia final que incluye todos los sitios, indica que el pastoreo disminuyó la supervivencia final de las plántulas de *Vachellia* independientemente de la presencia de vegetación herbácea y del sitio (Figura 3.7; Cuadro 3.3). Mientras que, en promedio entre todos los tratamientos, en Corrientes hubo mayor supervivencia final que en Entre Ríos y en Entre Ríos que en Chaco, el efecto de la vegetación herbácea dependió del sitio (valor-*p* V × S = 0,01). Mientras que en Entre Ríos la presencia de vegetación herbácea aumentó la supervivencia final, en Chaco y Corrientes la disminuyó (Figura 3.7; Cuadro 3.3). Ninguna de las otras interacciones dobles ni la triple entre los factores pastoreo, vegetación herbácea y sitio resultó significativa (Cuadro 3.3).

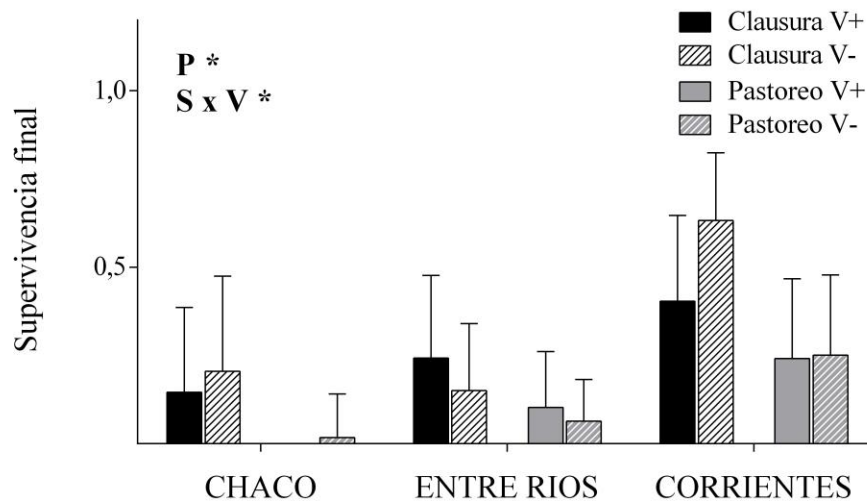


Figura 3.7 Supervivencia de plántulas de *Vachellia* al final de los experimentos en los 3 sitios de estudio (ordenados de mayor a menor aridez), en clausura (barras negras) y en pastoreo (barras grises) con (V+) y sin (V-) vegetación herbácea (barras llenas y discontinuas, respectivamente). Las barras de error corresponden a los intervalos de confianza del 95%. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores sitio (S), pastoreo (P), vegetación herbácea residente (V) o de las interacciones correspondientes, con un nivel de significación de 0,05. Para el tratamiento pastoreo y con vegetación herbácea (V+) en Chaco la supervivencia promedio final fue igual a 0 y no se pudo estimar el intervalo de confianza por no contar con un número mínimo de plantas vivas para ese tratamiento.

La tasa de crecimiento relativo (RGR) en diámetro fue independiente del pastoreo, de la vegetación herbácea y del sitio (Figura 3.8A; Cuadro 3.3). En cambio, la tasa de crecimiento relativo en altura fue menor bajo pastoreo independientemente del sitio y de la vegetación herbácea (Figura 3.8B; Cuadro 3.3). Ninguna de las interacciones dobles o triple resultó significativa en los modelos de crecimiento (Cuadro 3.3).

Cuadro 3.3. Resultados del efecto del pastoreo (P), la vegetación herbácea (V) y el sitio (S) sobre la supervivencia final y el crecimiento de las plántulas de *Vachellia*. Se presentan los valores del estadístico χ^2 para la prueba de ANOVA Tipo II para los efectos fijos de los modelos mixtos planteados (H, V, S y todas sus interacciones dobles y triple).

Factores			
	χ^2	<i>g.l</i>	<i>valor p</i>
Supervivencia final			
Pastoreo (P)	18,21	1	< 0,001
Vegetación herbácea (V)	0,70	1	0,404
Sitio (S)	6,99	2	0,030
P*V	2,33	1	0,127
P*S	1,30	2	0,524
V*S	9,22	2	0,010
P*V*S	1,80	2	0,407
RGR en diámetro (mm.mm⁻¹.año⁻¹)			
Pastoreo (P)	0,87	1	0,351
Vegetación herbácea (V)	2,60	1	0,107
Sitio (S)	2,24	2	0,326
P*V	2,09	1	0,149
P*S	0,21	1	0,643
V*S	0,20	2	0,905
P*V*S	0,05	1	0,829
RGR en altura (cm.cm⁻¹.año⁻¹)			
Pastoreo (P)	12,36	1	< 0,001
Vegetación herbácea (V)	0,39	1	0,533
Sitio (S)	0,06	2	0,953
P*V	0,22	1	0,639
P*S	0,01	1	0,972
V*S	4,95	2	0,084
P*V*S	0,38	1	0,538

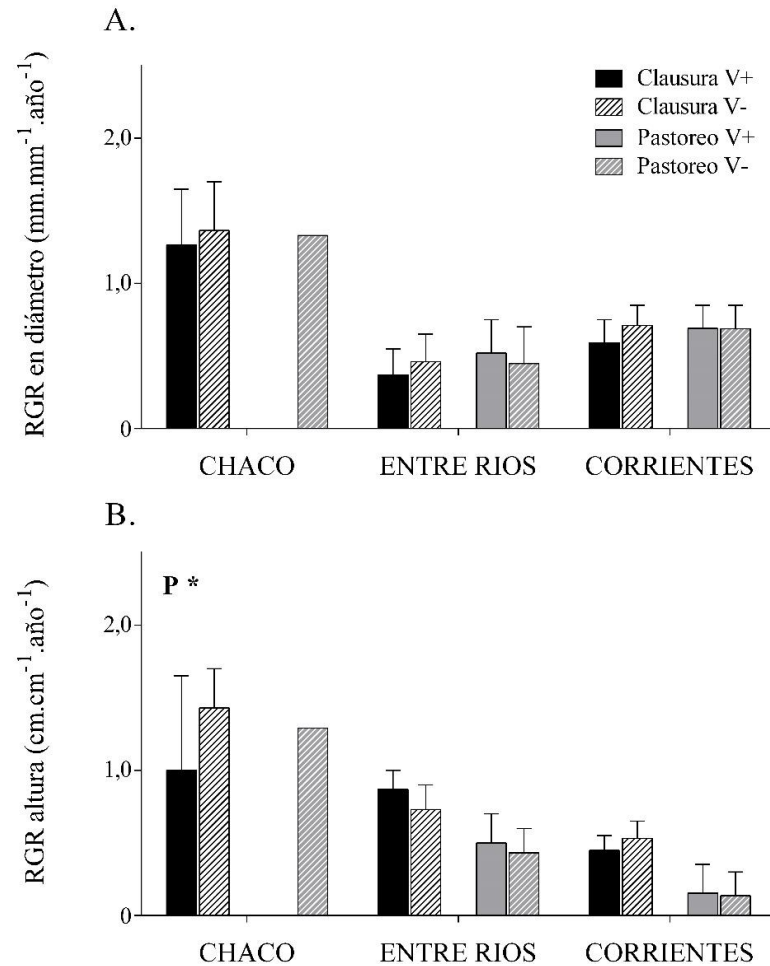


Figura 3.8 A) Tasa de crecimiento relativo (RGR) en diámetro, B) y en altura de plántulas de *Vachellia*, en los 3 sitios de estudio (ordenados de mayor a menor aridez): en clausura (barras negras) y en pastoreo (barras grises) con (V+) y sin (V-) vegetación herbácea (barras llenas y discontinuas, respectivamente). Los asteriscos indican efectos significativos de los factores sitio (S), pastoreo (P), vegetación herbácea residente (V) o de las interacciones correspondientes, con un nivel de significación de 0,05. La estimación de las RGR para Chaco bajo pastoreo con vecinos no pudo hacerse por no contar con ninguna planta viva al final del experimento para ese tratamiento. La estimación de las RGR para Chaco bajo pastoreo sin vecinos (V-) no cuenta con intervalo de confianza dado que al final del experimento quedó una sola planta viva para ese tratamiento

3.3.3 Estimación del establecimiento por sitio.

Estimé las tasas de establecimiento de plántulas de *Vachellia* como la probabilidad de que una semilla germine y emerja como plántula y que sobreviva en el tiempo (18 o 19 meses, dependiendo del sitio), bajo los cuatro tratamientos: en clausura y pastoreo y con (V+) y sin

(V-) vegetación herbácea residente. Como se describió en el capítulo II de esta tesis, en Entre Ríos no encontré evidencias de que la tasa de establecimiento de *V. caven* varíe entre tratamientos, pues los intervalos de confianza se superpusieron con las medias de todos los tratamientos (Figura 3.9B). En cambio, en Chaco y Corrientes, la tasa de establecimiento en clausura y sin vegetación herbácea fue mayor que en ambos tratamientos bajo pastoreo, pero no distinta del tratamiento en clausura con vegetación herbácea (Figura 3.9A y 3.9C).

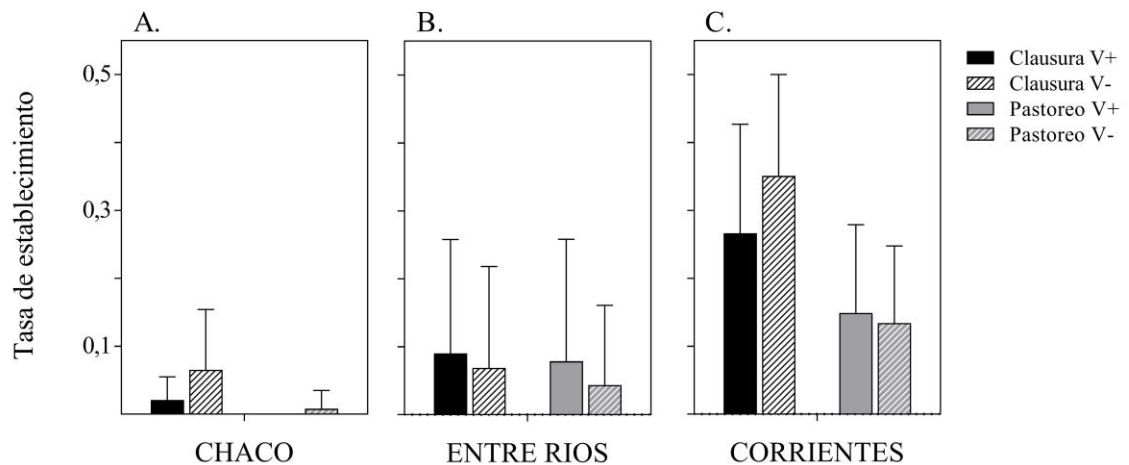


Figura 3.9 Tasa de establecimiento de *Vachellia* en los 3 sitios de estudio (ordenados de mayor a menor aridez), estimada como la probabilidad de que una semilla germine y emerja como plántula y sobreviva a lo largo del tiempo (540 días en Chaco y Corrientes y 570 días en Entre Ríos). Mediante un procedimiento de Bootstrap, a partir de resultados combinados del experimento de emergencia de plántulas y del experimento de supervivencia de plántulas, se estimaron las tasas de establecimiento, para todos los tratamientos: en clausura (barras negras) y en pastoreo (barras grises) con (V+) y sin (V-) vegetación herbácea (barras llenas y discontinuas, respectivamente). Las barras de error indican intervalos de confianza del 95%. Para el tratamiento pastoreo y con vegetación herbácea (V+) en Chaco la tasa de establecimiento fue igual a 0 dado que no sobrevivió ninguna planta para ese tratamiento.

3.4 Discusión

Los experimentos presentados en este capítulo me permitieron examinar el efecto del pastoreo y de la vegetación herbácea sobre diferentes transiciones demográficas que pueden actuar como cuellos de botella durante las primeras etapas del proceso de lignificación de sabanas. Mis resultados demuestran que el pastoreo por ganado bovino y la vegetación herbácea afectan distintas tasas vitales del ciclo de vida de las especies leñosas y que sus efectos sobre las distintas etapas son contrastantes. Contrariamente a lo esperado bajo mi primera hipótesis (2a), el efecto del pastoreo durante las etapas tempranas de germinación y emergencia fue variable y dependiente del sitio. En concordancia con mi hipótesis 2c, su efecto sobre la supervivencia de las plántulas leñosas fue negativo y directo, a través del consumo y pisoteo independientemente del sitio en el gradiente de aridez. En cambio, el efecto de la vegetación herbácea residente fue positivo durante la etapa temprana de germinación y emergencia independientemente del sitio, pero variable entre sitios sobre la supervivencia plántulas. Sin embargo, no varió siguiendo el gradiente de aridez (hipótesis 2b). En Entre Ríos, en la sabana húmeda del centro del gradiente, encontré un efecto de facilitación de los pastos sobre la supervivencia de las plántulas leñosas. Por el contrario, en Chaco y Corrientes (en este último, especialmente bajo la condición de clausura) el efecto fue de competencia. Finalmente, el balance de estos efectos contrastantes del pastoreo y la vegetación herbácea residente sobre los distintos estadios del ciclo de vida de *Vachellia* determinaron las tasas de establecimiento de plantas en los tres sitios.

En Entre Ríos el pastoreo aumentó la emergencia total de plántulas (plántulas emergidas/semillas sembradas) mientras que no tuvo efecto en Chaco y Corrientes. Este

resultado está explicado por la mayor pérdida de semillas bajo clausura en los tubetes de Entre Ríos. Como discutí en el capítulo II, el efecto del pastoreo sobre la tasa de emergencia *total* podría estar mediado por efectos directos sobre la comunidad de granívoros o bien por efectos indirectos mediados por cambios en la estructura de la vegetación (Milchunas *et al.* 1988, Schmidt *et al.* 2005, Teman *et al.* 2021). La reducción de la biomasa aérea, como consecuencia del pastoreo, disminuye la disponibilidad de refugio para granívoros, y por lo tanto el consumo de semillas.

En Chaco y Corrientes, en cambio, ni la emergencia *total* de plántulas ni la proporción de semillas perdidas de los tubetes fue significativamente distinta en ninguno de los tratamientos. En Chaco, el sitio más árido, el efecto de las clausuras sobre la biomasa herbácea producida fue marginal (Figura 3.3). Este resultado podría estar explicado por tratarse de un sistema en el que la vegetación no responde tan rápidamente a la exclusión del pastoreo (Valone *et al.* 2002, Guo 2004, Sasaki *et al.* 2009) como sí ocurrió en los sistemas mésicos de Corrientes y Entre Ríos (Figura 3.3). Por ello, en Chaco, la disponibilidad de refugio para granívoros terrestres no sería necesariamente mayor en situación de clausura, al menos para una exclusión al pastoreo de casi de 2 años. Además, durante el mes en que tuvo lugar el experimento de emergencia, las precipitaciones estuvieron por encima del registro histórico para ese mes (75 mm, Administración Provincial del Agua (APA) 2010; Figura 3.4). Por lo tanto, inundaciones circunstanciales de los tubetes podrían haber generado la pérdida de semillas tanto en clausura como en pastoreo. Además, la identidad de especies de comunidad de granívoros podría variar entre sitios. Por ejemplo, si bien se ha descrito a los roedores como granívoros consumidores de *V. aroma* (Ferrerías y Galetto 2010), en el sitio de Chaco, por tratarse de una sabana aledaña a zonas de bañados y esteros, podría haber gran

diversidad y riqueza de aves consumidoras de estas semillas. Esto podría explicar una alta tasa de pérdida de semillas tanto en clausura como en pastoreo.

En Corrientes, por otro lado, tampoco encontré evidencias de que la tasa de emergencia total ni la proporción de semillas perdidas varíe entre tratamientos. Si bien en este sitio de estudio las clausuras generaron mayor disponibilidad de biomasa respecto de la condición de pastoreo (Figura 3.3), esa diferencia podría no verse reflejada en diferencias en la disponibilidad de refugio para granívoros. Por un lado, en Corrientes, la carga ganadera ha sido históricamente la más alta de los tres sitios. En ese sentido, la recuperación de la comunidad de granívoros terrestres podría no ser tan inmediata pese al aumento de la disponibilidad de biomasa en las clausuras, a diferencia de lo que ocurrió en Entre Ríos. Por otro lado, en las sabanas correntinas, a diferencia de lo que ocurre en las sabanas entrerrianas, las matas de *Andropogon lateralis* (paja colorada) son un componente importante y dominantes de la matriz herbácea, presentes tanto adentro como afuera de las clausuras (Carnevali 1994, Macías 2011). En este sentido, estas matas de pastos altos de baja palatabilidad y abundante biomasa podrían estar generando una disponibilidad de refugio similar en condición de clausura y pastoreo (Lima y Dill 1990, Loggins *et al.* 2019). Mis resultados indican que el efecto de las clausuras sobre la granivoría sería dependiente del sitio, y dependería no sólo de las características ambientales, sino también de la identidad del gremio granívoro en cada ambiente.

La tasa de emergencia *efectiva* (plántulas emergidas/semillas remanentes), por otra parte, fue mayor con presencia de vegetación herbácea, independientemente del sitio. Esta tasa está calculada sobre las semillas que efectivamente permanecieron en los tubetes, descontando aquellas perdidas. Estos resultados concuerdan con observaciones sobre otras

especies leñosas y podrían estar explicados por el hecho de que los parches con vegetación retienen más humedad que los parches en los que la vegetación ha sido removida (Borchert *et al.* 1989, O'Connor 1995, Aranda 2020). La retención de humedad en las capas superficiales del suelo facilitaría el proceso de germinación de semillas y emergencia de plántulas (Wilson y Witkowski 1998). Incluso, para *V. caven* se ha documentado que la exposición a varios días de anegamiento no pone en riesgo las tasas de germinación, a diferencia de lo que ocurre con otras especies, (Pratolongo 2020, Pratolongo *et. al* 2003). Además, si bien se ha demostrado que la cantidad y calidad de la luz no constituye una limitante abiótica para la germinación y emergencia de varias especies de *Vachellia* y *Prosopis*, sí lo sería la temperatura (Brown y Archer 1989, 1999, O'Connor 1995, Funes y Venier 2006, Funes *et. al* 2009, Kulkarni *et al.* 2007). En este sentido, diferencias en la temperatura del suelo entre parches vegetados y no vegetados podría tener implicancias sobre las tasas de germinación y emergencia. Al igual que en el capítulo II, para los experimentos de emergencia, las semillas habían sido previamente escarificadas. Si bien este procedimiento me permitió evaluar el efecto del pastoreo y la vegetación herbácea sobre las tasas de emergencia de *Vachellia*, las tasas reportadas serían posiblemente sobreestimaciones de las tasas de emergencia que ocurren naturalmente a campo.

Para otras especies de *Vachellia* africanas se ha reportado que la frecuencia de lluvias es esencial para la germinación y emergencia, al menos durante las primeras 7 semanas de vida (Wilson y Witkowski 1998). Durante el mes en que llevé a cabo el experimento de germinación y emergencia en Entre Ríos y Corrientes llovió menos que el registro histórico (16% y 22%, respectivamente), aunque los meses anteriores las lluvias estuvieron por encima o alrededor del histórico (Figura 3.4B y Figura 3.4C). Además, en Chaco, ese mes llovió 54%

más que el registro histórico (Figura 3.4A). Es decir, encontré un efecto positivo de la vegetación herbácea sobre la germinación y emergencia de *Vachellia* cuando la humedad del suelo no resultó limitada por las condiciones climáticas. Teniendo en cuenta que las matas y pastos postrados cuentan con importante biomasa de raíces (Knoop y Walker 1985), es posible que, en condiciones de sequía, por el contrario, la vegetación herbácea consuma la totalidad del agua en los primeros centímetros del suelo e impida la imbibición de las semillas (Macías 2011). En este sentido, el impacto de la vegetación herbácea sobre las tasas de germinación y emergencia podría ser dependiente y cambiante en función de la de la disponibilidad de agua. Esta hipótesis debería ser puesta a prueba a través de experimentos llevados a cabo bajo distintas condiciones de humedad.

El pastoreo ejerció un efecto directo negativo sobre la supervivencia de las plantas independiente del sitio. Además, el crecimiento relativo en altura fue menor en plantas bajo pastoreo, independientemente del sitio y de la vegetación herbácea. En conjunto estos resultados indican que el ganado consume activa, y no incidentalmente las plántulas de *Vachellia* de ambas especies. En el caso que hubiera existido consumo incidental o susceptibilidad por asociación (Tahvanaine y Root 1972, Karban 1997) sería esperable que las plantas sin vegetación herbácea bajo pastoreo hubieran sido menos consumidas que aquellas plantas en parches con vegetación herbácea, y esto no ocurrió en ninguno de los sitios. En concordancia, numerosos estudios demuestran que los herbívoros disminuyen la supervivencia y el establecimiento de plántulas leñosas (Riginos y Young 2007, Marcora *et al.* 2013, Macías *et al.* 2014, Morrison *et al.* 2019, Aranda 2020). Además, mis resultados coinciden con otros trabajos llevados a cabo sobre especies leñosas en pastizales y sabanas, que indican las plántulas leñosas fueron igualmente preferidas que las herbáceas y no fueron

excluidas del bocado de alimentación del ganado (Riginos y Young 2007, Aranda 2020). Estas evidencias refuerzan la idea de que el pastoreo ejerce un efecto directo negativo sobre las plántulas leñosas, independientemente de las condiciones del sitio.

En promedio entre todos los tratamientos, la supervivencia final de las plántulas fue mayor en Corrientes que en Entre Ríos y mayor en Entre Ríos que en Chaco. Si bien se trata de tres sitios en un gradiente de aridez y productividad que incluye sabanas húmedas y semiáridas, durante los meses que duraron los experimentos de supervivencia y crecimiento de plántulas, las condiciones climáticas fueron diferentes a las históricas. En particular, el sitio de sabana semiárida (Chaco) no funcionó como tal, dado que llovió 85% más que el registro histórico. Incluso, en promedio, mensualmente llovió más en el sitio semiárido que en uno de los sitios húmedos (Entre Ríos). Es decir, aunque las precipitaciones durante el tiempo en que duraron los experimentos fueron mayores en Chaco que en Entre Ríos, mis resultados de supervivencia final indican que la supervivencia de plántulas siguió el gradiente de aridez y productividad en el que se ubicaban los sitios. En ese sentido, la supervivencia de *Vachellia* podría estar respondiendo a otras variables más allá de la disponibilidad de agua inmediata en el sitio.

El efecto de la vegetación herbácea sobre la supervivencia de plántulas de *Vachellia* fue contrastante entre sitios. Encontré un efecto positivo de la vegetación herbácea sobre las plántulas de *V. caven* en Entre Ríos, marginalmente negativo en Chaco sobre las plántulas de *V. aroma* y negativo en Corrientes para plántulas de *V. caven* en clausura. Es decir que, si bien el efecto fue distinto entre sitios, no coincidió con el patrón esperado por el gradiente de aridez. Nuevamente, las diferencias encontradas entre sitios podrían deberse a diferencias de disponibilidad hídrica y productivas en el gradiente de aridez, como también a características

bióticas o abióticas de estos ambientes, más allá de la condición climática.

Tanto las características ambientales como la identidad de las especies interactuantes han sido descritos como factores determinantes del signo y la magnitud de las interacciones entre plantas (Bertness y Callaway 1994, Scholes y Archer 1997, Rousset y Lepart 2000, Tewksbury y Lloyd 2001, Rebollo *et al.* 2002, Maestre *et al.* 2005, Riginos *et al.* 2005, Bond y Midgley 2012, Moustakas *et al.* 2013, Soliveres y Maestre 2014). En este sentido, los resultados que encontré acerca del efecto de la vegetación herbácea sobre la supervivencia de *Vachellia* también podrían estar influenciados por diferencias interespecíficas entre *V. caven* y *V. aroma*. Sin embargo, en Corrientes y Chaco, donde la especie leñosa dominante es distinta, encontré un efecto similar de la vegetación herbácea sobre la supervivencia de plántulas. En Entre Ríos, por otro lado, donde trabajé con *V. caven* como en Corrientes, el efecto fue contrastante. Además de la disponibilidad de agua e identidad de la especie leñosa dominante, los sitios difieren en temperatura media anual, tipo de suelo y características de la matriz herbácea. En Chaco y Corrientes la matriz herbácea está compuesta en casi su totalidad por pastos C4 mientras que en Entre Ríos, contrariamente, la vegetación herbácea está conformada casi en su totalidad por pastos C3 (~95%, Sabattini *et al.* 2015a, Sabattini comunicación personal).

Si bien en diversos ecosistemas de sabanas tropicales y subtropicales dominados por pastos C4 se ha registrado un efecto negativo de la matriz herbácea sobre la supervivencia y establecimiento de plántulas leñosas, para sitios dominados por pastos C3 el signo de la relación entre pastos y leñosas no resulta tan claro (Walker y Noy-Meir 1982, Scholes y Archer 1997, Brown y Archer 1999, Rossi y Villagra 2003, Prober *et al.* 2005, Riginos y Young 2007, Grellier *et al.* 2012, Rauber *et al.* 2014, Ansley *et al.* 2019, Morrison *et al.*

2019). Por ejemplo, existen evidencias de que el establecimiento de *Prosopis glandulosa*, una leñosa nativa invasora en los pastizales de América del Norte, emerge y sobrevive independientemente de la biomasa de herbáceas e incluso recientemente se ha descrito una relación de facilitación entre esta especie leñosa y una especie de pasto C3 en detrimento de la comunidad de pastos C4 (Brown y Archer 1999, Ansley *et al.* 2019). Además, otros trabajos han documentado relaciones de facilitación entre árboles y pastos C3 en distintas partes del mundo (Rossi y Villagra 2003, Prober *et al.* 2005, Rauber *et al.* 2014). Estas evidencias han demostrado relaciones de facilitación de los árboles, especialmente de los géneros *Prosopis* y *Vachellia* sobre especies de pastos C3.

La vía fotosintética C4 de algunas especies de gramíneas se ha propuesto como una de las varias características morfológicas y fisiológicas responsables de su éxito en ambientes de praderas templadas de América del Norte y de sabanas tropicales (Knapp y Medina 1999). Los pastos C4, en relación con los C3, se caracterizan por su mayor eficiencia en el uso del agua, mayor productividad a altas temperaturas, bajo requerimiento de nitrógeno y asignación sustancial de carbono a raíces (Knapp y Medina 1999). La mayor eficiencia en el uso de agua les confiere a los pastos C4 mayor habilidad competitiva en ambientes tropicales y subtropicales (Knapp y Medina 1999). En este sentido, los pastos C4 podrían competir más intensamente con las plántulas leñosas que los pastos C3 y, por ende, la vía fotosintética de las especies de la matriz herbácea sería un control del signo y la magnitud de su relación con las leñosas.

Sin embargo, la estacionalidad del crecimiento de los árboles (deciduos o siempreverdes) y la etapa de desarrollo de las leñosas puede modificar la relación entre leñosas y herbáceas. En especies leñosas deciduas (*Vachellia*, *Prosopis*, *Acacia*) la

competencia por luz entre árboles adultos y pastos C4 determina que estos sean excluidos de la matriz herbácea por competencia por luz. Esto no ocurre con los pastos C3 porque los pastos culminan su ciclo de crecimiento antes que los árboles adultos alcancen su mayor área foliar. En este caso podría haber complementariedad entre leñosas y herbáceas en el uso de los recursos (Ferraina y Molina 2021). Este aspecto ha sido poco evaluado y más estudios deberían ser llevados a cabo para comprender si la relación entre el componente herbáceo y leñoso de las sabanas sería afectada por la identidad de las especies, por la estacionalidad del crecimiento y por la vía fotosintética de las plantas herbáceas.

Finalmente, la tasa de establecimiento de plantas de *V. aroma* estimada en Chaco fue mayor bajo clausura y con remoción de la vegetación herbácea (Figura 3.9A). Este resultado estuvo explicado básicamente por el efecto negativo del pastoreo y de la vegetación herbácea sobre la supervivencia de plántulas, dado que de la tasa de emergencia total no varió entre tratamientos para este sitio (Figuras 3.5, 3.7, 3.10). En Entre Ríos, en cambio, no encontré evidencias de que la tasa de establecimiento de *V. caven* varíe entre tratamientos (Figura 3.9B). El efecto neutro del pastoreo por herbívoros domésticos sobre la tasa de establecimiento está explicado por sus efectos contrastantes. Por un lado, el pastoreo aumentó la tasa de emergencia total, mediado por un efecto sobre la disponibilidad de semillas, y por otro lado disminuyó la supervivencia de plántulas (Figuras 3.5, 3.7, 3.10). En Corrientes la tasa de establecimiento de plantas de *V. caven* en clausura sin vegetación herbácea fue mayor que en ambos tratamientos bajo pastoreo, pero no significativamente distinta al establecimiento en clausura con vegetación herbácea (Figura 3.9C). Este resultado está explicado por un efecto neutral del pastoreo y la vegetación herbácea sobre la tasa de emergencia total y un efecto negativo de la presencia de vegetación herbácea en mayor

medida, en plantas bajo clausura (Figuras 3.5, 3.7, 3.10).

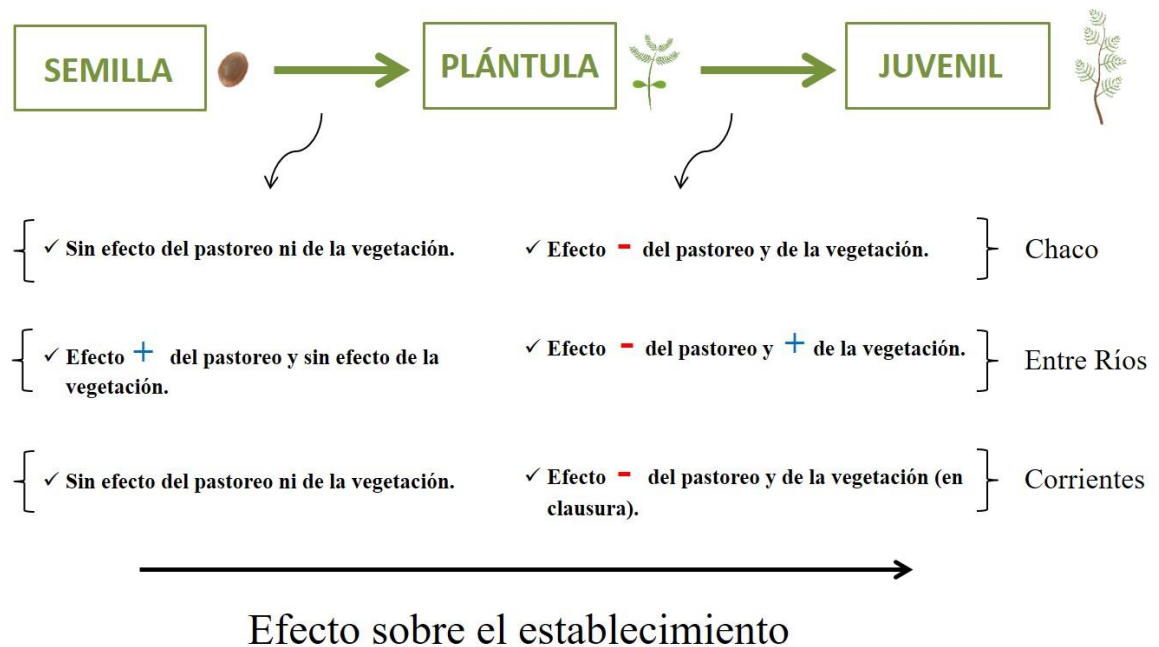


Figura 3.10 Modelo de transición entre los estados demográficos de las poblaciones leñosas en las sabanas de Chaco, Entre Ríos y Corrientes. Las cajas y flechas verdes indican los estadios demográficos de las plantas leñosas y sus transiciones, respectivamente. Entre llaves se resumen los resultados de los experimentos de germinación/emergencia y supervivencia para cada sitio (ordenados de arriba hacia abajo por aridez decreciente). El balance entre los resultados de ambos experimentos para cada sitio resultará en un efecto positivo, negativo o neutro sobre el establecimiento.

Los análisis aquí presentados me permitieron describir el efecto del pastoreo y la vegetación herbácea sobre distintas tasas vitales y sobre el crecimiento de plántulas de las especies leñosas responsables del proceso de lignificación en sabanas del Chaco y del Espinal, y sus diferencias entre sitios. Si bien, por el alcance de los modelos, no es posible discernir a cuáles de las características diferenciales entre los sitios se deben las diferencias encontradas para las distintas variables respuesta, algunos de mis resultados resultan generalizables entre sitios, y por tanto entre especies de *Vachellia*. Por ejemplo, el rol de la matriz herbácea sobre la emergencia y el rol del pastoreo sobre la supervivencia de plántulas

de *Vachellia*. Durante el tiempo en que mis experimentos fueron realizados, las precipitaciones en todos los sitios, pero especialmente en la sabana semiárida, fueron mayores a los promedios históricos. En ese sentido, sería interesante repetir los ensayos durante años con características similares a las históricas o, incluso, durante años secos, con la finalidad de conocer la importancia relativa de la variabilidad climática interanual sobre el proceso de lignificación de sabanas.

Mis resultados indican que el pastoreo representaría un control de la supervivencia de plántulas leñosas. En ese sentido, maximizar la magnitud de este efecto podría constituir una de las herramientas para controlar el proceso de lignificación en sus etapas tempranas. Si bien mis experimentos incluyeron dos especies leñosas diferentes, el resultado negativo del pastoreo sobre la supervivencia de plántulas fue consistente entre especies y entre sitios. El manejo del ganado como herramienta de prevención del proceso de lignificación cobra especial relevancia, considerando que la dinámica del fuego ha sido enteramente modificada en estos sistemas, ya sea por falta de combustible vegetal como por controles activos en focos de incendios (Morello y Adámoli 1968, Morello 1970, Adámoli *et al.* 1990, Carnevali 1994, Cabral *et al.* 2003). Sin embargo, muchos estudios han demostrado el efecto del sobrepastoreo como desencadenante del proceso de lignificación (Adámoli *et al.* 1990, Archer 1995, Van Auken 2000, Roques *et al.* 2001, de Villalobos 2013, O'Connor *et al.* 2014, LaMalfa *et al.* 2021). La presencia de suelo desnudo sería el principal determinante del proceso ya estas especies leñosas se han descrito como colonizadoras en este tipo de ambientes (Venier *et al.* 2013). De todas maneras, la exclusión del pastoreo tampoco ha resultado ser una herramienta eficiente frente al proceso de lignificación en la región (Lenzi-Grillini *et al.* 1996, Macías *et al.* 2014, Batista *et al.* 2018). En ese sentido, el manejo de las

cargas ganaderas constituiría una poderosa herramienta de manejo, si la carga es adecuada y fluctúa en el tiempo y en el espacio en sincronía con la heterogeneidad espacial y la fenología de las especies arbóreas. Al igual que en el capítulo II de esta tesis, los resultados de este capítulo sugieren que, en distintos ambientes de sabana dominados por *Vachellia*, durante la época de emergencia de plántulas (primavera/verano) resultaría útil aumentar la probabilidad de encuentro entre el ganado y las plántulas. Para ello, sería necesario evaluar cuál sería la carga ganadera que aumenta la mortalidad en cada sitio, sin comprometer la capacidad de rebrote de la matriz herbácea. De esta manera, el manejo del ganado constituye una potencial herramienta para controlar tempranamente la lignificación. Asimismo, dado que el ganado podría funcionar como dispersor de semillas y, para el caso de *V. aroma*, el paso por el tracto digestivo tendría un efecto positivo en la pérdida de latencia física y la germinación, se debería reducir la carga ganadera en lotes con árboles adultos durante la etapa de dispersión primaria - fin del verano/otoño (Fuentes *et al.* 1989, Traveset y Verdú 2002, Scarpa 2007, Funes *et al.* 2007, Bravo *et al.* 2018, Venier *et al.* 2017).

CAPÍTULO IV

Efectos de la defoliación sobre plantas leñosas juveniles de *Vachellia caven* y *Vachellia aroma*

4.1 Introducción

La tolerancia a la herbivoría se define como la capacidad de las plantas para sobrevivir, crecer y reproducirse - es decir, mantener su *fitness* - después de la remoción del tejido consumido por los herbívoros (Simms y Triplett 1994, Strauss y Agrawal 1999, Haukioja y Koricheva 2000). Esta interacción planta-herbívoro ha sido extensamente estudiada en plantas herbáceas pero mucho menos en árboles, a pesar de que la tolerancia es un aspecto clave en la vida de una planta leñosa (Boege y Marquis 2005, Haukioja y Koricheva 2000). Dado que ambas formas de vida tienen diferentes ciclos de vida, es esperable que los mecanismos involucrados en la tolerancia a la remoción de biomasa y los patrones de asignación de recursos luego del daño sean diferentes.

El manejo ganadero de las sabanas puede determinar el consumo de plantas leñosas en sus etapas iniciales, ya sea de manera incidental, con el bocado de pastos, o activa. Los mecanismos por los que los grandes herbívoros consumen las plantas leñosas pueden ser de dos tipos, pastoreo o ramoneo. El ganado vacuno principalmente pastorea las plantas leñosas en sus estadios de plántula y juveniles pequeños pero también puede consumir partes de individuos juveniles relativamente grandes y, ocasionalmente, de individuos adultos (Riginos y Young 2007, Macias *et al.* 2014, Vadigi y Ward 2014, Smit *et al.* 2015, Morrison *et al.* 2019, Aranda 2020, observación personal). En zonas áridas, particularmente en períodos secos, las leñosas constituyen una parte importante de la dieta del ganado vacuno (Guevara *et al.* 1996). En un contexto global de intensificación de usos ganaderos de la vegetación, la capacidad de los árboles de rebrotar luego de un disturbio como la ganadería representa uno de los aspectos claves para la persistencia del componente leñoso en las sabanas (Bond y Midgley 2001, Bufford y Gaoue 2015, Michielsen *et al.* 2017, O'Connor *et al.* 2020). Se han

estudiado diferentes rasgos de tolerancia y resistencia de especies leñosas expuestas al ramoneo de ungulados y a la defoliación por insectos en varios ecosistemas de sabana (Young 1987, Du Toit *et al.* 1990, Gowda 1997, Fornara y Du Toit 2007, Staver *et al.* 2009, Hartnett *et al.* 2012, Mundim *et al.* 2012, Wigley *et al.* 2015, Voysey *et al.* 2021). Sin embargo, hay menos conocimiento sobre la tolerancia de los árboles en sus primeros estadios de vida al pastoreo por herbívoros domésticos. La tolerancia puede determinar la dinámica poblacional de una especie leñosa y, por lo tanto, la persistencia de la estructura de las sabanas sujetas a una intensificación del uso ganadero.

Diversos factores del contexto biótico y abiótico, así como características intrínsecas de las plantas afectan su tolerancia. Por un lado, la tolerancia varía con la frecuencia, estacionalidad e intensidad de la defoliación (Strauss y Agrawal 1999, Hawkes y Sullivan 2001, Wise y Abrahamson 2007, Hinman y Fridley 2020) y, por otro lado, depende de los recursos disponibles para reponer la biomasa perdida (Rosenthal y Kotanen 1994, Hawkes y Sullivan 2001, Wise y Abrahamson 2007). En particular, existe evidencia de que la disponibilidad de agua tiene un rol regulador de los mecanismos de tolerancia (Hawkes y Sullivan 2001, Gassmann 2004, Wise y Abrahamson 2007, Gonzales *et al.* 2008, Lin *et al.* 2021). Además, la respuesta a la defoliación y por lo tanto la tolerancia varía con el tamaño de la planta defoliada, el contenido de reservas almacenadas en tallo y raíz, la tasa de crecimiento y los rasgos vinculados a la arquitectura de la planta, como la estructura de ramificación y la disponibilidad de meristemas (Meyer 1998, Strauss y Agrawal 1999, Stowe *et al.* 2000, Boege 2005, Boege y Marquis 2005, Fornara y Du Toit 2007).

Los mecanismos ecofisiológicos de tolerancia a la herbivoría incluyen 1- aumentos en las tasas de fotosíntesis del tejido remanente, 2- crecimiento compensatorio y activación

de meristemas latentes, 3- movilización de reservas, y 4- cambios fenológicos (Rosenthal y Kotanen 1994, Stowe *et al.* 2000, Tiffin 2000). El aumento de la actividad fotosintética de las hojas remanentes después del daño es uno de los mecanismos de tolerancia más frecuentes (McNaughton 1979, Crawley 1983, Rosenthal y Kotanen 1994, Strauss y Agrawal 1999, Vanderklein y Reich 1999, Barry y Pinkard 2013). Puede ocurrir por aumentos en el área foliar de las hojas nuevas, mayores concentraciones de la enzima rubisco y/o retardos en la senescencia (Wareing *et al.* 1968, Nowak y Caldwell 1984, Meyer 1998). Además, en muchas plantas ocurre la activación de meristemas que generan nuevo tejido para compensar o sobrecompensar el crecimiento luego del evento de remoción (Belsky 1986, Paige y Whitham 1987, Oosterheld 1992, Belsky *et al.* 1993, Mabry y Wayne 1997, Meier *et al.* 2012). Esta activación meristemática es, en general, acompañada por cambios en la dominancia apical y en la arquitectura de la planta (Paige y Whitham 1987, Paige 1992, Stowe *et al.* 2000, Staver *et al.* 2012, Ward 2016). La utilización de las reservas de almacenamiento para la generación de nuevo tejido vegetal luego de un evento de remoción de biomasa constituye también un importante mecanismo de tolerancia (Wiley *et al.* 2013, Piper *et al.* 2015, Martínez-Vilalta *et al.* 2016). Si bien muchos estudios han reportado disminuciones en las concentraciones de carbono no estructural en respuesta a la defoliación, en otros casos se han reportado aumentos (Li *et al.* 2002, Schutz *et al.* 2011, Jacquet *et al.* 2014). Los mecanismos que explican la disminución de reservas de carbono luego de un evento de defoliación están vinculados principalmente a la necesidad de sostener el crecimiento y respiración de los nuevos brotes hasta que puedan cubrir estos costos por sí solos (Chapin *et al.* 1990, Kozłowski 1992, Schutz *et al.* 2011). En cambio, otros estudios reportan aumentos de las reservas de carbono luego de la defoliación dado que esta respuesta podría mejorar la supervivencia a largo plazo o bien cuando se trata de situaciones en que la

regeneración inmediatamente post daño es costosa, por ejemplo, al final de la temporada de crecimiento (Wiley y Helliker 2012, Wiley *et al.* 2013, Piper *et al.* 2015). Los cambios fenológicos asociados a la tolerancia involucran retrasos en el rebrote y/o la fructificación (Hendrix 1979, Hendrix y Trapp 1989, Gaoue y Ticktin 2008, Bufford y Gaoue 2015, Amico Roxas *et al.* 2021).

En los capítulos anteriores (capítulos II y III) me propuse estudiar los efectos del pastoreo y la vegetación herbácea sobre las primeras etapas del ciclo de vida de *V. caven* y *V. aroma*. En particular, me centré en el estudio de las tasas de depredación, germinación y emergencia y supervivencia, hasta su establecimiento exitoso. En este capítulo, en cambio, examino en qué medida las plantas juveniles de ambas especies son tolerantes a la herbivoría y cómo varía la tolerancia bajo distintas frecuencias de defoliación. En particular evalué algunos de los mecanismos asociados a la tolerancia (2 y 3, ver arriba). Teniendo en cuenta que la variabilidad del ambiente abiótico y biótico (por ejemplo, la matriz herbácea) podría determinar la respuesta individual de las plantas, realicé un experimento de macetas en jardín común (condiciones controladas) y experimentos manipulativos de defoliación a campo (condiciones de mayor realismo ecológico). Dado que las plantas del género *Vachellia* han sido descritas como conspicuas en ambientes con alto nivel de disturbios (por ej. ambientes usados para la actividad ganadera) mi primera hipótesis para este capítulo (3a) es que ambas especies son tolerantes a la defoliación y que esta capacidad disminuye con el aumento de la frecuencia de defoliación (Armesto y Pickett 1985b, Tálamo y Caziani 2003, Funes *et al.* 2007, Van de Wouw *et al.* 2011). Además, dado que la disponibilidad de recursos (por ej. disponibilidad de agua) incide sobre las reservas disponibles que facilitan el rebrote, mi

segunda hipótesis (3b) es que en sabanas húmedas la tolerancia resulta mayor que en sabanas semiáridas.

4.2 Materiales y Métodos

Para poner a prueba estas hipótesis realicé distintos experimentos:

- a) un experimento controlado en jardín común en el predio de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (FAUBA), en el que sometí a plantas de *V. caven* y *V. aroma*, a distintas frecuencias de defoliación.
- b) un experimento de defoliación manual a campo en una sabana húmeda en la provincia de Entre Ríos.
- c) un experimento de defoliación manual a campo en una sabana semiárida, en la provincia de Chaco.

En todos los experimentos (a, b y c) trabajé con plantas juveniles con tallo lignificado que representa una etapa de desarrollo del ciclo de vida, en la que las plantas aún no son reproductivas (Boege y Marquis 2005). Los sitios de sabana húmeda en la provincia de Entre Ríos son los mismos que se detallaron en el capítulo II y los sitios de sabana semiárida son los mismos que se detallaron en el capítulo III.

4.2.1 Diseño experimental

- a) Experimento controlado en jardín común

Con semillas de ambas especies, cosechadas en cada sitio de estudio, al inicio de 2017 generé plantas en un invernadero en el predio de la Facultad de Agronomía (UBA). Luego de 3 meses las trasplanté a macetas de 20 litros, rellenas con 1/3 arena y 2/3 tierra negra, para realizar un experimento factorial con 2 factores principales: especie (*V. caven* y *V. aroma*) y

frecuencia de defoliación (alta, media y sin defoliación: control). Antes de comenzar con la aplicación de los tratamientos coseché 3 plantas de cada especie, las sequé en estufa, separé parte aérea y raíces y las pesé para tener una medida de biomasa aérea y radical promedio por especie al inicio del experimento. El experimento se realizó con 37 plantas de *V. caven* y 38 de *V. aroma*. A 20 plantas de cada especie seleccionadas al azar les asigné el al tratamiento control, y el resto fueron defoliadas por primera vez el 1 de diciembre de 2017. Aproximadamente a la mitad de las plantas defoliadas de cada especie, las volví a defoliar a los 45 días (tratamiento de alta frecuencia de defoliación, Cuadro 4.1). Repetí la defoliación cada 1.5 meses (45 días) para las plantas sometidas a alta frecuencia de defoliación y cada 3 meses (90 días) para las plantas sometidas a frecuencia media de defoliación. Algunas plantas murieron por desecación, por lo cual los tratamientos de defoliación quedaron levemente desbalanceados entre especies (Cuadro 4.1).

Cuadro 4.1. Detalle de las distintas frecuencias de defoliación que se aplicaron en el experimento en jardín común y el número de replicas.

Tratamientos	Frecuencia	Número de repeticiones
Alta frecuencia	Cada mes y medio	10 de <i>V. caven</i> y 8 de <i>V. aroma</i>
Media frecuencia	Cada 3 meses	7 de <i>V. caven</i> y 10 de <i>V. aroma</i>
Sin Defoliación	-	20 de <i>V. caven</i> y 20 de <i>V. aroma</i>

Los tratamientos de defoliación de ambas frecuencias consistieron en decapitar la planta y dejar 50% del número total de hojas presentes, incluyendo la remoción de las yemas apicales. El diámetro de los individuos fue medido con un calibre al ras del suelo y la altura con una cinta métrica. Al comenzar el experimento las plantas de *V. caven* tenían un diámetro

promedio de 2,095 mm (DE = 0,532 mm) y las de *V. aroma* de 3,063 mm (DE = 0,968 mm). La altura inicial de los individuos de *V. caven* fue en promedio 16,577 cm (DE = 4,839 cm) y de *V. aroma* 12,707 cm (DE = 3,586 cm). Si bien tanto los individuos de una misma especie tuvieron tamaños iniciales similares entre tratamientos (ver Apéndice, Figuras A8 y A9), los individuos de *V. caven* resultaron más altos pero menores en diámetro que los de *V. aroma* al iniciar el experimento. Por este motivo todas las tasas de crecimiento calculadas fueron relativizadas a los tamaños iniciales (ver análisis estadísticos). A los 45 días de cada evento de corte y previo al siguiente evento, medí el diámetro al ras del suelo (mm) y la altura total (cm) con un calibre y una cinta métrica respectivamente. Además, conté el número de ramificaciones de todas las plantas de cada especie. Después de cada evento de corte el material verde defoliado fue secado en estufa durante dos semanas (60 °C) y pesado. El último corte se realizó al final de la estación de crecimiento (marzo 2018). En septiembre de ese año finalizó el experimento, coseché todas las plantas, separé la biomasa aérea, lavé las raíces con agua para eliminar restos de sustrato y separé las raíces finas (<1 mm) de las gruesas (>1 mm) (ver Apéndice, Figura A10). Sequé todo el material en estufa a 60 °C durante dos semanas y pesé separadamente la biomasa aérea, las raíces finas y las gruesas. Finalmente, de cada especie tomé al azar 8 plantas de alta frecuencia de defoliación y 8 sin defoliación (control), para analizar la concentración y el contenido total de almidón por planta. Las determinaciones fueron hechas con muestras de base del tallo y raíces, conjuntamente, para cada planta usando el kit enzimático Total Starch Assay Kit (AA/AMG, AOAC Método 996.11) en el Laboratorio de Nutrición Animal de la FAUBA.

b) Experimento a campo en una sabana húmeda en Entre Ríos

En 4 clausuras (ver capítulo II y III) elegí al azar individuos juveniles de *V. caven* (menores a 1 metro de altura) naturalmente establecidos y con ellos llevé a cabo un experimento de defoliación con 2 tratamientos (con y sin defoliación). El mismo experimento fue realizado dos veces, el primero desde noviembre 2017 a diciembre 2018 y el segundo desde febrero a junio 2019. Para realizar cada experimento seleccioné distintos individuos (26 individuos en el primer experimento y 18 en el segundo). En el primer experimento el tratamiento de cortes se aplicó tres veces (dos veces en la primera estación de crecimiento (noviembre 2017 y febrero 2018) y una vez en la segunda estación de crecimiento (noviembre 2018). En el segundo experimento el tratamiento de cortes se aplicó dos veces en la estación de crecimiento (febrero y abril 2019). En ambos experimentos y al azar, la mitad de los individuos recibió tratamiento de defoliación con cortes y la otra mitad sin cortes (control). Las distribuciones de frecuencia de tamaño inicial en diámetro y altura de los individuos de ambos experimentos y entre tratamientos fueron similares (ver Apéndice, Figuras A11, A12). El diámetro inicial de los individuos del primer experimento fue 5,6 mm (DE = 2,8 mm) y del segundo 5,9 mm (DE = 4,3 mm). La altura inicial de los individuos del primer experimento fue 54,6 cm (DE = 17,3 cm) y del segundo 63,4 cm (DE = 24,3 cm). Antes de la aplicación de los tratamientos, la proporción de individuos con un solo eje (sin ramificaciones) y con ramificaciones secundarias fue similar entre las plantas que recibirían defoliación y las que no. Entre las plantas que recibirían defoliación, el 25% tenía un solo eje y el 75% tenía ramificaciones secundarias. Entre las plantas del tratamiento control, el 30% tenía un solo eje y el 70% tenía ramificaciones secundarias. El tratamiento de defoliación consistió en decapitar la planta y dejar 50% del número total de hojas presentes,

incluyendo la remoción de las yemas apicales. Alrededor de dos meses después de cada evento de corte, registré el diámetro al ras del suelo y la altura de las plantas, con un calibre y una cinta métrica respectivamente. Además, para cuantificar el impacto de la defoliación sobre el número de ramificaciones/rebrotes, clasifiqué a cada planta en 3 categorías según el tipo de ramificaciones que poseía: un eje, un eje con ramas secundarias o un eje con ramas secundarias con ramas terciarias. Para cada planta, también medí el largo y el diámetro promedio de ramas/rebrotes verdes, con una cinta métrica y calibre respectivamente. Durante el tiempo que duraron ambos experimentos llovieron en el sitio 110,8 mm mensuales en promedio, mientras que la precipitación media mensual histórica es de 94,92 mm (registro histórico de 1981 a 2010, INTA 2019). Las lluvias en este periodo no estuvieron marcadamente asociadas a la estación de crecimiento sino distribuidas de forma relativamente homogénea a lo largo del año. La temperatura media mensual durante los meses que duró en experimento fue de 18,6 °C, similar a la histórica de 17,8° C (registro histórico de 1981 a 2010, INTA 2019).

c) Experimento a campo en una sabana semiárida en Chaco

En 3 clausuras (ver capítulo III) realicé un experimento como el descrito en el punto b) pero con individuos de *V. aroma*, la especie dominante en estos ambientes. El experimento se llevó a cabo desde noviembre de 2017 a marzo de 2019, y realicé 3 eventos de cortes (dos veces en la primera estación de crecimiento: noviembre 2017 y febrero 2018 y una vez en la segunda estación de crecimiento: noviembre 2018). Trabajé con 16 individuos seleccionados al azar para cada tratamiento de defoliación (con y sin defoliación). Las distribuciones de tamaños iniciales, en diámetro y altura, de los individuos de *V. aroma* fueron similares entre tratamientos (ver Apéndice, Figura A13), con un promedio de 3,7 mm (DE = 3,04 mm) y

43,8 cm (DE = 19,1 cm) respectivamente. Para ambos tratamientos, el total de individuos poseía ramificaciones secundarias, al iniciar el experimento. Al igual que en los otros experimentos, el tratamiento de defoliación consistió en decapitar la planta y dejar 50 % del número total de hojas presentes, incluyendo la remoción de las yemas apicales. Alrededor de dos meses después de cada evento de corte, registré las mismas variables, con el mismo protocolo, que en los experimentos de defoliación en sitios de sabana húmeda: diámetro al ras del suelo (con un calibre), altura total (con una cinta métrica) y clasificación de las plantas según el tipo de ramificaciones que poseía (un eje, un eje con ramas secundarias o un eje con ramas secundarias con ramas terciarias), el largo y el diámetro promedio de ramas/rebrotes verdes, con una cinta métrica y calibre respectivamente. Durante el tiempo que duró el experimento llovió en el sitio 122,2 mm mensuales en promedio, aproximadamente 70% más que la precipitación media mensual histórica de 72 mm (registro histórico 1954-2010, Administración Provincial del Agua (APA), 2010). Las lluvias durante el periodo de tiempo que duró este experimento estuvieron marcadamente concentradas durante las estaciones de crecimiento. La temperatura media mensual durante los meses que duró en experimento fue de 23,6 °C, similar a la histórica de 22 °C (registro histórico de 1981 a 2010, INTA 2019).

4.2.2 Análisis estadísticos

Para cada planta en cada experimento calculé la tasa de crecimiento relativo (RGR, por sus siglas en inglés) en diámetro y en altura mediante la misma fórmula (Hunt 1982, 1990, Kohi *et al.* 2010, Pillay y Ward 2021):

$$- \quad [\ln (\text{tamaño}_{\text{final}}) - \ln (\text{tamaño}_{\text{inicial}})] / [T_{\text{final}} - T_{\text{inicial}}],$$

donde tamaño_{final} es el diámetro (mm) o la altura (cm) de cada planta al final de los experimentos, tamaño_{inicial} es el diámetro (mm) o la altura (cm) de cada planta al iniciar

cada experimento, y $T_{\text{final}} - T_{\text{inicial}}$ es el tiempo en días que duró cada experimento. La unidad resultante para esta tasa es ($\text{mm} \cdot \text{mm}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) para el crecimiento relativo diamétrico y ($\text{cm} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) para el crecimiento relativo en altura.

Exclusivamente en el experimento en jardín común (a), además calculé:

- Número de ramificaciones que desarrolló cada planta durante el transcurso de cada experimento como: [$\#ramific_{\text{final}} - \#ramific_{\text{inicial}}$],

donde $\#ramific_{\text{final}}$ es el número de ramificaciones de cada planta al finalizar el experimento, $\#ramific_{\text{inicial}}$ es el número de ramificaciones de cada planta al iniciarlo.

- Las tasas de crecimiento relativo (RGR) en biomasa aérea *total* y en biomasa radical con la misma fórmula que calculé la RGR en diámetro y RGR en altura. Para ello usé la biomasa (g) aérea y radical inicial promedio por especie (ver diseño experimental) y como biomasa final, la biomasa aérea *total* producida por cada planta. La unidad resultante para esta tasa es ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$; Causton y Venus 1981, Oosterheld y McNaughton 1988, Edenius *et al.* 1993, Lovelock *et al.* 1999, Tomlinson *et al.* 2014). Para las plantas no defoliadas (control) la biomasa aérea *total* fue igual a la biomasa aérea en pie que tenían las plantas en las macetas al finalizar el experimento. En cambio, para las plantas defoliadas la biomasa aérea *total* fue calculada como biomasa aérea en pie al finalizar el experimento más la sumatoria de la biomasa removida en todas las defoliaciones. De esta manera, estoy contemplando en el cálculo de crecimiento toda la biomasa producida por las plantas durante el tiempo que duró el experimento, hayan sido cortadas o no.

Además, usé dos aproximaciones para estudiar la partición de biomasa de las plantas. En primer lugar, calculé la relación entre la biomasa aérea en pie y la biomasa de raíces de

las plantas al finalizar el experimento. La biomasa aérea en pie, independientemente del tratamiento, es la biomasa aérea de las plantas al sacarlas de las macetas, cuando finalizó el experimento. En segundo lugar, calculé la relación entre la biomasa aérea *total* producida por las plantas y la biomasa de raíces. Nuevamente, la biomasa aérea *total* producida por las plantas fue calculada como biomasa aérea en pie al finalizar el experimento más la sumatoria de la biomasa removida en todas las defoliaciones. Para las plantas que no fueron defoliadas la biomasa aérea en pie es igual a la biomasa aérea *total* producida.

Para analizar el efecto de la defoliación sobre las distintas variables vinculadas al crecimiento de las plantas en el experimento en jardín común usé modelos lineales y modelos lineales generalizados. Los modelos incluyeron los factores especie (*V. caven* y *V. aroma*), frecuencia de defoliación (alta, media, sin defoliación) y la interacción entre ambos. Para el caso particular de la variable número de ramificaciones usé un modelo lineal generalizado asumiendo una distribución *poisson*. Las variables vinculadas a la partición de biomasa aérea y radical (biomasa aérea en pie/biomasa de raíces y biomasa aérea *total*/biomasa de raíces) fueron transformadas con logaritmo natural para los análisis (Poorter y Nagel 2000). Exclusivamente para el análisis de contenido de almidón realicé el análisis solamente con 2 niveles para el factor frecuencia de defoliación (alta vs. sin defoliación), además del factor especie y la interacción especie \times defoliación.

En el caso de los experimentos a campo tanto en sitios de sabana húmeda (Entre Ríos) como semiárida (Chaco) evalué el efecto de la defoliación sobre el crecimiento de las plantas con modelos lineales mixtos. Consideré la defoliación (con defoliación (D+) y sin defoliación (D-, control)) como un efecto fijo y cada una de las clausuras donde se realizó el experimento como efecto aleatorio. En el caso particular de los sitios de sabana húmeda, el

año en que se repitió el experimento fue considerado también como un efecto aleatorio. Para las variables RGR en diámetro y RGR en altura describí del tamaño del efecto del tratamiento de defoliación tanto para los experimentos de defoliación llevados a cabo en la sabana húmeda y como en la semiárida. Para ello resté la media de RGR del tratamiento control menos la media de RGR de las plantas defoliadas, tanto para el diámetro como para la altura y calculé el desvío de ambas diferencias. Exclusivamente las variables diámetro y largo de las ramas/rebrotos verdes al final de estos experimentos fueron transformadas para los análisis a una distribución log-normal. Además, realicé una prueba de homogeneidad de variables categóricas en el que comparé la proporción de plantas con ramificaciones simples, secundarias o terciarias en ambos tratamientos (con defoliación (D+) y sin defoliación (D-, control)).

Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa R Studio (vs. 3.5.0; R Core Team 2019; paquetes *stats*, *lme4*, *car* y *emmeans*; funciones *lm*, *glm*, *lmer*, *glmer*, *lsmeans*, Fox y Weisberg 2011, Bates *et al.* 2015, Lenth 2019). Para todos los modelos realicé la prueba de ANOVA Tipo II mediante el paquete *car*, función *Anova* y chequeé los supuestos correspondientes con el paquete *predictmeans*, función *residplot* (Luo *et al.* 2018).

4.3 Resultados

4.3.1 Experimento controlado en jardín común

La frecuencia de defoliación disminuyó la tasa de crecimiento relativo (RGR) en diámetro, en 15% y 40% para las frecuencias de defoliación media y alta, respecto de las plantas no defoliadas. Además, las plantas de *V. aroma* crecieron 39% menos en diámetro que las plantas de *V. caven* (Figura 4.1, Cuadro 4.2). La frecuencia de defoliación tuvo un efecto negativo sobre la tasa de crecimiento relativo (RGR) en altura, en mayor medida para *V.*

aroma (Cuadro 4.2). Mientras que para *V. caven* el tratamiento de alta frecuencia de defoliación disminuyó significativamente en 13% la tasa de crecimiento relativo en altura respecto de las plantas no defoliadas, en el caso de *V. aroma* ambas frecuencias de defoliación la disminuyeron en 30% y 53% respecto de las plantas no defoliadas (Figura 4.1; Cuadro 4.2).

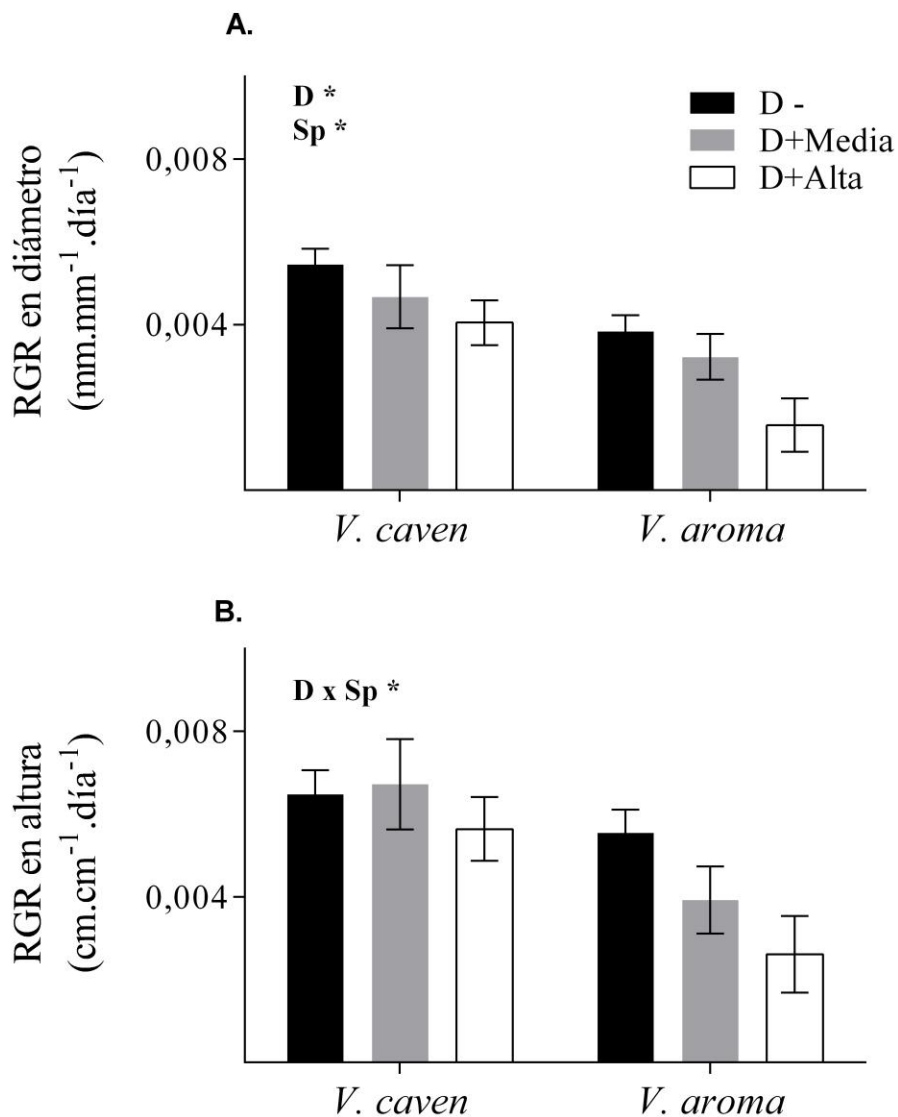


Figura 4.1 A) Tasa de crecimiento relativo (RGR) en diámetro (mm.mm⁻¹.día⁻¹) y B) en altura (cm.cm⁻¹.día⁻¹) de las plantas *V. caven* y *V. aroma* sometidas a los distintos tratamientos de defoliación (D-: sin defoliación, D+ Media: frecuencia media de defoliación; D+ Alta: frecuencia alta de defoliación). Las barras indican el valor promedio y las barras de error el intervalo de confianza del 95%. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores frecuencia de defoliación (D), especie (Sp) o de la interacción (D × Sp).

El número de ramificaciones de las plantas dependió de la frecuencia de defoliación y de la especie (Figura 4.2, Cuadro 4.2). El impacto de los tratamientos de alta y media frecuencia de defoliación fue significativo para ambas especies, pero este efecto fue mayor en *V. aroma* que en *V. caven*, dado que las plantas no defoliadas de *V. aroma* presentaron menor número de ramificaciones que las de *V. caven*.

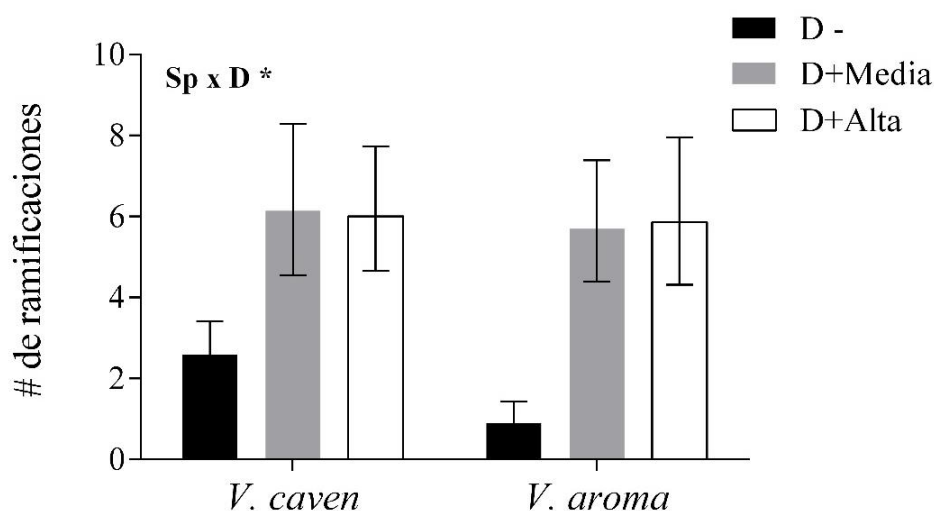


Figura 4.2 Número de ramificaciones generadas durante el tiempo que duró el experimento por las plantas de *V. caven* y *V. aroma* sometidas a los distintos tratamientos de defoliación (D-: sin defoliación, D+ Media: frecuencia media de defoliación; D+ Alta: frecuencia alta de defoliación). Las barras indican el valor promedio y las barras de error el intervalo de confianza del 95%. Los asteriscos efectos significativos significativas de los factores frecuencia de defoliación (D), especie (Sp) o de la interacción (D × Sp).

La tasa de crecimiento relativo (RGR) en biomasa aérea *total* de las plantas de *V. caven* fue mayor que la de las plantas de *V. aroma* (Figura 4.3, Cuadro 4.2). Las plantas defoliadas en ambas frecuencias y para ambas especies compensaron el crecimiento en biomasa aérea *total* respecto de las plantas no defoliadas dado que ni la frecuencia de defoliación ni la interacción entre los factores tuvieron efecto significativo sobre esta variable (Figura 4.3, Cuadro 4.2).

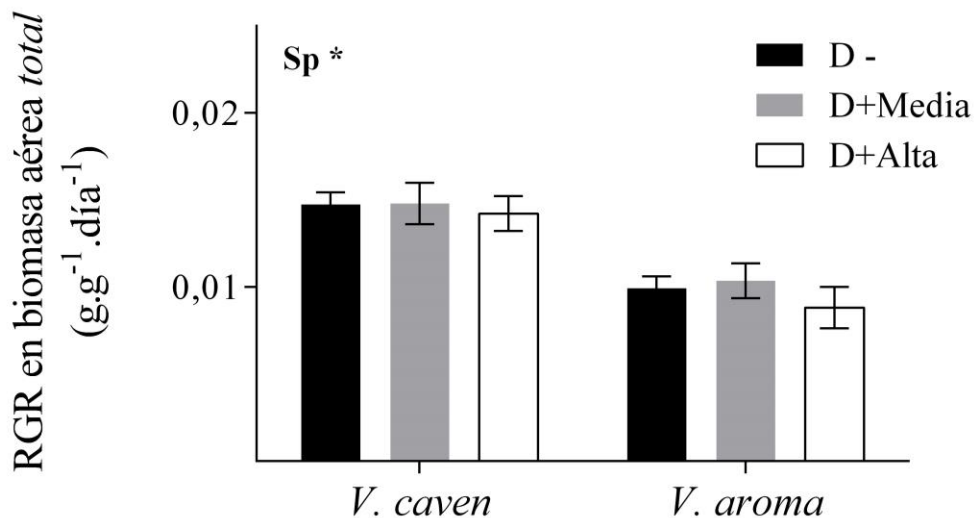


Figura 4.3 Tasa de crecimiento relativo (RGR) en biomasa aérea *total* ($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$) de las plantas de *V. caven* y *V. aroma* sometidas a los distintos tratamientos de defoliación (D-: sin defoliación, D+ Media: frecuencia media de defoliación; D+ Alta: frecuencia alta de defoliación). Las barras indican el valor promedio y las barras de error el intervalo de confianza del 95%. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores frecuencia de defoliación (D), especie (Sp) o de la interacción (D x Sp).

La defoliación afectó de diferente manera la tasa de crecimiento en biomasa radical de las dos especies (Figura 4.4, Cuadro 4.2). Si bien ambas frecuencias de defoliación disminuyeron la RGR en biomasa radical en ambas especies, el efecto de los tratamientos frecuencia media y frecuencia alta fue mayor en plantas de *V. aroma* respecto de las no defoliadas que en plantas de *V. caven* (Figura 4.4, Cuadro 4.2). La frecuencia alta de defoliación disminuyó en 45% y la frecuencia media en 15% la RGR en biomasa radical en plantas de *V. aroma* respecto de las no defoliadas. En plantas de *V. caven*, no hubo diferencias en la RGR en biomasa radical en plantas defoliadas con alta y media frecuencia, pero en plantas de ambas frecuencias fue 12% menor respecto de las plantas no defoliadas. En ambas especies, la disminución de la RGR en biomasa radical en plantas con frecuencias de defoliación media y alta estuvo explicada tanto por la disminución de la biomasa de raíces

finas (< 1 mm) como por la disminución de la biomasa de raíces gruesas (> 1 mm) al finalizar el experimento (Figura 4.5, Cuadro 4.2).

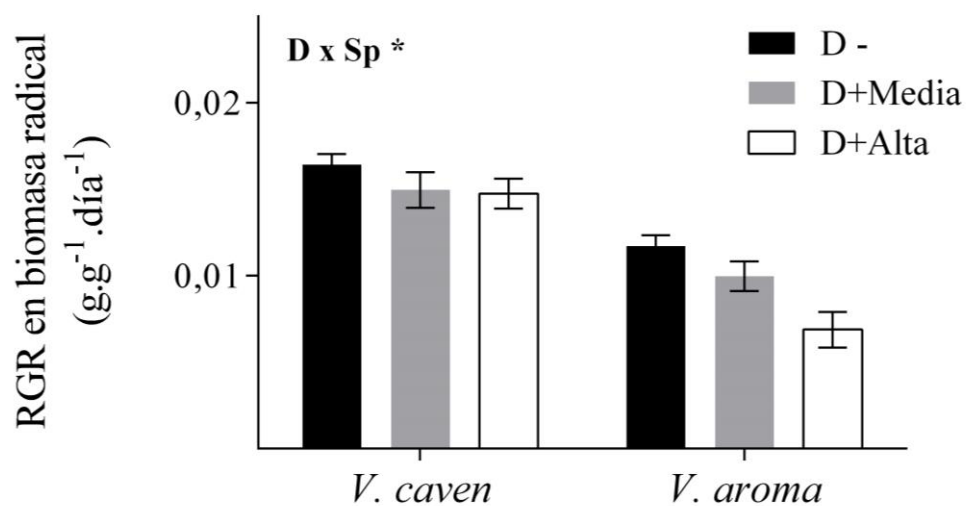


Figura 4.4 Tasa de crecimiento relativo (RGR) en biomasa radical (g.g⁻¹.día⁻¹) de las plantas de *V. caven* y *V. aroma* sometidas a los distintos tratamientos de defoliación (D-: sin defoliación, D+Media: frecuencia media de defoliación; D+Alta: frecuencia alta de defoliación). Las barras indican el valor promedio y las barras de error el intervalo de confianza del 95%. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores frecuencia de defoliación (D), especie (Sp) o de la interacción (D x Sp).

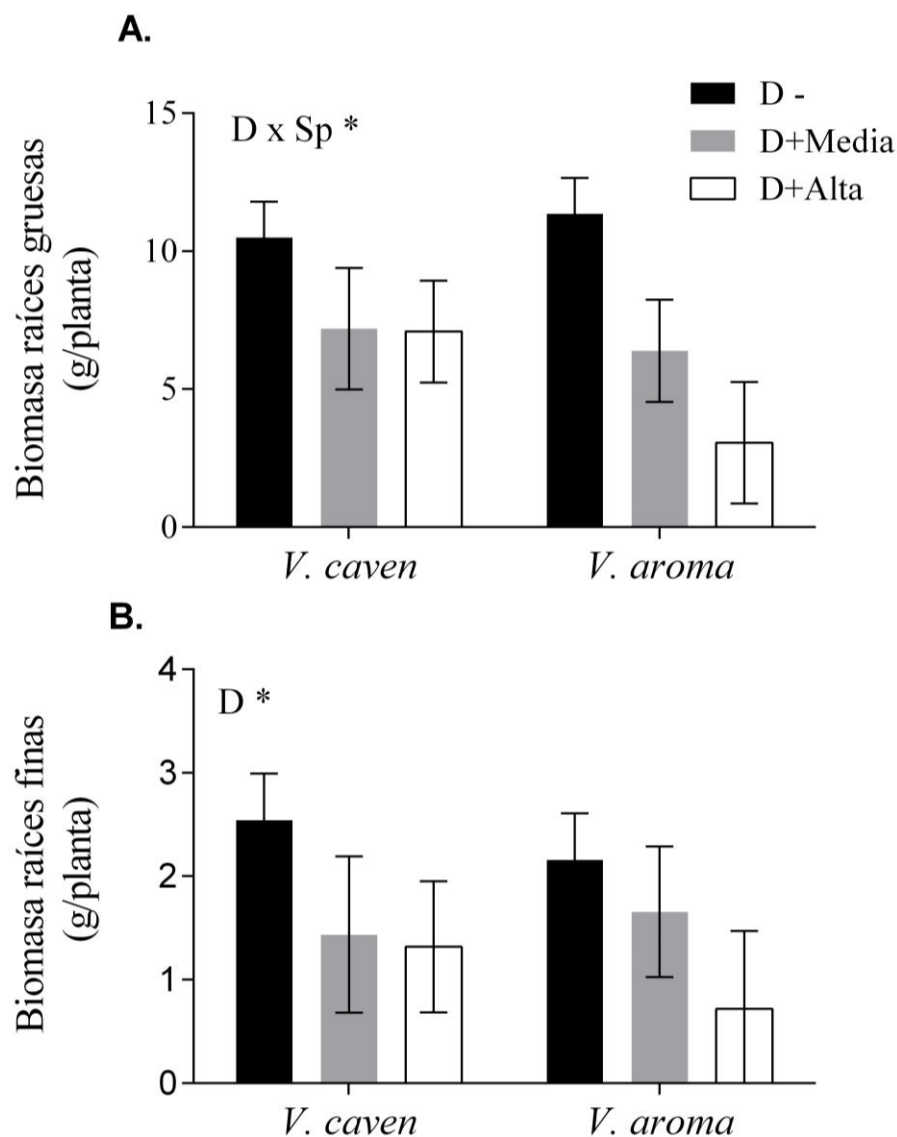


Figura 4.5 A) Biomasa de raíces gruesas (diámetro > 1 mm; g/planta) y B) biomasa de raíces finas (diámetro < 1 mm; g/planta) de las plantas de *V. caven* y *V. aroma* sometidas a los distintos tratamientos de defoliación (D-: sin defoliación, D+ Media: frecuencia alta de defoliación; D+ Alta: frecuencia media de defoliación). Las barras indican el valor promedio y las barras de error el intervalo de confianza del 95%. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores frecuencia de defoliación (D), especie (Sp) o de la interacción (D × Sp).

La relación biomasa aérea en pie / biomasa de raíces fue mayor en *V. caven* que en *V. aroma* (Figura 4.6A; Cuadro 4.2), pero no hubo efecto de la frecuencia de defoliación ni de la interacción entre la frecuencia de defoliación y especie. Sin embargo, la relación biomasa aérea *total* (en pie + Σ biomasa removida) producida por las plantas / biomasa de raíces fue

significativamente mayor para ambas especies en plantas defoliadas, y este efecto fue más importante en *V. aroma* (Figura 4.6B; Cuadro 4.2).

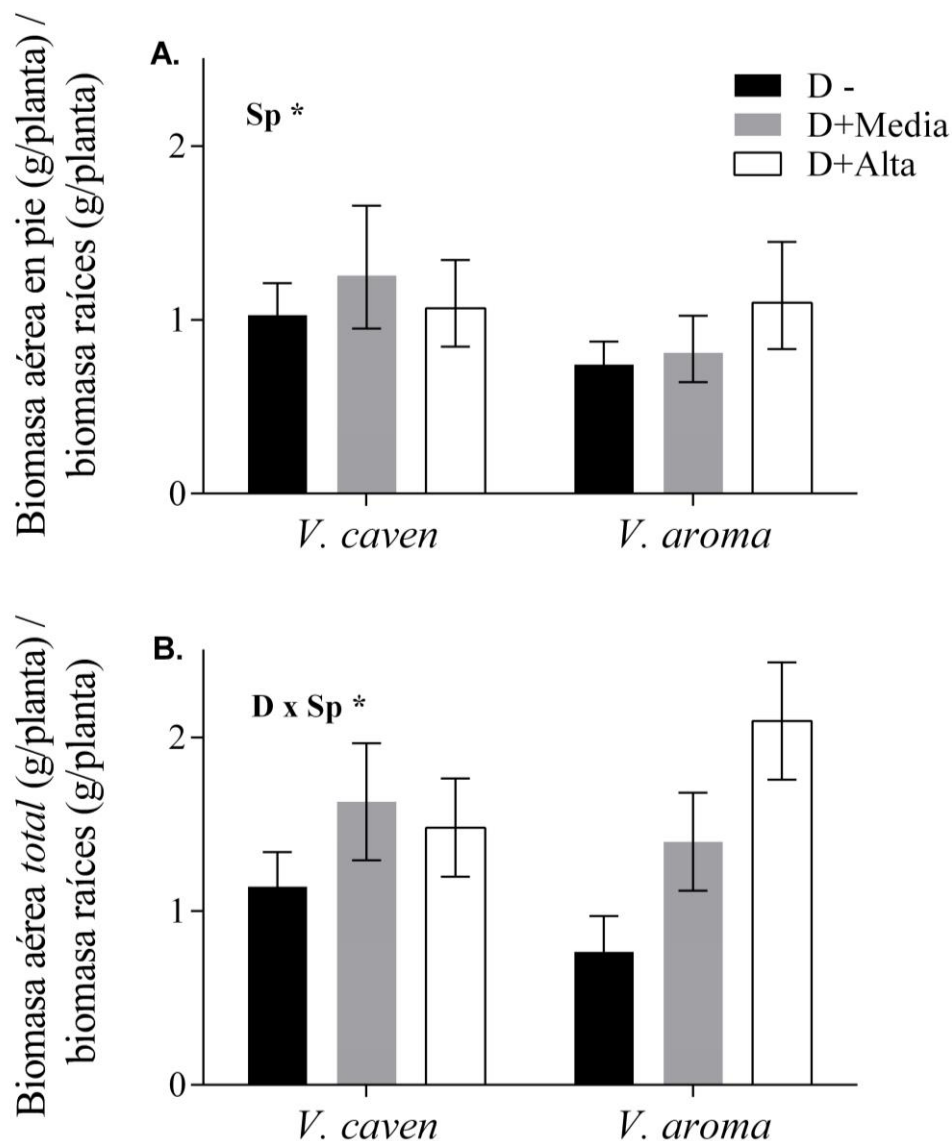


Figura 4.6 A) Relación biomasa aérea en pie / biomasa de raíces y B) relación biomasa aérea total / biomasa de raíces generada por las plantas de *V. caven* y *V. aroma* sometidas a los distintos tratamientos de defoliación (D-: sin defoliación, D+ Media: frecuencia alta de defoliación; D+ Alta: frecuencia media de defoliación). Las barras indican el valor promedio y las barras de error el intervalo de confianza del 95%. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores frecuencia de defoliación (D), especie (Sp) o de la interacción (D × Sp).

Finalmente, la frecuencia de defoliación (alta vs. control) afectó, diferencialmente en ambas especies, la concentración (%) y el contenido (g/planta) de almidón de las plantas al finalizar el experimento (Figura 4.7A, 4.7B; Cuadro 4.2). Mientras que la concentración de almidón en *V. caven* fue mayor en plantas defoliadas defoliación respecto de las no defoliadas, en *V. aroma* no difirió entre plantas defoliadas y no defoliadas. El contenido de almidón por planta, sin embargo, no mostró diferencias entre plantas defoliadas y no defoliadas en *V. caven*, pero en *V. aroma* fue menor en plantas defoliadas. En resumen, las plantas no defoliadas de *V. caven* presentaron mayor concentración de almidón, pero igual contenido total que las plantas no defoliadas, explicado por una menor biomasa radical. Las plantas defoliadas de *V. aroma*, en cambio, presentaron igual concentración de almidón que las no defoliadas, pero menor contenido total.

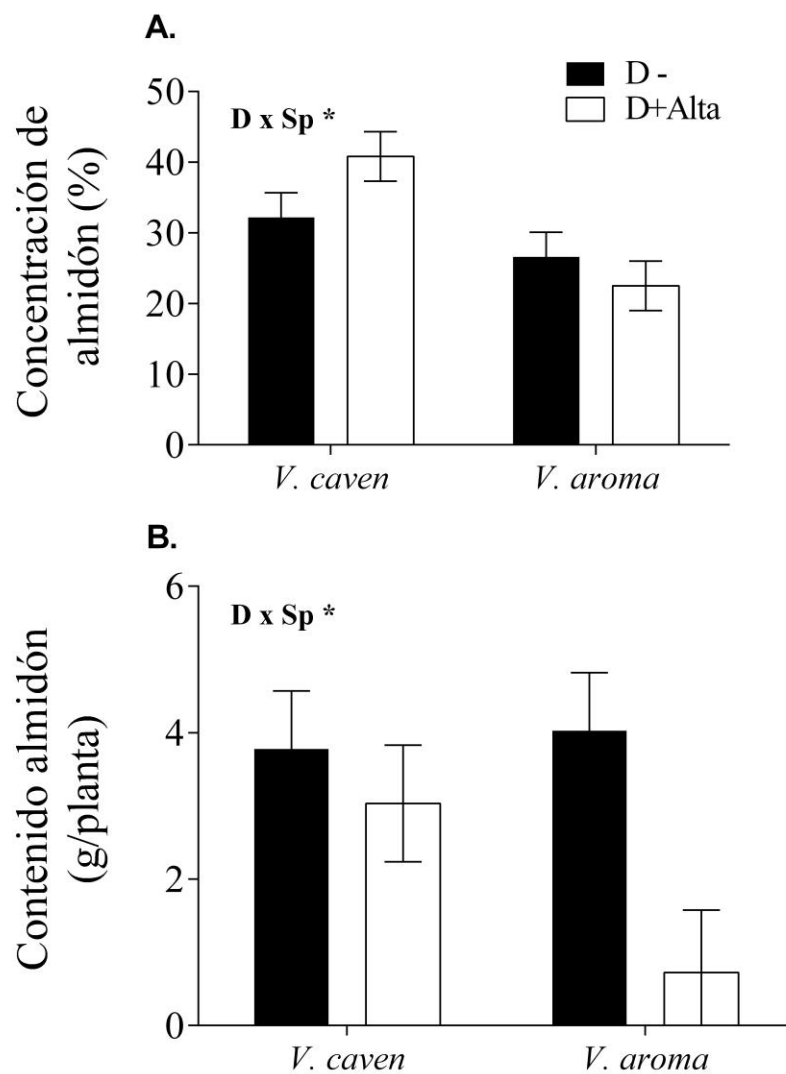


Figura 4.7 A) Concentración (%) y B) Contenido de almidón (g/planta), estimado conjuntamente para en la base de tallo y raíz de las plantas de *V. caven* y *V. aroma* sometidas a tratamientos sin defoliación (D-) y a alta frecuencia de defoliación (D+ Alta). Las barras indican el valor promedio y las barras de error el intervalo de confianza del 95%. Los asteriscos indican efectos significativos de los factores frecuencia de defoliación (D), especie (Sp) o de la interacción (D x Sp).

Cuadro 4.2. Resultados de los efectos de la frecuencia de defoliación y la especie sobre las distintas variables estudiadas. Se presentan los valores del estadístico F y χ^2 de la prueba de ANOVA Tipo II para los tres efectos fijos de los modelos evaluados (D, Sp y su interacción D x Sp). Para la variable # ramificaciones se presenta el estadístico χ^2 , dado que se utilizó una distribución *poisson* en el análisis. Las variables biomasa aérea en pie / biomasa raíces y biomasa aérea *total* / biomasa raíces los análisis estadísticos se efectuaron transformándolas con logaritmo natural. Para las variables concentración y contenido de almidón, las frecuencias de defoliación consideradas en los análisis de laboratorio y estadísticos fueron exclusivamente Frecuencia Alta (D+ Alta) y sin defoliación (D-).

Variables respuesta	Frecuencia de Defoliación (D)			Especie (Sp)			D x Sp		
	F	$g.l$	p	F	$g.l$	p	F	$g.l$	p
Crecimiento del diámetro (mm.mm ⁻¹ .día ⁻¹)	25,34	2	<0,001	74,13	1	<0,001	1,77	2	0,178
Crecimiento en altura	12,83	2	<0,001	36,64	1	<0,001	5,48	2	0,006
Crecimiento en biomasa aérea (g.g ⁻¹ .día ⁻¹)	2,04	2	0,137	173,5	1	<0,001	0,39	2	0,677
Crecimiento en biomasa radical (g.g ⁻¹ .día ⁻¹)	31,33	2	<0,001	294,20	1	<0,001	8,21	2	<0,001
Biomasa de raíces gruesas (g/planta)	26,23	2	<0,001	0,81	1	0,370	4,10	2	0,021
Biomasa de raíces finas (g/planta)	22,12	2	<0,001	1,58	1	0,212	0,78	2	0,463
Biomasa aérea en pie / Biomasa raíces	1,81	2	0,172	9,86	1	0,002	1,91	2	0,156
Biomasa aérea <i>total</i> / Biomasa raíces	24,35	2	<0,001	2,33	1	0,131	5,953	2	0,004
Concentración de almidón (%)	1,74	1	0,198	49,04	1	<0,001	13,67	1	<0,001
Contenido total de almidón (g/planta)	25,17	1	<0,001	6,23	1	0,01	10,47	1	0,003
	χ^2	$g.l$	p	χ^2	$g.l$	p	χ^2	$g.l$	p
#ramificaciones desarrolladas	89,22	2	0,019	5,71	1	<0,001	11,67	2	0,003

4.3.2 Experimento a campo en una sabana húmeda en Entre Ríos

La defoliación disminuyó la tasa de crecimiento relativo en diámetro ($\chi^2 = 4,1$; g.l = 1; $p = 0,04$; Figura 4.8A) y en altura de las plantas defoliadas respecto a las no defoliadas ($\chi^2 = 13,8$; g.l = 1; $p < 0,01$; Figura 4.8B). Las plantas defoliadas mostraron una tasa de crecimiento en altura negativa dado que, en promedio, no llegaron a tener una altura igual o mayor de la que tenían previamente a los cortes. No encontré evidencias del efecto de la defoliación sobre la proporción de plantas con ramificaciones simples, secundarias y terciarias ($p = 0,99$), ni sobre el diámetro ($\chi^2 = 0,1$; g.l = 1; $p = 0,92$) o largo promedio de las ramas/rebrotos verdes al finalizar los experimentos ($\chi^2 = 3,6$; g.l = 1; $p = 0,06$).

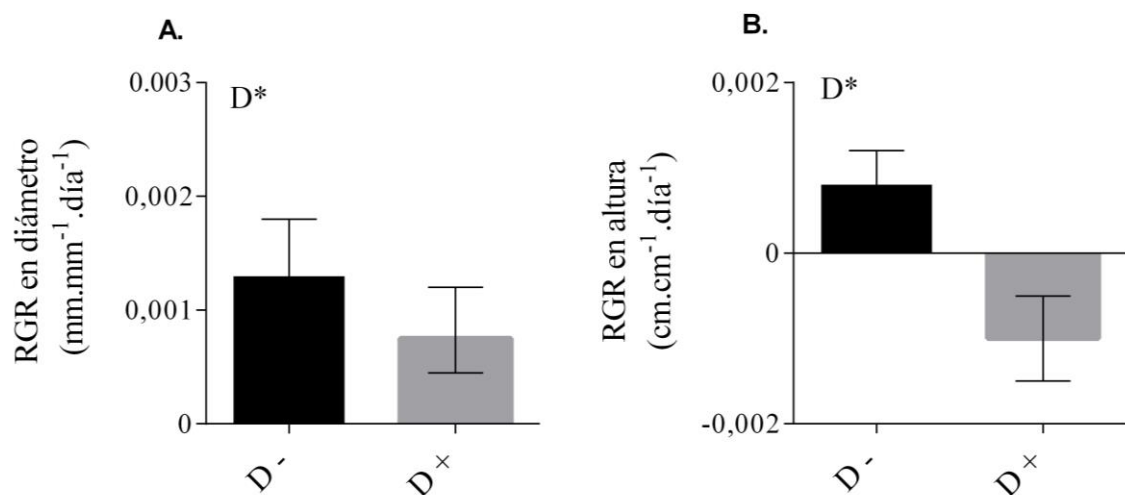


Figura 4.8 A) Tasa de crecimiento relativo (RGR) en diámetro (mm.mm⁻¹.día⁻¹) y B) en altura (cm.cm⁻¹.día⁻¹) de las plantas en los experimentos de defoliación en Entre Ríos. En el eje x se ubican los tratamientos de defoliación (D-: sin, D+: con). Las barras indican el valor promedio y las barras de error el intervalo de confianza del 95%. Los asteriscos indican efectos significativos del tratamiento de defoliación (D).

4.3.3 Experimento a campo en una sabana semiárida en Chaco

Al finalizar el experimento, un total de 10 plantas (2 defoliadas y 8 del tratamiento control) habían perdido todas sus hojas, aunque ninguna parecía muerta. La defoliación disminuyó la tasa de crecimiento relativo en diámetro ($\chi^2 = 7,5$; g.l = 1; $p < 0,01$; Figura 4.9A) y en altura ($\chi^2 = 3,9$; g.l = 1; $p = 0,04$; Figura 4.9B). No hubo evidencias de que la

proporción de plantas con ramificaciones simples, secundarias y terciarias fuera diferente entre los tratamientos ($p = 0,36$), ni de que la defoliación afecte el diámetro ($\chi^2 = 0,35$; $g.l = 1$; $p = 0,55$) o el largo promedio de las ramas/rebrotos verdes al finalizar los experimentos ($\chi^2 = 0,24$; $g.l = 1$; $p = 0,61$).

El tamaño del efecto de los tratamientos de defoliación resultó similar en ambos experimentos para ambas variables de crecimiento (Figura 4.10).

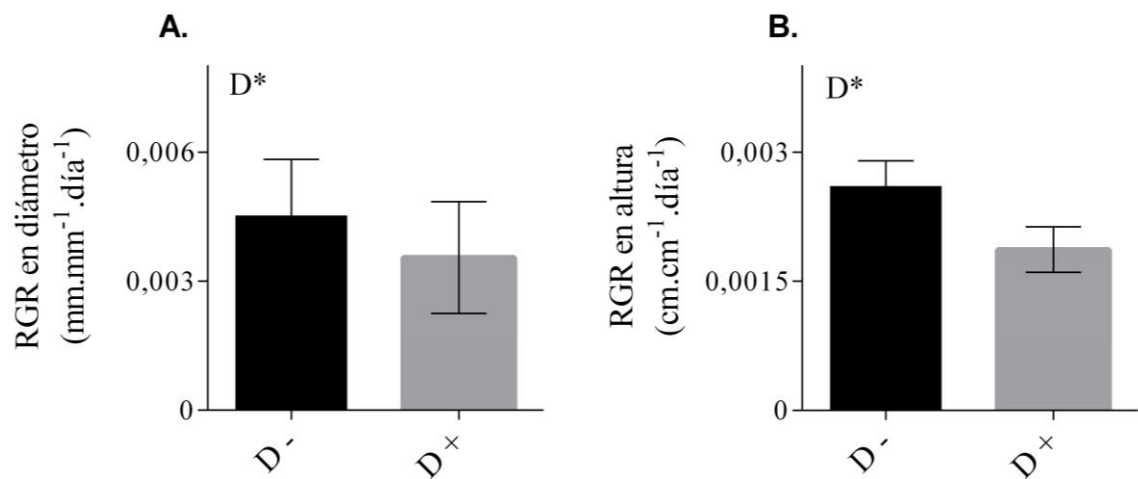


Figura 4.9. A) Tasa de crecimiento relativo (RGR) en diámetro (mm.mm⁻¹.día⁻¹) y B) en altura (cm.cm⁻¹.día⁻¹) de las plantas en el experimento de defoliación en Chaco. En el eje x se ubican los tratamientos de defoliación (D-: sin, D+: con). Las barras indican el valor promedio y las barras de error el intervalo de confianza del 95%. Los asteriscos indican efectos significativos del tratamiento de defoliación (D).

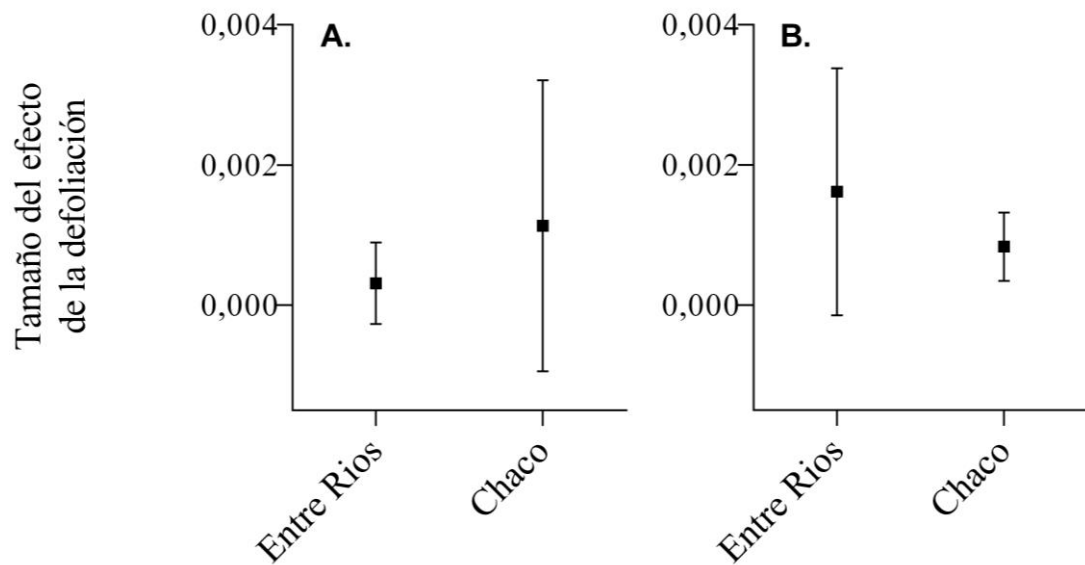


Figura 4.10. Tamaño del efecto del tratamiento de defoliación sobre A) la tasa de crecimiento relativo (RGR) en diámetro y B) la tasa de crecimiento relativo (RGR) en altura de las plantas de los experimentos llevados a cabo en una sabana húmeda en Entre Ríos y en una sabana semiárida en Chaco. Los cuadrados indican la diferencia entre las tasas de crecimiento promedio de plantas no defoliadas y defoliadas y las barras de error el desvío estándar de dicha diferencia.

4.4 Discusión

En este capítulo, evalué mediante experimentos en jardín común y a campo, la tolerancia a la defoliación de plantas juveniles de *V. caven* y *V. aroma*, el impacto de la frecuencia de defoliación y finalmente cuál es el papel de la disponibilidad de agua en la tolerancia a la defoliación. En ninguno de los experimentos las plantas defoliadas murieron como consecuencia de los tratamientos aplicados. En jardín común, la tasa de crecimiento relativo en diámetro y en biomasa fue mayor en *V. caven* respecto de *V. aroma*. En ambas especies la defoliación disminuyó la tasa de crecimiento relativo en diámetro, pero no encontré diferencias en la tasa de crecimiento relativo en biomasa aérea *total* entre plantas defoliadas y plantas no defoliadas, independientemente de la frecuencia de defoliación. Los efectos de la defoliación fueron más importantes en plantas de *V. aroma* y, además, a diferencia de *V. caven*, para algunas variables de crecimiento mostró efectos más marcados en alta frecuencia de defoliación que en frecuencia media. Sin embargo, el

conjunto de resultados de este experimento indica que las plantas defoliadas de ambas especies, a pesar de haber crecido menos en diámetro y haber producido menor biomasa de raíces, produjeron la misma biomasa aérea *total* que las plantas no defoliadas. Es decir, con menos biomasa aérea disponible, las plantas defoliadas produjeron la misma biomasa total que las plantas no defoliadas. Este resultado indica que, por unidad de área foliar, el crecimiento aéreo fue mayor en plantas defoliadas. Además, las plantas defoliadas desarrollaron, en promedio, más ramificaciones independientemente de la frecuencia de defoliación. Por lo tanto, la compensación en biomasa aérea *total*, además de haber sucedido a expensas del crecimiento radical, posiblemente haya ocurrido por el aumento en el número de ramificaciones desarrolladas en plantas defoliadas, como resultado de la activación de yemas laterales.

El desarrollo de ramificaciones mediante yemas laterales es frecuentemente estimulado cuando se destruye el meristema apical y ha sido observado en varias especies herbáceas y leñosas (Paige y Whitham 1987, Paige 1992, Mabry y Wayne 1997, Stowe *et al.* 2000, Meier *et al.* 2012, Ward 2016). Frente a disturbios como la defoliación, se produce la desinhibición de las yemas adventicias que, en condiciones normales, están inactivas, reguladas por inhibición hormonal que impide la brotación. Este cambio en la arquitectura de las plantas tiene implicancias en la capacidad de captar recursos, dado que la estructura de ramificaciones permite aprovechar mejor la disponibilidad de luz después del daño (Stowe *et al.* 2000). Se ha documentado en varias especies de *Acacia* y *Prosopis*, que las especies que pudieron sobre-compensar su crecimiento en ramificaciones luego de la defoliación fueron aquellas que típicamente son preferidas por los herbívoros (Cooper *et al.* 2003). Staver *et al.* (2012) también demostraron que aquellas especies africanas de *Acacias* adaptadas a la herbivoría tienden tener una arquitectura típica, denominada “*cage*”-like architecture. Mis resultados indican que tanto *V. caven* como *V.*

aroma complejizaron su arquitectura de copa, con más ramificaciones, como respuesta a la defoliación. Ese cambio se asoció con crecimiento compensatorio de la biomasa aérea luego de la defoliación, por esta razón las plantas defoliadas y no defoliadas crecieron igual en biomasa aérea. Este cambio en la dominancia apical, inducido por el pastoreo bajo condiciones naturales, genera una estructura de dosel arbustiva y densa (Mopper *et al.* 1991, Kibet *et al.* 2021), típica del proceso de lignificación que se ha descrito para estos ambientes. En términos agronómicos este cambio dificulta el traslado de los animales en pastoreo y complica los arreos.

Contrariamente a lo ocurrido con la biomasa aérea *total*, la defoliación disminuyó la tasa de crecimiento radical, y este efecto fue mayor en plantas de *V. aroma*. Esta disminución estuvo explicada tanto por el menor desarrollo de raíces finas como gruesas, en ambas especies. Estos resultados indican que luego de los eventos de defoliación, la asignación de fotoasimilados se condujo hacia la generación de hojas nuevas en detrimento de la producción de raíces, tanto finas como gruesas, mecanismo que podría conferir mayor tolerancia a situaciones de pastoreo intenso (Belsky *et al.* 1993). Si bien el efecto de la herbivoría sobre la biomasa radical ha sido estudiado, especialmente en pastos y poco en árboles, las respuestas descritas son diversas (Thornton y Millard 1996, Guitian y Bardgett 2000, Ferraro y Oesterheld 2002, Guo *et al.* 2012). Mientras algunos estudios muestran que la biomasa radical disminuye con la defoliación (Oesterheld 1992), en otros casos no cambia (Guitian y Bardgett 2000, Ferraro y Oesterheld 2002, Guo *et al.* 2012). Esto indicaría que la respuesta radical a la defoliación depende de la especie y también de las condiciones ambientales. Las plantas de mi experimento en macetas fueron regadas diariamente – especialmente en primavera y verano – por lo que en ningún momento sufrieron estrés hídrico. En los experimentos de campo no fue posible evaluar ningún aspecto vinculado a la biomasa radical porque la extracción completa de las

plantas resultaba impracticable. En situaciones a campo donde las condiciones ambientales sufren variaciones diarias y semanales, es posible que la asignación de recursos resulte diferente, por ejemplo, priorizando el crecimiento de raíces en situaciones de estrés hídrico (Maschinski y Whitham 1989, Stowe *et al.* 2000, Hawkes y Sullivan 2001).

La relación tallo/raíz al final del experimento en macetas (biomasa aérea en pie / biomasa radical) no cambió como consecuencia de la defoliación. En cambio, la relación entre la biomasa aérea *total* generada por las plantas (que incluye la biomasa aérea removida de las plantas defoliadas) y la biomasa de raíces fue significativamente mayor en plantas defoliadas. Este resultado indica que, para la misma biomasa aérea total se produjo menos biomasa radical en plantas defoliadas. Es decir, plantas defoliadas mantuvieron la relación biomasa en pie/biomasa radical, disminuyendo el crecimiento radical. Este efecto fue más importante en plantas de *V. aroma* que de *V. caven*.

La defoliación produjo una disminución del contenido total de almidón en el caso de *V. aroma*, mientras que la concentración de almidón fue similar entre tratamientos. Esto ocurrió debido a que la biomasa radical también disminuyó con la defoliación, lo que resultó en mismas concentraciones de almidón (%) para plantas defoliadas y no defoliadas de esta especie. En cambio, en el caso de *V. caven* el contenido total de almidón resultó similar entre tratamientos, pero dado que en plantas defoliadas se alocaron en una biomasa radical menor, la concentración fue mayor. Este resultado indica que, además de haber producido la misma biomasa aérea *total*, las plantas defoliadas y no defoliadas de *V. caven* acumularon, también, una cantidad similar de reservas totales. En consecuencia, la compensación en el crecimiento aéreo en biomasa no habría estado mediada por la movilización de reservas.

Si bien, en general, las plantas utilizan preferentemente carbono nuevo, cuando están bajo condiciones de estrés o físicamente dañadas pueden acceder a reservas de carbono almacenadas durante décadas (Dietze *et al.* 2014). De hecho, se ha documentado que muchas especies responden a la defoliación aumentando la biomasa aérea a expensas del uso de reservas asignadas en las raíces (Rosenthal y Kotanen 1994, Kosola *et al.* 2001, Boege 2005, Stevens *et al.* 2014, Piper y Fajardo 2014, Ward 2016). Sin embargo, bajo limitaciones moderadas de carbono, la asignación de recursos al almacenamiento puede aumentar en relación con el crecimiento, permitiendo que los niveles de carbono no estructural de almacenamiento se mantengan o incluso aumenten en relación con la condición menos estresante (Reichenbacher *et al.* 1996, Palacio *et al.* 2008, Sala *et al.* 2012, Wiley *et al.* 2013). En este sentido, el tratamiento de alta frecuencia de defoliación en mi experimento – cada 1,5 meses durante una estación de crecimiento - podría ser un escenario de defoliación moderada respecto de lo que las plantas, especialmente de *V. caven*, son capaces de tolerar. En tal escenario, la utilización de reservas frente a la pérdida de biomasa por defoliación resulta innecesaria, y las plantas almacenan el almidón para usos futuros (Martínez-Vilalta *et al.* 2016). Wiley *et al.* (2013) registraron el contenido de almidón en plantas defoliadas y no defoliadas inmediatamente luego de la defoliación y 3 meses después, para evaluar respuestas a corto y largo plazo. Encontraron que a corto plazo las plantas defoliadas tenían menor contenido de almidón que las plantas no defoliadas, pero esa diferencia se compensaba en 3 meses. La cosecha de mi experimento en jardín común, secado de las plantas y posteriores mediciones de reservas de almidón se efectuaron 6 meses después del último corte. En ese sentido, la compensación de *V. caven* en reservas totales podría ser un mecanismo respuesta que garantice la capacidad de las plantas a sobrevivir a futuros eventos de defoliación. Además de actuar como depósito de carbono para el crecimiento y la respiración, las

reservas de carbono parecen cumplir la función crítica de mantener la turgencia y el transporte vascular (Dietze *et al.* 2014). Para garantizar estas funciones, es que, al limitarse el suministro de carbono (por ej. mediante defoliación), algunas plantas aumentan o sostienen en lugar de disminuir el almacenamiento.

Los fotoasimilados de las plantas se distribuyen prioritariamente hacia aquellos destinos que incrementen las chances de supervivencia (Waring y Pitman 1985, Kozlowski 1992). En condiciones normales, la primera prioridad de los árboles es el tejido fotosintético, la formación de yemas y follaje nuevo. La producción de raíces es la segunda prioridad, la acumulación de reservas la tercera y el crecimiento en diámetro es la cuarta (Waring y Pitman 1985, Kozlowski 1992). Este orden de prioridades como destinos de los fotoasimilados puede cambiar dependiendo del contexto (Waring y Pitman 1985, Kozlowski 1992, McDowell 2011). Los resultados de mi experimento muestran que las plantas defoliadas de *V. caven* y *V. aroma* siguieron un orden de prioridades de los fotoasimilados semejante al descrito, pero con algunas diferencias. El primer destino resultó ser la producción de tejido fotosintético y follaje nuevo mediante la activación de yemas laterales. El segundo destino de los fotoasimilados no resultó ser la generación de raíces, seguramente porque frente a la alta disponibilidad hídrica este destino fue reemplazado en relevancia por el que sería el tercer destino en condiciones normales, la acumulación de reservas. Frente a una limitación de la disponibilidad de carbono, como es la remoción de biomasa aérea, se ha sugerido que el almacenamiento en muchos casos se prioriza sobre el crecimiento, en este caso radical (McDowell 2011, Sala *et al.* 2012). Esta acumulación se habría priorizado frente al cuarto destino de los fotoasimilados, el crecimiento en diámetro, motivo por el que encontré una tasa de crecimiento relativo en diámetro menor en plantas defoliadas que no defoliadas.

A campo, tanto la sabana húmeda, en Entre Ríos, como en la sabana semiárida, en Chaco, la defoliación disminuyó el crecimiento del diámetro y de altura de las plantas. Estos resultados concuerdan con los resultados del experimento en jardín común. El tamaño del efecto del tratamiento de defoliación fue similar en ambos tipos de ambientes, tanto para la tasa de crecimiento diamétrico y como para la tasa de crecimiento en altura. Dado que durante el periodo que duró el experimento en la Chaco las lluvias superaron en 70% al promedio histórico, la disponibilidad de agua para las plantas puede no haber sido distinta entre los dos tipos de ambiente. Mientras que en Entre Ríos llovieron 110,8 mm mensuales y la temperatura fue de 18,6° C, en los sitios de sabana semiárida, en Chaco, llovieron 122,2 mm mensuales y la temperatura fue de 23° C. Además, la magnitud de las respuestas a la defoliación puede estar vinculada a otros factores más allá de la disponibilidad de agua, por ejemplo, intrínsecos de cada especie leñosa o diferencias en la disponibilidad de nutrientes entre sitios (Belsky *et al.* 1993, Rosenthal y Kotanen 1994, Stowe *et al.* 2000).

La defoliación, por otro lado, en ninguno de los experimentos a campo tuvo efecto sobre la proporción de plantas con ramificaciones simples, secundarias y terciarias ni sobre el diámetro ni largo promedio de las ramas/rebrotes verdes por planta, al finalizar los experimentos. Es decir, a diferencia de lo que ocurrió en el experimento en jardín común, a campo no encontré evidencias de que el número de ramificaciones de las plantas aumentara con la defoliación. Esto pudo haber ocurrido por varios motivos, por un lado, las plantas a campo están sujetas a múltiples estreses, que no ocurren en experimentos controlados (por ej., sequía, competencia etc). En ese contexto, a campo, los recursos disponibles podrían haberse usado para otras prioridades en lugar del crecimiento aéreo. Por otro lado, si bien me propuse trabajar con plantas de tamaño inicial similar en el experimento en jardín común y los experimentos a campo, en el primer caso trabajé con

plantas generadas en invernáculo que luego de 3 meses fueron trasladadas a macetas, y en el segundo caso trabajé con plantas establecidas naturalmente. De esta manera en el campo evité el estrés de los trasplantes con la finalidad de registrar exclusivamente el estrés generado por la defoliación. Por este motivo, en los experimentos a campo hubo mayor variabilidad en el diámetro inicial de las plantas, lo que seguramente implicó que varias de ellas tuvieran un tiempo de vida mayor que las plantas del experimento en jardín común. La edad y el tamaño de las plantas influye en su capacidad de tolerar eventos de herbivoría (Boege y Marquis 2005, Vesk 2006). Por ejemplo, se ha registrado que plantas jóvenes de *Prosopis glandulosa* tienen más tolerancia al daño que plantas de más edad (Weltzin *et al.* 1998). Aquí, el aumento en el número de ramificaciones de frente a la defoliación ocurrió exclusivamente en las plantas el experimento en macetas, probablemente más jóvenes en su conjunto que las plantas de los experimentos a campo. En este sentido, mis resultados sugerirían una disminución en la respuesta plástica sobre el número de ramificaciones frente a la defoliación en plantas de mayor edad de *V. caven* y *V. aroma*. Sin embargo, esta hipótesis requiere estudios específicos en los que se manipule la edad de las plantas junto con la especie y la defoliación.

En conclusión, los resultados de este capítulo me permitieron determinar la tolerancia de plantas juveniles de *V. caven* y *V. aroma* a la pérdida de biomasa aérea, como resultado de la defoliación, e identificar algunos de los mecanismos subyacentes. En conjunto, mis resultados apoyan la idea de que ambas especies son tolerantes, pues plantas defoliadas sobrevivieron en todos los experimentos y, en el experimento en macetas, compensaron el crecimiento en biomasa aérea respecto de plantas no defoliadas, sin comprometer, en el caso de *V. caven*, el contenido de reservas. Estos resultados son claves para entender la demografía del proceso de lignificación. A diferencia de los capítulos anteriores, en los que trabajé con plántulas, en este capítulo me concentré en el

estadio de planta juvenil. Contrariamente a lo que ocurrió con los experimentos de defoliación de este capítulo, los resultados de los capítulos II y III muestran que las plántulas de *V. caven* y *V. aroma* mueren al ser pisoteadas y consumidas por el ganado, durante los primeros meses de vida. Los resultados de este capítulo indicarían que una vez superadas las primeras etapas de alta sensibilidad frente a diferentes factores de estrés (Harper 1977, Donohue *et al.* 2010), las plantas leñosas de estas especies son capaces de “escapar a la herbivoría” (Boege y Marquis 2005, Staver y Bond 2014, Kibet *et al.* 2021). Esta capacidad de “escape” estaría dada no sólo por la tolerancia a la herbívora, sino también porque, conforme crecen y lignifican su tallo, dejarían de ser seleccionadas por el ganado - a pesar de que éste ocasionalmente pueda consumir algunas hojas y frutos de árboles adultos (Macías *et al.* 2014, observación personal). Dicha capacidad de escape y tolerancia a la herbivoría en plantas juveniles constituye un mecanismo determinante de la persistencia de ambas especies en sistemas de sabana con uso ganadero.

CAPÍTULO V

Conclusiones generales

5.1 Síntesis de los resultados obtenidos, discusión, alcances y limitaciones

Los modelos demográficos proponen que los factores abióticos y las perturbaciones son los responsables de la persistencia de árboles y pastos en las sabanas (Hochberg *et al.* 1994, Higgins *et al.* 2000, Jeltsch *et al.* 2000). Para las sabanas africanas, en particular, se ha propuesto que los principales controles de la cobertura leñosa y estructura de la vegetación en ambientes donde la disponibilidad de agua no es un factor limitante (precipitación media mensual > 650 mm) son el fuego, el pastoreo y la variabilidad climática (Sankaran *et al.* 2005). Alternativamente a los modelos demográficos, los modelos de coexistencia proponen que la competencia por agua y la diferenciación de nichos entre herbáceas y leñosas serían los principales mecanismos que permiten el equilibrio y la coexistencia entre ambas formas de vida (Walter 1971, Walker y Noy-Meir 1982). En esta tesis, teniendo en cuenta la historia de uso ganadero de los ecosistemas de sabana en el Espinal y el Chaco Sudamericano, me propuse combinar ambas perspectivas y estudiar en qué medida el pastoreo por ganado bovino y las interacciones con la vegetación herbácea afectan el ciclo de vida y transiciones demográficas de *V. caven* y *V. aroma*. En particular, evalué cómo varían esos efectos en un gradiente de aridez, entendiendo que la magnitud de los controles del proceso de lignificación varía en función de la disponibilidad de recursos.

Mi trabajo se dividió en tres partes, primero estudié en qué medida el pastoreo y la interacción entre leñosas y herbáceas modulan las primeras etapas del ciclo de vida de *V. caven* y afectan su establecimiento (objetivo específico 1, capítulo II). En segundo lugar, analicé cómo el contexto ambiental presente en un gradiente geográfico de ~750 km de extensión modula el efecto del pastoreo y la interacción entre leñosas y herbáceas sobre el establecimiento de *V. caven* y *V. aroma* (objetivo específico 2, capítulo III).

Finalmente, evalué la tolerancia a la defoliación de individuos juveniles (con tallo leñoso) de ambas especies (Objetivo específico 3, Capítulo IV).

En la sabana entrerriana, el pastoreo y la vegetación herbácea tuvieron efectos contrastantes sobre las primeras etapas ciclo de vida de *V. caven*. Por un lado, el pastoreo disminuyó la depredación de semillas, es decir, aumentó su disponibilidad, pero no tuvo efectos sobre la emergencia y, además, disminuyó la supervivencia de plántulas. Por otro lado, la presencia de vegetación herbácea tuvo un impacto positivo exclusivamente sobre la supervivencia de plántulas. Un aspecto no incluido en mis ensayos es el impacto del ganado mediante el consumo y dispersión de frutos. Si bien el paso por el tracto de los bovinos no afectaría las tasas de germinación de *V. caven* (Venier *et al.* 2012a, Venier *et al.* 2017), se ha demostrado para otra especie leñosa que, una vez que las semillas de pasan por el tracto digestivo de los animales, podrían resultar menos atractivas para la depredación (Villagra *et al.* 2002). En ese sentido, el efecto negativo del ganado sobre la depredación, registrado por mi experimento, podría ser reforzado mediante el consumo de frutos.

Teniendo en cuenta los efectos del pastoreo y de la vegetación herbácea sobre estos procesos, construí modelos para evaluar el efecto global de ambos factores sobre el establecimiento exitoso de las plántulas leñosas. Al combinar los resultados anteriores para estimar la tasa establecimiento de plantas de *V. caven*, encontré que tanto el pastoreo como la vegetación herbácea tuvieron un efecto neto global neutral sobre el establecimiento de *V. caven*. Estos resultados refuerzan la noción de que el pastoreo ejerce efectos contrastantes - que incluso pueden compensarse - sobre los distintos estadios del ciclo de vida de las plantas (Schupp 1995). Estudios a escala poblacional para *Prosopis flexuosa* reportan conclusiones semejantes (Aschero *et al.* 2016). Mis experimentos fueron diseñados para identificar etapas críticas, como un primer paso para guiar

oportunidades de manejo del proceso de lignificación, pero se necesitan más estudios a nivel de poblacional para evaluar el vínculo entre las tasas de reclutamiento y el crecimiento de la población de *V. caven*. Mis resultados sugieren que, para una carga ganadera adecuada, como la que se realiza en la sabana en la que trabajé (0,4 EV/ha), el pastoreo no influiría sobre el proceso de lignificación de esta sabana. Sin embargo, estudios sobre el crecimiento de la población de *V. caven* en ambientes pastoreados y no pastoreados serían necesarios para comprender cómo resulta la compensación de estos procesos, a escala del paisaje. Es decir, en particular, estimar si el efecto negativo del pastoreo por consumo y pisoteo de las plántulas resulta lo suficientemente grande para compensar por sí solo la presión de propágulos y las tasas de germinación y emergencia, y controlar así la lignificación.

Al estudiar y comparar tres ecosistemas de sabanas en un gradiente de estrés hídrico y productividad (capítulo III de esta tesis) encontré que algunas de las respuestas de *V. caven* y *V. aroma* al pastoreo y a la vegetación herbácea resultaron independientes del contexto ambiental, mientras que otras dependieron del sitio. Por un lado, el efecto del pastoreo sobre la tasa de emergencia *total* fue distinto entre sitios. Mientras que en Entre Ríos el pastoreo disminuyó la pérdida de semillas - y por tanto aumentó la emergencia total de plántulas - en Chaco y Corrientes, en cambio, la pérdida de semillas y emergencia total de plántulas fue similar en todos tratamientos. La tasa de emergencia *efectiva*, por otro lado, aumentó en presencia de vegetación herbácea, independientemente del sitio y del pastoreo. Algunos efectos del pastoreo sobre las tasas de germinación y emergencia no pudieron ser evaluados por el alcance de mis experimentos, por ejemplo, efectos de compactación del suelo (Tjelele *et al.* 2015). Sin embargo, dado que analicé separadamente la tasa de emergencia en total y efectiva pude separar el impacto de la pérdida de semillas (por ejemplo, por granivoría) de otros factores

como la disponibilidad de luz o el pisoteo (Funes y Venier 2006, Funes *et al.* 2009, Wilson y Witkowski 1998, Grellier *et al.* 2012, Macías *et al.* 2014, Tjelele *et al.* 2015, Tognetti *et al.* 2019).

Durante los años en que llevé a cabo mis experimentos las precipitaciones fueron superiores a los promedios históricos en todos los sitios, particularmente en la sabana semiárida. En ese sentido, algunos de los resultados encontrados podrían ser diferentes en situaciones climáticas normales. Incluso, las diferencias encontradas entre sitios podrían cambiar bajo otro escenario climático. Por ejemplo, las abundantes e infrecuentes precipitaciones en Chaco representaron un aumento inusual de la disponibilidad humedad, que podría haber tenido efecto positivo sobre la tasa de germinación y emergencia. Es decir, si bien en el caso de mis experimentos la tasa de emergencia *efectiva* no difirió entre sitios, este resultado podría cambiar en función de la disponibilidad hídrica. En este sentido, se hace evidente la necesidad de replicabilidad de ensayos similares en años con condiciones climáticas más similares a los registros históricos o, incluso, durante años secos. Esto permitiría conocer la importancia relativa de la variabilidad climática interanual sobre las tasas de germinación y emergencia en estas especies y, finalmente, el proceso de lignificación de sabanas (Ferrerías *et al.* 2014).

El pastoreo ejerció un efecto negativo sobre la supervivencia final y el crecimiento en altura de las plántulas de *Vachellia*, independientemente del sitio. En concordancia, estudios llevados a cabo en pastizal y sabanas, demuestran que tanto el ganado y como los herbívoros silvestres disminuyen la supervivencia y el establecimiento de plántulas leñosas (Riginos y Young 2007, Marcora *et al.* 2013, Macías *et al.* 2014, Morrison *et al.* 2019, Aranda 2020). El ganado consumió las plántulas leñosas en todos los sitios, independiente de la vegetación herbácea, lo que indica que el consumo de plántulas

leñosas no sería exclusivamente accidental por encontrarse inmersas en el bocado de pastos, sino que también hubo consumo activo.

La vegetación herbácea, en cambio, afectó diferencialmente, en cada sitio, la supervivencia final de plántulas. Mientras que en Entre Ríos la presencia de vegetación herbácea aumentó la supervivencia de plántulas (efecto neto de facilitación), en Chaco y Corrientes la disminuyó (efecto neto de competencia). Las diferencias encontradas podrían estar relacionadas a distintos factores, por ejemplo, la identidad de la comunidad herbácea o los suelos. Ambos factores podrían estar modulando diferencialmente el efecto neto de las herbáceas sobre las plántulas leñosas en los distintos sitios de estudio (Scholes y Archer 1997, Britz y Ward 2007, Simmons *et al.* 2007, Bond 2008, Dohn *et al.* 2013).

Luego de ~1 año de vida de las plantas leñosas, la supervivencia de plántulas no fue afectada por los tratamientos con o sin vegetación herbácea, ni para el caso en que reporté relación de facilitación ni para los casos en que registré competencia. Las plantas de *Vachellia* se caracterizan por desarrollar rápidamente una raíz pivotante (Serra 1997, Martínez Alcántara *et al.* 2020) que es capaz de explorar el suelo en profundidad. Los resultados de mis experimentos a campo indicarían que luego de algunos meses de instaladas, las plántulas de *Vachellia* superan el solapamiento de nicho con los pastos en el uso del agua superficial del suelo y, por ende, las interacciones tanto de competencia como de facilitación se relajan.

Combinando los resultados de los experimentos de emergencia y supervivencia estimé la tasa de establecimiento de ambas especies como la probabilidad de que una semilla germine, emerja como plántula y sobreviva en el tiempo hasta establecerse como una planta juvenil. En Entre Ríos no encontré evidencias de que la tasa de establecimiento de *V. caven* varíe entre tratamientos. En Chaco, en cambio, la tasa de establecimiento de *V. aroma* en el tratamiento en clausura sin vegetación herbácea fue mayor que en el resto

de los tratamientos. En Corrientes, la tasa de establecimiento de *V. caven* en el tratamiento en clausura sin vegetación herbácea fue mayor que en ambos tratamientos bajo pastoreo.

Todos los resultados de los capítulos II y III, en su conjunto evidencian que, por una parte, el ganado bovino afecta algunas tasas vitales de ambas especies leñosas, por lo que su exclusión o presencia constituiría distintos posibles filtros al proceso de lignificación. Sin embargo, dado que estos efectos son contrastantes, por ejemplo, sobre la disponibilidad de semillas y supervivencia de plántulas, su efecto sobre la tasa de establecimiento final podría compensarse. Por otra parte, la presencia de vegetación herbácea, aunque en menor medida, también ha resultado ser un elemento determinante de las tasas vitales de las poblaciones leñosas. En este sentido, se evidencia que los mecanismos determinantes del proceso son varios y complejos, y que podrían estar determinados tanto por los disturbios como por interacciones con la vegetación herbácea. Es decir, la integración de ambos modelos, de competencia y demográficos, resultó un paso necesario para comprender la coexistencia entre árboles y pastos en estos ambientes de sabana (Sankaran *et al.* 2004).

En el cuarto capítulo de esta tesis, analicé la tolerancia a la defoliación de individuos juveniles - un estadio de desarrollo ontogénico posterior al de plántula - de ambas especies. De manera complementaria, trabajé en condiciones controladas (en un experimento de macetas en jardín común) y en a campo. La defoliación no afectó la supervivencia de las plántulas en ninguno de los experimentos, pero sí disminuyó el crecimiento relativo en diámetro y altura de ambas especies. En el experimento de macetas, la tasa de crecimiento en biomasa aérea total no se vio afectada por ninguna de las frecuencias de defoliación, ni en plantas de *V. caven* ni de *V. aroma*. Es decir, las plantas defoliadas bajo ambas frecuencias y para ambas especies produjeron la misma biomasa aérea respecto de las plantas no defoliadas. Esta compensación en biomasa

resultó explicada por el aumento en el número de ramificaciones que desarrollaron las plantas defoliadas y a expensas del crecimiento radical. Las plantas de *V. caven* sometidas a alta frecuencia de defoliación, al final del experimento, tuvieron un contenido de almidón similar al de plantas no defoliadas. Es decir que la producción de biomasa aérea no ocurrió a expensas del uso de reservas.

En la figura 5.1 resumí los efectos directos e indirectos positivos y negativos que, según mis experimentos, son relevantes en el proceso de lignificación de los sistemas estudiados. El rol del ganado sería positivo, durante la etapa de semilla, dado que su presencia disminuyó indirectamente la depredación de semillas y aumentó su disponibilidad (Figura 5.1). Por el contrario, el pastoreo controla el proceso de lignificación en el estadio de plántulas, dado que disminuyó la supervivencia en todos los sitios (Figura 5.1). Finalmente, si bien durante los primeros meses de vida las plántulas leñosas son vulnerables al pastoreo, en el estadio de juveniles cuando el tallo lignifica, ambas especies resultaron tolerantes. Es decir, el impacto de los herbívoros domésticos en esta etapa se limitaría a mantener a las plantas juveniles en una trampa de pastoreo, un cuello de botella demográfico análogo a la trampa de fuego o trampa de ramoneo, en el que los herbívoros controlan (aunque posiblemente solo temporalmente) la transición de los árboles jóvenes a adultos (Higgins et al. 2000, Staver et al. 2009, Staver y Bond 2014, Bond et al. 2012). Si bien el efecto del pastoreo sobre las plantas juveniles no afectó la supervivencia en mis experimentos, en todos los casos afectó el crecimiento en altura y diámetro. Es decir, aunque las plantas resultaron capaces de permanecer vivas dentro de la trampa, el pastoreo demoraría la transición juvenil – adultos (Figura 5.1).

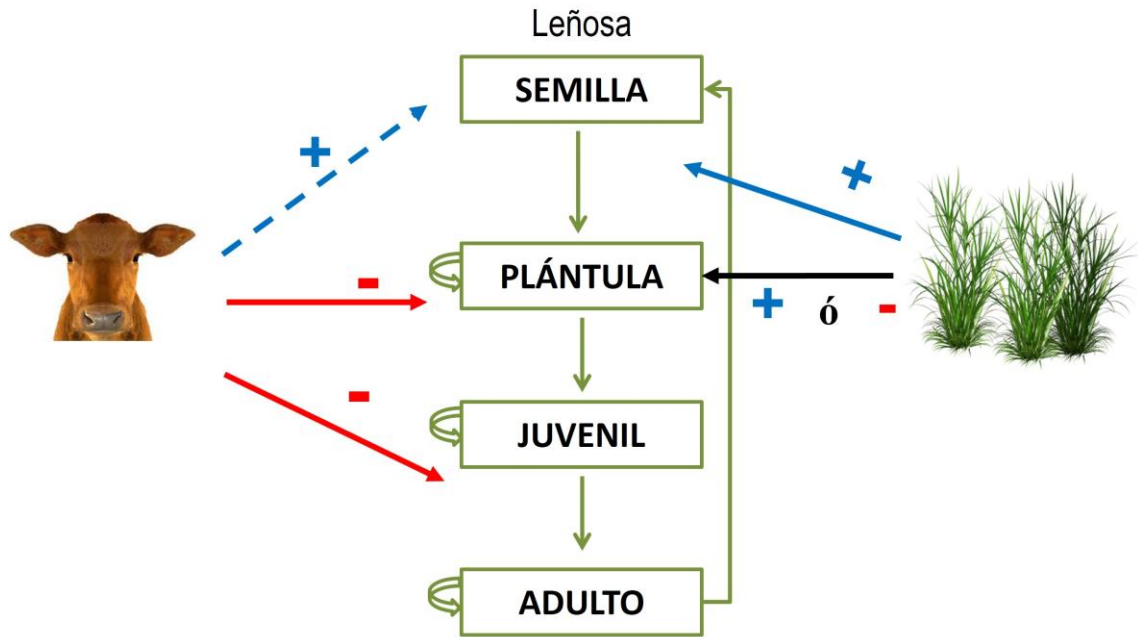


Figura 5.1. Modelo de transición entre los estados demográficos de las poblaciones leñosas en ecosistemas de sabanas con uso ganadero (desde semilla hasta árbol adulto). Las flechas verdes indican las transiciones entre diferentes estadios demográficos de las plantas leñosas. Las flechas azules indican interacciones positivas y las rojas negativas, directas (flechas enteras) o indirectas (flechas discontinuas) de la comunidad de herbáceas y/o del ganado sobre las distintas transiciones demográficas de las plantas leñosas. La flecha negra indica un efecto que varía de positivo a negativo dependiendo del sitio de estudio (ver capítulo III). Adaptado de Sankaran *et al.* (2004).

Mis resultados indican que el pastoreo tendría efectos contrastantes sobre distintas etapas del ciclo de vida de las leñosas responsables del proceso de lignificación, sin embargo, las sabanas con uso ganadero en el Espinal y el Chaco se siguen lignificando; así como ocurre en otras sabanas neotropicales (Klink y Moreira 2002, Cabral *et al.* 2003, González-Roglich *et al.* 2015). Este patrón podría estar ocurriendo por distintos motivos. Por ejemplo, la disponibilidad de propágulos podría ser demasiado grande por lo que el impacto negativo de la presión de pastoreo sobre las plántulas no resulta suficiente para limitar el proceso de lignificación. Por otro lado, las comunidades de granívoros están notoriamente disminuidas por el impacto de las actividades antrópicas en la región y por lo tanto la granivoría no sería un control eficiente (Arturi 2006). Cada árbol adulto de las especies del género *Vachellia* puede producir al año cientos de inflorescencias, en las que

maduran entre 2 a 5 frutos y cada fruto posee entre 12 y 35 semillas (Aronson 1992, Torres *et al.* 2002, Rojas-Rousse *et al.* 2009). Ferreras y Galetto (2010) estimaron, para *V. aroma* en los bosques de Córdoba, que el número de semillas por árbol adulto capaces de germinar, emerger y producir una plántula sería de hasta 2265. Asimismo, el consumo de frutos leñosos por el ganado aumenta la dispersión de semillas y, en particular para *V. aroma* se ha documentado una mejora de la viabilidad, por escarificación en el tracto digestivo de los animales (Fuentes *et al.* 1989, Venier *et al.* 2012a). Además, bajo el escenario de intensificación del pastoreo en la región, el hábitat de los granívoros silvestres resulta severamente reducido (Milchunas *et al.* 1988, Orrock *et al.* 2004, Orrock *et al.* 2006). En este sentido, el consumo de semillas de especies leñosas, un filtro relevante en el proceso de lignificación, podría estar reducido respecto de su potencial (Miller 1994, Weltzin *et al.* 1997, Vaz Ferreira *et al.* 2011). Por lo tanto, aunque el ganado pisotea y consume las plántulas leñosas, la disponibilidad de semillas en la región podría ser tan abundante que muchas de ellas conseguirían germinar, emerger y establecerse como plántulas.

Sin embargo, tal como se ha documentado para *Prosopis flexuosa* (Aschero *et al.* 2016), a la luz de que los efectos del pastoreo resultan contrastantes para las distintas etapas del ciclo de vida de *Vachellia*, la ganadería podría no ser desencadenante del crecimiento poblacional de esta. Incluso, en dos de los sitios de estudio el establecimiento bajo pastoreo resultó menor que en otros tratamientos. En ese sentido, los cambios en el régimen de fuego que tuvieron lugar en la región en el último siglo constituirían un elemento central en el proceso de lignificación (Morello 1970, Morello y Adámoli 1973, Adámoli *et al.* 1972, 1990, Kunst y Bravo 2003, Biganzoli 2011). Durante finales del siglo XIX y principios del XX en la región chaqueña se ha documentado el uso combinado de fuego y pastoreo de ganado doméstico sobre las sabanas y pastizales (Morello y

Saravia Toledo 1959a, 1959b, Sarmiento 1963, Morello 1970, Adámoli *et al.* 1990). Esta combinación ha contribuido a la disminución de la disponibilidad de combustible vegetal, que retroalimentó un cambio en el régimen natural de fuego, elemento clave en la dinámica de las sabanas (Archer 1995, Scholes y Archer 1997, Van Auken 2000, Du Toit *et al.* 2003, Bond *et al.* 2005, D’Odorico *et al.* 2006, Villagra *et al.* 2009 Biganzoli 2011, Staver *et al.* 2011). Posteriormente, a finales del siglo XX, con la finalidad de evitar el uso indiscriminado del fuego, se han promulgado distintas leyes provinciales que prohíben su uso. Estos cambios en el régimen de disturbios han alterado la cobertura herbácea, el crecimiento de las poblaciones leñosas y la dinámica de los ecosistemas de sabanas (Adámoli *et al.* 1990, Cabral *et al.* 2003, Casillo *et al.* 2012).

Finalmente, manejos ganaderos que resulten en una disminución importante de la cobertura vegetal y/o dejen suelo desnudo también podrían estar detrás del patrón de lignificación de los sistemas de pastizales y sabanas reportados en la región. *V. caven* y *V. aroma* son especies típicamente asociadas a sitios abiertos, y tienen la capacidad de acumular más biomasa que otras especies con las que coexisten (por ejemplo, *Senegalia gilliesii* (Steud.) Seigler & Ebinger o *Senegalia praecox* (Griseb.) Seigler & Ebinger) por lo que suelen colonizar rápidamente sitios con suelo desnudo y/o perturbado (Cabido *et al.* 1994, Zak y Cabido 2002, Venier *et al.* 2013). Por lo tanto, usos ganaderos con cargas más elevadas de las que tuvieron lugar en mis experimentos, con el consiguiente aumento del suelo desnudo, podrían resultar en que el impacto negativo del pastoreo sobre la supervivencia de plántulas no llegue a compensar las altas tasas de emergencia y crecimiento de *V. caven* y *V. aroma*. En ese sentido, sería interesante repetir ensayos en los que se evalúen los efectos del pastoreo para distintas cargas ganaderas. Esto permitiría encontrar la carga adecuada en cada ambiente, atendiendo no solo a la disponibilidad forrajera sino también a maximizar los efectos del pastoreo como controlador de algunas

etapas del ciclo de vida de las especies leñosas lignificadoras. Por otro lado, el manejo de campos con rolado también ha sido descrito como un disturbio antrópico responsable del rebrote de especies arbóreas (Navall 2012, Ledesma *et al.* 2013), aunque combinado con el uso de fuego prescrito serviría para romper las estructuras de monte cerrado en que se encuentran algunos sistemas de pastizales y sabanas del Chaco (Kunst *et al.* 2012, Ledesma *et al.* 2018).

5.2 Relevancia del trabajo

Las sabanas del Chaco y del Espinal constituyen un bioma único en Sudamérica por su extensión e historia biogeográfica, que actualmente se encuentra amenazado por la actividad antrópica. Estos ecosistemas son relevantes para el desarrollo de actividad ganadera extensiva, ya que constituyen una fuente importante de recurso forrajero, y también son refugios de fauna y flora silvestre que persiste en esta comunidad codominada por pastos y leñosas (Casermeiro *et al.* 1999, Kunst *et al.* 2014, González-Roglich *et al.* 2015, Sabbattini *et al.* 2015a, 2015b). La lignificación de estos ambientes tiene consecuencias ecológicas y económicas negativas ya que amenaza la productividad, el rendimiento económico, dificulta el manejo de la hacienda y afecta otras funciones ecosistémicas como la diversidad de especies y la disponibilidad de hábitat para la fauna (Archer 1995, Scholes y Archer 1997, Casermeiro *et al.* 2001, Cabral *et al.* 2003, Dalle *et al.* 2006, Van Auken 2009, Eldridge *et al.* 2011, Macías 2011, Ratajczak *et al.* 2012, Ledesma *et al.* 2018, Barbera y Pizzio 2021). Si bien en la región se han desarrollado históricamente actividades agropecuarias, la actividad antrópica se ha intensificado en las últimas décadas (Adámoli *et al.* 1990, Arturi 2006, Grau *et al.* 2005, Viglizzo *et al.* 2009, Calvi 2010, Kunst *et al.* 2014, Grau *et al.* 2015). En particular, como consecuencia del corrimiento de actividades agrícolas en zonas que históricamente habían sido utilizadas

para la cría de ganado bovino, la presión ganadera aumentó sobre ambientes de sabana (Calvi 2010, Macías 2011).

Observaciones locales han propuesto que el cambio en el régimen del fuego y el sobrepastoreo constituyen los principales desencadenantes de la lignificación de estos ambientes (Morello y Adámoli 1968, Morello 1970, Sabbattini *et al.* 1999, Cabral *et al.* 2003). En particular, se propone que el aumento de la carga ganadera y el pastoreo continuo generan una reducción de la matriz herbácea y un aumento de la proporción de suelo desnudo. Esto reduce la frecuencia e intensidad del fuego - un elemento fundamental del régimen natural de disturbios - y resulta en una dinámica que podría disparar el aumento de la cobertura leñosa (Van Auken 2000, Roques *et al.* 2001, Kunst y Bravo 2003, van Langevelde *et al.* 2003, Bond 2008, February *et al.* 2003b, Casillo *et al.* 2012, Coria *et al.* 2021). Sin embargo, son escasos los estudios manipulativos locales que hayan sido diseñados para desentramar los mecanismos que contribuyen a la lignificación de estos ambientes. En esta tesis me propuse estudiar los mecanismos desencadenantes del proceso de lignificación en sabanas del Chaco y del Espinal, entendiendo que las interacciones entre leñosas, herbáceas y ganado son determinantes de este proceso. A través de un protocolo común, estudié, en un gradiente de aridez que incluye sabanas húmedas y semiáridas, algunos de los mecanismos que controlan la demografía de las leñosas más abundantes en la región de estudio.

5.3 Aportes al marco teórico y aplicabilidad

En este trabajo utilicé un enfoque demográfico en el que estudié los controles de las distintas etapas del ciclo de vida y tasas vitales de las especies leñosas, para finalmente cuantificar el efecto neto global del pastoreo a través de las primeras etapas del proceso de lignificación. Si bien este enfoque ha sido utilizado para estudiar el reclutamiento de especies leñosas de pastizales y bosques mediterráneos y sabanas africanas, aún no había

sido aplicado en la región (Herrera *et al.* 1994, Rey y Alcántara 2000, García 2001, Grellier *et al.* 2012, Morrison *et al.* 2019). Por el contrario, son pocos los estudios demográficos de especies leñosas responsables del proceso de lignificación no sólo en Argentina en particular, sino en el Neotrópico en general (pero ver Hoffmann 1996, Salazar *et al.* 2011, Sales *et al.* 2013, Macias *et al.* 2014). Si bien las sabanas constituyen uno de los principales ecosistemas del Neotrópico, comparativamente con otras sabanas del planeta, la región está pobremente representada en la literatura ecológica, excepto – quizás - por los estudios sobre el *Cerrado* brasileño. La escasez de estudios demográficos en las sabanas de Sudamérica puede impedir la comprensión de la variabilidad ecológica de los procesos de lignificación a escala global. En este sentido, mi trabajo aporta evidencias que permiten comprender varios de los procesos determinantes de la estructura de las sabanas subtropicales del Neotrópico y del proceso de lignificación que allí ha tenido lugar.

Los resultados de mi tesis revelan la importancia de considerar a la lignificación como un proceso complejo cuyo resultado depende del balance global entre diferentes mecanismos que tienen lugar a lo largo del ciclo de vida de las plantas leñosas. En este sentido, las estrategias de manejo para su control deberían considerar esta diversidad y multiplicidad de efectos. A partir de los resultados de mis experimentos, y teniendo en cuenta que el régimen de disturbios ha sido modificado en la región, sugiero que existe una ventana de tiempo identificable en la que el pastoreo podría manejarse de manera efectiva para controlar las primeras etapas del proceso de lignificación. Dado que la lignificación se asocia, en muchos casos, con el pastoreo y especialmente con el sobre pastoreo (Archer 1995, O'Connor *et al.* 2014, LaMalfa *et al.* 2021), en general se propone que la reducción de la presión ganadera debería controlar las tasas de expansión de las especies leñosas. Mis resultados sugieren, en cambio, que combinar el pastoreo rotacional

entre potreros en sincronía con la estacionalidad de las transiciones demográficas de los árboles podría ser un mejor enfoque. En particular, sería relevante reducir la carga ganadera durante la etapa de dispersión primaria de las semillas leñosas (otoño, principalmente) y aumentarla inmediatamente después de la emergencia de plántulas (primavera/verano). Este manejo se podría implementar teniendo en cuenta la heterogeneidad de la vegetación leñosas entre lotes. Además, la rotación de pastoreo debería garantizar la conservación de ambientes de refugio para los granívoros terrestres. De esta forma se fomentaría una disminución de la dispersión y viabilidad de semillas y supervivencia de plántulas.

Bibliografía

- Abreu, R. C., Hoffmann, W. A., Vasconcelos, H. L., Pilon, N. A., Rossatto, D. R., & Durigan, G. (2017). The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Science Advances*, 3(8), e1701284. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1701284>
- Adámoli, J., Neumann, R., De Colina, A. R., & Morello, J. (1972). El chaco aluvional salteño (Convenio INTA-Provincia de Salta). *Revista de Investigación Agropecuaria, Serie 3, Clima Suelo*, 9, 165-238.
- Adámoli, J., Sennhauser, E., Acero, J. M., & Rescia, A. (1990). Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *Journal of Biogeography*, 17 (4/5) 491-500. <https://doi.org/10.2307/2845381>
- Administración Provincial del Agua, APA. (2010). Anuario de precipitaciones provincia del Chaco 1956-2010. Disponible: <https://www.ecomchaco.com.ar/apa/ANUARIO1956-2010.PDF>
Visitado el: 24/07/2021.
- Amico Roxas, A., Orozco, J., Guzmán-Delgado, P., & Zwieniecki, M. A. (2021). Spring phenology is affected by fall non-structural carbohydrate concentration and winter sugar redistribution in three Mediterranean nut tree species. *Tree Physiology*, 41(8), 1425-1438. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab014>
- Anadón, J. D., Sala, O. E., & Maestre, F. T. (2014). Climate change will increase savannas at the expense of forests and treeless vegetation in tropical and subtropical Americas. *Journal of Ecology*, 102(6), 1363-1373. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12325>
- Ansley, R. J., Cooper, C., & Zhang, T. (2019). Invasion promotes invasion: Facilitation of C3 perennial grass dominance in mixed C3/C4 grassland by an invasive C3 woody sprouter (*Prosopis glandulosa*). *Ecology and Evolution*, 9(23), 13438-13449. <https://doi.org/10.1002/ece3.5800>
- AOAC International. (2000). Official methods of analysis of AOAC international (Vol. 2. 17th ed.). MD 20877-2417. Gaithersburg.
- Aranda, M. J. (2020). El papel de la competencia y los disturbios agropecuarios en el establecimiento y crecimiento de una especie leñosa invasora. Tesis Doctoral. EPG – FAUBA, Buenos Aires, Argentina.
- Archer, S. R. (1990). Development and stability of the grass/woody mosaics in a subtropical savannas parkland, Texas, U.S.A. *Journal Biogeography*, 17, 453-462.
- Archer S. R. (1995) Tree-grass dynamics in a *Prosopis* thornscrub savanna parkland: reconstructing the past and predicting the future. *Ecoscience*, 2(1), 83–99. <http://www.jstor.org/stable/42902352>
- Archer, S. R., Andersen, E. M., Predick, K. I., Schwinning, S., Steidl, R. J., & Woods, S. R. (2017). Woody plant encroachment: causes and consequences. Pp. 25-84 en

- Briske D.D. (ed) Rangeland Systems. Springer, Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-46709-2>
- Archer, S. R., Boutton, T. W. & K. A. Hibbard. (2001). Trees in grasslands: biogeochemical consequences of woody plant expansion. Pp. 115–138 en Schulze E. D., Harrison S., Heimann M., Holland E., Lloyd J., Prentice I., & Schimel D. (eds). Global biogeochemical cycles in the climate system. Academic Press, San Diego, California, USA
 - Archer, S. R., Schimel, D. S., & Holland, E. A. (1995). Mechanisms of shrubland expansion- land-use, climate or CO₂. *Climatic Change*, 29(1), 91-99. <https://doi.org/10.1007/BF01091640>
 - Archibald, S., Bond, W. J., Hoffmann, W., Lehmann, C., Staver, C., & Stevens, N. (2019). Distribution and determinants of savannas. Pp. 3-17 en Scogings, P. F., & Sankaran, M. (Eds.) Savanna woody plants and large herbivores. John Wiley & Sons.
 - Armesto, J. J., & Pickett, S. T. A. (1985a). Experiments on disturbance in old-field plant communities: impact on species richness and abundance. *Ecology*, 66(1), 230-240. <https://doi.org/10.2307/1941323>
 - Armesto, J. J. & Pickett, S. T. (1985b). A mechanistic approach to the study of succession in the Chilean matorral. *Revista Chilena de Historia Natural*, 58(1), 9-17.
 - Aronson, J. (1992). Evolutionary biology of *Acacia caven* (Leguminosae, Mimosoideae): infraspecific variation in fruit and seed characters. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 79(4), 958-968. <https://doi.org/10.2307/2399726>
 - Arturi, M. (2006). Situación ambiental en la Ecorregión Espinal. Pp. 240-246 en Brown, A.; Martínez Ortíz, U.; Acerbi, M.; Corcuera, J (eds.). La Situación Ambiental Argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires.
 - Aschero, V., Morris, W. F., Vazquez, D. P., Alvarez, J. A., & Villagra, P. E. (2016). Demography and population growth rate of the tree *Prosopis flexuosa* with contrasting grazing regimes in the Central Monte Desert. *Forest Ecology and Management*, 369, 184-190. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.03.028>
 - Augustine, D. J., & Mcnaughton, S. J. (2004). Regulation of shrub dynamics by native browsing ungulates on East African rangeland. *Journal of Applied Ecology*, 41(1), 45-58. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2004.00864.x>
 - Balfour, D. A., & Midgley, J. J. (2008). A demographic perspective on bush encroachment by *Acacia karroo* in Hluhluwe-Imfolozi Park, South Africa. *African Journal of Range and Forage Science*, 25(3), 147-151. <https://doi.org/10.2989/AJRF.2008.25.3.7.604>
 - Baraza, E., Zamora R., Hódar J. A., & Gómez J. M. (2007). Plant-herbivore interaction: beyond a binary vision. Pp. 481-514 en Pugnaire F. I., Valladares, F (eds.). Functional Plant Ecology. CRC Press, Boca Ratón. <https://doi.org/10.1201/9781420007626>

- Barbera, P., & Pizzio, R. M. (2021). Control de renovales de *Acacia caven* (ahora *Vachellia caven*). EEA Mercedes, INTA. Disponible: https://repositorio.inta.gob.ar/bitstream/handle/20.500.12123/10184/INTA_CRCorrientes_EEAMercedes_Barbera_P_Control_renovales_Acacia_caven.pdf?sequence=1. Visitado el 17/09/2021.
- Barry, K. M., & Pinkard, E. A. (2013). Growth and photosynthetic responses following defoliation and bud removal in eucalypts. *Forest Ecology and Management*, 293(1), 9-16. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.012>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M., & Walker, S. C (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4 *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Batista, W. B., Mochi, L. S., & Biganzoli, F. (2018). Cattle decreases plant species diversity in protected humid temperate savanna. *Phytocoenologia*, 48(3), 283-295. <https://doi.org/10.1127/phyto/2018/0244>
- Becker, R., Sayre, R. N., & Saunders, R. M. (1984). Semiarid legume crops as protein resources. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 61(5), 931-938. <https://doi.org/10.1007/BF02542170>
- Beerling, D. J., & Osborne, C. P. (2006). The origin of the savanna biome. *Global Change Biology*, 12(11), 2023-2031. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01239.x>
- Belsky, A. J. (1986). Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *The American Naturalist*, 127(6), 870-892. <https://doi.org/10.1086/284531>
- Belsky, A. J., Carson, W. P., Jensen, C. L., & Fox, G. A. (1993). Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring? *Evolutionary Ecology*, 7(1), 109-121. <https://doi.org/10.1007/BF01237737>
- Beltran-Przekurat, A., Pielke, R. A., Peters, D. P. C., Snyder, K. A., & Rango, A. 2008. Modeling the effects of historical vegetation change on near-surface atmosphere in the northern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*, 72(10):1897—910. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.05.012>
- Benítez, C. & Fernández, J. (1977). Especies forrajeras de la pradera natural. Fenología y respuesta a la frecuencia y severidad de corte. Serie técnica N° 10 - E.E.A. INTA, Mercedes, Corrientes. Ediciones INTA.
- Bertness, M. D., & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(5), 191-193. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4)
- Biganzoli, F. (2011). Influencia de los incendios en la dinámica poblacional de dos arbustos dominantes en la sabana mesopotámica. Tesis Doctoral. EPG – FAUBA, Buenos Aires, Argentina.

- Bilenca, D. N., Kravetz, F. O., & Zuleta, G. A. (1992). Food habits of *Akodon azarae* and *Calomys laucha* (Cricetidae, Rodentia) in agroecosystems of central Argentina. *Mammalia*, 56(3), 371–384. <https://doi.org/10.1515/mamm.1992.56.3.371>
- Blaser, W. J., Shanungu, G. K., Edwards, P. J., & Olde Venterink, H. (2014). Woody encroachment reduces nutrient limitation and promotes soil carbon sequestration. *Ecology and Evolution*, 4(8), 1423-1438. <https://doi.org/10.1002/ece3.1024>
- Blaum, N., Rossmanith, E., & Jeltsch, F. (2007). Land use affects rodent communities in Kalahari savannah rangelands. *African Journal of Ecology*, 45(2), 189 - 195. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2006.00696.x>
- Bodmer, R., & Ward, D. (2006). Frugivory in large mammalian herbivores. Pp. 232-260 en Danell, K., Bergstrom, R., Duncan, P., Pastor, J. (eds). Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation. Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511617461>
- Boege, K. (2005). Influence of plant ontogeny on compensation to leaf damage. *American Journal of Botany*, 92(10), 1632-1640. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.10.1632>
- Boege, K., Barton, K. E., & Dirzo, R. (2011). Influence of tree ontogeny on plant-herbivore interactions. Pp. 193-214 en Meinzer, F. C., Lachenbruch, B., Dawson, T. E. (eds.) Size-and age-related changes in tree structure and function. Springer, Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-1242-3>
- Boege, K., & Marquis, R. J. (2005). Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(8), 441-448. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.05.001>
- Bond, W. J. (2008). What limits trees in C4 grasslands and savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 641-659. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.1.10707.173411>
- Bond, W. J., & Midgley, G. F. (2000). A proposed CO₂-controlled mechanism of woody plant invasion in grasslands and savannas. *Global Change Biology*, 6(8), 865-869. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2000.00365.x>
- Bond, W. J. & Midgley, J. J. (2001). Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(1), 45-51. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)02033-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)02033-4)
- Bond, W. J., & Midgley, G. F. (2012). Carbon dioxide and the uneasy interactions of trees and savannah grasses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1588), 601-612. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0182>
- Bond, W. J., Cook, G. D., & Williams, R. J. (2012). Which trees dominate in savannas? The escape hypothesis and eucalypts in northern Australia. *Austral Ecology*, 37(6), 678-685. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2011.02343.x>

- Bond, W. J., Woodward, F. I., & Midgley, G. F. (2005). The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New phytologist*, 165(2), 525-538. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01252.x>
- Boutton, T. W., Archer, S. R., Midwood, A. J., Zitzer, S. F., & Bol, R. (1998). $\delta^{13}\text{C}$ values of soil organic carbon and their use in documenting vegetation change in a subtropical savanna ecosystem. *Geoderma*, 82(1-3), 5-41. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(97\)00095-5](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(97)00095-5)
- Borchert, M. I., Davis, F. W., Michaelsen, J., & Oyler, L. D. (1989). Interactions of factors affecting seedling recruitment of blue oak (*Quercus douglasii*) in California. *Ecology*, 70(2), 389-404. <https://doi.org/10.2307/1937544>
- Bourlière, F., & Hadley, M. (1970). The ecology of tropical savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1(1), 125-152. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.01.110170.001013>
- Bravo, S., Abadala, R., del Corro, F. I., Ibañez Moro, A. V., Santacruz García, A. C., Loto, D. E., & Ojeda Brozovich, F. A. (2018). Regeneración en especies de leñosas nativas del Chaco de Argentina y su respuesta a disturbios. Pp. 124-50 en Giménez, A., M., Bolzon de Muniz, G. I. (eds.) Los bosques y el futuro. Consolidando un vínculo permanente en educación forestal. Universidad Nacional de Santiago del Estero – UNSE. Santiago del Estero, Argentina.
- Brest, E. F., A. E. López, & J. J. Zurita. (2018). Fragipanes en la provincia del Chaco: identificación, propiedades y distribución. Pp. 58 - 88 en Álvarez, C. R. y Imbellone, P. (eds.) Compactaciones naturales y antrópicas en suelos argentinos. Argentina de la Ciencia del Suelo (AACS), Buenos Aires, Argentina.
- Briggs, J. M., Knapp, A. K., Blair, J. M., Heisler, J. L., Hoch, G. A., Lett, M. S., & McCarron, J. K. (2005). An ecosystem in transition: causes and consequences of the conversion of mesic grassland to shrubland. *BioScience*, 55(3), 243-254. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0243:AEITCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0243:AEITCA]2.0.CO;2)
- Britz, M. L., & Ward, D. (2007). The effects of soil conditions and grazing strategy on plant species composition in a semi-arid savanna. *African Journal of Range and Forage Science*, 24(2), 51-61.
- Brooker, R. W., & Callaghan, T. V. (1998). The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos*, 81(1), 196-207. <https://doi.org/10.2307/3546481>
- Brown, A., U. Martinez Ortiz, M. Acerbi y J. Corcuera (2006). La Situación Ambiental Argentina 2005, Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, 2006.
- Brown, J. R., & Archer, S. R. (1999). Shrub invasion of grassland: recruitment is continuous and not regulated by herbaceous biomass or density. *Ecology*, 80(7), 2385-2396. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[2385:SI0GRI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[2385:SI0GRI]2.0.CO;2)

- Brown, J. R., & Archer, S. (1989). Woody plant invasion of grasslands: establishment of honey mesquite (*Prosopis glandulosa* var. *glandulosa*) on sites differing in herbaceous biomass and grazing history. *Oecologia*, 80(1), 19–26. <https://doi:10.1007/BF00789926>
- Brown, J. R., & Archer, S. (1988). Woody plant seed dispersal and gap formation in a North American subtropical savanna woodland: the role of domestic herbivores. *Vegetatio*, 73(2), 73-80. <https://doi.org/10.1007/BF00031854>
- Bucini, G., & Hanan, N. P. (2007). A continental-scale analysis of tree cover in African savannas. *Global Ecology and Biogeography*, 16(5), 593-605. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00325.x>
- Bufford, J. L., & Gaoue, O. G. (2015). Defoliation by pastoralists affects savanna tree seedling dynamics by limiting the facilitative role of canopy cover. *Ecological Applications*, 25(5), 1319-1329. <https://doi.org/10.1890/14-0953.1.sm>
- Buisson, E., Fidelis, A., Overbeck, G. E., Schmidt, I. B., Durigan, G., Young, T. P., ... & Silveira, F. A. (2021). A research agenda for the restoration of tropical and subtropical grasslands and savannas. *Restoration Ecology*, 29, e13292. <https://doi.org/10.1111/rec.13292>
- Buisson, E., Le Stradic, S., Silveira, F. A., Durigan, G., Overbeck, G. E., Fidelis, A., ... & Veldman, J. W. (2019). Resilience and restoration of tropical and subtropical grasslands, savannas, and grassy woodlands. *Biological Reviews*, 94(2), 590-609. <https://doi.org/10.1111/brv.12470>
- Busch, M., Knight, C., Mazía, C. N., Hodara, K., Muschetto, E., & Chaneton, E. (2012). Rodent seed predation on tree invader species in grassland habitats of the inland Pampa. *Ecological Research*, 27(2), 369-376. <https://doi.org/10.1007/s11284-011-0909-1>
- Cabido, M., Manzur, A., Carranza, L., & González Albarracín, C. (1994). La vegetación y el medio físico del Chaco Árido en la provincia de Córdoba, Argentina Central. *Phytocoenologia*, 24(1), 423-460.
- Cabral, A. C., De Miguel, J. M., Rescia, A. J., Schmitz, M. F., & Pineda, F. D. (2003). Shrub encroachment in Argentinean savannas. *Journal of Vegetation Science*, 14(2), 145-152. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02139.x>
- Cabrera, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Pp. 1-85 en W. F. Kugler (ed.). Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Tomo 2. 2da edición. Acme, Buenos Aires, Argentina. Fascículo 1.
- Callaway, R. M. (2007). Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer Science & Business Media. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6224-7>
- Callaway, R. M., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R., ... & Cook, B. J. (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417(6891), 844-848. <https://doi.org/10.1038/nature00812>

- Calvi, M. (2010). Evolución de la ganadería correntina. Pp. 1 – 22 en INTA (ed.) Serie técnica N° 47. E.E.A. INTA, Mercedes, Corrientes.
- Campos, C. M., Campos, V. E., Mongeaud, A., Borghi, C. E., De los Rios, C., & Giannoni, S. M. (2011). Relationships between *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) and cattle in the Monte desert: Seeds, seedlings and saplings on cattle-use site classes. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84(2), 289-299. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2011000200013>
- Carnevali, R. (1994). Fitogeografía de la provincia de Corrientes. Editorial Litocolor, Asunción, Paraguay.
- Casermeiro, J., Spahn, E., Gómez, L., De Petre, A. & Valenti, R. (1999). Influencia de las especies arbóreas sobre la productividad herbácea en distintos sitios del Espinal entrerriano. XIX Reunión Argentina de Ecología. Libro de resúmenes, pág. 93. Tucumán. Argentina.
- Casermeiro, J., De Petre A. A., Spahn, E., & Valenti, R. (2001). Efectos del desmonte sobre la vegetación y el suelo. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales*. 10(2) 233-244.
- Casillo, J., Kunst, C., & Semmartin, M. (2012). Effects of fire and water availability on the emergence and recruitment of grasses, forbs and woody species in a semiarid Chaco savanna. *Austral Ecology*, 37(4), 452-459. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2011.02306.x>
- Catford, J. A., Jansson, R., & Nilsson, C. (2009). Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions*, 15(1), 22-40.
- Catford, J. A., Daehler, C. C., Murphy, H. T., Sheppard, A. W., Hardesty, B. D., Westcott, D. A., Rejmánek M., Bellingham P. J., Pergl, J., Horvitzh, C. C., & Hulmei P. E. (2012). The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: Implications for species richness and management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(3), 231-241. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.12.002>
- Causton D.R. & Venus J.C. (1981) The biometry of plant growth. Edward Arnold, London.
- Chaneton, E. J., Mazía, N., Batista, W. B., Rolhauser, A. G., & Ghersa, C. M. (2012). Woody plant invasions in Pampa grasslands: a biogeographical and community assembly perspective. Pp. 115-144 en Myster, R.W. (ed.) Ecotones between forest and grassland. Springer, New York, NY. <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-3797-0>
- Chapin III F.S., Schulze E.D. & Mooney H.A. (1990) The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 21(1), 423–447. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.21.110190.002231>

- Cialdella, A. M. (1984). El género *Acacia* (Leguminosae) en la Argentina. *Darwiniana*, 25(1-4), 59-111.
- 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(1), 35-47. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2011.01138.x>
- Cooper, S. M., Owens, M. K., Spalinger, D. E., & Ginnett, T. F. (2003). The architecture of shrubs after defoliation and the subsequent feeding behavior of browsers. *Oikos*, 100(2), 387-393. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.11792.x>
- Coria, R. D., Kunst, C. R., & Bravo, S. (2021). Un aporte al entendimiento de la lignificación de los pastizales/sabanas del Chaco Semiárido sudamericano. *Ecología Austral*, 31. 456-474.
- Crawley, M. J. (1983) *Herbivory: The dynamics of animal-plant interactions*. University of California Press, Berkeley.
- D'Odorico, P., Laio, F., & Ridolfi, L. (2006). A probabilistic analysis of fire-induced tree-grass coexistence in savannas. *The American Naturalist*, 167(3), E79-E87. <https://doi.org/10.1086/500617>
- D'Odorico, P., Okin, G. S. & Bestelmeyer, B. T. (2012). A synthetic review of feedbacks and drivers of shrub encroachment in arid grasslands. *Ecohydrology*, 5(5), 520-530. <https://doi.org/10.1002/eco.259>
- Dalle, G., Maass, B. L., & Isselstein, J. (2006). Encroachment of woody plants and its impact on pastoral livestock production in the Borana lowlands, southern Oromia, Ethiopia. *African Journal of Ecology*, 44(2), 237-246. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2006.00638.x>
- Dean, W. R. J., Milton, S. J., & Jeltsch F (1999) Large trees, fertile islands, and birds in arid savanna. *Journal of Arid Environments*, 41(1), 61-78. <https://doi.org/10.1006/jare.1998.0455>
- de Villalobos, A. E. (2013). El sobrepastoreo del ganado doméstico como disparador de la arbustización. *BioScriba*, 6(1), 51-57.
- Devine, A. P., McDonald, R. A., Quaipe, T., & Maclean, I. M. (2017). Determinants of woody encroachment and cover in African savannas. *Oecologia*, 183(4), 939-951. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3807-6>
- Dickie, I. A., Schnitzer, S. A., Reich, P. B., & Hobbie, S. E. (2005). Spatially disjunct effects of co-occurring competition and facilitation. *Ecology letters*, 8(11), 1191-1200. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00822.x>
- Dietze, M. C., Sala, A., Carbone, M. S., Czimczik, C. I., Mantooh, J. A., Richardson, A. D., & Vargas, R. (2014). Nonstructural carbon in woody plants. *Annual Review of Plant Biology*, 65(1), 667-687. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040054>

- Dohn, J., Dembélé, F., Karembé, M., Moustakas, A., Amévor, K. A., & Hanan, N. P. (2013). Tree effects on grass growth in savannas: competition, facilitation and the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology*, *101*(1), 202-209. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12010>
- Donohue, K., Rubio de Casas, R., Burghardt, L., Kovach, K., & Willis, C. G. (2010). Germination, post germination adaptation, and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *41*(1), 293-319. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144715>
- Du Toit, J. T., Bryant, J. P., & Frisby, K. (1990). Regrowth and palatability of Acacia shoots following pruning by African savanna browsers. *Ecology*, *71*(1), 149-154. <https://doi.org/10.2307/1940255>
- Du Toit, J., Biggs, H. C., & Rogers, K. H. (2003). The Kruger experience: ecology and management of savanna heterogeneity. Island Press: Washington, DC.
- Eccard, J. A., Walther, R. B., & Milton, S. J. (2000). How livestock grazing affects vegetation structures and small mammal distribution in the semi-arid Karoo. *Journal of Arid Environments*, *46*(2), 103-106. <https://doi.org/10.1006/jare.2000.0659>
- Edenius, L., Danell, K., & Bergström, R. (1993). Impact of herbivory and competition on compensatory growth in woody plants: winter browsing by moose on Scots pine. *Oikos*, *66*(2), 286-292. <https://doi.org/10.2307/3544816>
- Eldridge, D. J., Bowker, M. A., Maestre, F. T., Roger, E., Reynolds, J. F., & Whitford, W. G. (2011). Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology Letters*, *14*(7), 709-722. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01630.x>
- Ellis, B. A., Mills, J. N., Glass, G. E., McKee, K. T., Enria, D. A., & Childs, J. E. (1998). Dietary habits of the common rodents in an agroecosystem in Argentina. *Journal of Mammalogy*, *79*(4), 1203–1220. doi:10.2307/1383012.
- Escobar, E., Ligier, H., Melgar, R., Matteio, H., & Vallejos, O. (1996). Mapa de suelos de la provincia de Corrientes 1: 500.000. Convenio MAGIC-INTA. Recursos Naturales, EEA INTA Corrientes.
- February, E. C., Higgins, S. I., Bond, W. J., & Swemmer, L. (2013a). Influence of competition and rainfall manipulation on the growth responses of savanna trees and grasses. *Ecology*, *94*(5), 1155-1164. <https://doi.org/10.1890/12-0540.1>
- February, E. C., Cook, G. D., & Richards, A. E. (2013b). Root dynamics influence tree–grass coexistence in an Australian savanna. *Austral Ecology*, *38*(1), 66-75 <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2012.02376.x>
- Feldman, I., & Feldman, S. R. (1987). Brush problems in Argentina's rangelands: I. Chañar (*Geoffroea decorticans*) in northwestern Santa Fe province. *Rangelands*, *9*(6), 251-254.

- Ferraina, A., Molina, C.D., Mazía, N., Piñeiro, G., Miranda, I. & Chaneton, E.J. (2021) Tree invasión in secondary grasslands diminishes herbaceous biomass and diversity: A study of mechanisms behind the process. *Journal of Vegetation Science*, 00, e13074. <https://doi.org/10.1111/jvs.13074>
- Ferraro, D. O., & Oesterheld, M. (2002). Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos*, 98(1), 125-133. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980113.x>
- Ferreras, A. E., Funes, G., & Galetto, L. (2014). Evaluación interanual de las estrategias regenerativas de la especie exótica invasora *Gleditsia triacanthos* en relación a la nativa *Acacia aroma* en el bosque chaqueño serrano de Córdoba (Argentina). *Bosque (Valdivia)*, 35(2), 155-162. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002014000200003>.
- Ferreras, A. E., Marcora, P. I., Venier, M. P., & Funes, G. (2018). Different strategies for breaking physical seed dormancy in field conditions in two fruit morphs of *Vachellia caven* (Fabaceae). *Seed Science Research*, 28(1), 8–15. <https://doi.org/10.1017/S096025851800003X>.
- Ferreras, A. E., & Galetto, L. (2010). From seed production to seedling establishment: important steps in an invasive process. *Acta Oecologica*, 36(2), 211-218.
- Fontana, J. L. (2018). La vegetación del nordeste argentino. Las Comunidades vegetales del Noroeste de Corrientes y del Este de Chaco. Serie "Publicaciones Didácticas de la Cátedra de Ecología Vegetal". Vol 3. Corrientes, Argentina.
- Fornara, D. A. & Du Toit, J. T. (2007). Browsing lawns? Responses of *Acacia nigrescens* to ungulate browsing in an African savanna. *Ecology*, 88(1), 200-209. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[200:BLROAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[200:BLROAN]2.0.CO;2)
- Fox, J. & Weisberg, S. (2011). An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- Franco, E. T. H., & Feltrin, I. J. (1994). Quebra de dormência de sementes de espinilho (*Acacia caven* mol.). *Ciência Rural*, 24, 303-305.
- Frost, P., Medina, E., Menaut, J. C., Solbrig, O., Swift, M. & Walker, B. (1986). Responses of savannas to stress and disturbance. *Biology International*, Special Issue 10. International Union of Biological Sciences, Paris.
- Frost, P. G. H. & Robertson, F. (1987). The ecological effects of fire in savannas. Pp: 93-140 en Walker, B. H. (ed.) Determinants of tropical savannas. ICSU Press, Miami
- Fuentes, E. R., Hoffmann, A. J., Poiani, A., & Alliende, M. C. (1986). Vegetation change in large clearings: patterns in the Chilean matorral. *Oecologia*, 68(3), 358-366. <https://doi.org/10.1007/BF01036739>

- Fuentes, E. R., Avilés, R., & Segura, A. (1989). Landscape change under indirect effects of human use: the Savanna of Central Chile. *Landscape Ecology*, 2(2), 73–80. <https://doi.org/10.1007/BF00137151>
- Funes, G., & Venier, P. (2006). Dormancy and germination in three *Acacia* (Fabaceae) species from central Argentina. *Seed Science Research*, 16(1), 77-82. <https://doi.org/10.1079/SSR2005229>
- Funes, G., Díaz, S., & Venier, P. (2009). La temperatura como principal determinante de la germinación en especies del Chaco seco de Argentina. *Ecología austral*, 19(2), 129-138.
- Funes, G., Venier, P., Galetto, L. & Urcelay, C. (2007) Biología de especies australes: *Acacia aroma* Gillies ex Hook. & Arn. *Kurtziana*, 33(2), 55-65.
- Gaoue, O. G., & Ticktin, T. (2008). Impacts of bark and foliage harvest on *Khaya senegalensis* (Meliaceae) reproductive performance in Benin. *Journal of Applied Ecology*, 45(1), 34-40. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01381.x>
- García, D. (2001). Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science*, 12(6), 839-848. <https://doi.org/10.2307/3236872>
- Gassmann, A. J. (2004). Effect of photosynthetic efficiency and water availability on tolerance of leaf removal in *Amaranthus hybridus*. *Journal of Ecology*, 92(5), 882-892. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00920.x>
- Gignoux, J., Lahoreau, G., Julliard, R., & Barot, S. (2009) Establishment and early persistence of tree seedlings in an annually burned savanna. *Journal of Ecology* 97(3), 484-495. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01493.x>
- Ginzburg, R. & Adámoli, J. (2006). Ecorregión Chaco Húmedo: Situación ambiental en el Chaco Húmedo. Pp: 103-129 en Brown, A.; Martínez Ortíz, U.; Acerbi, M.; Corcuera, J.(eds.) La Situación Ambiental Argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires.
- Goheen, J. R., Keesing, F., Allan, B. F., Ogada, D., & Ostfeld, R. S. (2004). Net effects of large mammals on *Acacia* seedling survival in an African savanna. *Ecology*, 85(6), 1555-1561. <https://doi.org/10.1890/03-3060>
- Gonzales, W. L., Suarez, L. H., Molina-Montenegro, M. A., & Gianoli, E. (2008). Water availability limits tolerance of apical damage in the Chilean tarweed *Madia sativa*. *Acta Oecologica*, 34(1), 104-110. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2008.04.004>
- González-Moreno, P., Diez, J. M., Ibáñez, I., Font, X., & Vilà, M. (2014). Plant invasions are context-dependent: Multiscale effects of climate, human activity and habitat. *Diversity and Distributions*, 20(6), 720-731. <https://doi.org/10.1111/ddi.12206>
- González-Roglich, M., Swenson, J. J., Jobbágy, E. G., & Jackson, R. B. (2014). Shifting carbon pools along a plant cover gradient in woody encroached savannas of

- central Argentina. *Forest Ecology and Management*, 331(1), 71-78. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.035>
- González-Roglich, M., Swenson, J. J., Villarreal, D., Jobbágy, E. G., & Jackson, R. B. (2015). Woody plant-cover dynamics in Argentine savannas from the 1880s to 2000s: the interplay of encroachment and agriculture conversion at varying scales. *Ecosystems*, 18(3), 481-492. <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9841-5>
 - González-Roglich, M., Villarreal, D., & Castro, M. G. (2012). Evaluación de la efectividad de la Reserva Parque Luro como herramienta de conservación del Caldenal pampeano: cambios en la cobertura vegetal a nivel de paisaje entre 1960 y 2004. *Ecología Austral*, 22(1), 011-021.
 - Good, M. K., Clarke, P. J., Price, J. N., & Reid, N. (2014). Seasonality and facilitation drive tree establishment in a semi-arid floodplain savanna. *Oecologia*, 175(1), 261-271. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2886-x>.
 - Google Earth 7.3.4 (2004, 2005, 2019, 2021) Disponible en: <https://www.google.com/earth/index.html> ; Visitado el: 01/09/2021.
 - Gowda, J. H. (1997). Physical and chemical response of juvenile *Acacia tortilis* trees to browsing. Experimental evidence. *Functional Ecology*, 11(1), 106-111. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1997.00065.x>
 - Grace, J., San José J., Meir, P., Miranda, H. S., & Montes, R. A. (2006) Productivity and carbon fluxes of tropical savannas. *Journal of Biogeography*, 33(3), 387–400. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01448.x>
 - Grau, H. R., Aide, T. M., & Gasparri, N. I. (2005). Globalization and soybean expansion into semiarid ecosystems of Argentina. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 34(3), 265-266. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-34.3.265>
 - Grau, H. R., Torres, R., Gasparri, N. I., Blendinger, P. G., Marinaro, S., & Macchi, L. (2015). Natural grasslands in the Chaco. A neglected ecosystem under threat by agriculture expansion and forest-oriented conservation policies. *Journal of Arid Environments*, 123(1), 40-46. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2014.12.006>
 - Grellier, S., Barot, S., Janeau, J. L., & Ward, D. (2012). Grass competition is more important than seed ingestion by livestock for *Acacia* recruitment in South Africa. *Plant Ecology*, 213(6), 899-908. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0051-3>
 - Guevara, J. C., Estevez, O. R., Stasi, C. R., & Monge, A. S. (1996). Botanical composition of the seasonal diet of cattle in the rangelands of the Monte Desert of Mendoza, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 32(4), 387-394.
 - Guitian, R., & Bardgett, R. D. (2000). Plant and soil microbial responses to defoliation in temperate semi-natural grassland. *Plant and Soil*, 220(1), 271-277. <https://doi.org/10.1023/A:1004787710886>

- Guo, Q. (2004). Slow recovery in desert perennial vegetation following prolonged human disturbance. *Journal of Vegetation Science*, 15(6), 757-762. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02318.x>
- Guo, Y. J., Han, L., Li, G. D., Han, J. G., Wang, G. L., Li, Z. Y., & Wilson, B. (2012). The effects of defoliation on plant community, root biomass and nutrient allocation and soil chemical properties on semi-arid steppes in northern China. *Journal of Arid Environments*, 78(1), 128-134. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.11.003>
- Gutiérrez, J. R., y Armesto, J. J. (1981). El rol del ganado en la dispersión de las semillas de *Acacia caven* (Leguminosae). *Ciencia e Investigacion Agrícola*, 8(1), 3-8.
- Harper, J. L. (1977). *The population biology of plants*. Academic Press, New York, New York, USA.
- Hartnett, D. C., Ott, J. P., Sebes, K., & Dithlogo, M. K. (2012). Coping with herbivory at the juvenile stage: responses to defoliation and stem browsing in the African savanna tree *Colophospermum mopane*. *Journal of Tropical Ecology*, 28(2), 161-169. <https://doi.org/10.1017/S0266467412000028>
- Haukioja, E., & Koricheva, J. (2000). Tolerance to herbivory in woody vs. herbaceous plants. *Evolutionary Ecology*, 14(4), 551-562. <https://doi.org/10.1023/A:1011091606022>
- Hawkes, C. V., & Sullivan, J. J. (2001). The impact of herbivory on plants in different resource conditions: a meta-analysis. *Ecology*, 82(7), 2045-2058. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2045:TIOHOP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2045:TIOHOP]2.0.CO;2)
- He, Q., & Bertness, M. D. (2014). Extreme stresses, niches, and positive species interactions along stress gradients. *Ecology*, 95(6), 1437-1443. <https://doi.org/10.1890/13-2226.1>
- Hendrix, S. D. (1979). Compensatory reproduction in a biennial herb following insect defloration. *Oecologia*, 42(1), 107-118. <https://doi.org/10.1007/BF00347622>
- Hendrix S.D. & Trapp E.J. (1989). Floral herbivory in *Pastinaca sativa*: do compensatory responses offset reductions in fitness. *Evolution* 43(4), 891–895. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1989.tb05186.x>
- Herrera, C. M., Jordano, P., Lopez-Soria, L., & Amat, J. A. (1994). Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs*, 64(3), 315-344. <https://doi.org/10.2307/2937165>
- Heske, E. J., & Campbell, M. (1991). Effects of an 11-year livestock enclosure on rodent and ant numbers in the Chihuahuan Desert, southeastern Arizona. *The Southwestern Naturalist*, 36(1), 89-93. <https://doi.org/10.2307/3672121>
- Higgins, S.I., Bond, W.J. & Trollope, W.S.W. (2000). Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology*, 88(2), 213–229. <http://www.jstor.org/stable/2648525>

- Higgins, S. I., Keretsetse, M., & February, E. C. (2015). Feedback of trees on nitrogen mineralization to restrict the advance of trees in C4 savannahs. *Biology Letters*, 11(8), 20150572. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0572>
- Hinman, E. D., & Fridley, J. D. (2020). Impacts of experimental defoliation on native and invasive saplings: are native species more resilient to canopy disturbance? *Tree Physiology*, 40(7), 969-979. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa042>
- Hochberg, M. E., Menaut, J. C., & Gignoux, J. (1994). The influences of tree biology and fire in the spatial structure of the West African savannah. *Journal of Ecology*, 82(2), 217-226. <https://doi.org/10.2307/2261290>
- Hoffmann, W. A. (1996). The effects of fire and cover on seedling establishment in a Neotropical savanna. *Journal of Ecology*, 84(3) 383–393. <https://doi.org/10.2307/2261200>.
- Hoffmann, W. A., & Haridasan, M. (2008). The invasive grass, *Melinis minutiflora*, inhibits tree regeneration in a Neotropical savanna. *Austral Ecology*, 33(1), 29-36. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01787.x>
- Holdo, R. M., Anderson, T. M., & Morrison, T. A. (2014). Precipitation, fire and demographic bottleneck dynamics in Serengeti tree populations. *Landscape Ecology*, 29(9), 1613–1623. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0087-y>
- Holmgren, M. (2002). Exotic herbivores as drivers of plant invasion and switch to ecosystem alternative states. *Biological Invasions*, 4(1), 25–33. <https://doi.org/10.1023/A:1020535628776>
- Honda, E. A., & Durigan, G. (2016). Woody encroachment and its consequences on hydrological processes in the savannah. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1703), 20150313. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0313>
- Honek, A., Martinkova, Z., Saska, P., & Koprdoва, S. (2009). Role of post-dispersal seed and seedling predation in establishment of dandelion (*Taraxacum* agg.) plants. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 134(1/2), 126-135. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.06.001>
- House, J. I., Archer, S., Breshears, D. D., Scholes, R. J., & NCEAS Tree–Grass Interactions Participants. (2003). Conundrums in mixed woody–herbaceous plant systems. *Journal of Biogeography*, 30(11), 1763-1777. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00873.x>
- Hunt, R. (1982). Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis. Edward Arnold Ltd.
- Hunt, R. (1990). Relative growth rates. In: Basic Growth Analysis. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-010-9117-6_3
- Huntley, B. J., & Walker, B. H. (2012). Ecology of tropical savannas (Vol. 42). Springer Science & Business Media.

- Huxman, T. E., Wilcox, B. P., Breshears, D. D., Scott, R. L., Snyder, K. A., Small, E. E., Hultine, K., Pockman, W. T., & Jackson, R. B. (2005). Ecohydrological implications of woody plant encroachment. *Ecology* 86(2), 308–319. <https://doi.org/10.1890/03-0583>
- INTA. (2019). Base de datos meteorológicos, EEA Concepción del Uruguay, C.R. Entre Ríos, Clima y Agua. <https://inta.gob.ar/instdeclimayagua> Visitado el: 10/07/2021.
- INTA. (2019). Base de datos meteorológicos, EEA "Emilio Druzianich", Las Breñas, Chaco. **¡Error! Referencia de hipervínculo no válida.**<https://inta.gob.ar/lasbrenas> Visitado el: 10/07/2021
- INTA (2005). Carta de Suelos de la República Argentina. Provincia del Chaco. Los Suelos del Departamento 12 de Octubre.
- Jacquet, J. S., Bosc, A., O'Grady, A., & Jactel, H. (2014). Combined effects of defoliation and water stress on pine growth and non-structural carbohydrates. *Tree Physiology*, 34(4), 367-376. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu018>
- 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(1/2), 161–171. <https://doi.org/10.1023/A:1026590806682>
- Jones, A. (2000). Effects of cattle grazing on North American arid ecosystems: a quantitative review. *Western North American Naturalist*, 60(2), 155-164. <https://www.jstor.org/stable/41717026>
- Jones, Z. F., Bock, C. E., & Bock, J. H. (2003). Rodent communities in a grazed and ungrazed Arizona grassland, and a model of habitat relationships among rodents in southwestern grass/shrublands. *The American Midland Naturalist*, 149(2), 384-394. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2003\)149\[0384:RCIAGA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2003)149[0384:RCIAGA]2.0.CO;2)
- Jurena, P. N., & Archer, S. (2003). Woody plant establishment and spatial heterogeneity in grasslands. *Ecology*, 84(4), 907-919. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0907:WPEASH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0907:WPEASH]2.0.CO;2)
- Karban, R. 1997. Neighbourhood affects a plant's risk of herbivory and subsequent success. *Ecological Entomology*, 22(4), 433-439. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1997.00081.x>
- Katjiua, M. L. J., & Ward, D. (2006). Cattle diet selection during the hot-dry season in a semi-arid region of Namibia. *African Journal of Range and Forage Science*, 23(1), 59-67. <https://doi.org/10.2989/10220110609485887>
- Keesing, F. (1998). Impacts of ungulates on the demography and diversity of small mammals in central Kenya. *Oecologia*, 116(3), 381-389. <https://doi.org/10.1007/s004420050601>
- Kibet, S., Nyangito, M., MacOpiyo, L., & Kenfack, D. (2021). Savanna woody plants responses to mammalian herbivory and implications for management of livestock–

- wildlife landscape. *Ecological Solutions and Evidence*, 2(3), e12083. <https://doi.org/10.1002/2688-8319.12083>
- Kim, J. H., & Jackson, R. B. (2012). A global analysis of groundwater recharge for vegetation, climate and soils. *Vadose Zone Journal* 11(1), **¡Error! Referencia de hipervínculo no válida.**
 - Klink, C. A., & Moreira, A. G. (2002). Past and current human occupation, and land use. Pp. 69-88 en Oliveira, P., & Marquis, R. (eds.) *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press. <https://doi.org/10.7312/oliv12042>
 - Knapp, A. K., McCarron, J. K., Silletti, G. A., Hoch, G. I., Heisler, M. S., Lett, J. M., Blair, J. M., Briggs, J. M., & Smith, M. D. (2008). Ecological consequences of the replacement of native grassland by *Juniperus virginiana* and other woody plants. Pp. 156-169 en Van Auken O.W. (ed.) *Western North American Juniperus communities*. Ecological Studies, vol 196. Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-0-387-34003-6_8
 - Knapp, A. K., Smith, M. D., Collins, S. L., Zambatis, N., Peel, M., Emery, S., Wojdak J., Horner-Devine, M. C., Biggs, H., Kruger, J., & Andelman, S. J. (2004). Generality in ecology: testing North American grassland rules in South African savannas. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(9), 483-491. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0483:GIETNA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0483:GIETNA]2.0.CO;2)
 - Knapp, A. K., & Medina, E. (1999). Success of C4 photosynthesis in the field: lessons from communities dominated by C4 plants. Pp. 251-283 en Sage, R. F & Monson, R.K. (eds.) *C4 Plant Biology*. San Diego, Academic Press.
 - Knapp, A. K., & M. D. Smith. (2001). Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, 291(5503), 481-485. <https://doi.org/10.1126/science.291.5503.481>
 - Kneuper, C. L., Scott, C. B., & Pinchak, W. E. (2003). Consumption and dispersion of mesquite seeds by ruminants. *Journal of Range Management*, 56(3), 255-259. <https://doi.org/10.2307/4003815>
 - Knoop, W. T., & Walker, B. H. (1985). Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. *Journal of Ecology*, 73(1), 235-253. <https://doi.org/10.2307/2259780>.
 - Köchy, M., & Wilson, S. D. (2001). Nitrogen deposition and forest expansion in the northern Great Plains. *Journal of Ecology*, 89(5), 807-817. <https://doi.org/10.1046/j.0022-0477.2001.00600.x>
 - Kohi, E. M., de Boer, W. F., Slot, M., van Wieren, S. E., Ferwerda, J.G., Grant, R. C, Heitkönig, I. M. A., de Knecht H. J., Knox, N., van Langevelde, F., Peel, M., Slotow, R., van der Waal, C., & Prins, H. H. T. (2010). Effects of simulated browsing on growth and leaf chemical properties in *Colophospermum mopane* saplings. *African*

- Journal of Ecology* 48(1), 190–196. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2009.01099.x>
- Kosola, K. R., Dickmann, D. I., Paul, E. A., & Parry, D. (2001). Repeated insect defoliation effects on growth, nitrogen acquisition, carbohydrates, and root demography of poplars. *Oecologia*, 129(1), 65-74. <https://doi.org/10.1007/s004420100694>
 - Kozlowski TT (1992) Carbohydrate sources and sinks in woody-plants. *The Botanical Review*, 58,107–222 <https://doi.org/10.1007/BF02858600>
 - Kraaij, T., & Ward, D. (2006). Effects of rain, nitrogen, fire and grazing on tree recruitment and early survival in bush-encroached savanna, South Africa. *Plant Ecology*, 186(2), 235-246. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9125-4>
 - Kulkarni, M. G., Sparg, S. G., & Van Staden, J. (2007). Germination and post-germination response of *Acacia* seeds to smoke-water and butenolide, a smoke-derived compound. *Journal of Arid Environments*, 69(1), 177-187. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.09.001>
 - Kulmatiski, A., & Beard, K. H. (2013). Woody plant encroachment facilitated by increased precipitation intensity. *Nature Climate Change*, 3(9), 833. <https://doi.org/10.1038/nclimate1904>
 - Kunst, C., & Bravo, S. (2003). Ecología y régimen de fuego en la región chaqueña argentina. Pp 109-118 en INTA (ed.) Fuego en los ecosistemas argentinos. Santiago del Estero, Argentina.
 - Kunst, C., Bravo, S., Ledesma, R., Navall, M., Anríquez, A., Coria, D, Silberman, J. Gómez, A., & Albanesi, A. (2014). Ecology and management of the dry forests and savannas of the western Chaco region, Argentina. Pp 132-163 en Greer F. E. (ed.) Dry forest. Ecology, Species Diversity and Sustainable Management. Nova Publishers, New York.
 - Kunst, C., Bravo, S., Moscovich, F., Herrera, J., Godoy, J., & Velez, S. (2001). Control de tusca (*Acacia aroma* Gill ap. H. et A.) mediante fuego prescripto. *Revista Argentina de Producción Animal*, 20, 199-213.
 - Kunst, C., Ledesma, R., Bravo, S., Albanesi, A., Anriquez, A., Van Meer, H., & Godoy, J. (2012). Disrupting woody steady states in the Chaco region (Argentina): responses to combined disturbance treatments. *Ecological Engineering*, 42, 42-53. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.01.025>
 - Laca, E. A., Ungar, E. D., Seligman, N., & Demment, M. W. (1992). Effects of sward height and bulk density on bite dimensions of cattle grazing homogeneous swards. *Grass and Forage Science*, 47(1), 91-102.
 - LaMalfa, E. M., Riginos, C., & Veblen, K. E. (2021). Browsing wildlife and heavy grazing indirectly facilitate sapling recruitment in an East African savanna. *Ecological Applications*, e02399. <https://doi.org/10.1002/eap.2399>

- Ledesma, R., Kunst, C., Bravo, S., Leiva, M., Lorea, L., Godoy, J., & Navarrete, V. (2018). Developing a prescription for brush control in the Chaco region, effects of combined treatments on the canopy of three native shrub species. *Arid Land Research and Management*, 32(3), 351-366. <https://doi.org/10.1080/15324982.2018.1430072>
- Ledesma, R., Kunst, C., Tomsic, P., Gómez, A., & Godoy, J. (2013). Disturbios y su efecto en atributos agronómicos de fachinales en el Chaco semiárido. *Revista de la Facultad de Agronomía UNLPam Vol 22. Serie supl. 2. Congreso de Pastizales*.
- Lenth, R. (2019). emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.2.1. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- Lenzi-Grillini, C. R., Viskanac, P., & Mapesa, M. (1996). Effects of 20 years of grazing exclusion in an area of the Queen Elizabeth National Park, Uganda. *African Journal of Ecology*, 34(4), 333-341. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1996.tb00629.x>
- Lewis, J. P., Barberis, I. M., Pire, E. F. & Carnevale, N. J. (1999). Estructura y funcionamiento de los bosques del Chaco húmedo santafesino. Actas XIX Reunión Argentina de Ecología. Tucumán Argentina, 13.
- Lewis, J. P., S. Noetinger, D. E. Prado, and I. M. Barberis. (2009). Woody vegetation structure and composition of the last relicts of Espinal vegetation in subtropical Argentina. *Biodiversity and Conservation* 18(13):3615-3628
- Lezama, F., Baeza, S., Altesor, A., Cesa, A., Chaneton, E. J., & Paruelo, J. M. (2013). Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science*, 25(1), 8-21 <https://doi.org/10.1111/jvs.12053>
- Li, M., Hoch, G., y Körner, C. (2002). Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline. *Trees*, 16(4/5), 331-337. <https://doi.org/10.1007/s00468-002-0172-8>
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4), 619-640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Lin, P. A., Paudel, S., Afzal, A., Shedd, N. L., & Felton, G. W. (2021). Changes in tolerance and resistance of a plant to insect herbivores under variable water availability. *Environmental and Experimental Botany*, 183, 104334. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104334>
- Liu, Y.Y., van Dijk, A. I., de Jeu, R. A., Canadell, J. G., McCabe, M. F., Evans, J. P., Wang, G. (2015) Recent reversal in loss of global terrestrial biomass. *Nature Climate Change*, 5(5), 470 - 474. <https://doi.org/10.1038/nclimate2581>
- Loggins, A. A., Monadjem, A., Kruger, L. M., Reichert, B. E., & McCleery, R. A. (2019). Vegetation structure shapes small mammal communities in African savannas. *Journal of Mammalogy*, 100(4), 1243-1252. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz100>

- Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. I., & Callaway, R. M. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107(2), 433-438. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13250.x>
- Lovelock, C. E., Posada, J., & Winter, K. (1999). Effects of elevated CO₂ and defoliation on compensatory growth and photosynthesis of seedlings in a tropical tree, *Copaifera aromatica*. *Biotropica*, 31(2), 279-287. <https://www.jstor.org/stable/2663790>
- Luo, D., Ganesh, S., Koolaard, J., & Luo, M. D. (2018). Package ‘predictmeans’. <https://CRAN.R-project.org/package=predictmeans>
- Mabry, C. M. & Wayne, P. W. (1997). Defoliation of the annual herb *Abutilon theophrasti*: mechanisms underlying reproductive compensation. *Oecologia*, 111(2), 225-232. <https://doi.org/10.1007/s004420050229>
- Macías, D. E. (2011). Efectos de la herbivoría doméstica sobre el enriquecimiento leñoso de las sabanas abiertas del centro sur de la Provincia de Corrientes. Tesis de maestría. EPG – FAUBA, Buenos Aires, Argentina.
- Macías, D., N. Mazía, & E. Jacobo. (2014). Grazing and neighborhood interactions limit woody encroachment in wet subtropical savannas. *Basic and Applied Ecology*, 15(8), 661–668. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.09.008>
- 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(2), 199-205. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x>
- 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(4), 748-757. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01017.x>
- Mandle, L., Bufford, J. L., Schmidt, I. B., & Daehler, C. C. (2011). Woody exotic plant invasions and fire: reciprocal impacts and consequences for native ecosystems. *Biological Invasions*, 13(8), 1815-1827. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0001-3>
- Marcora, P. I., Renison, D., País-Bosch, A. I., Cabido, M. R., & Tecco, P. A. (2013). The effect of altitude and grazing on seedling establishment of woody species in central Argentina. *Forest Ecology and Management*, 291, 300-307. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.11.030>
- Martínez Alcántara, V., Medina, R., Gauna, J. M., & Balatti, P.A. (2020). Bacterial endophytes diversity of tree legumes from Argentina. *Agrociencia Uruguay*, 24(NE2), e411. <https://doi.org/10.31285/AGRO.24.411>
- Martínez-Vilalta, J., Sala, A., Asensio, D., Galiano, L., Hoch, G., Palacio, S., Piper, F., & Lloret, F. (2016). Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants:

- a global synthesis. *Ecological Monographs*, 86(4), 495-516. <https://doi.org/10.1002/ecm.1231>
- Maschinski, J., & Whitham, T. G. (1989). The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. *The American Naturalist*, 134(1), 1-19. <https://doi.org/10.1086/284962>
 - Mazía, N., Moyano, J., Pérez, L., Aguiar, S., Garibaldi, L.A., & Schlichter, T. (2016). The sign and magnitude of tree–grass interaction along a global environmental gradient. *Global Ecology and Biogeography* 25(12), 1510–1519. <https://doi.org/10.1111/geb.12518>
 - McConnaughay, K. D. M., & Bazzaz, F. A. (1992). The occupation and fragmentation of space: consequences of neighbouring roots. *Functional Ecology*, 6(6), 704-710. <https://doi.org/10.2307/2389967>
 - McDowell, N. G. (2011). Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology*, 155(3), 1051-1059. <https://doi.org/10.1104/pp.110.170704>
 - McNaughton, S. J. (1979). Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist*, 113(5), 691-703. <https://doi.org/10.1086/283426>
 - Meier, A. R., Saunders, M. R., & Michler, C. H. (2012). Epicormic buds in trees: a review of bud establishment, development and dormancy release. *Tree Physiology*, 32(5), 565-584. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps040>
 - Menaut, J. C., Gignoux, J., Prado, C., & Clobert, J. (1990). Tree community dynamics in a humid savanna of the Cote-d'Ivoire: Modelling the effects of fire and competition with grass and neighbours. *Journal of Biogeography*, 17(4/5), 471. <https://doi.org/10.2307/2845379>
 - Meyer, G. A. (1998). Patterns of defoliation and its effects on photosynthesis and growth of goldenrod. *Functional Ecology*. 12(2), 270–279. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00193.x>
 - Michielsen, M., Szemák, L., Fenesi, A., Nijs, I., & Ruprecht, E. (2017). Resprouting of woody species encroaching temperate European grasslands after cutting and burning. *Applied Vegetation Science*, 20(3), 388-396. <https://doi.org/10.1111/avsc.12300>
 - Midgley, J. J., & Bond, W. J. (2001). A synthesis of the demography of African acacias. *Journal of Tropical Ecology*, 17(6), 871–886. <https://doi.org/10.1017/S026646740100164X>
 - Milbau, A., Stout, J. C., Graae, B. J., & Nijs, I. (2009). A hierarchical framework for integrating invasibility experiments incorporating different factors and spatial scales. *Biological Invasions*, 11(4), 941-950. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9306-2>

- Milchunas, D. G., Sala, O. E., & Lauenroth, W. (1988). A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist*, 132(1), 87-106. <https://doi.org/10.1086/284839>
- Miller, M. F. (1994). The fate of mature African *Acacia* pods and seeds during their passage from the tree to the soil. *Journal of Tropical Ecology*, 10(2), 183-196.
- Moleele, N. M. (1998). Encroacher woody plant browse as feed for cattle. Cattle diet composition for three seasons at Olifants Drift, south-east Botswana. *Journal of Arid Environments*, 40(3), 255-268. <https://doi.org/10.1006/jare.1998.0450>
- Moleele, N. M., Ringrose, M. S., Matheson, W., & Vanderpost, C. (2002). More woody plants? The status of bush encroachment in Botswana's grazing areas. *Journal of Environmental Management* 64 (1), 3–11. <https://doi.org/10.1006/jema.2001.0486>
- Mopper, S., Maschinski, J., Cobb, N., & Whitham, T.G. (1991) A new look at habitat structure: consequences of herbivore-modified plant architecture. Pp. 260-280 en Bell S.S., McCoy E.D. (eds.). *Habitat structure: The evolution and diversification of a complex topic*. Springer, Dordrecht.
- Morello, J. (1970). Modelo de relaciones entre pastizales y leñosas colonizadoras en el Chaco argentino. *Idia*, 276, 31-52.
- Morello, J., & Adamoli, J. (1968). Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. I Parte: objetivos y metodología. INTA. *Serie fitogeográfica 10*. Bs. As.
- Morello, J. & Adámoli, J. (1973). Las grandes unidades de vegetación y ambiente de la Pcia del Chaco. INTA *Serie fitogeográfica 13*. Bs. As.
- Morello, J., & Saravia Toledo, C. (1959a). El bosque chaqueño. I. Paisaje primitivo, paisaje natural y paisaje cultural en el oriente de Salta. *Revista Agronómica del Noroeste Argentino*, 3, 5-81.
- Morello, J., & Saravia Toledo, C. (1959b). El bosque chaqueño. II. La ganadería y el bosque en el oriente de Salta. *Revista Agronómica del Noroeste Argentino*, 3(1-2), 209-258.
- Morrison, T. A., Holdo, R. M., Rugemalila, D. M., Nzunda, M., Anderson, T. M. (2019). Grass competition overwhelms effects of herbivores and precipitation on early tree establishment in Serengeti. *Journal of Ecology*, 107, 216–228. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13010>
- Moustakas, A., Kunin, W.E., Cameron, T.C. & Sankaran, M. (2013) Facilitation or competition? Tree effects on grass biomass across a precipitation gradient. *PLoS One*, 8(2):e57025. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057025>
- Mundim, F. M., Bruna, E. M., Vieira-Neto, E. H., & Vasconcelos, H. L. (2012). Attack frequency and the tolerance to herbivory of Neotropical savanna trees. *Oecologia*, 168(2), 405-414. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2088-8>

- Murphy, B. P., Andersen, A. N. & Parr, C. L. (2016). The underestimated biodiversity of tropical grassy biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1703), 20150319. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0319>
- Myers-Smith I. H., Forbes, B. C., & Wilmking, M. (2011) Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters*, 6, 045509. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/4/045509>
- Navall, M. (2012). Efectos del rolado y la corta sobre el crecimiento de un quebrachal semiárido santiagueño. II° Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles.
- Niinemets, Ü. (2010). Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management*, 260(10), 1623-1639. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.054>
- Nosoetto, M., Jobbagy, E., Brizuela, A. B., & Jackson, R. B. (2012). The hydrologic consequences of land cover change in central Argentina. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 154, 2-11. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.01.008>
- Nowak R.S., & Caldwell M.M. (1984). A test of compensatory photosynthesis in the field: implications for herbivory tolerance. *Oecologia* 61, 311-318. <https://doi.org/10.1007/BF00379627>
- O'Connor, T. G. (1995). *Acacia karroo* invasion of grassland: Environmental and biotic effects influencing seedling emergence and establishment. *Oecologia*, 103(2), 214–223. <https://doi.org/10.1007/BF00329083>
- O'Connor, T. G., Puttick, J. R., & Hoffman, M. T. (2014) Bush encroachment in southern Africa: changes and causes. *African Journal of Range and Forage Science*, 31(2), 67–88. <http://dx.doi.org/10.2989/10220119.2014.939996>
- O'Connor, R. C., Taylor, J. H., & Nippert, J. B. (2020). Browsing and fire decreases dominance of a resprouting shrub in woody encroached grassland. *Ecology*, 101(2), e02935. <https://doi.org/10.1002/ecy.2935>
- Oduol, P. A., Felker, P., McKinley, C. R., & Meier, C. E. (1986). Variation among selected *Prosopis* families for pod sugar and pod protein contents. *Forest Ecology and Management*, 16(1/4), 423-431. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(86\)90038-1](https://doi.org/10.1016/0378-1127(86)90038-1)
- Oesterheld, M. (1992). Effect of defoliation intensity on aboveground and belowground relative growth rates. *Oecologia*, 92(3), 313-316. <https://doi.org/10.1007/BF00317456>.
- Oesterheld, M., & McNaughton, S. J. (1988). Intraspecific variation in the response of *Themeda triandra* to defoliation: the effect of time of recovery and growth rates on compensatory growth. *Oecologia*, 77(2), 181-186. <https://doi.org/10.1007/BF00379184>

- Orrock, J. L., Danielson, B. J., & Brinkerhoff, R. J. (2004). Rodent foraging is affected by indirect, but not by direct, cues of predation risk. *Behavioral Ecology*, 15(3), 433-437. <https://doi.org/10.1093/beheco/arih031>
- Orrock, J. L., Levey, D. J., Danielson, B. J., & Damschen, E. I. (2006). Seed predation, not seed dispersal, explains the landscape-level abundance of an early-successional plant. *Journal of Ecology*, 94(4), 838-845. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01125.x>
- Ostfeld, R. S., Manson, R. H., & Canham, C. D. (1997). Effects of rodents on survival of tree seeds and seedlings invading old fields. *Ecology*, 78(5), 1531-1542. <https://doi.org/10.2307/2266146>
- Oyarzabal, M., Clavijo, J. R., Oakley, L. J., Biganzoli, F., Tognetti, P. M., Barberis, I. M., Maturo, H. M., Aragón, M. R., Campanello, P. I., Prado, D. E., Oesterheld, M., & Leon, R. J. C. (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. <http://dx.doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.399>
- Paige, K. N. (1992). Overcompensation in response to mammalian herbivory: from mutualistic to antagonistic interactions. *Ecology*, 73(6), 2076-2085. <https://doi.org/10.2307/1941456>
- Paige, K. N., & Whitham, T. G. (1987). Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *The American Naturalist*, 129(3), 407-416. <https://doi.org/10.1086/284645>
- Palacio, S., Hester, A. J., Maestro, M., & Millard, P. (2008). Browsed *Betula pubescens* trees are not carbon-limited. *Functional Ecology*, 22(5), 808-815. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01433.x>
- Parr, C. L., Gray, E. F., & Bond, W. J. (2012) Cascading biodiversity and functional consequences of a global change-induced biome switch. *Diversity and Distributions*, 18, 493–503. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00882.x>
- Pillay T. & Ward, D. (2021). Grass competition is more important than fire for suppressing encroachment of *Acacia sieberiana* seedlings. *Plant Ecology*, 222(2), 149–158. <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01094-1>
- Piper, F. I., & Fajardo, A. (2014). Foliar habit, tolerance to defoliation and their link to carbon and nitrogen storage. *Journal of Ecology*, 102(5), 1101-1111. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12284>
- Piper, F. I., Gundale, M. J., & Fajardo, A. (2015). Extreme defoliation reduces tree growth but not C and N storage in a winter-deciduous species. *Annals of Botany*, 115(7), 1093-1103. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv038>
- Poorter, H. & Nagel, O. (2000). The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Functional Plant Biology*, 27(12), 1191-1191. https://doi.org/10.1071/PP99173_CO

- Poulter, B., Frank, D., Ciais, P., Myneni, R. B., Andela, N., Bi, J., Broquet, G., Canadell, J. G., Chevallier, F., Liu, Y. Y., Running, S. W., Sitch, S., & van der Werf, G. R. (2014) Contribution of semi-arid ecosystems to interannual variability of the global carbon cycle. *Nature*, 509 (7502),600-603. <https://doi.org/10.1038/nature13376>
- Pratolongo, P. (2000). Análisis estructural de las poblaciones de *Prosopis nigra* (Griseb.) Hieron y *Acacia caven* (Mol.) Mol. del sur de Entre Ríos y comparación experimental de variables ligadas a la germinación y el crecimiento de plántulas. Tesis de Licenciatura. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- Pratolongo, P., Quintana, R., Malvárez, I., & Cagnoni, M. (2003). Comparative analysis of variables associated with germination and seedling establishment for *Prosopis nigra* (Griseb.) Hieron and *Acacia caven* (Mol.) Mol. *Forest ecology and management*, 179(1-3), 15-25. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00545-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00545-5)
- Prober, S. M., Thiele, K. R., Lunt, I. D., & Koen, T. B. (2005). Restoring ecological function in temperate grassy woodlands: Manipulating soil nutrients, exotic annuals and native perennial grasses through carbon supplements and spring burns. *Journal of Applied Ecology*, 42, 1073–1085. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01095.x>
- Pugnaire, F. I., & Luque, M. T. (2001). Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*, 93(1), 42-49. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.930104.x>
- R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Ratajczak, Z., Nippert, J. B., & Collins, S. L. (2012). Woody encroachment decreases diversity across North American grasslands and savannas. *Ecology*, 93(4), 697-703. <https://doi.org/10.1890/11-1199.1>
- Rauber, R. B., Steinaker, D. F., Demaria, M. R., & Arroyo, D. N. (2014). Factores asociados a la invasión de pajas en bosques de la región semiárida central argentina. *Ecología Austral* 24 (3), 320-326. <http://www.scielo.org.ar/pdf/ecoaus/v24n3/v24n3a07.pdf>
- Rausher, M. D. (1992). Natural selection and the evolution of plant-insect interactions. Pp. 20-88 en Roitberg, B. D., Isman, M. B. (eds.) *Insect chemical ecology: an evolutionary approach*. Chapman and Hall, New York, 20-88.
- Read, J. L., & Cunningham, R. (2010). Relative impacts of cattle grazing and feral animals on an Australian arid zone reptile and small mammal assemblage. *Austral Ecology*, 35(3), 314-324. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.02040.x>
- Rebollo S, Milchunas DG, Noy-Meir I, & Chapman PL (2002) The role of a spiny plant refuge in structuring grazed shortgrass steppe plant communities. *Oikos* 98(1), 53–64. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980106.x>
- Reichenbacher, R. R., Schultz, R. C., & Hart, E. R. (1996). Artificial defoliation effect on *Populus* growth, biomass production, and total nonstructural carbohydrate

- concentration. *Environmental Entomology*, 25(3), 632-642. <https://doi.org/10.1093/ee/25.3.632>
- Rey, P. J., & Alcántara, J. M. (2000). Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology*, 88(4), 622-633. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00472.x>
 - Riginos, C. (2009). Grass competition suppresses savanna tree growth across multiple demographic stages. *Ecology*, 90(2), 335-340. <https://doi.org/10.1890/08-0462.1>
 - Riginos, C., & T. P. Young. (2007). Positive and negative effects of grass, cattle, and wild herbivores on *Acacia* saplings in an East African savanna. *Oecologia*, 153(4), 985–995. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0799-7>
 - Riginos C, Milton SJ, & Wiegand T (2005) Context-dependent interactions between adult shrubs and seedlings in a semi-arid shrubland. *Journal of Vegetation Science*, 16(3), 331–34. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02371.x>
 - Rojas-Rousse, D., Grille, G., & Basso, C. (2009). A natural refuge for an Anobiidae species (*Tricorynus* sp.) in persistent pods of *Acacia caven* (Mol.) in Uruguay. *Boletín de Sanidad Vegetal. Plagas*, 35(3), 423-428.
 - Rolhauser, A. G., & Batista, W. B. (2014). From pattern to process: estimating expansion rates of a forest tree species in a protected palm savanna. *Landscape Ecology*, 29(5), 919-931. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0029-8>
 - Roques KG, O'Connor TG, & Watkinson AR. (2001). Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. *Journal of Applied Ecology* 38, 268–280. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00567.x>
 - Rosan, T. M., Aragão, L. E., Oliveras, I., Phillips, O. L., Malhi, Y., Gloor, E., & Wagner, F. H. (2019). Extensive 21st-century woody encroachment in South America's savanna. *Geophysical Research Letters*, 46(12), 6594-6603. <https://doi.org/10.1029/2019GL082327>
 - Rosenthal, J. P., & Kotanen, P. M. (1994). Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(4), 145-148. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90180-5](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90180-5)
 - Rossi, B. E., & Villagra, P. E. (2003). Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understory species in arid Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 14(4), 543-550. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02181.x>
 - Rousset, O., & Lepar, J. (2000) Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology*, 88(3):401–412. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00457.x>

- Rundel, P. W., Dickie, I. A., & Richardson, D. M. (2014). Tree invasions into treeless areas: mechanisms and ecosystem processes. *Biological Invasions*, 16(3), 663-675. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0614-9>
- Sabattini, J. A., Sabattini, R. A., Becker, R. & Bongiovanni, S. N. (2015a). Área Natural Protegida Reserva de Usos Múltiples Estancia “Centella”. Concepción del Uruguay, Argentina. Libro digital, pdf (SBN 978-987-33-9612-0).
- Sabattini, J. A., Sabattini, R., & Ledesma, S. (2015b). Caracterización del bosque nativo del centro norte de Entre Ríos (Argentina). *Agrociencia Uruguay*, 19(2), 8-16.
- Sabattini, R. A., Wilson, M. G., Muzzachiodi, N., & Dorsch, A. F. (1999). Guía para la caracterización de agroecosistemas del centro-norte de Entre Ríos. *Revista Científica Agropecuaria*, 3, 7-19.
- Sala, A., Woodruff, D. R., & Meinzer, F. C. (2012). Carbon dynamics in trees: feast or famine? *Tree Physiology*, 32(6), 764-775. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr143>
- Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A. C., & Miralles-Wilhelm, F. (2011). Timing of seed dispersal and dormancy, rather than persistent soil seed-banks, control seedling recruitment of woody plants in Neotropical savannas. *Seed Science Research*, 21(2), 103 -116. <https://doi.org/10.1017/S0960258510000413>
- Sales, N. M., Pérez-García, F., & Silveira, F. A. O. (2013). Consistent variation in seed germination across an environmental gradient in a Neotropical savanna. *South African Journal of Botany*, 87, 129-133. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2013.04.001>
- Sankaran, M., Hanan, N. P., Scholes, R. J., *et al.* (2005). Determinants of woody cover in African savannas. *Nature*, 438(7069), 846-849. <https://doi.org/10.1038/nature04070>
- 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(6), 480-490. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00596.x>
- Sankaran, M., Ratnam, J., & Hanan, N. (2008). Woody cover in African savannas: The role of resources, fire and herbivory. *Global Ecology and Biogeography*, 17(2), 236–245. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00360.x>
- Sarmiento, G. (1963). Las comunidades vegetales del Chaco semiárido santiagueño. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA.
- Sasaki, T., Okayasu, T., Ohkuro, T., Shirato, Y., Jamsran, U., & Takeuchi, K. (2009). Rainfall variability may modify the effects of long-term enclosure on vegetation in Mandalgobi, Mongolia. *Journal of Arid Environments*, 73(10), 949-954. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2009.04.008>
- Scarpa G. F. (2007). Etnobotánica de los criollos del oeste de Formosa: conocimiento tradicional, valoración y manejo de plantas forrajeras. *Kurtziana* 33: 153-174.

- Scheffer, M., & Carpenter, S. R. (2003). Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(12), 648-656. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.09.002>
- Schmidt, N. M., Olsen, H., Bildsøe, M., Sluydts, V., & Leirs, H. (2005). Effects of grazing intensity on small mammal population ecology in wet meadows. *Basic and Applied Ecology*, 6(1), 57–66. <https://doi:10.1016/j.baae.2004.09.009>
- Scholes, R. J., & Archer, S. R. (1997). Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 517-544. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.517>
- Scholte, P. T. (1992). Leaf litter and *Acacia* pods as feed for livestock during the dry season in *Acacia*-Commiphora bushland, Kenya. *Journal of Arid Environments*, 22(3), 271-276. [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(18\)30645-1](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(18)30645-1)
- Schupp, E. W. (1995). Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, 82(3), 399-409. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb12645.x>
- Schutz, A. E., Bond, W. J., & Cramer, M. D. (2011). Defoliation depletes the carbohydrate reserves of resprouting *Acacia* saplings in an African savanna. *Plant Ecology*, 212(12), 2047-2055. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9883-x>
- Semper-Pascual, A. (2020). Understanding the immediate and time-delayed effects of deforestation on biodiversity in the Gran Chaco. Tesis Doctoral - Humboldt-Universität zu Berlin, Alemania.
- Serra, M. (1997). *Acacia caven*. Serie zonas áridas y semiáridas N°12, Pp. 159- 167 en FAO (ed.) Especies arbóreas y arbustivas para las zonas áridas y semiáridas de América Latina.
- Servicio Meteorológico Nacional. (2010) Valores Medios de Temperatura y Precipitación. Villa Angela, Chaco.
- Shaw, M. T., Keesing, F., & Ostfeld, R. S. (2002). Herbivory on *Acacia* seedlings in an East African savanna. *Oikos*, 98(3), 385–392. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980303.x>
- Shayo, C. M., & Uden, P. (1998). Recovery of seed of four African browse shrubs ingested by cattle, sheep and goats and the effect of ingestion, hot water and acid treatment on the viability of the seeds. *Tropical Grasslands*, 32, 195-200.
- Simmons, M. T., Archer, S. R., Ansley, R. J., & Teague, W. R. (2007). Grass effects on tree (*Prosopis glandulosa*) growth in a temperate savanna. *Journal of Arid Environments*, 69(2), 212-227. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.10.001>
- Simms, E. L. y Triplett, J. (1994). Costs and benefits of plant responses to disease: resistance and tolerance. *Evolution*, 48(6), 1973-1985. <https://doi.org/10.2307/2410521>

- Skarpe, C. (1991). Spatial patterns and dynamics of woody vegetation in an arid savanna. *Journal of Vegetation Science*, 2: 565-572.
- Skarpe, C. (1992). Dynamics of savanna ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 3(3), 293-300. <https://doi.org/10.2307/3235754>
 - Smit, C., den Ouden, J., & Müller-Schärer, H. (2006). Unpalatable plants facilitate tree sapling survival in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology*, 43(2), 305-312. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01147.x>
 - Smit, C., Ruifrok, J. L., van Klink, R., & Oloff, H. (2015). Rewilding with large herbivores: The importance of grazing refuges for sapling establishment and wood-pasture formation. *Biological Conservation*, 182, 134-142. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.11.047>
 - 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(2), 265-273. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0650-6>
 - Soliveres, S. & Maestre, F.T. (2014) Plant–plant interactions, environmental gradients and plant diversity: a global synthesis of community-level studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16(4), 154–163. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.04.001>
 - Stanton Jr, R. A., Boone IV, W. W., Soto-Shoender, J., Fletcher Jr, R. J., Blaum, N., & McCleery, R. A. (2018). Shrub encroachment and vertebrate diversity: A global meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 27(3), 368-379. <https://doi.org/10.1111/geb.12675>
 - Staver, A. C., & Bond, W. J. (2014). Is there a ‘browse trap’? Dynamics of herbivore impacts on trees and grasses in an African savanna. *Journal of Ecology*, 102(3), 595-602. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12230>
 - Staver, A. C., Archibald, S., & Levin, S. A. (2011). The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. *Science*, 334(6053), 230-232. <https://doi.org/10.1126/science.1210465>
 - Staver, A. C., Bond, W. J., Cramer, M. D., & Wakeling, J. L. (2012). Top-down determinants of niche structure and adaptation among African *Acacias*. *Ecology Letters*, 15(7), 673-679. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01784.x>
 - Staver, A. C., Bond, W. J., Stock, W. D., Van Rensburg, S. J., & Waldram, M. S. (2009). Browsing and fire interact to suppress tree density in an African savanna. *Ecological Applications*, 19(7), 1909-1919. <https://doi.org/10.1890/08-1907.1>
 - Stevens, M. T., Gusse, A. C., & Lindroth, R. L. (2014). Root chemistry in *Populus tremuloides*: effects of soil nutrients, defoliation, and genotype. *Journal of Chemical Ecology*, 40(1), 31-38. <https://doi.org/10.1007/s10886-013-0371-3>
 - Stevens, N., Erasmus, B. F. N., Archibald, S., & Bond, W. J. (2016). Woody encroachment over 70 years in South African savannahs: overgrazing, global change

- or extinction aftershock? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1703), 20150437. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0437>
- Stevens, N., Lehmann, C. E., Murphy, B. P., & Durigan, G. (2017). Savanna woody encroachment is widespread across three continents. *Global Change Biology*, 23(1), 235-244. <https://doi.org/10.1111/gcb.13409>
 - Stowe, K. A., Marquis, R. J., Hochwender, C. G., & Simms, E. L. (2000). The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1), 565-595. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.565>
 - Strauss, S. Y. & Agrawal, A. A. (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(5), 179-185. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01576-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01576-6)
 - Tahvanainen J. O., & Root, R. B. (1972). The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia*, 10(4), 321-346. <https://doi.org/10.1007/BF00345736>
 - Tálamo, A., & Caziani, S. M. (2003). Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management*, 184(1/3), 79-92. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00150-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00150-6)
 - Teman, S. J., Stevens, N., Monadjem, A., Fletcher, R. J., Austin, J., & McCleery, R. A. (2021). Savanna rodents' selective removal of an encroaching plant's seeds increased with grass biomass. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 676572. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.676572>
 - Tewksbury JJ & Lloyd JD (2001) Positive interactions under nurse plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia*, 127,425–434. <https://doi.org/10.1007/s004420000614>
 - Tews, J., Schurr, F., & Jeltsch, F. (2004). Seed dispersal by cattle may cause shrub encroachment of *Grewia flava* on southern Kalahari rangelands. *Applied Vegetation Science*, 7(1), 89-102. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2004.tb00599.x>
 - Thornton, B., & Millard, P. (1996). Effects of severity of defoliation on root functioning in grasses. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives*, 49(5), 443-447.
 - Tiffin, P. (2000). Mechanisms of tolerance to herbivore damage: what do we know? *Evolutionary Ecology*, 14(4), 523-536. <https://doi.org/10.1023/A:1010881317261>
 - Tjelele, J., Ward, D., & Dziba, L. (2015). The effects of seed ingestion by livestock, dung fertilization, trampling, grass competition and fire on seedling establishment of two woody plant species. *Plos One*, 10(2): e0117788. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117788>
 - Tobler, M. W., Cochard, R., & Edwards, P. J. (2003) The impact of cattle ranching on large-scale vegetation patterns in a coastal savanna in Tanzania. *Journal of Applied Ecology*, 40(3), 430–444. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00816.x>

- Tognetti, P. M., Mazia, N., & Ibáñez, G. (2019). Seed local adaptation and seedling plasticity account for *Gleditsia triacanthos* tree invasion across biomes. *Annals of Botany*, 124(2), 307-318. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz077>
- Tomlinson, K. W., Poorter, L., Bongers, F., Borghetti, F., Jacobs, L., & van Langevelde, F. (2014). Relative growth rate variation of evergreen and deciduous savanna tree species is driven by different traits. *Annals of Botany*, 114(2), 315-324. <http://doi.org/10.1093/aob/mcu107>
- Torres, C., Eynard, M. C., Aizen, M. A., & Galetto, L. (2002). Selective fruit maturation and seedling performance in *Acacia caven* (Fabaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 163(5), 809-813. <http://dx.doi.org/10.1086/341827>
- Trabucco, A. & Zomer, R. (2018). Global Aridity Index and Potential Evapotranspiration (ET0) Climate Database v2. CGIAR Consortium for Spatial Information (CGIAR-CSI). Publicado online, disponible en el portal CGIAR-CSI GeoPortal. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.7504448.v3>. Visitado el: 20/02/2021.
- Trabucco, A., Zomer, R. J., Bossio, D. A., van Straaten, O., & Verchot, L. V. (2008). Climate change mitigation through afforestation/reforestation: a global analysis of hydrologic impacts with four case studies. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 126(1-2), 81-97. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.01.015>
- Traveset, A., & Verdú, M. (2002). A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. Pp. 339-350 en Levey, D. J., Silva, W. R., & Galetti, M. (eds.). Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution, and conservation. CABI. <https://doi.org/10.1079/9780851995250.0339>.
- Turnbull, L. A., Crawley, M. J., & Rees, M. (2000). Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos*, 88(2), 225-238. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880201.x>
- Udizar Sauthier, D. E., Abba, A. M., Bender, J. B., & Simon, P. M. (2008). Mamíferos del arroyo Perucho Verna, entre Ríos, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 15(1), 75-84. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=45712056007>.
- Vadigi, S., & Ward, D. (2014). Herbivory effects on saplings are influenced by nutrients and grass competition in a humid South African savanna. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16(1), 11-20. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2013.10.002>
- Vadigi, S., & Ward, D. (2013). Shade, nutrients, and grass competition are important for tree sapling establishment in a humid savanna. *Ecosphere*, 4(11), 1-27. <https://doi.org/10.1890/ES13-00239.1>
- Valone, T. J., Meyer, M., Brown, J. H., & Chew, R. M. (2002). Timescale of perennial grass recovery in desertified arid grasslands following livestock removal. *Conservation Biology*, 16(4), 995-1002. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01045.x>

- Van Auken, O. W. (2000). Shrub invasions of North American semiarid grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 197–215. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.197>
- Van Auken, O. W. (2009). Causes and consequences of woody plant encroachment into western North American grasslands. *Journal of Environmental Management*, 90(10), 2931-2942. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2009.04.023>
- Van de Wouw, P., Echeverría, C., Rey-Benayas, J. M., & Holmgren, M. (2011). Persistent *Acacia* savannas replace Mediterranean sclerophyllous forests in South America. *Forest Ecology and Management*, 262(6), 1100-1108. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.06.009>
- Van Langevelde, F., Van De Vijver, C. A., Kumar, L., Van De Koppel, J., De Ridder, N., Van Andel, J., Skidmore, A. K., Hearne, J. W., Stroosnijder, L., Bond, W. B., Prins, H. H. T., & Rietkerk, M. (2003). Effects of fire and herbivory on the stability of savanna ecosystems. *Ecology*, 84(2), 337-350. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0337:EOFAHO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0337:EOFAHO]2.0.CO;2)
- Van Vegten, J. A. (1984). Thornbush invasion in a savanna ecosystem in eastern Botswana. *Vegetatio*, 56(1), 3-7. <https://doi.org/10.1007/BF00036129>
- Vanderklein, D. W., & Reich, P. B. (1999). The effect of defoliation intensity and history on photosynthesis, growth and carbon reserves of two conifers with contrasting leaf lifespans and growth habits. *New Phytologist*, 144(1), 121-132. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00496.x>
- Vaz Ferreira, A., Bruna, E. M., & Vasconcelos, H. L. (2011). Seed predators limit plant recruitment in Neotropical savannas. *Oikos*, 120(7), 1013–1022. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.19052.x>
- Vesk, P. A. (2006). Plant size and resprouting ability: trading tolerance and avoidance of damage? *Journal of Ecology*, 94(5), 1027-1034. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01154.x>
- Venier, P., Cabido, M., & Funes, G. (2017). Germination characteristics of five coexisting neotropical species of *Acacia* in seasonally dry Chaco forests in Argentina. *Plant Species Biology*, 32(2), 134-146. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12134>
- Venier, P., Cabido, M., Mangeaud, A., & Funes, G. (2013). Crecimiento y supervivencia de plántulas de cinco especies de *Acacia* (Fabaceae), que coexisten en bosques secos neotropicales de Argentina, en distintas condiciones de disponibilidad de luz y agua. *Revista de Biología Tropical*, 61(2), 583-594.
- Venier, P., Funes, G., & García, C. C. (2012a). Physical dormancy and histological features of seeds of five *Acacia* species (Fabaceae) from xerophytic forests in central Argentina. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 207(1), 39-46. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.07.017>

- Venier, P., García, C. C., Cabido, M., & Funes, G. (2012b). Survival and germination of three hard-seeded *Acacia* species after simulated cattle ingestion: The importance of the seed coat structure. *South African Journal of Botany*, 79, 19-24. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2011.11.005>
- Viglizzo, E. F., Jobbágy, E. G., Carreño, L., Frank, F. C., Aragón, R., Oro, L. D., & Salvador, V. (2009). The dynamics of cultivation and floods in arable lands of Central Argentina. *Hydrology and Earth System Sciences*, 13(4), 491-502. <https://doi.org/10.5194/hess-13-491-2009>
- Villagra, P., Defossé, G., Del Valle, H., Tabeni, S., Rostagno, M., Cesca, E., & Abraham, E. (2009). Land use and disturbance effects on the dynamics of natural ecosystems of the Monte Desert: Implications for their management. *Journal of Arid Environments*, 73(2), 202-211. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.08.002>
- Villagra, P. E., Marone, L., & Cony, M. A. (2002). Mechanisms affecting the fate of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae, Mimosoideae) seeds during early secondary dispersal in the Monte Desert, Argentina. *Austral Ecology*, 27(4), 416-421.
- Voysey, M. D., Archibald, S., Bond, W. J., Donaldson, J. E., Staver A. C., & Greve, M. (2021). The role of browsers in maintaining the openness of savanna grazing lawns. *Journal of Ecology*, 109(2), 913-926. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13518>
- Walker, B. H. 1987. A general model of savanna structure and function. Pp. 1-12 en Walker, B. H. (ed.) Determinants of tropical savannas, ICSU Press, Miami.
- Walker, B. H., & Noy-Meir, I. (1982). Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems. Pp. 556-590 en Huntley B.J., Walker B.H. (eds.). Ecology of tropical savannas. Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-68786-0_26
- Walter, H. (1971). Ecology of tropical and subtropical vegetation. Oliver and Boyd.
- Walters, M., Milton, S. J., Somers, M. J., & Midgley, J. J. (2005). Post-dispersal fate of *Acacia* seeds in an African savanna. *South African Journal of Wildlife Research*, 35(2), 191–199. <https://journals.co.za/doi/pdf/10.10520/EJC117214>
- Ward, D. (2016). Clipping frequency but not nutrients affect the architecture and non-structural carbohydrates of a browsing lawn. *Plant Ecology*, 217(1), 21-29. <https://doi.org/10.1007/s11258-015-0555-8>
- Ward, D., & Esler, K. J. (2011). What are the effects of substrate and grass removal on recruitment of *Acacia mellifera* seedlings in a semi-arid environment? *Plant Ecology*, 212(2), 245-250. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9818-6>
- Ward, D., Wiegand, K., & Getzin, S. (2013). Walter's two-layer hypothesis revisited: back to the roots! *Oecologia*, 172(3), 617-630. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2538-y>
- Wareing, P., Khalifa, M., & Terharne, K. (1968). Rate-limiting processes in photosynthesis at saturating light intensities. *Nature* 220, 453–457 <https://doi.org/10.1038/220453a0>

- Waring, R. H., & Pitman, G. B. (1985). Modifying lodgepole pine stands to change susceptibility to mountain pine beetle attack. *Ecology*, 66 (3), 889-897. <https://doi.org/10.2307/1940551>
- Weltzin, J. F., Archer, S., & Heitschmidt, R. K. (1997). Small mammal regulation of vegetation structure in a temperate savanna. *Ecology*, 78(3), 751–763. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[0751:SMROVS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0751:SMROVS]2.0.CO;2)
- Weltzin, J. F., Archer, S. R., & Heitschmidt, R. K. (1998). Defoliation and woody plant shape (*Prosopis glandulosa*) seedling regeneration: potential vs realized herbivory tolerance. *Plant Ecology*, 138(2), 127-135. <https://doi.org/10.1023/A:1009743130922>
- Weltzin, J.F. & McPherson, G.R. (1997). Spatial and temporal soil moisture resource partitioning by trees and grasses in a temperate savanna, Arizona, USA. *Oecologia* 112(2), 156-164. <https://doi.org/10.1007/s004420050295>
- Western, D., & Maitumo, D. (2004). Woodland loss and restoration in a savanna park: a 20-year experiment. *African Journal of Ecology*, 42(2), 111-121. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2004.00506.x>
- Wiegand, K., D. Ward, & D. Saltz. (2005). Multi-scale patterns in an arid savanna with a shallow soil layer. *Journal of Vegetation Science*, 16(2) 311–320. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02369.x>
- Wigley, B. J., Bond, W. J., Fritz, H., & Coetsee, C. (2015). Mammal browsers and rainfall affect *Acacia* leaf nutrient content, defense, and growth in South African savannas. *Biotropica*, 47(2), 190-200. <https://doi.org/10.1111/btp.12192>
- Wigley, B. J., Bond, W. J., & Hoffman, M. (2010). Thicket expansion in a South African savanna under divergent land use: local vs. global drivers? *Global Change Biology*, 16(3), 964-976. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02030.x>
- Wiley, E., Huepenbecker, S., Casper, B. B., & Helliker, B. R. (2013). The effects of defoliation on carbon allocation: can carbon limitation reduce growth in favour of storage? *Tree Physiology*, 33(11), 1216-1228. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt093>
- Wiley, E. & Helliker, B. (2012). A re-evaluation of carbon storage in trees lends greater support for carbon limitation to growth. *New Phytologist*, 195(2), 285-289. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04180.x>
- Wilson, J. R., Gairifo, C., Gibson, M. R., Arianoutsou, M., Bakar, B. B., Baret, S., Celesti-Grapow, L., DiTomaso, J. M., Dufour-Dror, J. M, Kueffer, C., Kull, C. A., Hoffmann, J. H., Impson, F. A. C., Loope, L. L., Marchante, E., Marchante, H., Moore, J. L., Murphy, D. J., Tassin, J., Witt, A., Zenni, R. D., & Richardson, D. M. (2011). Risk assessment, eradication, and biological control: global efforts to limit Australian *acacia* invasions. *Diversity and Distributions*, 17(5), 1030-1046. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00815.x>

- Wilson, T. B., & Witkowski, E. T. F. (1998). Water requirements for germination and early seedling establishment in four African savanna woody plant species. *Journal of Arid Environments*, 38(4), 541–550. <https://doi.org/10.1006/jare.1998.0362>
- Wise, M. J. & Abrahamson, W. G. (2007). Effects of resource availability on tolerance of herbivory: a review and assessment of three opposing models. *The American Naturalist*, 169(4), 443-454. <https://doi.org/10.1086/512044>
- Young, T. P. (1987). Increased thorn length in *Acacia depreanobium* - an induced response to browsing. *Oecologia*, 71(3), 436-438. <https://doi.org/10.1007/BF00378718>
- Zak, M. & M. Cabido. 2002. Spatial patterns of the Chaco vegetation of central Argentina: Integration of remote sensing and phytosociology. *Applied Vegetation Science*, 5(2), 213-226. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2002.tb00551.x>
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York.

Apéndice



Figura A1. Trabajo de laboratorio para la producción de plántulas *V. caven* en invernáculo de la facultad de Agronomía.



Figura A2. Bandejas de generación de plántulas de *V. caven* en invernáculo de la Facultad de Agronomía.

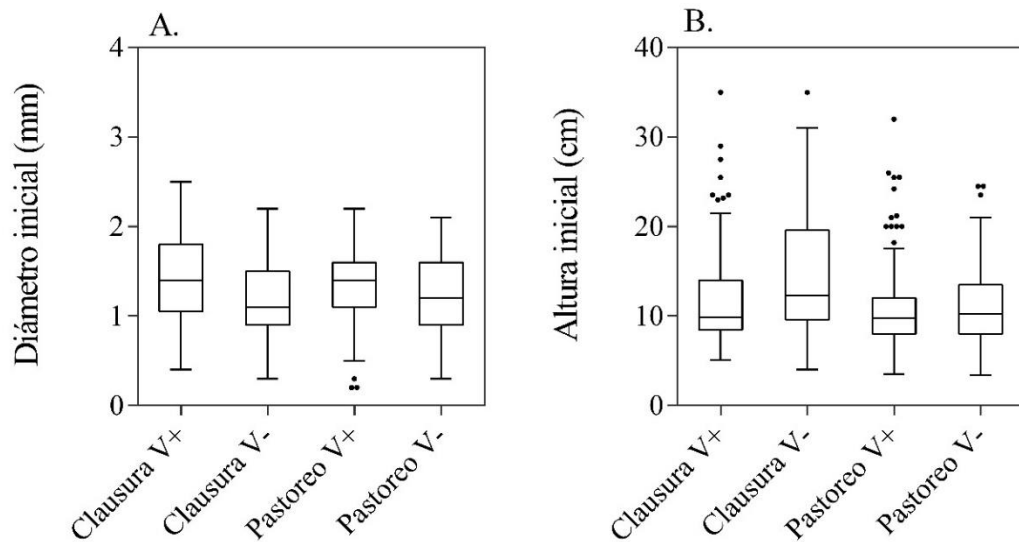


Figura A3. Distribuciones de A) diámetros (mm) y B) alturas (cm) iniciales de las plántulas de *V. caven*, para todos los tratamientos, al inicio del experimento de supervivencia (experimento 3, capítulo II). Los bigotes representan los percentiles 0,05 y 0,95 de las distribuciones.



Figura A4. Clausura al ganado bovino realizada antes de comenzar los experimentos (diciembre de 2016) en una sabana de *V. caven* a 20 km de la localidad de Mercedes, Corrientes).



Figura A5. Bandejas de generación de plántulas de *V. caven* en la localidad de Mercedes, Corrientes.

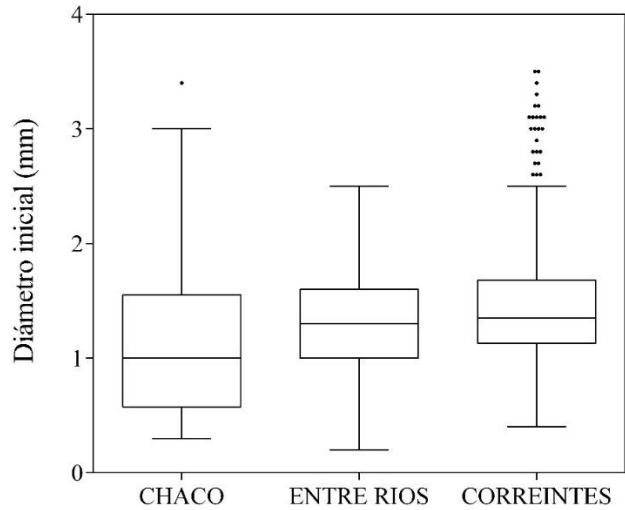


Figura A6. Distribuciones de diámetros iniciales (mm) de las plántulas de *V. aroma* (en Chaco) y *V. caven* (en Entre Ríos y Corrientes) al inicio de los experimentos de supervivencia para todos los sitios (experimento 2, capítulo III). Los bigotes representan los percentiles 0,05 y 0,95 de las distribuciones.

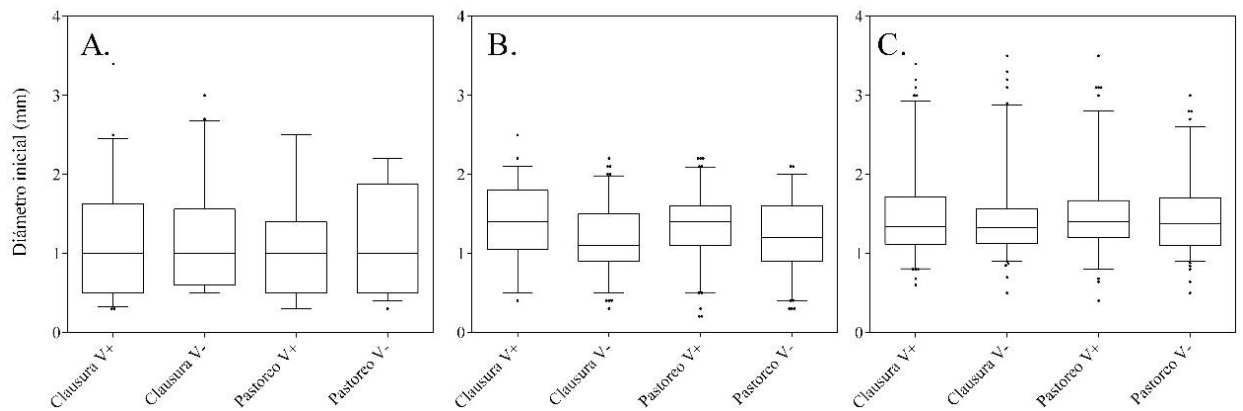


Figura A7. Distribuciones de diámetros iniciales (mm) de las plántulas de A) *V. aroma* (en Chaco), B) y C) *V. caven* (en Entre Ríos y Corrientes, respectivamente) para todos los tratamientos, al inicio de los experimentos de supervivencia (experimento 2, capítulo III). Los bigotes representan los percentiles 0,05 y 0,95 de las distribuciones.

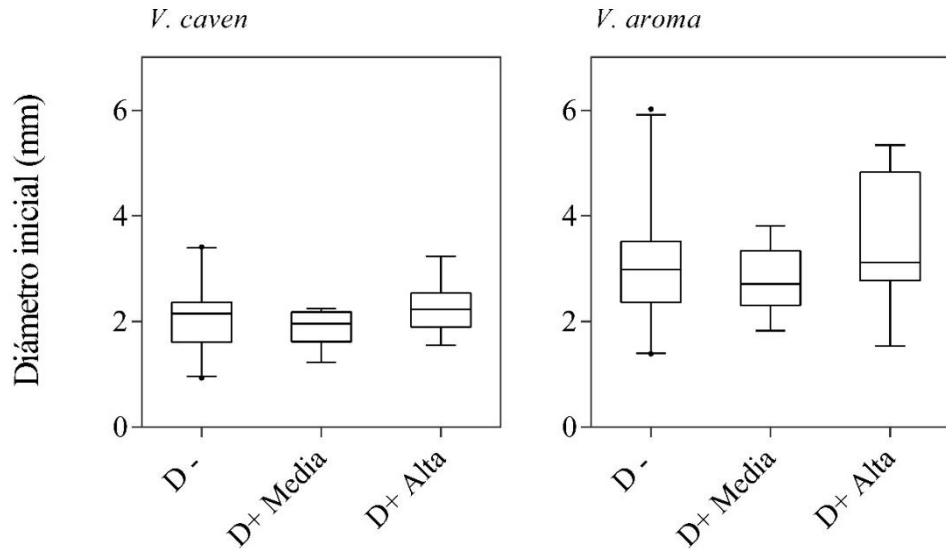


Figura A8. Distribuciones de diámetros iniciales (mm) de las plantas de *V. caven* y *V. aroma* para todos los tratamientos del experimento de defoliación en jardín común (capítulo IV). Los bigotes representan los percentiles 0,05 y 0,95 de las distribuciones.

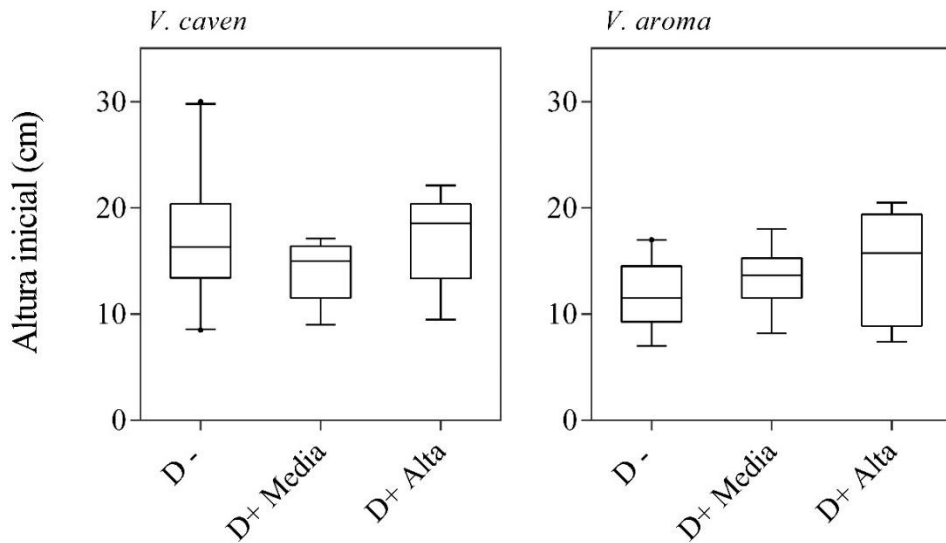


Figura A9. Distribuciones de alturas iniciales (mm) de las plantas de *V. caven* y *V. aroma* para todos los tratamientos del experimento de defoliación en jardín común (capítulo IV). Los bigotes representan los percentiles 0,05 y 0,95 de las distribuciones.



Figura A10. Raíces de plantas del experimento de defoliación en jardín común (capítulo IV).

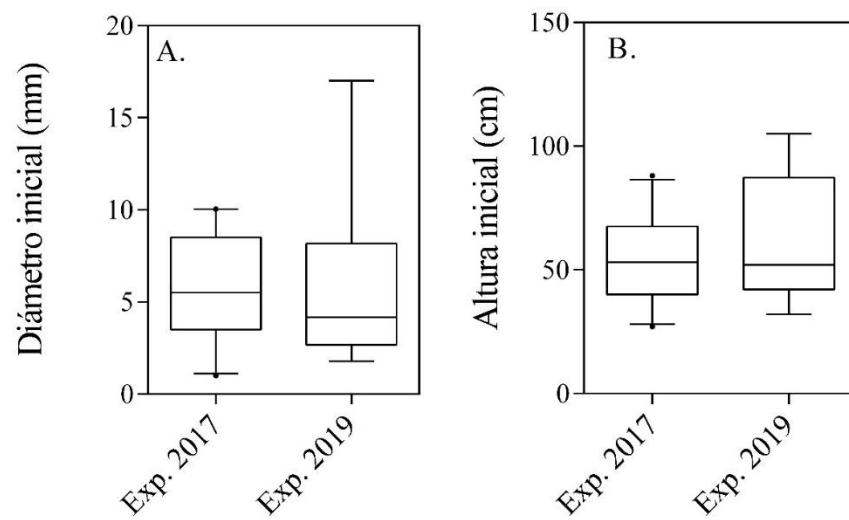


Figura A11. Distribuciones de A) diámetro inicial (mm) y B) altura inicial (cm) de plantas de *V. cavem* de los experimentos a campo en sabana húmeda en Entre Ríos, del año 2017 y 2019 (capítulo IV). Los bigotes representan los percentiles 0,05 y 0,95 de las distribuciones.

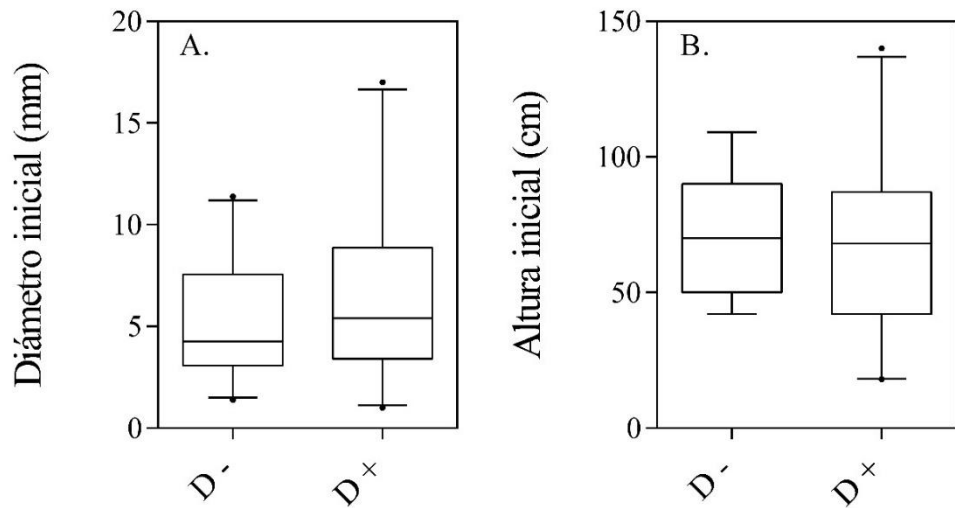


Figura A12. Distribuciones de A) diámetro inicial (mm) y B) altura inicial (cm) de plantas de *V. caven* de todos los tratamientos de defoliación de los experimentos a campo en una sabana húmeda, en Entre Ríos (capítulo IV). Los bigotes representan los percentiles 0,05 y 0,95 de las distribuciones.

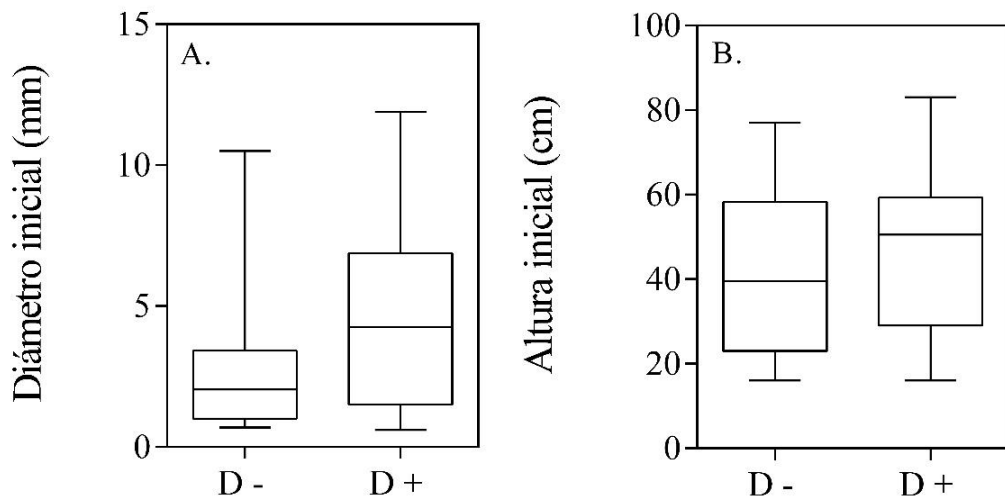


Figura A13. Distribuciones de A) diámetro inicial (mm) y B) altura inicial (cm) de plantas de *V. aroma* de todos los tratamientos de defoliación del experimento a campo en una sabana semiárida, en Chaco (capítulo IV). Los bigotes representan los percentiles 0,05 y 0,95 de las distribuciones.