

**La red de interacciones entre especies, formas de vida y niveles tróficos  
en estepas templadas de la Patagonia como determinantes de la  
estructura de la comunidad mixta y del funcionamiento del ecosistema**

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

**Lautaro Leonel Nasta**

Líc. en Ciencias Ambientales - Universidad de Buenos Aires - 2019

Lugar de trabajo: Instituto de Investigaciones Fisiológicas y Ecológicas vinculadas a la  
agricultura (IFEVA) – FAUBA - CONICET



**FAUBA**

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



## COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis  
Martín Roberto Aguiar  
Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)  
Doctor of Philosophy in Ecology (Colorado State University)

Co-directora  
Pamela Bárbara Graff  
Licenciada en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional del Sur)  
Doctora en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

## JURADO DE TESIS

JURADO  
Alicia Montesinos Navarro  
Licenciada en Ciencias Ambientales (Universidad Miguel Hernández de Elche)  
Doctora (Universitat de Valencia)

JURADO  
Ek del Val de Gortari  
Licenciada en Biología (Facultad de Ciencias, UNAM, México)  
Doctora en Ecología (Imperial College of Science, Technology and Medicine, UK)

JURADO  
María Laura Suarez  
Licenciada en Biología (Universidad Nacional de Córdoba)  
Doctora en Biología (Universidad Nacional del Comahue)

Fecha de defensa de la tesis: 15 de Mayo de 2025

## AGRADECIMIENTOS

A Martín. No sé por dónde empezar a agradecerle. Principalmente, por el cariño y la calidez. Por la oportunidad. Por el tiempo, la empatía, y las ideas.

A Pamela. Después del curso de Biología de la Conservación me invito a un viaje de campo. En el viaje me contó que Martín tenía una beca por asignar. Acá estamos. Gracias por la disposición permanente, y el empuje en el tramo final.

A Lucio. Si esto llega a buen puerto es, en buena medida, por su ayuda. Es el consejero que no aparece en la carátula de la tesis. Pero sobre todo es mi amigo, lo mejor que me deja el doctorado.

A Gastón. Por la generosidad para ayudar, escuchar y aconsejar. Un tipazo.

A Vicky. Por los viajes a Patagonia, el guiso sin carne, y los chistes que me descolocan.

A Lucas y Feli. Y a la suerte que nos puso a compartir la cotidianidad. Lucas me ayudó a hacer las remociones en Río Mayo. Sin él no hubiera habido manera de hacerlo. Por las birras, y el metegol.

A mis compañeros y compañeras del piso de becarios en IFEVA: Leti, Pau, Ale, Nacho, Lu, Bruno, Yago, Brian, Marian, Mer, Sofi, Pau, Uli, Vicky, Aye, Lu, Pocho, Flor, Ro, Celes, Manu, Cyn, Facu, Majo, Mery y Vivi.

A Juanfi.

A mis compañeros y compañeras de Integración. Por darme un espacio para transitar los últimos meses.

A los integrantes de la Cátedra de Ecología. En especial a Luis, siempre tan amable.

A INTA por facilitarnos el ingreso al campo experimental Río Mayo y apoyarnos en nuestras estadías en el campo. Este apoyo fue esencial.

A los trabajadores del Campo experimental INTA Río Mayo.

A la Escuela para Graduado. En especial a Roberto.

A la Facultad de Agronomía. Y a las personas que trabajan, defienden y construyen la Educación pública y gratuita.

A la Agencia, Conicet y UBA por financiar mis becas y los proyectos de investigación en los que trabajo.

A García, Spinetta y Solari. Por las canciones.

A mis amigos de toda la vida. La que pasó y la que vendrá.

A mi mama, a mi papá y a Bias. Es inabarcable el amor que tengo por ellos. Gracias para siempre.

A Ailén. Espero acompañarte con el mismo amor, la misma paciencia y ternura con la que me acompañaste en este proceso tan largo.

## 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.*

Lautaro Leonel Nasta

## ÍNDICE GENERAL

|   |           |
|---|-----------|
| <b>1. Introducción general a los ecosistemas limitados por agua: mecanismos ecológicos de amortiguación que mantienen el carácter mixto de las estepas graminoso-arbustivas .....</b> | <b>24</b> |
| 1.1. Antecedentes.....  | 24        |
| 1.1.1. Nociones sobre biodiversidad en zonas áridas .....   | 24        |
| 1.1.2. Modelos de coexistencia entre formas de vida.....  | 26        |
| 1.2 Organización de la Tesis.....   | 32        |
| 1.2.1 Objetivos e hipótesis de estudio .....  | 32        |
| 1.2.2. Sitio de estudio y sus especies dominantes .....   | 34        |
| 1.2.3. Diseño experimental y toma de datos .....  | 35        |
| 1.2.3. Estructura general de la tesis .....   | 38        |
| <b>2. La coexistencia más allá del equilibrio: una prueba de la teoría de los mecanismos ecológicos de amortiguación en comunidades mixtas .....</b>                                  | <b>40</b> |
| 2.1. Introducción.....  | 40        |
| 2.2. Materiales y Métodos .....   | 44        |
| 2.2.1. Descripción general del Modelo de Proyección Integral (IPM).....   | 45        |
| 2.2.2. Salida demográfica.....  | 48        |
| 2.2.3. Experimento de respuesta de tabla de vida (LTRE).....  | 49        |
| 2.3. Resultados.....  | 50        |
| 2.3.1. Funciones de tasas vitales .....   | 51        |
| 2.3.2. Media geométrica de la tasa de crecimiento poblacional realizada ( $\lambda_g$ ).....  | 65        |
| 2.3.3. Experimento de respuesta de tabla de vida (LTRE).....  | 70        |
| 2.4. Discusión .....  | 72        |
| Apéndice 2.1 - Parámetros de las funciones de tasas vitales .....   | 80        |
| Apéndice 2.2 - Tasa de crecimiento poblacional asintótica ( $\lambda$ ) para experimento de respuesta de Cuadro de vida .....   | 83        |
| <b>3. Efecto de los mecanismos ecológicos de amortiguación sobre el mantenimiento de la estructura espacial de la vegetación.....</b>   | <b>84</b> |
| 3.1. Introducción.....  | 84        |
| 3.2. Materiales y Métodos .....   | 89        |

|               |   |            |
|---------------|---|------------|
| 3.2.1.        | Etapa 1: medidas espacialmente explícitas de las tasas vitales .....  | 90         |
| 3.2.2.        | Etapa 2: descripción del modelo de simulación .....   | 93         |
| 3.2.3.        | Etapa 3: métricas espaciales basadas en parches.....  | 95         |
| 3.3.          | Resultados.....   | 96         |
| 3.3.1.        | Etapa 1: medidas espacialmente explícitas de las tasas vitales .....  | 96         |
| 3.3.2.        | Etapa 2: modelo espacialmente explícito basado en individuos .....  | 107        |
| 3.3.3.        | Etapa 3: métricas espaciales basadas en parches.....  | 109        |
| 3.4.          | Discusión .....   | 110        |
| Apéndice 3.1. | Descripción del modelo de simulación basado en individuos.....  | 117        |
|               | Condiciones iniciales .....   | 120        |
|               | Regla 1: nacimientos.....   | 124        |
|               | Regla 2: crecimiento .....  | 131        |
|               | Regla 3: supervivencia.....   | 133        |
| Apéndice 3.2  | Desarrollo matemático de Ecuación A3.1 y A3.2 .....   | 135        |
| <b>4.</b>     | <b>Consecuencias funcionales de la coexistencia entre formas de vida: una aproximación desde el ensamble de la comunidad.....</b> | <b>137</b> |
| 4.1.          | Introducción.....   | 137        |
| 4.2.          | Materiales y Métodos .....  | 141        |
| 4.2.1.        | Estimación de la productividad primaria .....   | 142        |
| 4.2.2.        | Ecuación de Price de 5 partes.....  | 143        |
| 4.3.          | Resultados.....   | 146        |
| 4.3.1.        | Estimación de la productividad primaria .....   | 146        |
| 4.3.2.        | Ecuación de Price de 5 partes.....  | 148        |
| 4.4.          | Discusión .....   | 151        |
| <b>5.</b>     | <b>Discusión general y consideraciones finales: implicancias agronómicas y aportes conceptuales para la Ecología .....</b>        | <b>159</b> |
| 5.1.          | Sobre los mecanismos ecológicos de amortiguación. Principales resultados. ....  | 159        |
| 5.2.          | Sobre la provisión de servicios ecosistémicos en agroecosistemas patagónicos. Aplicaciones de los resultados de la tesis. ....    | 164        |
| 5.3.          | "De poblaciones a ecosistemas" - Loreau (2010): aportes conceptuales a una síntesis para la Ecología.....                         | 168        |
| 5.4.          | Perspectivas futuras del programa de investigación.....   | 176        |
| <b>6.</b>     | <b>Bibliografía.....</b>  | <b>178</b> |

## ÍNDICE DE CUADROS

|  |    |
|--|----|
| Cuadro 1.1. Precipitación anual registrada en la estación climática instalada en el campo experimental INTA Rio Mayo para cada año en el cual se realizaron los censos de vegetación, y el desvío respecto a la precipitación media anual (PMA).....   | 37 |
| Cuadro 2.1. Análisis estadístico de las funciones de tasas vitales del pasto <i>Poa ligularis</i> que se muestran en la Figura 2.2 para (a) supervivencia, (b) crecimiento, y (c) fecundidad. En todos los casos se muestra el modelo estadístico final del proceso de selección, la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ), los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos. ....      | 52 |
| Cuadro 2.2. Análisis estadístico de las funciones de tasas vitales del pasto <i>Pappostipa speciosa</i> que se muestran en la Figura 2.3 para (a) supervivencia, (b) crecimiento, y (c) fecundidad. En todos los casos se muestra el modelo estadístico final del proceso de selección, la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ), los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos..... | 54 |
| Cuadro 2.3. Análisis estadístico de las funciones de tasas vitales del pasto <i>Pappostipa humilis</i> que se muestran en la Figura 2.4 para (a) supervivencia, (b) crecimiento, y (c) fecundidad. En todos los casos se muestra el modelo estadístico final del proceso de selección, la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ), los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos. .... | 56 |
| Cuadro 2.4. Análisis estadístico de las funciones de tasas vitales del pasto <i>Azorella prolifera</i> que se muestran en la Figura 2.5 para (a) supervivencia, (b) crecimiento, y (c) fecundidad. En todos los casos se muestra el modelo estadístico final del proceso de selección, la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ), los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos. .... | 59 |
| Cuadro 2.5. Análisis estadístico de las funciones de tasas vitales del pasto <i>Adesmia volckmanii</i> que se muestran en la Figura 2.6 para (a) supervivencia, (b) crecimiento, y (c) fecundidad. En todos los casos se muestra el modelo estadístico final del proceso de selección, la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ), los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos.....  | 62 |

- Cuadro 2.6. Análisis estadístico de las funciones de tasas vitales del pasto *Senecio filaginoides* que se muestran en la Figura 2.7 para (a) supervivencia, (b) crecimiento, y (c) fecundidad. En todos los casos se muestra el modelo estadístico final del proceso de selección, la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ), los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos..... 64
- Cuadro 2.7. Análisis estadístico para los resultados de la Figura 2.8 para (a) pastos y (b) arbustos. Se muestra el modelo estadístico, la significancia de los factores fijos, el estadístico F, los grados de libertad (df) y la significancia de la prueba. En negrita se indican valores significativos. .... 67
- Cuadro 2.8. Análisis estadístico para los resultados de la Figura 2.9 para (a) *Poa ligularis*, (b) *Pappostipa speciosa*, (c) *Pappostipa humilis*, (d) *Azorella prolifera*, (e) *Adesmia volckmanii*, (f) *Senecio filaginoides*. Se muestra el modelo estadístico, la significancia de los factores fijos, el estadístico F, los grados de libertad (df) y la significancia de la prueba. En negrita se indican valores significativos. .... 69
- Cuadro 2.9. Contribución relativa de cada sub-*kernel* (*P* para crecimiento/supervivencia y *F* para fecundidad) a las diferencias en la tasa de crecimiento poblacional asintótica ( $\lambda$ , ver Cuadro A2.1a – Apéndice 2.2) entre comunidades experimentales con cambios en su fisonomía vegetal bajo condiciones no pastoreadas y pastoreadas a partir del LTRE para pastos: (a) *Poa ligularis*, (b) *Pappostipa speciosa* y (c) *Pappostipa humilis*. Las celdas vacías representan combinaciones redundantes de condición de pastoreo y fisonomía de la vegetación..... 71
- Cuadro 2.10. Contribución relativa de cada sub-*kernel* (*P* para crecimiento/supervivencia y *F* para fecundidad) a las diferencias en la tasa de crecimiento poblacional asintótica ( $\lambda$ , ver Cuadro A2.1b – Apéndice 2.2) entre comunidades experimentales con cambios en su fisonomía vegetal bajo condiciones no pastoreadas y pastoreadas a partir del LTRE para arbustos: (a) *Azorella prolifera*, (b) *Adesmia volckmanii* y (c) *Senecio filaginoides*. Las celdas vacías representan combinaciones redundantes de condición de pastoreo y fisonomía de la vegetación. .... 72

|   |    |
|---|----|
| Cuadro A2.1.1. Parámetros de las funciones de tasas vitales para la supervivencia, crecimiento y fecundidad del pasto <i>Poa ligularis</i> utilizados para el modelo de proyección integral (IPM). Las funciones se muestran en la Figura 2.2 del texto principal. ....   | 80 |
| Cuadro A2.1.2. Parámetros de las funciones de tasas vitales para la supervivencia, crecimiento y fecundidad del pasto <i>Pappostipa speciosa</i> utilizados para el modelo de proyección integral (IPM). Las funciones se muestran en la Figura 2.3 del texto principal. ....   | 80 |
| Cuadro A2.1.3. Parámetros de las funciones de tasas vitales para la supervivencia, crecimiento y fecundidad del pasto <i>Pappostipa humilis</i> utilizados para el modelo de proyección integral (IPM). Las funciones se muestran en la Figura 2.4 del texto principal. ....  | 81 |
| Cuadro A2.1.4. Parámetros de las funciones de tasas vitales para la supervivencia, crecimiento y fecundidad de <i>Azorella prolifera</i> utilizados para el modelo de proyección integral (IPM). Las funciones se muestran en la Figura 2.5 del texto principal. ....   | 81 |
| Cuadro A2.1.5. Parámetros de las funciones de tasas vitales para la supervivencia, crecimiento y fecundidad de <i>Adesmia volckmanii</i> utilizados para el modelo de proyección integral (IPM). Las funciones se muestran en la Figura 2.6 del texto principal. ....   | 82 |
| Cuadro A2.1.6. Parámetros de las funciones de tasas vitales para la supervivencia, crecimiento y fecundidad de <i>Senecio filaginoides</i> utilizados para el modelo de proyección integral (IPM). Las funciones se muestran en la Figura 2.7 del texto principal. ....   | 82 |
| Cuadro A2.2.1. Tasa de crecimiento asintótica ( $\lambda$ ) de (a) especies de pastos y (b) especies de arbustos utilizadas para LTRE. ....   | 83 |
| Cuadro 3.1. Análisis estadístico del número de plantas de arbustos reclutadas en cada comunidad experimental. Se muestra el modelo estadístico final luego del proceso de selección. La significancia estadística de los factores fijos y su interacción se evaluó utilizando la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ), y se muestran en negrita aquellos estadísticamente significativos. Se muestran los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos..... | 98 |

- Cuadro 3.2. Análisis estadístico del número de plantas de pastos reclutadas en cada comunidad experimental. Se muestra el modelo estadístico final luego del proceso de selección. La significancia estadística de los factores fijos y su interacción se evaluó utilizando la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ). Se muestran los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos. .... 100
- Cuadro 3.3. Análisis estadístico de la tasa de crecimiento relativa (RGR) de arbustos (a) establecidos y (b) reclutados en cada comunidad experimental. Se muestra el modelo estadístico final luego del proceso de selección. La significancia estadística de los factores fijos y su interacción se evaluó utilizando la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ). Se muestran los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos..... 102
- Cuadro 3.4. Análisis estadístico de la tasa de crecimiento relativa (RGR) de pastos (a) establecidos y (b) reclutados en cada comunidad experimental. Se muestra el modelo estadístico final luego del proceso de selección. La significancia estadística de los factores fijos y su interacción se evaluó utilizando la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ). Se muestran los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos..... 103
- Cuadro 3.5. Análisis estadístico de la probabilidad de supervivencia de arbustos (a) establecidos y (b) reclutados en cada comunidad experimental. Se muestra el modelo estadístico final luego del proceso de selección. La significancia estadística de los factores fijos y su interacción se evaluó utilizando la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ). Se muestran los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos..... 105
- Cuadro 3.6. Análisis estadístico de la probabilidad de supervivencia de pastos (a) establecidos y (b) reclutados en cada comunidad experimental. Se muestra el modelo estadístico final luego del proceso de selección. La significancia estadística de los factores fijos y su interacción se evaluó utilizando la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ). Se muestran los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos..... 107

|   |     |
|---|-----|
| Cuadro 3.7. Prueba de Kolmogorov-Smirnov entre cada par de curvas de frecuencia relativa de parches de vegetación mostradas en la Figura 3.10a y de inter- parche de vegetación mostradas en la Figura 3.10b (15 comparaciones en total en total para cada uno, provenientes de todas las combinaciones posibles de los 6 tratamientos). El valor-p indica la significancia estadística. Valores-p mayor a 0,05 indica que no hay diferencias en la distribución acumulada entre las curvas comparadas..... | 110 |
| Cuadro A3.1.1. Valor de los factores de ajuste ( $f_k$ ) para la probabilidad de una celda de contener un arbusto establecido al inicio de la simulación. $g(r)_{1,1}$ es el valor del estadístico para patrones univariados (patrón 1: arbustos establecidos).....   | 122 |
| Cuadro A3.1.3. Valor de los factores de ajuste ( $f_k$ ) para la probabilidad de una celda de contener un pasto establecido al inicio de la simulación. $g(r)_{1,1}$ es el valor del estadístico para patrones univariados (patrón 1: pastos establecidos). ....  | 124 |
| Cuadro A3.1.4. Número de arbustos reclutados por m <sup>2</sup> en diferentes combinaciones de condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación. Media, desvío estándar (sd) y límite inferior y superior del intervalo de confianza del 95%. ....   | 126 |
| Cuadro A3.1.5. Proporción de especies sobre el total de arbustos reclutados en cada combinación de condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación.. ....   | 126 |
| Cuadro A3.1.6. Valor de los factores de ajuste ( $f_k$ ) para la probabilidad de una celda de contener un arbusto reclutado (paneles a y b de la Figura 3.2). ....  | 127 |
| Cuadro A3.1.7. Valor de los factores de ajuste ( $f'_k$ ) para la probabilidad de una celda de contener un arbusto reclutado (paneles c y d de la Figura 3.2 del texto principal). ....   | 128 |
| Cuadro A3.1.8. Valor de los parámetros de la distribución observada gamma para tamaños de arbustos reclutados para todas las combinaciones de condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación. ....   | 129 |
| Cuadro A3.1.9. Número de pastos reclutados por m <sup>2</sup> en diferentes combinaciones de condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación. Media, desvío estándar (sd) y límite inferior y superior del intervalo de confianza del 95% ....  | 129 |
| Cuadro A3.1.10. Valor de los factores de ajuste ( $f_k$ ) para la probabilidad de una celda de contener un pasto reclutado en función del micrositio. ....  | 130 |

|   |     |
|---|-----|
| Cuadro A3.1.11. Valor de los parámetros de la distribución gamma para tamaños de pastos reclutados para todas las combinaciones de condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación.....   | 131 |
| Cuadro A3.1.12. Media y desvío estándar del RGR de arbustos cada fisionomía de la vegetación. Tomado del texto principal, de la Figura 3.4a para arbustos con stage = “establecido” y de la Figura 3.4b para arbustos con stage = “reclutado”. No hay diferencias significativas entre condiciones de pastoreo. Se muestra el intervalo de confianza del 95%.<br>.....  | 132 |
| Cuadro A3.1.13. Media y desvío estándar del RGR de pastos para combinación de condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación. Tomado del texto principal, de la Figura 3.5a para pastos con stage = “establecido” y de la Figura 3.5b para pastos con stage = “reclutado”. No hay diferencias significativas entre micrositios para los pastos reclutados. Se muestra el intervalo de confianza del 95%.....             | 132 |
| Cuadro A3.1.14. Media y desvío estándar de la distribución normal de la supervivencia de arbustos para combinación de condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación. Tomado del texto principal, de la Figura 3.6a para arbustos con stage = “establecido” y de la Figura 3.6b para arbustos con stage = “reclutado”. Se muestra el intervalo de confianza del 95%.....   | 133 |
| Cuadro A3.1.15. Media y desvío estándar de la distribución normal de la supervivencia de pastos (a) establecidos y (b) reclutados en cada condición de pastoreo. Tomado del texto principal, de la Figura 3.7a para arbustos con stage = “establecido” y de la Figura 3.7b para arbustos con stage = “reclutado”. En el caso de los reclutados (b), además de la condición de pastoreo, el micrositio fue significativo.....  | 134 |
| Cuadro 4.1. Análisis estadístico de los resultados de biomasa verde mostrados en la Figura 4.2. Se muestra el modelo estadístico. La significancia estadística de los factores fijos y su interacción se evaluó utilizando la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ), y se muestran en negrita aquellos estadísticamente significativos. Se muestran los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. .... | 147 |
| Cuadro 4.2. Diferencia estimada en la producción de biomasa verde entre los pastos en la comunidad experimental de pastizal y los pastos en la comunidad mixta, y entre los   |     |

arbustos en la comunidad experimental de arbustal y los arbustos en la comunidad mixta. En ambos casos, el valor p fue  $< 0,05$ . En negrita se indican valores significativos. ... 148

Cuadro 4.3. Análisis estadístico de los resultados mostrados en los paneles inferiores de (a) la Figura 4.3; y de (b) la Figura 4.4. Se muestra el modelo estadístico. La significancia estadística de los factores fijos y su interacción se evaluó utilizando la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ). Se muestran los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos. .... 151

## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.1. Diagrama conceptual de los mecanismos ecológicos de amortiguación (indicados con los resortes) en comunidades mixtas que se centra en los procesos demográficos que previenen el traspaso de los límites del sistema. En la comunidad de la estepa patagónica formada por pastos y arbustos, los extremos de dominancia son llamados pastizal y arbustal respectivamente. Las curvas con colores indican distintas trayectorias sucesionales posibles. La esfera representa el estado del sistema (que en este caso se encuentra en el extremo dominado por arbustos). Las llaves representan el control que ejerce la red de interacciones y la disponibilidad de propágulos para el establecimiento de la forma de vida ausente. Modificado de Jeltsch et al., 2000..... 30
- Figura 1.2. (a) Esquema de un bloque con 8 tratamientos de pastoreo y vegetación (n=6). Las sendas entre parcelas permiten reducir el pisoteo artificial al realizar las mediciones experimentales. La línea punteada representa el alambrado que excluye al pastoreo de grandes herbívoros, fundamentalmente ovejas. Las fisionomías de la vegetación son: Mixta, sin eliminación de ninguna forma de vida; Arbustal, con eliminación de pastos; Pastizal, con eliminación de arbustos; y Sin vegetación, con eliminación de todas las formas de vida. (b) Fotos de las diferentes fisionomías de la vegetación luego de la aplicación de los tratamientos: i. Mixta, ii. Arbustal, iii. Pastizal, y iv. Sin vegetación. (c) Fotografía aérea de un bloque del experimento. .... 37
- Figura 2.1. Esquema conceptual del modelo integral de proyección poblacional (IPM) simple, con un estadio continuo definido por el tamaño de los individuos, y su dinámica gobernada por la supervivencia, el crecimiento y la fecundidad (Ec. 2.1). El modelo tiene dos procesos demográficos en función del tamaño: la supervivencia y el crecimiento, condicionado en haber sobrevivido (i.e., sub-*kernel* P – Ec. 2.3). La línea punteada de propágulos indica que existe un flujo masal proveniente de la vegetación circundante y por lo tanto no hay restricciones de semillas. Entonces la fecundidad es el número de reclutas observados en t+1 en función del número de individuos establecidos en t independientemente de su producción de semillas (i.e., sub-*kernel* F – Ec. 2.4)..... 47

Figura 2.2. Funciones de tasas vitales de *Poa ligularis*. El panel (a) corresponde a la función de crecimiento, sin pastoreo (izquierda) y con pastoreo (derecha). El gráfico principal muestra todo el rango de tamaños y el recuadro muestra la porción del rango donde todos los tratamientos tienen individuos, de 0 a 25 cm. El panel (b) corresponde a la función de supervivencia. El panel (c) corresponde a la función de fecundidad (i.e., reclutas *per cápita*). Las barras de error muestran la desviación estándar. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias utilizando la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). En todos los gráficos solo se muestran las variables que fueron estadísticamente significativas, y el valor-p se muestra en las tablas internas. .... 52

Figura 2.3. Funciones de tasas vitales de *Pappostipa speciosa*. El panel (a) corresponde a la función de crecimiento. El panel (b) corresponde a la función de supervivencia. El panel (c) corresponde a la función de fecundidad (i.e., reclutas *per cápita*). Las barras de error muestran la desviación estándar. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias utilizando la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). En todos los gráficos solo se muestran las variables que fueron estadísticamente significativas, y el valor-p se muestra en las tablas internas. .... 54

Figura 2.4. Funciones de tasas vitales de *Pappostipa humilis*. El panel (a) corresponde a la función de crecimiento. El panel (b) corresponde a la función de supervivencia. El panel (c) corresponde a la función de fecundidad (i.e., reclutas *per cápita*). Las barras de error muestran la desviación estándar. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias utilizando la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). En todos los gráficos solo se muestran las variables que fueron estadísticamente significativas, y el valor-p se muestra en las tablas internas. .... 56

Figura 2.5. Funciones de tasas vitales de *Azorella prolifera*. El panel (a) corresponde a la función de crecimiento, sin pastoreo (izquierda) y con pastoreo (derecha). El gráfico principal muestra todo el rango de tamaños y el recuadro muestra la porción del rango donde todos los tratamientos tienen individuos, de 0 a 50 cm. El panel (b) corresponde a la función de supervivencia. El panel (c) corresponde a la función de fecundidad (i.e., reclutas *per cápita*). Las barras de error muestran la desviación estándar. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias utilizando la prueba *post-hoc*

de Tukey ( $p < 0,05$ ). En todos los gráficos solo se muestran las variables que fueron estadísticamente significativas, y el valor-p se muestra en las tablas internas..... 58

Figura 2.6. Funciones de tasas vitales de *Adesmia volckmanii*. El panel (a) corresponde a la función de crecimiento, sin pastoreo (izquierda) y con pastoreo (derecha). El gráfico principal muestra todo el rango de tamaños y el recuadro muestra la porción del rango donde todos los tratamientos tienen individuos, de 0 a 50 cm. El panel (b) corresponde a la función de supervivencia. El panel (c) corresponde a la función de fecundidad (i.e., reclutas *per cápita*). Las barras de error muestran la desviación estándar. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias utilizando la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). En todos los gráficos solo se muestran las variables que fueron estadísticamente significativas, y el valor-p se muestra en las tablas internas..... 61

Figura 2.7. Funciones de tasas vitales de *Senecio filaginoides*. El panel (a) corresponde a la función de crecimiento, el panel (b) corresponde a la función de supervivencia, y el panel (c) corresponde a la función de fecundidad (i.e., reclutas *per cápita*). Las barras de error muestran la desviación estándar. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias utilizando la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). En todos los gráficos solo se muestran las variables que fueron estadísticamente significativas, y el valor-p se muestra en las tablas internas. .... 63

Figura 2.8. Efectos a nivel de forma de vida de los cambios experimentales en la fisonomía de la vegetación en condiciones con y sin pastoreo sobre la media geométrica de la tasa de crecimiento poblacional realizada ( $\lambda_g$ ) en 10 intervalos de tiempo para (a) pastos y (b) arbustos. La línea discontinua indica el umbral de 1, por encima del cual las poblaciones crecen, lo que indica que los *buffers* ecológicos operaron, y por debajo del cual las poblaciones disminuyen, lo que indica que los *buffers* no actuaron. Las barras de error corresponden al IC95% del resultado demográfico de 100 iteraciones de los IPMs. Los asteriscos indican que el IC95% no se superpone con  $\lambda_g = 1$ . La tabla interna muestra la significancia estadística de las variables explicativas. Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias utilizando la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). Ver los resultados del análisis estadístico en el Cuadro 2.7..... 66

Figura 2.9. Efectos a nivel de especie de los cambios experimentales en la fisonomía de la vegetación en condiciones sin pastoreo y con pastoreo sobre la media geométrica de la tasa de crecimiento poblacional realizada ( $\lambda_g$ ) en los primeros 10 intervalos de tiempo para pastos (paneles superiores a, b, c) y arbustos (paneles inferiores d, e, f). La línea discontinua indica el umbral de 1, por encima del cual las poblaciones crecen, lo que indica que los *buffers* ecológicos operaron, y por debajo del cual las poblaciones disminuyen, lo que indica que los *buffer* no actuaron. Las barras de error corresponden al IC95% del resultado demográfico de 100 iteraciones de los IPMs. Los asteriscos indican que el IC95% no se superpone con  $\lambda_g = 1$ . Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias utilizando la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). La tabla interna muestra la significancia estadística de las variables explicativas. Ver los resultados del análisis estadístico en el Cuadro 2.8..... 68

Figura 3.1. Número de arbustos reclutados predicho por el modelo que tiene la interacción condición de pastoreo y la fisonomía de la vegetación como efectos fijos. La interacción no fue significativa (valor- $p > 0,05$ ), y por lo tanto se muestran los efectos simples en paneles separados. Las letras indican diferencias significativas entre niveles dentro del factor con la prueba *post-hoc* de Tukey. Las comparaciones son entre niveles de cada factor (i.e., no entre factores). El análisis estadístico completo se muestra en el Cuadro 3.1 ..... 98

Figura 3.2. Función de correlación de pares  $g(r)$  para el reclutamiento de arbustos. Los paneles (a) y (b) muestran el estadístico para un patrón bi-variado, en el cual el patrón 1 son los arbustos previamente establecidos y el patrón 2 los nuevos individuos reclutados. Los valores por encima de los límites del intervalo de confianza (línea llena) indican que los nuevos individuos se establecen más cerca de los arbustos establecidos que lo esperado bajo el modelo nulo, y por debajo más lejos. Los paneles (c) y (d) muestran el estadístico para el patrón univariado de nuevos arbustos reclutados. Los valores por encima de los límites del intervalo de confianza (línea llena) indican que los nuevos individuos se establecen más cerca de otros arbustos nuevos que lo esperado bajo el modelo nulo, y por debajo más lejos. En ambos casos los modelos nulos son completamente al azar (i.e., CSR) y fueron construidos con los datos de todas los tratamientos agrupados. .... 99

- Figura 3.3. Número de pastos reclutados predicho por el modelo que tiene la interacción condición de pastoreo, la fisionomía de la vegetación y el micrositio (i.e., área de hasta 50 cm de distancia del arbusto) como efectos fijos. Las interacciones triple y doble no fueron significativas (valor- $p > 0,05$ ), y por lo tanto se muestran los efectos simples en paneles separados. Las letras indican diferencias significativas entre niveles dentro del factor con la prueba *post-hoc* de Tukey. Las comparaciones son entre niveles de cada factor (i.e., no entre factores). El análisis estadístico completo se muestra en el Cuadro 3.2. .... 100
- Figura 3.4. Tasa de crecimiento relativa (RGR) de arbustos (a) establecidos y (b) reclutados en el período estudiado predicha por el modelo que contiene la condición de pastoreo y la fisionomía de la vegetación como efectos fijos. Las tablas interiores muestran la significancia estadística. Las letras indican diferencias significativas con la prueba *post-hoc* de Tukey. El análisis estadístico completo se muestra en el Cuadro 3.3. .... 101
- Figura 3.5. Tasa de crecimiento relativa (RGR) de pastos (a) establecidos y (b) reclutados predicha por el modelo estadístico. En el caso de los pastos establecidos (a), el modelo contiene la condición de pastoreo y la fisionomía de la vegetación como efectos fijos. En el caso de los pastos reclutados (b), el modelo además contiene el micrositio (i.e., área de hasta 50 cm de distancia del arbusto) como efecto fijo y es la variable que se muestra graficada aunque no es estadísticamente significativa. Las tablas interiores muestran la significancia estadística. Las letras indican diferencias significativas con la prueba *post-hoc* de Tukey. El análisis estadístico completo se muestra en el Cuadro 3.4. .... 103
- Figura 3.6. Probabilidad de supervivencia de arbustos (a) establecidos y (b) reclutados predicha por el modelo que contiene la condición de pastoreo y la fisionomía de la vegetación como efectos fijos. Las tablas interiores muestran la significancia estadística. Solo está graficado el factor estadísticamente significativo en el modelo final. Las letras indican diferencias significativas con la prueba *post-hoc* de Tukey. En (b) las comparaciones son entre niveles de cada factor significativo (i.e., no entre factores). El análisis estadístico completo se muestra en el Cuadro 3.5. .... 105
- Figura 3.7. Probabilidad de supervivencia de pastos (a) establecidos y (b) reclutados predicha por el modelo estadístico. En el caso de los pastos establecidos (a), el modelo contiene la condición de pastoreo y la fisionomía de la vegetación como efectos fijos. En el caso de

los pastos reclutados (b), el modelo además contiene el micrositio (i.e., área de hasta 50 cm de distancia del arbusto) como efecto fijo. Las tablas interiores muestran la significancia estadística. Las letras indican diferencias significativas con la prueba *post-hoc* de Tukey. En (b) las comparaciones son entre niveles de cada factor significativo (i.e., no entre factores). El análisis estadístico completo se muestra en el Cuadro 3.6. .... 106

Figura 3.8. Función de correlación de pares para las condiciones iniciales de (a) arbustos y (b) pastos establecidos. Los valores por encima de los límites del intervalo de confianza (línea llena) indican agrupamiento y por debajo repulsión. El modelo nulo con el cual se construyó este intervalo es completamente al azar (i.e., CSR) con todos los datos agrupados..... 108

Figura 3.9. Mapas de las condiciones iniciales de las simulaciones en el entorno NetLogo. Cada fisionomía de vegetación tiene parámetros específicas para cada condición de pastoreo. La regla de finalización indica que la simulación termina cuando la superficie cubierta es igual a un valor tomado al azar de una distribución normal con media 0.45 y desvío estándar 0.1, que representa adecuadamente la superficie cubierta en el sitio de estudio (Golluscio et al., 1982; Fernández et al., 1991). Las reglas detalladas se encuentran en el Apéndice A3.1. .... 108

Figura 3.10. Distribución de frecuencias relativa de (a) tamaños de parches de vegetación y (b) tamaño de inter- parches de vegetación resultante del modelo de simulación, medido como el número de celdas que ocupa cada parche de vegetación. Cada celda tiene 10 cm de lado, y por lo tanto ocupa una superficie de 100 cm<sup>2</sup>. Las curvas con distintos colores y trazos indican la combinación de fisionomía de la vegetación y condición de pastoreo de la comunidad inicial en la simulación. La significancia estadística de la prueba de Kolmogorv-Smirnov se encuentra en el Cuadro 3.7. .... 109

Figura 4.1. Relaciones hipotéticas entre la estructura de la vegetación dada por la proporción entre especies leñosas y herbáceas con el funcionamiento del ecosistema (PPNA). La proporción leñosas-herbáceas refleja la dominancia de cada forma de vida: valores bajos indican dominancia de pastos y valores altos indican dominancia de arbustos. Adaptado de House et al., (2003)..... 141

Figura 4.2. Producción de biomasa verde en comunidades experimentales con diferentes fisonomías de vegetación. La tabla dentro de la figura muestra la significancia estadística de las variables explicativas de efecto fijo incluidas en el modelo. Solo se muestra la variable que resultó estadísticamente significativa. Las barras de error representan la desviación estándar de la biomasa verde total. Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias según la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). El análisis estadístico está en el Cuadro 4.1. Las diferencias en la producción de biomasa verde por forma de vida entre comunidades experimentales se muestran en el Cuadro 4.2. .... 147

Figura 4.3. Análisis con la ecuación de 5 partes de Price, cuando la comunidad se ensamble desde el extremo dominado por pastos (i.e., pastizal) hacia la comunidad mixta. Los paneles superiores muestran el tamaño del efecto y la dirección de cada componente del ensamblaje de la comunidad (i.e., SRE.G es el efecto de la ganancia en la riqueza de especies, SIE.G es el efecto de la identidad de las especies ganadas y CDE es la contexto dependencia de los pastos; ver Métodos para una descripción completa, Ec. 4.1) en los años seco, promedio y húmedo a partir de la comunidad de pastizal. Solo se muestran los vectores diferentes de 0. Los paneles inferiores muestran la importancia relativa del efecto neto de las ganancias de especies (SG), pérdidas (SL) y CDE. La tabla dentro de la figura muestra la significancia estadística de las variables explicativas de efecto fijo incluidas en el modelo. Las barras de error representan el desvío estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias según la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). Los tres paneles inferiores se analizan en conjunto. El componente SL es igual a 0 en todos los casos. El análisis estadístico de los paneles inferiores se encuentra en el Cuadro 4.3a. 149

Figura 4.4. Análisis con la ecuación de 5 partes de Price, cuando la comunidad se ensamble desde el extremo dominado por arbustos (i.e., arbustal) hacia la comunidad mixta. Los paneles superiores muestran el tamaño del efecto y la dirección de cada componente del ensamblaje de la comunidad (i.e., SRE.G es el efecto de la ganancia en la riqueza de especies, SIE.G es el efecto de la identidad de las especies ganadas y CDE es la dependencia del contexto de los arbustos; ver Métodos para una descripción completa, Ec 4.1) en los años seco, promedio y húmedo a partir de la comunidad arbustal. Solo se muestran los vectores diferentes de 0. Los paneles inferiores muestran la importancia relativa del efecto neto de las ganancias de especies (SG), pérdidas (SL) y CDE. La tabla

dentro de la figura muestra la significancia estadística de las variables explicativas de efecto fijo incluidas en el modelo. Las barras de error representan la desviación estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias según la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). Los tres paneles inferiores se analizan en conjunto. El componente SL es igual a 0 en todos los casos. El análisis estadístico de los paneles inferiores se encuentra en el Cuadro 4.3b. .... 150

Figura 5.1. Biomasa forrajera (i.e., proporción de la biomasa verde consumible por ovinos) en comunidades experimentales con diferentes fisonomías de vegetación. En la comunidad de pastizal se han eliminado los arbustos, mientras que en la comunidad de arbustal se han eliminado los pastos. La comunidad mixta está co-dominada por pastos y arbustos. La tabla dentro de la figura muestra la significancia estadística de las variables explicativas de efecto fijo incluidas en el modelo. Solo se muestra la variable que resultó estadísticamente significativa. Las barras de error representan la desviación estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias según la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). n.s.= no significativo. .... 167

Figura 5.2. Modelo de los nivel de organización biológica centrado en las poblaciones. Los números indican relaciones de diferente naturaleza entre los niveles. Modificado de MacMahon et al., (1978). En el modelo original el centro de las jerarquías es el individuo. .... 170

Figura 5.3. Modelo conceptual que muestra la resiliencia de las poblaciones en función de la pérdida de biodiversidad según Noss (1990). La sigla MPV indica la mínima población viable. Las líneas punteadas indican umbrales determinados por (1) la pérdida de las interacciones ecológicas, o (2) la pérdida de la dispersión desde la metapoblación..... 174

## ABREVIATURAS

AIC: del inglés Akaike Information Criterion “Criterio de Información de Akaike” en español

ANOVA: del inglés Analysis of Variance. Análisis de la varianza en español

BIC: del inglés Bayesian Information Criterion. “Criterio de Información bayesiano” en español

CSR: del inglés Complete spatial randomness. “Total aleatoriedad espacial” en español

df: del inglés degrees of freedom. “Grados de libertad” en español

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

Ec.: ecuación

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

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

i.e.: del latín *id est*; “es decir” en español

ind: individuos

PPNA: productividad primaria neta

RGR: del inglés, *relative growth rate*. “Tasa de crecimiento relativo” en español

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

## RESUMEN

### **La red de interacciones entre especies, formas de vida y niveles tróficos en estepas templadas de la Patagonia como determinantes de la estructura de la comunidad mixta y del funcionamiento del ecosistema**

Para los sistemas mixtos de zonas áridas co-dominados por especies herbáceas y leñosas se identificaron tres preguntas relevantes: ¿Qué controla la abundancia relativa de leñosas y herbáceas en un determinado sitio? ¿Cómo interactúan las especies? y ¿Cómo cambia la productividad con los cambios en la fisionomía? La primera evidencia la complejidad sitio-específica (e.g., clima, biogeografía, disturbios). La segunda resalta la importancia de estudiar la red de interacciones entre especies, y con herbívoros. La tercera reconoce la necesidad de relacionar estos aspectos con el funcionamiento del ecosistema. Aquí abordo estas preguntas a partir de la Teoría de Mecanismos Ecológicos de Amortiguación, que explica la persistencia de la co-dominancia de herbáceas y leñosas frente oscilaciones estocásticas en su abundancia relativa. Esta teoría propone abandonar la concepción de equilibrio para explicar la coexistencia, y en cambio, concentrarse en los procesos que modulan la demografía de las especies en los extremos de dominancia, e impiden la transición permanente a comunidades compuestas por una sola forma de vida. Mediante un experimento de remoción de pastos y arbustos en la estepa patagónica con y sin pastoreo puse a prueba experimentalmente esta teoría. La tesis tiene tres capítulos de resultados. En el primero encontré que el crecimiento de las poblaciones de pastos y arbustos aumenta cuando el sistema está dominado por la otra forma de vida. En el segundo construí un modelo de simulación a partir de tasas vitales espacialmente explícitas, y no encontré diferencias en la estructura de la vegetación independientemente de la fisionomía inicial. En el tercero encontré que la productividad se maximiza cuando ambas formas de vida coexisten, principalmente por facilitación de arbustos a pastos. La conclusión general es que los Mecanismos Ecológicos de Amortiguación promueven la persistencia de la composición, estructura y funcionamiento en comunidades mixtas, y de los servicios ecosistémicos que proveen.

Palabras clave: coexistencia, especies leñosas, especies herbáceas, pastoreo, mecanismos ecológicos de amortiguación, sabana, productividad primaria neta, biodiversidad

## ABSTRACT

**The interactions network among species, life forms, and trophic levels in temperate steppes of Patagonia as determinants of the structure of the mixed community and ecosystem functioning.**

In mixed systems of arid zones co-dominated by herbaceous and woody species, three key unresolved questions remain: What controls the relative abundance of woody and herbaceous species at a given site? How do these species interact? And how does productivity change with shifts in vegetation physiognomy? The first question highlights the site-specific complexity of each system (e.g., climate, soil, biogeography, disturbances). The second underscores the importance of understanding interaction networks among dominant species and herbivores. The third points to the need to link these aspects with ecosystem functioning. Here, I address these questions through the theory of Ecological Buffering Mechanisms, which explains the persistence of herbaceous–woody co-dominance under stochastic oscillations in their relative abundance. This theory proposes moving beyond equilibrium-based explanations of coexistence and instead focusing on the demographic processes that operate at dominance extremes and prevent abrupt, irreversible transitions to communities dominated by a single life form. Through a removal experiment of grasses and shrubs in grazed and ungrazed areas of the Patagonian steppe, I tested this framework experimentally for the first time. The thesis includes three results chapters. In the first, I found that the population growth rates of grasses and shrubs increased when the system was dominated by the opposite life form. In the second, I developed a spatially explicit simulation model based on vital rates and found no differences in vegetation structure (i.e., patch and interpatch size distribution) regardless of initial physiognomy. In the third, I found that productivity was maximized when both life forms coexisted, mainly due to facilitation from shrubs to grasses. The general conclusion is that Ecological Buffering Mechanisms promote the persistence of composition, structure, and functioning in mixed communities, along with the ecosystem services they provide. This has implications for forage provision, which is the key ecosystem service in these steppes.

**Keywords:** coexistence, woody species, herbaceous species, grazing, ecological buffering mechanisms, savanna, net primary productivity, biodiversity.

# CAPÍTULO I

## **1. Introducción general a los ecosistemas limitados por agua: mecanismos ecológicos de amortiguación que mantienen el carácter mixto de las estepas graminoso-arbustivas**

Este capítulo introductorio tiene tres elementos fundamentales para el desarrollo de la tesis. El primero es una descripción de los principales antecedentes teóricos sobre los cuáles elaboré el desarrollo conceptual de la tesis, el diseño experimental, y a la luz de los cuáles interpreté los resultados. El segundo es una descripción detallada del sistema experimental. Todos los capítulos de resultados tienen experimentos que fueron llevados a cabo en el mismo sistema, por lo cual es indispensable el entendimiento del diseño general. El tercero son los objetivos e hipótesis generales y específicos que abordé a lo largo de la tesis con resultados e inferencia ecológicas.

### **1.1. Antecedentes**

#### *1.1.1. Nociones sobre biodiversidad en zonas áridas*

Una caracterización jerárquica de la biodiversidad a través de los niveles de organización biológica identificó tres atributos principales de los sistemas ecológicos (Noss, 1990). El primer atributo es la composición, que refiere a la variedad de los elementos dentro de un sistema. Son, en otras palabras, las entidades que lo constituyen. Por ejemplo, la identidad de las especies y la proporción de formas de vida dentro de la comunidad. El segundo atributo

es la estructura, que es la organización física que esas entidades tienen en el espacio. Esta organización da lugar a la heterogeneidad horizontal. El tercer atributo es la función, que involucra una dimensión temporal. Los primeros dos atributos pueden ser vistos como patrones. En cambio, la función hace referencia a los procesos en escalas temporales ecológicas o incluso evolutivas. Por ejemplo, los procesos demográficos de las poblaciones (i.e., nacimientos, crecimiento y muerte), y las interacciones entre poblaciones intra- e inter-específicas. Pero esta dimensión incluye, además, dos aspectos centrales de los ecosistemas. El primero es la producción de biomasa, aspecto clave para sostener el funcionamiento de la trama trófica. El segundo es el régimen de disturbio, que genera mortalidad parcial de plantas. Esta caracterización conceptual de la biodiversidad subyace a toda la tesis, principalmente en los niveles de poblaciones y comunidad.

En ecosistemas áridos con precipitación media anual menor a 650 mm, las limitaciones de agua determinan que la vegetación sea discontinua con una cobertura cercana al 50%. De manera general, los sistemas mixtos de zonas áridas y semi-áridas están compuestos por especies herbáceas y especies leñosas (Knoop y Walker, 1985; Scholes y Walker, 1993; Aguiar y Sala, 1998). Por encima de ese umbral de precipitación, el canopeo comienza a cerrarse y el factor limitante para la coexistencia de ambas formas de vida es la competencia por luz (Holdo y Nippert, 2023). El alcance de mi tesis se restringe a los ecosistemas limitados por la disponibilidad de agua. En estos ecosistemas, la vegetación se organiza espacialmente en un mosaico de dos fases (Watt, 1947; Soriano et al., 1994), compuesto por parches de alta y baja cobertura. Los de alta cobertura están dominados por un individuo leñoso rodeado de individuos herbáceos, mientras que los de baja cobertura incluyen individuos herbáceos dispersos en la matriz de suelo desnudo (Aguiar et al., 1996). La

estructura de la vegetación se caracteriza por el tamaño y la distribución espacial de los parches de alta cobertura. En algunas comunidades mixtas estos parches forman bandas, mientras que en otras tienen formas irregulares y se les conoce como moteados (Aguiar y Sala, 1999). El mosaico de dos fases afecta a las tasas de varios procesos bióticos y abióticos, como por ejemplo el balance entre la competencia y la facilitación entre especies, la dispersión secundaria, la infiltración y la deposición de materiales (Aguiar y Sala, 1999). Esta estructura de parches de alta cobertura conectados por inter- parches de suelo desnudo (Okin et al., 2015) favorece la acumulación de recursos en los parches vegetados formando islas de fertilidad. Esto se traduce en un mayor funcionamiento del ecosistema (e. g., mayor productividad) en comunidades que presentan organización espacial respecto a comunidades ensambladas aleatoriamente (Kefi et al., 2024).

Los tres atributos de la biodiversidad son interdependientes, en la medida que los patrones y los procesos se retroalimentan mutuamente a distintas escalas espaciales (Peters et al., 2007). A escala detallada, las tasas vitales de las especies herbáceas y leñosas explican el número y el tamaño de los individuos que, a la vez, modulan la demografía a través de la competencia y la facilitación. A escalas más amplias y de menor detalle, la dispersión primaria y secundaria de propágulos a través de procesos de transferencia determinan la organización espacial de los parches de vegetación que, simultáneamente definen la conectividad estructural del sistema para el transporte y acumulación de sedimentos y materiales.

### *1.1.2. Modelos de coexistencia entre formas de vida*

La dinámica de los sistemas mixtos ha sido descripta, estudiada e interpretada a lo largo de décadas en relación con hipótesis de equilibrio o de no-equilibrio (Sankaran et al., 2004). En

términos generales, estas hipótesis se vinculan con el origen interno o externo de los factores que controlan la dinámica del sistema. En el caso de las hipótesis de equilibrio, es la dinámica interna (i.e. la competencia intra- e inter- específica, y más recientemente, el balance con la facilitación) la que regula la coexistencia (Wu y Loucks, 1995; Higgins et al., 2000; Briske et al., 2003). Por el contrario, las hipótesis de no-equilibrio asumen que el sistema tiene poca capacidad de autorregulación, y su dinámica está gobernada por factores externos (i.e. disturbios y eventos climáticos) (Briske et al., 2003; Briske, 2017). En la bibliografía existe ambigüedad acerca del origen interno o externo de la herbivoría como regulador de la dinámica del sistema. En mi visión, la herbivoría es un agente activo en la ecología de las comunidades mixtas, ya que constituye el principal motor del régimen de disturbios. Por lo tanto, la herbivoría es un disturbio idiosincrático del sistema (Pickett y White, 1985) que genera heterogeneidad en la estructura de la vegetación al remover biomasa selectivamente (White y Jentsch, 2001; Adler et al., 2001; Cipriotti y Aguiar, 2005). En este sentido, la herbivoría complejiza la red de interacciones entre plantas.

Los mecanismos propuestos para explicar la coexistencia de herbáceas y leñosas se ajustan en mayor o menor medida a estas interpretaciones, y pueden agruparse en dos grandes categorías: los modelos basados en competencia y los modelos de cuello de botella demográficos (Sankaran et al., 2004). Los modelos basados en competencia asumen que la disponibilidad de recursos, y la manera diferencial en la que las herbáceas y las leñosas acceden a ellos es el determinante principal de la coexistencia. Entonces la coexistencia ocurre porque la intensidad de la competencia intra- forma de vida es mayor que la intensidad de la competencia inter- forma de vida (Chesson, 2000a; van Wijk y Rodríguez-Iturbe 2002). El modelo de diferenciación espacial de nichos (Walter, 1971) y el modelo de competencia

balanceada (Scholes y Archer, 1997) pertenecen a esta categoría. El primero asume que las especies leñosas y herbáceas particionan el uso del agua por tener raíces con diferentes morfologías y que exploran diferentes estratos del suelo. El segundo propone que las formas de vida compiten por el agua, pero que el competidor superior se autolimita a una densidad de individuos insuficiente para excluir al competidor inferior. Si bien estos modelos son coherentes con conceptos generales de la ecología y operativos a la hora de ponerlos a prueba, la evidencia empírica es errática: mientras algunos trabajos sostienen la diferenciación espacial, otros indican mayor solapamiento de los sistemas radicales (Sankaran et al., 2004). Además, estos modelos se concentran en el rol de la competencia. Sin embargo, la hipótesis del gradiente de estrés predice que en sistemas con alto estrés la facilitación directa es más importante que la competencia entre plantas vecinas (Bertness y Callaway, 1994; Maestre et al., 2009). Para este grupo de modelos, la herbivoría es vista como un moderador del balance de interacciones entre plantas.

En cambio, los modelos demográficos proponen que la composición mixta es el resultado de los efectos de la variabilidad climática y del régimen de disturbios sobre la demografía de las especies. Los efectos de estos factores difieren entre los estadios del desarrollo de las plantas, y limitan las transiciones demográficas (Jeltsch et al. 1996, 1998; Higgins et al. 2000; van Wijk y Rodríguez-Iturbe 2002). Aquí la herbivoría tiene un rol fundamental, en la medida que controla directamente las tasas vitales de las especies. Luego de décadas de investigación y desarrollo teórico, la conclusión general es que no existe un modelo simple que explique de manera universal la coexistencia. Lo más probable es que los controles climáticos, el balance de interacciones intra- e inter-específicas y la herbivoría operen conjuntamente sobre los procesos demográficos y promuevan la coexistencia (Scholes y Archer, 1997, House et

al., 2003; Sankaran et al., 2004). En este sentido, Sankaran et al. (2004) señalan en su revisión la necesidad de abordar la complejidad de que las transiciones demográficas entre estadios de las especies herbáceas y leñosas son afectadas positiva o negativamente por las interacciones biológicas. Estudios realizados con un modelo de simulación espacialmente explícito, que simula el crecimiento de plantas individuales en un área de 2500 m<sup>2</sup> en función de la disponibilidad de agua a diferentes profundidades (DINVEG; Cipriotti et al., 2012), sugieren que tanto los modelos basados en competencia como los de cuello de botella demográficos son importantes. Estos forman una compleja red de mecanismos que controlan la abundancia relativa de las especies (Cipriotti et al., 2014).

Jeltsch y colaboradores (2000) han sugerido un modelo conceptual para organizar esta complejidad. Su teoría señala que los mecanismos de coexistencia entre especies herbáceas y leñosas actúan en - y no entre - los extremos de dominancia del sistema. Proponen, entonces, la existencia de mecanismos ecológicos de amortiguación (i.e., *buffer*) que impiden la transición a sistemas dominados por una sola forma de vida (Figura 1.1). Sin embargo, este modelo no ha sido probado empíricamente. En mi tesis examino los controles que ejercen las interacciones entre plantas y el pastoreo doméstico sobre los procesos demográficos que promueven la recolonización de la forma de vida excluida experimentalmente. Esto es, en términos del proceso de ensamble de la comunidad, el efecto del filtro biótico (Keddy, 1992) y del régimen de disturbios (White y Jentsch, 2004). El Distrito Occidental de la estepa patagónica (León et al., 1998) representa adecuadamente las características descritas para los sistemas mixtos, en donde el componente herbáceo está representado por pastos perennes y el leñoso por arbustos. Este es un sistema ideal para estudiar estos mecanismos por al menos dos motivos. Primero, el reducido número de especies y la fácil identificación de los

individuos. Segundo, el conocimiento profundo de su historia natural y de la ecología de las especies que componen la comunidad. En particular, la biología de las especies y sus interacciones han sido investigadas durante más de seis décadas, empleando diversas aproximaciones. Además, existen estudios a largo plazo sobre los efectos del pastoreo y la remoción de formas de vida, lo que me permite desarrollar hipótesis sólidas sobre los procesos ecológicos que controlan las tasas vitales de las especies.

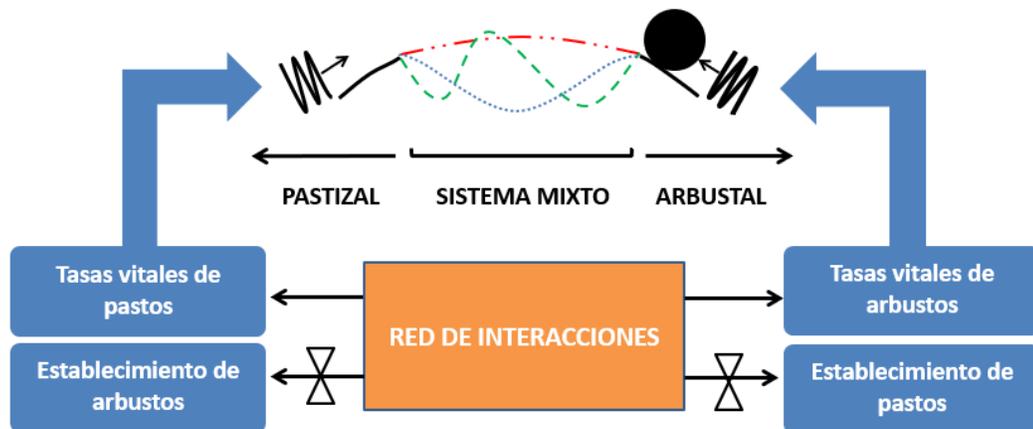


Figura 1.1. Diagrama conceptual de los mecanismos ecológicos de amortiguación (indicados con los resortes) en comunidades mixtas que se centra en los procesos demográficos que previenen el traspaso de los límites del sistema. En la comunidad de la estepa patagónica formada por pastos y arbustos, los extremos de dominancia son llamados pastizal y arbustal respectivamente. Las curvas con colores indican distintas trayectorias sucesionales posibles. La esfera representa el estado del sistema (que en este caso se encuentra en el extremo dominado por arbustos). Las llaves representan el control que ejerce la red de interacciones y la disponibilidad de propágulos para el establecimiento de la forma de vida ausente. Modificado de Jeltsch et al., 2000.

Estos mecanismos *buffer* determinan y mantienen el ensamble de la comunidad a escala local desde sus extremos de dominancia, modulado por la dispersión de propágulos desde la metacomunidad a una escala espacial más amplia (llaves en la Figura 1.1). En general, el estudio del funcionamiento del ecosistema ha ignorado la complejidad inherente a la red de

interacciones entre especies, formas de vida y niveles tróficos (Loreau, 2010). En cambio, en los últimos 20 años los ecólogos se han focalizado específicamente en la manipulación experimental de la riqueza de especies para explicar cómo la biodiversidad promueve la productividad de los ecosistemas. Se ha observado que la productividad se maximiza cuando las especies herbáceas y leñosas coexisten (Sala et al., 1989). Se ha propuesto como mecanismo responsable de este patrón que los recursos hídricos son usados con mayor eficiencia. Esto es, esencialmente, la hipótesis de Walter (1971) de dos capas (i.e. diferenciación espacial de los sistemas radicales) que se traduce en la complementariedad de nichos entre formas de vida (Flombaum y Sala, 2008). En este sentido, los rasgos ecológicos más importantes en términos de su aporte a la complementariedad de nichos en la estepa patagónica son aquellos relacionados con el acceso al agua (específicamente la profundidad del sistema radical; Flombaum y Sala, 2012). Sin embargo, es el conjunto completo de procesos de ensamble de la comunidad lo que afecta el funcionamiento de los ecosistemas, y no únicamente aquellos que determinan la riqueza de especies a nivel local (Diaz y Cabido, 2001; Wardle et al., 2011, Leibold et al., 2017). Incorporar el proceso de ensamble de la comunidad para robustecer el vínculo entre la biodiversidad y el funcionamiento del ecosistema permitirá entender cómo los cambios en la comunidad afectan a los intercambios de materia y energía (Bannar-Martin et al., 2018). Mi tesis aborda experimentalmente estos aspectos conceptuales.

## 1.2 Organización de la Tesis

### 1.2.1 *Objetivos e hipótesis de estudio*

El objetivo general de mi tesis es poner a prueba experimentalmente los mecanismos ecológicos *buffer* propuestos por Jeltsch et al. (2000) para explicar la persistencia de los sistemas co-dominados por especies herbáceas y leñosas, en el caso específico de una comunidad de pastos y arbustos en la estepa patagónica (Figura 1.1). La hipótesis general propone que en los extremos de dominancia, las interacciones entre diferentes especies y con herbívoros promueven la convergencia hacia la comunidad mixta mediante modulaciones espacialmente explícitas de los procesos demográficos (i.e., las tasas vitales) de las especies y formas de vida. Que la comunidad persista implica una auto organización conjugada de la composición, la estructura y el funcionamiento. De este objetivo e hipótesis general se derivan 3 objetivos particulares con sus respectivas hipótesis específicas que exploran estos mecanismos *buffer* y el ensamble de la comunidad y, en última instancia, el flujo de materia y energía en el ecosistema.

1. Estudiar el efecto de los *buffers* ecológicos sobre la persistencia de la composición de la comunidad. Este objetivo particular tiene tres hipótesis específicas. La primera hipótesis específica indica que en los extremos de dominancia, la competencia intra- forma de vida e intra- específica limitan el crecimiento de las poblaciones de la forma de vida dominante (i.e., pastos en pastizales y arbustos en arbustales). La segunda hipótesis específica indica que la facilitación inter- forma de vida promueve el crecimiento de las poblaciones disminuidas en los extremos de dominancia (i.e., arbustos en pastizales y pastos en arbustales). La tercera hipótesis específica indica que el pastoreo selectivo de

ovejas modula de manera directa estos efectos para las especies consumidas por el aumento de la mortalidad y la reducción de la fecundidad (i.e., vía de la reproducción sexual), y de manera indirecta de las no consumidas en la medida que altera el balance de interacciones (Graff y Aguiar, 2007).

2. Estudiar el efecto de los *buffers* ecológicos sobre la organización y la persistencia de la estructura espacial de la comunidad. La cuarta hipótesis específica indica que las comunidades de zonas áridas tienen la capacidad de auto organizarse en el espacio (Kefi et al., 2024) porque los recursos se distribuyen heterogéneamente en el espacio (i.e., islas de fertilidad), los propágulos tienden a quedar retenidos en parches de vegetación o de broza (Aguiar y Sala, 1999) y el balance de interacciones entre especies está controlado por la distancia entre vecinos. Estos mecanismos de auto organización permiten que el establecimiento de los individuos de la forma de vida reducida en los extremos de dominancia (hipótesis específica 2 del objetivo 1) ocurra manteniendo el arreglo espacial de la vegetación.
3. Estudiar los cambios funcionales que ocurren cuando actúan los mecanismos *buffer*. Esto implica analizar el proceso de ensamble de la comunidad desde la perspectiva del vínculo entre la biodiversidad y el funcionamiento del ecosistema. La quinta hipótesis específica indica que la productividad primaria se maximiza cuando ambas formas de vida coexisten en la comunidad (Sala et al., 1989) porque difieren en sus rasgos funcionales vinculados al acceso al agua y se máxima el uso de los recursos. Pero también porque la coexistencia de pastos y arbustos resulta en interacciones positivas a escala de comunidad que promueven el funcionamiento.

### 1.2.2. Sitio de estudio y sus especies dominantes

Todos los estudios que componen esta tesis (Capítulos 2, 3 y 4) se realizaron en diferentes potreros del Campo Experimental INTA Río Mayo, que representan adecuadamente la heterogeneidad propia de las estepas graminoso-arbustivas del distrito Occidental de la Patagonia (45° 41 'S, 70° 16' O) bajo pastoreo ovino con cargas moderadas. Este sitio se encuentra en una meseta donde la precipitación media anual es de 131 mm, la temperatura media anual es de 9,5 °C, y el índice de aridez es 0,35 (Oñatibia et al., 2018). El suelo es arenoso con piedras de diversos tamaños y grava. Esta región ha sido pastoreada por ovejas durante casi un siglo. La cobertura vegetal promedio en estepas no degradadas es de aproximadamente un 50%, distribuida entre pastos, arbustos y broza.

La estructura y funcionamiento de la comunidad está modulada por tres especies dominantes de pastos y tres especies dominantes de arbustos (Campana et al., 2022). Además, el pastoreo de ovejas domésticas junto con el clima son los principales controles sobre la demografía de las plantas (Cipriotti y Aguiar, 2005, 2012). Estas especies dominantes de pastos y arbustos acumulan más del 90% de la biomasa vegetal presente en el sitio (Jobbagy y Sala, 2000). Por un lado, las especies dominantes de pastos son *Poa ligularis* (Nees ap. Steud), *Pappostipa speciosa* (Trin. et Rupr.) y *Pappostipa humilis* (Cav). Todas las especies de pastos tienen sus raíces concentradas en las capas superiores del suelo (Oñatibia et al., 2017; Reyes y Aguiar, 2017). Por otro lado, las especies dominantes de arbustos son *Azorella prolifera* (Cav.), *Adesmia volckmannii* (Philippi) y *Senecio filaginoides* (De Candolle) (Oñatibia y Aguiar, 2016). *Azorella prolifera* y *Adesmia volckmannii* tienen raíces profundas. En cambio, *Senecio filaginoides* tiene la mayor parte de sus raíces concentradas en la capa superficial del suelo (Fernández-Alduncin y Paruelo, 1988; Golluscio et al., 2006). La preferencia de las ovejas

es mayor por los pastos (*Poa ligularis* > *Pappostipa speciosa* > *Pappostipa humilis*) que por los arbustos (*Azorella prolifera* > *Adesmia volckmannii* > *Senecio filaginoides*) (Oñatibia y Aguiar, 2019; Cipriotti y Aguiar, 2012).

### 1.2.3. *Diseño experimental y toma de datos*

Para estudiar la hipótesis de Jeltsch y colaboradores (Figura 1.1) generé experimentalmente comunidades dominadas alternativamente por pastos o arbustos. Para lograrlo, realizamos un experimento de remoción de formas de vida siguiendo un diseño de parcelas divididas con bloques, que comprende ocho tratamientos resultantes de la combinación de dos factores: condición de pastoreo de ovejas y fisonomía de la vegetación (Figura 1.2). El factor de condición de pastoreo (i.e., parcela principal) tiene dos niveles ('clausura' y 'pastoreo'), y el factor de fisonomía de la vegetación (i.e., subparcela) tiene cuatro niveles ('mixta', control sin eliminación de ninguna forma de vida; 'arbustal', con eliminación de pastos; 'pastizal', con eliminación de arbustos; y 'sin vegetación', con eliminación de todas las formas de vida). A partir de aquí, en toda la tesis utilizaré los nombres mixta, arbustal, pastizal y sin vegetación para referir a estas fisonomías experimentales.

Instalamos el experimento en 2019, que consistió en seis bloques de 2000 m<sup>2</sup> ubicados en diferentes potreros en el sitio de estudio para representar la heterogeneidad habitual de las condiciones de pastoreo (i.e., unidades de > 30 ha con diferente historia y manejo). Dentro de cada bloque, el área se dividió en dos parcelas principales de 1000 m<sup>2</sup>, con el factor de pastoreo aleatorizado entre ellas. Instalamos alambrados en el nivel 'clausura' para excluir a las ovejas. En cada parcela principal de 1000 m<sup>2</sup>, definimos cuatro subparcelas de 11x11 m, y luego aplicamos aleatoriamente el factor de manipulación de la fisonomía de la vegetación

entre ellas. Realizamos las remociones con herramientas manuales, teniendo cuidado de evitar una perturbación intensa de la superficie del suelo y de la forma de vida remanente. En su lugar, preferimos eliminar las plantas vivas remanentes y el rebrote de los órganos subterráneos 4 y 11 meses después de la aplicación de los tratamientos. Nos aseguramos de que no se eliminaran nuevos individuos reclutados desde semillas en ningún caso. Evitamos caminar sobre las parcelas pastoreadas y no pastoreadas después de la temporada de dispersión para evitar la enterramiento artificial de propágulos, que podría favorecer la emergencia de especies (Rotundo y Aguiar, 2004). Este efecto de enterramiento ha sido descrito como uno de los muchos efectos relacionados con el pastoreo en la dinámica poblacional de las plantas (Lezama y Paruelo, 2016). Así, cada subparcela de 11x11 metros tuvo una combinación única de condición de pastoreo y fisonomía de la vegetación replicada 6 veces. Además, esta área incluyó la heterogeneidad común de parches (i.e., composición y densidad) que representa el mosaico de vegetación en esta estepa (Cipriotti y Aguiar 2005).

Realizamos tres censos de vegetación al final de la estación de crecimiento. Cada año recibió una cantidad contrastante de precipitaciones, siendo años seco, promedio y húmedo respectivamente (Cuadro 1.1). Para armonizar los esfuerzos de muestreo entre las diferentes formas de vida según sus abundancias relativas, utilizamos toda la subparcela de 121 m<sup>2</sup> para los censos de arbustos, mientras que para los censos de pastos usamos cuatro cuadrantes (de 1 m<sup>2</sup> cada uno) distribuidos dentro de la subparcela. Nos aseguramos de identificar de forma clara los nuevos individuos establecidos para distinguirlos de los rebrotes provenientes de restos de plantas eliminadas. Marcamos cada planta con un número de identificación para seguirlos a lo largo del tiempo. En cada censo registramos para cada individuo sus

coordenadas espaciales, su supervivencia, dos diámetros de la copa (el mayor y el perpendicular), la altura y realizamos una estimación visual de la proporción muerta.

Cuadro 1.1. Precipitación anual registrada en la estación climática instalada en el campo experimental INTA Rio Mayo para cada año en el cual se realizaron los censos de vegetación, y el desvío respecto a la precipitación media anual (PMA).

| Año del censo    | 2020    | 2022   | 2024    |
|------------------|---------|--------|---------|
| Precipitación    | 83 mm   | 127 mm | 183 mm  |
| Desvío de la PMA | - 47 mm | - 3 mm | + 53 mm |

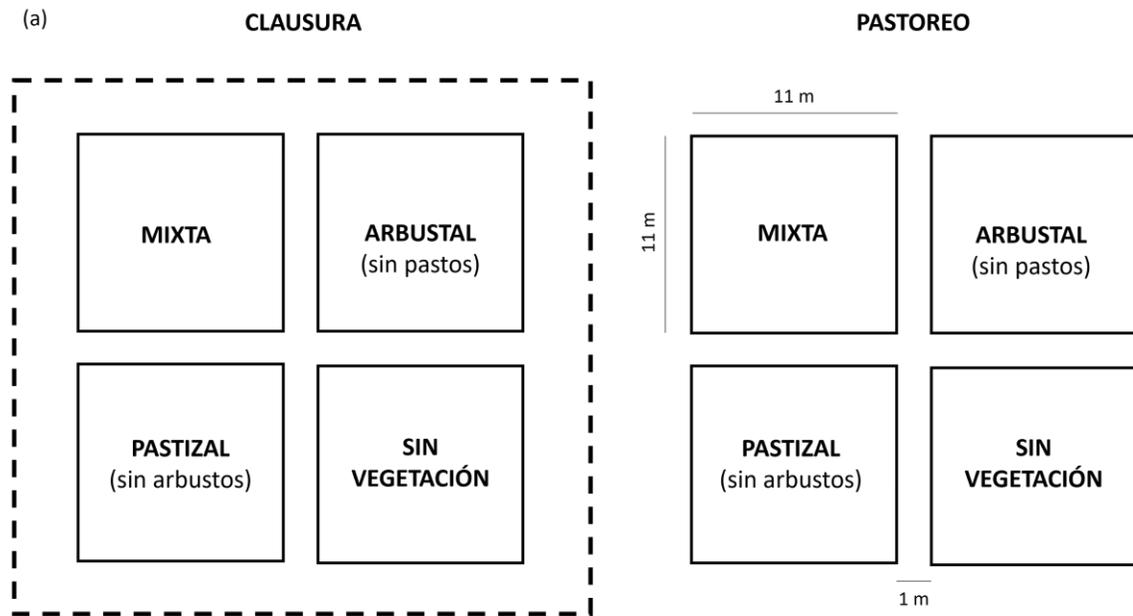


Figura 1.2. (a) Esquema de un bloque con 8 tratamientos de pastoreo y vegetación ( $n=6$ ). Las sendas entre parcelas permiten reducir el pisoteo artificial al realizar las mediciones experimentales. La línea punteada representa el alambrado que excluye al pastoreo de grandes herbívoros, fundamentalmente ovejas. Las fisionomías de la vegetación son: Mixta, sin eliminación de ninguna forma de vida; Arbustal, con eliminación de pastos; Pastizal, con eliminación de arbustos; y Sin vegetación, con eliminación de todas las formas de vida. (b) Fotos de las diferentes fisionomías de la vegetación luego de la aplicación de los tratamientos: i. Mixta, ii. Arbustal, iii. Pastizal, y iv. Sin vegetación. (c) Fotografía aérea de un bloque del experimento.

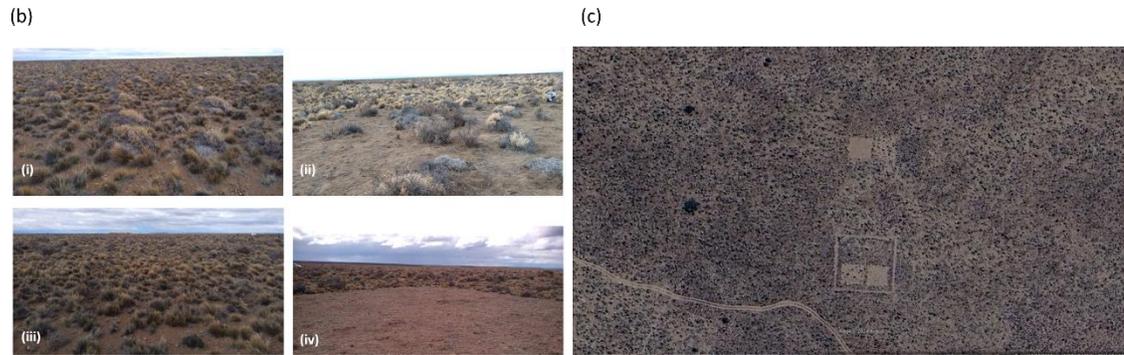


Figura 1.2. Continuación.

### 1.2.3. Estructura general de la tesis

La tesis tiene 5 capítulos totales. Este primer capítulo presenta una revisión general de antecedentes relacionados con los ecosistemas limitados por agua, y las objetivos e hipótesis de trabajo, y una presentación general del experimento en el que se realizaron todos los estudios. El segundo capítulo aborda la interdependencia del atributo composicional y funcional de la biodiversidad (i.e., primer objetivo específico), mediante el cálculo de la tasa de crecimiento de las poblaciones de las especies dominantes de pastos y arbustos en los extremos de dominancia. Nuestra predicción indica que, si los mecanismos *buffer* actúan promoviendo la composición mixta, las poblaciones de pastos crecerán en arbustales y las poblaciones de arbustos crecerán en pastizales. En este capítulo, además, refinamos la teoría de Jeltsch et al., (2000) para evaluar el efecto de los *buffer* a una escala espacial operativa y con relevancia ecológica, que es el mosaico de parches de vegetación. El tercer capítulo aborda la interdependencia del atributo estructural y funcional (i.e., segundo objetivo específico), mediante un modelo *ad-hoc* basado en individuos que simula el arreglo espacial de la vegetación a partir de tasas vitales espacialmente explícitas. En este sentido, propongo que los mecanismos *buffer* deberían promover la persistencia de la composición, pero

también de la estructura de la comunidad para perpetuar la existencia del sistema mixto. El cuarto capítulo integra el proceso de ensamble de la comunidad con el funcionamiento del ecosistema (i.e., tercer objetivo específico). Para ello estimo la productividad de pastos y arbustos en cada comunidad experimental, y uso la ecuación de Price (1970; 1972) para particionar las contribuciones de la riqueza, la identidad de las especies y las interacciones ecológicas (Bannar-Martin et al., 2018). El quinto capítulo presenta las conclusiones en términos del modelo conceptual y la hipótesis general (Figura 1.1), las implicancias para la provisión de servicios ecosistémicos en zonas áridas dedicadas a la ganadería extensiva, y de manera más general, propone un esquema para conectar las poblaciones y las comunidades con los ecosistemas (Loreau, 2010).

## CAPITULO 2

### **2. La coexistencia más allá del equilibrio: una prueba de la teoría de los mecanismos ecológicos de amortiguación en comunidades mixtas**

#### **2.1. Introducción**

Hace más de dos décadas, Jeltsch et al. (2000) cuestionaron los modelos de coexistencia basados en el equilibrio, introduciendo el concepto de mecanismos ecológicos de amortiguación (o mecanismos *buffer*) como un marco teórico unificador para explicar la existencia de sistemas mixtos de herbáceas y leñosas. Más recientemente, los mecanismos *buffer* han sido reconocidos como fenómenos clave que permiten la persistencia de los sistemas ecológicos en el espacio y el tiempo para hacer frente a condiciones ambientales cambiantes (Gascoigne et al., 2023; Milles et al., 2023). Por definición, un mecanismo *buffer* incrementa la persistencia al reducir la variación en el tamaño de las poblaciones o al contrarrestar el declive poblacional (Milles et al., 2023). Es decir que los mecanismos *buffer* que promueven la coexistencia de formas de vida en comunidades operan a través de procesos que ocurren al nivel poblacional (i.e., tasas vitales). La premisa central de la teoría de Jeltsch et al. (2000) es que la condición mixta de las comunidades resulta de mecanismos *buffer* que actúan cuando el sistema se aproxima a los límites de su existencia (Figura 1.1 – Capítulo 1). Esto ocurre cuando las poblaciones de especies herbáceas o leñosas disminuyen, y existe el riesgo de transición permanente a otro bioma dominado exclusivamente por una única forma de vida. Sin embargo, este marco teórico no ha sido probado experimentalmente.

En su lugar, la mayor parte de la literatura se basa en la compilación de datos de comunidades dispersas que, presuntamente, podrían dar lugar a mecanismos *buffer*. Es decir que aún carecemos de una validación real. En este capítulo, mi objetivo es estudiar los mecanismos *buffer* en el caso específico de la estepa patagónica del Distrito Occidental.

Simultáneamente, Chesson (2000ab) publicó su teoría de coexistencia entre especies en ambientes con variación espacial y temporal. Allí propone un modelo general con ecuaciones diferenciales que posibilitan la coexistencia estable. En su modelo, la condición necesaria para que una especie pueda persistir junto con otras es que la población pueda aumentar cuando está en baja densidad (e.g., después de una perturbación o en una etapa inicial de colonización). Es decir, que debe tener una tasa de crecimiento poblacional positiva en ese contexto. En este sentido, la teoría de mecanismos *buffer* puede ser interpretada como un caso particular de este modelo general, aplicado específicamente a los sistemas mixtos, como las sabanas o las estepas gramíneo-arbustivas. Sin embargo existen algunas diferencias conceptuales, que se expresan en el tipo de preguntas que intentan responder, y en el nivel de organización ecológica al que apuntan. El marco teórico de Chesson (2000ab) asume que existe un estado promedio (temporal o espacial) en el cual las poblaciones podrían alcanzar un equilibrio en ausencia de fluctuaciones. Luego estudia cómo esas fluctuaciones permiten la coexistencia al ofrecer ventajas temporales o espaciales a las poblaciones. En cambio, Jeltsch et al. (2000) prescindan explícitamente de la idea de equilibrio para explicar la dinámica de la comunidad mixta. Su teoría propone que, dada la estocasticidad espacial o temporal, la coexistencia en sistemas mixtos no ocurre por la estabilidad alrededor de un punto de equilibrio, sino por la capacidad del sistema de impedir transiciones abruptas. En su publicación recolectan evidencias empíricas publicadas para sostener su teoría, y

ejemplificar los mecanismos de amortiguación. Sin embargo, en ningún caso sus ejemplos corresponden a una única comunidad.

Basándome en la propuesta inicial de Jeltsch et al. (2000), aquí abordo un vacío conceptual fundamental: la escala espacial a la que operan los mecanismos *buffer*. Propongo analizar estos mecanismos a la escala de mosaico de parches. A escala regional la proporción de arbustos y pastos se mantiene relativamente estable debido al efecto moderador de la extensión espacial y la heterogeneidad (DeAngelis y Waterhouse, 1987; Biancari et al., 2023). Sin embargo, dentro del mosaico de vegetación de dos fases (i.e., una característica común de los ecosistemas áridos; Aguiar y Sala 1999) los parches dominados por pastos pueden transformarse en parches dominados por arbustos tras eventos estocásticos, como fluctuaciones en las condiciones ambientales que promuevan el establecimiento de plántulas (Wiegand et al., 2006). En la estepa patagónica existe una fuerte correlación ( $r = 0,83$ ) entre la precipitación anual y los eventos  $>10$  mm, lo que indica que la variabilidad interanual está controlada por estos eventos de lluvias grandes (Golluscio et al., 1998). En este sentido, los parches estarán dominados por pastos en la medida en que el patrón de precipitaciones se caracterice por eventos cortos e infrecuentes (Ward, 2013), pero dominados por arbustos bajo eventos de alta intensidad (Kulmatiski y Beard, 2013; Weber-Grullon et al., 2021). El concepto de dinámica de parches señala una dinámica particular dentro de cada parche (Meyer et al., 2009). Cuando varios parches dentro del mosaico están dominados por la misma forma de vida, el mosaico se aproxima a los límites del estado mixto. Mi interpretación sugiere que el estado actual de la comunidad a escala del mosaico de parches está determinado por la fuerza resultante de fuerzas opuestas ejercidas por los *buffer* desde los extremos de dominancia.

Para mantener la composición mixta, las comunidades deben contar con mecanismos *buffer* que impidan la transición hacia pastizales o arbustales. Estos mecanismos pueden incluir interacciones biológicas negativas dentro de una misma forma de vida (i.e., competencia) y/o disturbios (i.e., pastoreo) que controlan la densidad de especies dominantes; pero también interacciones positivas entre diferentes formas de vida (i.e., facilitación). El modelo de dos capas indica que las especies herbáceas utilizan exclusivamente el agua superficial, mientras que las especies leñosas también acceden al agua profunda (Walter, 1971; Ward et al., 2013). En el contexto de los mecanismos *buffer*, esto sugiere que la competencia intra forma de vida debería intensificarse a medida que la comunidad se acerca a sus extremos. A su vez, el balance entre competencia y facilitación entre formas de vida debería ser positivo, promoviendo el crecimiento poblacional de la forma de vida disminuida (e.g., sitios seguros; Graff y Aguiar, 2017). Por otro lado, el pastoreo es un componente importante de los sistemas mixtos áridos que han evolucionado con herbívoros nativos o domésticos (De Knecht et al., 2008; Holdo et al., 2009; Maestre et al., 2022), ya que controla la composición y dinámica de la comunidad (Cipriotti y Aguiar, 2005; Cipriotti et al., 2019). En términos de tasas vitales, el pastoreo debería promover la emergencia mediante el pisoteo y el enterramiento de semillas (Rotundo y Aguiar, 2004), pero también debería limitar la densidad de plantas al restringir tanto el establecimiento como la transición a clases maduras (Menaut et al., 1990; Hochberg et al., 1994; Jeltsch et al., 1996, 1998; Higgins et al., 2000; van Wijk y Rodríguez-Iturbe, 2002). Dado que estos efectos dependen en gran medida de la selectividad de los herbívoros, los mecanismos *buffer* mediados por el pastoreo podrían cambiar la composición de especies de la comunidad (Oñatibia et al., 2018; Oñatibia y Aguiar, 2019).

En este capítulo puse a prueba el modelo conceptual refinado en términos de su escala espacial en la estepa patagónica co-dominada por pastos perennes y arbustos. En parcelas lo suficientemente grandes como para incluir varios parches y representar el mosaico de vegetación (121 m<sup>2</sup>), removimos alternativamente pastos y arbustos, creando así comunidades experimentales dominadas exclusivamente por pastos (i.e., pastizales) o por arbustos (i.e., arbustales). Dado que la dinámica de la comunidad está determinada por la dinámica poblacional (Vellend, 2010), medí la respuesta de las tasas vitales poblacionales para comprender los mecanismos detrás del patrón observado. Construí modelos de proyección integral para estimar la ‘trayectoria poblacional’ (i.e.,  $\lambda_g$ : la media geométrica de la tasa de crecimiento poblacional realizada; Gotelli y Ellison, 2006; Koons et al., 2017) de las poblaciones de las tres especies dominantes de pastos y las tres especies dominantes de arbustos en cada comunidad experimental. Si los mecanismos *buffer* operan, mi predicción indica que el  $\lambda_g$  de las poblaciones de especies subordinadas en los extremos de dominancia (i.e., pastos en arbustales y arbustos en pastizales) será mayor que 1, indicando que sus poblaciones están creciendo. De manera general, este crecimiento poblacional estará promovido, en ausencia de limitaciones de propágulos, por balances positivos entre la forma de vida dominante e individuos de la forma de vida reducida en etapas tempranas de su ciclo (i.e., establecimiento de plántulas)

## 2.2. Materiales y Métodos

Para este capítulo usé los datos tomados en los primeros dos censos ( $t_0$  y  $t+1$  respectivamente) en las comunidades experimentales descritas en la sección *Diseño experimental* en el Capítulo 1, que corresponden al año seco y al año promedio

respectivamente. En esos censos de vegetación registré la supervivencia, la altura y dos diámetros de la copa de cada planta para calcular el índice de tamaño (diámetro medio + altura) para pastos y arbustos. Utilicé estos datos para ajustar las funciones de tasas vitales para los modelos integrales de proyección (ver subsección *Descripción general del IPM*).

### 2.2.1. Descripción general del Modelo de Proyección Integral (IPM)

Para estimar la media geométrica de la tasa de crecimiento poblacional realizada ( $\lambda_g$ ; ver más abajo en la subsección de *Salida Demográfica*) de las especies dominantes de pastos y arbustos después de las remociones, construí un Modelo de Proyección Integral (IPM) para cada especie en cada comunidad experimental, utilizando datos de censos en el tiempo inicial ( $t$ , primer censo) y el tiempo final ( $t+1$ , segundo censo). Así, el paso temporal para el modelo de proyección incluye dos temporadas de crecimiento. Para abordar la coexistencia de formas de vida a nivel de comunidad, también construí un IPM para pastos y para arbustos agrupando las especies correspondientes. Los IPMs predicen la dinámica demográfica de una especie o forma de vida basándose en la supervivencia, el crecimiento y la reproducción como funciones de un rasgo cuantitativo ecológicamente relevante (Easterling et al., 2000; Rees y Ellner 2009; Rees et al., 2014; Coulson 2012; Merow et al., 2014). Estos modelos preservan las ventajas de las matrices de proyección tradicionales al aproximar una estructura de modelo continuo a través de matrices de grandes dimensiones (Salguero-Gómez y de Kroon, 2010), pero asumiendo que los individuos dentro de una población se distribuyen a lo largo de un espectro continuo de valores de un rasgo. De esta manera, los IPMs eliminan la segmentación arbitraria de clases discretas (Vandermeer 1978, Moloney 1986, Elder y Miller, 2016). Este enfoque requiere estimar menos parámetros, por lo que es tanto más

eficiente estadísticamente como más realista biológicamente (Easterling et al., 2000; Ellner y Rees 2006; ver Doak et al., 2021 para una revisión crítica).

Un IPM se basa en una función que predice el tamaño futuro de un individuo en función de su tamaño actual condicionado a haber sobrevivido, y el tamaño de su descendencia. Esta función se conoce como *kernel* (Merow et al., 2014). Utilicé un IPM simple con un estadio continuo definida por el tamaño de los individuos (i.e., el rasgo ecológicamente relevante) representado por el *kernel* –  $K(z', z)$  – con dos sub-*kernels* para describir el ciclo de vida de las seis especies estudiadas: el sub-*kernel* de supervivencia/crecimiento y el sub-*kernel* de fecundidad (Ec. 2.2). Un modelo grafico del IPM se encuentra en la Figura 2.1.

$$K(z', z) = P(z', z) + F(z') \quad \text{Ec. 2.2}$$

dónde  $z$  = tamaño en el tiempo  $t$  y  $z'$  = tamaño en el tiempo  $t+1$ . El sub-*kernel* de supervivencia/crecimiento –  $P(z', z)$  – está compuesto por dos funciones de tasas vitales: la función de supervivencia, que describe la probabilidad de que un individuo sobreviva hasta  $t+1$  dependiendo de su tamaño en el tiempo  $t$ ; y la función de crecimiento, que describe el tamaño futuro  $z'$  de un individuo de tamaño  $z$  que ha sobrevivido (Ec. 2.3).

$$P(z', z) = s(z) g(z'|z) \quad \text{Ec. 2.3}$$

donde  $s(z)$  = función de supervivencia y  $g(z'|z)$  = función de crecimiento.

El sub-*kernel* de fecundidad –  $F(z')$  – representa el número de reclutas per cápita. Como era experimentalmente imposible que las parcelas estuvieran aisladas de la vegetación circundante no tratada, identificar si los nuevos individuos provenían de semillas del interior o exterior de la parcela no fue viable. Por lo tanto, modelé el sub-*kernel* de fecundidad como

una probabilidad de establecimiento que describe la relación entre el número de reclutas observados en  $t+1$  y el número de individuos establecidos en  $t$ , junto con la distribución de tamaños de la descendencia observada en  $t+1$  (Ec. 2.4). En este sentido, la fecundidad indica el número de reclutas *per cápita*. En todos los casos, el número de individuos en  $t$  fue la cantidad registrada en el primer censo de vegetación en el año 2020, un año después de la instalación del experimento de remociones.

$$F(z') = p_{estab} f_{size}(z') \quad \text{Ec. 2.4}$$

donde  $p_{estab}$  = probabilidad de establecimiento y  $f_{size}$  = distribución del tamaño de la descendencia. Este método de “caja negra” es una simplificación del sub-*kernel* de fecundidad típico, ya que no todos los individuos producen semillas y esto depende del tamaño; pero, a su vez, refleja las restricciones bióticas y abióticas al reclutamiento en ausencia de limitaciones de propágulos.

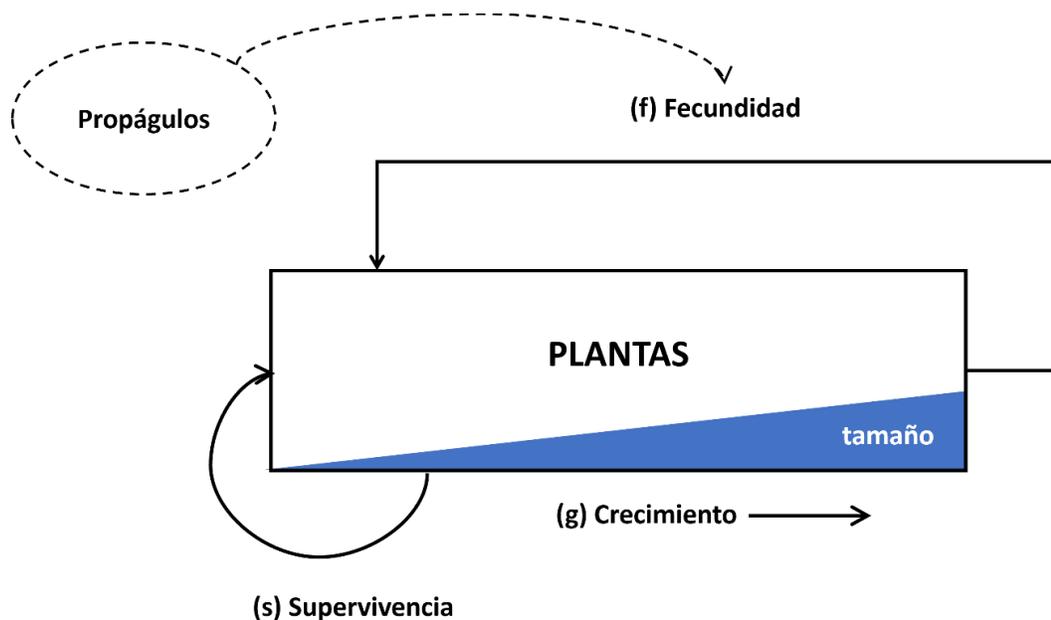


Figura 2.1. Esquema conceptual del modelo integral de proyección poblacional (IPM) simple, con un estadio continuo definido por el tamaño de los individuos, y su dinámica gobernada por la

supervivencia, el crecimiento y la fecundidad (Ec. 2.1). El modelo tiene dos procesos demográficos en función del tamaño: la supervivencia y el crecimiento, condicionado en haber sobrevivido (i.e., sub-*kernel* P – Ec. 2.3). La línea punteada de propágulos indica que existe un flujo masal proveniente de la vegetación circundante, y por lo tanto no hay restricciones de semillas. Entonces la fecundidad es el número de reclutas observados en  $t+1$  en función del número de individuos establecidos en  $t$  independientemente de su producción de semillas (i.e., sub-*kernel* F – Ec. 2.4).

### 2.2.2. Salida demográfica

Utilicé la media geométrica de la tasa de crecimiento poblacional realizada ( $\lambda_g$ ; la trayectoria poblacional *sensu* Gotelli y Ellison, 2006) durante 10 intervalos de tiempo como la salida demográfica de los IPMs, tanto a nivel de forma de vida como de especie. Las comunidades experimentales están sujetas a una gran variación abiótica y biótica, dada por las condiciones ambientales, pero también por los cambios en las interacciones biológicas (i.e., un número creciente de individuos a lo largo del tiempo). En este contexto, muchos autores destacan que los resultados demográficos transitorios a corto plazo son de mayor interés que las métricas asintóticas a largo plazo, como la típica tasa finita de crecimiento poblacional –  $\lambda$  – (Fox y Gurevitch, 2000; Hastings 2001; Koons et al., 2005; Koons, 2016; Jongejans et al., 2010). Durante períodos cortos a moderados, la tasa de crecimiento poblacional realizada –  $\lambda_t$  – describe la tasa de cambio en el tamaño poblacional dada por la relación entre el número de individuos en  $t+1$  y el número de individuos en  $t$ . Esta métrica demográfica, a diferencia de  $\lambda$  (Koons et al., 2017; Caswell, 2007), refleja la interacción entre la estructura poblacional y las tasas vitales. Para cuantificar la trayectoria poblacional promedio en el período transitorio, utilicé la media geométrica de  $\lambda_t$ , que se denota como  $\lambda_g$  (Gotelli y Ellison, 2006; Koons et al., 2017). Valores de  $\lambda_g$  mayores a 1 indican que las poblaciones están creciendo, mientras que valores menores a 1 indican que las poblaciones están en declive.

Para cuantificar la incertidumbre en los datos, seguí a Merow et al. (2014). Iteré el IPM de cada especie o forma de vida en cada comunidad experimental 100 veces, recalculando el *kernel* y el resultado demográfico ( $\lambda_g$ ) con parámetros re-muestreados de sus distribuciones estimadas en cada iteración. La media y el desvío estándar de las distribuciones de los parámetros se obtuvieron de los modelos de regresión para las funciones de supervivencia, crecimiento y fecundidad (Figuras A2.1, A2.2, A2.3, A2.4, A2.5, A2.6 - Apéndice 2.1), y se proporcionan en el Apéndice 2.1. Las condiciones iniciales para los IPMs (i.e., vectores de clases de tamaño que describen la estructura poblacional inicial) fueron las observadas en campo durante el primer censo. Este es el número de individuos en cada comunidad experimental y su distribución de tamaño a lo largo del espectro continuo de tamaños en el tiempo inicial ( $t$ ). Utilicé el paquete *ipmr* (Levin et al., 2021) para implementar los IPMs en R (R Core Team, 2022).

Realicé un ANOVA utilizando 100 repeticiones de la salida demográfica ( $\lambda_g$ ) como variable de respuesta, y la interacción entre la condición de pastoreo y la fisonomía de la vegetación como variable explicativa de efectos fijos. Todos los análisis se realizaron en R (R Core Team, 2019). Utilicé el paquete *car* (Fox, 2007) para el ANOVA, y posteriormente realicé una comparación de medias mediante pruebas de contrastes *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ) utilizando el paquete *emmeans* (Lenth, 2020).

### 2.2.3. Experimento de respuesta de tabla de vida (LTRE)

Para analizar la importancia relativa de las tasas vitales que controlan el crecimiento poblacional, realicé un análisis de perturbación sobre la tasa de crecimiento poblacional asintótica ( $\lambda$ ) utilizando parámetros medios de las funciones de tasas vitales (Cuadros A2.1,

A2.2, A2.3, A2.4, A2.5, A2.6 - Apéndice 2.1). Este procedimiento se usa comúnmente para descomponer las diferencias observadas en  $\lambda$  en contribuciones de las tasas vitales. En la literatura existen métodos para descomponer la diferencia en los resultados demográficos entre comunidades durante el período transitorio (e.g., Koons et al., 2016, 2017), pero estos han sido desarrollados para modelos matriciales pequeños (i.e., matrices 2x2). Los procedimientos para análisis de perturbación para IPMs son más directos para  $\lambda$  asintótica que para  $\lambda_g$  transitoria. Además, en nuestro experimento las diferencias entre  $\lambda$  y  $\lambda_g$  son insignificantes -excepto para *Senecio filaginoides*- (Cuadro A2.1 - Apéndice 2.2). Aquí seguimos el enfoque de sub-*kernel* aditivo con los códigos proporcionados por Griffith (2017) para realizar un experimento de respuesta de tabla de vida (LTRE; Caswell 2000). Este enfoque examina por separado la contribución de los sub-*kernels* discretizados P (i.e., supervivencia/crecimiento) y F (i.e., fecundidad) que subyacen al *kernel* principal K (Ellner y Rees 2006; Dalglish et al., 2011) a las diferencias observadas en  $\lambda$  entre las comunidades experimentales.

### 2.3. Resultados

Esta sección tiene tres apartados. En el primero describo los resultados de las funciones de las tasas vitales (crecimiento, supervivencia y fecundidad) de las tres especies de pastos y las tres especies de arbustos dominantes en la estepa Patagónica. Con los parámetros de estas funciones, que se encuentran en el Apéndice 2.1, parametrizé los IPMs de cada especie. En el segundo apartado muestro el valor de la media geométrica de la tasa de crecimiento realizada ( $\lambda_g$ ) resultante de cada IPM. En el tercer apartado muestro los resultados del

experimento de tabla de vida (LTRE) que señala la importancia relativa de cada sub-*kernel* para explicar las diferencias en  $\lambda$ . Los valores de  $\lambda$  se encuentran en el Apéndice 2.2.

### 2.3.1. Funciones de tasas vitales

Las funciones de las tasas vitales de *Poa ligularis* están resumidas en la Figura 2.2. La función de crecimiento que tiene el tamaño en t+1 como variable respuesta tuvo únicamente efectos simples estadísticamente significativos de sus variables explicativas (Cuadro 2.1a). Esto significa que la pendiente es igual para todos los tratamientos, pero los interceptos cambian entre condiciones de pastoreo y fisionomías de la vegetación (Figura 2.2a). Para la regresión logística de la función de supervivencia fueron estadísticamente significativos el tamaño en t y la condición de pastoreo, pero no la fisionomía de la vegetación (Cuadro 2.1b). En este sentido, la supervivencia de individuos pequeños fue mayor en clausura que en pastoreo. Para la función de fecundidad sólo la fisionomía de la vegetación fue estadísticamente significativa (Cuadro 2.1c) y el número de reclutas per cápita fue mayor en arbustales y en la comunidad sin vegetación que en la comunidad mixta o el pastizal (Figura 2.2c). Los parámetros de todas las funciones de tasas vitales de *Poa ligularis* están en el Cuadro A2.1 – Apéndice 2.1).

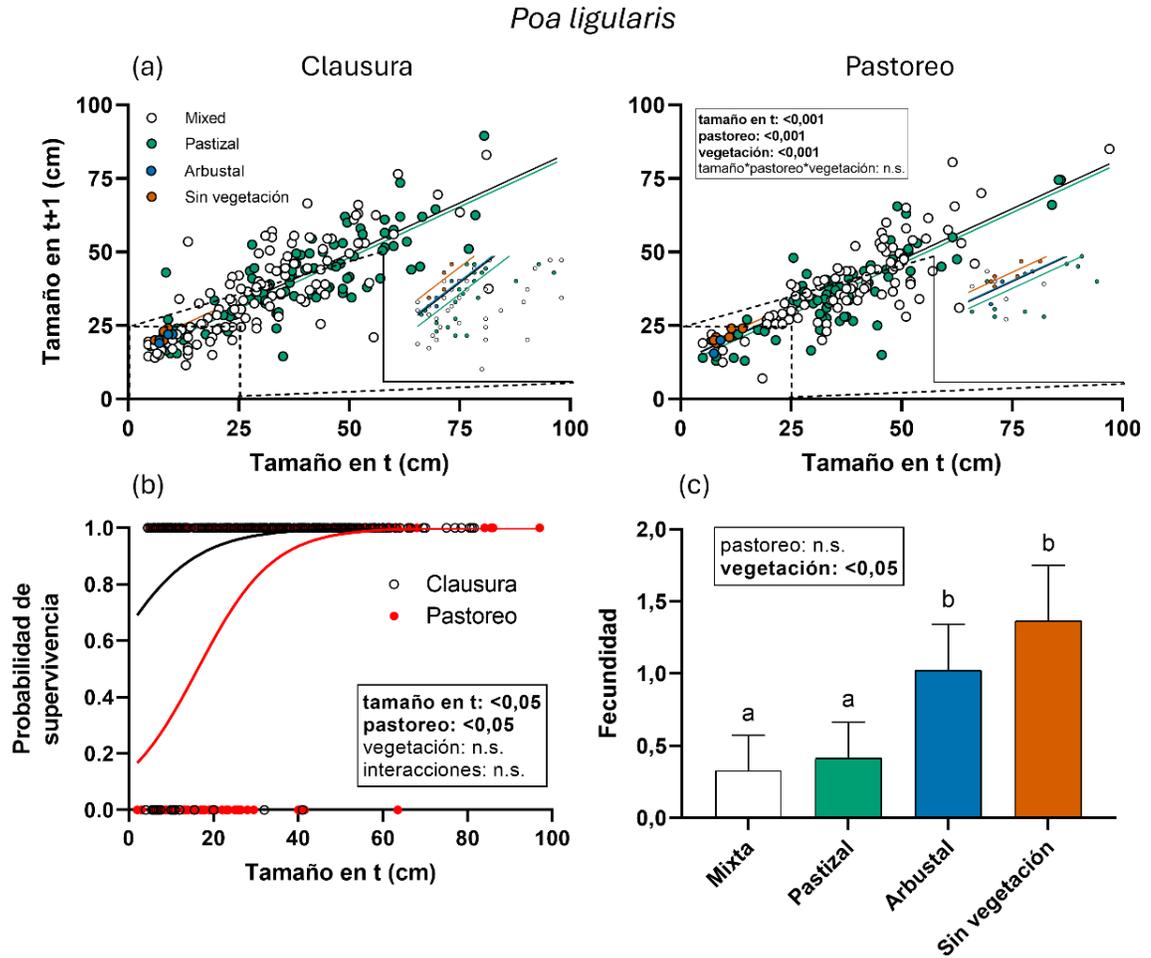


Figura 2.2. Funciones de tasas vitales de *Poa ligularis*. El panel (a) corresponde a la función de crecimiento, sin pastoreo (izquierda) y con pastoreo (derecha). El gráfico principal muestra todo el rango de tamaños y el recuadro muestra la porción del rango donde todos los tratamientos tienen individuos, de 0 a 25 cm. El panel (b) corresponde a la función de supervivencia. El panel (c) corresponde a la función de fecundidad (i.e., reclutas *per cápita*). Las barras de error muestran la desviación estándar. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias utilizando la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). En todos los gráficos solo se muestran las variables que fueron estadísticamente significativas, y el valor-p se muestra en las tablas internas.

Cuadro 2.1. Análisis estadístico de las funciones de tasas vitales del pasto *Poa ligularis* que se muestran en la Figura 2.2 para (a) supervivencia, (b) crecimiento, y (c) fecundidad. En todos los casos se muestra el modelo estadístico final del proceso de selección, la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ), los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En **negrita** se indican valores significativos.

(a) Función de crecimiento de *Poa ligularis*


---

Tamaño final *Poa ligularis* ~ tamaño inicial + pastoreo + vegetación + (1 | bloque/pastoreo)

---

| Factores fijos  | $\chi^2$     | df       | Valor-p                    |
|-----------------|--------------|----------|----------------------------|
| <b>tamaño</b>   | <b>876</b>   | <b>1</b> | <b>2,2 e<sup>-16</sup></b> |
| <b>pastoreo</b> | <b>15,98</b> | <b>1</b> | <b>6,38 e<sup>-5</sup></b> |
| vegetación      | 15,81        | 3        | 0,001                      |

---

(b) Función de supervivencia de *Poa ligularis*


---

Supervivencia *Poa ligularis* ~ tamaño \* pastoreo \* vegetación + (1 | bloque/pastoreo)

---

| Factores fijos             | $\chi^2$      | df       | Valor-p                     |
|----------------------------|---------------|----------|-----------------------------|
| <b>tamaño</b>              | <b>5,2215</b> | <b>1</b> | <b>2,23 e<sup>-02</sup></b> |
| <b>pastoreo</b>            | <b>6,2421</b> | <b>1</b> | <b>1,25 e<sup>-02</sup></b> |
| vegetación                 | 0,4535        | 3        | 0,92898                     |
| tamaño*condición           | 0,0654        | 1        | 0,79819                     |
| tamaño*vegetación          | 0,2502        | 3        | 0,96911                     |
| pastoreo*vegetación        | 0,2711        | 3        | 0,96537                     |
| tamaño*pastoreo*vegetación | 0,101         | 3        | 0,99172                     |

---

c) Función de fecundidad de *Poa ligularis*


---

Fecundidad *Poa ligularis* ~ pastoreo + vegetación + (1 | bloque/pastoreo)

---

| Factores fijos | $\chi^2$      | df       | Valor-p        |
|----------------|---------------|----------|----------------|
| pastoreo       | 0,3323        | 1        | 0,5643         |
| vegetación     | <b>9.5175</b> | <b>3</b> | <b>0,02315</b> |

---

Las funciones de las tasas vitales de *Pappostipa speciosa* están resumidas en la Figura 2.3.

Para la función de crecimiento solo los efectos simples del tamaño en t y del pastoreo fueron estadísticamente significativos (Cuadro 2.2a). Es decir que la pendiente es igual para todos

los tratamientos, pero los interceptos cambian entre condiciones de pastoreo (Figura 2.3a). Para la regresión logística de la función de supervivencia fueron estadísticamente significativos el tamaño en t y la condición de pastoreo, pero no la fisionomía de la vegetación (Cuadro 2.2b). Los resultados muestran que la supervivencia de individuos pequeños fue mayor en clausura que en pastoreo (Figura 2.3b). Para la función de fecundidad sólo la fisionomía de la vegetación fue estadísticamente significativa (Cuadro 2.2c) y el número de reclutas per cápita fue mayor en arbustales y en la comunidad sin vegetación que en la comunidad mixta o el pastizal (Figura 2.3c). Los parámetros de todas las funciones de tasas vitales de *Pappostipa speciosa* están en el Cuadro A2.2 – Apéndice 2.1.

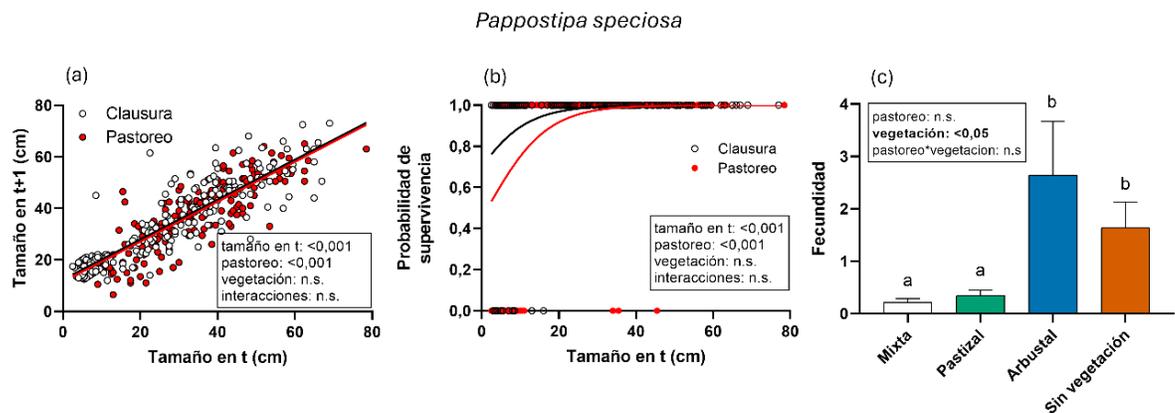


Figura 2.3. Funciones de tasas vitales de *Pappostipa speciosa*. El panel (a) corresponde a la función de crecimiento. El panel (b) corresponde a la función de supervivencia. El panel (c) corresponde a la función de fecundidad (i.e., reclutas *per cápita*). Las barras de error muestran la desviación estándar. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias utilizando la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). En todos los gráficos solo se muestran las variables que fueron estadísticamente significativas, y el valor-p se muestra en las tablas internas.

Cuadro 2.2. Análisis estadístico de las funciones de tasas vitales del pasto *Pappostipa speciosa* que se muestran en la Figura 2.3 para (a) supervivencia, (b) crecimiento, y (c) fecundidad. En todos los casos se muestra el modelo estadístico final del proceso de selección, la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ), los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En **negrita** se indican valores significativos.

(a) Función de crecimiento de *Pappostipa speciosa*


---

Tamaño final *Pappostipa speciosa* ~ tamaño inicial + pastoreo + (1 | bloque/pastoreo)

---

| Factores fijos  | $\chi^2$         | df       | Valor-p                     |
|-----------------|------------------|----------|-----------------------------|
| <b>tamaño</b>   | <b>3064,1007</b> | <b>1</b> | <b>2,20 e<sup>-16</sup></b> |
| <b>pastoreo</b> | <b>4,7053</b>    | <b>1</b> | <b>3,01 e<sup>-02</sup></b> |

---

(b) Función de supervivencia *Pappostipa speciosa*


---

Supervivencia *Pappostipa speciosa* ~ tamaño + pastoreo + (1 | bloque/pastoreo)

---

| Factores fijos  | $\chi^2$       | df       | Valor-p                     |
|-----------------|----------------|----------|-----------------------------|
| <b>tamaño</b>   | <b>32,8925</b> | <b>1</b> | <b>9,74 e<sup>-09</sup></b> |
| <b>pastoreo</b> | <b>9,7628</b>  | <b>1</b> | <b>1,78 e<sup>-03</sup></b> |

---

(c) Función de fecundidad de *Pappostipa speciosa*


---

Fecundidad *Pappostipa speciosa* ~ vegetación + (1 | bloque/pastoreo)

---

| Factores fijos    | $\chi^2$      | df       | Valor-p          |
|-------------------|---------------|----------|------------------|
| <b>vegetación</b> | <b>14,473</b> | <b>3</b> | <b>0,0023266</b> |

---

Las funciones de las tasas vitales de *Pappostipa humilis* están resumidas en la Figura 2.4. Para la función de crecimiento solo el efecto simple del tamaño en t fue estadísticamente significativo (Cuadro 2.3a). Es decir que la pendiente y el intercepto es igual para todos los tratamientos (Figura 2.4a). Para la regresión logística de la función de supervivencia también fue estadísticamente significativos únicamente el tamaño en t (Cuadro 2.3b). Los resultados muestran que la supervivencia de individuos pequeños fue menor que la de individuos

grandes, pero siempre superior al 85% (Figura 2.4b). Para la función de fecundidad tanto la condición de pastoreo como la fisionomía de la vegetación fueron estadísticamente significativas (Cuadro 2.3c). El número de reclutas per cápita fue mayor en pastoreo que en clausura, y mayor arbustales y en la comunidad sin vegetación que en la comunidad mixta o el pastizal (Figura 2.4c). Los parámetros de todas las funciones de tasas vitales de *Pappostipa humilis* están en el Cuadro A2.3 – Apéndice 2.1.

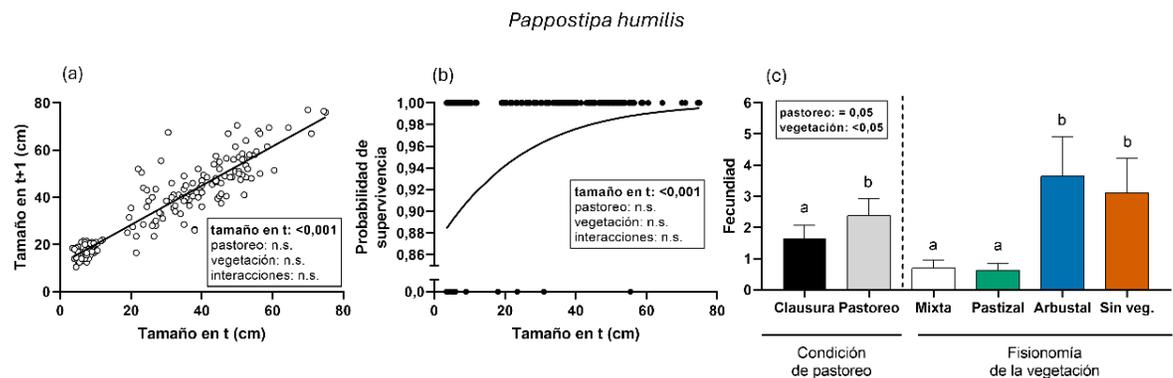


Figura 2.4. Funciones de tasas vitales de *Pappostipa humilis*. El panel (a) corresponde a la función de crecimiento. El panel (b) corresponde a la función de supervivencia. El panel (c) corresponde a la función de fecundidad (i.e., reclutas *per cápita*). Las barras de error muestran la desviación estándar. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias utilizando la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). En todos los gráficos solo se muestran las variables que fueron estadísticamente significativas, y el valor-p se muestra en las tablas internas.

Cuadro 2.3. Análisis estadístico de las funciones de tasas vitales del pasto *Pappostipa humilis* que se muestran en la Figura 2.4 para (a) supervivencia, (b) crecimiento, y (c) fecundidad. En todos los casos se muestra el modelo estadístico final del proceso de selección, la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ), los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En **negrita** se indican valores significativos.

(a) Función de crecimiento de *Pappostipa humilis*


---

Tamaño final *Pappostipa humilis* ~ tamaño inicial + (1 | bloque/pastoreo)

---

| Factores fijos | $\chi^2$      | df       | Valor-p                     |
|----------------|---------------|----------|-----------------------------|
| <b>tamaño</b>  | <b>2051,2</b> | <b>1</b> | <b>2,20 e<sup>-16</sup></b> |

---

(b) Función de supervivencia *Pappostipa humilis*


---

Supervivencia *Pappostipa humilis* ~ tamaño + (1 | bloque/pastoreo)

---

| Factores fijos | $\chi^2$    | df       | Valor-p                     |
|----------------|-------------|----------|-----------------------------|
| <b>tamaño</b>  | <b>4,53</b> | <b>1</b> | <b>3,32 e<sup>-02</sup></b> |

---

(c) Función de fecundidad de *Pappostipa humilis*


---

Fecundidad *Pappostipa humilis* ~ pastoreo + vegetación + (1 | bloque/pastoreo)

---

| Factores fijos    | $\chi^2$      | df       | Valor-p        |
|-------------------|---------------|----------|----------------|
| <b>pastoreo</b>   | <b>3,7311</b> | <b>1</b> | <b>0,05341</b> |
| <b>vegetación</b> | <b>10,777</b> | <b>3</b> | <b>0,013</b>   |

---

Las funciones de las tasas vitales de *Azorella prolifera* están resumidas en la Figura 2.5. Para la función de crecimiento la interacción entre tamaño en t, la condición de pastoreo y la fisionomía de la vegetación fueron estadísticamente significativos (Cuadro 2.4a). Es decir que la pendiente y el intercepto es diferente para todos los tratamientos (Figura 2.5a). Para la regresión logística de la función de supervivencia fue estadísticamente significativa la interacción entre el tamaño inicial y la condición de pastoreo. Además el termino cuadrático fue significativo y el modelo que lo contiene tuvo menor BIC que el que no lo contiene y por

lo tanto fue seleccionado (Cuadro 2.4b). Los resultados muestran que la supervivencia de individuos pequeños fue menor en pastoreo que en clausura, pero la supervivencia de individuos grandes fue mayor (Figura 2.5b). Para la función de fecundidad solo la fisionomía de la vegetación fue estadísticamente significativa (Cuadro 2.4c). El número de reclutas per cápita fue mayor en pastizales que en las otras fisionomías (Figura 2.5c). Los parámetros de todas las funciones de tasas vitales de *Azorella prolifera* están en el Cuadro A2.4 – Apéndice 2.1.

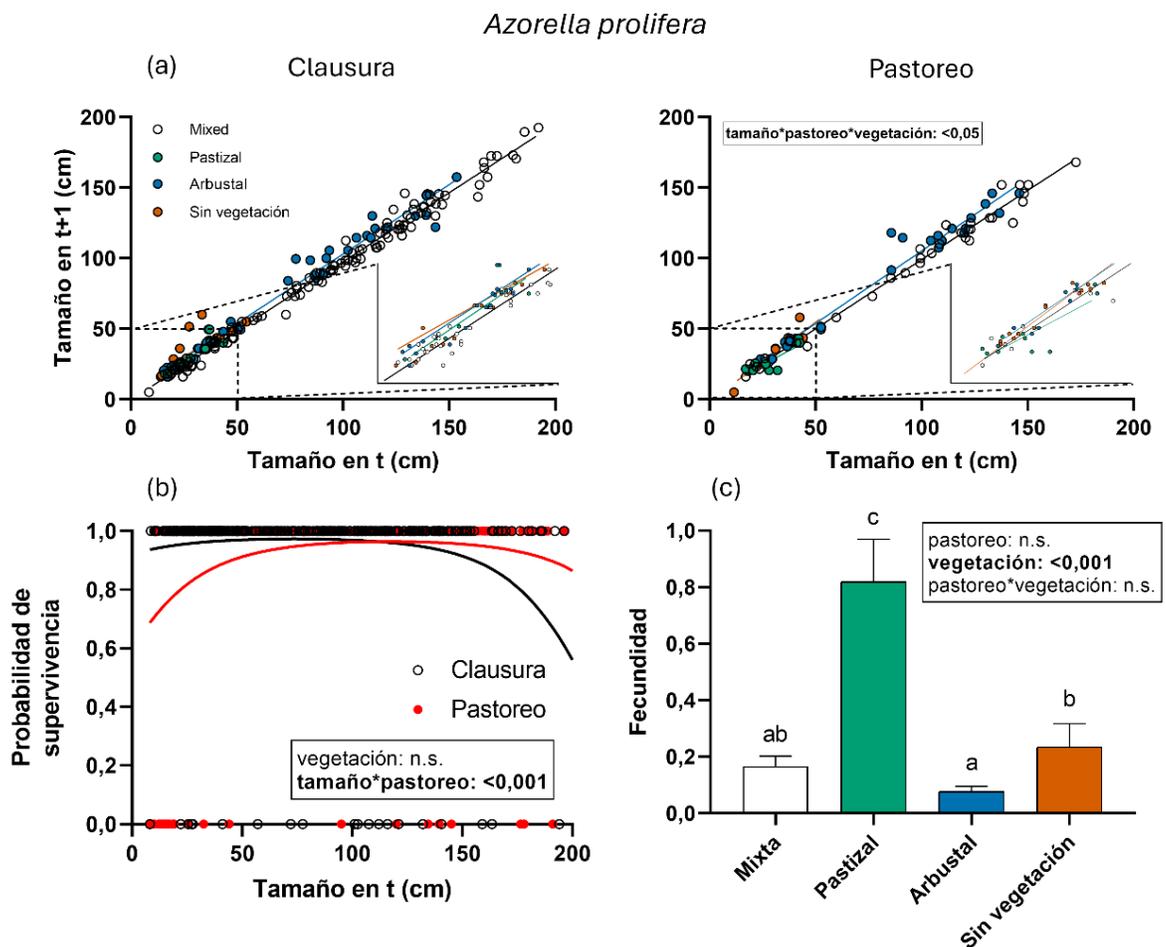


Figura 2.5. Funciones de tasas vitales de *Azorella prolifera*. El panel (a) corresponde a la función de crecimiento, sin pastoreo (izquierda) y con pastoreo (derecha). El gráfico principal muestra todo el rango de tamaños y el recuadro muestra la porción del rango donde todos los tratamientos tienen individuos, de 0 a 50 cm. El panel (b) corresponde a la función de supervivencia. El panel (c)

corresponde a la función de fecundidad (i.e., reclutas *per cápita*). Las barras de error muestran la desviación estándar. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias utilizando la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). En todos los gráficos solo se muestran las variables que fueron estadísticamente significativas, y el valor-p se muestra en las tablas internas.

Cuadro 2.4. Análisis estadístico de las funciones de tasas vitales del pasto *Azorella prolifera* que se muestran en la Figura 2.5 para (a) supervivencia, (b) crecimiento, y (c) fecundidad. En todos los casos se muestra el modelo estadístico final del proceso de selección, la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ), los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos.

(a) Función de crecimiento de *Azorella prolifera*

| tamaño final <i>Azorella prolifera</i> ~ tamaño inicial * pastoreo * vegetación + (1   bloque/pastoreo) |               |          |                  |
|---|---------------|----------|------------------|
| Factores fijos  | $\chi^2$      | df       | Valor-p          |
| <b>tamaño*pastoreo*vegetación</b>   | <b>9,7563</b> | <b>3</b> | <b>0,0207558</b> |

(b) Función de supervivencia *Azorella prolifera*

| Supervivencia <i>Azorella prolifera</i> ~ tamaño * pastoreo + I(tamaño^2) + (1   bloque/pastoreo) |               |          |                              |
|---|---------------|----------|------------------------------|
| Factores fijos  | $\chi^2$      | df       | Valor-p                      |
| <b>I(tamaño^2)</b>  | <b>36,198</b> | <b>1</b> | <b>1,783 e<sup>-09</sup></b> |
| <b>tamaño*pastoreo</b>  | <b>12,443</b> | <b>1</b> | <b>0,0004196</b>             |

(c) Función de fecundidad de *Azorella prolifera*

| Fecundidad <i>Azorella prolifera</i> ~ pastoreo + vegetación + (1   bloque/pastoreo) |                |          |                    |
|--|----------------|----------|--------------------|
| Factores fijos   | $\chi^2$       | df       | Valor-p            |
| pastoreo   | 2,7243         | 1        | 0,09883            |
| <b>vegetación</b>  | <b>29,8116</b> | <b>3</b> | <b>0,000001512</b> |

Las funciones de las tasas vitales de *Adesmia volckmanii* están resumidas en la Figura 2.6. Para la función de crecimiento la interacción entre tamaño en t, la condición de pastoreo y la fisionomía de la vegetación fueron estadísticamente significativos (Cuadro 2.5a). Es decir que la pendiente y el intercepto es diferente para todos los tratamientos (Figura 2.6a). Para la regresión logística de la función de supervivencia, solo el tamaño en t fue estadísticamente significativo (Cuadro 2.5b). Los resultados muestran que la supervivencia de individuos pequeños fue menor que la de individuos grandes, pero siempre fue mayor al 95% (Figura 2.6b). Para la función de fecundidad solo la fisionomía de la vegetación fue estadísticamente significativa (Cuadro 2.5c). El número de reclutas per cápita fue mayor en pastizales y en la comunidad sin vegetación que las otras fisionomías (Figura 2.6c). Los parámetros de todas las funciones de tasas vitales de *Adesmia volckmanii* están en el Cuadro A2.5 – Apéndice 2.1.

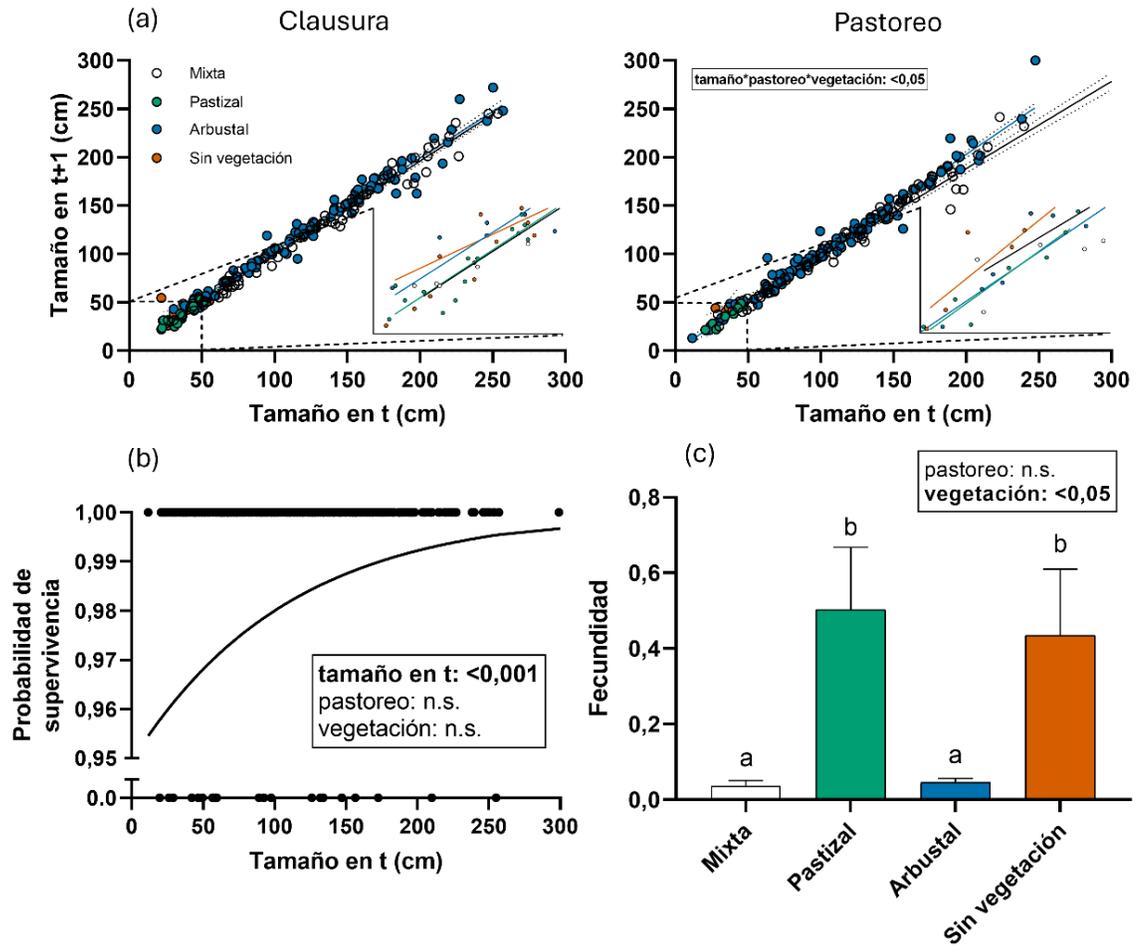
*Adesmia volckmanii*

Figura 2.6. Funciones de tasas vitales de *Adesmia volckmanii*. El panel (a) corresponde a la función de crecimiento, sin pastoreo (izquierda) y con pastoreo (derecha). El gráfico principal muestra todo el rango de tamaños y el recuadro muestra la porción del rango donde todos los tratamientos tienen individuos, de 0 a 50 cm. El panel (b) corresponde a la función de supervivencia. El panel (c) corresponde a la función de fecundidad (i.e., reclutas *per cápita*). Las barras de error muestran la desviación estándar. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias utilizando la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). En todos los gráficos solo se muestran las variables que fueron estadísticamente significativas, y el valor-p se muestra en las tablas internas.

Cuadro 2.5. Análisis estadístico de las funciones de tasas vitales del pasto *Adesmia volckmanii* que se muestran en la Figura 2.6 para (a) supervivencia, (b) crecimiento, y (c) fecundidad. En todos los casos se muestra el modelo estadístico final del proceso de selección, la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ), los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos.

(a) Función de crecimiento de *Adesmia volckmanii*

| tamaño final <i>Adesmia volckmanii</i> ~ tamaño inicial * pastoreo * vegetación<br>+ (1   bloque/pastoreo) |                |          |                 |
|--|----------------|----------|-----------------|
| Factores fijos   | $\chi^2$       | df       | Valor-p         |
| <b>tamaño*pastoreo*vegetación</b>  | <b>12,6407</b> | <b>3</b> | <b>0,005482</b> |

(b) Función de supervivencia *Adesmia volckmanii*

| Supervivencia <i>Adesmia volckmanii</i> ~ tamaño + pastoreo + vegetación + (1   bloque/pastoreo) |               |          |                             |
|--|---------------|----------|-----------------------------|
| Factores fijos   | $\chi^2$      | df       | Valor-p                     |
| <b>tamaño</b>  | <b>4,6366</b> | <b>1</b> | <b>3,13 e<sup>-02</sup></b> |
| pastoreo   | 0,2828        | 1        | 0,594862                    |
| vegetación   | 5,7132        | 3        | 0,126428                    |

(c) Función de fecundidad de *Adesmia volckmanii*

| Fecundidad <i>Adesmia volckmanii</i> ~ vegetación + (1   bloque/pastoreo) |                |          |                 |
|---|----------------|----------|-----------------|
| Factores fijos  | $\chi^2$       | df       | Valor-p         |
| <b>vegetación</b>   | <b>12,8074</b> | <b>3</b> | <b>0,005072</b> |

Las funciones de las tasas vitales de *Senecio filaginoides* están resumidas en la Figura 2.7.

Para la función de crecimiento, solo el tamaño en t fue estadísticamente significativo (Cuadro

2.6a). Es decir que la pendiente y el intercepto es igual para todos los tratamientos (Figura 2.7a). Para la regresión logística de la función de supervivencia, los efectos simples del tamaño en  $t$  y la vegetación fueron estadísticamente significativo. Además el termino cuadrático fue significativo y el modelo que lo contiene tuvo menor BIC que el que no lo contiene y por lo tanto fue seleccionado (Cuadro 2.6b). Los resultados muestran que la supervivencia de individuos pequeños fue menor en el pastizal y la comunidad mixta, que en el arbustal y la comunidad sin vegetación (Figura 2.7b). Para la función de fecundidad solo la fisionomía de la vegetación fue estadísticamente significativa (Cuadro 2.6c). El número de reclutas per cápita fue mayor en la comunidad sin vegetación, luego en el arbustal, y no hubo diferencias entre el pastizal y la comunidad mixta (Figura 2.7c). Los parámetros de todas las funciones de tasas vitales de *Senecio filaginoides* están en el Cuadro A2.6 – Apéndice 2.1).

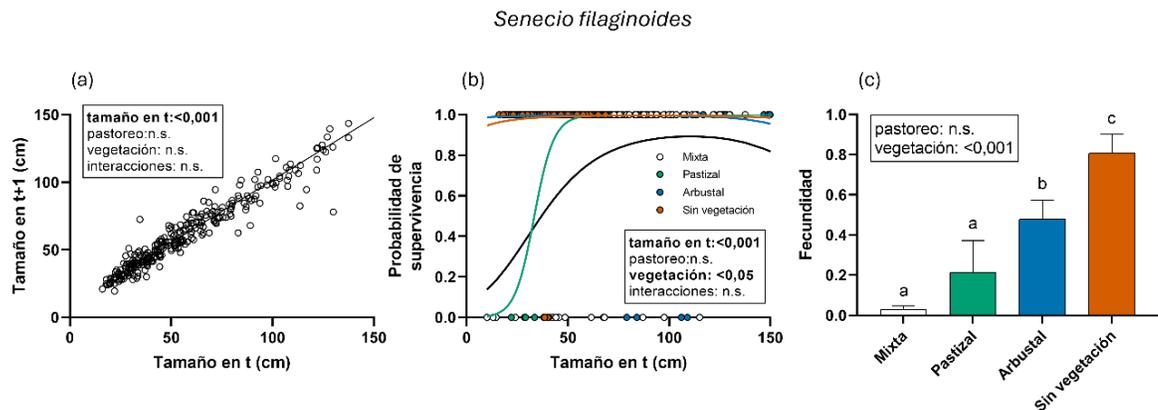


Figura 2.7. Funciones de tasas vitales de *Senecio filaginoides*. El panel (a) corresponde a la función de crecimiento, el panel (b) corresponde a la función de supervivencia, y el panel (c) corresponde a la función de fecundidad (i.e., reclutas *per cápita*). Las barras de error muestran la desviación estándar. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias utilizando la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). En todos los gráficos solo se muestran las variables que fueron estadísticamente significativas, y el valor- $p$  se muestra en las tablas internas.

Cuadro 2.6. Análisis estadístico de las funciones de tasas vitales del pasto *Senecio filaginoides* que se muestran en la Figura 2.7 para (a) supervivencia, (b) crecimiento, y (c) fecundidad. En todos los casos se muestra el modelo estadístico final del proceso de selección, la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ), los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos.

(a) Función de crecimiento de *Senecio filaginoides*

---

tamaño final *Senecio filaginoides* ~ tamaño inicial + (1 | bloque/pastoreo)

---

| Factores fijos | $\chi^2$       | df       | Valor-p                     |
|----------------|----------------|----------|-----------------------------|
| <b>tamaño</b>  | <b>3878,78</b> | <b>1</b> | <b>2,20 e<sup>-16</sup></b> |

---

(b) Función de supervivencia *Senecio filaginoides*

---

Supervivencia *Senecio filaginoides* ~ tamaño \* pastoreo \* vegetación + I(tamaño<sup>2</sup>) + (1 | bloque/pastoreo)

---

| Factores fijos               | $\chi^2$      | df       | Valor-p                     |
|------------------------------|---------------|----------|-----------------------------|
| <b>tamaño</b>                | <b>0,7688</b> | <b>1</b> | <b>3,81 e<sup>-01</sup></b> |
| pastoreo                     | 0,3323        | 1        | 0,5643                      |
| <b>vegetación</b>            | <b>9,8994</b> | <b>3</b> | <b>0,01944</b>              |
| <b>I(tamaño<sup>2</sup>)</b> | <b>4,814</b>  | <b>1</b> | <b>0,02823</b>              |
| tamaño*pastoreo              | 0,2828        | 1        | 0,594862                    |
| tamaño*vegetación            | 2,3563        | 3        | 0,50181                     |
| pastoreo*vegetación          | 0,1004        | 3        | 0,99179                     |
| tamaño*pastoreo*vegetación   | 1,419         | 3        | 0,70108                     |

---

(c) Función de fecundidad de *Senecio filaginoides*

---

Fecundidad *Senecio filaginoides* ~ vegetación + (1 | bloque/pastoreo)

---

| Factores fijos    | $\chi^2$      | df       | Valor-p                     |
|-------------------|---------------|----------|-----------------------------|
| <b>vegetación</b> | <b>34,783</b> | <b>3</b> | <b>1,35 e<sup>-07</sup></b> |

---

### 2.3.2. Media geométrica de la tasa de crecimiento poblacional realizada ( $\lambda_g$ )

A nivel de forma de vida, los resultados muestran que el  $\lambda_g$  de los pastos aumentó solo con la remoción de pastos tanto en comunidades pastoreadas como no pastoreadas (Figura 2.8a). Sin embargo, hubo diferentes respuestas de los pastos a la condición de pastoreo en el análisis a nivel de especie. El  $\lambda_g$  de *Poa ligularis* disminuyó con el pastoreo incluso por debajo del umbral de viabilidad (i.e.,  $\lambda_g < 1$ ) (Figura 2.9a). En cambio, el  $\lambda_g$  de *Pappostipa speciosa* no cambió entre condiciones de pastoreo y fue, en promedio, mayor en la comunidad arbustal que en el tratamiento sin vegetación (Figura 2.9b). El  $\lambda_g$  de *Pappostipa humilis* aumentó con el pastoreo en todas las fisonomías de vegetación (Figura 2.9c). El valor de los estadísticos por forma de vida y por especie de pasto se muestra en el Cuadro 2.7a y en el Cuadro 2.8abc respectivamente.

Los arbustos a nivel de forma de vida mostraron que el  $\lambda_g$  aumentó con la remoción de arbustos tanto en comunidades pastoreadas como no pastoreadas (Figura 2.8b). Sin embargo, encontré que ésta no es una respuesta general de las tres especies dominantes. Solo el  $\lambda_g$  de *Azorella prolifera* (Figura 2.9d) y *Adesmia volckmanii* (Figura 2.9e) aumentó con la remoción de arbustos y la remoción total. Llamativamente, el aumento en el  $\lambda_g$  de *Azorella prolifera* fue mayor en la comunidad de pastizal que en la comunidad sin vegetación. Sin embargo, bajo condiciones de pastoreo, el  $\lambda_g$  disminuyó en todas las fisonomías de vegetación. En cambio, el  $\lambda_g$  de *Adesmia volckmanii* solo fue afectado por la fisonomía de la vegetación (i.e., aumentó con la remoción de pastos y de toda la vegetación). *Senecio filaginoides* se diferenció de las otras especies de arbustos: los valores promedio de  $\lambda_g$  aumentaron más después de la remoción de pastos que de arbustos (Figura 2.9f). En este sentido, las poblaciones de *Senecio filaginoides* no fueron viables ni en las comunidades

mixtas ni en las de pastizal, pero crecieron tanto en las comunidades de arbustal como en las comunidades sin vegetación. El pastoreo no tuvo efecto en el  $\lambda_g$  de *Senecio*. El valor de los estadísticos por forma de vida y por especie de arbusto se muestra en el Cuadro 2.7b y en el Cuadro 2.8def respectivamente.

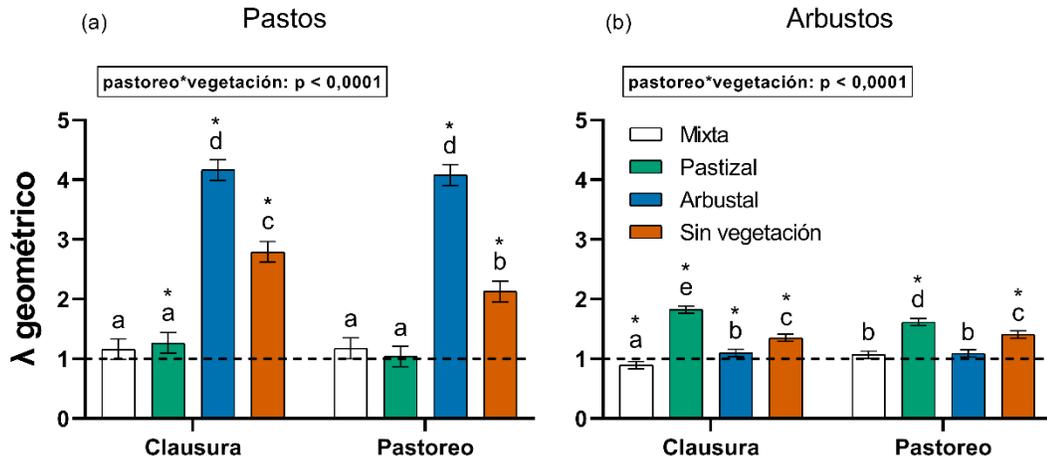


Figura 2.8. Efectos a nivel de forma de vida de los cambios experimentales en la fisonomía de la vegetación en condiciones con y sin pastoreo sobre la media geométrica de la tasa de crecimiento poblacional realizada ( $\lambda_g$ ) en 10 intervalos de tiempo para (a) pastos y (b) arbustos. La línea discontinua indica el umbral de 1, por encima del cual las poblaciones crecen, lo que indica que los *buffers* ecológicos operaron, y por debajo del cual las poblaciones disminuyen, lo que indica que los *buffers* no actuaron. Las barras de error corresponden al IC95% del resultado demográfico de 100 iteraciones de los IPMs. Los asteriscos indican que el IC95% no se superpone con  $\lambda_g = 1$ . La tabla interna muestra la significancia estadística de las variables explicativas. Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias utilizando la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). Ver los resultados del análisis estadístico en el Cuadro 2.7.

Cuadro 2.7. Análisis estadístico para los resultados de la Figura 2.8 para (a) pastos y (b) arbustos. Se muestra el modelo estadístico, la significancia de los factores fijos, el estadístico F, los grados de libertad (df) y la significancia de la prueba. En negrita se indican valores significativos.

(a) Lambda geométrico ( $\lambda_g$ ) de pastos

---

$\lambda_g$  pastos ~ pastoreo \* vegetación

---

| Factores fijos             | F             | df num, den   | Valor-p                     |
|----------------------------|---------------|---------------|-----------------------------|
| pastoreo                   | NA            | NA            | NA                          |
| vegetación                 | NA            | NA            | NA                          |
| <b>pastoreo*vegetación</b> | <b>9,8562</b> | <b>3, 792</b> | <b>2,19 e<sup>-16</sup></b> |

---

(b) Lambda geométrico ( $\lambda_g$ ) de arbustos

---

$\lambda_g$  arbustos ~ pastoreo \* vegetación

---

| Factores fijos             | F            | df num, den   | Valor-p                     |
|----------------------------|--------------|---------------|-----------------------------|
| pastoreo                   | NA           | NA            | NA                          |
| vegetación                 | NA           | NA            | NA                          |
| <b>pastoreo*vegetación</b> | <b>36,21</b> | <b>3, 792</b> | <b>2,20 e<sup>-16</sup></b> |

---

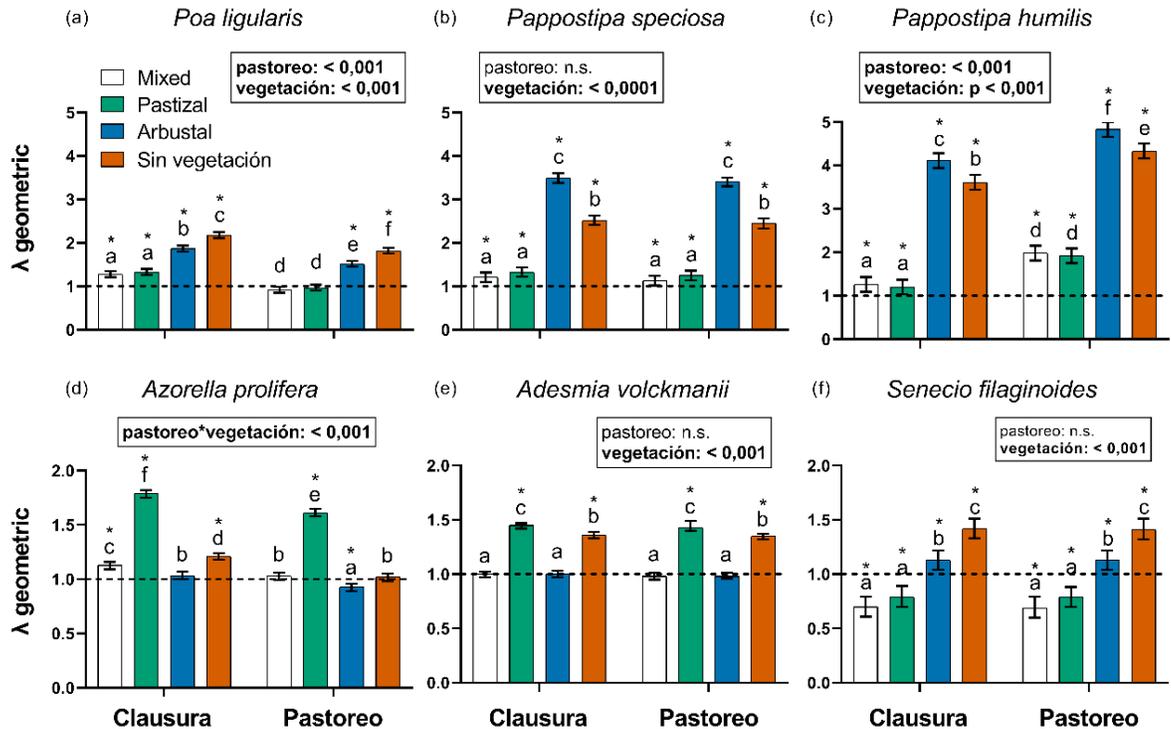


Figura 2.9. Efectos a nivel de especie de los cambios experimentales en la fisonomía de la vegetación en condiciones sin pastoreo y con pastoreo sobre la media geométrica de la tasa de crecimiento poblacional realizada ( $\lambda_g$ ) en los primeros 10 intervalos de tiempo para pastos (paneles superiores a, b, c) y arbustos (paneles inferiores d, e, f). La línea discontinua indica el umbral de 1, por encima del cual las poblaciones crecen, lo que indica que los *buffers* ecológicos operaron, y por debajo del cual las poblaciones disminuyen, lo que indica que los *buffer* no actuaron. Las barras de error corresponden al IC95% del resultado demográfico de 100 iteraciones de los IPMs. Los asteriscos indican que el IC95% no se superpone con  $\lambda_g = 1$ . Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias utilizando la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). La tabla interna muestra la significancia estadística de las variables explicativas. Ver los resultados del análisis estadístico en el Cuadro 2.8

Cuadro 2.8. Análisis estadístico para los resultados de la Figura 2.9 para (a) *Poa ligularis*, (b) *Pappostipa speciosa*, (c) *Pappostipa humilis*, (d) *Azorella prolifera*, (e) *Adesmia volckmanii*, (f) *Senecio filaginoides*. Se muestra el modelo estadístico, la significancia de los factores fijos, el estadístico F, los grados de libertad (df) y la significancia de la prueba. En negrita se indican valores significativos.

(a) Lambda geométrico ( $\lambda_g$ ) de *Poa ligularis*

| $\lambda_g$ <i>Poa ligularis</i> ~ pastoreo * vegetación |                |               |                             |
|--|----------------|---------------|-----------------------------|
| Factores fijos   | F              | df num, den   | Valor-p                     |
| <b>pastoreo</b>  | <b>49,0639</b> | <b>1, 792</b> | <b>5.30 e<sup>-12</sup></b> |
| <b>vegetación</b>  | <b>193,131</b> | <b>3, 792</b> | <b>2.20 e<sup>-16</sup></b> |
| pastoreo*vegetación                                      | 1,5477         | 3, 792        | 0,2                         |

(b) Lambda geométrico ( $\lambda_g$ ) de *Pappostipa speciosa*

| $\lambda_g$ <i>Pappostipa speciosa</i> ~ pastoreo * vegetación |                 |               |                             |
|--|-----------------|---------------|-----------------------------|
| Factores fijos   | F               | df num, den   | Valor-p                     |
| pastoreo   | 0,4978          | 1, 792        | 0,4807                      |
| <b>vegetación</b>  | <b>409,2047</b> | <b>3, 792</b> | <b>2,20 e<sup>-16</sup></b> |
| pastoreo*vegetación  | 0,25            | 3, 792        | 0,8565                      |

(c) Lambda geométrico ( $\lambda_g$ ) de *Pappostipa humilis*

| $\lambda_g$ <i>Pappostipa humilis</i> ~ pastoreo * vegetación |               |               |                             |
|---|---------------|---------------|-----------------------------|
| Factores fijos  | F             | df num, den   | Valor-p                     |
| <b>pastoreo</b>   | <b>35,98</b>  | <b>1, 792</b> | <b>3,02 e<sup>-09</sup></b> |
| <b>vegetación</b>   | <b>333,51</b> | <b>3, 792</b> | <b>2,20 e<sup>-16</sup></b> |
| pastoreo*vegetación   | 0,03          | 3, 792        | 0,565                       |

Cuadro 2.8. Continuación

(d) Lambda geométrico ( $\lambda_g$ ) de *Azorella prolifera*

| $\lambda_g$ <i>Azorella prolifera</i> ~ pastoreo * vegetación |             |               |               |
|---|-------------|---------------|---------------|
| Factores fijos  | F           | df num, den   | Valor-p       |
| pastoreo  | NA          | NA            | NA            |
| vegetación  | NA          | NA            | NA            |
| <b>pastoreo*vegetación</b>                                    | <b>5,81</b> | <b>3, 792</b> | <b>0,0006</b> |

(e) Lambda geométrico ( $\lambda_g$ ) de *Adesmia volckmanii*

| $\lambda_g$ <i>Adesmia volckmanii</i> ~ pastoreo * vegetación |               |               |                             |
|---|---------------|---------------|-----------------------------|
| Factores fijos  | F             | df num, den   | Valor-p                     |
| pastoreo  | 0,04          | 1, 792        | 0,83                        |
| <b>vegetación</b>   | <b>336,24</b> | <b>3, 792</b> | <b>2,20 e<sup>-16</sup></b> |
| pastoreo*vegetación   | 1,44          | 3, 792        | 0,22                        |

(f) Lambda geométrico ( $\lambda_g$ ) de *Senecio filaginoides*

| $\lambda_g$ <i>Senecio filaginoides</i> ~ pastoreo * vegetación |              |               |                             |
|---|--------------|---------------|-----------------------------|
| Factores fijos  | F            | df num, den   | Valor-p                     |
| pastoreo  | 0,0068       | 1, 792        | 0,93                        |
| <b>vegetación</b>   | <b>53,91</b> | <b>3, 792</b> | <b>2,20 e<sup>-16</sup></b> |
| pastoreo*vegetación   | 0,0013       | 3, 792        | 0,99                        |

### 2.3.3. Experimento de respuesta de tabla de vida (LTRE)

El LTRE para pastos y para arbustos (Cuadros 2.9 y 2.10, respectivamente) revela que, para una determinada condición de pastoreo, las diferencias observadas en  $\lambda$  entre las diferentes



Cuadro 2.10. Contribución relativa de cada sub-*kernel* (*P* para crecimiento/supervivencia y *F* para fecundidad) a las diferencias en la tasa de crecimiento poblacional asintótica ( $\lambda$ , ver Cuadro A2.1b – Apéndice 2.2) entre comunidades experimentales con cambios en su fisonomía vegetal bajo condiciones no pastoreadas y pastoreadas a partir del LTRE para arbustos: (a) *Azorella prolifera*, (b) *Adesmia volckmanii* y (c) *Senecio filaginoides*. Las celdas vacías representan combinaciones redundantes de condición de pastoreo y fisonomía de la vegetación.

| Poblacion de<br>↓ referencia ↓  |          |          | Clausura |   |          |      |          |      |         |      | Pastoreo |      |          |      |          |      |         |      |
|---------------------------------|----------|----------|----------|---|----------|------|----------|------|---------|------|----------|------|----------|------|----------|------|---------|------|
|                                 |          |          | Mixta    |   | Pastizal |      | Arbustal |      | No Veg. |      | Mixta    |      | Pastizal |      | Arbustal |      | No Veg. |      |
|                                 |          |          | P        | F | P        | F    | P        | F    | P       | F    | P        | F    | P        | F    | P        | F    | P       | F    |
| (a) <i>Azorella prolifera</i>   | Clausura | Mixta    |          |   | 0.01     | 0.99 | 0.18     | 0.82 | 0.3     | 0.7  | 0.99     | 0.01 | 0.18     | 0.82 | 0.64     | 0.36 | 0.68    | 0.32 |
|                                 |          | Pastizal |          |   |          |      | 0.00     | 1.00 | 0.01    | 0.99 |          |      | 0.94     | 0.06 | 0.13     | 0.87 | 0.16    | 0.84 |
|                                 |          | Arbustal |          |   |          |      |          |      | 0.06    | 0.94 |          |      |          |      | 0.98     | 0.02 | 0.34    | 0.66 |
|                                 |          | No Veg.  |          |   |          |      |          |      |         |      |          |      |          |      |          |      | 0.99    | 0.01 |
|                                 | Pastoreo | Mixta    |          |   |          |      |          |      |         |      |          |      | 0.04     | 0.96 | 0.27     | 0.73 | 0.61    | 0.39 |
|                                 |          | Pastizal |          |   |          |      |          |      |         |      |          |      |          |      | 0.01     | 0.99 | 0.03    | 0.97 |
|                                 |          | Arbustal |          |   |          |      |          |      |         |      |          |      |          |      |          |      | 0.76    | 0.24 |
|                                 |          | No Veg.  |          |   |          |      |          |      |         |      |          |      |          |      |          |      |         |      |
| (b) <i>Adesmia volckmanii</i>   | Clausura | Mixta    |          |   | 0.01     | 0.99 | 0.67     | 0.33 | 0.01    | 0.99 | 1.00     | 0.00 | 0.02     | 0.98 | 0.71     | 0.29 | 0.1     | 0.9  |
|                                 |          | Pastizal |          |   |          |      | 0.01     | 0.99 | 0.06    | 0.94 |          |      | 0.44     | 0.56 | 0.00     | 1.00 | 0.03    | 0.97 |
|                                 |          | Arbustal |          |   |          |      |          |      | 0.08    | 0.92 |          |      |          |      | 0.95     | 0.05 | 0.09    | 0.91 |
|                                 |          | No Veg.  |          |   |          |      |          |      |         |      |          |      |          |      |          |      | 0.58    | 0.42 |
|                                 | Pastoreo | Mixta    |          |   |          |      |          |      |         |      |          |      | 0.00     | 1.00 | 0.49     | 0.51 | 0.50    | 0.50 |
|                                 |          | Pastizal |          |   |          |      |          |      |         |      |          |      |          |      | 0.00     | 1.00 | 0.02    | 0.98 |
|                                 |          | Arbustal |          |   |          |      |          |      |         |      |          |      |          |      |          |      | 0.01    | 0.99 |
|                                 |          | No Veg.  |          |   |          |      |          |      |         |      |          |      |          |      |          |      |         |      |
| (c) <i>Senecio filaginoides</i> | Clausura | Mixta    |          |   | 0.15     | 0.85 | 0.15     | 0.85 | 0.06    | 0.94 | 0.00     | 1.00 | 0.09     | 0.91 | 0.11     | 0.89 | 0.56    | 0.44 |
|                                 |          | Pastizal |          |   |          |      | 0.54     | 0.46 | 0.22    | 0.78 |          |      | 0.00     | 1.00 | 0.40     | 0.60 | 0.53    | 0.47 |
|                                 |          | Arbustal |          |   |          |      |          |      | 0.03    | 0.97 |          |      |          |      | 0.00     | 1.00 | 0.03    | 0.97 |
|                                 |          | No Veg.  |          |   |          |      |          |      |         |      |          |      |          |      |          |      | 0.00    | 1.00 |
|                                 | Pastoreo | Mixta    |          |   |          |      |          |      |         |      |          |      | 0.00     | 1.00 | 0.1      | 0.9  | 0.13    | 0.87 |
|                                 |          | Pastizal |          |   |          |      |          |      |         |      |          |      |          |      | 0.40     | 0.60 | 0.51    | 0.49 |
|                                 |          | Arbustal |          |   |          |      |          |      |         |      |          |      |          |      |          |      | 0.02    | 0.98 |
|                                 |          | No Veg.  |          |   |          |      |          |      |         |      |          |      |          |      |          |      |         |      |

## 2.4. Discusión

La coexistencia de especies leñosas y herbáceas ha sido un enigma ecológico durante al menos las últimas cinco décadas. Los mecanismos *buffer* se propusieron como una teoría unificadora para explicar la coexistencia (Jeltsch et al., 2000). Estudios previos han mostrado que la interacción entre mecanismos basados en recursos y en demografía contribuyen a una composición y estructura de especies relativamente estable (Huston 1979; Briske et al., 2003;

Bestelmeyer et al., 2004). Sin embargo, las transiciones abruptas entre los extremos son frecuentes (Maestre y Sala, 2014). La novedad de la teoría de los mecanismos *buffer* radica en su independencia de las condiciones del sistema (e.g., equilibrio o no-equilibrio). En cambio, la co-dominancia se basa en procesos ecológicos que evitan que estas transiciones hacia otro bioma dominado por una sola forma de vida (i.e., pastizal o arbustal) sean permanentes. De acuerdo con esta hipótesis, esperaba que las poblaciones de especies de arbustos y pastos crecieran cuando su densidad se reducía experimentalmente. Destaco dos resultados principales. Primero, que los mecanismos *buffer* estuvieron asociados a la dinámica poblacional de la forma de vida que se redujo experimentalmente. Este efecto ocurre en ausencia de limitación de propágulos, por lo tanto, está asociado a la emergencia y establecimiento de nuevos individuos. Segundo, que existen diferencias especie-específicas en la respuesta poblacional. Aunque esto no es sorprendente, el énfasis excesivo en la coexistencia de formas de vida en la agenda de investigación ha eclipsado la dimensión de identidad de las especies en la biodiversidad. La principal inferencia es que, para las comunidades mixtas, los mecanismos *buffer* operan sobre las poblaciones de sus especies dominantes y tienen un papel crítico en la resiliencia y persistencia de la co-dominancia (Jeltsch et al., 2000; Milles et al., 2023; Kefi et al., 2024).

Un estudio previo (Biancari et al., 2023) mostró que, a gran escala, en la Patagonia árida la proporción de cobertura de arbustos y pastos se mantiene relativamente constante en una variedad de situaciones (e.g., condiciones de pastoreo). Sin embargo, a medida que la escala se reduce, se observaron comunidades locales dominadas por pastos o arbustos. Esto es consistente con la interpretación dependiente de la escala de la hipótesis de Jeltsch et al. (2000). La respuesta de la comunidad a las remociones está impulsada por mecanismos a

nivel poblacional. Estos mecanismos están bien descritos por la trayectoria poblacional ( $\lambda_g$ ), ya que integra todos los procesos demográficos y la estructura del tamaño poblacional que determinan la respuesta ecológica (Gotelli y Ellison, 2006). Encontré que el  $\lambda_g$  de las tres especies de pastos estudiadas aumentó en el extremo dominado por arbustos; pero solo dos de las tres especies leñosas estudiadas, *Azorella prolifera* y *Adesmia volckmanii*, aumentaron su  $\lambda_g$  en el extremo dominado por pastos (Figura 2.9). Tanto para pastos como para arbustos, el patrón fue explicado en gran medida por su fecundidad, ya que es la tasa vital que más contribuye a las diferencias en el crecimiento poblacional entre las fisonomías experimentales (Cuadros 2.9 y 2.105). La presión de pastoreo moderada de herbívoros selectivos (i.e., ovejas) no cambió drásticamente la respuesta de la comunidad, aunque su intensificación puede conducir a cambios en la composición de especies (Cipriotti y Aguiar, 2005).

Estos resultados son compatibles con dos explicaciones complementarias basadas en recursos, que clásicamente se han propuesto como explicación de la coexistencia (Sankaran et al., 2004). Primero, la hipótesis de la partición de nicho, que sostiene que las especies leñosas y herbáceas utilizan el agua de diferentes porciones del suelo y minimizan la competencia entre forma-de-vida (Walter, 1971; Walker et al., 1981; Walker y Noy-Meir 1982; van Langevelde et al., 2003; Ward et al., 2013). Este proceso se verifica en nuestro sistema experimental al encontrar que el  $\lambda_g$  de los pastos en el pastizal y de los arbustos en el arbustal (excepto *Senecio filaginoides*) no difiere del  $\lambda_g$  en la comunidad mixta. Esto es consistente con resultados previos que separan a *Senecio* de las otras especies de arbustos, e indican que compiten principalmente con pastos (Cipriotti y Aguiar 2012). Segundo, el modelo de competencia balanceada, que predice que un competidor se autolimita a una

densidad insuficiente para excluir al otro (Scholes y Archer 1997; House et al., 2003; Sankaran et al., 2004). Este proceso se verifica al encontrar que el  $\lambda_g$  de los pastos en el pastizal y de los arbustos en el arbustal fue menor que el  $\lambda_g$  en la comunidad sin vegetación. A partir de este resultado se puede inferir que la facilitación a escala de comunidad juega un papel crítico en las sistemas mixtos. La facilitación a nivel de comunidad no suele ser estudiada ya que la mayoría de los estudios trabajan con pares de especies (Liancourt y Dolezal, 2021). En conjunto, mis resultados indican que las interacciones negativas dentro de una misma forma de vida son más fuertes que las interacciones negativas entre diferentes formas de vida. Es decir que los procesos basados en recursos que modulan el balance entre competencia y facilitación actúan sobre la demografía de las especies limitando el reclutamiento (i.e., nicho de regeneración *sensu* Grubb 1977). Cuando experimentalmente liberamos a las nuevas plántulas de la competencia intra forma de vida mediante la remoción de plantas establecidas, la facilitación entre formas de vida se convierte en la principal interacción, aumentando el establecimiento de plántulas *per cápita* y, por lo tanto, incrementando el  $\lambda_g$ . Si bien el porcentaje de suelo desnudo en cada comunidad experimental podría controlar la superficie disponible para el reclutamiento *per cápita* de nuevos individuos, los resultados indican que no es el espacio el factor limitante a la fecundidad sino la dominancia de las formas de vida.

Si bien estudiar formas de vida es un enfoque clásico para abordar el problema de la existencia de los sistemas mixtos en zonas áridas, las diferencias idiosincráticas entre especies son importantes para explicar las dinámicas poblacionales. Cada especie tiene rasgos ecológicos específicos que determinan la estrategia para la adquisición y uso de los recursos en diferentes contextos de dominancia vegetal (i.e., fisonomía de la vegetación).

Esto interactúa con la preferencia de los herbívoros domésticos por ciertas especies, junto con la capacidad diferencial para evadir, tolerar, o compensar la defoliación (Rosenthal y Kotanen, 1994; del-Val y Crawley, 2005). En los pastizales semiáridos de la Patagonia se ha demostrado que, en relación a sitios sin pastoreo, *Poa ligularis* mantiene su biomasa viva bajo pastoreo moderado, pero disminuye bajo condiciones intensivas. En contraste, *Pappostipa speciosa*, menos palatable, incrementa su biomasa en pastoreo moderado pero también cae ante la intensificación del consumo, probablemente por un cambio en la selectividad de las ovejas (Bonvissuto et al., 1983). Estas respuestas a nivel poblacional reflejan tanto la selectividad de las ovejas como las estrategias compensatorias de cada especie, que pueden incluir desde la activación de meristemas hasta cambios en la asignación de recursos o aumentos fotosintéticos post-defoliación (McNaughton, 1983). En cambio, la biomasa del pasto *Pappostipa humilis* y del arbusto *Senecio filaginoides* aumenta en sitios intensamente pastoreados, probablemente en respuesta a la mayor disponibilidad de agua superficial generada por la pérdida de cobertura de pastos preferidos (Fernández y Paruelo, 1988; Sala et al., 1989; Cipriotti y Aguiar, 2012). En este sentido, la presión de pastoreo modifica el balance de interacciones entre plantas (Graff y Aguiar, et al., 2007). En conjunto, las respuestas individuales a la interacción planta-planta y planta-herbívoro determinan las dinámicas poblacionales, y explican la densidad de las especies en distintas condiciones de pastoreo (Oñatibia y Aguiar, 2016).

Entre los pastos, *Poa ligularis* mostró un  $\lambda_g$  más bajo en comparación con las otras dos especies de pastos (Figura 2.9a), probablemente debido a su baja tasa de germinación (i.e., menos del 0,2%; Rotundo et al., 2015). Además, encontramos una disminución en el  $\lambda_g$  bajo condiciones de pastoreo debido a una reducción en la supervivencia (Cuadro 2.9, Figura

2.2b), ya que es la especie más preferida por los grandes herbívoros. En el caso de *Pappostipa speciosa*, encontré un mayor aumento en  $\lambda_g$  con remoción de pastos, pero con presencia de arbustos en la comunidad (i.e., arbustal > sin vegetación; Figura 2.9b). Este efecto podría estar mediado por una interacción positiva de las especies de arbustos hacia el reclutamiento de pastos mediante la mejora del hábitat (Maestre et al., 2009; Graff y Aguiar, 2017). Para *Pappostipa humilis*, encontramos un aumento en  $\lambda_g$  bajo condiciones de pastoreo (Figura 2.9c). Esperaba que la fecundidad aumentara con el pastoreo debido a una mayor emergencia de plántulas por el enterramiento de semillas causado por el pisoteo de animales (Lezama y Paruelo, 2016; Rotundo y Aguiar, 2004). Sin embargo, solo la fisonomía de la vegetación explicó el patrón de fecundidad, excepto para *Pappostipa humilis* para la cual el pastoreo también fue importante (Figura 2.4c). Descripciones tempranas de *Pappostipa humilis* indican que es dominante en sitios fuertemente impactados, con abundante suelo desnudo (Soriano, 1956). Esto sugiere que el efecto del pastoreo en el recambio de especies (Cipriotti y Aguiar, 2005) está mediado por la reducción de la competencia intra forma de vida, que favorece la fecundidad de especies no preferidas.

Entre los arbustos también existen diferencias interespecíficas en la respuesta demográfica a los cambios en la dominancia y el disturbio, que resalta la importancia de considerar la identidad para entender la comunidad. Para *Azorella prolifera*, encontré que  $\lambda_g$  fue significativamente mayor en el pastizal que en el tratamiento sin vegetación (Figura 2.9d). Interpreto esto como un efecto de facilitación a escala de comunidad. Esto se refiere a que el entorno físico se vuelve más favorable para una especie beneficiaria debido a la arquitectura de la vegetación (Liancourt y Dolezal, 2020; Callaway, 2007). En este caso, propongo que los pastos proporcionan protección contra el viento y, por lo tanto, reducen la desecación de

los arbustos en las etapas tempranas de su ciclo de vida, promoviendo su establecimiento (Fernandez et al., 1992). Además, las diferencias entre condiciones sin pastoreo y con pastoreo se debieron al sub-*kernel* de crecimiento/supervivencia (Cuadro 2.10). La supervivencia de individuos pequeños fue menor en condiciones de pastoreo (Figura 2.4b), lo cual es esperable dado que es una especie palatable, particularmente cuando los individuos son pequeños. Esto se traduce en una disminución de  $\lambda_g$  en todas las fisonomías vegetales cuando son perturbadas por el pastoreo. En *Adesmia volckmanii*, no se observaron tales diferencias entre condiciones de pastoreo ni en la supervivencia (Figura 2.6b) ni en el  $\lambda_g$  (Figura 2.9e). Finalmente, para *Senecio filaginoides* encontré que el promedio de  $\lambda_g$  fue menor que 1 en la comunidad de pastizal, pero mayor en la comunidad de arbustal (Figura 2.9f). *Senecio* tiene un sistema radical superficial, siendo más similar a un pasto que a un arbusto desde este punto de vista (Fernandez y Paruelo, 1988). Por lo tanto, sostengo que *Senecio* compite con los pastos más que con los arbustos, un proceso que ha sido ampliamente documentado para la comunidad en el sitio de estudio (e.g., Fernandez et al., 1992). Mi trabajo demuestra que esta interacción es importante para la demografía de *Senecio*, limitando el reclutamiento de nuevos individuos (Figura 2.7c).

De nuestro estudio concluyo sobre tres puntos principales. Primero, por primera vez se prueba experimentalmente que los mecanismos *buffer* (Jeltsch et al., 2000) operan en los extremos de dominancia, y de esa manera evitan una transición permanente a un estado dominado por una sola de las formas de vida. La teoría moderna de coexistencia (Chesson, 2018) propone mecanismos igualadores que reducen las diferencias en la aptitud de las especies y mecanismos estabilizadores que aumentan las diferencias de nicho entre especies (Chesson 2000a, 2003). En este sistema de estudio, controlado intensamente por la aridez y

el pastoreo, encontré ambos como mecanismos *buffer*: por un lado, la competencia balanceada que reduce el *fitness* de la forma de vida dominante; por otro lado, la partición de nicho que reduce la superposición de entre formas de vida. Además, identifiqué interacciones positivas entre formas de vida que promueven la reinstalación de la forma de vida reducida. Mi enfoque de análisis demuestra el efecto de estos mecanismos utilizando una métrica poblacional focal ( $\lambda_g$ ) como variable de respuesta, ya que proporciona una comparación clara con escenarios donde los mecanismos están ausentes ( $\lambda_g < 1$ ) (Gascoigne et al., 2023). Segundo, mis resultados sugieren que los mecanismos *buffer* que evitan la transición a pastizales o arbustales difieren entre las especies estudiadas, tanto por los rasgos que determinan su respuesta demográfica como por la preferencia de los herbívoros en el consumo. Esto puede llevar a cambios en la composición de especies mientras se mantiene la coexistencia de formas de vida, y por lo tanto, modificar el funcionamiento y la provisión de servicios ecosistémicos (e.g., provisión de forraje). Tercero, este estudio resalta la necesidad de incorporar una perspectiva poblacional para mejorar la ecología de comunidades, ya que la coexistencia es, en última instancia, una consecuencia de la co-viabilidad de las especies.

## Apéndice 2.1 - Parámetros de las funciones de tasas vitales

Cuadro A2.1.1. Parámetros de las funciones de tasas vitales para la supervivencia, crecimiento y fecundidad del pasto *Poa ligularis* utilizados para el modelo de proyección integral (IPM). Las funciones se muestran en la Figura 2.2 del texto principal.

| Tratamiento | Supervivencia |       |           |      | Crecimiento |       |           |      | Fecundidad |      |      |
|-------------|---------------|-------|-----------|------|-------------|-------|-----------|------|------------|------|------|
|             | Intercepto    |       | Pendiente |      | Intercepto  |       | Pendiente |      | Media      |      |      |
|             | est.          | sd    | est.      | sd   | est.        | sd    | est.      | sd   | est.       | sd   |      |
| Clausura    | Mixta         |       |           |      | 14,84       | 1,85  |           |      | 0,33       | 0,24 |      |
|             | Pastizal      | 0,60  | 0,72      | 0,10 | 0,04        | 13,48 | 1,01      | 0,69 | 0,02       | 0,41 | 0,25 |
|             | Arbustal      |       |           |      |             | 15,03 | 1,92      |      |            | 1,02 | 0,32 |
|             | Sin veg.      |       |           |      |             | 16,69 | 1,94      |      |            | 1,37 | 0,39 |
| Pastoreo    | Mixta         |       |           |      |             | 12,84 | 2,35      |      |            | 0,33 | 0,24 |
|             | Pastizal      | -1,83 | 1,69      | 0,10 | 0,04        | 11,49 | 1,51      | 0,69 | 0,02       | 0,41 | 0,25 |
|             | Arbustal      |       |           |      |             | 13,03 | 2,42      |      |            | 1,02 | 0,32 |
|             | Sin veg.      |       |           |      |             | 14,69 | 2,44      |      |            | 1,37 | 0,39 |

Cuadro A2.1.2. Parámetros de las funciones de tasas vitales para la supervivencia, crecimiento y fecundidad del pasto *Pappostipa speciosa* utilizados para el modelo de proyección integral (IPM). Las funciones se muestran en la Figura 2.3 del texto principal.

| Tratamiento | Supervivencia |       |           |      | Crecimiento |       |           |      | Fecundidad |      |      |
|-------------|---------------|-------|-----------|------|-------------|-------|-----------|------|------------|------|------|
|             | Intercepto    |       | Pendiente |      | Intercepto  |       | Pendiente |      | Media      |      |      |
|             | est.          | sd    | est.      | sd   | est.        | sd    | est.      | sd   | est.       | sd   |      |
| Clausura    | Mixta         |       |           |      |             |       |           |      |            | 0,22 | 0,07 |
|             | Pastizal      | 0,83  | 0,33      | 0,13 | 0,02        | 12,41 | 0,33      | 0,77 | 0,01       | 0,35 | 0,09 |
|             | Arbustal      |       |           |      |             |       |           |      |            | 2,65 | 1,03 |
|             | Sin veg.      |       |           |      |             |       |           |      |            | 1,64 | 0,49 |
| Pastoreo    | Mixta         |       |           |      |             |       |           |      |            | 0,22 | 0,07 |
|             | Pastizal      | -0,20 | 0,66      | 0,13 | 0,02        | 11,56 | 0,73      | 0,77 | 0,01       | 0,35 | 0,09 |
|             | Arbustal      |       |           |      |             |       |           |      |            | 2,65 | 1,03 |
|             | Sin veg.      |       |           |      |             |       |           |      |            | 1,64 | 0,49 |

Cuadro A2.1.3. Parámetros de las funciones de tasas vitales para la supervivencia, crecimiento y fecundidad del pasto *Pappostipa humilis* utilizados para el modelo de proyección integral (IPM). Las funciones se muestran en la Figura 2.4 del texto principal.

| Tratamiento | Supervivencia |      |           |      | Crecimiento |       |           |      | Fecundidad |      |      |
|-------------|---------------|------|-----------|------|-------------|-------|-----------|------|------------|------|------|
|             | Intercepto    |      | Pendiente |      | Intercepto  |       | Pendiente |      | Media      |      |      |
|             | est.          | sd   | est.      | sd   | est.        | sd    | est.      | sd   | est.       | sd   |      |
| Clausura    | Mixta         |      |           |      |             |       |           |      |            | 0,33 | 0,25 |
|             | Pastizal      | 1,87 | 0,42      | 0,05 | 0,02        | 11,85 | 0,33      | 0,83 | 0,02       | 0,26 | 0,11 |
|             | Arbustal      |      |           |      |             |       |           |      |            | 3,27 | 1,26 |
|             | Sin veg.      |      |           |      |             |       |           |      |            | 2,75 | 1,09 |
| Pastoreo    | Mixta         |      |           |      |             |       |           |      |            | 1,07 | 0,38 |
|             | Pastizal      | 1,87 | 0,42      | 0,05 | 0,02        | 11,85 | 0,33      | 0,83 | 0,02       | 1,00 | 0,38 |
|             | Arbustal      |      |           |      |             |       |           |      |            | 4,01 | 1,31 |
|             | Sin veg.      |      |           |      |             |       |           |      |            | 3,49 | 1,14 |

Cuadro A2.1.4. Parámetros de las funciones de tasas vitales para la supervivencia, crecimiento y fecundidad de *Azorella prolifera* utilizados para el modelo de proyección integral (IPM). Las funciones se muestran en la Figura 2.5 del texto principal.

| Tratamiento | Supervivencia |      |           |      |            |      | Crecimiento |       |           |      | Fecundidad |      |      |
|-------------|---------------|------|-----------|------|------------|------|-------------|-------|-----------|------|------------|------|------|
|             | Intercepto    |      | Pendiente |      | Cuadrático |      | Intercepto  |       | Pendiente |      | Media      |      |      |
|             | est.          | sd   | est.      | sd   | est.       | sd   | est.        | sd    | est.      | sd   | est.       | sd   |      |
| Clausura    | Mixta         |      |           |      |            |      |             | 0,04  | 6,86      | 0,98 | 0,22       | 0,17 | 0,04 |
|             | Pastizal      | 2,46 | 0,47      | 0,03 | 0,01       | 0,01 | 0,01        | 1,99  | 3,31      | 0,99 | 0,11       | 0,82 | 0,15 |
|             | Arbustal      |      |           |      |            |      |             | 4,87  | 6,80      | 0,99 | 0,22       | 0,08 | 0,02 |
|             | Sin veg.      |      |           |      |            |      |             | 15,75 | 7,40      | 0,66 | 0,24       | 0,23 | 0,08 |
| Pastoreo    | Mixta         |      |           |      |            |      |             | 1,75  | 8,55      | 1,05 | 0,27       | 0,17 | 0,04 |
|             | Pastizal      | 0,41 | 0,99      | 0,05 | 0,01       | 0,01 | 0,01        | 2,66  | 8,24      | 0,95 | 0,27       | 0,82 | 0,15 |
|             | Arbustal      |      |           |      |            |      |             | -1,98 | 8,54      | 1,08 | 0,27       | 0,08 | 0,02 |
|             | Sin veg.      |      |           |      |            |      |             | -12,8 | 9,86      | 1,40 | 0,31       | 0,23 | 0,08 |

Cuadro A2.1.5. Parámetros de las funciones de tasas vitales para la supervivencia, crecimiento y fecundidad de *Adesmia volckmanii* utilizados para el modelo de proyección integral (IPM). Las funciones se muestran en la Figura 2.6 del texto principal.

| Tratamiento | Supervivencia |      |           |      | Crecimiento |       |           |      | Fecundidad |      |      |
|-------------|---------------|------|-----------|------|-------------|-------|-----------|------|------------|------|------|
|             | Intercepto    |      | Pendiente |      | Intercepto  |       | Pendiente |      | Media      |      |      |
|             | est.          | sd   | est.      | sd   | est.        | sd    | est.      | sd   | est.       | sd   |      |
| Clausura    | Mixta         |      |           |      |             | 1,88  | 8,04      | 0,97 | 0,20       | 0,04 | 0,01 |
|             | Pastizal      | 2,93 | 1,05      | 0,01 | 0,00        | 1,60  | 3,82      | 0,99 | 0,10       | 0,50 | 0,17 |
|             | Arbustal      |      |           |      |             | 6,78  | 8,49      | 0,96 | 0,20       | 0,04 | 0,01 |
|             | Sin veg.      |      |           |      |             | 16,33 | 12,17     | 0,71 | 0,31       | 0,43 | 0,18 |
| Pastoreo    | Mixta         |      |           |      |             | 11,48 | 11,38     | 0,83 | 0,29       | 0,04 | 0,01 |
|             | Pastizal      | 2,93 | 1,05      | 0,01 | 0,00        | -2,45 | 10,39     | 1,08 | 0,29       | 0,50 | 0,17 |
|             | Arbustal      |      |           |      |             | -1,23 | 11,23     | 0,95 | 0,29       | 0,04 | 0,01 |
|             | Sin veg.      |      |           |      |             | ##### | 18,15     | 1,40 | 0,51       | 0,43 | 0,18 |

Cuadro A2.1.6. Parámetros de las funciones de tasas vitales para la supervivencia, crecimiento y fecundidad de *Senecio filaginoides* utilizados para el modelo de proyección integral (IPM). Las funciones se muestran en la Figura 2.7 del texto principal.

| Tratamiento | Supervivencia |       |           |      | Crecimiento |      |            |      | Fecundidad |      |       |      |      |
|-------------|---------------|-------|-----------|------|-------------|------|------------|------|------------|------|-------|------|------|
|             | Intercepto    |       | Pendiente |      | Cuadrático  |      | Intercepto |      | Pendiente  |      | Media |      |      |
|             | est.          | sd    | est.      | sd   | est.        | sd   | est.       | sd   | est.       | sd   | est.  | sd   |      |
| Clausura    | Mixta         | -2,66 | 18,00     | 0,09 | 0,53        |      |            |      |            |      |       | 0,03 | 0,10 |
|             | Pastizal      | -7,37 | 9,04      | 0,23 | 0,27        | 0,01 | 0,01       | 9,38 | 1,20       | 0,92 | 0,01  | 0,21 | 0,16 |
|             | Arbustal      | 3,93  | 18,38     | 0,05 | 0,53        |      |            |      |            |      |       | 0,48 | 0,10 |
|             | Sin veg.      | 2,20  | 18,99     | 0,07 | 0,55        |      |            |      |            |      |       | 0,81 | 0,10 |
| Pastoreo    | Mixta         | -2,66 | 18,00     | 0,09 | 0,53        |      |            |      |            |      |       | 0,03 | 0,10 |
|             | Pastizal      | -7,37 | 9,04      | 0,23 | 0,27        | 0,01 | 0,01       | 9,38 | 1,20       | 0,92 | 0,01  | 0,21 | 0,16 |
|             | Arbustal      | 3,93  | 18,38     | 0,05 | 0,53        |      |            |      |            |      |       | 0,48 | 0,10 |
|             | Sin veg.      | 2,20  | 18,99     | 0,07 | 0,55        |      |            |      |            |      |       | 0,81 | 0,10 |

## Apéndice 2.2 - Tasa de crecimiento poblacional asintótica ( $\lambda$ ) para experimento de respuesta de Cuadro de vida

Cuadro A2.2.1. Tasa de crecimiento asintótica ( $\lambda$ ) de (a) especies de pastos y (b) especies de arbustos utilizadas para LTRE.

### (a) Especies de pastos

| Tratamiento |          | <i>Poa ligularis</i> | <i>Pappostipa speciosa</i> | <i>Pappostipa humilis</i> |
|-------------|----------|----------------------|----------------------------|---------------------------|
| Clausura    | Mixta    | 1,28                 | 1,21                       | 1,26                      |
|             | Pastizal | 1,33                 | 1,33                       | 1,2                       |
|             | Arbustal | 1,87                 | 3,49                       | 4,11                      |
|             | Sin veg. | 2,18                 | 2,52                       | 3,61                      |
| Pastoreo    | Mixta    | 0,92                 | 1,13                       | 1,98                      |
|             | Pastizal | 0,97                 | 1,25                       | 1,92                      |
|             | Arbustal | 1,51                 | 3,41                       | 4,83                      |
|             | Sin veg. | 1,82                 | 2,45                       | 4,33                      |

### (b) Especies de arbustos

| Tratamiento |          | <i>Azorella prolifera</i> | <i>Adesmia volckmanii</i> | <i>Senecio filaginoides</i> |
|-------------|----------|---------------------------|---------------------------|-----------------------------|
| Clausura    | Mixta    | 1,13                      | 1                         | 0,99                        |
|             | Pastizal | 1,79                      | 1,45                      | 1,03                        |
|             | Arbustal | 1,03                      | 1                         | 1,47                        |
|             | Sin veg. | 1,21                      | 1,36                      | 1,79                        |
| Pastoreo    | Mixta    | 1,03                      | 0,98                      | 0,99                        |
|             | Pastizal | 1,61                      | 1,43                      | 1,06                        |
|             | Arbustal | 0,93                      | 0,98                      | 1,47                        |
|             | Sin veg. | 1,02                      | 1,35                      | 1,79                        |

## CAPITULO 3

### **3. Efecto de los mecanismos ecológicos de amortiguación sobre el mantenimiento de la estructura espacial de la vegetación**

#### **3.1. Introducción**

Una caracterización jerárquica de la biodiversidad reconoció tres atributos primarios e interdependientes de los sistemas ecológicos en diferentes niveles de organización: composición, estructura y función (Noss, 1990). La vegetación de las zonas áridas está compuesta por especies herbáceas y leñosas, estructuradas en parches de vegetación de alta y baja cobertura intercalados dentro de una matriz de suelo desnudo (i.e., mosaico de dos fases; Aguiar y Sala, 1999). La interacción entre los parches de vegetación y las áreas de suelo desnudo está estrechamente relacionada con el funcionamiento de los ecosistemas áridos (Ludwig y Tongway, 1995; Aguiar y Sala, 1999). En este sentido, el movimiento de materia y energía (e.g., broza, semillas, agua, partículas de suelo) entre los parches vegetados depende de la conectividad estructural del sistema, i.e., el grado en que los parches están físicamente conectados entre sí a través de los inter- parches (Bracken et al., 2013; Okin et al., 2015; Peters et al., 2020). Se espera que los mecanismos que permiten la coexistencia entre formas de vida en sistemas mixtos de zonas áridas promuevan tanto la persistencia de la composición como de la estructura espacial de la comunidad. Los modelos más conspicuos de coexistencia entre formas de vida se centran en los mecanismos que explican la proporción

entre especies herbáceas y leñosas (e.g., Walter, 1971; Noy-Meir 1973; Walker et al., 1981, Sankaran et al., 2004; Ward et al., 2013; Holdo y Nippert, 2023), pero no incluyen explícitamente los mecanismos que confieren su estructura espacial. Dado que las comunidades estructuradas mantienen mayor funcionalidad (e.g., productividad, descomposición, dinámica del agua, ciclo de nutrientes y procesos demográficos; Ludwig y Tongway, 1995) de lo esperable en ausencia de estructura espacial (Kefi et al., 2024), es necesario incluir mecanismos de auto organización en los modelos conceptuales que explican la coexistencia.

Los mecanismos ecológicos de amortiguación (i.e., *buffer*) fueron propuestos como una teoría unificadora que abarca explicaciones basadas en demografía y recursos para la persistencia de la co-dominancia, pero enfocándose en los límites de la existencia del sistema mixto en sí mismo, en lugar de los equilibrios o dominios de atracción (Jeltsch et al., 2000). A partir de una extensa revisión de la literatura que incluyó estudios de diferentes zonas áridas alrededor del mundo, Jeltsch et al. (2000) concluyeron que los procesos que permiten la existencia de sistemas mixtos pueden agruparse en mecanismos que impiden transiciones permanentes hacia otro bioma (i.e., pastizal o arbustal). La 'existencia', tal como la describe Jeltsch et al. (2000), se refiere únicamente al estado co-dominado (i.e., el atributo composicional de la biodiversidad). En el capítulo anterior he demostrado empíricamente que los mecanismos *buffer* impiden la transición a comunidades dominadas por una sola forma de vida, principalmente por el aumento de la fecundidad de la forma de vida reducida (Capítulo 2). Sin embargo, aún no se ha probado si los mecanismos *buffer* promueven la persistencia del arreglo espacial de la vegetación (i.e., atributo estructural de la biodiversidad). Al mismo tiempo, por la retroalimentación entre patrones y procesos (Peters

et al., 2007), estos mecanismos también están regulados por la organización de la vegetación. El modelo de sucesión cíclica (Soriano et al., 1993; Aguiar y Sala, 1994) propone que los parches de vegetación de alta cobertura se originan con el establecimiento de un arbusto, que luego es rodeado por un anillo de pastos. Con la muerte del arbusto, el anillo de pastos se degenera por efectos denso-dependientes, y forman parches de baja cobertura, con pastos dispersos en una matriz de suelo desnudo. En este sentido, la distribución espacial de los parches de vegetación está controlada por la distribución espacial de los arbustos. Este modelo conceptual no especifica determinantes para el establecimiento del arbusto que origina el parche de vegetación de alta cobertura. En este capítulo propongo que, para que un sistema mixto perpetúe su existencia, también debe persistir la estructura espacial que controla el funcionamiento del ecosistema (Ludwig y Tongway, 1995; Aguiar y Sala, 1999).

Mi hipótesis en este estudio es que los mecanismos *buffer*, además de promover la co-dominancia de formas de vida, promueven la persistencia de la disposición espacial de la vegetación en un mosaico de parches de alta y baja cobertura debido a su capacidad de auto organización (Kefi et al., 2024). Es decir que el establecimiento, crecimiento y mortalidad de plantas de pastos y de arbustos no ocurre aleatoriamente en el espacio, sino que se organiza a través de tres tipos de procesos que están controlados por la densidad de plantas en cada parche. Primero, a través del balance de interacciones entre plantas (van de Koppel et al., 2008; Rietkerk et al., 2004). En sistemas estresantes se espera una alta frecuencia de balances positivos (i.e., hipótesis del gradiente de estrés; Bertness y Callaway, 1994; Maestre et al. 2009), lo que promueve la agregación de plantas. Esto ocurre especialmente cuando las especies tienen diferentes historias de vida, y dependiendo del tipo de factor de estrés (i.e., recurso o regulador) (Graff y Aguiar 2011; Graff y Aguiar, 2017). Además, se espera que los

micrositios cubiertos por plantas o broza recluten mayor número de individuos debido a que retienen mayor cantidad de semillas (Aguiar y Sala, 1995; Rotundo y Aguiar 2005). Segundo, a través de la retroalimentación planta-suelo (van der Putten et al. 2013, de Long et al., 2023). La vegetación establecida crea islas de fertilidad con mayor concentración de nutrientes, materia orgánica o microorganismos en relación con el suelo desnudo (Schlesinger et al., 1996; Burke et al. 1998; Walker et al. 2001; Carrera et al., 2003; Giachetti et al., 2024), i.e., una distribución heterogénea de recursos que mejora las condiciones nutricionales en los micrositios cubiertos. Este efecto condicionante de las plantas sobre las propiedades del suelo (i.e., efecto legado; De Long et al. 2023) puede persistir mucho tiempo después de la muerte del individuo (Grove et al., 2015). Tercero, debido al efecto del pastoreo (Milchunas y Lauenroth 1993; Adler et al., 2001). Cuando es selectivo, el pastoreo modifica el patrón de la vegetación modulando los procesos demográficos de las plantas o el balance de interacciones bióticas entre ellas (McNaughton, 1985; Senft et al. 1987; Bisigato y Bertiller, 1997; Adler y Lauenroth, 2000; Adler et al., 2001; Rotundo y Aguiar, 2004; Graff y Aguiar, 2007). Además, el pastoreo también afecta las áreas de suelo desnudo, aumentando el número de espacios entre plantas (Biancari et al., 2020).

En este capítulo busco evaluar si los mecanismos *buffer*, al mismo tiempo que promueven el ensamblado de una comunidad mixta (Capítulo 2), promueven la persistencia de la estructura espacial en mosaico de parches de alta y baja cobertura. Para lograr este objetivo, realicé un procedimiento en tres etapas. Primero, en comunidades experimentales pastoreadas y no pastoreadas dominadas alternativamente por pastos o arbustos (ver *Diseño Experimental* en Capítulo 1), calculé métricas que describen la dinámica espacial del nacimiento, crecimiento y mortalidad de individuos de ambas formas de vida. Segundo, con estas métricas

espacialmente explícitas de las tasas vitales, construí un modelo basado en individuos que simula la dinámica espacial a escala del mosaico de parches a partir de diferentes condiciones iniciales dadas por la combinación de la fisonomía de la vegetación y la condición de pastoreo. Tercero, usé el paquete *spatialwarning* (Génin et al., 2018) para analizar los resultados del modelo de simulación construido en la etapa anterior, y obtener métricas basadas en parches (Kefi et al., 2024) que caracterizan el patrón de la comunidad resultante de la acción de los mecanismos *buffer*. Siguiendo la hipótesis planteada, esta metodología permite evaluar si la estructura espacial —caracterizada por un mosaico de parches de alta y baja cobertura— persiste en el tiempo. La vegetación remanente en cada tratamiento genera una distribución espacial de microsítios, y estos microsítios condicionan las tasas vitales de las especies al ofrecer diferentes condiciones para el establecimiento, el crecimiento y la mortalidad. El modelo representa de forma explícita cómo los procesos demográficos ocurren de manera heterogénea en el espacio. La simulación permite observar si, partiendo de distintas condiciones iniciales (i.e., comunidades dominadas por pastos o arbustos, en clausura o pastoreo), las comunidades convergen a una estructura espacial equivalente. La predicción es que, si los mecanismos *buffer* efectivamente promueven la persistencia estructural, las métricas espaciales a escala del mosaico de parches no mostrarán diferencias significativas entre comunidades luego de un período suficiente de simulación. Esto respaldaría que dichos mecanismos contribuyen a la estabilidad tanto composicional (como se mostró en el Capítulo 2) como estructural del sistema.

### 3.2. Materiales y Métodos

Para este capítulo usé los datos tomados en el primer y en el último censo de vegetación en las comunidades experimentales descritas en la sección *Diseño experimental* en el Capítulo 1 (i.e., experimento en parcelas divididas con dos factores: pastoreo y fisionomía de la vegetación). En este capítulo no usé los datos correspondientes a la fisionomía sin vegetación, es decir que trabajé con los tratamientos comunidad mixta, pastizal y arbustal. A diferencia del Capítulo anterior, aquí no separé a los individuos por su especie. En cambio trabajé con formas de vida, diferencié a los individuos de arbustos y pastos en dos categorías: establecidos, para referirme a las plantas que estaban presentes antes de la aplicación de los tratamientos; y reclutados, para referirme a las plantas que nacieron luego de la aplicación de los tratamientos. Para los arbustos censé la subparcela completa de 121m<sup>2</sup>, y registré el número de individuos reclutados, y el tamaño, la supervivencia y la posición en el espacio (i.e., coordenadas) de individuos establecidos y reclutados. En cambio, censé los pastos establecidos en 4 cuadrantes de 1m<sup>2</sup> dentro de la subparcela de 121m<sup>2</sup>, y los pastos reclutados en otros 4 cuadrantes de 1m<sup>2</sup> ubicados en cuatro micrositios diferentes determinados por el área contigua de hasta 50 cm de distancia a un arbusto establecido de cada especie dominante de tamaño modal (*Azorella prolifera*, *Adesmia volckmanii* y *Senecio filaginoides*) y en la matriz de pastos dispersos. Es decir, que para arbustos el componente espacial está dado por sus coordenadas espaciales, y para los pastos por el micrositio. En todos los casos registré el tamaño de copa y la supervivencia de los pastos establecidos y reclutados. A partir de estos datos (1) calculé tasas vitales espacialmente explícitas de pastos y arbustos, (2) construí el modelo de simulación y, (3) calculé medidas espaciales basadas en parches.

### 3.2.1. Etapa 1: medidas espacialmente explícitas de las tasas vitales

*Nacimientos.* Para estimar el reclutamiento promedio de arbustos y pastos en cada comunidad experimental, utilicé modelos lineales generalizados y mixtos (GLMM) adecuados para variables de conteo. En ambos casos, la variable respuesta fue el número total de individuos reclutados por unidad muestral. Como variables explicativas de efectos fijos incluí la interacción entre la condición de pastoreo y la fisonomía de la vegetación. También incorporé un efecto aleatorio de bloque (con la condición de pastoreo anidada en cada bloque), para dar cuenta del diseño experimental.

En el caso de los arbustos, contaba con información espacial precisa dado que registré las coordenadas de cada individuo reclutado. Sin embargo, esta información no fue incluida directamente en los modelos GLMM. En su lugar, el patrón espacial de reclutamiento de arbustos fue analizado con la función de correlación de pares  $g(r)$ , que permite evaluar si los individuos se agrupan o repelen entre sí en distintas escalas espaciales (Wiegand y Moloney, 2004; 2014; ver detalles más abajo). Para los pastos, dado que no registré la posición exacta de cada individuo (i.e., sus coordenadas), consideré el micrositio donde ocurrió el reclutamiento. Este factor (junto a un arbusto modal de cada especie o en la matriz abierta) fue incluido como variable explicativa de efecto fijo en el modelo, representando así el componente espacial de manera categórica.

En ambos casos, dado que la variable respuesta fue un conteo, utilicé una distribución de Poisson para ajustar los modelos GLMM. A partir del modelo más completo, realicé una selección hacia atrás para obtener el modelo más parsimonioso. Para evaluar diferencias entre tratamientos, utilicé un ANOVA sobre el modelo final, considerando las seis réplicas (bloques), y posteriormente realicé comparaciones post-hoc de Tukey ( $p < 0,05$ ) con el

paquete *emmeans* (Lenth, 2020). Todos los análisis estadísticos fueron realizados en R (R Core Team, 2019), utilizando *car* (Fox, 2007) para los ANOVAs.

La función de correlación de pares  $g(r)$  es una herramienta que permite cuantificar la estructura espacial de los individuos en una comunidad. Específicamente, evalúa la probabilidad de encontrar pares de individuos separados por una distancia  $r$ , comparado con lo esperado bajo una distribución completamente aleatoria (i.e., CSR). En este estudio, utilicé  $g(r)$  en dos contextos: (1) para patrones bivariados, comparando la posición de arbustos reclutados respecto a los establecidos, o bien a los que fueron removidos (i.e., legado); y (2) para patrones univariados, evaluando el grado de agrupamiento entre los propios individuos de arbustos reclutados. Si los centroides de las plantas están distribuidos aleatoriamente,  $g(r) \approx 1$ . Valores de  $g(r) > 1$  indican agrupamiento, mientras que  $g(r) < 1$  indican repulsión. Para interpretar estos patrones, construí modelos nulos mediante simulaciones CSR que aleatorizan la posición de todos los individuos. Los desvíos observados respecto a este modelo nulo indican que el reclutamiento no es espacialmente aleatorio. Este análisis lo realicé con el software *Programita* (Wiegand y Moloney, 2004; 2014).

*Crecimiento.* Tanto para pastos como arbustos establecidos y reclutados, calculé la tasa de crecimiento relativa (RGR) según la ecuación 3.1 (Hoffmann y Poorter 2002; Paine et al., 2008) usando la cobertura de cada individuo. Para estimar la cobertura de cada individuo, los idealicé como un círculo y calculé su superficie a partir del diámetro promedio de la copa medido en el campo.

$$RGR = \ln \frac{\text{cobertura}_{final}}{\text{cobertura}_{inicial}} \quad (\text{Ec. 3.1})$$

Para estimar el RGR promedio de arbustos y pastos establecidos y reclutados ajusté un modelo lineal mixto (LMM) con el RGR como variable respuesta, la interacción entre la condición de pastoreo y la fisonomía de la vegetación como variables explicativas de efectos fijos, y la condición de pastoreo anidada en el bloque como efectos aleatorios. En el caso de los pastos, además usé el micrositio como variable explicativa de efectos fijos. A partir del modelo con todas las interacciones (i.e., el más complejo), hice un proceso de selección hacia atrás para obtener el modelo más parsimonioso. Para estimar las diferencias en el RGR promedio entre tratamientos para cada forma de vida realicé un ANOVA de las variables retenidas en el modelo seleccionado con 6 réplicas (i.e., bloques). Todos los análisis se realizaron en R (R Core Team, 2019). Utilicé el paquete *car* (Fox, 2007) para el ANOVA, y posteriormente realicé la comparación de medias mediante las pruebas de contrastes *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ) con el paquete *emmeans* (Lenth, 2020).

*Supervivencia.* Para estimar la probabilidad promedio de supervivencia de arbustos y pastos establecidos y reclutados ajusté un modelo lineal generalizado y mixto (GLMM), con la supervivencia como variable respuesta, la interacción entre la condición de pastoreo y la fisonomía de la vegetación como variables explicativas de efectos fijos, y la condición de pastoreo anidada en el bloque como efectos aleatorios. En el caso de los pastos, además usé el micrositio como variable explicativa de efectos fijos. Dada la naturaleza de la variable respuesta (i.e., 1 y 0), usé la distribución binomial para ajustar el modelo. A partir del modelo con todas las interacciones, hice un proceso de selección hacia atrás para obtener el modelo más parsimonioso. Para estimar las diferencias en la probabilidad promedio de supervivencia entre tratamientos para cada forma de vida realicé un ANOVA de las variables retenidas en el modelo seleccionado con 6 réplicas (i.e., bloques). Todos los análisis se realizaron en R

(R Core Team, 2019). Utilicé el paquete *car* (Fox, 2007) para el ANOVA, y posteriormente realicé la comparación de medias mediante las pruebas de contrastes *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ) con el paquete *emmeans* (Lenth, 2020).

### 3.2.2. *Etapa 2: descripción del modelo de simulación*

El modelo simula el arreglo espacial de los parches de vegetación y de suelo desnudo a partir de la dinámica de las especies dominantes de pastos y arbustos de la estepa patagónica Occidental agrupadas a nivel de forma de vida (i.e., pastos y arbustos; ver en *Especies Dominantes* – Capítulo 1). Este no es un modelo mecanístico como otro desarrollado para la misma estepa, cuyos procesos demográficos están controlados por la disponibilidad de agua (DINVEG; Cipriotti et al., 2012, 2014, 2019). En cambio, este es un modelo fenomenológico: fue parametrizado a partir de observaciones, comparaciones y estimaciones espacialmente explícitas de las tasas vitales de pastos y arbustos en el campo. El modelo de simulación fue programado en NetLogo (Wilensky, 1999; 2015). A continuación se presenta un resumen general del modelo, y la descripción completa se encuentra en el Apéndice 3.1

*Propósito.* El propósito del modelo es simular la dinámica del arreglo espacial de la vegetación en el largo plazo a escala del mosaico de parches, cuando el punto de partida son comunidades que han sido llevadas experimentalmente hacia sus extremos de dominancia

*Escalas.* El modelo simula una parcela del experimento de remociones, de 11x11 metros ( $121\text{m}^2$ ) como una grilla de celdas. Cada celda tiene 0,1m (= 10 cm) de lado, y una superficie de  $0,01\text{m}^2$  (=  $100\text{cm}^2$ ). Esta resolución espacial permite representar adecuadamente los patrones espaciales a escala fina. La resolución temporal está dada por la ventana temporal

cubierta desde el censo inicial (2020) hasta el censo final (2024). Esta ventana temporal de cuatro años cubre adecuadamente la variabilidad climática de los años estudiados (años secos, promedio y húmedo; Cuadro 1.1 - Capítulo 1)

*Variables de estado.* El modelo tiene tres tipos de parches: pasto, arbusto y suelo desnudo. Los parches “pasto” tienen tres características que dan cuenta de su estadio (establecido o reclutado), su tamaño y su supervivencia. Los parches “arbusto”, además, tienen una característica que da cuenta de su especie. Las tasas vitales de cada tipo de parche están calculadas a nivel de forma de vida, pero la identidad de los arbustos afecta a las tasas vitales de los pastos (i.e., micrositios).

*Elementos de diseño.* El patrón espacial de la vegetación (i.e., mosaico de vegetación) es una propiedad emergente del nivel de organización comunidad, que resulta de las tasas vitales de las poblaciones de pastos y arbustos. El modelo define las condiciones iniciales para reflejar adecuadamente los tratamientos experimentales descritos en el Capítulo 1. Esto es, exclusivamente dominado por pastos (i.e., pastizal), exclusivamente dominado por arbustos (i.e., arbustal) o co-dominado (i.e., comunidad mixta), tanto en clausura como en pastoreo. En cada condición inicial, la estructura de tamaños de los individuos que la componen, la proporción de especies de arbustos y la ubicación espacial de los individuos fue estimada a partir de las observaciones en los censos de vegetación. Luego, el modelo funciona a partir de tres reglas que describen la natalidad, el crecimiento y la mortalidad de plantas en el espacio. La simulación finaliza cuando la proporción de superficie cubierta es igual a un número tomado al azar de una distribución normal con media 0,45 y desvío estándar 0,1, que

representa adecuadamente la superficie cubierta en el sitio de estudio (Golluscio et al., 1982; Sala y Golluscio, 1991).

*Salida del modelo.* El resultado del modelo es una matriz con la misma resolución espacial que el modelo, y que refleja el arreglo de la vegetación al finalizar la simulación. Cada celda de la matriz contiene 1 si la celda está ocupada por un pasto o un arbusto, o 0 si la celda tiene suelo desnudo. Corrí 10 veces el modelo partiendo desde cada condición inicial, por lo tanto obtuve 10 matrices (i.e., réplicas) que representan la estructura espacial de la comunidad partiendo desde cada extremo de dominancia en clausura y pastoreo.

### 3.2.3. *Etapa 3: métricas espaciales basadas en parches*

Analice las matrices resultantes del modelo de simulación para obtener curvas de frecuencia relativa de tamaño de parches de vegetación (i.e. suma de parches que comparten al menos un lado con un parche vecino, tanto pastos como arbustos) y tamaño de inter- parches (i.e., suelo desnudo) para cada comunidad resultante del modelo, a partir de cada una de las condiciones iniciales. Estos análisis se realizaron en R (R Core Team, 2019) con el paquete *spatialwarnings* (Génin et al., 2018) que procesa datos de esta naturaleza.

Por último, comparé las curvas de distribución de tamaños de parches e inter- parches de a pares usando la prueba de Kolmogorov–Smirnov (Oñatibia et al., 2018). El estadístico de Kolmogorov-Smirnov (KS) mide la diferencia máxima entre las funciones de distribución acumulada de dos muestras. Un valor más alto del estadístico KS indica una mayor diferencia entre las distribuciones, mientras que un valor más bajo indica que las distribuciones son más similares. El valor-p asociado con la prueba indica si esta diferencia es estadísticamente

significativa ( $p < 005$ ). La hipótesis nula indica que no hay diferencias significativas entre las distribuciones. Las comparaciones entre curvas las hice con la función *ks.test* del paquete base de R (R Core Team, 2019).

### 3.3. Resultados

Aquí presento los resultados de las tres etapas para el análisis de los datos que describí en la sección anterior. La primera (Etapa 1) son las medidas espacialmente explícitas de las tasas vitales. Estos resultados están contruidos a partir de datos observados en el campo para los nacimientos, el crecimiento y la supervivencia. El resultado de la etapa intermedia (Etapa 2) es el modelo de simulación propiamente dicho, cuyas reglas están detalladas en el Apéndice 3.1 y los archivos ejecutables están disponibles. Aquí muestro, a modo de ejemplo, mapas de las condiciones iniciales de las simulaciones. La tercera (Etapa 3) son las métricas espaciales basadas en parches. Estos resultados están contruidos con datos simulados a partir del modelo basado en individuos de la Etapa 2.

#### 3.3.1. Etapa 1: medidas espacialmente explícitas de las tasas vitales

*Nacimientos.* El número promedio de arbustos reclutados varió tanto con la condición de pastoreo como con la fisionomía de la vegetación, pero no con la interacción entre los dos factores (Cuadro 3.1). En este sentido, el número de individuos reclutados de arbustos fue mayor en clausura que en pastoreo, y mayor en el pastizal o arbustal que en la fisionomía mixta. En condición de clausura, la posición espacial de los arbustos reclutados respecto a los arbustos previamente establecidos mostró un patrón de repulsión hasta los 50 cm en el arbustal y hasta los 100 cm en la comunidad mixta. En cambio, en el pastizal el patrón

espacial respecto a la posición de los arbustos establecidos que fueron removidos no mostró diferencias respecto de un patrón aleatorio (Figura 3.2a). En pastoreo el patrón de repulsión fue similar al de la clausura para el arbustal y la comunidad mixta, pero en el pastizal encontré agregación entre los arbustos reclutados y la posición de los arbustos que fueron removidos hasta los 100 cm (Figura 3.2b). Por último, tanto en clausura como en pastoreo encontré agregación entre los arbustos reclutados en todas las fisionomías, pero en pastoreo esta señal fue más intensa (i.e., valores mayores de la función de correlación de pares) (Figura 3.2cd)

En el caso de los pastos, también fueron significativos los efectos simples de la condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación. En este caso, la espacialidad está dada por el micrositio, que también tuvo un efecto simple significativo (Cuadro 3.2). El reclutamiento de pastos fue mayor en pastoreo que en clausura (Figura 3.3a), mayor en el arbustal que en las otras fisionomías (Figura 3.3b), y mayor en el micrositio dominado por *Adesmia volckamnia* seguido de la matriz de pastos y el micrositio dominado por *Azorella prolifera*, y por último el micrositio dominado por *Senecio filaginoides* (Figura 3.3c).

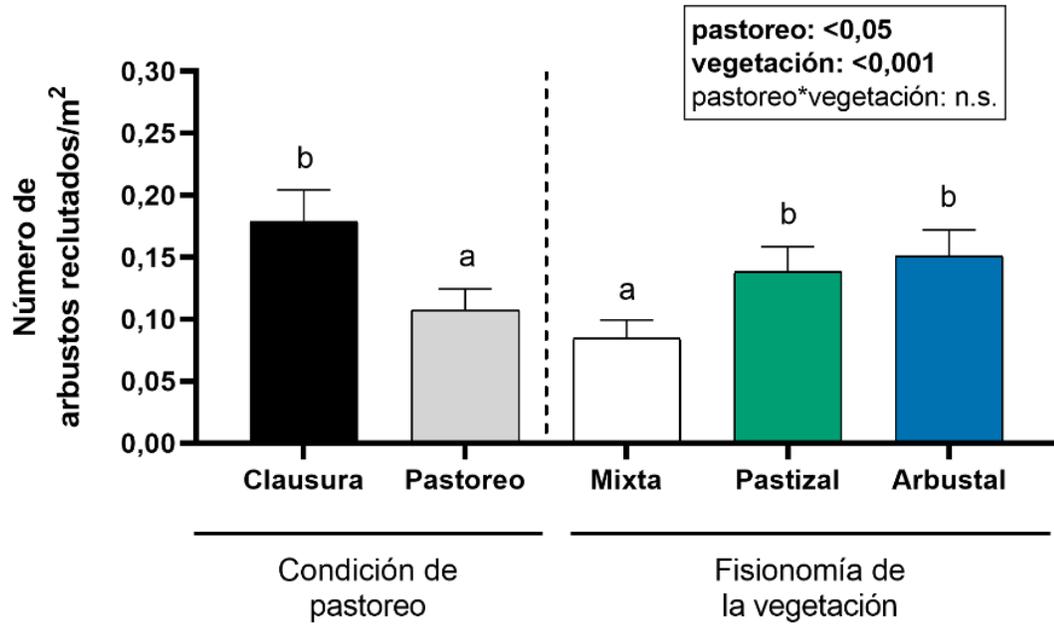


Figura 3.1. Número de arbustos reclutados predicho por el modelo que tiene la interacción condición de pastoreo y la fisionomía de la vegetación como efectos fijos. La interacción no fue significativa (valor- $p > 0,05$ ), y por lo tanto se muestran los efectos simples en paneles separados. Las letras indican diferencias significativas entre niveles dentro del factor con la prueba *post-hoc* de Tukey. Las comparaciones son entre niveles de cada factor (i.e., no entre factores). El análisis estadístico completo se muestra en el Cuadro 3.1

Cuadro 3.1. Análisis estadístico del número de plantas de arbustos reclutadas en cada comunidad experimental. Se muestra el modelo estadístico final luego del proceso de selección. La significancia estadística de los factores fijos y su interacción se evaluó utilizando la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ), y se muestran en negrita aquellos estadísticamente significativos. Se muestran los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos.

$$\text{número de arbustos reclutados/m}^2 \sim \text{pastoreo} + \text{vegetación} + (1 \mid \text{bloque/pastoreo})$$

| Factores fijos    | $\chi^2$      | df       | Valor-p                      |
|-------------------|---------------|----------|------------------------------|
| <b>pastoreo</b>   | <b>5,693</b>  | <b>1</b> | <b>0,01703</b>               |
| <b>vegetación</b> | <b>29,632</b> | <b>3</b> | <b>1,649 e<sup>-06</sup></b> |

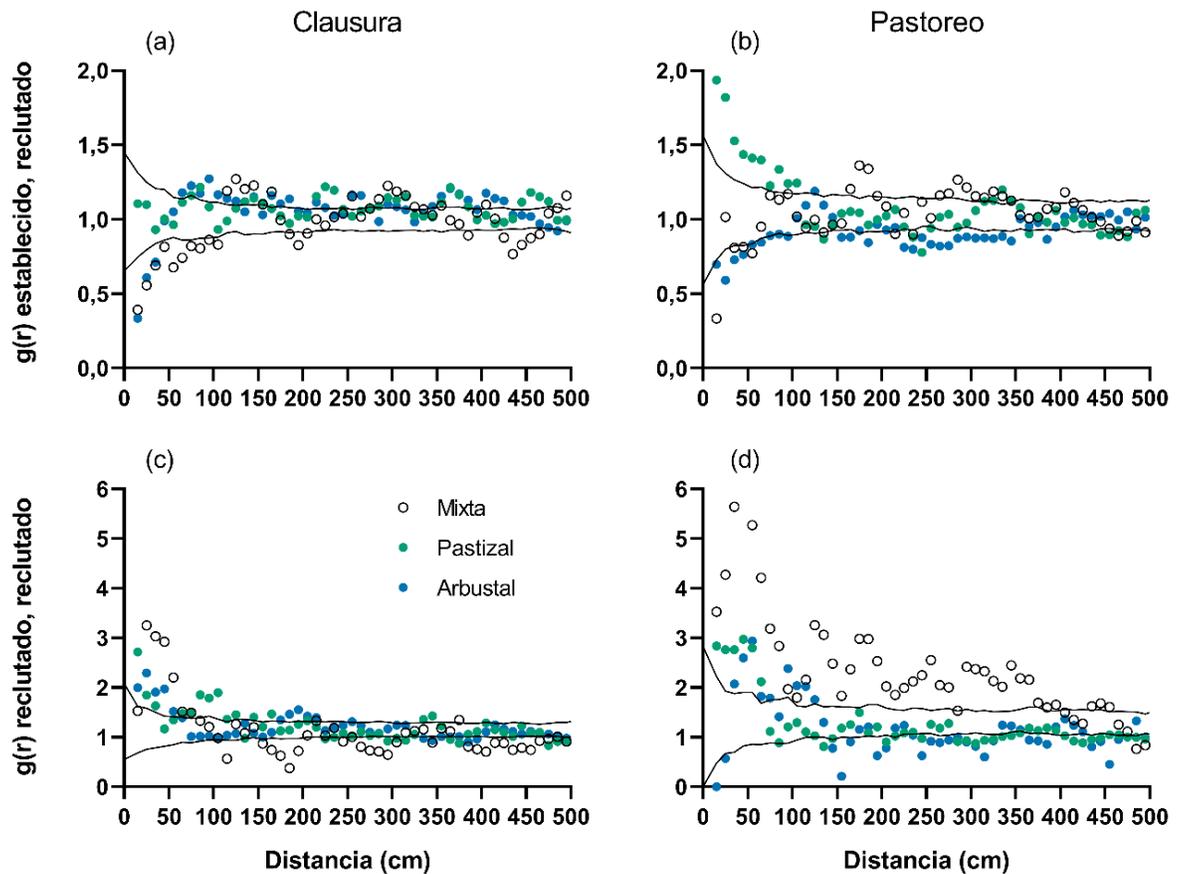


Figura 3.2. Función de correlación de pares  $g(r)$  para el reclutamiento de arbustos. Los paneles (a) y (b) muestran el estadístico para un patrón bi-variado, en el cual el patrón 1 son los arbustos previamente establecidos y el patrón 2 los nuevos individuos reclutados. Los valores por encima de los límites del intervalo de confianza (línea llena) indican que los nuevos individuos se establecen más cerca de los arbustos establecidos que lo esperado bajo el modelo nulo, y por debajo más lejos. Los paneles (c) y (d) muestran el estadístico para el patrón univariado de nuevos arbustos reclutados. Los valores por encima de los límites del intervalo de confianza (línea llena) indican que los nuevos individuos se establecen más cerca de otros arbustos nuevos que lo esperado bajo el modelo nulo, y por debajo más lejos. En ambos casos los modelos nulos son completamente al azar (i.e., CSR) y fueron construidos con los datos de todas las tratamientos agrupados.

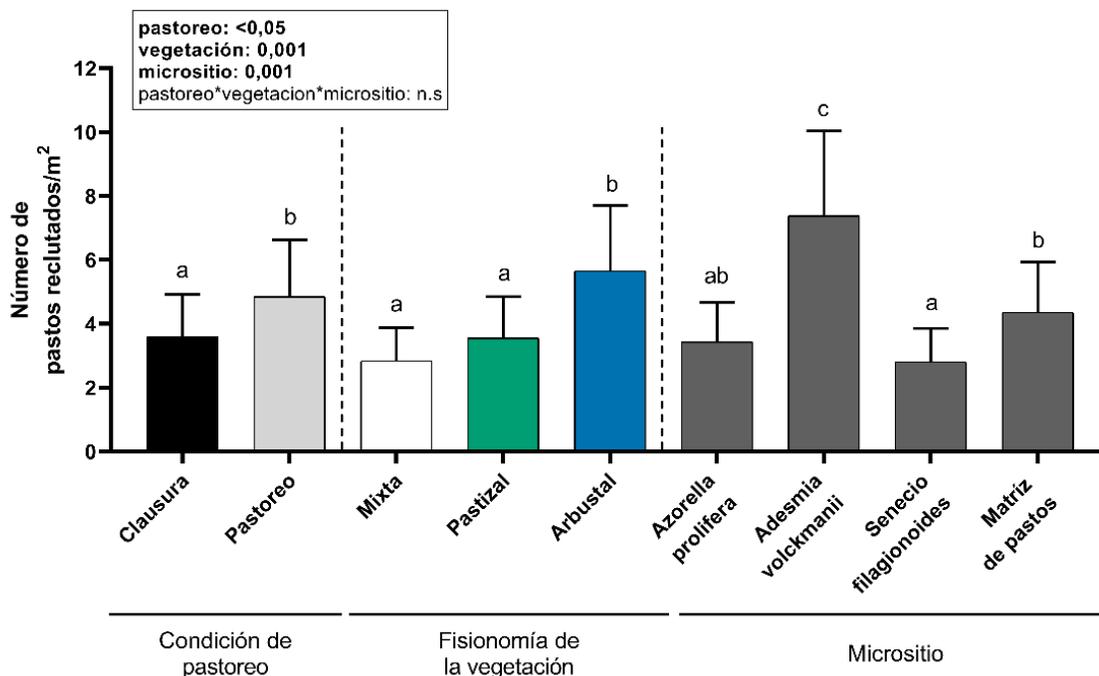


Figura 3.3. Número de pastos reclutados predicho por el modelo que tiene la interacción condición de pastoreo, la fisionomía de la vegetación y el micrositio (i.e., área de hasta 50 cm de distancia del arbusto) como efectos fijos. Las interacciones triple y doble no fueron significativas (valor- $p > 0,05$ ), y por lo tanto se muestran los efectos simples en paneles separados. Las letras indican diferencias significativas entre niveles dentro del factor con la prueba *post-hoc* de Tukey. Las comparaciones son entre niveles de cada factor (i.e., no entre factores). El análisis estadístico completo se muestra en el Cuadro 3.2.

Cuadro 3.2. Análisis estadístico del número de plantas de pastos reclutadas en cada comunidad experimental. Se muestra el modelo estadístico final luego del proceso de selección. La significancia estadística de los factores fijos y su interacción se evaluó utilizando la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ). Se muestran los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos.

| número de pastos reclutados/m <sup>2</sup> ~ pastoreo + vegetación + micrositio + (1   bloque/pastoreo) |               |          |                                 |
|---|---------------|----------|---------------------------------|
| Factores fijos  | $\chi^2$      | df       | Valor-p                         |
| <b>pastoreo</b>   | <b>3,951</b>  | <b>1</b> | <b>0,04</b>                     |
| <b>vegetación</b>   | <b>70,915</b> | <b>2</b> | <b>2,718 e<sup>-15</sup></b>    |
| <b>micrositio</b>   | <b>126,97</b> | <b>3</b> | <b>&lt; 2,2 e<sup>-16</sup></b> |

*Crecimiento.* La tasa de crecimiento relativa (RGR) de arbustos, tanto establecidos como reclutados, varió únicamente con la fisionomía de la vegetación (Cuadro 3.3ab). En el caso de los arbustos establecidos, el RGR promedio fue mayor en el arbustal que en la comunidad mixta, en la cual el valor fue negativo. En el pastizal no hay arbustos establecidos (Figura 3.4a). En el caso de los arbustos reclutados, no hubo diferencia entre la comunidad mixta y el pastizal, y el RGR promedio de los arbustos fue mayor en el arbustal (Figura 3.4b).

La tasa de crecimiento relativa (RGR) de pastos establecidos fue, en promedio, mayor en la comunidad mixta sin pastoreo que en las demás comunidades experimentales (Figura 3.6a). En cambio la RGR de pastos reclutados no varió entre comunidades experimentales, y tampoco fue diferente entre distintos micrositios (Figura 3.6b). Es destacable que la RGR de los pastos reclutados fue un orden de magnitud mayor y 5 veces más grande que la de pastos establecidos.

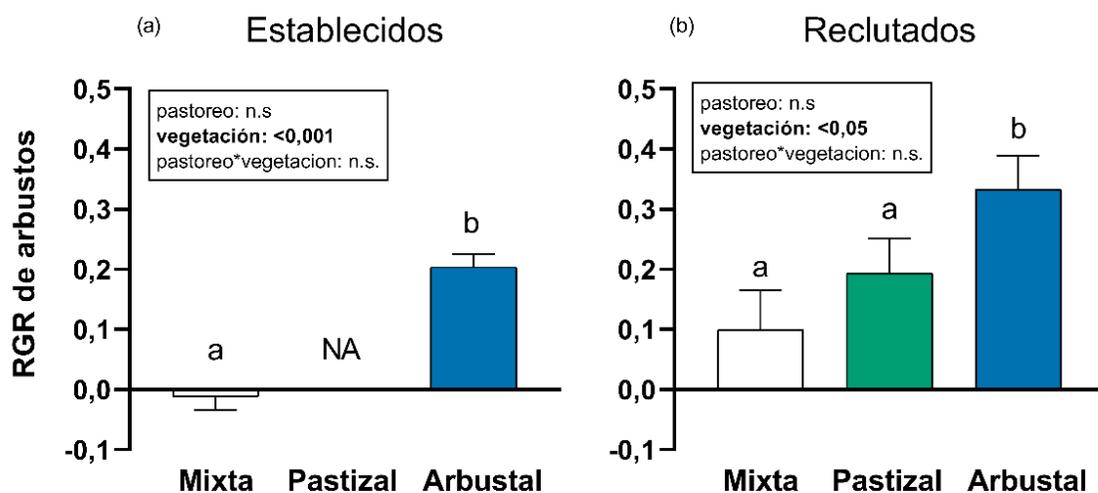


Figura 3.4. Tasa de crecimiento relativa (RGR) de arbustos (a) establecidos y (b) reclutados en el período estudiado predicha por el modelo que contiene la condición de pastoreo y la fisionomía de la vegetación como efectos fijos. Las tablas interiores muestran la significancia estadística. Las letras indican diferencias significativas con la prueba *post-hoc* de Tukey. El análisis estadístico completo se muestra en el Cuadro 3.3.

Cuadro 3.3. Análisis estadístico de la tasa de crecimiento relativa (RGR) de arbustos (a) establecidos y (b) reclutados en cada comunidad experimental. Se muestra el modelo estadístico final luego del proceso de selección. La significancia estadística de los factores fijos y su interacción se evaluó utilizando la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ). Se muestran los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos.

(a) Arbustos establecidos

---

RGR de arbustos establecidos  $\sim$  pastoreo + vegetación + (1 | bloque/pastoreo)

---

| Factores fijos | $\chi^2$ | df | Valor-p                |
|----------------|----------|----|------------------------|
| pastoreo       | 1,1717   | 1  | 0,2791                 |
| vegetación     | 61,938   | 1  | 3,544 e <sup>-15</sup> |

---

(b) Arbustos reclutados

---

RGR de arbustos reclutados  $\sim$  pastoreo + vegetación + (1 | bloque/pastoreo)

---

| Factores fijos    | $\chi^2$     | df       | Valor-p      |
|-------------------|--------------|----------|--------------|
| pastoreo          | 2,932        | 1        | 0,08         |
| <b>vegetación</b> | <b>12,13</b> | <b>2</b> | <b>0,002</b> |

---

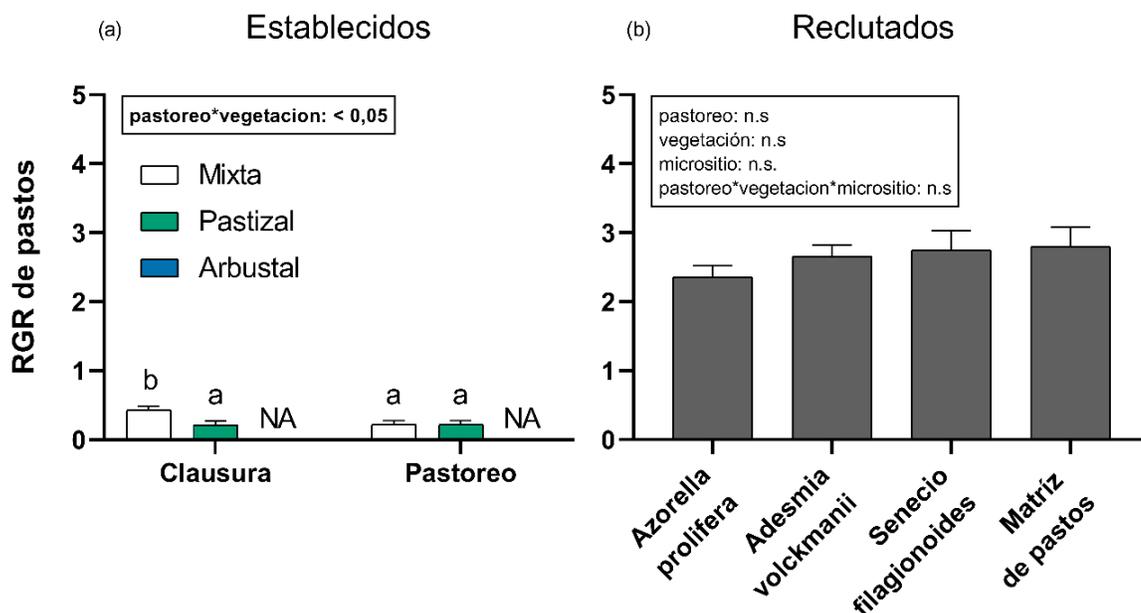


Figura 3.5. Tasa de crecimiento relativa (RGR) de pastos (a) establecidos y (b) reclutados predicha por el modelo estadístico. En el caso de los pastos establecidos (a), el modelo contiene la condición de pastoreo y la fisionomía de la vegetación como efectos fijos. En el caso de los pastos reclutados (b), el modelo además contiene el micrositio (i.e., área de hasta 50 cm de distancia del arbusto) como efecto fijo y es la variable que se muestra graficada aunque no es estadísticamente significativa. Las tablas interiores muestran la significancia estadística. Las letras indican diferencias significativas con la prueba *post-hoc* de Tukey. El análisis estadístico completo se muestra en el Cuadro 3.4.

Cuadro 3.4. Análisis estadístico de la tasa de crecimiento relativa (RGR) de pastos (a) establecidos y (b) reclutados en cada comunidad experimental. Se muestra el modelo estadístico final luego del proceso de selección. La significancia estadística de los factores fijos y su interacción se evaluó utilizando la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ). Se muestran los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos.

(a) Pastos establecidos

| RGR de pastos establecidos ~ pastoreo * vegetación + (1   bloque/pastoreo) |               |          |              |
|--|---------------|----------|--------------|
| Factores fijos   | $\chi^2$      | df       | Valor-p      |
| <b>pastoreo*vegetación</b>   | <b>7,8876</b> | <b>1</b> | <b>0,004</b> |

## Cuadro 3.4. Continuación

## (b) Pastos reclutados

| RGR de pastos reclutados ~ pastoreo + vegetación + micrositio + (1   bloque/pastoreo) |          |    |         |
|---|----------|----|---------|
| Factores fijos  | $\chi^2$ | df | Valor-p |
| pastoreo  | 1,5656   | 1  | 0,2108  |
| vegetación  | 2,0729   | 2  | 0,3545  |
| micrositio  | 3,4655   | 3  | 0,3253  |

*Supervivencia.* La probabilidad de supervivencia promedio de arbustos, tanto establecidos como reclutados, fue en todos los casos mayor al 85%. Para los arbustos establecidos, la probabilidad de supervivencia promedio fue mayor en el arbustal que en la comunidad mixta y no hubo efectos del pastoreo (Figura 3.8a; Cuadro 3.5a). Para los arbustos reclutados también fue mayor la probabilidad de supervivencia en el arbustal que en el pastizal o la comunidad mixta, pero si hubo un efecto del pastoreo que disminuyó la supervivencia en todas las fisionomías (Figura 3.8b; Cuadro 3.5b). No hice un análisis de patrones espacial de puntos para la supervivencia porque el número de individuos muertos no fue suficiente.

La probabilidad de supervivencia promedio de pastos establecidos no fue diferente entre fisionomías de vegetación, pero si entre condiciones de pastoreo. En este sentido, la probabilidad de supervivencia fue mayor en clausura que en pastoreo (Figura 3.7a, Cuadro 3.6a). La probabilidad de supervivencia de pastos reclutados tampoco varió entre fisionomías, pero si entre micrositios y entre condiciones de pastoreo. Fue mayor en micrositios dominados por *Azorella prolifera* y *Adesmia volckmanii* que en micrositios

dominados por *Senecio filaginoides* o en la matriz de pastos dispersos; y mayor en clausura que en pastoreo en todos los microsítios (Figura 3.7b, Cuadro 3.6b).

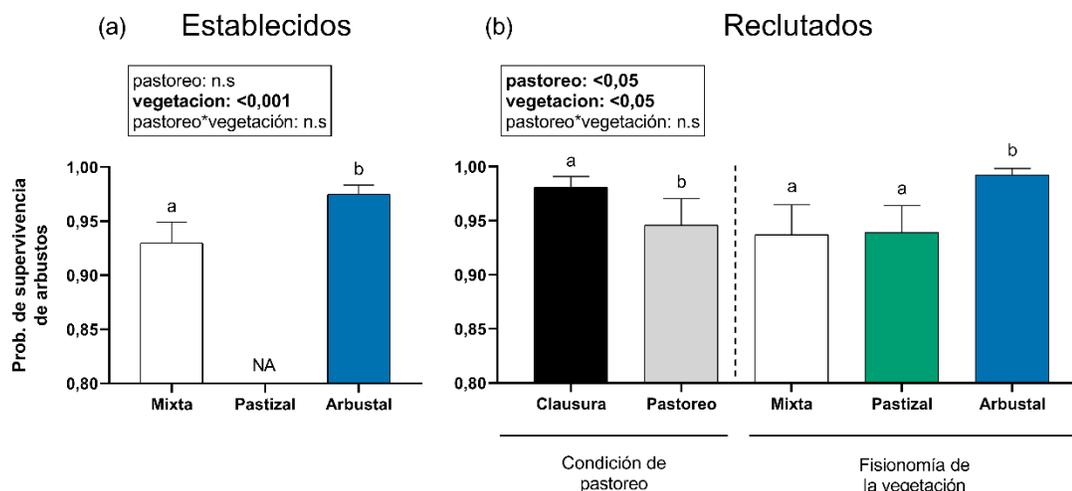


Figura 3.6. Probabilidad de supervivencia de arbustos (a) establecidos y (b) reclutados predicha por el modelo que contiene la condición de pastoreo y la fisionomía de la vegetación como efectos fijos. Las tablas interiores muestran la significancia estadística. Solo está graficado el factor estadísticamente significativo en el modelo final. Las letras indican diferencias significativas con la prueba *post-hoc* de Tukey. En (b) las comparaciones son entre niveles de cada factor significativo (i.e., no entre factores). El análisis estadístico completo se muestra en el Cuadro 3.5.

Cuadro 3.5. Análisis estadístico de la probabilidad de supervivencia de arbustos (a) establecidos y (b) reclutados en cada comunidad experimental. Se muestra el modelo estadístico final luego del proceso de selección. La significancia estadística de los factores fijos y su interacción se evaluó utilizando la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ). Se muestran los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos.

(a) Arbustos establecidos

probabilidad de supervivencia de arbustos ~ pastoreo + vegetación + (1 | bloque/pastoreo)

| Factores fijos    | $\chi^2$       | df       | Valor-p       |
|-------------------|----------------|----------|---------------|
| pastoreo          | 0.0003         | 1        | 0,986         |
| <b>vegetación</b> | <b>12,5564</b> | <b>1</b> | <b>0,0003</b> |

## Cuadro 3.5. Continuación

## (b) Arbustos reclutados

probabilidad de supervivencia de arbustos ~ pastoreo + vegetación + (1 | bloque/pastoreo)

| Factores fijos    | $\chi^2$    | df       | Valor-p      |
|-------------------|-------------|----------|--------------|
| <b>pastoreo</b>   | <b>4,31</b> | <b>1</b> | <b>0,037</b> |
| <b>vegetación</b> | <b>8,32</b> | <b>2</b> | <b>0,015</b> |

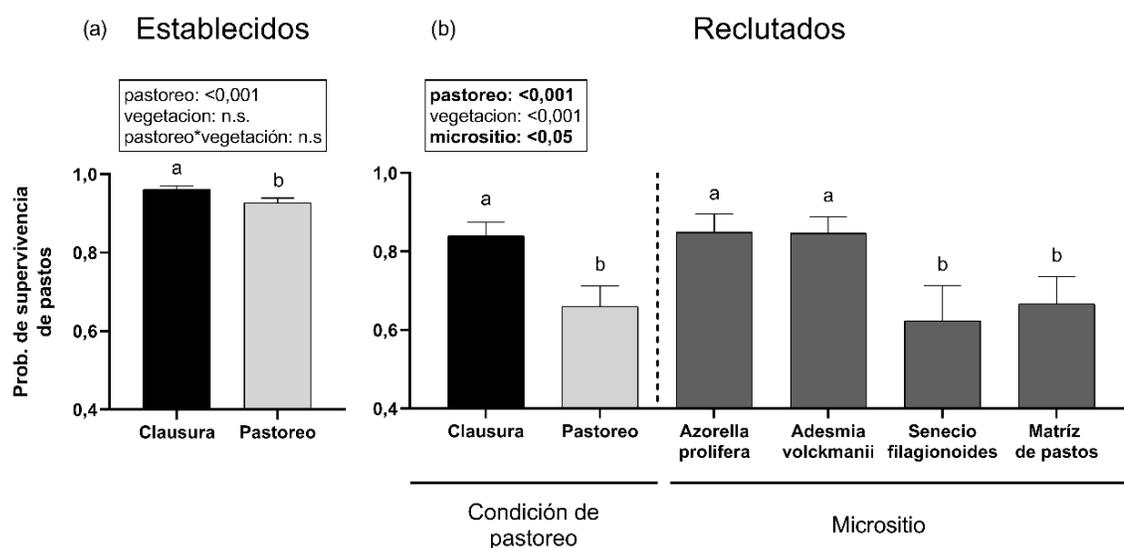


Figura 3.7. Probabilidad de supervivencia de pastos (a) establecidos y (b) reclutados predicha por el modelo estadístico. En el caso de los pastos establecidos (a), el modelo contiene la condición de pastoreo y la fisionomía de la vegetación como efectos fijos. En el caso de los pastos reclutados (b), el modelo además contiene el micrositio (i.e., área de hasta 50 cm de distancia del arbusto) como efecto fijo. Las tablas interiores muestran la significancia estadística. Las letras indican diferencias significativas con la prueba *post-hoc* de Tukey. En (b) las comparaciones son entre niveles de cada factor significativo (i.e., no entre factores). El análisis estadístico completo se muestra en el Cuadro 3.6.

Cuadro 3.6. Análisis estadístico de la probabilidad de supervivencia de pastos (a) establecidos y (b) reclutados en cada comunidad experimental. Se muestra el modelo estadístico final luego del proceso de selección. La significancia estadística de los factores fijos y su interacción se evaluó utilizando la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ). Se muestran los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos.

(a) Pastos establecidos

---

probabilidad de supervivencia de pastos ~ pastoreo + vegetación + (1 | bloque/pastoreo)

---

| Factores fijos  | $\chi^2$    | df       | Valor-p     |
|-----------------|-------------|----------|-------------|
| <b>pastoreo</b> | <b>5,91</b> | <b>1</b> | <b>0,01</b> |
| vegetación      | 2,68        | 1        | 0,101       |

---

(b) Pastos reclutados

---

probabilidad de supervivencia de pastos ~ pastoreo + vegetación + micrositio  
+ (1 | bloque/pastoreo)

---

| Factores fijos | $\chi^2$ | df | Valor-p |
|----------------|----------|----|---------|
| pastoreo       | 8,60     | 1  | 0,003   |
| vegetación     | 1,54     | 2  | 0,462   |
| micrositio     | 10,32    | 3  | 0,015   |

---

3.3.2. *Etapa 2: modelo espacialmente explícito basado en individuos*

Los arbustos establecidos tienden al agrupamiento a escalas espaciales menores a 50 cm (Figura 3.8a), y los pastos establecidos tienden a la repulsión a distancias menores a 15 cm (Figura 3.8b). La implementación matemática para reflejar este patrón espacial en las condiciones iniciales del modelo en el entorno NetLogo (Figura 3.9) está desarrollado en el Apéndice 3.2.

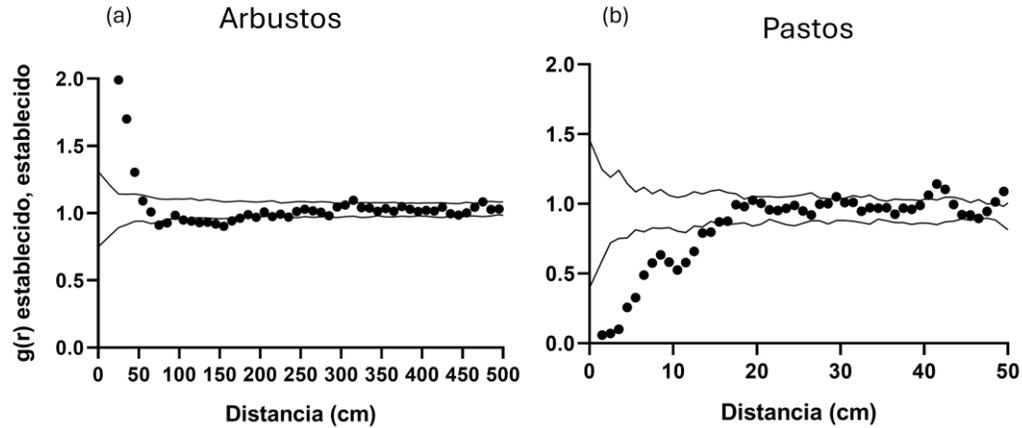


Figura 3.8. Función de correlación de pares para las condiciones iniciales de (a) arbustos y (b) pastos establecidos. Los valores por encima de los límites del intervalo de confianza (línea llena) indican agrupamiento y por debajo repulsión. El modelo nulo con el cual se construyó este intervalo es completamente al azar (i.e., CSR) con todos los datos agrupados.

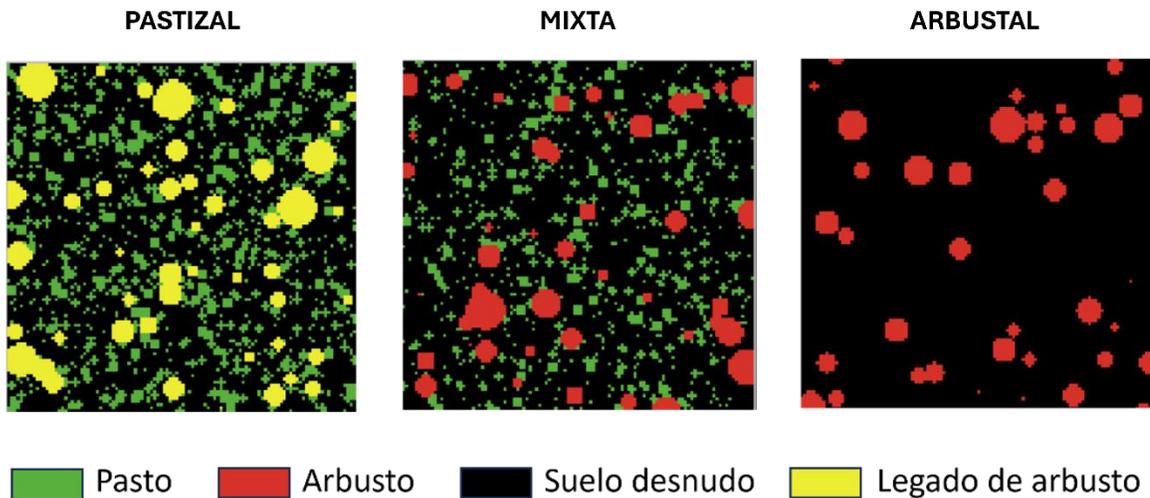


Figura 3.9. Mapas de las condiciones iniciales de las simulaciones en el entorno NetLogo. Cada fisionomía de vegetación tiene parámetros específicas para cada condición de pastoreo. La regla de finalización indica que la simulación termina cuando la superficie cubierta es igual a un valor tomado al azar de una distribución normal con media 0.45 y desvío estándar 0.1, que representa adecuadamente la superficie cubierta en el sitio de estudio (Golluscio et al., 1982; Fernández et al., 1991). Las reglas detalladas se encuentran en el Apéndice A3.1.

### 3.3.3. Etapa 3: métricas espaciales basadas en parches

Los resultados muestran que la estructura espacial de la comunidad es igual independientemente de las condiciones iniciales cuando se alcanza una cobertura cercana al 50%. La distribución de tamaños de parches fue igual en todos los casos de acuerdo con el estadístico de Kolmogorov-Smirnov (valor- $p < 0,05$ ) (Figura 3.10, Cuadro 3.7). La distribución de tamaños de inter- parches también fue igual en todos los casos de acuerdo con el estadístico de Kolmogorov-Smirnov (valor- $p < 0,05$ ) (Figura 3.10, Cuadro 3.8)

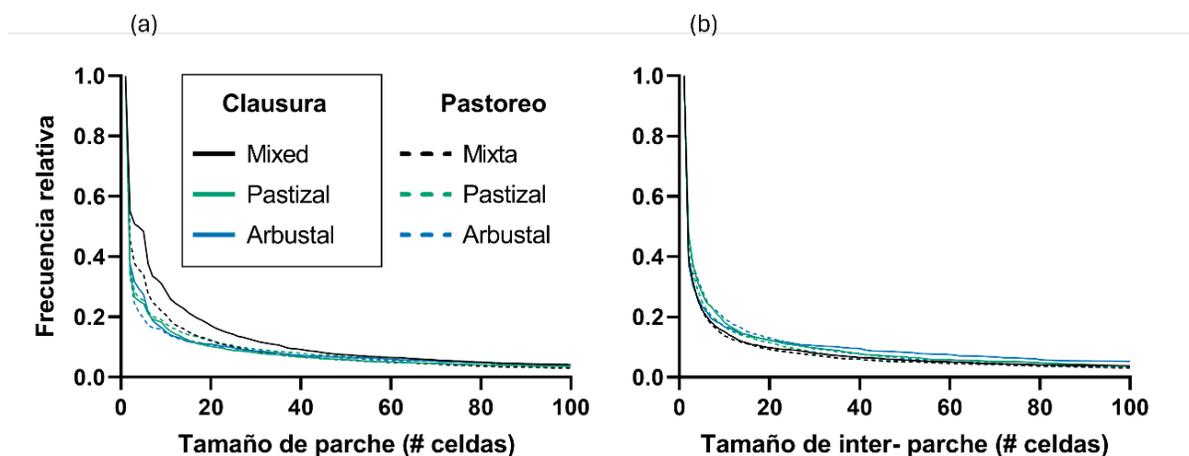


Figura 3.10. Distribución de frecuencias relativa de (a) tamaños de parches de vegetación y (b) tamaño de inter- parches de vegetación resultante del modelo de simulación, medido como el número de celdas que ocupa cada parche de vegetación. Cada celda tiene 10 cm de lado, y por lo tanto ocupa una superficie de 100 cm<sup>2</sup>. Las curvas con distintos colores y trazos indican la combinación de fisionomía de la vegetación y condición de pastoreo de la comunidad inicial en la simulación. La significancia estadística de la prueba de Kolmogorv-Smirnov se encuentra en el Cuadro 3.7.

Cuadro 3.7. Prueba de Kolmogorov-Smirnov entre cada par de curvas de frecuencia relativa de parches de vegetación mostradas en la Figura 3.10a y de inter- parche de vegetación mostradas en la Figura 3.10b (15 comparaciones en total en total para cada uno, provenientes de todas las combinaciones posibles de los 6 tratamientos). El valor-p indica la significancia estadística. Valores-p mayor a 0,05 indica que no hay diferencias en la distribución acumulada entre las curvas comparadas.

| Comunidad inicial 1 | Comunidad inicial 2 | Parche de vegetación |         | Inter- parche |         |
|---------------------|---------------------|----------------------|---------|---------------|---------|
|                     |                     | KS                   | p-valor | KS            | p-valor |
| Clausura Mixta      | Clausura Pastizal   | 0,065099             | 0,9861  | 0,027727      | 0,9999  |
| Clausura Mixta      | Clausura Arbustal   | 0,092178             | 0,8031  | 0,054558      | 0,9998  |
| Clausura Pastizal   | Clausura Arbustal   | 0,042144             | 0,9999  | 0,066265      | 0,9947  |
| Pastoreo Mixta      | Pastoreo Pastizal   | 0,090025             | 0,7968  | 0,02878       | 0,9999  |
| Pastoreo Mixta      | Pastoreo Arbustal   | 0,11028              | 0,6580  | 0,045107      | 0,9999  |
| Pastoreo Pastizal   | Pastoreo Arbustal   | 0,033167             | 0,9999  | 0,033253      | 0,9999  |
| Clausura Mixta      | Pastoreo Mixta      | 0,019757             | 0,9999  | 0,040595      | 0,9999  |
| Clausura Mixta      | Pastoreo Arbustal   | 0,10525              | 0,7181  | 0,065522      | 0,9903  |
| Clausura Mixta      | Pastoreo Pastizal   | 0,079641             | 0,9011  | 0,053516      | 0,9994  |
| Clausura Pastizal   | Pastoreo Mixta      | 0,070698             | 0,9679  | 0,023656      | 0,9999  |
| Clausura Pastizal   | Pastoreo Pastizal   | 0,031986             | 0,9999  | 0,038876      | 0,9999  |
| Clausura Pastizal   | Pastoreo Arbustal   | 0,052772             | 0,9996  | 0,048193      | 0,9999  |
| Clausura Arbustal   | Pastoreo Mixta      | 0,098248             | 0,7324  | 0,082422      | 0,9551  |
| Clausura Arbustal   | Pastoreo Pastizal   | 0,023403             | 0,9999  | 0,092184      | 0,9113  |
| Clausura Arbustal   | Pastoreo Arbustal   | 0,025518             | 0,9999  | 0,10075       | 0,8337  |

### 3.4. Discusión

La estructura de un sistema es la organización física de sus componentes en un patrón reconocible, i.e., no aleatorio (Noss, 1990). En el capítulo anterior validamos una aproximación refinada de la teoría de Jeltsch et al. (2000) que hace operativo el concepto de los mecanismos ecológicos de amortiguación (i.e., *buffer*) a una escala espacial relevante

para comunidades áridas: el mosaico de parches. Watt (1947) introdujo el concepto de la comunidad como un mosaico de parches organizados por dinámicas comunes, que fue adaptado para describir la estructura de las comunidades de zonas áridas (Noy-Meir, 1973). Esta adaptación distingue parches de alta y baja cobertura, que componen un mosaico de dos fases (Soriano et al., 1994), lo que explica la distribución de tamaños de las áreas vegetadas y el funcionamiento del ecosistema (Aguilar y Sala, 1999). Entonces, la persistencia de la comunidad mixta implica, además de la coexistencia de las dos formas de vida contrastantes, la persistencia de esta estructura de parches y su distribución de tamaños (i.e., *patchiness*). En este capítulo extendiendo la teoría de los mecanismos *buffer* como determinantes de la co-dominancia para evaluar si, además, promueven la persistencia de la estructura espacial. Para abordar esta pregunta, usé un modelo de simulación *ad-hoc* basado en individuos que evalúa si las tasas vitales de pastos y arbustos espacialmente explícitas en los extremos de dominancia reproducen el arreglo de la vegetación co-dominada. El principal resultado del estudio muestra que la variabilidad espacial de las tasas vitales genera que, independientemente de la condición inicial (i.e., extremos de dominancia), la comunidad tienda a la auto organización, reproduciendo el mosaico propio de la comunidad mixta (Kefi et al., 2024).

El estudio de procesos ecológicos que ocurren en escalas de varias décadas en general se realiza con modelos de simulación, que incluyen los principales aspectos de los patrones y procesos del sistema ecológico. Estas condiciones determinan que los resultados del modelo tienen limitaciones impuestas por sus reglas de diseño. En este estudio la simulación termina cuando la superficie cubierta alcanza un valor cercano al 50%. Esto tiene dos implicancias importantes: la primera es que el patrón espacial resultante indica cómo se distribuyen los

parches vegetados y no vegetados, dada la cobertura típica de un pastizal pastoreado pero saludable (Golluscio et al., 1982); la segunda es que el tiempo necesario para alcanzar este nivel de cobertura es diferente según la fisonomía desde la cual se inicia la simulación. Esta restricción asume que con el 50% de cobertura del suelo se alcanza el nivel máximo de biomasa que el sistema es capaz de soportar, dadas sus limitaciones biofísicas (Sala y Golluscio, 1991). Además, el modelo idealiza a los pastos y arbustos con una superficie circular. El arreglo espacial de las comunidades vegetales de zonas áridas puede dividirse en patrones de bandas o patrones de puntos (i.e., patrones tigre o leopardo; Aguiar y Sala, 1999). La comunidad de la estepa patagónica se encuentra en el último grupo. En este sentido, el supuesto de circularidad de los individuos —y por lo tanto de su agregación en parches vegetados— es razonable. Por último, siguiendo el modelo conceptual de sucesión cíclica (Soriano et al., 1993; Aguiar y Sala, 1994), el modelo de simulación asume que el establecimiento de arbustos no depende de la disposición espacial de pastos establecidos. Es decir que la dominancia de herbáceas únicamente controla la cantidad de arbustos reclutados en esas comunidades experimentales. Sin embargo, estudios previos muestran que plántulas de *Azorella prolifera* tienden a estar asociadas a parches de baja cobertura (Silvoso, 2014). Esto podría indicar que el patrón de establecimiento de arbustos no es azaroso, sino que está asociado a plantas de pastos.

Reconociendo estas singularidades, los resultados apoyan la hipótesis de que los mecanismos *buffer* promueven la persistencia del arreglo espacial. Por un lado, la distribución de tamaños de parches vegetados no cambia con las condiciones iniciales al finalizar la simulación (Figura 3.10a). Un estudio previo estimó para esta misma estepa patagónica, a partir de mediciones en el campo, que el 80% de los parches de vegetación tienen un tamaño menor a

50 cm de diámetro (Oñatibia et al., 2018). El resultado de las simulaciones es compatible con esta estimación empírica, ya que encontramos que aproximadamente el 80% de los parches de vegetación ocupan menos de 20 celdas del modelo de simulación. Teniendo en cuenta que cada celda ocupa 100 cm<sup>2</sup> (ver *Descripción del modelo - Escalas*), el diámetro del área ocupada por 20 celdas es igual a 50 cm. Por otro lado, nuestros resultados muestran que la distribución de tamaños de los inter- parches de vegetación tampoco cambia con las condiciones iniciales al finalizar la simulación (Figura 3.10b). La estimación empírica previa indica que el 90% de los inter- parches tienen un tamaño menor a 50 cm de diámetro (Oñatibia et al., 2018). El resultado de las simulaciones indica que aproximadamente el 90% de los inter- parches ocupan menos de 20 celdas, i.e., 50 cm de diámetro, siguiendo el razonamiento anterior. Finalmente, el resultado de la simulación es consistente con las observaciones de campo que muestran que el pastoreo moderado no genera cambios en el arreglo de la vegetación (Cipriotti y Aguiar, 2005; Oñatibia et al., 2018). En este sentido, si bien el pastoreo modifica la composición de especies según la preferencia, no modifica el patrón espacial del mosaico de vegetación (Cipriotti y Aguiar, 2005). Estas validaciones cualitativas del modelo fortalecen la inferencia sobre la importancia de los mecanismos *buffer* para la existencia del sistema mixto en términos del arreglo espacial y de la conectividad entre los parches vegetados a través de los inter- parches.

Estas estructuras no aleatorias pueden surgir de interacciones entre los organismos y el ambiente, modulando restricciones bióticas o abióticas. Las primeras explicaciones sugerían que la disposición espacial de la vegetación estaba impulsada únicamente por la infiltración de agua, que ocurre más rápido en parches vegetados que en áreas de suelo desnudo (Rietkerk et al., 2002). Una predicción lógica deducida de este mecanismo en ecosistemas limitados

por el agua es que el reclutamiento será mayor en parches de alta cobertura que en los de baja cobertura. El resultado de mi trabajo coincide parcialmente con esta predicción. Por un lado, el establecimiento (i.e., reclutamiento y supervivencia) de pastos fue mayor en vecindarios de *Azorella prolifera* y *Adesmia volckmannii* que dentro de la matriz de pastos dispersos y suelo desnudo, o en vecindarios de *Senecio filaginoides* (Figura 3.3c y Figura 3.7b). Esto sugiere que el efecto depende de la identidad de la especie dominante del parche. *Adesmia volckmannii* es una especie leguminosa que fija nitrógeno (i.e., se han registrado nódulos activos; Golluscio et al., 2006, 2014), lo que sugiere que no es únicamente la disponibilidad de agua el recurso que determina este mecanismo de auto organización (Austin, 2011). Por otro lado, el reclutamiento de arbustos mostró repulsión respecto a otros arbustos ya establecidos en un radio menor a 100 cm, y ningún patrón distinto de lo aleatorio respecto a parches donde un arbusto fue removido (Figura 3.2ab). Esto indica balances de interacción negativos entre arbustos adultos y juveniles (Wiegand y Moloney, 2004; Wiegand y Moloney, 2014). En este sentido, también, sería esperable que el número absoluto de arbustos reclutados fuese mayor en el arbustal por tener mayor superficie disponible (Figura 3.9). Sin embargo, no hubo diferencias con el pastizal (Figura 3.1). Interpreto esto como una clara señal de que las interacciones intra-forma de vida limitan el reclutamiento. El único caso sustancialmente diferente ocurrió en el extremo dominado por pastos en condiciones de pastoreo, donde observamos una fuerte asociación positiva entre los parches que contenían un arbusto que fue experimentalmente removido (i.e., posible existencia de un legado en el suelo) y el reclutamiento de un nuevo individuo (Figura 3.2b – tratamiento pastizal). Además, observamos una fuerte asociación espacial entre individuos de arbustos reclutados, que se intensificó con el pastoreo (Figura S3.2cd).

Más recientemente se ha postulado que la disponibilidad de nutrientes y la actividad microbiana interactúan con la formación y mantenimiento de los parches de vegetación (Ochoa-Hueso et al., 2018; Pointing y Belnap, 2012). En este sentido, se ha resaltado la existencia de mecanismos alternativos mediante los cuales las formas de vida condicionan el suelo y crean islas de fertilidad: los arbustos aumentan la concentración de nutrientes, mientras que los pastos aumentan la concentración de hongos micorrícicos arbusculares (Giachetti et al., 2024). Los patrones empíricos que sintetizo en la primera parte de los resultados en este capítulo han capturado estos mecanismos, que alcanzan su máximo significado ecológico para la comunidad al hacerlos espacialmente explícitos. Es decir que la distribución heterogénea de recursos dentro del mosaico de parches podría estar determinando los patrones de reclutamiento, crecimiento y supervivencia de las formas de vida. Sin embargo, aún no sabemos si estas islas de fertilidad persisten durante la fase degenerativa de la sucesión cíclica (i.e., cuando un parche de alta cobertura de vegetación se transforma en un parche de baja cobertura formado por pastos dispersos en la matriz de suelo desnudo; Aguiar y Sala 1999). Por último, aunque encontramos algunas diferencias entre las condiciones de pastoreo para las tasas vitales, estas no escalaron a diferencias en la distribución de tamaños de parches o inter- parches. Bajo la hipótesis de convergencia de caracteres (Milchunas y Sala, 1988; Quiroga et al., 2010), se espera que los efectos del pastoreo se reduzcan en ambientes estresantes en la medida que las especies presenten mayor resistencia a la herbivoría. A escala regional, la comunidad estudiada en el Distrito Occidental es de productividad intermedia. Conforme la productividad aumenta regionalmente, la frecuencia de caracteres que confieren resistencia a la herbivoría disminuye, y se reduce el tamaño de los parches vegetados en respuesta al pastoreo (Oñatibia et al., 2018).

Definir cómo las relaciones entre patrones y procesos a escala fina se conectan con patrones y procesos a escalas más amplias es un desafío de la ecología (Thompson et al., 2001). De acuerdo con la teoría de sistemas jerárquicos, las escalas más finas proporcionan la comprensión mecanicista del comportamiento a una escala particular, y las escalas más amplias proporcionan las restricciones o límites sobre ese comportamiento. En este capítulo he mostrado cómo las interacciones entre especies a una escala fina afectan las tasas vitales que determinan el arreglo espacial de la vegetación a una escala más amplia, limitada por la biomasa total que el sistema es capaz de soportar. Sin embargo, estos marcos teóricos no explican cómo los patrones y procesos en diferentes escalas interactúan. El marco de interacciones entre escalas (Peters et al., 2007) sugiere que los vectores de transferencia horizontal a escalas intermedias determinan cómo las relaciones entre patrones y procesos interactúan de escalas más finas a más amplias, y *viceversa*. En este sentido, si bien a lo largo del capítulo he enfatizado que los mecanismos *buffer* promueven la persistencia de la estructura espacial de la comunidad mixta, es igualmente importante resaltar que esa misma estructura es la que promueve la redistribución de recursos y propágulos desde zonas de suelo desnudo hacia parches de vegetación (Okin et al., 2015). Es decir que los mecanismos *buffer* promueven la auto organización de la comunidad, pero también la capacidad de auto organización propicia la existencia de los mecanismos *buffer*.

### Apéndice 3.1. Descripción del modelo de simulación basado en individuos

Este es un modelo basado en individuos que tiene por objetivo simular la dinámica espacial de los parches de vegetación en la estepa patagónica para contrastar la hipótesis derivada del modelo de Jeltsch et al. (2000), que indica que los mecanismos *buffer* promueven la persistencia del arreglo espacial de la vegetación en zonas áridas debido a su capacidad de auto organización (Kefi et al., 2024). Para esto, el modelo integra los siguientes conceptos de diseño:

1. El modelo tiene reglas empíricas que fueron calibradas a partir de datos obtenidos en un experimento de remociones de formas de vida en la estepa patagónica. El diseño contiene dos condiciones de pastoreo (clausura y pastoreo) y tres fisionomías de vegetación (mixta, pastizal y arbustal). El detalle del diseño experimental está en el Capítulo 1 de la tesis y en la sección Materiales y Métodos del texto principal del Capítulo 3. Para cada combinación de condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación se calibró un modelo específico, es decir que en total hay seis versiones del modelo que reflejan las diferentes condiciones iniciales. Los datos con los que fue calibrado el modelo están en Figuras en la sección Resultados - *Medidas espacialmente explícitas de las tasas vitales* en el texto principal del Capítulo 3.
2. El modelo considera que la superficie está ocupada por pastos perennes y arbustos como las formas de vida dominantes en la estepa patagónica. La superficie no ocupada contiene suelo desnudo.
3. El espacio está representado por una grilla cuadrada de 1100 cm de lado. Es decir que el área total es de  $1,21 \times 10^6 \text{ cm}^2 (= 121 \text{ m}^2)$ . El área está dividida en celdas de  $100 \text{ cm}^2$  lo

que da un total de 12100 celdas. Es decir que la resolución espacial del modelo es de 10x10cm.

4. Lo censos de vegetación con los cuáles se obtuvieron los datos empíricos para calibrar el modelo fueron tomados entre 2020 y 2024. Por lo tanto, la resolución temporal del modelo es de 4 años (i.e., cuatro estaciones de crecimiento).
5. La simulación parte de seis condiciones iniciales alternativas: dominado exclusivamente por pastos, co-dominado por pastos y arbustos, o dominado exclusivamente por arbustos tanto en clausura como en pastoreo (condiciones iniciales).
6. El modelo simula el efecto de la posición espacial de los individuos establecidos y reclutados sobre el nacimiento (regla 1), el crecimiento (regla 2) y la supervivencia (regla 3) de pastos y arbustos.
7. La simulación finaliza cuando la proporción de superficie cubierta es igual a un número tomado al azar de una distribución normal con media 0,45 y desvío estándar 0,1, que representa adecuadamente la superficie cubierta en el sitio de estudio (Golluscio et al., 1982; Fernández et al., 1991). Entonces el modelo evalúa cómo se distribuye espacialmente la vegetación para una cobertura dada.
8. El *output* de cada simulación es una matriz con la misma resolución espacial que el modelo (i.e., compuesta por 12100 celdas) que contiene 1 si la celda está ocupada por un parche de vegetación (i.e., pasto o arbusto) cuando finaliza la simulación, o contiene 0 si la celda no está ocupada por ninguna individuo (i.e., suelo desnudo).

El modelo tiene tres tipos de parches con sus respectivas características: ARBUSTO, PASTO y SUELO:

1. Los parche ARBUSTO tienen 4 características: *sp*, *stage*, *tamaño*, y *vivo?*. *Sp* indica la especie, que puede ser “Azorella” (*Azorella prolifera*), “Adesmia” (*Adesmia volckmanii*) o “Senecio” (*Senecio filaginoides*). La identidad de los arbustos es importante porque modula las tasas vitales de los pastos, pero las tasas vitales de los arbustos están calculadas para la forma de vida en conjunto, independientemente de su especie. *Stage* indica si el arbusto está “establecido”, es un nuevo arbusto “reclutado” o si ha sido removido experimentalmente y deja su “legado”. *Tamaño* es un valor de cobertura tomado al azar de la distribución de tamaños. Si *stage* es “establecido” entonces el *tamaño* es tomado de la distribución de tamaños de arbustos establecidos antes de la aplicación de los tratamientos. Si *stage* es “reclutado”, entonces *tamaño* es tomado de la distribución de tamaños de arbustos reclutados después de la aplicación de los tratamientos. Si *stage* es “legado” entonces *tamaño* es tomado de la distribución de tamaños de arbustos establecidos. Cuando un parche ARBUSTO muere (regla 3), la característica *vivo?* cambia a “no”.
2. Los parche PASTO tienen 3 características: *stage*, *tamaño* y *vivo?*. *Stage* indica si el pasto está “establecido” o es un nuevo individuo “reclutado”. *Tamaño* es un valor de cobertura tomado al azar de la distribución de tamaños. Si *stage* es “establecido” entonces *tamaño* es tomado de la distribución de tamaños de pastos establecidos antes de la aplicación de los tratamientos. Si *stage* es “reclutado”, entonces *tamaño* es tomado de la distribución de tamaños de pastos reclutados después de la aplicación de los tratamientos. Cuando un parche PASTO muere (regla 3), la característica *vivo?* cambia a “no”.
3. Cada parche ARBUSTO o PASTO ocupa la cantidad de celdas que suman su tamaño indicado en la característica *tamaño*, a partir del centro y de forma radial. Por ejemplo,

si *tamaño* es 100cm<sup>2</sup> el parche ARBUSTO o PASTO ocupa una sola celda. Si *tamaño* es 1000cm<sup>2</sup>, el parche ARBUSTO o PASTO ocupa 10 celdas, con el centro ubicado en las coordenadas xy dadas por su ubicación espacial.

4. Las celdas que no contienen ni parche PASTO o ARBUSTO, contienen parche SUELO. Entonces, las celdas no ocupadas (i.e., disponibles para que nazcan nuevos individuos – Regla 1-, o hacia las cuales los individuos pueden crecer -Regla 2-) son los parche SUELO y los parche ARBUSTO con *stage* = “legado”.

### *Condiciones iniciales*

Para determinar la ubicación espacial de cada parche ARBUSTO o PASTO establecido al comienzo de la simulación, a cada celda no ocupada se le asigna una probabilidad modulada por su vecindario de contener un individuo (Ec. A3.1.1). La suma de todas las probabilidades de todas las celdas no ocupadas es igual 1. El desarrollo matemático de la Ec. A3.1 está disponible en el Apéndice 3.2.

$$P'_i = \frac{\prod_{k=1}^K f_k^{n_{ki}}}{\sum (\prod_{k=1}^K f_k^{n_{ki}})} \quad \text{Ec. A3.1.1}$$

donde,

$P'_i$  = probabilidad de una celda no ocupada focal  $i$  de contener un individuo

$f_k$  = factor de ajuste en función de las celdas vecinas ocupadas a  $k$  celdas de distancia de la celda no ocupada focal  $i$  (ver en Cuadro A3.1.1 y Cuadro A3.1.3).

$n_{ki}$  = es el número de celdas vecinas ocupadas a  $k$  celdas de distancia de la celda no ocupada focal  $i$ .

$K$  = número total de diferentes celdas de distancia consideradas para los factores de ajuste.

(a) *Arbustos*

- Todos los parche ARBUSTO al inicio de la simulación tienen *stage* = “establecido” si la fisionomía de la vegetación es Mixta o Arbustal, o tienen *stage* = “legado” si la fisionomía de la vegetación es Pastizal.
- La cantidad de parche ARBUSTO por  $m^2$  al inicio de la simulación está dado por un número tomado al azar de una distribución observada de ajuste normal con media 0,38 y desvío estándar 0,09. Es decir que el número total de parche ARBUSTO al inicio de la simulación es igual al número tomado al azar multiplicado por la superficie total en  $m^2$  ( $121m^2$ )
- Los parche ARBUSTO se ubican secuencialmente. Es decir que la probabilidad de cada celda no ocupada se modifica a medida que los arbustos se ubican en el espacio ( $f_k$ ) siguiendo la ecuación A3.1. Los factores de ajuste para los parches ARBUSTO equivalen al estadístico  $g(r)$ , que es igual a 1 cuando no hay relación entre la ubicación espacial de dos puntos a una distancia  $r$ , es mayor a 1 cuando hay atracción espacial y menor a 1 cuando hay segregación espacial (Wiegand y Moloney, 2004; Wiegand y Moloney, 2014) (Figura 3.9a del texto principal). El modelo considera factores de ajuste hasta 10 celdas de distancia respecto a la celda no ocupada focal, lo que equivale a 100 cm de distancia (Cuadro A3.1)

Cuadro A3.1.1. Valor de los factores de ajuste ( $f_k$ ) para la probabilidad de una celda de contener un arbusto establecido al inicio de la simulación.  $g(r)_{1,1}$  es el valor del estadístico para patrones univariados (patrón 1: arbustos establecidos).

| Factor de ajuste ( $f_k$ ) | $g(r)_{1,1}$ – establecido vs. establecido |
|----------------------------|--|
| f1                         | 2.21                                       |
| f2                         | 1.99                                       |
| f3                         | 1.70                                       |
| f4                         | 1.30                                       |
| f5                         | 1.09                                       |
| f6                         | 1.01                                       |
| f7                         | 0.91                                       |
| f8                         | 0.93                                       |
| f9                         | 0.98                                       |
| f10                        | 0.95                                       |

- Sobre el total de parches ARBUSTO al inicio de la simulación, la proporción observada de parche ARBUSTO con  $sp$  = “Azorella” es 0,44, “Adesmia” es 0,36, y “Senecio” es 0,2
- El tamaño de los parche ARBUSTO al inicio de la simulación esta dado por un numero tomado al azar de una distribución observada de ajuste gamma, cuyos parámetros para cada especie se muestran en el Cuadro A3.1.2.

Cuadro A3.1.2. Valor de los parámetros de la distribución gamma utilizada para describir el la distribución de tamaños de los arbustos establecidos de cada especie. Se indican los parámetros para cada una de las tres especies de arbustos. La distribución se seleccionó por AIC entre otras competidoras (e.g., normal, log-normal, poisson).

| Especie (sp)         | $\alpha$ | $\lambda$ |
|----------------------|----------|-----------|
| Azorella prolifera   | 1,58     | 0,0004    |
| Adesmia volckmanii   | 1,38     | 0,0004    |
| Senecio filaginoides | 1,72     | 0,0009    |

*(b) Pastos*

- Todos los parches PASTO presentes al inicio de la simulación tienen *stage* = “establecido” para todas las fisionomías de vegetación. En el caso de la fisionomía Arbustal, no hay parches PASTO al inicio de la simulación.
- La cantidad de parches PASTO por m<sup>2</sup> al inicio de la simulación esta dado un número tomado al azar de una distribución observada de ajuste normal con media 11,28 y desvío estándar 2,65. Es decir que el número total de parche PASTO al inicio de la simulación es igual al número tomado al azar multiplicado por la superficie total remanente en m<sup>2</sup> (i.e., no ocupada por parche ARBUSTO)
- Los parche PASTO se ubican secuencialmente. Es decir que la probabilidad de cada celda no ocupada se modifica a medida que los pastos se ubican en el espacio ( $f_k$ ) siguiendo la ecuación 1. Los factores de ajuste para los parche PASTO equivalen al estadístico  $g(r)$  que es igual a 1 cuando no hay relación entre la ubicación espacial de dos puntos a una distancia  $r$ , es mayor a 1 cuando hay atracción espacial y menor a 1 cuando hay segregación espacial (Wiegand y Moloney, 2004; Wiegand y Moloney, 2014) (Figura 3.9b del texto principal). El modelo considera factores de ajuste hasta 5 celdas de distancia respecto a la celda no ocupada focal, lo que equivale a 50 cm de distancia (Cuadro A3.1.3)
- El tamaño de los parche PASTO al inicio de la simulación está dado por un numero tomado al azar de una distribución observada de ajuste gamma (seleccionada por AIC entre otras distribuciones competidoras) con  $\alpha = 1,3$  y  $\lambda = 0,0053$ .

Cuadro A3.1.3. Valor de los factores de ajuste ( $f_k$ ) para la probabilidad de una celda de contener un pasto establecido al inicio de la simulación.  $g(r)_{1,1}$  es el valor del estadístico para patrones univariados (patrón 1: pastos establecidos).

| Factor de ajuste ( $f_k$ ) | $g(r)_{1,1}$ – establecido vs. establecido |
|----------------------------|--|
| f1                         | 0,34                                       |
| f2                         | 0,81                                       |
| f3                         | 0,98                                       |
| f4                         | 0,97                                       |
| f5                         | 1,02                                       |

*Regla 1: nacimientos.*

El número de arbustos y pastos que se reclutan en cada paso temporal es diferente para cada tratamiento (Figura 3.1 y Figura 3.3 del texto principal). Para determinar la ubicación espacial de cada parche ARBUSTO o PASTO que nace en cada paso temporal, a cada celda no ocupada se le asigna una probabilidad modulada por su vecindario (Ec. A3.1.2). A diferencia de la ecuación A3.1, los factores de ajuste que controlan el vecindario contemplan a los nuevos individuos que se reclutan, además de los individuos establecidos en las condiciones iniciales. La suma de todas las probabilidades de todas las celdas no ocupadas es igual a 1. El desarrollo matemático de la Ec. A3.2 está disponible en el Apéndice 3.2.

$$P'_i = \frac{\prod_{k=1}^K f_k^{n_{ki}} f'_k{}^{n'_{ki}}}{\sum (\prod_{k=1}^K f_k^{n_{ki}} f'_k{}^{n'_{ki}})} \quad \text{Ec. A3.1.2}$$

donde,

$P'_i$  = probabilidad de una celda no ocupada focal  $i$  de contener un nuevo parche

$f_k$  = factor de ajuste en función de las celdas vecinas ocupadas por individuos establecidos a  $k$  celdas de distancia de la celda no ocupada focal  $i$ .

$n_{ki}$  = es el número de celdas vecinas ocupadas por un individuo establecido a  $k$  celdas de distancia de la celda no ocupada focal  $i$ .

$f'_k$  = factor de ajuste en función de las celdas vecinas ocupadas por individuos reclutados a  $k$  celdas de distancia de la celda no ocupada focal  $i$ .

$n'_{ki}$  = es el número de celdas vecinas ocupadas por un individuo reclutado a  $k$  celdas de distancia de la celda no ocupada focal  $i$ .

$K$  = número total de diferentes celdas de distancia consideradas para los factores de ajuste.

(a) *Arbustos*

- El número de parches ARBUSTO que nacen en cada paso temporal está dado por un número tomado al azar de una distribución observada de ajuste normal, y los parámetros para cada combinación de condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación se muestran en el Cuadro A3.1.4. Todos lo parche ARBUSTO que nacen tienen *stage* = “reclutado”

Cuadro A3.1.4. Número de arbustos reclutados por m<sup>2</sup> en diferentes combinaciones de condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación. Media, desvío estándar (sd) y límite inferior y superior del intervalo de confianza del 95%.

| Condición | Vegetación | Media | sd   | Int. de confianza 95% |      |
|-----------|------------|-------|------|-----------------------|------|
| Clausura  | Mixta      | 0,11  | 0,02 | 0,07                  | 0,16 |
|           | Pastizal   | 0,18  | 0,03 | 0,12                  | 0,24 |
|           | Arbustal   | 0,19  | 0,03 | 0,13                  | 0,26 |
| Pastoreo  | Mixta      | 0,06  | 0,01 | 0,04                  | 0,09 |
|           | Pastizal   | 0,10  | 0,02 | 0,07                  | 0,15 |
|           | Arbustal   | 0,11  | 0,02 | 0,08                  | 0,16 |

- Del total de parche ARBUSTO que nacen, cada combinación de condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación tiene una proporción observada de especies (Cuadro A3.1.5)

Cuadro A3.1.5. Proporción de especies sobre el total de arbustos reclutados en cada combinación de condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación..

| Condición | Vegetación | <i>Azorella<br/>prolifera</i> | <i>Adesmia<br/>volckmanii</i> | <i>Senecio<br/>filaginoides</i> |
|-----------|------------|-------------------------------|-------------------------------|---------------------------------|
| Clausura  | Mixta      | 0,74                          | 0,16                          | 0,10                            |
|           | Pastizal   | 0,70                          | 0,22                          | 0,08                            |
|           | Arbustal   | 0,41                          | 0,10                          | 0,49                            |
| Pastoreo  | Mixta      | 0,85                          | 0,09                          | 0,06                            |
|           | Pastizal   | 0,74                          | 0,22                          | 0,04                            |
|           | Arbustal   | 0,62                          | 0,15                          | 0,23                            |

Los parche ARBUSTO que nacen (i.e., *stage* = “reclutado”) se ubican secuencialmente. Es decir que la probabilidad de cada celda no ocupada se modifica en función de los arbustos ya establecidos ( $f_k$ ) y a medida que los nuevos arbustos se ubican en el espacio ( $f'_k$ ) siguiendo la ecuación A3.1.2. Los factores de ajuste para

los parche ARBUSTO equivalen al estadístico  $g(r)$  que es igual a 1 cuando no hay relación entre la ubicación espacial de dos puntos a una distancia  $r$ , es mayor a 1 cuando hay atracción espacial y menor a 1 cuando hay segregación espacial (Wiegand y Moloney, 2004; Wiegand y Moloney, 2014) (Figura 3.2 del texto principal). El modelo considera factores de ajuste hasta 10 celdas de distancia respecto a la celda no ocupada focal, lo que equivale a 100 cm de distancia (Cuadro A3.1.6 y A3.1.7).

Cuadro A3.1.6. Valor de los factores de ajuste ( $f_k$ ) para la probabilidad de una celda de contener un arbusto reclutado (paneles a y b de la Figura 3.2).

| Factor de ajuste ( $f_k$ ) | $g(r)_{1,2}$ – establecido vs. reclutado |          |          |          |          |          |
|----------------------------|--|----------|----------|----------|----------|----------|
|                            | Clausura                                 |          |          | Pastoreo |          |          |
|                            | Mixta                                    | Pastizal | Arbustal | Mixta    | Pastizal | Arbustal |
| f1                         | 0,39                                     | 1,11     | 0,34     | 0,33     | 1,94     | 0,70     |
| f2                         | 0,56                                     | 1,10     | 0,61     | 1,02     | 1,82     | 0,59     |
| f3                         | 0,69                                     | 0,93     | 0,71     | 0,81     | 1,53     | 0,73     |
| f4                         | 0,82                                     | 1,00     | 0,99     | 0,81     | 1,44     | 0,76     |
| f5                         | 0,68                                     | 0,96     | 1,05     | 0,77     | 1,41     | 0,83     |
| f6                         | 0,74                                     | 1,11     | 1,18     | 0,95     | 1,40     | 0,85     |
| f7                         | 0,82                                     | 1,16     | 1,23     | 1,16     | 1,23     | 0,89     |
| f8                         | 0,81                                     | 1,22     | 1,17     | 1,13     | 1,34     | 0,90     |
| f9                         | 0,86                                     | 1,08     | 1,27     | 1,17     | 1,24     | 0,89     |
| f10                        | 0,83                                     | 0,93     | 1,17     | 1,02     | 1,24     | 1,01     |

Cuadro A3.1.7. Valor de los factores de ajuste ( $f_k$ ) para la probabilidad de una celda de contener un arbusto reclutado (paneles c y d de la Figura 3.2 del texto principal).

| Factor de ajuste ( $f_k$ ) | $g(r)_{2,2}$ – reclutado vs. reclutado |          |          |          |          |          |
|----------------------------|--|----------|----------|----------|----------|----------|
|                            | Clausura                               |          |          | Pastoreo |          |          |
|                            | Mixta                                  | Pastizal | Arbustal | Mixta    | Pastizal | Arbustal |
| $f_1$                      | 1,53                                   | 2,72     | 2,00     | 3,53     | 2,84     | 0,00     |
| $f_2$                      | 3,25                                   | 1,85     | 2,29     | 4,27     | 2,76     | 0,57     |
| $f_3$                      | 3,03                                   | 1,63     | 1,91     | 5,64     | 2,76     | 2,07     |
| $f_4$                      | 2,92                                   | 1,17     | 1,97     | 6,01     | 2,97     | 2,60     |
| $f_5$                      | 2,20                                   | 1,35     | 1,52     | 5,27     | 2,80     | 2,94     |
| $f_6$                      | 1,51                                   | 1,48     | 1,39     | 4,21     | 2,12     | 1,82     |
| $f_7$                      | 1,49                                   | 1,51     | 1,01     | 3,19     | 1,12     | 1,79     |
| $f_8$                      | 1,33                                   | 1,85     | 1,02     | 2,84     | 0,89     | 1,41     |
| $f_9$                      | 1,21                                   | 1,79     | 1,02     | 1,97     | 1,21     | 2,38     |
| $f_{10}$                   | 0,98                                   | 1,90     | 0,97     | 1,80     | 1,29     | 2,04     |

- El tamaño de los parche ARBUSTO que nacen está dado por un numero tomado al azar de una distribución observada con ajuste gamma seleccionada por AIC, cuyos parámetros para cada combinación de condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación se muestran en el Cuadro A3.1.8.

Cuadro A3.1.8. Valor de los parámetros de la distribución observada gamma para tamaños de arbustos reclutados para todas las combinaciones de condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación.

| Condición | Vegetación | $\alpha$ | $\lambda$ | Percentil 5 | Percentil 95 |
|-----------|------------|----------|-----------|-------------|--------------|
| Clausura  | Mixta      | 0,99     | 0,007     | 23          | 562          |
|           | Pastizal   | 0,9      | 0,006     | 16          | 452          |
|           | Arbustal   | 1,38     | 0,005     | 33          | 1052         |
| Pastoreo  | Mixta      | 0,86     | 0,008     | 28          | 330          |
|           | Pastizal   | 1,09     | 0,006     | 24          | 504          |
|           | Arbustal   | 0,91     | 0,005     | 17          | 955          |

(b) Pastos

- El número de parches PASTO que nacen en cada paso temporal está dado por un número tomado al azar de una distribución observada de ajuste normal, y los parámetros para cada combinación de condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación se muestran en el Cuadro A3.1.9. Todos lo parche PASTO que nacen tienen *stage* = “reclutado”.

Cuadro A3.1.9. Número de pastos reclutados por m2 en diferentes combinaciones de condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación. Media, desvío estándar (sd) y límite inferior y superior del intervalo de confianza del 95%

| Condición | Vegetación | Media | sd   | Int. de confianza 95% |       |
|-----------|------------|-------|------|-----------------------|-------|
| Clausura  | Mixta      | 2,45  | 0,9  | 1,18                  | 5,1   |
|           | Pastizal   | 3,07  | 1,14 | 1,48                  | 6,37  |
|           | Arbustal   | 4,8   | 1,8  | 2,37                  | 10,2  |
| Pastoreo  | Mixta      | 3,28  | 1,27 | 1,58                  | 6,83  |
|           | Pastizal   | 4,11  | 1,5  | 1,98                  | 8,5   |
|           | Arbustal   | 6,55  | 2,42 | 3,17                  | 13,53 |

- La probabilidad de una celda no ocupada de contener un parche PASTO que nace (i.e., *stage* = “reclutado”) se modifica en función de la proximidad a los arbustos establecidos ( $f_k$ ) y sin relación con otros parche PASTO que nacen ( $f_{k=1} = 1$ ) siguiendo la ecuación A3.1.2. En los censos de vegetación se registró el número de pastos que se reclutan en el micrositio dado por las especies de arbustos (i.e., área de radio = 50 cm alrededor del arbusto) y en la matriz de pastos. Los factores de ajuste son equivalentes al tamaño del efecto del micrositio de cada especie de arbusto (i.e., tamaño de efecto = número de pastos en micrositio / número de pastos reclutados en la matriz de pastos; Figura 3.3 del texto principal). El modelo considera factores de ajuste hasta 5 celdas de distancia respecto a la celda no ocupada focal, lo que equivale a 50 cm de distancia (Cuadro A3.1.10)

Cuadro A3.1.10. Valor de los factores de ajuste ( $f_k$ ) para la probabilidad de una celda de contener un pasto reclutado en función del micrositio.

| Factor de ajuste ( $f_k$ ) | Micrositio                |                           |                             | Matriz de pastos |
|----------------------------|---------------------------|---------------------------|-----------------------------|------------------|
|                            | <i>Azorella prolifera</i> | <i>Adesmia volckmanii</i> | <i>Senecio filaginoides</i> |                  |
| f1- f5                     | 0,78                      | 1,69                      | 0,64                        | 1                |

- El tamaño de los parche PASTO que nacen está dado por un numero tomado al azar de una distribución observada de ajuste gamma seleccionada por AIC, cuyos parámetros para cada combinación de condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación se muestran en el Cuadro A3.1.11.

Cuadro A3.1.11. Valor de los parámetros de la distribución gamma para tamaños de pastos reclutados para todas las combinaciones de condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación.

| Condición | Vegetación | $\alpha$ | $\lambda$ | Percentil 5 | Percentil 95 |
|-----------|------------|----------|-----------|-------------|--------------|
|           | Mixta      | 0,59     | 0,21      | 0,78        | 14,08        |
| Clausura  | Pastizal   | 0,86     | 0,15      | 0,29        | 14,89        |
|           | Arbustal   | 0,88     | 0,15      | 0,39        | 14,08        |
| Pastoreo  | Mixta      | 1,59     | 0,21      | 1,31        | 20,24        |
|           | Pastizal   | 0,8      | 0,15      | 0,39        | 15,29        |
|           | Arbustal   | 0,87     | 0,16      | 0,39        | 12,19        |

### *Regla 2: crecimiento*

El crecimiento realizado en cada paso temporal de cada parche ARBUSTO o PASTO está dado por la ecuación A3.1.3.

$$CR_i (cm/m^2) = e^{RGR} \quad \text{Ec. A3.1.3}$$

donde,

$CR_i$  = crecimiento realizado en cm del parche ARBUSTO focal  $i$  por unidad de superficie

$RGR$  = valor tomado al azar de una distribución normal de la tasa de crecimiento relativa para individuos establecidos o reclutados (Cuadro A3.1.12 para arbustos y Cuadro A3.1.13 para pastos).

#### *(a) Arbustos*

- Solo los parche ARBUSTO con *stage* = “reclutado” o “establecido” pueden crecer.

- El nuevo *tamaño* de cada parche ARBUSTO es igual al valor del *tamaño* en el paso temporal anterior multiplicado por el crecimiento realizado.

Cuadro A3.1.12. Media y desvío estándar del RGR de arbustos cada fisionomía de la vegetación. Tomado del texto principal, de la Figura 3.4a para arbustos con stage = “establecido” y de la Figura 3.4b para arbustos con stage = “reclutado”. No hay diferencias significativas entre condiciones de pastoreo. Se muestra el intervalo de confianza del 95%.

| Vegetación | Establecidos |      |       |      | Reclutados |      |       |      |
|------------|--------------|------|-------|------|------------|------|-------|------|
|            | media        | sd   | IC95% |      | media      | sd   | IC95% |      |
| Mixta      | -0,01        | 0,02 | -0,05 | 0,03 | 0,09       | 0,06 | -0,03 | 0,23 |
| Pastizal   | NA           | NA   | NA    | NA   | 0,19       | 0,05 | 0,06  | 0,31 |
| Arbustal   | 0,2          | 0,02 | 0,15  | 0,24 | 0,33       | 0,05 | 0,21  | 0,45 |

(b) Pastos

- El nuevo *tamaño* de cada parche PASTO es igual al valor del *tamaño* en el paso temporal anterior multiplicado por el crecimiento realizado.

Cuadro A3.1.13. Media y desvío estándar del RGR de pastos para combinación de condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación. Tomado del texto principal, de la Figura 3.5a para pastos con stage = “establecido” y de la Figura 3.5b para pastos con stage = “reclutado”. No hay diferencias significativas entre micrositios para los pastos reclutados. Se muestra el intervalo de confianza del 95%.

| Condición | Vegetación | Establecidos |      |       |      | Reclutados |      |       |      |
|-----------|------------|--------------|------|-------|------|------------|------|-------|------|
|           |            | media        | sd   | IC95% |      | media      | sd   | IC95% |      |
|           | Mixta      | 0,43         | 0,05 | 0,31  | 0,55 |            |      |       |      |
| Clausura  | Pastizal   | 0,21         | 0,05 | 0,08  | 0,33 | 2,64       | 0,12 | 2,29  | 2,99 |
|           | Arbustal   | NA           | NA   | NA    | NA   |            |      |       |      |
| Pastoreo  | Mixta      | 0,21         | 0,05 | 0,09  | 0,34 |            |      |       |      |
|           | Pastizal   | 0,22         | 0,05 | 0,09  | 0,34 | 2,64       | 0,12 | 2,29  | 2,99 |
|           | Arbustal   | NA           | NA   | NA    | NA   |            |      |       |      |

*Regla 3: supervivencia*

Los parche ARBUSTO o PASTO con la característica *vivo?* = “no” y *tamaño*  $\leq 100\text{cm}^2$  (i.e., una celda) desaparecen. Los parche ARBUSTO o PASTO con la característica *vivo?* = “no” y *tamaño*  $> 100\text{cm}^2$  se reducen un 20% en cada paso temporal.

(a) *Arbustos*

- La probabilidad de supervivencia de cada parche ARBUSTO está tomada al azar de una distribución normal. Los parámetros de la distribución son diferentes para cada combinación de condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación (Cuadro A3.1.14)
- Si el parche ARBUSTO con *stage* = “establecido” o “reclutado” no sobrevive, la característica *vivo?* = “no”.

Cuadro A3.1.14. Media y desvío estándar de la distribución normal de la supervivencia de arbustos para combinación de condición de pastoreo y fisionomía de la vegetación. Tomado del texto principal, de la Figura 3.6a para arbustos con *stage* = “establecido” y de la Figura 3.6b para arbustos con *stage* = “reclutado”. Se muestra el intervalo de confianza del 95%.

| Condición | Vegetación | Establecidos |      |       | Reclutados |      |       |      |      |
|-----------|------------|--------------|------|-------|------------|------|-------|------|------|
|           |            | media        | sd   | IC95% | media      | sd   | IC95% |      |      |
| Clausura  | Mixta      | 0,93         | 0,01 | 0,88  | 0,95       | 0,96 | 0,02  | 0,89 | 0,98 |
|           | Pastizal   | NA           | NA   | NA    | NA         | 0,96 | 0,02  | 0,9  | 0,98 |
|           | Arbustal   | 0,97         | 0,01 | 0,95  | 0,98       | 0,99 | 0,003 | 0,97 | 0,99 |
| Pastoreo  | Mixta      | 0,93         | 0,01 | 0,88  | 0,95       | 0,89 | 0,04  | 0,76 | 0,95 |
|           | Pastizal   | NA           | NA   | NA    | NA         | 0,84 | 0,04  | 0,77 | 0,95 |
|           | Arbustal   | 0,97         | 0,01 | 0,95  | 0,98       | 0,98 | 0,01  | 0,93 | 0,99 |

*(b) Pastos*

- La probabilidad de supervivencia de cada parche PASTO está tomada al azar de una distribución normal. Los parámetros de la distribución son diferentes para cada combinación de condición de pastoreo y micrositio (Cuadro A3.1.15)
- Si el parche PASTO con *stage* = “establecido” o “reclutado” no sobrevive, la característica *vivo?* = “no”

Cuadro A3.1.15. Media y desvío estándar de la distribución normal de la supervivencia de pastos (a) establecidos y (b) reclutados en cada condición de pastoreo. Tomado del texto principal, de la Figura 3.7a para arbustos con *stage* = “establecido” y de la Figura 3.7b para arbustos con *stage* = “reclutado”. En el caso de los reclutados (b), además de la condición de pastoreo, el micrositio fue significativo.

*(a) Establecidos*

| Condición | Media | sd   | Intervalo de confianza 95% |      |
|-----------|-------|------|----------------------------|------|
| Clausura  | 0,96  | 0,01 | 0,94                       | 0,97 |
| Pastoreo  | 0,92  | 0,01 | 0,90                       | 0,94 |

*(b) Reclutados*

| Condición | Micrositio         | Media | sd   | Intervalo de confianza 95% |      |
|-----------|--------------------|-------|------|----------------------------|------|
| Clausura  | <i>Azorella p.</i> | 0,9   | 0,03 | 0,8                        | 0,95 |
|           | <i>Adesmia v.</i>  | 0,9   | 0,03 | 0,8                        | 0,95 |
|           | <i>Senecio f.</i>  | 0,73  | 0,07 | 0,55                       | 0,85 |
|           | Matriz             | 0,76  | 0,06 | 0,61                       | 0,87 |
| Pastoreo  | <i>Azorella p.</i> | 0,77  | 0,06 | 0,62                       | 0,87 |
|           | <i>Adesmia v.</i>  | 0,77  | 0,05 | 0,63                       | 0,86 |
|           | <i>Senecio f.</i>  | 0,5   | 0,1  | 0,31                       | 0,7  |
|           | Matriz             | 0,54  | 0,08 | 0,38                       | 0,70 |

### Apéndice 3.2 Desarrollo matemático de Ecuación A3.1 y A3.2

En el Apéndice 3.1 desarrolle las reglas del modelo de simulación calibrado a partir de los resultados del Capítulo 3. La posición espacial de los individuos en las condiciones iniciales, así como la posición de los nuevos individuos reclutados están definidos por la Ec. A3.1.1 y la Ec. A3.1.2. Aquí presento el desarrollo matemático de estas ecuaciones en 5 pasos.

1. Calcular la probabilidad inicial ( $P_i$ ) de cada celda no ocupada de contener un arbusto o pasto es:

$$P_i = \frac{1}{N_n}$$

donde,

$N_n$  = número de celdas no ocupadas

2. Ajustar la probabilidad basada en vecinos:

$$P'_i = P_i \times V_i = P_i \times$$

donde,

$V_i$  = factor de ajuste de la celda no ocupada  $i$  basado en sus vecinos

3. Normalizar las probabilidades para asegurarse de que sumen 1:

$$P''_i = \frac{P'_i}{\sum_{j=1}^{N_n} P'_j}$$

donde,

$\sum_{j=1}^{N_n} P'_j$  = es la suma de todas las probabilidades ajustadas antes de la normalización.

4. Simplificar la ecuación:

$$P''_i = \frac{P'_i}{\sum_{j=1}^{N_n} P'_j} = \frac{\frac{1}{N_n} \times V_i}{\sum_{j=1}^{N_n} \frac{1}{N_n} \times V_j} = \frac{V_i}{\sum_{j=1}^{N_n} V_j}$$

y,

$$V_i = \prod_{k=1}^K f_k^{n_{ki}}$$

donde,

$K$  = número total de diferentes distancias consideradas para los factores de ajuste.

$f_k$  = factor de ajuste en función de las celdas vecinas ocupadas a  $k$  celdas de distancia de la celda no ocupada focal  $i$ .

$n_{ki}$  = es el número de celdas vecinas ocupadas a  $k$  celdas de distancia de la celda focal no ocupada  $i$ .

5. Entonces, la ecuación final tiene la siguiente expresión general que luego se adapta a los respectivos factores de ajuste para pastos y arbustos, tanto para individuos establecidos (regla 1) como individuos reclutados (regla 2)

$$P''_i = \frac{\prod_{k=1}^K f_k^{n_{ki}}}{\sum (\prod_{k=1}^K f_k^{n_{ki}})}$$

## CAPITULO 4

### **4. Consecuencias funcionales de la coexistencia entre formas de vida: una aproximación desde el ensamble de la comunidad**

#### **4.1. Introducción**

Uno de los dilemas ecológicos de las últimas décadas es la relación entre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas (Tilman et al., 2014). Un caso particular es el dilema de la productividad primaria neta en comunidades mixtas, i.e. co-dominadas por especies herbáceas y leñosas, que aborda la pregunta de cómo cambia el funcionamiento del ecosistema con las variaciones en la proporción herbáceo-leñosa (House et al., 2003). En estos sistemas, se ha propuesto que la co-dominancia es el resultado de mecanismos de amortiguación ecológica que evitan que las transiciones estocásticas hacia comunidades dominadas por una sola forma de vida sean permanentes, al promover el establecimiento de la forma de vida reducida (Jeltsch et al., 2000). En el Capítulo 2 de esta tesis presenté evidencia experimental de que en las estepas patagónicas estos mecanismos actúan en ambos extremos (i.e., pastizales y arbustales) (Nasta et al., *en revisión* – Capítulo 2). Desde la perspectiva de la ecología de comunidades, los cambios en la proporción herbáceo-leñosa pueden interpretarse como un proceso de ensamble de especies desde extremos dominados por una sola forma de vida hasta la co-dominancia. A medida que la fisonomía de la

comunidad cambia, se espera que también cambie el flujo de energía debido a la retroalimentación entre la estructura de la vegetación y el funcionamiento (Bestelmeyer et al., 2009; López et al., 2010; Sala y Maestre, 2014). Comprender las consecuencias funcionales de estos cambios es un tema central tanto para ecólogos como para *stakeholders* (i.e., productores y tomadores de decisiones) que también pueden promover transiciones (por ejemplo, plantaciones de árboles o eliminación de arbustos). En este capítulo presento un análisis de los efectos de los cambios en la composición específica de la comunidad que acompañan los cambios en la fisonomía de la vegetación, sobre el funcionamiento del ecosistema, centrándome en el proceso de ensamble como el principal impulsor de estos efectos.

La productividad primaria neta aérea (ANPP) es el proceso ecosistémico que determina la disponibilidad de energía en el ecosistema y, en consecuencia, controla los patrones y procesos de las comunidades ecológicas (McNaughton, 1977; Sala y Maestre, 2014). Un ejercicio de modelado con ecuaciones estructurales para las estepas áridas patagónicas mostró que la estructura de la vegetación (i.e., la relación de cobertura arbusto-pasto y la riqueza de especies) es tan importante como el clima (i.e., temperatura y precipitación) para explicar la variación en la ANPP a escala regional (Gaitán et al., 2014). Además, un estudio global reciente demostró que esos factores bióticos y abióticos interactúan con el pastoreo para determinar el funcionamiento del ecosistema en zonas áridas. Por ejemplo, un aumento en la presión de pastoreo modificó la relación entre la riqueza de especies de plantas y la biomasa aérea de negativa a positiva (Maestre et al., 2022). La relación positiva entre la riqueza de especies y el funcionamiento del ecosistema está bien documentada por estudios de biodiversidad y funcionamiento de ecosistemas (BEF, por sus siglas en inglés) en

ambientes tanto áridos como no-áridos (e.g., Tilman et al., 1996, 2014; Flombaum y Sala, 2008; Maestre et al., 2024). Sin embargo, la importancia de otros atributos de la biodiversidad (Noss, 1990) que pueden determinar las relaciones BEF (e.g., la identidad de las especies o las interacciones biológicas; Leibold et al., 2017; Bannar-Martin et al., 2018) no ha sido abordada por la teoría de coexistencia. Además, aun no conocemos cómo fluctúa el funcionamiento del ecosistema total, así como el de cada uno de sus componentes por separado (i.e., herbáceas y leñosas) con los cambios en la fisonomía de la comunidad (House et al., 2003), cómo lo afecta el pastoreo doméstico y la variabilidad climática.

Al reportar los resultados de un taller de expertos para tratar los sistemas mixtos House et al. (2003) propusieron tres modelos alternativos que describen la relación entre el funcionamiento del ecosistema y la proporción de leñosas-herbáceas. Primero, el modelo lineal o no lineal de suma cero que predice que no habrá cambios en el funcionamiento total del ecosistema a lo largo de un gradiente creciente de dominancia de leñosas (Figura 1a). Este modelo sugiere que en los extremos de dominancia, la forma de vida presente es capaz de utilizar por completo los recursos (e.g., agua como recurso limitante) que la ausencia de la otra forma de vida libera. En este sentido, asume implícitamente un fuerte control ejercido por la competencia entre formas de vida. Las no linealidades pueden surgir de regímenes de disturbios (e.g., pastoreo) o de la productividad del sitio (McPherson 1992; Scanlan y Burrows 1990; Simioni et al., 2003). En segundo lugar, el modelo óptimo predice la estimulación del funcionamiento total del ecosistema a densidades intermedias de ambas formas de vida (i.e., co-dominancia) (Figura 1b). Propongo que dos mecanismos no excluyentes pueden explicar este patrón. Por un lado, la partición de nichos basada en recursos, que determina que la contribución de cada forma de vida al funcionamiento total

del ecosistema está determinada únicamente por su densidad. Por otro lado, los efectos sinérgicos, que son máximos cuando las especies de ambas formas de vida coexisten, derivados de interacciones biológicas positivas a escala de comunidad. El tercer modelo es el asimétrico, que predice un mayor funcionamiento total del ecosistema hacia uno u otro extremo de dominancia (Figura 1c). Este modelo implica un efecto negativo unidireccional de una forma de vida sobre la otra. Por ejemplo, especies de pastos que interceptan la precipitación y evitan la percolación en capas más profundas donde se concentran las raíces de especies leñosas y limitan su crecimiento (Knoop y Walker 1985, Sala et al. 1989).

En este capítulo evalué los cambios funcionales en respuesta a los cambios en las especies y la fisonomía de la vegetación desde una perspectiva de ensamble de la comunidad (Leibold et al., 2017). Para ello, utilicé el experimento de remoción alternativa de pastos y arbustos en parcelas pastoreadas y no pastoreadas en una estepa patagónica, creando comunidades experimentales dominadas por una sola forma de vida (ver Diseño experimental – Capítulo 1). En cada comunidad experimental, estimé la productividad primaria aérea de pastos, arbustos y de la comunidad en su conjunto como la biomasa verde al final de la estación de crecimiento (Jobbagy y Sala, 2000; Oñatibia y Aguiar, 2016). Basándome en estudios previos que abogan por la partición de recursos en la misma estepa (Sala et al., 1989; Cipriotti y Aguiar, 2010), propongo que la estepa responderá como un ecosistema acorde al modelo óptimo. Por lo tanto, la predicción indica que la biomasa verde será mayor en la comunidad mixta que en las comunidades experimentales dominadas por una sola forma de vida. Usé una adaptación ecológica de la ecuación de Price (Price, 1970, 1972; Fox 2006; Fox y Harpole 2008; Fox y Kerr 2012) para descomponer la diferencia en biomasa verde entre las comunidades experimentales y la comunidad mixta en componentes que describen el proceso

de ensamblaje (i.e., riqueza de especies, identidad e interacciones biológicas) (Bannar-Martin et al., 2018).

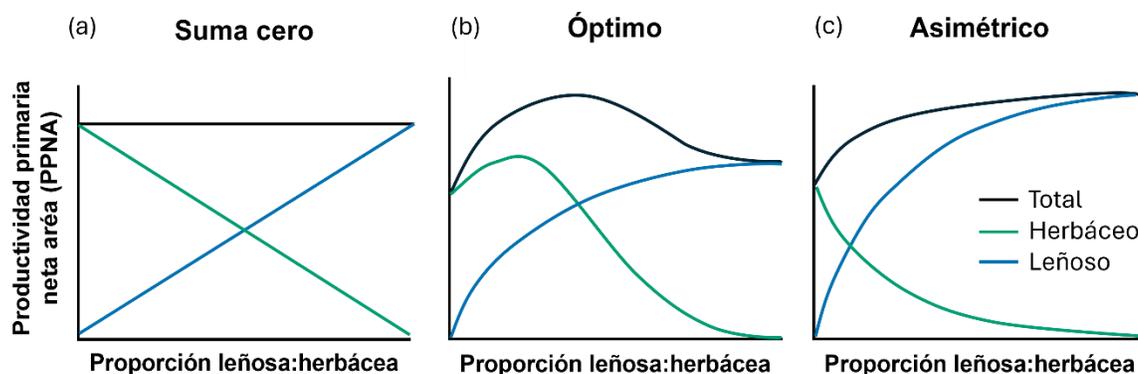


Figura 4.1. Relaciones hipotéticas entre la estructura de la vegetación dada por la proporción entre especies leñosas y herbáceas con el funcionamiento del ecosistema (PPNA). La proporción leñosas-herbáceas refleja la dominancia de cada forma de vida: valores bajos indican dominancia de pastos y valores altos indican dominancia de arbustos. Adaptado de House et al., (2003)..

## 4.2. Materiales y Métodos

Para este capítulo usé los datos tomados en los tres censos vegetación en las comunidades experimentales descritas en la sección *Diseño experimental* en el Capítulo 1, que corresponden al año seco, al año promedio y al año húmedo respectivamente. Para este capítulo use los datos de 3 fisionomías de vegetación: mixta, pastizal y arbustal. Es decir, no use datos de la comunidad sin vegetación. En los censos de vegetación registramos la altura y dos diámetros de la copa de cada planta para calcular el índice de tamaño (diámetro promedio + altura). Además registré la proporción de la copa muerta para pastos y arbustos. Use estos datos para calcular la biomasa verde individual con ecuaciones alométricas (Oñatibia y Aguiar, 2010; Méndez, 2018) como estimador de la productividad primaria (ver subsección *Estimación de la productividad primaria*).

#### 4.2.1. Estimación de la productividad primaria

Estimé la biomasa verde al final de la estación de crecimiento de cada año, que es una buena estimación de la productividad primaria anual en ecosistemas limitados por el agua con una estación de crecimiento breve y pronunciada (Sala y Austin, 2000). Medimos las plantas presentes en los 6 tratamientos que resultan de la combinación de 3 fisonomías (mixta, pastizal y arbustal) y 2 condiciones de pastoreo (clausura y pastoreo). Usé ecuaciones alométricas parametrizadas para cada especie dominante de pasto y arbusto en la estepa patagónica ( $r^2 > 0,7$ ) para estimar la biomasa individual a partir del índice de tamaño de la planta (i.e., diámetro medio individual + altura; Méndez, 2018; Oñatibia y Aguiar, 2010). Luego multipliqué el valor total de biomasa por la proporción verde de cada planta censada. Así, la biomasa verde de cada especie en cada comunidad experimental fue la suma de la biomasa de todos los individuos de la especie presente en cada tratamiento. Dado que los arbustos se censaron en un área de 121 m<sup>2</sup> (i.e., toda la subparcela) y los pastos en 4 cuadrantes de 1 m<sup>2</sup>, estandaricé la biomasa por m<sup>2</sup>.

Ajusté un modelo lineal mixto (LMM) utilizando la biomasa verde total como variables de respuesta, y la interacción entre la condición de pastoreo y la fisonomía de la vegetación como variables explicativas de efecto fijos. Usé como variables explicativas de efectos aleatorias la fisonomía de la vegetación anidada en la condición de pastoreo y en el bloque para reflejar el diseño experimental. Además, incluí una estructura de autocorrelación temporal entre unidades experimentales. Todos los análisis se realizaron en R (R Core Team, 2019). Utilicé el paquete *nlme* (Pinheiro et al., 2007) para ajustar el modelo con autocorrelación temporal, el paquete *car* (Fox, 2007) para realizar un ANOVA y,

posteriormente, hice una comparación de medias utilizando las pruebas de contrastes *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ) con el paquete emmeans (Lenth, 2020).

#### 4.2.2. Ecuación de Price de 5 partes

La adaptación ecológica (Fox, 2006; Fox y Harpole, 2008; Fox y Kerr, 2012) de la ecuación de Price (Price, 1970; 1972) descompone las diferencias en el funcionamiento del ecosistema entre dos comunidades (i.e., la comunidad de referencia y la comunidad de comparación) en contribuciones a nivel de especies (Bannar-Martin et al., 2018). En este estudio, las comunidades de referencia son aquellas en los extremos de dominancia (i.e., pastizal o arbustal), y la comunidad de comparación es la comunidad mixta. Las primeras son las comunidades menos diversas y la segunda es la más diversa. En el caso de las comunidades experimentales, el pastizal tiene tres especies dominantes de pastos, el arbustal tiene tres especies dominantes de arbustos y la comunidad mixta contiene a las seis especies dominantes de la estepa patagónica. Repetí el análisis para cada uno de los tres años, pues al ser diferentes permiten obtener estimaciones de los efectos de la estocasticidad climática en los procesos de ensamble.

La descomposición utiliza el número de especies en cada comunidad, el número de especies compartidas por ambas comunidades, la función promedio a nivel de especies en cada comunidad y la función de las especies compartidas por las comunidades de referencia y de comparación. Estas variables se utilizan para dividir las diferencias en el funcionamiento del ecosistema entre sitios en cinco componentes (Ec. 4.1) (Bannar-Martin et al., 2018).

$$\Delta EF = SRE.L + SIE.L + SRE.G + SIE.G + CDE \quad (\text{Ec. 4.1})$$

dónde,

$\Delta EF$  = cambio en el funcionamiento del ecosistema entre la comunidad de referencia (pastizal o arbustal) y la comunidad de comparación (mixta).

SRE.L (efecto de la pérdida de especies) = cuantifica la contribución al funcionamiento del ecosistema de perder una especie con un funcionamiento promedio entre la comunidad de referencia y la comunidad de comparación. En el caso de mis comunidades experimentales no hay pérdida de especies entre la comunidad de referencia (pastizal o arbustal) y la comunidad de comparación (mixta). Por lo tanto vale 0.

SIE.L (efecto de la identidad de las especies que se pierden) = cuantifica la contribución al funcionamiento del ecosistema al perder una especie con un funcionamiento superior o inferior al promedio entre la comunidad de referencia y la comunidad de comparación. En el caso de mis comunidades experimentales no hay pérdida de especies entre la comunidad de referencia (pastizal o arbustal) y la comunidad de comparación (mixta). Por lo tanto vale 0.

SRE.G (efecto de la ganancia de especies) = cuantifica la contribución al funcionamiento del ecosistema de ganar una especie con un funcionamiento promedio entre la comunidad de referencia y la comunidad de comparación. En el caso de mis comunidades, cuantifica la contribución de ganar un arbusto promedio cuando la comunidad de referencia es el pastizal o de ganar un pasto promedio cuando la comunidad de referencia es el arbustal. La comunidad de comparación es siempre la comunidad mixta.

SIE.G (efecto de la identidad de las especies que se ganan) = cuantifica la contribución al funcionamiento del ecosistema al ganar una especie con un funcionamiento superior o inferior al promedio entre la comunidad de referencia y la comunidad de comparación. En el

caso de mis comunidades, cuantifica la contribución de la identidad de los arbustos que se ganan cuando la comunidad de referencia es el pastizal o de los pastos que se ganan cuando la comunidad de referencia es el arbustal. La comunidad de comparación es siempre la comunidad mixta.

CDE (efecto contexto dependiente de las especies compartidas) = cuantifica el cambio en la contribución al funcionamiento del ecosistema de las especies compartidas entre la comunidad de referencia y la comunidad de comparación. Es decir, cuantifica los cambios entre la contribución de las especies de pastos en el pastizal y en la comunidad mixta; y los cambios entre la contribución de las especies de arbustos en el arbustal y la comunidad mixta.

Así, el efecto neto de la pérdida o ganancia de especies está dado por la Ecuación 4.2.

$$SL = SRE.L + SIE.L \text{ o } SG = SRE.G + SIE.G \quad (\text{Ec. 4.2})$$

dónde,

SL = efecto neto de perder especies. En el caso de mis comunidades experimentales es igual a 0 porque no hay pérdida de especies entre la comunidad de referencia (pastizal o arbustal) y la de comparación (mixta).

SG = efecto neto de ganar especies. Es decir, el efecto de ganar tres especies de arbustos cuando la comunidad de referencia es el pastizal y el efecto de ganar tres especies de pastos cuando la comunidad de referencia es el arbustal.

Realicé este análisis para cada uno de los 6 bloques del experimento (i.e., 6 repeticiones) y para cada año (i.e., seco, promedio y húmedo) por separado utilizando el paquete *priceTools* (Kremer, 2024). Luego, calculé la importancia relativa de cada componente como el valor

absoluto de cada componente dividido por la suma del valor absoluto de todos los componentes. Para cada año, ajuste un modelo lineal generalizado y mixto (GLMM) con la importancia relativa de los componentes como variable de respuesta, y el componentes como variable explicativa de efecto fijo. Además, usé el bloque como efecto aleatorio. Dada la naturaleza de la variable respuesta (i.e., una proporción) usé la distribución beta, con el paquete *betreg* (Cribari-Neto, 2010). Realicé un ANOVA para estimar las diferencias entre componentes y años. Todos los análisis se realizaron en R (R Core Team, 2019). Utilicé el paquete *car* (Fox, 2007) para el ANOVA, y posteriormente realicé una comparación de medias utilizando las pruebas de contrastes *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ) con el paquete *emmeans* (Lenth, 2020).

### **4.3. Resultados**

#### *4.3.1. Estimación de la productividad primaria*

Encontré que la biomasa verde fue mayor en la comunidad mixta que en las comunidades de pastizal o arbustal (Figura 4.2). No encontré ninguna diferencia entre las condiciones pastoreadas y no pastoreadas (Cuadro 4.1). La producción de biomasa verde de los pastos en el pastizal fue menor que la producción de biomasa verde de los pastos en la comunidad mixta. La producción de biomasa verde de los arbustos en el arbustal fue mayor que la producción de biomasa verde de los arbustos en la comunidad mixta (Cuadro 4.2).

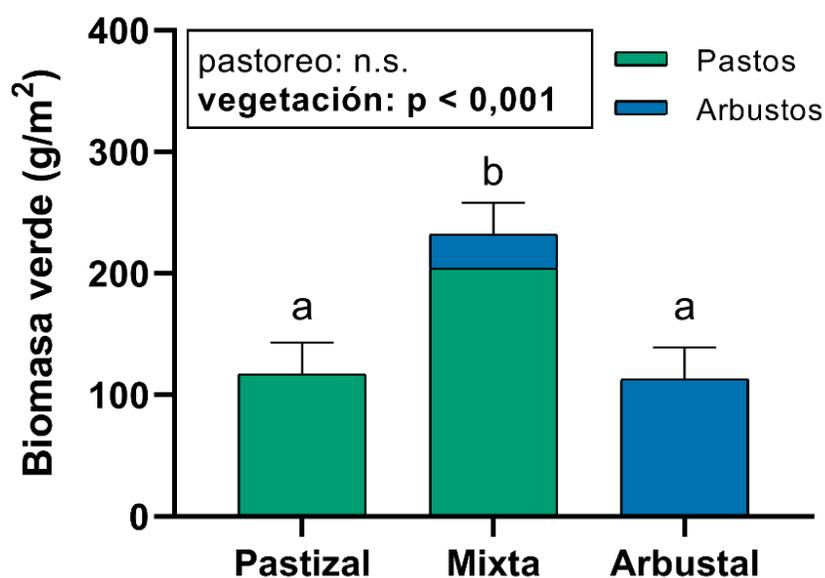


Figura 4.2. Producción de biomasa verde en comunidades experimentales con diferentes fisonomías de vegetación. La tabla dentro de la figura muestra la significancia estadística de las variables explicativas de efecto fijo incluidas en el modelo. Solo se muestra la variable que resultó estadísticamente significativa. Las barras de error representan la desviación estándar de la biomasa verde total. Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias según la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). El análisis estadístico está en el Cuadro 4.1. Las diferencias en la producción de biomasa verde por forma de vida entre comunidades experimentales se muestran en el Cuadro 4.2.

Cuadro 4.1. Análisis estadístico de los resultados de biomasa verde mostrados en la Figura 4.2. Se muestra el modelo estadístico. La significancia estadística de los factores fijos y su interacción se evaluó utilizando la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ), y se muestran en negrita aquellos estadísticamente significativos. Se muestran los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba.

$$\text{Biomasa verde/m}^2 \sim \text{condición} * \text{vegetación} + (1 \mid \text{bloque/condición/vegetación}) + \text{corAR1}(\text{form} = \sim \text{año} \mid \text{bloque/condición/vegetación})$$

| Factores fijos       | $\chi^2$     | df       | Valor-p       |
|----------------------|--------------|----------|---------------|
| condición            | 0,51         | 1        | 0,4746        |
| <b>vegetación</b>    | <b>16,01</b> | <b>2</b> | <b>0,0003</b> |
| condición*vegetación | 3,29         | 2        | 0,1925        |

Cuadro 4.2. Diferencia estimada en la producción de biomasa verde entre los pastos en la comunidad experimental de pastizal y los pastos en la comunidad mixta, y entre los arbustos en la comunidad experimental de arbustal y los arbustos en la comunidad mixta. En ambos casos, el valor p fue  $< 0,05$ . En negrita se indican valores significativos.

| Forma de vida  | Comunidades experimentales | Diferencia estimada ( $\text{g.m}^{-2}$ ) | SE          | df        | t.ratio      | p-valor           |
|----------------|----------------------------|---|-------------|-----------|--------------|-------------------|
| <b>Pasto</b>   | <b>Mixta - Pastizal</b>    | <b>87,1</b>                               | <b>19,3</b> | <b>34</b> | <b>-4,51</b> | <b>0,0001</b>     |
| <b>Arbusto</b> | <b>Mixta - Arbustal</b>    | <b>- 84,3</b>                             | <b>11,1</b> | <b>34</b> | <b>-7,59</b> | <b>&lt;0,0001</b> |

#### 4.3.2. Ecuación de Price de 5 partes

Cuando la comunidad de referencia fue el pastizal, tanto el efecto de la ganancia en la riqueza de especies (SRE.G) como la dependencia del contexto de los pastos (CDE pastos) fueron vectores positivos, mientras que el efecto de la identidad de especies en las ganancias (SIE.G) fue un vector negativo (Figura 4.3, paneles superiores). Esto fue igual en los tres años. El componente más importante que determinó la respuesta fue CDE de pastos, seguido por el efecto neto de la ganancia de especies (SG). Sin embargo, la importancia relativa de CDE de pastos fue menor en el año húmedo ( $p < 0,05$ ) (Figura 4.3, paneles inferiores; Cuadro 4.3a).

Por el contrario, cuando la comunidad de referencia fue el arbustal, el efecto de la riqueza de especies y la identidad de las ganancias (SRE.G, SIE.G) fueron vectores positivos, mientras que la dependencia del contexto de los arbustos (CDE arbustos) fue un vector negativo (Figura 4.4, paneles superiores) a lo largo de los años. El componente más importante que determinó la respuesta fue el efecto neto de la ganancia de especies (SG), seguido por CDE de arbustos. En el año seco, la importancia relativa de SG fue mayor y la importancia relativa de CDE de arbustos fue menor que en el año promedio o húmedo (Figura 4.4, paneles inferiores; Cuadro 4.3b).

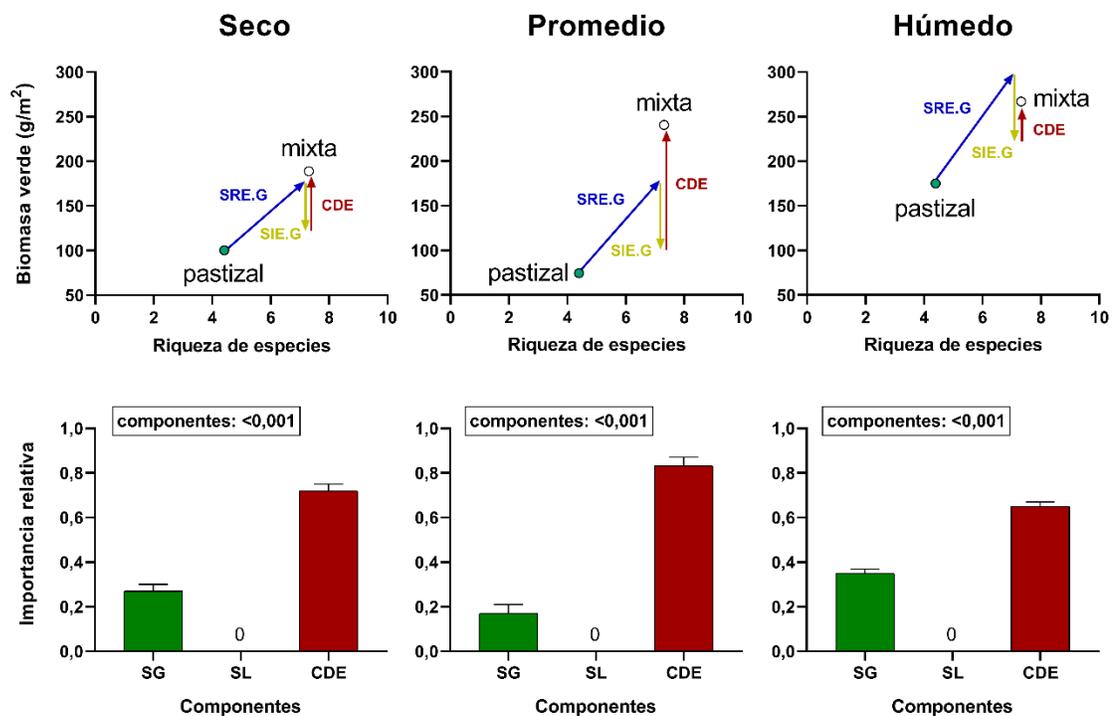


Figura 4.3. Análisis con la ecuación de 5 partes de Price, cuando la comunidad se ensambla desde el extremo dominado por pastos (i.e., pastizal) hacia la comunidad mixta. Los paneles superiores muestran el tamaño del efecto y la dirección de cada componente del ensamblaje de la comunidad (i.e., SRE.G es el efecto de la ganancia en la riqueza de especies, SIE.G es el efecto de la identidad de las especies ganadas y CDE es la contexto dependencia de los pastos; ver Métodos para una descripción completa, Ec. 4.1) en los años seco, promedio y húmedo a partir de la comunidad de pastizal. Solo se muestran los vectores diferentes de 0. Los paneles inferiores muestran la importancia relativa del efecto neto de las ganancias de especies (SG), pérdidas (SL) y CDE. La tabla dentro de la figura muestra la significancia estadística de las variables explicativas de efecto fijo incluidas en el modelo. Las barras de error representan el desvío estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias según la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). Los tres paneles inferiores se analizan en conjunto. El componente SL es igual a 0 en todos los casos. El análisis estadístico de los paneles inferiores se encuentra en el Cuadro 4.3a.

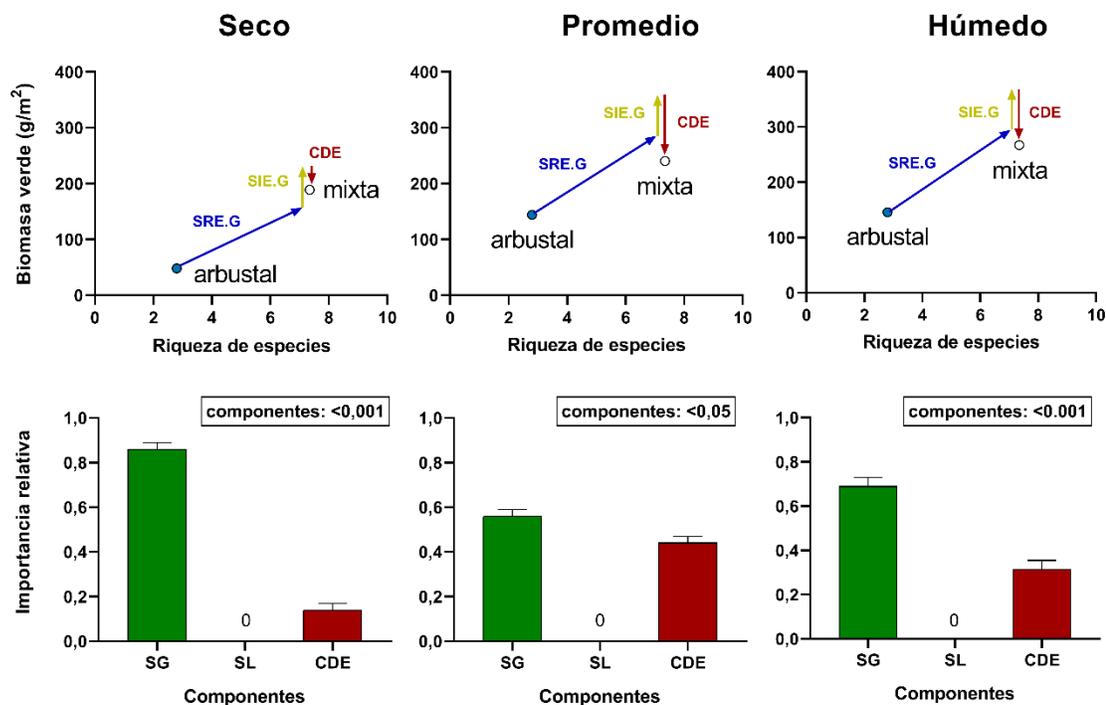


Figura 4.4. Análisis con la ecuación de 5 partes de Price, cuando la comunidad se ensamble desde el extremo dominado por arbustos (i.e., arbustal) hacia la comunidad mixta. Los paneles superiores muestran el tamaño del efecto y la dirección de cada componente del ensamblaje de la comunidad (i.e., SRE.G es el efecto de la ganancia en la riqueza de especies, SIE.G es el efecto de la identidad de las especies ganadas y CDE es la dependencia del contexto de los arbustos; ver *Métodos* para una descripción completa, Ec 4.1) en los años seco, promedio y húmedo a partir de la comunidad arbustal. Solo se muestran los vectores diferentes de 0. Los paneles inferiores muestran la importancia relativa del efecto neto de las ganancias de especies (SG), pérdidas (SL) y CDE. La tabla dentro de la figura muestra la significancia estadística de las variables explicativas de efecto fijo incluidas en el modelo. Las barras de error representan la desviación estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias según la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). Los tres paneles inferiores se analizan en conjunto. El componente SL es igual a 0 en todos los casos. El análisis estadístico de los paneles inferiores se encuentra en el Cuadro 4.3b.

Cuadro 4.3. Análisis estadístico de los resultados mostrados en los paneles inferiores de (a) la Figura 4.3; y de (b) la Figura 4.4. Se muestra el modelo estadístico. La significancia estadística de los factores fijos y su interacción se evaluó utilizando la prueba de chi-cuadrado de Wald ( $\chi^2$ ). Se muestran los grados de libertad (df) y el valor-p asociado a la prueba. En negrita se indican valores significativos.

(a) Pastizal → Mixta

| Importancia relativa de cada componente ~ componente + (1   bloque) |                   |              |          |                                |
|---|-------------------|--------------|----------|--------------------------------|
| Año   | Factor fijo       | $\chi^2$     | df       | Valor-p                        |
| <b>Seco</b>   | <b>componente</b> | <b>95,35</b> | <b>1</b> | <b>&lt; 2,2e<sup>-16</sup></b> |
| <b>Promedio</b>   | <b>componente</b> | <b>60,69</b> | <b>1</b> | <b>6,669e<sup>-15</sup></b>    |
| <b>Húmedo</b>   | <b>componente</b> | <b>83,81</b> | <b>1</b> | <b>&lt; 2,2e<sup>-16</sup></b> |

(b) Arbustal → Mixta

| Importancia relativa de cada componente ~ año * componente + (1   bloque) |                   |               |          |                                |
|---|-------------------|---------------|----------|--------------------------------|
| Año   | Factores fijos    | $\chi^2$      | df       | Valor-p                        |
| <b>Seco</b>   | <b>componente</b> | <b>125,89</b> | <b>1</b> | <b>&lt; 2,2e<sup>-16</sup></b> |
| <b>Promedio</b>   | <b>componente</b> | <b>9,0140</b> | <b>1</b> | <b>0,002</b>                   |
| <b>Húmedo</b>   | <b>componente</b> | <b>41,28</b>  | <b>1</b> | <b>1,317e<sup>-10</sup></b>    |

#### 4.4. Discusión

La relación entre la fisonomía de la vegetación y el funcionamiento del ecosistema ha sido reconocida como una cuestión no resuelta en los sistemas mixtos de zonas áridas (House et al., 2003). Abordar las consecuencias funcionales de la coexistencia entre formas de vida de comunidades mixtas como las estepas arbustivo-graminosas o las sabanas resalta la urgente necesidad de conjugar de manera complementaria la ecología de comunidades y de ecosistemas (Loreau, 2010). Durante las últimas dos décadas, los estudios de biodiversidad

y funcionamiento han abordado esta cuestión utilizando el enfoque riqueza-funcionamiento en comunidades artificiales ensambladas aleatoriamente, lo cual ha dominado abrumadoramente la literatura (Bannar-Martin et al., 2018). En contraste, han recibido menos atención los ensambles en comunidades naturales, con larga historia de interacción que pueden exhibir un mayor efecto de biodiversidad debido a las interacciones positivas (Flombaum y Sala, 2008). Aquí, removimos alternativamente pastos y arbustos en parcelas pastoreadas y no pastoreadas, y calculamos la producción de biomasa verde en cada comunidad experimental como un estimador del funcionamiento (i.e., producción primaria) para probar los tres modelos alternativos que se han propuesto para describir la forma de la relación estructura-función en comunidades mixtas (Figura 4.1). Luego, estimé la importancia relativa de la riqueza, la identidad de especies y su contexto dependencia en el funcionamiento total del ecosistema. El resultado principal muestra que la productividad total del sistema se maximiza cuando las especies de pastos y arbustos co-dominan la comunidad. El análisis de los mecanismos detrás del enigma de la productividad, basado en una interpretación ecológica de los componentes de la ecuación de Price (Bannar-Martin et al. 2018), destaca el papel de la facilitación en la promoción del funcionamiento del ecosistema en comunidades mixtas.

Los resultados respaldan el modelo óptimo, que predice un mayor funcionamiento del ecosistema hacia el estado co-dominado de la comunidad, independientemente de la condición de pastoreo (Figura 4.2). Los resultados de nuestro estudio son consistentes con los de Sala et al. (1989), quienes demostraron que ni los pastos ni los arbustos compensan la remoción de una forma de vida mediante crecimiento. Se podría argumentar que se necesita más tiempo para que los pastos crezcan en pastizales y los arbustos en arbustales. Sin

embargo, los resultados del Capítulo 2 indican que el tiempo no es suficiente para que ocurra tal compensación, ya que los mecanismos *buffer* hacen que la persistencia de un pastizal o arbustal sea imposible (Nasta et al., *en revisión* – Capítulo 2). A pesar de que la condición de pastoreo no cambio la respuesta en nuestro experimento, se espera que tanto la exclusión de la herbivoría por largos periodos de tiempo como su intensificación reduzcan la productividad (Oñatibia et al. 2015; Oñatibia & Aguiar, 2016)

En contraste, un estudio anterior mostró que la productividad total de un ecosistema simulado de pastos y árboles se mantiene constante a lo largo de un gradiente creciente de dominancia leñosa (Simioni et al., 2003). La explicación mecanicista propuesta por los autores es que, a pesar de que la absorción total de radiación fotosintéticamente activa del sistema aumenta con mayor densidad leñosa, los árboles C3 muestran una menor eficiencia en el uso de la luz en comparación con los pastos C4 bajo condiciones ambientales similares (Simioni et al., 2003). Nuestros resultados experimentales contrastantes sugieren que el mejor modelo (Figura 4.1) para explicar el funcionamiento total del ecosistema puede depender del factor limitante del sistema y de las características idiosincráticas de las especies que utilizan ese recurso. En este sentido, la productividad de los sistemas mixtos cambia de estar limitada por el agua a estar limitada por la energía a lo largo de un gradiente de precipitación creciente (Whitley et al., 2011), interactuando con la textura del suelo (i.e., hipótesis de textura inversa; Noy-Meir, 1973; Sala et al. 1988). En este estudio, el sistema está limitado por agua y el mejor modelo es el óptimo mientras que en el ecosistema simulado (Simioni et al., 2003) está limitado por luz y el mejor modelo es el de suma cero.

He planteado dos posibles mecanismos no excluyentes para explicar el patrón de biomasa verde: la partición de nichos con acceso espacial diferencial al agua (i.e., los pastos desde

capas superficiales y los arbustos desde capas profundas; Walter, 1971) y la facilitación a escala de comunidad entre formas de vida (Callaway, 2007; Liancourt y Dolezal, 2021). Del primer mecanismo, derivamos la predicción de que el funcionamiento del ecosistema en la comunidad co-dominada sería la suma del funcionamiento de cada forma de vida cuando domina la comunidad, asumiendo que no hay cambios en la densidad. Del segundo mecanismo, derivamos la predicción de que ambas formas de vida aumentarían su contribución al funcionamiento total de la comunidad porque se benefician mutuamente (House et al., 2003). Sin embargo, nuestros resultados no cumplen completamente con ninguna de las dos predicciones. La biomasa verde total (i.e., PPNA) en la comunidad mixta fue aproximadamente la suma de la biomasa verde en los extremos de dominancia, respaldando la hipótesis de partición de nicho a una escala amplia. Sin embargo, la distribución entre los componentes herbáceos y leñosos fue asimétrica, indicando desviaciones de una partición de nicho estricta. Además, los arbustos en la comunidad mixta produjeron menos biomasa que en el arbustal (Cuadro 4.2), lo que sugiere cierto grado de solapamiento de nicho entre formas de vida. Por el contrario, la producción de biomasa verde de los pastos en la comunidad mixta fue mayor que en el pastizal (Cuadro 4.2), lo que sugiere un efecto neto positivo unidireccional (i.e., facilitación) ejercido por los arbustos sobre los pastos. La ausencia de beneficios mutuos sinérgicos y el solapamiento parcial de nicho inferido destacan la complejidad de las interacciones entre pastos y arbustos en ambientes limitados por el agua. En este sentido, también la identidad de las especies que domina la comunidad a escala del mosaico de parches agrega complejidad: si la densidad de *Senecio filaginoides* es mayor que la de *Azorella prolifera* o *Adesmia volckmanii*, el solapamiento de nichos con pastos tendería a aumentar por tener sistemas radicales similares.

Nuestro enfoque para abordar la relación biodiversidad-funcionamiento de ecosistemas ofrece una nueva e interesante perspectiva que avanza en la comprensión del enigma de la pregunta sobre las sabanas. Cuando la comunidad se ensambla desde el pastizal, la dependencia de los pastos fue el componente más importante del ensamblaje de la comunidad que explicó el aumento en el funcionamiento del ecosistema a lo largo de años con diferentes niveles de estrés ambiental (CDE; Figura 4.3). Atribuyo este efecto a la facilitación a escala de comunidad (Callaway, 2007). Este es un efecto positivo que la comunidad ejerce sobre ciertas especies dentro del ensamblaje, mediado por la arquitectura de la vegetación, la cual mejora las condiciones abióticas para las especies beneficiarias (Liancourt y Dolezal, 2021). El viento es un regulador idiosincrático de la vegetación en zonas áridas ya que genera patrones de evapotranspiración a través de su velocidad y vectorialidad (Okin et al., 2018; Biancari et al., 2020). Un corolario de los estudios sobre viento en zonas áridas (e.g., Aguiar et al., 1996; Okin et al., 2006; Breshears et al., 2009) es que la altura del canopeo y la distancia entre plantas determinan la extracción de momento (i.e., la reducción en la velocidad del viento debido a la transferencia de energía cinética del viento a las plantas por fricción y turbulencia generadas por la interacción entre el flujo de aire y la vegetación). Por otro lado, el efecto positivo de incrementar el número de especies al incorporar arbustos se ve compensado por el efecto negativo de la identidad de esas especies. Esto implica que la contribución de biomasa verde de las especies arbustivas es menor que la de una especie promedio de la comunidad. Entonces, el mecanismo principal por el cual la producción de biomasa total en la comunidad mixta es mayor que en el pastizal es que los arbustos mejoran las condiciones ambientales para los pastos al reducir la demanda atmosférica.

Cuando la comunidad se ensambla desde el extremo dominado por arbustos, el efecto neto del aumento de especies de pastos fue el principal impulsor de la respuesta de la PPNA (SG de pastos; Figura 4.4), lo que podría sugerir complementariedad de nicho basada en recursos —i.e., la explicación más frecuentemente invocada (e.g., Cipriotti & Aguiar 2010; Flombaum & Sala 2012; Sala et al. 1989). Sin embargo, este mecanismo explica solo una parte del aumento observado en la PPNA, y no es el principal impulsor de la productividad cuando pastos y arbustos coexisten. Tales complementariedades surgen de cualquier diferencia en el nicho ecológico entre formas de vida, siendo la profundidad de raíces el rasgo más relevante en esta comunidad (Flombaum & Sala, 2012). Dado que pastos y arbustos difieren en sus patrones espaciales de absorción de agua (Sala et al. 1989; Walter, 1971; Ward et al. 2013), el efecto sobre la PPNA podría deberse a una mayor cantidad de recursos utilizada en la comunidad mixta que en el arbustal puro. No obstante, la dependencia del contexto de los arbustos tuvo un efecto negativo al ensamblar desde el arbustal (CDE de arbustos; Figura 4.4). Los pastos interceptan agua de lluvia y absorben humedad de las capas superficiales manteniéndolas secas, por lo que la recarga de las capas profundas del suelo disminuye en presencia de pastos perennes, reduciendo el desempeño de los arbustos (Sala et al. 1989). Este efecto negativo de los pastos sobre la productividad de los arbustos constituye una fuerte evidencia en contra de la hipótesis de complementariedad de nicho como explicación principal del patrón observado de PPNA.

Se espera un aumento de la productividad primaria neta aérea en zonas que reciben menos de 300 mm por año debido al incremento en la variabilidad de las precipitaciones causada por el cambio climático (IPCC, 2013; Gherardi y Sala, 2018; Hou et al., 2021). Se predice que el aumento de la frecuencia en la alternancia entre años secos y húmedos se traducirá en

un perfil de humedad del suelo más profundo (Sala et al., 2015; Gherardi y Sala, 2018). Esto podría, en teoría, aumentar la importancia de la separación espacial de nichos como un impulsor de la PPNA. Sin embargo, la comparación de los resultados en años con precipitaciones contrastantes no reveló ningún efecto ecológicamente importante. Esperábamos una reducción en la importancia relativa del efecto positivo de la contexto dependencia (CDE) de los pastos en el año húmedo debido a la mejora en las condiciones hídricas. Aunque encontramos una reducción cualitativa respecto al año seco y promedio, el patrón de importancia relativa fue el mismo (Figura 4.3). Esto sugiere que la facilitación sigue siendo el mecanismo más importante en el funcionamiento del ecosistema a pesar de la variabilidad interanual. Por otro lado, esperábamos una reducción en la importancia relativa del efecto negativo de la CDE de los arbustos en el año húmedo debido a la mayor tasa de percolación cuando los suelos superficiales se saturan (Currier y Sala, 2022). En cambio, lo encontramos en el año seco (Figura 4.4). Una explicación alternativa para el efecto de la variabilidad interanual de las precipitaciones sobre la PPNA en sistemas mixtos más secos podría ser el efecto retardado de los años anteriores (Gherardi y Sala, 2018), tanto por el mantenimiento de agua en el suelo de los años húmedos como por la mayor eficiencia en el uso del agua durante los años secos (Knapp et al., 2016). Esto resalta la necesidad de contar con datos a largo plazo que incluyan la alternancia de varios años contrastantes.

Este capítulo resalta la importancia de la fisonomía mixta de la vegetación para el funcionamiento de estos ecosistemas a través de dos mecanismos basados en interacciones entre especies. Primero, mediante la contribución de cada forma de vida dentro de la comunidad vegetal por el uso espacialmente diferenciado de recursos. Es decir, diferenciación de nichos ecológicos entre las especies de las dos formas de vida. Segundo, a

través de la facilitación ejercida por los arbustos sobre los pastos mediante el control de la capa límite del viento, lo cual reduce la demanda atmosférica. Loreau (2010) revisó la teoría de la competencia para examinar las consecuencias funcionales de la coexistencia de especies. La conclusión general no sorprende en este punto: el efecto de la diversidad de especies en los procesos ecosistémicos puede estar impulsado por la diferenciación de nichos o por la facilitación. Sin embargo, los esfuerzos para conectar las comunidades vegetales con el funcionamiento del ecosistema a menudo han simplificado la cuestión al utilizar la riqueza de especies como un sustituto de la diversidad. Esta simplificación oculta los mecanismos detrás del efecto de la biodiversidad. Aquí, hemos desentrañado experimentalmente esos mecanismos, y nuestros resultados podrían extrapolarse a otras comunidades mixtas de zonas áridas limitadas por agua.

## CAPITULO 5

### **5. Discusión general y consideraciones finales: implicancias agronómicas y aportes conceptuales para la Ecología**

En este capítulo final discuto acerca de cómo se insertan los resultados de los capítulos anteriores en el contexto del estudio de los sistemas mixtos de zonas limitadas por agua y, de manera más general, en el contexto de la teoría ecológica. El capítulo tiene cuatro secciones. En la primera sintetizo mis principales resultados, y los discuto en relación al objetivo y la hipótesis general de la tesis. En la segunda, abordo las implicancias agronómicas de los resultados en términos de la provisión de servicios ecosistémicos. En la tercera recupero la propuesta de Loreau (2010) acerca de conectar a las poblaciones con los ecosistemas, y propongo ideas resumidas en un modelo conceptual que incluye a la comunidad y su red de interacciones que dan soporte a los efectos de amortiguación. Por último, presento lineamientos generales para continuar con el programa de investigación iniciado en esta tesis.

#### *5.1. Sobre los mecanismos ecológicos de amortiguación. Principales resultados.*

Históricamente, el enigma de la coexistencia de especies herbáceas y leñosas (*'the savanna question'* según Sarmiento, 1984; House et al., 2003) ha sido estudiado bajo el paradigma del equilibrio, incluyendo el equilibrio estable o inestable y los estados alternativos. Sin embargo, tras años de investigación, la conclusión general es que ningún modelo por sí solo puede explicar completamente la coexistencia (Scholes y Archer, 1997). Para simplificar esta

aparente complejidad, Jeltsch et al. (2000) propusieron la teoría de los mecanismos ecológicos de amortiguación (i.e., *buffer*). No obstante, este enfoque pasó desapercibido en la literatura sobre sistemas mixtos. Actualmente, se reconoce que los mecanismos *buffer* son esenciales para promover la persistencia de los sistemas ecológicos (Gascoigne et al., 2023; Milles et al., 2023). En mi tesis, he elaborado teóricamente sobre la propuesta original de Jeltsch et al. (2000) (Figura 1.1) para proporcionar una definición operativa de los mecanismos *buffer* aplicable a un sistema ecológico real de la Patagonia: cualquier proceso (e.g., interacciones ecológicas) que impida la transición hacia pastizales o arbustales al promover el establecimiento, crecimiento y supervivencia de las especies leñosas o herbáceas, respectivamente. Es decir que los mecanismos *buffer* corresponden al nivel de organización comunidad, pero operan a través de las poblaciones de las especies que la componen. Esta definición integra tanto las diferencias en la adquisición de recursos como la demografía de las especies, que previamente se trataban como explicaciones alternativas para explicar la coexistencia (Holdo et al., 2009; Sankaran et al., 2004). Al integrarlas, se reconoce que la demografía de pastos y arbustos está afectada por el balance de interacciones negativas y positivas entre plantas, moduladas directa o indirectamente por herbívoros.

Estos son los resultados principales de la tesis que responden a los objetivos específicos. En el Capítulo 2, evalué el crecimiento de las poblaciones de pastos y arbustos en escenarios donde una forma de vida dominaba sobre la otra. Los resultados muestran un patrón claro: el crecimiento de los pastos aumenta en áreas dominadas por arbustos, y el crecimiento de los arbustos incrementa en áreas dominadas por pastos. Esto sugiere que la forma de vida dominante se autolimita debido a restricciones en su fecundidad, lo que facilita el establecimiento de la forma de vida subordinada. En otras palabras, no solo los arbustos

facilitan el crecimiento de los pastos, como en el caso clásico del efecto nodriza, sino que los pastos también pueden facilitar el establecimiento de arbustos. Este mecanismo de facilitación es independiente de la forma de vida de la especie benefactora y beneficiaria, y está influenciado por la estructura heterogénea de tamaños o edades dentro de las poblaciones. Además, un aporte novedoso en términos teóricos y relevante en términos metodológicos de este capítulo es el concepto de intensidad del *buffer*. En este sentido, cuantifiqué los cambios en la relación de biomasa de arbusto/pasto como estimador de la respuesta de la comunidad impulsada por la demografía de las especies.

En el Capítulo 3 evalúe la persistencia de la estructura del mosaico de parches. La organización de la vegetación en parches es un atributo idiosincrático de los ecosistemas áridos. En general los estudios de coexistencia de formas vida no han caracterizado este atributo de la comunidad y, en cambio, se han concentrado en la cobertura absoluta o relativa de pastos y arbustos. En este capítulo estimé la influencia de la disposición espacial de las formas de vida sobre las tasas vitales de pastos y arbustos en mis parcelas experimentales. Un resultado que podría parecer contrastante respecto del Capítulo 2, es que encontré que el reclutamiento de arbustos fue mayor en arbustales que en la comunidad mixta. Esto podría contradecir la hipótesis de que los arbustos se autolimitan a través de la fecundidad cuando son dominantes. Sin embargo, el aumento del reclutamiento de arbustos en arbustales se explica principalmente por el reclutamiento *Senecio filaginoides*. Esto sugiere que dentro de la forma de vida hay respuestas heterogéneas que dependen de la identidad de la especie, y es congruente con el aumento de  $\lambda$  de la población de *Senecio filaginoides* en el arbustal. Con estas estimaciones de las tasas vitales construí un modelo de simulación *ad-hoc* espacialmente explícito. Los resultados de las simulaciones muestran que no hay diferencias

significativas en la distribución de tamaños de parches e inter- parches, independientemente de la condición inicial del sistema.

En el Capítulo 4 evalúe las consecuencias funcionales de la coexistencia. Para ello apliqué una adaptación ecológica de la ecuación de Price (Bannar-Martin et al., 2018) que recientemente ha sido propuesta para cuantificar el aporte que realizan las especies en términos de su cantidad e identidad a la productividad del sistema, pero que también permite inferir el efecto de las interacciones biológicas sobre el funcionamiento. El resultado indica que la co-dominancia promueve la producción de biomasa en el ecosistema porque se usan los recursos exhaustivamente, al mismo tiempo que los arbustos facilitan la producción de biomasa de los pastos. Este último aspecto es central, y un aporte novedoso de mi tesis. En general se ha atribuido el efecto de la biodiversidad a la complementariedad de nichos, y los efectos de la facilitación solo se mencionan cualitativamente (Flombaum y Sala, 2008; 2012). En cambio aquí cuantifiqué su importancia.

La tesis muestra, por primera vez, evidencia experimental que respalda la versión refinada de la teoría de Jeltsch et al. (2000). La hipótesis general de la tesis indicaba que la red de interacciones modula espacialmente las tasas vitales de las especies de pastos y arbustos, de manera que promueven la persistencia de la composición, la estructura y la función de los sistemas mixtos ante cambios abruptos en la fisionomía de la vegetación (Figura 1.1 - Capítulo 1). La conclusión general de la tesis es, a la luz de los resultados resumidos, que los mecanismos ecológicos de amortiguación impiden la permanencia de comunidades dominadas exclusivamente por pastos o arbustos. Es decir que, en términos de la pérdida de biodiversidad según Noss (1990) y de mi interpretación específica para las comunidades mixtas (i.e., transiciones abruptas o graduales a pastizales o arbustales que limitan el

funcionamiento del ecosistema), los *buffer* otorgan resiliencia a la comunidad mediadas por las poblaciones que la conforman.

Un aporte importante para hacer operativo el concepto de mecanismos ecológicos de amortiguación o *buffer* fue estudiar los procesos a la escala espacial a la cual ocurren las oscilaciones estocásticas en la dominancia de la vegetación y operan los *buffer*, que es el mosaico de parches. Sin embargo, la efectividad de la red de interacciones para amortiguar los cambios en la fisionomía depende de la disponibilidad de propágulos. Una posible reserva de propágulos es el banco de semillas. En general, las especies dominantes de la Patagonia no forman bancos de semilla permanentes (Rotundo y Aguiar 2005). Por ello, es crucial que el flujo de propágulos desde la metacomunidad se mantenga como una fuente constante para el funcionamiento de los mecanismos *buffer*. En el experimento las parcelas estaban rodeadas por estepas pastoreadas moderadamente, y es razonable asumir que no hubo limitaciones de semillas.

¿Qué ocurre con la arbustización comúnmente mencionada en los pastizales áridos? A lo largo de la tesis he argumentado que los mecanismos *buffer* impiden la transición a sistemas dominados por una sola forma de vida. Sin embargo, la lignificación de los sistemas mixtos es un fenómeno observado en los últimos 100 años en zonas limitadas por agua (Sala y Maestre, 2014), y que ha preocupado a los ecólogos de zonas áridas por sus impactos en la estructura y funcionamiento, la provisión de servicios, y la pérdida de biodiversidad (Eldridge et al., 2011, Archer et al., 2017). Las explicaciones pueden dividirse en dos grupos (Higgins, 2024). El primer grupo indica que son mecanismos exógenos al sistema los que promueven la lignificación. Esto es el determinismo climático (Whittaker, 1975; Garcia Criado et al., 2019), o el aumento de la concentración de CO<sub>2</sub> en la atmósfera (Stevens et al.,

2017; Devine et al., 2017; Venter et al., 2018). El segundo grupo de explicaciones indica que son mecanismos endógenos los que promueven la lignificación de los sistemas. Esto incluye las interacciones competitivas, las interacciones tróficas, y sus retroalimentaciones positivas y negativas (Walker y Noy-Meir 1982; Jeltsch et al. 1997; D’Odorico et al., 2012). De manera conceptual, la lignificación de un mosaico de parches requiere de un evento de reclutamiento de especies leñosas, dado por la simultaneidad de dos condiciones necesarias. Primero, la disponibilidad de semillas. Segundo, la superposición espacial de varios eventos de lluvia en un corto período de tiempo (Wiegand et al., 2006). Aquí agrego que, además, requiere de la desarticulación de los mecanismos *buffer* que actúan localmente para limitar el reclutamiento de especies leñosas. Por ejemplo, en las comunidades donde el fuego es un componente del régimen de disturbios que reduce el establecimiento de especies leñosas, el sobrepastoreo reduce la biomasa inflamable (Scholes y Archer, 1997; Staver y Bond, 2014; Venter et al., 2018). Entonces el mecanismo *buffer* se desarticula y ocurre la arbustización.

## 5.2. *Sobre la provisión de servicios ecosistémicos en agroecosistemas patagónicos.*

### *Aplicaciones de los resultados de la tesis.*

Las zonas áridas alrededor del mundo cubren el 41% de la superficie terrestre y proveen un amplio rango de servicios ecosistémicos de soporte, regulación y provisión (Havstad et al., 2007; Reynolds. 2007; Sala y Maestre, 2014). El 78% de las zonas destinadas al pastoreo de animales domésticos se encuentra en regiones áridas o semi-áridas, y sostienen a aproximadamente 1.000 millones de personas en términos nutricionales y económicos (Nations, 2011; ILRI, 2021; Maestre et al., 2022). Las estepas patagónicas son un ejemplo válido de las dinámicas que han sufrido globalmente los pastizales áridos. Específicamente

en la Patagonia, la ganadería ovina ha sido históricamente una de las actividades económicas más importantes, con implicancias tanto en el desarrollo económico regional como en la configuración cultural del territorio. Desde finales del siglo XIX, la cría de ovejas se consolidó como la principal fuente de ingresos para la región. Este sistema productivo ha impulsado no solo el empleo directo en el sector agropecuario, sino también en actividades relacionadas como el transporte y la comercialización de productos derivados principalmente de la lana y carne ovina (Pastur et al., 2017; Peri et al., 2021). En este contexto, la producción de forraje es el principal servicio de provisión del ecosistema patagónico, clave para la sostenibilidad de la ganadería ovina (Yahdjian et al., 2015; Sala et al., 2017). A pesar de la frecuente ocurrencia de compromisos entre servicios ecosistémicos (Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Foley et al., 2005), en la estepa patagónica se ha observado una correlación positiva entre los servicios de provisión y los de regulación (e.g., secuestro de carbono; Oñatibia et al., 2015).

A nivel global, una gran parte de las zonas áridas destinadas al pastoreo de animales domésticos experimentan transiciones entre estados de dominancia de herbáceas y leñosas, y esto conlleva cambios en los servicios ecosistémicos que proveen (Sala y Maestre, 2014). Utilicé mis datos para evaluar la magnitud de estos cambios. Para ello estimé la productividad forrajera en las distintas comunidades experimentales (i.e., mixta, pastizal y arbustal; ver Diseño experimental - Capítulo 1). En la estepa patagónica, la productividad forrajera para las ovejas representa solo una proporción de la productividad aérea total (Golluscio et al., 1998).

En el Capítulo 4 estimé la productividad aérea total calculando la biomasa verde en el pico de la estación de crecimiento. Aquí estimé la productividad forrajera como la proporción de

la biomasa verde potencialmente disponible para las ovejas (Oñatibia et al., 2015) en cada una de las comunidades experimentales. Asumí que toda la biomasa verde de pastos perennes puede ser consumida por las ovejas. Para las especies arbustivas apliqué un coeficiente a la biomasa verde total para descartar el tejido leñoso que no es ramoneado (Oñatibia et al., 2010). Luego, tuve en cuenta la preferencia de las ovejas multiplicando la biomasa potencialmente forrajera por un factor de aptitud específico de cada especie (Easdale y Aguiar, 2012). Ajusté un modelo mixto utilizando la biomasa forrajera como variable de respuesta, la interacción entre la condición de pastoreo y la fisonomía de la vegetación como variables explicativas de efectos fijos, y el bloque anidado en el año como variables explicativas de efectos aleatorios. Todos los análisis realicé en R (R Core Team, 2019). Usé el paquete *car* (Fox, 2007) para realizar un ANOVA y, posteriormente, realicé una comparación de medias utilizando las pruebas de contrastes *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ) con el paquete *emmeans* (Lenth, 2020).

Los resultados mostraron que la biomasa forrajera fue un 47% mayor en la comunidad mixta respecto al pastizal y un 92% mayor respecto al arbustal (Figura 5.1). En el Capítulo 4 mostré que la biomasa verde de la comunidad mixta aumenta respecto a la del pastizal porque la presencia de arbustos facilita la producción de biomasa de los pastos. También que aumenta respecto a la del arbustal, porque el aumento en el número de especies implica el uso del agua superficial que no es exhaustivamente aprovechada por las especies leñosas en ausencia de especies herbáceas. Aquí propongo que la importancia de estos mecanismos está exacerbada para la productividad forrajera, porque la contribución relativa de los pastos es mayor para la biomasa consumible por ovejas que para la biomasa verde total (Oñatibia et al., 2010; Easdale y Aguiar, 2012). En este punto toma relevancia uno de los mensajes principales del

Capítulo 2: que las respuestas poblacionales son heterogéneas dentro de la forma de vida. En este sentido, la tasa de crecimiento poblacional de especies de pastos palatables disminuye en condiciones de pastoreo moderado (e.g., *Poa ligularis*, aunque siempre por encima del umbral de viabilidad), mientras que la de especies no preferidas por el ganado ovino aumenta (e.g., *Pappostipa speciosa*). Es esperable que la intensificación del pastoreo conduzca al recambio de especies de pastos - o al menos el cambio de sus abundancias relativas - dentro de la comunidad al re-ensamblarse desde los extremos de dominancia como consecuencia de la acción de los *buffer*, y disminuya la provisión de forraje

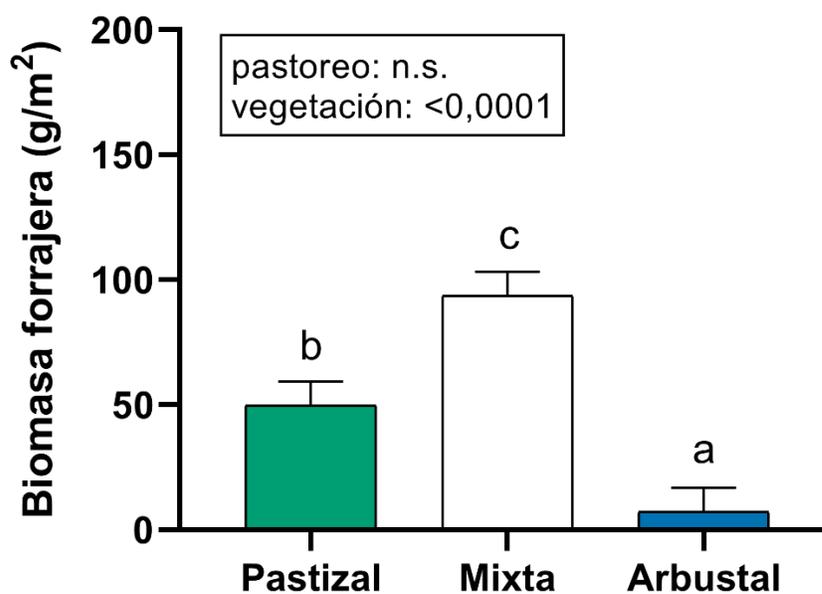


Figura 5.1. Biomasa forrajera (i.e., proporción de la biomasa verde consumible por ovinos) en comunidades experimentales con diferentes fisonomías de vegetación. En la comunidad de pastizal se han eliminado los arbustos, mientras que en la comunidad de arbustal se han eliminado los pastos. La comunidad mixta está co-dominada por pastos y arbustos. La tabla dentro de la figura muestra la significancia estadística de las variables explicativas de efecto fijo incluidas en el modelo. Solo se muestra la variable que resultó estadísticamente significativa. Las barras de error representan la desviación estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias según la prueba *post-hoc* de Tukey ( $p < 0,05$ ). n.s.= no significativo.

En la estepa patagónica se ha observado que el pastoreo moderado maximiza la provisión de servicios ecosistémicos (Oñatibia y Aguiar, 2016). Aquí no encontré diferencias en la biomasa forrajera entre comunidades pastoreadas y no pastoreadas (Figura 5.1), como tampoco en la biomasa total (Figura 4.1 - Capítulo 4). Además en el Capítulo 3 mostré que, independientemente de la condición de pastoreo, no hay diferencias en la estructura espacial del mosaico de parches que afecta al funcionamiento. Por un lado, en el sitio experimental la carga animal es moderada ( $0.2 \text{ oveja} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$ ), pero el aumento de la presión de pastoreo hacia cargas mayores ( $0.4 \text{ oveja} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$ ) genera, para el mismo sitio, la disminución en la cobertura y el tamaño de los parches vegetados (Oñatibia et al., 2018). Por otro lado, las clausuras del experimento tienen relativamente poca duración ( $< 5$  años). Las clausuras prolongadas ( $> 20$  años) generan la acumulación de material muerto en las matas de pastos que componen los parches de vegetación y disminuyen la productividad (Oñatibia y Aguiar, 2019). En este sentido, tanto la intensificación del pastoreo doméstico como su exclusión por largos periodos de tiempo en comunidades que han evolucionado con niveles intermedios de herbivoría representa una alteración en el régimen de disturbios que restringe la provisión de servicios ecosistémicos.

### 5.3. *"De poblaciones a ecosistemas" - Loreau (2010): aportes conceptuales a una síntesis para la Ecología*

Loreau (2010) resaltó la necesidad de una nueva síntesis para la ecología que conecte a los niveles de organización biológica para entender y predecir mejor el funcionamiento de los sistemas ecológicos. Bajo este título desarrollo mi propuesta para cumplir con este objetivo. Primero abordo la complejidad de los niveles de organización, y luego el problema de la

pérdida de biodiversidad y su impacto sobre la persistencia de las poblaciones en escenarios de cambio ambiental intenso y frecuente.

Cualquier sistema ecológico tiene tres elementos principales. El primero son sus límites, que están relacionados con discontinuidades arbitrarias en los intercambios de individuos, materia y energía. El segundo son los componentes dentro de esos límites. De manera general se reconocen tres componentes de los sistemas ecológicos: los individuos u organismos, las poblaciones y las comunidades. Cada uno de los componentes de los sistemas ecológicos representa un nivel de organización dentro de un esquema jerárquico y anidado (O'Neill, 1986). Es frecuente encontrar a los ecosistemas como un cuarto nivel de organización superior que agrupa a las comunidades. Si bien este arreglo es intuitivo, es también conceptualmente equivocado porque asume que los ecosistemas están conformados únicamente por entidades bióticas (O'Neill, 1986). El tercer elemento de los sistemas ecológicos son los stocks y los flujos de materia y energía entre los componentes. MacMahon et al., (1978) propusieron un esquema jerárquico que organiza niveles de organización en función de relaciones de diferente naturaleza. En su esquema las comunidades están estructuradas por relaciones coevolutivas, mientras que los ecosistemas se organizan en torno a flujos de energía y circulación de materia. Es precisamente esta diferenciación en la definición de los sistemas ecológicos que muestra MacMahon et al. (1978) la que Loreau (2010) propone sintetizar en un marco conceptual que incluya ambas. En esta sección del capítulo final me propongo revisar y modificar este esquema original, apoyándome en los resultados obtenidos en mi tesis. Un aspecto central del esquema de MacMahon et al., (1978) es que está centrado en los individuos como la unidad básica de organización. Mi propuesta conceptual parte de colocar a las poblaciones como el nivel de organización central, a partir



basada en la fisiología de los individuos, que remite a un debate aún vigente en Ecología: si los fenómenos biológicos pueden reducirse a explicaciones químicas o físicas (Ayala y Arp, 2009). Comparto la opinión de Dupré (2010) acerca de que esto no es posible, en la medida que existen propiedades emergentes en cada nivel de organización y que son fundamentalmente más amplias que la suma de las explicaciones físico-químicas. Mi propuesta es que las poblaciones se conectan con los ecosistemas por la vía funcional y por la vía coevolutiva (Figura 5.2). La conexión por la vía funcional está mediada por las interacciones entre poblaciones de diferentes niveles tróficos, que transforman y transfieren la energía y la materia disponible dentro del sistema (por ejemplo., interacción planta-herbívoro, o planta-descomponedores). En paralelo, la conexión coevolutiva se establece a través de las comunidades, entendidas como conjuntos de poblaciones de especies que interactúan directa e indirectamente, y que están influenciadas por un ambiente dinámico, sujeto a variaciones espaciales y temporales en términos de sus recursos y reguladores modulado por el régimen de disturbios. Si bien en mi esquema conceptual las comunidades son el conjunto de poblaciones en un determinado momento y lugar que resulta de las interacciones dentro de un mismo nivel trófico, están moldeadas por relaciones coevolutivas que pueden incluir diferentes niveles tróficos. Por ejemplo, una comunidad de plantas resulta de las interacciones entre poblaciones de plantas, pero también de las interacciones coevolutivas entre poblaciones de plantas y herbívoros. En este sentido, Lauenroth (1998) propone que existen evidencias de coevolución en los rasgos de las algunas especies de arbustos y herbívoros nativos en la estepa patagónica. Por el contrario, Rotundo y Aguiar (2008) no encontraron evidencias en diferencias en la tolerancia entre tres poblaciones de *Poa ligularis* con diferente historia de pastoreo doméstico.

El estudio de las comunidades biológicas puede ser vista como una extensión de la ecología de poblaciones (Vellend, 2010), en la medida que su punto de partida es la interacción entre poblaciones de distintas especies dentro del mismo nivel trófico focal (e.g., productores primarios). La complementariedad de nichos y la redundancia funcional son ejemplos de mecanismos bien descritos por la ecología de comunidades que proporcionan marcos robustos para entender la relación entre la diversidad de grupos funcionales y el funcionamiento, y las fluctuaciones en el tamaño poblacional y la estabilidad del ecosistema (McCann, 2000; Hooper et al., 2005). Mi tesis atraviesa estas subdisciplinas para abordar la complejidad de un sistema ecológico real controlado fuertemente por la baja disponibilidad del agua. En este sentido, describí la dinámica de la comunidad de la estepa patagónica a partir de las tasas vitales de las formas de vida que la componen (i.e., sus dinámicas poblacionales), y simultáneamente evalué las consecuencias en términos del flujo de energía (Capítulo 2 y 4, respectivamente). Mis resultados sostienen la importancia de considerar a las poblaciones como la unidad básica de organización que vincula la jerarquía coevolutiva con la funcional.

Teniendo en cuenta los cambios que ocurren a nivel planetario debido a la intervención directa e indirecta de las actividades humanas, no es posible pensar estos sistemas complejos en un ambiente estable. Se hace necesario, entonces, evaluar la persistencia de las comunidades en la medida que pierden diversidad biológica por la degradación y el cambio ambiental. En este sentido, el estudio de la resiliencia de las poblaciones que componen la comunidad es un aspecto central (Van Dyke, 2008, Vellend, 2010). El concepto de 'resiliencia' ha sido ampliamente usado en ecología para referirse a diferentes fenómenos (e.g., resiliencia ingenieril o resiliencia ecológica; Holling, 1996). De manera general, la

resiliencia es la cantidad de disturbio que un sistema puede absorber permaneciendo dentro del mismo estado o dominio de atracción (Holling 1973, 1996; Elmqvist et al. 2003). Esta conceptualización, de una u otra manera, se ha asociado a una condición de equilibrio. Sin embargo, a lo largo de toda la tesis he enfatizado la conveniencia de abandonar la idea de equilibrio para entender la dinámica de los sistemas mixtos. En cambio, he reforzado la utilidad de focalizarse en los mecanismos *buffer* de la comunidad que operan sobre los procesos poblacionales de las especies que la componen e impiden traspasar los límites de existencia del sistema co-dominado (Jeltsch et al. 2000). Entonces es necesario adoptar una definición de resiliencia que tenga sentido en relación con esta dinámica.

Aquí elaboro un modelo conceptual que integra niveles de organización y escalas espaciales para explicar la persistencia de las poblaciones que componen una comunidad, con la pérdida de biodiversidad - en los términos en los que ha sido definida por Noss (1990) y usada en esta tesis - como impulsor principal de los cambios en la resiliencia demográfica (Figura 5.3). La resiliencia demográfica se define como la capacidad de las poblaciones para recuperarse de modificaciones en su estructura, i.e., disminuciones en el tamaño poblacional o cambios en la estructura de edades o tamaños (Capdevila et al., 2020). Si bien esta descripción con el foco sobre la demografía se ajusta mejor a los efectos de los mecanismos *buffer*, un elemento clave de la definición original de resiliencia es que la capacidad de amortiguar cambios es limitada (Holling, 1973; Jeltsch et al., 2014). En mi tesis he abordado la persistencia de la comunidad mixta a partir de las tasas vitales de sus especies dominantes de pastos y arbustos. Aquí propongo, de manera más general, que la persistencia de las comunidades y por lo tanto del ecosistema está directamente relacionada con la resiliencia demográfica de las poblaciones que la componen.

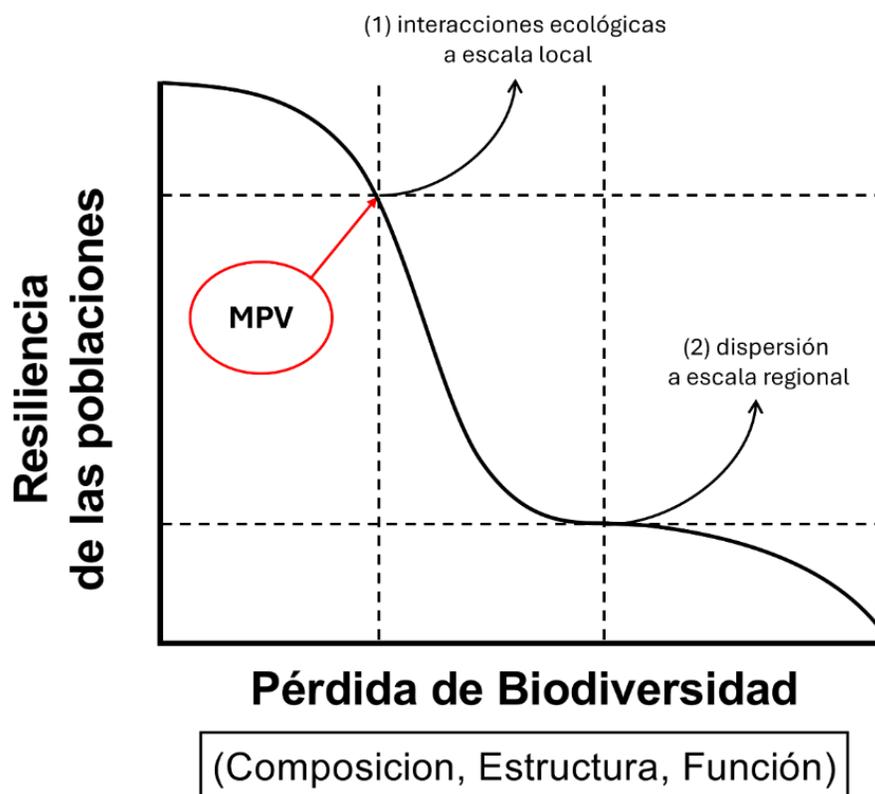


Figura 5.3. Modelo conceptual que muestra la resiliencia de las poblaciones en función de la pérdida de biodiversidad según Noss (1990). La sigla MPV indica la mínima población viable. Las líneas punteadas indican umbrales determinados por (1) la pérdida de las interacciones ecológicas, o (2) la pérdida de la dispersión desde la metapoblación.

Identifico dos umbrales para la resiliencia de las poblaciones dentro de una comunidad dados por la pérdida de biodiversidad a diferentes escalas espaciales. Tanto los procesos escala local como los procesos a escala regional son importantes para explicar el ensamble de la comunidad y el funcionamiento del ecosistema (Vellend, 2010; Leibold et al., 2017). A escalas espaciales pequeñas las interacciones biológicas son el proceso más importante para la vegetación, mientras que a escalas más amplias los flujos masales cobran mayor relevancia (Chanton, 2005). En mi tesis he abordado el rol de la red de interacciones como mecanismos *buffer* locales en ausencia de limitaciones de propágulos. Esto es, interacciones que a escala

local promueven el crecimiento de las poblaciones de pastos o arbustos ante disminuciones en sus tamaños poblacionales. Esto es congruente con el concepto de mínima población viable (MPV) que usa la biología de la conservación. Por debajo de la MPV el número de individuos en la población no persiste en el tiempo, pues es lo suficientemente pequeña como extinguirse localmente por factores estocásticos (i.e., efecto Allee). En mi modelo, por debajo de este tamaño poblacional, la resiliencia cae abruptamente y depende del efecto rescate desde la metapoblación (Gotelli, 1993). Entonces, el primer umbral para la resiliencia está dado por la pérdida de esas interacciones ecológicas. Por ejemplo, la capacidad de auto organización (Kefi et al., 2024). En este sentido, la pérdida de estructura espacial conlleva la pérdida de resiliencia (Lopez et al., 2013). Si bien en mi tesis no lo he abordado, la resiliencia de las poblaciones (por ejemplo, de arbustos) también depende fuertemente de la polinización. En este sentido, la pérdida de polinizadores también reduciría la resiliencia poblacional. El segundo umbral está dado por la pérdida de la dispersión a escala regional. El pastoreo selectivo e intenso genera cambios en el elenco de especies (Cipriotti y Aguiar, 2005; Oñatibia et al., 2018). Por lo tanto, la resiliencia de las poblaciones podría perderse si se pierden especies dentro de la metacomunidad (Leibold et al., 2017).

Esta perspectiva conceptual resalta la necesidad de conservar y/o restaurar los procesos que confieren resiliencia a las poblaciones (e.g., mecanismos *buffer*), y al mismo tiempo, requiere de indicadores para monitorearlo (Noss, 1990). El modelo que propongo explícitamente menciona en el eje de respuesta a la resiliencia de las poblaciones, pero presenta una sola curva. Esta simplificación responde a una necesidad de reducir la complejidad. En la práctica se trata de una familia de curvas, tantas como especies dominantes contenga la comunidad. Cada especie tendrá una ecología particular, dada por su estrategia demográfica determinada

por algunos caracteres que tienen impacto sobre la reproducción, el crecimiento y la mortalidad (Nasta et al., 2024). Para cuantificar la resiliencia demográfica se ha propuesto a la dinámica transitoria de las poblaciones, i.e. la dinámica a corto o mediano plazo de una población que resulta de estructuras demográficas que difieren de la estructura estable (Capdevila et al., 2020). Esto, en alguna medida, fue abordado en el Capítulo 2 mediante la estimación de la tasa de crecimiento de las poblaciones en el período transitorio (i.e.,  $\lambda$  geométrico). Por otro lado, es necesario indicar que diferentes ambientes con distintas combinaciones de recursos y reguladores determinarán respuestas idiosincráticas. Pero en todos los casos tendremos los dos umbrales asociados a escalas locales y regionales, como proponen los modelos más recientes de comunidades (Hubbell, 2001; Vellend, 2010).

#### *5.4. Perspectivas futuras del programa de investigación*

Para continuar con el programa de investigación propongo tres líneas a corto, mediano y largo plazo. En la tesis he abordado la red de interacciones entre especies, formas de vida y niveles tróficos desde una perspectiva cualitativa. En el corto plazo propongo avanzar en una síntesis del conocimiento local generado en esta tesis, pero fundamentalmente en las décadas pasadas por el grupo de investigación, en una red de interacciones cuantitativa que explicita su importancia para el funcionamiento del ecosistema. En el mediano plazo propongo conducir un experimento a lo largo de un gradiente de aridez para poner a prueba el modelo conceptual propuesto en la Figura 5.3, con representación de la heterogeneidad ambiental como controles importantes de las respuestas poblacionales. Finalmente, a largo plazo propongo visitar las comunidades experimentales en las cuales trabajé. En mi tesis hice proyecciones y simulaciones que se extienden a periodos de tiempos amplios (> 15 años).

Los trabajos de largo plazo son importantes, en la medida que los modelos conceptuales y las conclusiones de la tesis suponen que las respuestas demográficas de las especies de pastos y arbustos no presentan cambios frente a las tendencias climática. Revisitar las parcelas permitirá contrastar mis predicciones con la verdad de campo, de manera de formular hipótesis que permitan seguir contribuyendo al conocimiento de las estepas de la Patagonia.

## 6. Bibliografía

- Adler, P. B., y Lauenroth, W. K. 2000. Livestock exclusion increases the spatial heterogeneity of vegetation in Colorado shortgrass steppe. *Applied Vegetation Science*, 3(2), 213-222.
- Adler, P., Raff, D., y Lauenroth, W. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*, 128, 465-479.
- Aguiar, M. R., Paruelo, J. M., Sala, O. E., y Lauenroth, W. K. 1996. Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: an example from the Patagonian steppe. *Journal of vegetation science*, 7(3), 381-390.
- Aguiar, M. R., y Sala, O. E. 1998. Interactions among grasses, shrubs, and herbivores in Patagonian grass-shrub steppes. *Ecología Austral*, 8(2), 201-210.
- Aguiar, M. R., y Sala, O. E. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology y Evolution*, 14(7), 273-277.
- Archer, S. R., Andersen, E. M., Predick, K. I., Schwinning, S., Steidl, R. J., y Woods, S. R. 2017. Woody plant encroachment: causes and consequences. *Rangeland systems: Processes, management and challenges*, 25-84.
- Armas, C., Ordiales, R., y Pugnaire, F. I. 2004. Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology*, 85(10), 2682-2686.
- Assessment, M. E. 2005. *Ecosystems and human well-being: our human planet-summary for decision-makers*.
- Austin, A. T. 2011. Has water limited our imagination for aridland biogeochemistry?. *Trends in ecology y evolution*, 26(5), 229-235.
- Ayala, F. J., y Arp, R. (Eds.). 2009. *Contemporary debates in philosophy of biology*. John Wiley y Sons.
- Bannar-Martin, K. H., Kremer, C. T., Ernest, S. M., Leibold, M. A., Auge, H., Chase, J., ... y Supp, S. R. 2018. Integrating community assembly and biodiversity to better understand ecosystem function: the Community Assembly and the Functioning of Ecosystems (CAFE) approach. *Ecology Letters*, 21(2), 167-180.

- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R. H. B., Singmann, H., ... y Bolker, M. B. 2015. Package 'lme4'. *convergence*, 12(1), 2.
- Bertness, M. D., y Callaway, R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in ecology y evolution*, 9(5), 191-193.
- Bestelmeyer, B. T., Herrick, J. E., Brown, J. R., Trujillo, D. A., y Havstad, K. M. 2004. Land management in the American Southwest: a state-and-transition approach to ecosystem complexity. *Environmental management*, 34, 38-51.
- Bestelmeyer, B. T., Tugel, A. J., Peacock Jr, G. L., Robinett, D. G., Shaver, P. L., Brown, J. R., ... y Havstad, K. M. 2009. State-and-transition models for heterogeneous landscapes: a strategy for development and application. *Rangeland Ecology y Management*, 62(1), 1-15.
- Biancari, L., Aguiar, M. R., y Cipriotti, P. A. 2020. Grazing impact on structure and dynamics of bare soil areas in a Patagonian grass-shrub steppe. *Journal of Arid Environments*, 179, 104197.
- Biancari, L., Oñatibia, G. R., Gaitán, J. J., y Aguiar, M. R. 2023. Coexistence of grasses and shrubs in Patagonian steppes. Norm or exception?. *Journal of Vegetation Science*, 34(1), e13177.
- Bisigato, A. J., y Bertiller, M. B. 1997. Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *Journal of Arid Environments*, 36(4), 639-653.
- Bracken, L. J., Wainwright, J., Ali, G. A., Tetzlaff, D., Smith, M. W., Reaney, S. M., y Roy, A. G. 2013. Concepts of hydrological connectivity: Research approaches, pathways and future agendas. *Earth-Science Reviews*, 119, 17-34.
- Breshears, D. D., Whicker, J. J., Zou, C. B., Field, J. P., y Allen, C. D. 2009. A conceptual framework for dryland aeolian sediment transport along the grassland–forest continuum: effects of woody plant canopy cover and disturbance. *Geomorphology*, 105(1-2), 28-38.
- Briske, D. D. 2017. *Rangeland systems: processes, management and challenges* (p. 661). Springer Nature.
- Briske, D. D., Fuhlendorf, S. D., y Smeins, F. E. 2003. Vegetation dynamics on rangelands: a critique of the current paradigms. *Journal of Applied Ecology*, 601-614.

- Burke, I. C., Lauenroth, W. K., Vinton, M. A., Hook, P. B., Kelly, R. H., Epstein, H. E., ... y Gill, R. A. 1998. Plant-soil interactions in temperate grasslands. Plant-induced soil changes: Processes and feedbacks, 121-143.
- Callaway, R. M. 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities (Vol. 415). Dordrecht: Springer.
- Campana, S., Reyes, M. F., y Aguiar, M. R. 2022. Arid community responses to nitrogen and carbon addition depend on dominant species traits and are decoupled between above-and below-ground biomass. *Journal of Vegetation Science*, 33(5), e13153.
- Capdevila, P., Stott, I., Beger, M., y Salguero-Gómez, R. 2020. Towards a comparative framework of demographic resilience. *Trends in Ecology y Evolution*, 35(9), 776-786.
- Carrera, A. L., Bertiller, M. B., Sain, C. L., y Mazzarino, M. J. 2003. Relationship between plant nitrogen conservation strategies and the dynamics of soil nitrogen in the arid Patagonian Monte, Argentina. *Plant and Soil*, 255, 595-604.
- Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. *Ecology*, 81(3), 619-627.
- Caswell, H. 2007. Sensitivity analysis of transient population dynamics. *Ecology letters*, 10(1), 1-15.
- Cavagnaro, F. P., Golluscio, R. A., Wassner, D. F., y Ravetta, D. A. 2003. Caracterización química de arbustos patagónicos con diferente preferencia por parte de los herbívoros. *Ecología Austral*, 13(2), 215-222.
- Chesson, P. 2000a. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 31(1), 343-366.
- Chesson, P. 2000b. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical population biology*, 58(3), 211-237.
- Chesson, P. 2003. Quantifying and testing coexistence mechanisms arising from recruitment fluctuations. *Theoretical population biology*, 64(3), 345-357.
- Chesson, P. 2018. Updates on mechanisms of maintenance of species diversity. *Journal of ecology*, 106(5), 1773-1794.

- Cipriotti, P. A., Aguiar, M. R., Wiegand, T., y Paruelo, J. M. 2012. Understanding the long-term spatial dynamics of a semiarid grass-shrub steppe through inverse parameterization for simulation models. *Oikos*, 121(6), 848-861.
- Cipriotti, P. A., Aguiar, M. R., Wiegand, T., y Paruelo, J. M. 2014. A complex network of interactions controls coexistence and relative abundances in Patagonian grass-shrub steppes. *Journal of Ecology*, 102(3), 776-788.
- Cipriotti, P. A., Aguiar, M. R., Wiegand, T., y Paruelo, J. M. 2019. Combined effects of grazing management and climate on semi-arid steppes: Hysteresis dynamics prevent recovery of degraded rangelands. *Journal of Applied Ecology*, 56(9), 2155-2165.
- Cipriotti, P. A., y Aguiar, M. R. 2005. Effects of grazing on patch structure in a semi-arid two-phase vegetation mosaic. *Journal of Vegetation Science*, 16(1), 57-66.
- Cipriotti, P. A., y Aguiar, M. R. 2010. Resource partitioning and interactions enable coexistence in a grass-shrub steppe. *Journal of arid environments*, 74(10), 1111-1120.
- Cipriotti, P. A., y 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.
- Coulson, T. 2012. Integral projections models, their construction and use in posing hypotheses in ecology. *Oikos*, 121(9), 1337-1350.
- Cribari-Neto, F., y Zeileis, A. 2010. Beta regression in R. *Journal of statistical software*, 34, 1-24.
- Currier, C. M., y Sala, O. E. 2022. Precipitation versus temperature as phenology controls in drylands. *Ecology*, 103(11), e3793.
- D'Odorico, P., Okin, G. S., y Bestelmeyer, B. T. 2012. A synthetic review of feedbacks and drivers of shrub encroachment in arid grasslands. *Ecohydrology*, 5(5), 520-530.
- Dalgleish, H. J., Koons, D. N., Hooten, M. B., Moffet, C. A., y Adler, P. B. 2011. Climate influences the demography of three dominant sagebrush steppe plants. *Ecology*, 92(1), 75-85.
- De Knegt, H. J., Groen, T. A., Van De Vijver, C. A., Prins, H. H., y Van Langevelde, F. 2008. Herbivores as architects of savannas: inducing and modifying spatial vegetation patterning. *Oikos*, 117(4), 543-554.

- De Long, J. R., Heinen, R., Heinze, J., Morriën, E., Png, G. K., Sapsford, S. J., ... y Fry, E. L. 2023. Plant-soil feedback: incorporating untested influential drivers and reconciling terminology. *Plant and Soil*, 485(1), 7-43.
- DeAngelis, D. L., y Waterhouse, J. C. 1987. Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models. *Ecological monographs*, 57(1), 1-21.
- del-Val, E. y M.J. Crawley. 2005. Are grazing increaser species better tolerators than decreasers?: An experimental assessment of defoliation tolerance in eight British grassland species. *Journal of Ecology* 93, 1005-1016
- Devine, A. P., McDonald, R. A., Quaipe, T., y Maclean, I. M. 2017. Determinants of woody encroachment and cover in African savannas. *Oecologia*, 183, 939-951.
- Doak, D. F., Waddle, E., Langendorf, R. E., Louthan, A. M., Isabelle Chardon, N., Dibner, R. R., ... y DeMarche, M. L. 2021. A critical comparison of integral projection and matrix projection models for demographic analysis. *Ecological Monographs*, 91(2), e01447.
- Dupré, J. 2010. It is not possible to reduce biological explanations to explanations in chemistry and/or physics. *Contemporary debates in philosophy of biology*, 32-47.
- Díaz, S., y Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in ecology y evolution*, 16(11), 646-655.
- Easdale, M. H., y Aguiar, M. R. 2012. Regional forage production assessment in arid and semi-arid rangelands—A step towards social–ecological analysis. *Journal of Arid Environments*, 83, 35-44.
- Easterling, M. R., Ellner, S. P., y Dixon, P. M. 2000. Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology*, 81(3), 694-708.
- Elder, B. D., y Miller, T. E. 2016. Quantifying demographic uncertainty: Bayesian methods for integral projection models. *Ecological Monographs*, 86(1), 125-144.
- Eldridge, D. J., Bowker, M. A., Maestre, F. T., Roger, E., Reynolds, J. F., y Whitford, W. G. 2011. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology letters*, 14(7), 709-722.
- Ellner, S. P., y Rees, M. 2006. Integral projection models for species with complex demography. *The American Naturalist*, 167(3), 410-428.

- Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B., y Norberg, J. 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(9), 488-494.
- Fernández, R. J., Nuñez, A. H., y Soriano, A. 1992. Contrasting demography of two Patagonian shrubs under different conditions of sheep grazing and resource supply. *Oecologia*, 91, 39-46.
- Fernández, R. J., y Paruelo, J. M. 1988. Root systems of two Patagonian shrubs: a quantitative description using a geometrical method. *Rangeland Ecology y Management/Journal of Range Management Archives*, 41(3), 220-223.
- Fernández-Alduncin, R.J. et al. 1991. Woody and herbaceous aboveground production of a Patagonian steppe. *Journal of Range Management*, 44, 434-437.
- Flombaum, P., y Sala, O. E. 2008. Higher effect of plant species diversity on productivity in natural than artificial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(16), 6087-6090.
- Flombaum, P., y Sala, O. E. 2012. Effects of plant species traits on ecosystem processes: experiments in the Patagonian steppe. *Ecology*, 93(2), 227-234.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., ... y Snyder, P. K. 2005. Global consequences of land use. *science*, 3095734, 570-574.
- Fox, G. A., y Gurevitch, J. 2000. Population numbers count: tools for near-term demographic analysis. *The American Naturalist*, 156(3), 242-256.
- Fox, J., Friendly, G. G., Graves, S., Heiberger, R., Monette, G., Nilsson, H., ... y Suggests, M. A. S. S. 2007. The car package. *R Foundation for Statistical computing*, 1109, 1431.
- Fox, J.W. 2006. Using the Price equation to partition the effects of biodiversity loss on ecosystem function. *Ecology*, 87, 2687-2696.
- Fox, J.W. y Harpole, W.S. 2008. Revealing how species loss affects ecosystem function: the trait-based Price equation partition. *Ecology*, 89, 269-279.
- Fox, J.W. y Kerr, B. 2012. Analyzing the effects of species gain and loss on ecosystem function using the extended Price equation partition. *Oikos*, 121, 290-298.

- Gaitan, J. J., Oliva, G. E., Bran, D. E., Maestre, F. T., Aguiar, M. R., Jobbagy, E. G., ... y Massara, V. 2014. Vegetation structure is as important as climate for explaining ecosystem function across Patagonian rangelands. *Journal of Ecology*, 102(6), 1419-1428.
- García Criado, M., Myers-Smith, I. H., Bjorkman, A. D., Lehmann, C. E., y Stevens, N. 2020. Woody plant encroachment intensifies under climate change across tundra and savanna biomes. *Global Ecology and Biogeography*, 29(5), 925-943.
- Gascoigne, S. J., Kajin, M., y Salguero-Gómez, R. 2023. Criteria for buffering in ecological modeling. *Trends in Ecology y Evolution*.
- Gherardi, L. A., y Sala, O. E. 2019. Effect of interannual precipitation variability on dryland productivity: A global synthesis. *Global Change Biology*, 25(1), 269-276.
- Giachetti, V. I., Druille, M., y Aguiar, M. R. 2024. Grasses and shrubs have decoupled legacy effects related to plant nutrition: the interplay of symbiotic fungi and nutrients in soil. *Plant and Soil*, 1-15.
- Golluscio, R. A., Sala, O. E., y Lauenroth, W. K. 1998. Differential use of large summer rainfall events by shrubs and grasses: a manipulative experiment in the Patagonian steppe. *Oecologia*, 115, 17-25.
- Golluscio, R. A., Irueta, R., y Cipriotti, P. A. 2014. The elusive quantification of nitrogen fixation in xeric shrubs: The case of *Adesmia volckmanni*, a Patagonian leguminous shrub. *Journal of arid environments*, 111, 22-26.
- Golluscio, R. A., León, R. J. C., y Perelman, S. B. 1982. Caracterización fitosociológica de la estepa del Oeste de Chubut; su relación con el gradiente ambiental. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 21(1-4), 199-324.
- Golluscio, R., Faigón, A., y Tanke, M. 2006. Spatial distribution of roots and nodules, and  $\delta^{15}\text{N}$  evidence of nitrogen fixation in *Adesmia volckmanni*, a Patagonian leguminous shrub. *Journal of Arid Environments*, 67(2), 328-335.
- Golluscio, R.A. et al. 1982. Caracterización fitosociológica de la estepa del oeste de Chubut, su relación con el gradiente ambiental. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 21: 299-324.
- Gotelli, N. J., y Ellison, A. M. 2006. Forecasting extinction risk with nonstationary matrix models. *Ecological Applications*, 16(1), 51-61.

- Gotelli, N. J., y Kelley, W. G. 1993. A general model of metapopulation dynamics. *Oikos*, 36-44.
- Graff, P., Aguiar, M. R., y Chaneton, E. J. 2007. Shifts in positive and negative plant interactions along a grazing intensity gradient. *Ecology*, 88(1), 188-199.
- Graff, P., y Aguiar, M. R. 2011. Testing the role of biotic stress in the stress gradient hypothesis. *Processes and patterns in arid rangelands. Oikos*, 120(7), 1023-1030.
- Graff, P., y Aguiar, M. R. 2017. Do species' strategies and type of stress predict net positive effects in an arid ecosystem?. *Ecology*, 98(3), 794-806.
- Griffith, A. B. 2017. Perturbation approaches for integral projection models. *Oikos*, 126(12), 1675-1686.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological reviews*, 52(1), 107-145.
- Génin, A., Majumder, S., Sankaran, S., Danet, A., Guttal, V., Schneider, F. D., y Kéfi, S. 2018. Monitoring ecosystem degradation using spatial data and the R package spatialwarnings. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(10), 2067-2075.
- Hastings, A. 2001. Transient dynamics and persistence of ecological systems. *Ecology Letters*, 4(3), 215-220.
- Havstad, K. M., Peters, D. P., Skaggs, R., Brown, J., Bestelmeyer, B., Fredrickson, E., ... y Wright, J. 2007. Ecological services to and from rangelands of the United States. *Ecological Economics*, 64(2), 261-268.
- Higgins, S. I., Banerjee, S., Baudena, M., Bowman, D. M., Conradi, T., Couteron, P., ... y Williamson, G. J. 2024. Reassessing the alternative ecosystem states proposition in the African savanna-forest domain. *New Phytologist*, 243(5), 1660-1669.
- Higgins, S. I., Bond, W. J., y Trollope, W. S. 2000. Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology*, 88(2), 213-229.
- Hochberg, M. E., Menaut, J. C., y Gignoux, J. 1994. The influences of tree biology and fire in the spatial structure of the West African savannah. *Journal of ecology*, 217-226.
- Holdo, R. M., Holt, R. D., y Fryxell, J. M. 2009. Grazers, browsers, and fire influence the extent and spatial pattern of tree cover in the Serengeti. *Ecological Applications*, 19(1), 95-109.

- Holdo, R. M., y Nippert, J. B. 2023. Linking resource-and disturbance-based models to explain tree–grass coexistence in savannas. *New Phytologist*, 237(6), 1966-1979.
- Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems.
- Holling, C. S. 1996. Engineering resilience versus ecological resilience. *Engineering within ecological constraints*, 311996, 32.
- Hooper, D. U., Chapin III, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., ... y Wardle, D. A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, 75(1), 3-35.
- Hou, E., Litvak, M. E., Rudgers, J. A., Jiang, L., Collins, S. L., Pockman, W. T., ... y Luo, Y. 2021. Divergent responses of primary production to increasing precipitation variability in global drylands. *Global change biology*, 27(20), 5225-5237.
- House, J. I., Archer, S., Breshears, D. D., Scholes, R. J., y NCEAS Tree–Grass Interactions Participants. 2003. Conundrums in mixed woody–herbaceous plant systems. *Journal of biogeography*, 30(11), 1763-1777.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography* Princeton.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113(1), 81-101.
- ILRI, I. 2021. UNEP and ILC. 2021. *Rangelands Atlas*. Nairobi Kenya: ILRI For more information on the Atlas please contact: Fiona Flintan, Senior Scientist, ILRI f. flintan@cgiar.org BY CC, 4.
- IPCC 2013: *Climate change 2013: The physical science basis*. In T. F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex, y P. M. Midgley (Eds.), *Contribution of working group I to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, United Kingdom and New York, NY:IPCC.
- Jacquemyn, H., Endels, P., Honnay, O., y Wiegand, T. 2010. Evaluating management interventions in small populations of a perennial herb *Primula vulgaris* using spatio-temporal analyses of point patterns. *Journal of Applied Ecology*, 47(2), 431-440.
- Jeltsch, F., Milton, S. J., Dean, W. R. J., y van Rooyen, N. 1996. Tree spacing and coexistence in semiarid savannas. *Journal of Ecology*, 583-595.

- Jeltsch, F., Milton, S. J., Dean, W. R. J., y Van Rooyen, N. 1997. Analysing shrub encroachment in the southern Kalahari: a grid-based modelling approach. *Journal of Applied Ecology*, 1497-1508.
- Jeltsch, F., Milton, S. J., Dean, W. R. J., Van Rooyen, N., y Moloney, K. A. 1998. Modelling the impact of small-scale heterogeneities on tree—grass coexistence in semi-arid savannas. *Journal of Ecology*, 86(5), 780-793.
- Jeltsch, F., Weber, G. E., y Grimm, V. 2000. Ecological buffering mechanisms in savannas: a unifying theory of long-term tree-grass coexistence. *Plant ecology*, 150, 161-171.
- Jeltsch, F., Turnbull, L., Scarsoglio, S., Alados, C. L., Gallart, F., Mueller, E. N., ... y Grimm, V. 2014. Resilience, self-organization, complexity and pattern formation. *Patterns of Land Degradation in Drylands: Understanding Self-Organised Ecogeomorphic Systems*, 55-84.
- Jobbágy, E. G., y Sala, O. E. 2000. Controls of grass and shrub aboveground production in the Patagonian steppe. *Ecological Applications*, 10(2), 541-549.
- Jongejans, E., Jorritsma-Wienk, L. D., Becker, U., Dostál, P., Mildén, M., y De Kroon, H. 2010. Region versus site variation in the population dynamics of three short-lived perennials. *Journal of Ecology*, 98(2), 279-289.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of vegetation science*, 3(2), 157-164.
- Knapp, A. K., Ciais, P., y Smith, M. D. 2017. Reconciling inconsistencies in precipitation—productivity relationships: implications for climate change. *New Phytologist*, 214(1), 41-47.
- Knoop, W. T., y Walker, B. H. 1985. Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. *The Journal of Ecology*, 235-253.
- Koons, D. N., Arnold, T. W., y Schaub, M. 2017. Understanding the demographic drivers of realized population growth rates. *Ecological Applications*, 27(7), 2102-2115.
- Koons, D. N., Grand, J. B., Zinner, B., y Rockwell, R. F. 2005. Transient population dynamics: relations to life history and initial population state. *Ecological modelling*, 185(2-4), 283-297.
- Koons, D. N., Iles, D. T., Schaub, M., y Caswell, H. 2016. A life-history perspective on the demographic drivers of structured population dynamics in changing environments. *Ecology letters*, 19(9), 1023-1031.

- Kremer, C.T. 2024. `_priceTools`: Tools for analyzing biodiversity-ecosystem function relationships. R package version
- Kulmatiski, A., y Beard, K. H. 2013. Woody plant encroachment facilitated by increased precipitation intensity. *Nature Climate Change*, 3(9), 833-837.
- Kéfi, S., Génin, A., Garcia-Mayor, A., Guirado, E., Cabral, J. S., Berdugo, M., ... y Maestre, F. T. 2024. Self-organization as a mechanism of resilience in dryland ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 121(6), e2305153121.
- Lauenroth, W. K. 1998. Guanacos, spiny shrubs and the evolutionary history of grazing in the Patagonian steppe. *Ecología Austral*, 8(2), 211-215.
- Leibold, M. A., Chase, J. M., y Ernest, S. M. 2017. Community assembly and the functioning of ecosystems: how metacommunity processes alter ecosystems attributes. *Ecology*, 98(4), 909-919.
- Lenth, R., Singmann, H., Love, J., Buerkner, P., y Herve, M. 2021. `emmeans`: Estimated marginal means, aka least-squares means [Computer software]. The Comprehensive R Archive Network. Available online at: <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>.
- Levin, S. C., Childs, D. Z., Compagnoni, A., Evers, S., Knight, T. M., y Salguero-Gómez, R. 2021. `ipmr`: Flexible implementation of Integral Projection Models in R. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(10), 1826-1834.
- Lezama, F., y Paruelo, J. M. 2016. Disentangling grazing effects: trampling, defoliation and urine deposition. *Applied vegetation science*, 19(4), 557-566.
- León, R. J., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J. M., y Soriano, A. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología austral*, 8(2), 125-144.
- Liancourt, P., y Dolezal, J. 2021. Community-scale effects and strain: Facilitation beyond conspicuous patterns. *Journal of Ecology*, 109(1), 19-25.
- Lopez, D. R., Cavallero, L., Brizuela, M. A., y Aguiar, M. R. 2011. Ecosystemic structural–functional approach of the state and transition model. *Applied Vegetation Science*, 14(1), 6-16.
- Loreau, M. 2010. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 3651537, 49-60.

- Ludwig, J. A., y Tongway, D. J. 1995. Spatial organisation of landscapes and its function in semi-arid woodlands, Australia. *Landscape Ecology*, 10, 51-63.
- López, D. R., Brizuela, M. A., Willems, P., Aguiar, M. R., Siffredi, G., y Bran, D. 2013. Linking ecosystem resistance, resilience, and stability in steppes of North Patagonia. *Ecological indicators*, 24, 1-11.
- López, D. R., Cavallero, L., Brizuela, M. A., y Aguiar, M. R. 2011. Ecosystemic structural–functional approach of the state and transition model. *Applied Vegetation Science*, 14(1), 6-16.
- MacMahon, J. A., Phillips, D. L., Robinson, J. V., y Schimpf, D. J. 1978. Levels of biological organization: an organism-centered approach. *BioScience*, 28(11), 700-704.
- Maestre, F. T., Biancari, L., Chen, N., Corrochano-Monsalve, M., Jenerette, G. D., Nelson, C., ... y Shpilkina, Y. 2024. Research needs on the biodiversity–ecosystem functioning relationship in drylands. *npj Biodiversity*, 3(1), 12.
- Maestre, F. T., Callaway, R. M., Valladares, F., y Lortie, C. J. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of ecology*, 97(2), 199-205.
- Maestre, F. T., Le Bagousse-Pinguet, Y., Delgado-Baquerizo, M., Eldridge, D. J., Saiz, H., Berdugo, M., ... y Gross, N. 2022. Grazing and ecosystem service delivery in global drylands. *Science*, 3786622, 915-920.
- Martínez Pastur, G., Peri, P. L., Lencinas, M. V., García-Llorente, M., y Martín-López, B. 2016. Spatial patterns of cultural ecosystem services provision in Southern Patagonia. *Landscape ecology*, 31, 383-399.
- McCann, K. S. 2000. The diversity–stability debate. *Nature*, 4056783, 228-233.
- McNaughton, S. J. 1977. Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *The American Naturalist*, 111(979), 515-525.
- McNaughton, S. J. 1985. Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological monographs*, 55(3), 259-294.
- McPherson, G. R. 1992. Comparison of linear and non-linear overstory-understory models for ponderosa pine: a conceptual framework. *Forest Ecology and Management*, 55(1-4), 31-34.

- Menaut, J. C., Gignoux, J., Prado, C., y 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*, 471-481.
- Merow, C., Dahlgren, J. P., Metcalf, C. J. E., Childs, D. Z., Evans, M. E., Jongejans, E., ... y McMahon, S. M. 2014. Advancing population ecology with integral projection models: a practical guide. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(2), 99-110.
- Meyer, K. M., Wiegand, K., y Ward, D. 2009. Patch dynamics integrate mechanisms for savanna tree-grass coexistence. *Basic and Applied Ecology*, 10(6), 491-499.
- Milchunas, D. G., Sala, O. E., y Lauenroth, W. K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist*, 132(1), 87-106.
- Milchunas, D. G., y Lauenroth, W. K. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments: Ecological Archives M063-001. *Ecological monographs*, 63(4), 327-366.
- Milles, A., Banitz, T., Bielicik, M., Frank, K., Gallagher, C. A., Jeltsch, F., ... y Grimm, V. 2023. Local buffer mechanisms for population persistence. *Trends in Ecology y Evolution*.
- Moloney, K. A. 1986. A generalized algorithm for determining category size. *Oecologia*, 69, 176-180.
- Méndez, I. M. 2018. Estimaciones no destructivas de biomasa (total y forrajera) de pastos en ecosistemas pastoriles semi-áridos (Tesis de Licenciatura, Universidad de Buenos Aires, Facultad de Agronomía). Universidad de Buenos Aires.
- Nasta, L. L., Leva, P. E., Premoli, A. C., y Aguiar, M. R. 2024. Extending Grime's CSR model to predict plant demographic responses across resource availability gradients: evidence from the patagonian steppes. *Oikos*, e10203.
- Nations, U. 2011. Global drylands: a UN system-wide response. Prepared by the Environment Management Group.
- Noss, R. F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation biology*, 4(4), 355-364.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual review of ecology and systematics*, 25-51.

- O'Neill, R. V. 1986. A hierarchical concept of ecosystems (No. 23). Princeton University Press.
- Ochoa-Hueso, R., Collins, S. L., Delgado-Baquerizo, M., Hamonts, K., Pockman, W. T., Sinsabaugh, R. L., ... y Power, S. A. 2018. Drought consistently alters the composition of soil fungal and bacterial communities in grasslands from two continents. *Global change biology*, 24(7), 2818-2827.
- Okin, G. S., Gillette, D. A., y Herrick, J. E. 2006. Multi-scale controls on and consequences of aeolian processes in landscape change in arid and semi-arid environments. *Journal of arid environments*, 65(2), 253-275.
- Okin, G. S., Heras, M. M. D. L., Saco, P. M., Throop, H. L., Vivoni, E. R., Parsons, A. J., ... y Peters, D. P. 2015. Connectivity in dryland landscapes: shifting concepts of spatial interactions. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 13(1), 20-27.
- Okin, G. S., Sala, O. E., Vivoni, E. R., Zhang, J., y Bhattachan, A. 2018. The interactive role of wind and water in functioning of drylands: What does the future hold?. *BioScience*, 68(9), 670-677.
- Oñatibia, G. R., Aguiar, M. R., Cipriotti, P. A., y Troiano, F. 2010. Individual plant and population biomass of dominant shrubs in Patagonian grazed fields. *Ecología austral*, 20(3), 269-279.
- Oñatibia, G. R., Aguiar, M. R., y Semmartin, M. 2015. Are there any trade-offs between forage provision and the ecosystem service of C and N storage in arid rangelands?. *Ecological Engineering*, 77, 26-32.
- Oñatibia, G. R., Boyero, L., y Aguiar, M. R. 2018. Regional productivity mediates the effects of grazing disturbance on plant cover and patch-size distribution in arid and semi-arid communities. *Oikos*, 127(8), 1205-1215.
- Oñatibia, G. R., Reyes, M. F., y Aguiar, M. R. 2017. Fine-scale root community structure and below-ground responses to grazing show independence from above-ground patterns. *Journal of Vegetation Science*, 28(6), 1097-1106.
- Oñatibia, G. R., y Aguiar, M. R. 2016. Continuous moderate grazing management promotes biomass production in Patagonian arid rangelands. *Journal of Arid Environments*, 125, 73-79.
- Oñatibia, G. R., y Aguiar, M. R. 2019. Grasses and grazers in arid rangelands: Impact of sheep management on forage and non-forage grass populations. *Journal of Environmental Management*, 235, 42-50.

- Paine, C. T., Marthews, T. R., Vogt, D. R., Purves, D., Rees, M., Hector, A., y Turnbull, L. A. 2012. How to fit nonlinear plant growth models and calculate growth rates: an update for ecologists. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 245-256.
- Peri, P. L., Nahuelhual, L., y Martínez Pastur, G. 2021. Ecosystem services as a tool for decision-making in Patagonia. In *Ecosystem Services in Patagonia: A Multi-Criteria Approach for an Integrated Assessment* (pp. 1-17). Cham: Springer International Publishing.
- Peters, D. P., Bestelmeyer, B. T., y Turner, M. G. 2007. Cross-scale interactions and changing pattern-process relationships: consequences for system dynamics. *Ecosystems*, 10, 790-796.
- Peters, D. P., Okin, G. S., Herrick, J. E., Savoy, H. M., Anderson, J. P., Scroggs, S. L., y Zhang, J. 2020. Modifying connectivity to promote state change reversal: the importance of geomorphic context and plant-soil feedbacks. *Ecology*, 101(9), e03069.
- Pickett, S. T. A., y White, P. S. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., y Team, R. C. 2007. Linear and nonlinear mixed effects models. *R package version*, 3(57), 1-89.
- Pointing, S. B., y Belnap, J. 2012. Microbial colonization and controls in dryland systems. *Nature Reviews Microbiology*, 10(8), 551-562.
- Price, G.R. 1970. Selection and covariance. *Nature*, 227, 520-521.
- Price, G.R. 1972. Extension of covariance selection mathematics. *Ann. Hum. Genet.*, 35, 485-489.
- Quiroga, R. E., Golluscio, R. A., Blanco, L. J., y Fernández, R. J. 2010. Aridity and grazing as convergent selective forces: an experiment with an Arid Chaco bunchgrass. *Ecological Applications*, 20(7), 1876-1889.
- R Core Team. 2024. R: A language and environment for statistical computing (Versión 4.3.0) [Software]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Rees, M., Childs, D. Z., y Ellner, S. P. 2014. Building integral projection models: a user's guide. *Journal of Animal Ecology*, 83(3), 528-545.
- Rees, M., y Ellner, S. P. 2009. Integral projection models for populations in temporally varying environments. *Ecological Monographs*, 79(4), 575-594.
- Reyes, M. F., y Aguiar, M. R. 2017. Root proliferation strategies and exploration of soil patchiness in arid communities. *Austral Ecology*, 42(7), 810-818.

- Reynolds, J. F., Maestre, F. T., Kemp, P. R., Stafford-Smith, D. M., y Lambin, E. 2007. Natural and human dimensions of land degradation in drylands: causes and consequences. In *Terrestrial ecosystems in a changing world* (pp. 247-257). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Rietkerk, M., Boerlijst, M. C., Van Langevelde, F., HilleRisLambers, R., de Koppel, J. V., Kumar, L., ... y de Roos, A. M. 2002. Self-organization of vegetation in arid ecosystems. *The American Naturalist*, 160(4), 524-530.
- Rietkerk, M., Dekker, S. C., De Ruiter, P. C., y van de Koppel, J. 2004. Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems. *Science*, 3055692, 1926-1929.
- Rosenthal, J.P. y Kotanen, P.M. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* 9, 145 – 148.
- Rotundo, J. L., y Aguiar, M. R. 2004. Vertical seed distribution in the soil constrains regeneration of *Bromus pictus* in a Patagonian steppe. *Journal of Vegetation Science*, 15(4), 515-522.
- Rotundo, J. L., y Aguiar, M. R. 2005. Litter Effects on Plant Regeneration in Arid Lands: A Complex Balance between Seed Retention, Seed Longevity and Soil-Seed Contact. *Journal of Ecology*, 93(4), 829-838
- Rotundo, J. L., & Aguiar, M. R. (2008). Herbivory resistance traits in populations of *Poa ligularis* subjected to historically different sheep grazing pressure in Patagonia. *Plant ecology*, 194(1), 121-133.
- Rotundo, J. L., Aguiar, M. R., y Benech-Arnold, R. 2015. Understanding erratic seedling emergence in perennial grasses using physiological models and field experimentation. *Plant Ecology*, 216, 143-156.
- Sala, O. E., Gherardi, L. A., y Peters, D. P. C. 2015. Enhanced precipitation variability effects on water losses and ecosystem functioning: Differential response of arid and mesic regions. *Climatic Change*, 131, 213–227
- Sala, O. E., Golluscio, R. A., Lauenroth, W. K., y Soriano, A. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia*, 81, 501-505.
- Sala, O. E., Parton, W. J., Joyce, L. A., y Lauenroth, W. K. 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, 69(1), 40-45.

- Sala, O. E., Yahdjian, L., Havstad, K., y Aguiar, M. R. 2017. Rangeland ecosystem services: Nature's supply and humans' demand. *Rangeland systems: Processes, management and challenges*, 467-489.
- Sala, O. E., y Golluscio, R. A. 1991. Woody and herbaceous aboveground production of a Patagonian steppe. *Rangeland Ecology y Management/Journal of Range Management Archives*, 44(5), 434-437.
- Sala, O. E., y Maestre, F. T. 2014. Grass-woodland transitions: determinants and consequences for ecosystem functioning and provisioning of services. *Journal of Ecology*, 102(6), 1357-1362.
- Salguero-Gómez, R., y De Kroon, H. 2010. Matrix projection models meet variation in the real world. *Journal of Ecology*, 98(2), 250-254.
- Sankaran, M., Ratnam, J., y 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.
- Sarmiento, G. 1984. *The ecology of neotropical savannas*. Harvard University Press.
- Scanlan, J. C., y Burrows, W. H. 1990. Woody overstorey impact on herbaceous understorey in *Eucalyptus* spp. communities in central Queensland. *Australian Journal of Ecology*, 15(2), 191-197.
- Schlesinger, W. H., Raikes, J. A., Hartley, A. E., y Cross, A. F. 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems: ecological archives E077-002. *Ecology*, 77(2), 364-374.
- Scholes, R. J., y Archer, S. R. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annual review of Ecology and Systematics*, 28(1), 517-544.
- Scholes, R. J., y Walker, B. H. 1993. *An African savanna: synthesis of the Nylsvley study* (pp. xii+306).
- Schwinning, S., y Sala, O. E. 2004. Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia*, 141, 211-220.
- Senft, R. L., Coughenour, M. B., Bailey, D. W., Rittenhouse, L. R., Sala, O. E., y Swift, D. M. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience*, 37(11), 789-799.

- Silvoso, M. C. 2014. Importancia relativa de la dispersión, la herbivoría, la competencia y la facilitación de pastos vecinos como controles del establecimiento de un arbusto clave de la estepa patagónica, *Mulinum spinosum*. Tesis de licenciatura, Universidad de Buenos Aires, Facultad de Agronomía.
- Simioni, G., Gignoux, J., y Le Roux, X. 2003. Tree layer spatial structure can affect savanna production and water budget: results of a 3-D model. *Ecology*, 84(7), 1879-1894.
- Soriano, A., Sala, O. E., y Perelman, S. B. 1994. Patch structure and dynamics in a Patagonian arid steppe. *Vegetatio*, 111, 127-135.
- Staver, A. C., y 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.
- Stevens, N., Lehmann, C. E., Murphy, B. P., y Durigan, G. 2017. Savanna woody encroachment is widespread across three continents. *Global change biology*, 23(1), 235-244.
- Thompson, J. N., Reichman, O. J., Morin, P. J., Polis, G. A., Power, M. E., Sterner, R. W., ... y Strauss, S. Y. 2001. Frontiers of Ecology: As ecological research enters a new era of collaboration, integration, and technological sophistication, four frontiers seem paramount for understanding how biological and physical processes interact over multiple spatial and temporal scales to shape the earth's biodiversity. *BioScience*, 51(1), 15-24.
- Tilman, D., Isbell, F., y Cowles, J. M. 2014. Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 45(1), 471-493.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., y Siemann, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 2775330, 1300-1302.
- Tilman, D., Wedin, D., y Knops, J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 3796567, 718-720.
- Van Dyke, F. 2008. *Conservation Biology: Foundations, Concepts, Applications*. Springer.
- van de Koppel, J., Gascoigne, J. C., Theraulaz, G., Rietkerk, M., Mooij, W. M., y Herman, P. M. 2008. Experimental evidence for spatial self-organization and its emergent effects in mussel bed ecosystems. *science*, 3225902, 739-742.

- Van Langevelde, F., Van De Vijver, C. A., Kumar, L., Van De Koppel, J., De Ridder, N., Van Andel, J., ... y Rietkerk, M. 2003. Effects of fire and herbivory on the stability of savanna ecosystems. *Ecology*, 84(2), 337-350.
- Van Wijk, M. T., y Rodriguez-Iturbe, I. 2002. Tree-grass competition in space and time: Insights from a simple cellular automata model based on ecohydrological dynamics. *Water Resources Research*, 38(9), 18-1.
- Van der Putten, W. H., Bardgett, R. D., Bever, J. D., Bezemer, T. M., Casper, B. B., Fukami, T., ... y Wardle, D. A. 2013. Plant–soil feedbacks: the past, the present and future challenges. *Journal of Ecology*, 101(2), 265-276.
- Vandermeer, J. 1978. Choosing category size in a stage projection matrix. *Oecologia*, 32, 79-84.
- Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology*, 85(2), 183-206.
- Venter, Z. S., Cramer, M. D., y Hawkins, H. J. 2018. Drivers of woody plant encroachment over Africa. *Nature communications*, 9(1), 2272.
- Walker, B. H., Ludwig, D., Holling, C. S., y Peterman, R. M. 1981. Stability of semi-arid savanna grazing systems. *The Journal of Ecology*, 473-498.
- Walker, B. H., y Noy-Meir, I. 1982. Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems. In *Ecology of tropical savannas* (pp. 556-590). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Walker, B.H., Ludwig, D. Holling C. y R. M. Peterman 1982. Stability of Semi-Arid Savanna Grazing Systems. *Journal of Ecology*, 69(2), 473-498
- Walker, L. R., Thompson, D. B., y Landau, F. H. 2001. Experimental manipulations of fertile islands and nurse plant effects in the Mojave Desert, USA. *Western North American Naturalist*, 25-35.
- Walter H 1971 *Ecology of tropical and subtropical vegetation*. Oliver y Boyd, Edinburgh
- Walter, H., y Burnett, J. H. 1971. *Ecology of tropical and subtropical vegetation* (Vol. 539, pp. xviii+-539). Edinburgh: Oliver and Boyd.
- Ward, D., Wiegand, K., y Getzin, S. 2013. Walter's two-layer hypothesis revisited: back to the roots!. *Oecologia*, 172, 617-630.

- Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Callaway, R. M., y Van der Putten, W. H. 2011. Terrestrial ecosystem responses to species gains and losses. *Science*, 3326035, 1273-1277.
- Watt, A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of ecology*, 35(1/2), 1-22.
- Weber-Grullon, L., Gherardi, L., Rutherford, W. A., Archer, S. R., y Sala, O. E. 2022. Woody-plant encroachment: Precipitation, herbivory, and grass-competition interact to affect shrub recruitment. *Ecological Applications*, 32(3), e2536.
- White, P. S., y Jentsch, A. 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in botany: Genetics physiology systematics ecology*, 399-450.
- Whitley, R. J., MACINNIS-NG, C. M., Hutley, L. B., Beringer, J., Zeppel, M., Williams, M., ... y Eamus, D. 2011. Is productivity of mesic savannas light limited or water limited? Results of a simulation study. *Global Change Biology*, 17(10), 3130-3149.
- Whittaker, R. H. 1970. *Communities and ecosystems*.
- Wiegand T., y Moloney, K. 2004. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104: 209-229.
- Wiegand T., y Moloney, K. 2014. *A handbook of spatial point pattern analysis in ecology*. Chapman and Hall/CRC press, Boca Raton, FL.
- Wiegand, K., Saltz, D., y Ward, D. 2006. A patch-dynamics approach to savanna dynamics and woody plant encroachment—insights from an arid savanna. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 7(4), 229-242.
- Wiegand, T., y A. Moloney, K. 2004. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104(2), 209-229.
- Wiegand, T., y Moloney, K. A. 2013. *Handbook of spatial point-pattern analysis in ecology*. CRC press.
- Wilensky, U. 1999. NetLogo [computer software] (Version. Evanston, IL: Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling, Northwestern University.
- Wilensky, U. 2015. *An Introduction to Agent-Based Modeling: Modeling Natural, Social, and Engineered Complex Systems with Netlogo*. The MIT Press.

Wu, J., y Loucks, O. L. 1995. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *The Quarterly review of biology*, 70(4), 439-466.

Yahdjian, L., Sala, O. E., y Havstad, K. M. 2015. Rangeland ecosystem services: shifting focus from supply to reconciling supply and demand. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 13(1), 44-51.