

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Influencia de *Prosopis flexuosa* sobre el  
establecimiento de gramíneas perennes en dos sitios  
del Monte mendocino

por

Lic. Carmen E. Sartor

**Directora: Dra. Liliana Allegretti**  
**Co-Director: Dr. Eduardo Pucheta**

Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Cuyo



FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES

UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA

Córdoba, Argentina

**2015**

Una firma manuscrita en tinta azul, que parece ser la del director de tesis, Dra. Liliana Allegretti.

Una firma manuscrita en tinta azul, que parece ser la de la autora de la tesis, Lic. Carmen E. Sartor.

Carmen Sartor

Una firma manuscrita en tinta azul, que parece ser la del co-director de tesis, Dr. Eduardo Pucheta.

EDUARDO PUCHETA

# COMISIÓN ASESORA

**Dr. Claudio M. Ghera**

(Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires)

**Dra. Alicia Barchuk**

(Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba).

**Dra. Liliana Allegretti**

(IADIZA-CONICET, CCT - Mendoza)

## DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y Fecha:

Calificación:

### TRIBUNAL

Firma: .....

Aclaración: .....

Firma: .....

Aclaración: .....

Firma: .....

Aclaración: .....

*A mi familia*

## **Agradecimientos**

A Liliana Allegratti, Carlos Passera y Eduardo Pucheta por confiar en mi, apoyarme y ayudarme en este proceso de “hacer un Doctorado”.

A Silvina Greco porque, sin serlo formalmente, también fue directora de esta tesis; ayudándome en los proyectos presentados para financiar la tesis, en los ensayos a campo y en la Facultad y en la lectura y sugerencia de todas las versiones de los capítulos que conforman la tesis.

A Pablo Villagra por las discusiones constructivas durante toda la tesis, desde el diseño de los ensayos hasta los borradores del manuscrito, y por preguntarme todos los días ¿cómo va la tesis?

A Hugo Debandi y Gualberto Zalazar por la buena compañía durante las horas de trabajo, calor y mosquitos que compartimos en las campañas.

A Isidro Mayorga por permitirme trabajar en el puesto La Majada, y por su cordialidad y matecitos dulces cada vez que lo molestábamos en su casa.

A Soledad Nievas, Mariano Sartor, Florencia Yannelli, Ivana DiPaola, Patricia Baldacini y Gisella Rábida por la ayuda en las actividades de laboratorio y en los ensayos a en la Facultad.

A María Inés de Rosas, Leonor Deis y Cecilia Vega Riveros por ayudarme en la confección del manuscrito.

A Vanina Egea, Sebastián Paez, Cinzia Loi y Mercedes Fucili por la ayuda en los muestreos en Telteca.

A los mis compañeros de trabajo en la Cátedra de Fisiología por la buena onda y predisposición durante todas las jornadas laborales.

A Marcelo Alberto, Ruben Bageta y María Teresa Ponce por la ayuda en los análisis estadísticos.

A María José Ots y Margarita Gascón por empujarme a terminar la tesis.

A las autoridades de la Facultad de Ciencia Agrarias por permitirme desarrollar mi tesis en dicha institución.

Esta tesis fue financiada por CONICET y la Secretaría de Ciencia Técnica y Posgrado de la Universidad Nacional de Cuyo.



## INDICE

Índice de tablas _____	1
Índice de figuras _____	2
Resumen _____	5
Summary _____	6
Capítulo 1. Introducción General _____	7
1.1. Marco teórico _____	8
1.2. Planteo del problema _____	11
1.2.1. Hipótesis y objetivos _____	13
1.3. Sitios de estudio _____	15
1.3.1. El Monte _____	16
1.3.2. Ñacuñán _____	18
1.3.3. Telteca _____	19
1.4. Las especies _____	20
1.4.1. El algarrobo _____	20
1.4.2. Las gramíneas perennes _____	20
Capítulo 2. Abundancia y distribución espacial del banco de semillas del suelo de las gramíneas perennes <i>Trichloris crinita</i> y <i>Pappophorum caespitosum</i> _____	23
2.1. Introducción _____	24
2.1.1. Hipótesis _____	27
2.1.2. Objetivos _____	27
2.2. Materiales y métodos _____	28
2.2.1. Diseño experimental _____	28
2.2.2. Análisis estadístico _____	29
2.3. Resultados _____	29
2.4. Discusión _____	33
Capítulo 3. Influencia de <i>Prosopis flexuosa</i> sobre el umbral de precipitación necesario para desencadenar la germinación de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> _____	41
3.1. Introducción _____	42
3.1.1. Hipótesis _____	44

3.1.2. Objetivos _____	45
3.2. Materiales y métodos _____	45
3.2.1. Diseño experimental _____	45
3.2.2. Análisis estadístico _____	48
3.3. Resultados _____	49
3.3.1. Condiciones meteorológicas de los sitios de estudio _____	49
3.3.2. Germinación frente a distintos volúmenes de precipitación _____	52
3.4. Discusión _____	57
Capítulo 4. Influencia de <i>P. flexuosa</i> sobre la emergencia y supervivencia de las plántulas de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> a través de la modificación del contenido hídrico del suelo _____	61
4.1. Introducción _____	62
4.1.1 Hipótesis _____	64
4.1.2 Objetivos _____	64
4.2. Materiales y métodos _____	65
4.2.1. Diseño experimental _____	65
4.2.2. Condiciones ambientales y microambientales _____	66
4.2.3. Emergencia y supervivencia de las plántulas _____	67
4.2.4. Análisis estadístico _____	69
4.3. Resultados _____	70
4.3.1. Condiciones ambientales _____	70
4.3.2. Condiciones microambientales _____	72
4.3.3. Emergencia y supervivencia de las plántulas _____	79
4.4. Discusión _____	85
Capítulo 5. Efectos de los nutrientes y de la luz sobre la emergencia y crecimiento de las gramíneas perennes <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> _____	91
5.1. Introducción _____	92
5.1.1. Hipótesis _____	94
5.1.2. Objetivos _____	94
5.2. Materiales y métodos _____	94
5.2.1. Diseño experimental _____	94
5.2.2. Análisis estadístico _____	97
5.3. Resultados _____	98

5.3.1. Descripción de los suelos _____	98
5.3.3. Características meteorológicas _____	100
5.3.4. Emergencia y crecimiento de las plántulas _____	101
5.4. Discusión _____	112
Capítulo 6. Integración y conclusiones finales _____	117
6.1. Disponibilidad de semillas: densidad y distribución espacial de las semillas de gramíneas perennes en el banco del suelo _____	118
6.2. Disponibilidad de micrositos: el algarrobo como micrositio adecuado para el establecimiento de las gramíneas perennes _____	120
7. Bibliografía. _____	126



# Índice de Tablas

<b>Tabla 1.1.</b> Características geográficas, climáticas y de la vegetación de los sitios de estudio. _____	19
<b>Tabla 2.1.</b> Análisis de la varianza de dos factores de la densidad de semillas totales y de las gramíneas perennes en Telteca. _____	30
<b>Tabla 2.2.</b> Densidad promedio de semillas de los distintos grupos funcionales en Telteca. _____	34
<b>Tabla 3.1.</b> Modelos usados para comparar la proporción de germinación. _____	49
<b>Tabla 3.2.</b> Características meteorológicas de Ñacuñán y Telteca. _____	50
<b>Tabla 3.3.</b> Resultado de los modelos matemáticos que explican la germinación de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> en relación a las precipitaciones acumuladas y el micrositio en Ñacuñán. _____	53
<b>Tabla 3.4.</b> Parámetros de las variables explicativas que describen la germinación de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> en Ñacuñán. _____	53
<b>Tabla 3.5.</b> Resultado de los modelos matemáticos que explican la germinación de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> en relación a las precipitaciones acumuladas y el micrositio en Telteca. _____	55
<b>Tabla 3.6.</b> Parámetros de las variables explicativas que describen la germinación de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> en Telteca. _____	56
<b>Tabla 4.1.</b> Análisis de la Varianza de las variables microambientales en los micrositios Bajo <i>P. flexuosa</i> y área abierta. _____	72
<b>Tabla 4.2.</b> Análisis de la varianza de la emergencia y supervivencia de plántulas de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> . _____	79
<b>Tabla 5.1.</b> Análisis de la varianza de la emergencia, biomasa final y número de macollos de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> . _____	102
<b>Tabla 5.2.</b> Partición de la biomasa en los distintos órganos de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> que crecieron al sol y a la sombra. _____	109
<b>Tabla 5.3.</b> Partición de la biomasa en los distintos órganos de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> que crecieron en la combinación de los distintos tratamientos de luz y tipo de suelo. _____	110
<b>Tabla 5.4.</b> Porcentaje de Nitrógeno acumulado en los diferentes órganos de las plántulas de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> que crecieron en los distintos tratamientos de luz. _____	111
<b>Tabla 5.5.</b> Porcentaje de Nitrógeno acumulado en los órganos de las plántulas de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> que crecieron en las distintas combinaciones de los tratamientos de luz y de suelo. _____	111

# Índice de Figuras

<b>Figura 1.1.</b> Ciclo de vida de una gramínea perenne. _____	8
<b>Figura 1.2.</b> Ubicación geográfica de las Reservas de Ñacuñán y Telteca. _____	16
<b>Figura 1.3.</b> <i>Trichloris crinita</i> . _____	21
<b>Figura 1.4.</b> <i>Pappophorum caespitosum</i> . _____	22
<b>Figura 2.1.</b> Modelo conceptual del movimiento y destino de las semillas. _____	24
<b>Figura 2.2.</b> Densidad de semillas de gramíneas perennes en los diferentes micrositios del bosque de algarrobos en Ñacuñán. _____	26
<b>Figura 2.3.</b> Sacabocados con los que se extrajeron las muestras de suelo en cada micrositio. _____	28
<b>Figura 2.4.</b> Densidad de las semillas totales y de semillas de gramíneas perennes en Telteca. _____	31
<b>Figura 2.5.</b> Densidad promedio de semillas de las especies de gramíneas perennes encontradas en el banco del suelo. _____	32
<b>Figura 2.6.</b> Modelo conceptual de la dinámica de los bancos del suelo de las gramíneas perennes en Ñacuñán y Telteca. _____	36
<b>Figura 3.1.</b> Frecuencia de los eventos de precipitación de distinta intensidad registrados en la Reserva de Biosfera de Ñacuñán. _____	43
<b>Figura 3.2.</b> Bolsas de voile en las que se colocaron las semillas. _____	46
<b>Figura 3.3.</b> Relación entre las lluvias acumuladas y el evento de precipitación de mayor volumen en Ñacuñán y en Telteca durante las temporadas de estudio. _____	48
<b>Figura 3.4.</b> Temperaturas medias diarias del suelo a una profundidad de 2 cm, debajo de <i>P. flexuosa</i> y en las áreas abiertas en Ñacuñán y en Telteca durante la estación de crecimiento 2007-2008. _____	51
<b>Figura 3.5.</b> Temperaturas máximas diarias del suelo a una profundidad de 2 cm, debajo de <i>P. flexuosa</i> y en las áreas abiertas en Ñacuñán y en Telteca durante la estación de crecimiento 2007-2008. _____	52
<b>Figura 3.6.</b> Germinación de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> en función de la precipitación acumulada en Ñacuñán. _____	54
<b>Figura 3.7.</b> Germinación de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> en función de la precipitación acumulada en Telteca. _____	57
<b>Figura 4.1.</b> Estructuras donde se establecieron los diferentes micrositios. _____	65
<b>Figura 4.2.</b> Imágenes del ensayo de establecimiento. _____	68
<b>Figura 4.3.</b> Precipitaciones diarias y temperaturas media diarias desde diciembre de 2007 hasta mayo de 2008 en Ñacuñán y en Telteca. _____	71

<b>Figura 4.4.</b> Radiación fotosintéticamente activa al mediodía en los microsítios área abierta, bajo <i>P. flexuosa</i> y sombra artificial. _____	73
<b>Figura 4.5.</b> Temperaturas al mediodía de los microsítios bajo <i>P. flexuosa</i> , área abierta y sombra artificial, en las estaciones de crecimiento 2006-2007 y 2007-2008. _____	7
<b>Figura 4.6.</b> Precipitaciones diarias y contenido hídrico del suelo en los microsítios bajo <i>P. flexuosa</i> y área abierta en la estación de crecimiento 2006-2007. _____	77
<b>Figura 4.7.</b> Precipitaciones diarias y contenido hídrico del suelo en los microsítios bajo <i>P. flexuosa</i> y área abierta en la estación de crecimiento 2007-2008. _____	78
<b>Figura 4.8.</b> Proporción de plántulas emergidas de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> en Ñacuñán y en Telteca en las dos estaciones de crecimiento. _____	80
<b>Figura 4.9.</b> Curvas de supervivencia de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> en Ñacuñán y en Telteca en la estación de crecimiento 2006-2007. _____	81
<b>Figura 4.10.</b> Curvas de supervivencia de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> en Ñacuñán y en Telteca en la estación de crecimiento 2007-2008. _____	82
<b>Figura 4.11.</b> Índice de Interacción Relativa entre el algarrobo y la emergencia y supervivencia de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> en Ñacuñán y en Telteca. _____	83
<b>Figura 4.12.</b> Índice de Interacción Relativa en el microsítio bajo algarrobo en la sombra artificial y la emergencia y supervivencia en Ñacuñán y en Telteca. _____	84
<b>Figura 5.1.</b> Estructura en la cual se llevó a cabo el ensayo de nutrientes y luz. _____	95
<b>Figura 5.2.</b> Análisis químico de los suelos usados en los ensayos. _____	99
<b>Figura 5.3.</b> Temperatura media diaria atmosférica y del suelo de los tratamientos sol y sombra y precipitaciones registradas durante el ensayo. _____	100
<b>Figura 5.4.</b> Proporción de emergencia de plántulas de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> en los tratamientos de luz sombra y sol. _____	103
<b>Figura 5.5.</b> Proporción de emergencia de plántulas de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> en distintos tratamientos de luz-suelo. _____	104
<b>Figura 5.6.</b> Biomasa final de las plántulas <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> que crecieron en los tratamientos sombra y sol. _____	105
<b>Figura 5.7.</b> Biomasa final de las plántulas de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> que crecieron en los distintos tratamientos de luz-suelo. _____	106
<b>Figura 5.8.</b> Número de macollos de las plántulas de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> en los tratamientos de luz sombra y sol. _____	107
<b>Figura 5.9.</b> Número de macollos de las plántulas de <i>T. crinita</i> y <i>P. caespitosum</i> en distintos tratamientos de luz-suelo. _____	108

- Figura 6.1.** Ciclo de vida de *T. crinita* en Ñacuñán y en Telteca donde se señala el efecto del algarrobo sobre cada una de las etapas estudiadas.\_\_\_\_ 121
- Figura 6.2.** Ciclo de vida de *P. caespitosum* en Ñacuñán y en Telteca donde se señala el efecto del algarrobo sobre cada una de las etapas estudiadas.\_\_\_\_ 122
- Figura 6.3.** Relación entre las precipitaciones anuales y los eventos de precipitación mayores a 10 mm. \_\_\_\_\_ 124

## Resumen

El establecimiento exitoso de una planta del estrato herbáceo depende de la disponibilidad de semillas y de sitios adecuados para que esta especie pueda completar su ciclo de vida.

En las zonas áridas la sombra de los árboles modifica las condiciones micro ambientales bajo su copa; este hecho favorece el establecimiento de las plantas del estrato herbáceo debido a que disminuye la pérdida de agua del suelo y/o favorece el estado hídrico y nutricional de las herbáceas. Pero establecerse bajo la sombra de los árboles acarrea el coste de crecer en condiciones de menor radiación fotosintéticamente activa lo cual puede perjudicar su crecimiento. El balance entre las interacciones positivas y negativas de los árboles hacia las herbáceas determina la distribución espacial de estas últimas.

En dos sitios del Monte mendocino con precipitaciones medias anuales diferentes, la distribución espacial de las gramíneas perennes *Trichloris crinita* y *Pappophorum caespitosum* no es igual, debido a su diferente relación con *Prosopis flexuosa* (algarrobo). En Telteca (sitio árido) estas gramíneas se ubican debajo del algarrobo, en cambio en Ñacuñán (sitio semiárido) se ubican afuera de su sombra.

Los objetivos de esta tesis son analizar la abundancia y distribución espacial del banco de semillas del suelo de estas dos especies de gramíneas perennes en Telteca y Ñacuñán y conocer la influencia del algarrobo sobre las primeras etapas del establecimiento de *T. crinita* y *P. caespitosum* en los sitios mencionados.

La densidad y distribución espacial de las semillas en el banco del suelo indican que la disponibilidad de semillas no limitaría el establecimiento de las gramíneas perennes en ninguno de los dos sitios de estudio.

Los algarrobos favorecieron la emergencia y supervivencia de las plántulas de *T. crinita* en Telteca y en Ñacuñán únicamente en los años secos. Por el contrario la sombra del algarrobo no influyó en la emergencia y supervivencia de *P. caespitosum* en ambos sitios de estudio. A su vez, en condiciones de buena disponibilidad hídrica, la sombra del algarrobo perjudicó el crecimiento de estas plántulas.

## Summary

The establishment of herbaceous plants depends on seeds availability and safe sites to complete its life cycle.

On arid zones, trees shadow modify micro environmental conditions under their canopies; and this fact favors herbaceous plants establishment because it reduces soil water loss and/or favors their nutritional state. But established under tree canopies comes along with the cost of growing on lower photosynthetic active radiation which might be detrimental for growth. The balance between positive and negative interaction from trees to herbaceous plants will determine the spatial distribution of the latter.

At two sites of mendocinian Monte, with different mean anual rainfall, the spatial distribution of perennial grasses *Trichloris crinita* and *Pappophorum caespitosum* differs because of their different relation with *Prosopis flexuosa* (Algarrobo). In Telteca (arid site) these grasses are located under the crab tree, however in Ñacuñan (semiarid site), they are located outside of it.

The aims of this thesis are to analyze the soil seed bank abundance and spatial distribution of these two perennial grasses species in Telteca and Ñacuñan, and to know the *P. flexuosa* influence over the *T. crinita* and *P. caespitosum* first establishments steps at the mentioned sites.

The seeds density and spatial distribution on the soil bank indicate that the seed availability would not limit the perennial grasses establishment at any of the two studied sites.

*P. flexuosa* would favor *T. crinita* seedlings emergency and survival in Telteca and in Ñacuñan, but only on dry years. By contrast, *P. flexuosa* had no influence on *P. caespitosum* emergency and survival on both studied sites. At the same time, under good water availability, *P. flexuosa* shadow decreases seedlings growth.

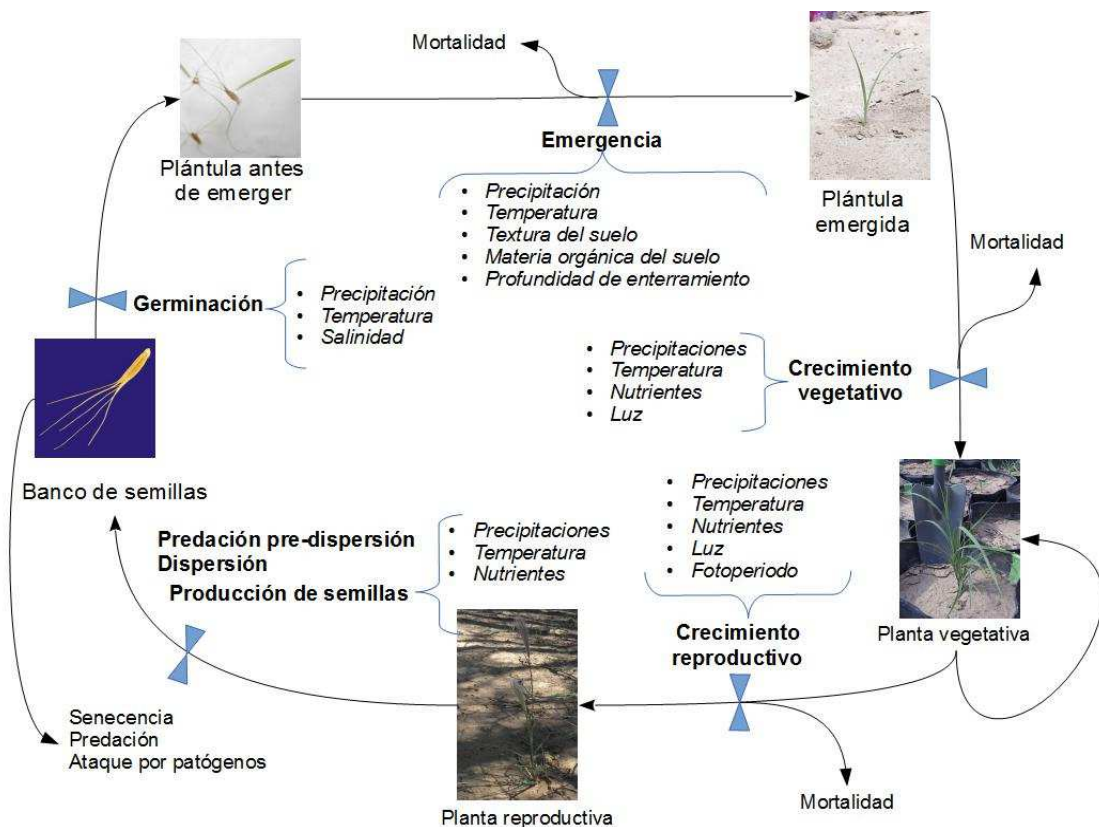
# Capítulo 1

## Introducción General



## 1.1. Marco teórico

El establecimiento de una especie en una comunidad vegetal depende tanto de la disponibilidad de semillas como de micrositios aptos para el establecimiento de las plantas (Eriksson y Ehrlén 1992; Aguiar y Sala 1997; García-Fayos y Gasque 2006; Dybzinski y Tilman 2012). La disponibilidad de semillas depende de su producción por parte de las plantas adultas, de la dispersión y de las pérdidas de semillas del banco del suelo a causa de la granivoría, ataque por patógenos, enterramiento profundo, germinación y senescencia (Figura 1.1). Los micrositios aptos para el establecimiento son aquellos lugares del ambiente que brindan los recursos y reguladores necesarios para que las plantas puedan completar su ciclo de vida, esto es: geminar, emerger, crecer vegetativamente y producir semillas (Figura 1.1).



**Figura 1.1.** Ciclo de vida de una gramínea perenne y algunos de los filtros ambientales abióticos que regulan el proceso que determina el paso al siguiente estado ontogénico de la planta.



En las zonas áridas la disponibilidad de agua es el principal factor que limita todas las etapas del establecimiento de las plantas (Noy-Mer 1973), por esto, aquellos micrositios que aseguren una mayor disponibilidad de agua, serán potenciales sitios aptos para el establecimiento de la vegetación (Armas y Pugnaire 2005; Padilla y Pugnaire 2006).

En este sentido, los árboles juegan un rol importante en la generación de micrositios aptos para el establecimiento de las plantas. Por un lado, la sombra proyectada por el dosel, permite conservar el agua en el suelo por mayor tiempo debido a que, al reducir los extremos térmicos, disminuye la evaporación de agua del suelo (Pugnaire et al. 2004; Bisigato et al. 2009). Además, la disponibilidad de agua en los estratos superficiales del suelo puede incrementarse en el caso que los árboles realicen redistribución hidráulica, subiendo agua a la superficie desde fuentes profundas (Horton y Hart 1998; León y Squeo 2004; Prieto et al. 2011). Este mayor contenido hídrico del suelo favorece la actividad microbiana (Austin et al. 2004) que, junto a una mayor acumulación de mantillo bajo los árboles, genera un aumento de la disponibilidad de nutrientes del suelo (Xiong y Nilsson 1999; Cortina y Maestre 2005), efecto conocido como “islas de fertilidad”. La sombra de los árboles también puede proteger a las plántulas y plantas del estrato herbáceo de las temperaturas extremas, reduciendo el estrés térmico y las pérdidas de agua por transpiración (Pugnaire et al. 2011). Debido a todo lo anterior, los árboles generan micrositios con características ambientales diferentes a las áreas abiertas circundantes, los cuales pueden favorecer el establecimiento de las plantas.

Sin embargo, los árboles también pueden perjudicar el establecimiento de las plántulas debido a que el dosel modifica la calidad y la cantidad de radiación que llega al suelo, pudiendo retrasar la germinación o prolongar la dormición de las semillas, (Pons 2000) y/o reducir la tasa fotosintética de las plantas que viven bajo el dosel, lo que se traduce en una disminución del crecimiento de las mismas y una consecuente disminución en la producción de semillas (Fulbright et al. 1997; Holmgren et al. 1997). Por otro lado, los árboles interceptan parte del agua de las lluvias en su follaje, llegando al suelo menos agua que a las áreas abiertas (Holmgren y Scheffer 2010; Holmgren et al. 2012). Si este efecto es mayor que el efecto positivo de la disminución de la evaporación de agua del suelo, puede generar competencia entre las plantas cuyas raíces exploran los estratos superiores del suelo.

El balance entre las interacciones positivas (facilitación) y las negativas (competencia) es lo que determina que los micrositos generados por los árboles sean aptos o no para el establecimiento de las plantas del estrato herbáceo (Bertness y Callaway 1994; Callaway y Walker 1997; Lortie et al. 2004; Brooker et al. 2008). Sin embargo este balance es dinámico y puede cambiar según las especies intervinientes en la interacción (Gómez-Aparicio 2009; Bonanomi et al. 2011), el estado ontogénico de la planta beneficiada (Tielbörger y Kadmon 2000b), el paisaje (Schade et al. 2003) y la intensidad de las precipitaciones.

Con respecto a este último factor, tal vez el más estudiado, se han registrado cambios en el balance entre las interacciones positivas y negativas entre los árboles y las plantas del estrato herbáceo tanto a lo largo de un gradiente de estrés ambiental como, en un sitio determinado, en respuesta a cambios en el volumen de las precipitaciones recibidas durante la temporada de crecimiento. A lo largo de un gradiente de aridez, las interacciones positivas serán más importantes que las interacciones negativas en la porción más árida del gradiente y, por el contrario, las interacciones negativas serán más importantes que las positivas en la porción más húmeda del gradiente (Lortie y Callaway 2006; Maestre et al. 2009; Holmgren y Scheffer 2010; Malkinson y Tielbörger 2010; Metz et al. 2010). A su vez, considerando un mismo sitio, las interacciones positivas serán importantes en los años secos, en cambio, las interacciones negativas serán más importantes que las positivas los años húmedos (Kitzberger et al. 2000; Tielbörger y Kadmon 2000b; Chu et al. 2008).

A esto se suma que en las zonas áridas, aún dentro de la misma estación de lluvias, la disponibilidad de agua para las plantas no es constante debido a que las precipitaciones se producen como eventos discontinuos e impredecibles separados por períodos interpulsos de sequía, en los que el recurso no está disponible. Durante el lapso en el cual la disponibilidad de agua es tan baja que no puede ser absorbida por las plantas, éstas deben realizar los ajustes necesarios para sobrevivir hasta la llegada del próximo evento de precipitación, y si el periodo de sequía se prolonga la planta muere (Chesson et al. 2004; Schwinning y Sala 2004). Durante los períodos de interpulso, la influencia de los árboles en la reducción de la evaporación de agua del suelo (interacciones positivas) es más importante, prolongando la disponibilidad de recursos (Sher et al. 2004; Jankju-Borzelabad y Griffiths 2006). Durante los pulsos de crecimiento, el recurso hídrico estaría disponible,

por lo que otros tipos de controles, por ejemplo, la disponibilidad de nutrientes (efecto positivo) o de luz (efecto negativo) cobrarían importancia (Goldberg y Novoplansky 1997).

Otro aspecto a considerar es que, los árboles también pueden afectar la distribución espacial de las plantas al influir sobre la distribución espacial de las semillas en el suelo, ya que se ha encontrado una mayor densidad de semillas bajo los árboles que en las áreas abiertas circundantes (Kemp 1989; Aguiar y Sala). Esta heterogeneidad espacial en el banco de semillas del suelo puede deberse a que las semillas quedan atrapadas por el mantillo acumulado bajo los árboles (Ludwig y Tongway 1995) o como consecuencia de una mayor predación de las semillas en las áreas abiertas que bajo los árboles (Aguiar y Sala 1997; Marone et al. 2004; Bertiller y Bisigato 2005).

## **1.2. Planteo del problema**

En el desierto del Monte central, la alta mortalidad de las plántulas de gramíneas perennes ya emergidas, principalmente a causa de la desecación, es la etapa crítica que limita su establecimiento (Marone et al. 2000a; Marone et al. 2008). Esto sugiere que aquellos micrositios que permiten a las plántulas mantener un buen estado hídrico durante los periodos de sequía, serán aquellos que aseguren el establecimiento de las gramíneas perennes.

En este aspecto, los parches generados por la especie arbórea *Prosopis flexuosa* (algarrobo dulce) son potenciales micrositios adecuados para el establecimiento de las gramíneas perennes debido a que presentan suelos con mayores contenidos de agua, materia orgánica y de nitrógeno que las áreas abiertas circundantes (Rossi y Villagra 2003; Bisigato et al. 2009). Sin embargo, la distribución espacial de las gramíneas perennes varía con respecto a los algarrobos en dos sitios del Monte mendocino con diferente volumen de precipitación anual. En la Reserva Natural Bosques Telteca (al Noreste de Mendoza) las plantas adultas de las gramíneas perennes *Trichloris crinita* y *Pappophorum caespitosum* se encuentran asociadas al dosel del algarrobo (Cesca et al. 2012), sugiriendo un efecto positivo o facilitador por parte de los árboles. Por el contrario, en la Reserva de Biosfera de Ñacuñán (al Este de Mendoza), las mismas especies de gramíneas perennes se encuentra en

mayor abundancia y cobertura fuera de la influencia de los algarrobos (Rossi y Villagra 2003), sugiriendo un efecto negativo por parte de estos.

Estas diferencias en la distribución espacial de las plantas adultas de *T. crinita* y *P. caespitosum* con respecto a *P. flexuosa* podría deberse a las diferencia en el grado de aridez que presentan ambos sitios. Telteca, con una precipitación media anual de 150 mm (Peralta y Martinez Carretero 1995) es más árido que Ñacuñán, donde la precipitación media anual es de 345 mm (período comprendido entre los años 1988-2008). Debido a esto es interesante conocer cómo es la influencia del algarrobo sobre el establecimiento de las gramíneas perennes en dos sitios con diferentes volúmenes de precipitación anual.

Otro factor importante a considerar es la disponibilidad y distribución espacial de las semillas en ambos sitios. En este aspecto los estudios llevados a cabo sobre la dinámica del banco de semillas del suelo en Ñacuñán indicaron que las semillas de gramíneas perennes son más abundantes en las áreas abiertas que bajo los árboles (Marone et al. 2004), en concordancia con la distribución espacial de las plantas adultas. A su vez, en Ñacuñán, los mayores eventos de emergencia de las plántulas de gramíneas perennes se produce a mediados del verano e inicios del otoño como consecuencia de la germinación de las semillas producidas a inicios de la estación de lluvias y no de las semillas que permanecen en el banco del suelo durante la estación seca (Marone et al. 2000a). Esto sugiere que la disponibilidad de semillas necesarias para el establecimiento dependería principalmente de la producción de semillas, siendo menos importante la dispersión.

En Telteca no se han realizado trabajos previos sobre los patrones temporales de emergencia de las plántulas de gramíneas perennes ni tampoco del banco de semillas del suelo, sin embargo por las escasas precipitaciones que recibe este sitio se puede inferir que la producción de semillas sería menor que en Ñacuñán, pudiendo ser esta razón por la cual se limita el establecimiento de estas especies. En un contexto de baja producción de semillas, la distribución y dinámica del banco de semillas del suelo cobraría importancia para que el establecimiento de las gramíneas sea exitoso.

### 1.2.1. Hipótesis y objetivos

Por lo anterior, se postula que para el establecimiento exitoso de las gramíneas perennes *T. crinita* y *P. caespitosum* la distribución espacial de las semillas debe coincidir con los micrositios que permitan la posterior supervivencia de las plántulas emergidas. Los algarrobos, al modificar las condiciones microambientales (principalmente la radiación que llega al suelo y su contenido hídrico), podrían actuar como micrositios que faciliten la supervivencia de las plántulas. Sin embargo, las diferencias en la distribución espacial de las plantas adultas en Telteca y en Ñacuñán indicarían que el efecto facilitador del algarrobo sería más importante en el sitio árido (Telteca) que en el sitio semiárido (Ñacuñán).

En base esto, las hipótesis de trabajo y sus correspondientes objetivos son:

- Hipótesis 1. La distribución espacial de las semillas de gramíneas perennes presentes en el banco de semillas del suelo está determinada por la distribución espacial de las plantas adultas, debido a que la dispersión de las semillas de gramíneas perennes se produce a corta distancia.
  - Predicción 1. La mayor densidad de semillas de gramíneas perennes en el banco del suelo se encuentra en aquellos micrositios donde se encuentran las plantas adultas, esto es, en Telteca la mayor densidad de semillas en el banco del suelo se encontrará debajo de los algarrobos, en cambio, en Ñacuñán la mayor densidad estará en las áreas abiertas.
- ◆ Objetivo 1. Determinar la abundancia y distribución espacial de las semillas de gramíneas perennes en el banco del suelo de Telteca y compararlo con la abundancia y distribución espacial en Ñacuñán (Capítulo 2).
- Hipótesis 2. *Prosopis flexuosa* favorece la germinación de las gramíneas perennes, frente a eventos de precipitación de distinto volumen, al reducir la tasa de

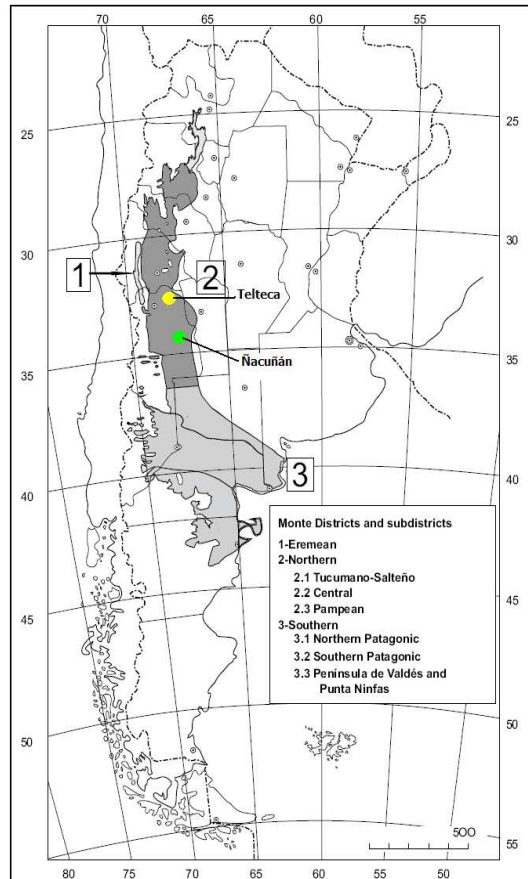
evaporación de agua del suelo. Este efecto positivo será más importante en el sitio árido (Telteca) que en el sitio semiárido (Ñacuñán).

- Predicción 2. La germinación de *T. crinita* y *P. caespitosum* será mayor en los micrositios bajo algarrobo que en el área abierta frente a distintos volúmenes de precipitación. La diferencia en la proporción de germinación entre los micrositios bajo algarrobo y áreas abiertas será mayor en Telteca que en Ñacuñán.
- ◆ Objetivo 2. Determinar el efecto de *P. flexuosa* sobre la germinación de las gramíneas perennes *T. crinita* y *P. caespitosum* frente a distintos volúmenes de precipitación y comparar su efecto en los dos sitios de estudio (Capítulo 3).
- Hipótesis 3. La sombra de *P. flexuosa* permite mantener la humedad del suelo superficial, beneficiando, de esta manera, la emergencia y supervivencia de las plántulas de las gramíneas perennes *T. crinita* y *P. caespitosum*. Este efecto positivo del algarrobo es mayor en el sitio donde las precipitaciones anuales son menores (sitio árido).
  - Predicción 3. El contenido hídrico en el suelo será mayor bajo *P. flexuosa* en comparación con las áreas abiertas y las diferencias serán mayores en Telteca que en Ñacuñán. Del mismo modo, la emergencia y supervivencia de las plántulas será mayor bajo los algarrobos que en las áreas abiertas y las diferencias entre micrositios serán mayores en Telteca que en Ñacuñán.
- ◆ Objetivo 3. Analizar el efecto de *P. flexuosa* sobre el contenido hídrico del suelo y su efecto sobre la emergencia y supervivencia de las plántulas de *T. crinita* y *P. caespitosum*. Comparar este efecto de *P. flexuosa* en un sitio árido (Telteca) y uno semiárido (Ñacuñán; Capítulo 4).

- Hipótesis 4. Cuando hay buena disponibilidad de agua para las plantas, la radiación limita el crecimiento de las gramíneas perennes en los espacios sombreados por los algarrobos, a pesar de ser un micrositio con mayor disponibilidad de nutrientes en el suelo.
  - Predicción 4. Cuando el agua está disponible para las plantas, el crecimiento de las plántulas de *T. crinita* y *P. caespitosum* será mayor en las áreas abiertas que bajo la sombra de *P. flexuosa*.
- ◆ Objetivo 4. Determinar el efecto de la cantidad de luz fotosintéticamente activa y de los nutrientes en las primeras etapas del establecimiento de las gramíneas perennes *T. crinita* y *P. caespitosum* en condiciones de buena disponibilidad hídrica (Capítulo 5).

### **1.3. Sitios de estudio**

El trabajo se llevó a cabo en la Reserva de Biosfera de Ñacuñán y en el área de pastoreo del puesto caprino La Majada ubicado en la zona de amortiguamiento de la Reserva Natural Bosques Telteca. Ambos sitios se encuentran dentro la porción central de la Provincia Biogeográfica del Monte (Figura 1.2).



**Figura 1.2.** Ubicación geográfica de las Reservas de Ñacuñán y Telteca, en la provincia de Mendoza, dentro del subdistrito del Monte central (tomado de Roig et al. 2009).

### 1.3.1. La región del Monte

La Provincia Biogeográfica del Monte tiene una superficie de 460.000 km<sup>2</sup> y se extiende latitudinalmente desde los 24° 35'S en la Quebrada del Toro (Provincia de Salta) hasta los 44°20'S en la provincia de Chubut y longitudinalmente desde los 69°50'W al pie de la cordillera de los Andes hasta los 62°54'W en la costa Atlántica (Rundel et al. 2007).

Se caracteriza por un clima árido y semiárido, con una precipitación anual que varía desde los 100 a los 350 mm (Labraga y Villalba 2009). La relación entre precipitación y evapotranspiración potencial varía entre 0,05 y 0,5 indicando un significativo déficit hídrico para toda la región. Las precipitaciones son marcadamente estivales en la región norte del Monte, pero se distribuyen más uniformemente a lo largo del año en la región sur.



En ambas regiones, la mayor característica es la alta variabilidad interanual de las precipitaciones (Rundel et al. 2007).

La temperatura media anual en el Monte está influenciada por una marcada variación altitudinal en la cercanía a la cordillera de los Andes, y en menor medida como consecuencia de la amplitud latitudinal que presenta la región. La variación norte - sur en la temperatura media puede ejemplificarse con la diferencia de 3,6°C entre Chilecito (17,1°C) y Trelew (13,5°C) a una distancia de 1.545 km entre ellas, en cambio la variación oeste-este en la porción mendocina del Monte es ilustrada por la diferencia de 5°C entre La Paz (16,6 °C; 506 m snm) y Uspallata (11,6 °C; 1,891 m snm) a una distancia de 180 km (Labraga y Villalba 2009).

La productividad primaria está limitada por la disponibilidad de agua, pudiendo la temperatura y la textura del suelo influir sobre ésta (Rossi 2004; Abraham et al. 2009). En años con precipitaciones mayores a los 400 mm, la disponibilidad de nutrientes del suelo podría limitar la productividad (Guevara et al. 2000).

La vegetación del Monte está formada por un mosaico de vegetación de tres tipos: una estepa arbustiva dominada por especies de la familia Zygophyllaceae, principalmente del género *Larrea* y, donde la napa freática es poco profunda (entre los 8 y 15 m de profundidad), un bosque abierto dominado en la mayoría de los casos por especies del género *Prosopis*, y zonas con vegetación asociada a tipos de suelo particulares (Rossi 2004; Abraham et al. 2009; Roig et al. 2009).

La estepa arbustiva es la comunidad más representativa del Monte. *Larrea cuneifolia* y *Larrea divaricata* comparten dominancia a lo largo de la región y son acompañadas por otros arbustos como *Montea aphylla*, *Bougainvillea spinosa*, *Zuccagnia punctata*, *Prosopidastrum globosum*, *Bulnesia retama* y *Cercidium praecox*, y por un estrato herbáceo dominado por *Pappophorum caespitosum*, *Trichloris crinita* y *Setaria mendocina* (Rundel et al. 2007)

El bosque abierto de *Prosopis* spp. presenta un estrato arbóreo muy abierto dominado por las especies *P. flexuosa* y *P. chilensis*, acompañados por *Geoffroea decorticans*, uno o dos estratos arbustivos y el estrato herbáceo. En Mendoza, el estrato arbóreo está compuesto únicamente por *P. flexuosa*, el estrato arbustivo por las especies *Larrea*

*divaricata*, *Capparis atamisquea*, *Condalia microphylla*, *Lycium tenuispinosum* y *Suaeda divaricata* y el estrato herbáceo está dominado por *P. caespitosum* y *T. crinita* (Rundel et al. 2007).

### 1.3.2. Ñacuñán

La Reserva de Biosfera de Ñacuñán (34° 03'S, 67° 58'W) está ubicada en el centro de la llanura oriental mendocina (Travesía de Tunuyán), 180 km al noreste de la ciudad de Mendoza (Tabla 1.1).

La precipitación media anual es de 345 mm (período comprendido entre los años 1988-2008), presentando una marcada variabilidad interanual. Durante el periodo analizado, el año 2003 fue el más seco con 90,8 mm y el 2001 fue el más húmedo con 585,4 mm. La distribución estacional de las precipitaciones determina un régimen netamente estival, concentrándose el 50% de la precipitaciones entre noviembre y marzo (Estrella et al. 2001). La temperatura media anual es de 15,6 °C la máxima media anual es de 23,8 °C y la mínima media anual 7,6 °C (Rossi y Villagra 2003).

El bosque de algarrobos de la Reserva de Ñacuñán fue sometido a la tala rasa a principios del siglo pasado, por lo que los árboles actuales provienen de rebrote. A partir de 1940 la utilización de estos bosques se destina a la ganadería vacuna. La densidad media de los algarrobos es de 106 árboles ha<sup>-1</sup> de los cuales 40 son adultos (más de 7,5 cm de diámetro basal). Los individuos adultos poseen generalmente varios fustes y su altura varía entre los 3 y 7 m (3,7 m de altura media) mientras que el diámetro de copa varía entre 3 y 15,5 m (7 m de diámetro promedio de copa, Villagra y Villalba 2001). Los algarrobos se encuentran acompañados por una densa matriz de arbustos altos (> 1 m de altura), principalmente de *Larrea divarica*, *Atriplex lampa*, *Capparis atamisquea*, y *Condalia microphylla*, y de arbustos bajos (< 1 m de altura) con especies de los géneros *Lycium*, *Junellia* y *Acantholippia*. La cobertura de gramíneas perennes varía entre el 25 y 50 % (Tabla 1.1), y está compuesta principalmente por *Pappophorum* spp., *Digitaria californica*, *Trichloris crinita*, *Aristida mendocina*, *Sporobolus cryptandrus* y *Setaria leucopila* (Marone et al. 2000a; Pol et al. 2010).

**Tabla 1.1.** Características geográficas, climáticas y de la vegetación de los sitios de estudio.

	Ñacuñán <sup>1</sup>		Telteca <sup>2</sup>	
Coordenadas geográficas	34° 03'S; 67° 58'W		32° 17'S; 67° 54'W	
Altitud	540 msnm		500 – 550 msnm	
Precipitación media anual	345 mm		156 mm	
Temperatura media anual	15,6 °C		18,5 °C	
Temperatura máxima media anual	23,8 °C		25,9 °C	
Temperatura mínima media anual	7,6 °C		11,2 °C	
Densidad de algarrobos	106 árboles ha <sup>-1</sup>		233,3 árboles ha <sup>-1</sup>	
	Bajo Algarrobo	Área abierta	Bajo Algarrobo	Área abierta
Cobertura vegetal	78% ± 2	69 % ± 13	55% ± 10,7	35% ± 6
Cobertura de gramíneas perennes	11,2% ± 3,6	22% ± 3,3	26% ± 7,3	8,8 % ± 3,4
<i>Trichloris crinita</i>	0,9%	3,7%	7,2 % ± 4,3	0,8 % ± 0,9
<i>Pappophorum caespitosum</i>	1,2 %	4,2%	4,2 % ± 3,1	0,8 % ± 0,8

<sup>1</sup> En Telteca los porcentajes de cobertura vegetal fueron medidos a lo largo de dos transectas de point quadrat de 50 puntos cada una (n=5)(Cesca et al. 2012).

<sup>2</sup> En Ñacuñán los porcentajes de cobertura vegetal se estimaron en parcelas de 1 x 1 m (n=6)(Rossi y Villagra 2003). **Nota.** Debido a que las técnicas de muestro empleadas para medir las coberturas vegetales fue diferente en ambos sitios de estudio se presentan estos datos a título informativo.

### 1.3.3. Telteca

La Reserva Bosques Telteca (32° 17'S, 67° 54'W) se ubica al norte de la llanura oriental mendocina (Travesía de Guanacache) a 120 km al noreste de la ciudad de Mendoza (Tabla 1.1).

Telteca se encuentra dentro del núcleo más árido de la provincia del Monte (Morello 1958). La precipitación media anual es de 156 mm (Alvarez 2008) concentradas en verano. La temperatura media anual es de 18,5 °C, la máxima media anual es de 25,9°C y la temperatura mínima media es de 11,2 °C (Cesca et al. 2012).

En el Noreste de Mendoza se han identificado cuatro unidades de bosque de algarrobos (Alvarez et al. 2011): 1) un bosque cerrado de *P. flexuosa* con *Atriplex lampa* y *Lycium tenuispinosum* (en los valles intermedanos); 2) un bosque abierto de *P. flexuosa* con *Tricomaria usillo* y *Suaeda divaricata*; 3) un bosque abierto de *P. flexuosa* acompañado con *T. usillo* y 4) un bosque abierto de *P. flexuosa* con *A. lampa*. La estructura poblacional de los algarrobos difiere entre las unidades de bosque. La mayor densidad se encuentra en

el bosque abierto con *T. usillo* (233,3 árboles ha<sup>-1</sup>), seguido del bosque cerrado con 181,4 árboles ha<sup>-1</sup>. La menor densidad se midió en el bosque abierto con *T. usillo* y *S. divaricata* (155 árboles ha<sup>-1</sup>). El sitio de estudio se localizó en la unidad 3 “Bosque abierto de *P. flexuosa* acompañado con *T. usillo*”. En todas las unidades los pastos más comunes son *T. crinita* y *P. caespitosum*, aunque la cobertura de las gramíneas perennes es baja (Tabla 1.1).

## 1.4. Las especies

### 1.4.1. El algarrobo

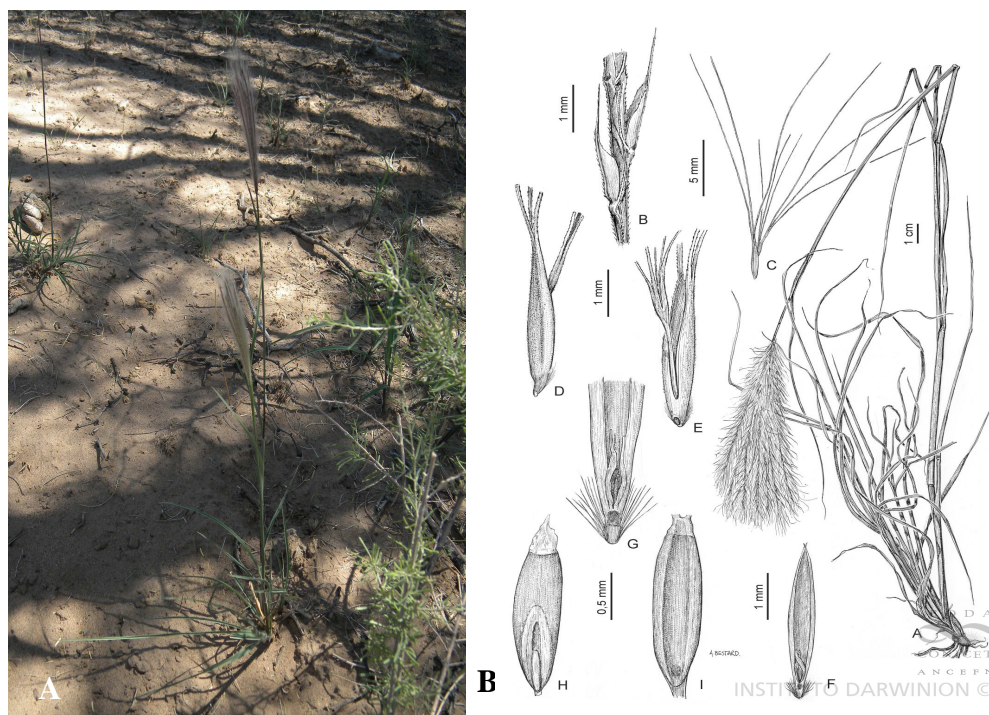
*Prosopis flexuosa* D.C. (“algarrobo dulce”) es un árbol freatófito que domina los bosques abiertos en el Monte central. Posee un sistema radical dimórfico donde las raíces profundas tienen acceso a las napas, mientras que las raíces laterales exploran la humedad del suelo superficial y los nutrientes (Villagra et al. 2011). Estas últimas se extienden hasta 3,5 veces el radio del árbol de origen ( $8,36 \pm 12,7$  m) con potencial impacto en las interacciones planta-planta y en la distribución de agua y nutrientes en el perfil del suelo (Guevara et al. 2010). Los potenciales agua pre-amanecer indican que los algarrobos de Telteca y Ñacuñán mantienen una gran independencia de las precipitaciones y de este modo escapan de los periodos de sequía (Passera 2000; Passera et al. 2010; Giordano et al. 2011).

Los bosques de algarrobo son muy apreciados por la población local ya que proveen de alimento, sombra, alimento para el ganado y madera para la construcción de casas, corrales y muebles, leña y carbón (Alvarez y Villagra 2009). La mayor explotación del bosque ocurrió durante las primeras décadas de siglo veinte cuando los postes fueron usados para la vitivinicultura y la leña y carbón para el ferrocarril y para el alumbrado público las ciudades (Abraham y Prieto 1999; Villagra et al. 2005).

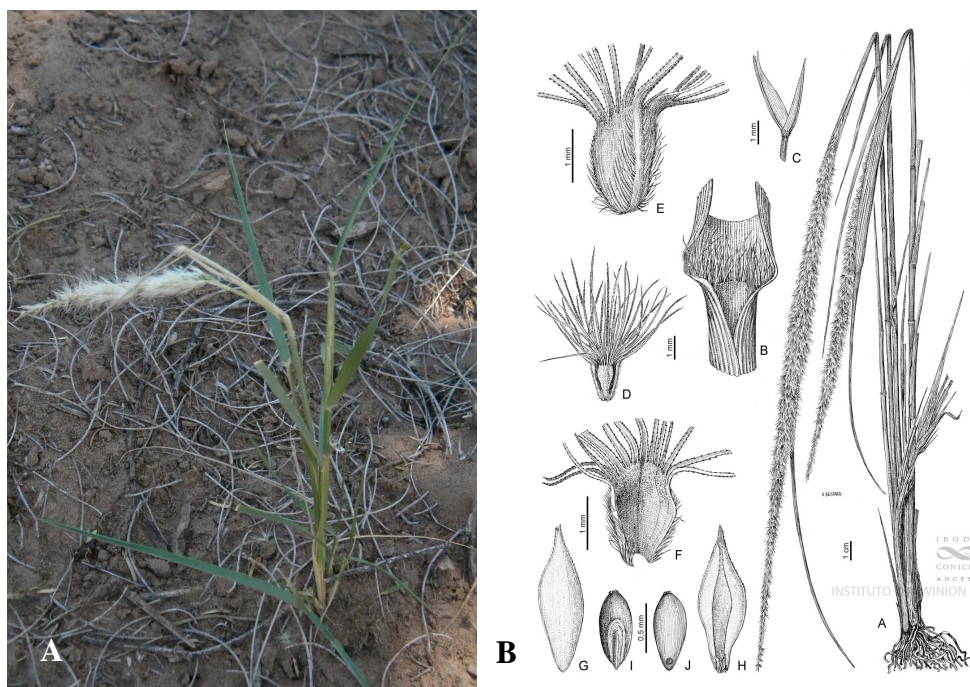
### 1.4.2. Las gramíneas perennes

Se trabajó con dos especies de gramíneas perennes de amplia distribución y alto valor forrajero del Monte: *Trichloris crinita* (Lag) Parodi (Figura 1.3) y *Pappophorum caespitosum* R.E.F (Figura 1.4; nomenclatura según Zuloaga y Morrone 1999). Ambas son

plantas C4 (Cavagnaro 1988) con una estrategia de crecimiento oportunista, ya que el crecimiento se produce cuando coinciden condiciones favorables de temperatura ( $> 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) y disponibilidad de agua en el suelo. Debido a ello, dentro de una estación de crecimiento (en la época primavera-estival) se pueden producir varios pulsos de crecimiento separados por periodos de reposo vegetativo (Villagra et al. 2011). Durante la estación seca, estas gramíneas regulan la pérdida de agua mediante cierre estomático y, cuando el potencial agua descende por debajo de un cierto umbral, mediante cambios en la arquitectura foliar, *T. crinita* plegando la lámina foliar por la mitad (Greco y Cavagnaro 2002) y *P. caespitosum* plegando las hojas sobre la nervadura foliar (Trione y Cavagnaro 1998). Ambas especies son capaces de resistir potenciales agua foliares prealba entre los -4 y -5 MPa antes de verse afectado su crecimiento (Cavagnaro y Passera 1991; Greco y Cavagnaro 2002).



**Figura 1.3.** *Trichloris crinita*. Foto de la planta con espiga (A) y dibujo de la planta y propágulo de dispersión (B; tomado de Instituto de Botánica Darwinion. <http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/fa.htm>).



**Figura 1.4.** Planta *Pappophorum caespitosum* Foto de la planta con espiga (A) y dibujo de la planta y propágulo de dispersión (B; tomado de Instituto de Botánica Darwinion. <http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/fa.htm>).

La producción de semillas, al menos en Ñacuñán, ocurre durante los meses de verano (desde enero a abril). Sin embargo tanto el número de semillas producidas por las plantas como la fecha de inicio de la producción de semillas varía anualmente, dependiendo del primer evento de precipitación importante (>20 mm, Pol et al. 2010). Del mismo modo, la emergencia de estas especies de gramíneas perennes se produce sólo en años húmedos (Marone et al. 2000a). En condiciones semicontroladas se determinó que se requiere un evento de precipitación mínimo de 40 mm para desencadenar la emergencia de las plántulas de estas especies (Greco et al. 2013).

Las semillas de *T. crinita* y *P. caespitosum* no presentan dormición al momento de ser dispersadas (Sartor y Marone 2010), pudiendo germinar en un rango de temperatura desde 20 hasta 40 °C, siendo la temperatura óptima de germinación de 35°C (Greco et al. 2003) y registrando sus máximos porcentajes de germinación (76%) a una profundidad de 0,5 cm (Tironi et al. 2003).

## Capítulo 2

# Abundancia y distribución espacial del banco de semillas del suelo de las gramíneas perennes

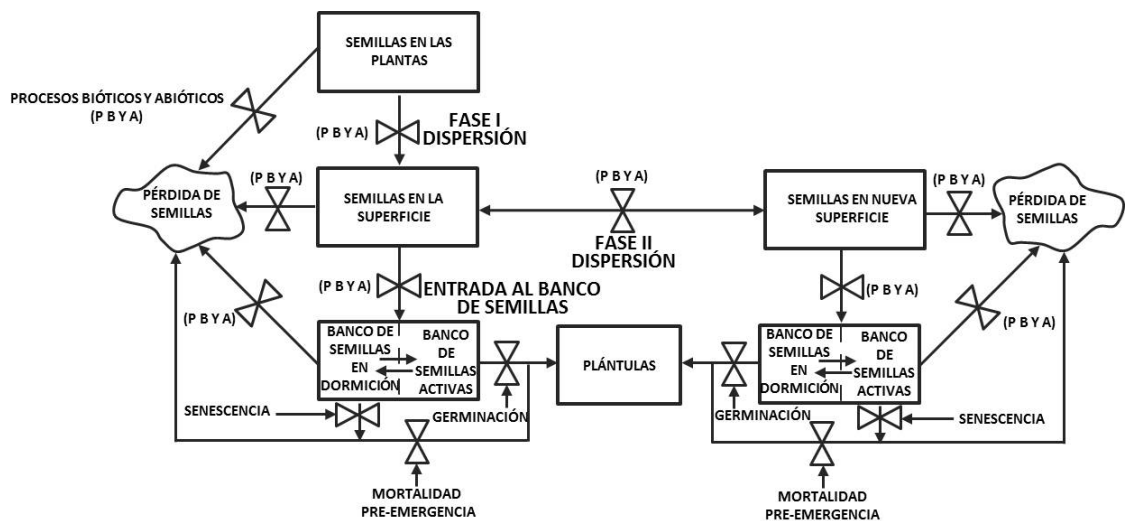
Semillita de chañar,  
semillita de algarroba.  
Tomate el tiempo preciso  
pa' ver tu fruta madura

(Caluyo de Desierto, Sandra Amaya)

## 2.1. Introducción

El establecimiento de nuevos individuos depende no sólo de la disponibilidad de micrositios que permitan la emergencia y posterior supervivencia de las plantas sino también de la disponibilidad de semillas, la cual a su vez depende de su producción y posterior dispersión de éstas (Figura 2.1. Aguiar y Sala 1997, Chambers y MacMahon 1994).

En las zonas áridas la producción de semillas está relacionada con la productividad primaria, la cual depende de las precipitaciones (Grime 1989; Kemp 1989; Caballero et al. 2008b; Quevedo-Robledo et al. 2010). En este sentido Bertiller y Bisigato (2005) encontraron que en la región semiárida de la Patagonia, hay una correlación positiva entre la densidad de semillas en el banco del suelo y la precipitación media anual, sugiriendo que en la porción más árida del gradiente, la cantidad de semillas podría estar limitando el establecimiento de las plantas adultas.



**Figura 2.1.** Modelo conceptual del movimiento y destino de las semillas (extraído de Chambers y MacMahon 1994).

Además de la cantidad de semillas producidas, también es importante su dispersión, ya que las semillas deben llegar a aquellos micrositios que permitan su germinación y posterior desarrollo (Satterthwaite 2007). Generalmente las semillas son dispersadas a corta distancia de las plantas adultas (Fase I de dispersión, Figura 2.1) pudiendo



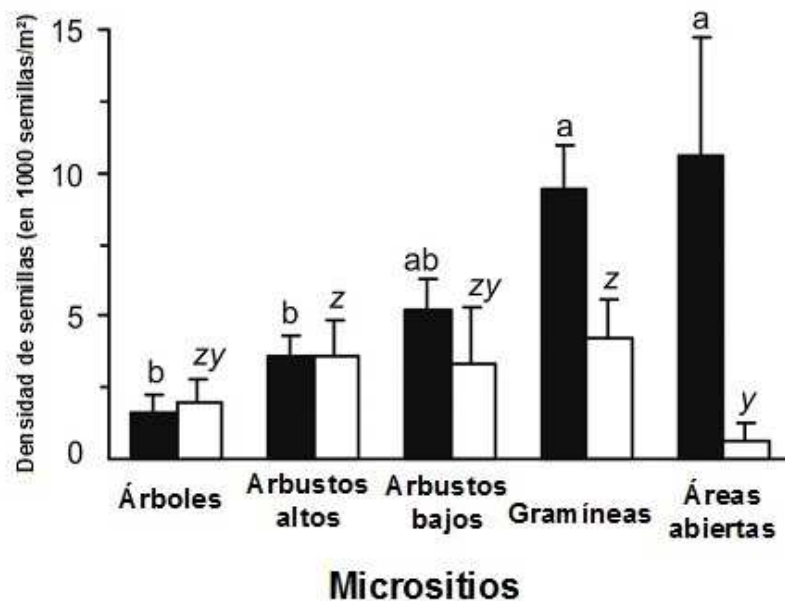
permanecer ahí o, por las características de suelo y de las semillas, pueden ser arrastradas horizontalmente por distintos agentes (Fase II de dispersión, Figura 2.1) quedando retenidas en “trampas de semillas”, como el mantillo presente bajo los árboles y los arbustos (Chambers y MacMahon 1994; Bertiller 1998; Farrell et al. 2012).

Estas características de la dispersión determinan que la distribución espacial de las semillas en el banco del suelo sea heterogénea dentro de cada sitio considerado (Kemp 1989; Pugnaire 2000; Caballero et al. 2008a; Quevedo-Robledo et al. 2010). También las pérdidas del banco de semillas contribuyen a esta heterogeneidad espacial, por ejemplo las pérdidas debido a la depredación suelen ser mayores en los parches sin vegetación (Kemp 1989; Marone et al. 2004) y, por otro lado, la germinación está estrechamente relacionada con la variación microclimática generada por la vegetación (Parker et al. 1989; Bertiller et al. 2009).

Varios autores señalan que en el Monte central la disponibilidad de semillas no sería un factor que limitaría el establecimiento de las gramíneas perennes, debido a que el número de semillas en el banco del suelo es suficientemente alto (Passera et al. 1992; Marone et al. 2000a; Marone et al. 2008). Sin embargo, hay que ser cautos con esta afirmación porque estos estudios fueron llevados a cabo en la Reserva de Biosfera de Ñacuñán la cual recibe mayor cantidad de precipitaciones que el resto de la región (Capitanelli 1972; Labraga y Villalba 2009). Dado que la producción de semillas de gramíneas perennes se correlaciona positivamente con las precipitaciones (Pol et al. 2010), ésta se vería limitada en los sitios más áridos del Monte.

Del mismo modo, la distribución espacial de las semillas de gramíneas perennes en el banco del suelo varía según los sitios de estudio. En el Monte Austral (Chubut), la densidad de semillas es mayor en los parches con vegetación que en las áreas abiertas tanto al final de la dispersión como al inicio de la estación de crecimiento (Bertiller 1998; Bertiller y Bisigato 2005). En Ñacuñán la densidad de semillas de gramíneas perennes que ingresa al banco de semillas del suelo es mayor en el micrositio área abierta que bajo los árboles pero al inicio de la siguiente temporada de crecimiento, la densidad de semillas en ambos micrositios es similar debido a una mayor depredación por parte de las aves granívoras en las áreas abiertas (Figura 2.2. Marone et al. 2004). En ambos sitios la

distribución espacial de las semillas en el banco del suelo concuerda con la distribución espacial de las plantas adultas.



**Figura 2.2.** Densidad de semillas de gramíneas (media + desvío estándar) que ingresa a los diferentes micrositios del bosque de algarrobo en Ñacuñán después de la estación de crecimiento 1994-1995 o banco de semillas potencial (barras oscuras) y que permanecieron en el suelo al inicio de la siguiente primavera o banco de semillas real (barras blancas). Micrositios que comparten la misma letra (para el banco de semillas potencial a y b y para el banco de semillas real z e y) no presentan diferencias estadísticas entre ellos ( $p \leq 0,05$ . Tomado de Marone et al. 2004)

Hasta la fecha existen varios trabajos sobre la dinámica del banco del suelo de las semillas de gramíneas perennes en Ñacuñán (Marone et al. 1998; Marone et al. 2000a; Marone et al. 2004), sin embargo, no existen estudios sobre la dinámica del banco de semillas del suelo en Telteca. Como consecuencia de las diferencias en la cantidad de precipitaciones anuales de ambos sitios, es factible pensar que en Telteca la densidad de semillas en el banco del suelo será menor. En este contexto de baja densidad de semillas es donde cobra importancia la distribución espacial de las semillas en el banco del suelo, ya que, para que el establecimiento sea exitoso, la mayor abundancia de semillas debería encontrarse en aquellos micrositios aptos para el establecimiento.

### **2.1.1. Hipótesis**

Las hipótesis de trabajo son:

- a) Como consecuencia de las diferencias en la magnitud de las precipitaciones anuales entre Telteca (sitio árido) y Ñacuñán (sitio semiárido) la cantidad de semillas de gramíneas perennes en el banco del suelo será menor en Telteca que en Ñacuñán.
- b) Debido a que la dispersión de las semillas de gramíneas perennes se produce a corta distancia de las plantas adultas, la distribución espacial de las semillas de gramíneas perennes presentes en el banco del suelo estaría determinada por la distribución espacial de las plantas adultas.

Las predicciones asociadas a estas hipótesis son:

- a) La densidad de semillas de gramíneas perennes presentes en el banco del suelo en Telteca es menor que en Ñacuñán.
- b) En Telteca la densidad de semillas de gramíneas perennes presentes en el banco del suelo es mayor bajo los algarrobos que en las áreas abiertas, en cambio, en Ñacuñán será mayor en las áreas abiertas que bajo los algarrobos, en concordancia con la abundancia de las plantas adultas.

### **2.1.2. Objetivos**

De acuerdo a lo anterior los objetivos de este capítulo son:

- a) Determinar la densidad y distribución espacial de las semillas de gramíneas perennes presentes en el banco del suelo en Telteca y establecer su relación con la distribución espacial de las plantas adultas de gramíneas perennes.
- b) Comparar los resultados del banco de semillas del suelo de las gramíneas perennes de Telteca con los del banco de semillas de Ñacuñán estudiados previamente por el Grupo de Investigaciones en Comunidades del Desierto (ECODES; Marone et al. 1998; Marone et al. 2000a; Marone et al. 2004; Marone et al. 2008; Pol et al. 2010a).

## 2.2. Materiales y métodos

### 2.2.1. Diseño experimental

En el Puesto la Majada ( $32^{\circ}19'39''\text{S}$ ,  $67^{\circ}54'36''\text{W}$ ), Telteca, departamento de Lavalle, se establecieron 8 parcelas de  $100\text{ m}^2$  cada una. Dentro de cada parcela se tomaron 8 muestras de suelo en el micrositio bajo *P. flexuosa* y 8 muestras en el micrositio área abierta (128 muestras en total: 8 parcelas x 2 micrositios x 8 muestras). Se recolectaron los primeros 4 cm de suelo (profundidad a la que se encuentran las semillas del banco del suelo en Ñacuñán según Marone et al. 1998) con un sacabocados de 10 cm de diámetro (Figura 2.3). Las muestras de suelo fueron conservadas en el laboratorio en bolsas de plástico a temperatura ambiente. Las semillas se separaron del suelo usando un tamiz metálico de 0,27 mm de diámetro de poro y se buscaron las semillas en la fracción gruesa usando una lupa estereoscópica (15X). Las semillas vanas fueron determinadas presionándolas suavemente con una pinza y descartando aquéllas que colapsaron al ser presionadas. En cada muestra se contó el número de semillas totales (esto es, semillas de arbustos, gramíneas perennes, gramíneas anuales y dicotiledóneas anuales), el número de semillas de gramíneas perennes y el número de semillas de cada una de las especies de gramíneas perennes encontradas.



**Figura 2.3.** Sacabocados con los que se extrajeron las muestras de suelo en cada micrositio.

Los muestreos del banco del suelo se realizaron en dos fechas: mediados de mayo e inicios de diciembre. El muestreo de mayo corresponde al banco de semillas del suelo al final de la dispersión de las semillas o “banco del suelo potencial” (sensu Marone et al. 1998a) y las muestras de diciembre corresponden al banco del suelo presente al inicio de la estación de crecimiento o “banco del suelo real” (sensu Marone et al. 1998a). Ambos muestreos se llevaron a cabo durante dos años consecutivos: 2009 y 2010.

Los datos de precipitación de las estaciones de crecimiento 2008-2009 y 2009-2010 (para las muestras recolectadas en los años 2009 y 2010 respectivamente) fueron tomados de la estación meteorológica ubicada en el Puesto La Majada.

### **2.2.2. Análisis estadístico**

Se comparó la densidad de semillas totales (número de semillas  $m^{-2}$ ), la densidad de semillas de gramíneas perennes (número de semillas  $m^{-2}$ ) y la densidad de semillas de cada especie de gramínea perenne (número de semillas  $m^{-2}$ ) presentes en el banco del suelo en el micrositio bajo algarrobo y área abierta y en las fechas de muestreo mayo y diciembre utilizando Análisis de la Varianza (ANAVA) de dos factores. Para el ajuste de los modelos se emplearon Modelos Lineales Generalizados Mixtos (considerando la fecha de muestreo y el micrositio como variables fijas y las parcelas como variables aleatorias). Debido a los altos valores en las densidades de semillas encontradas los datos asumieron una distribución Normal en lugar de una distribución Poisson (Bolker 2008).

Los análisis se realizaron usando el programa R (R Development Core Team 2011). Los datos son presentados como media  $\pm$  error estándar.

A causa de la baja cantidad de semillas encontradas de *Digitaria californica* y *Sporobolus cryptandrus* los datos de estas especies no fueron analizados estadísticamente.

## **2.3. Resultados**

Las precipitaciones registradas en Telteca durante la estación de crecimiento (desde diciembre a abril) 2008-2009 fueron de 150,4 mm (cercanas a la media histórica de 156

mm) en cambio, la estación 2009-2010 fue más seca ya que se registraron sólo 98,4 mm de precipitación.

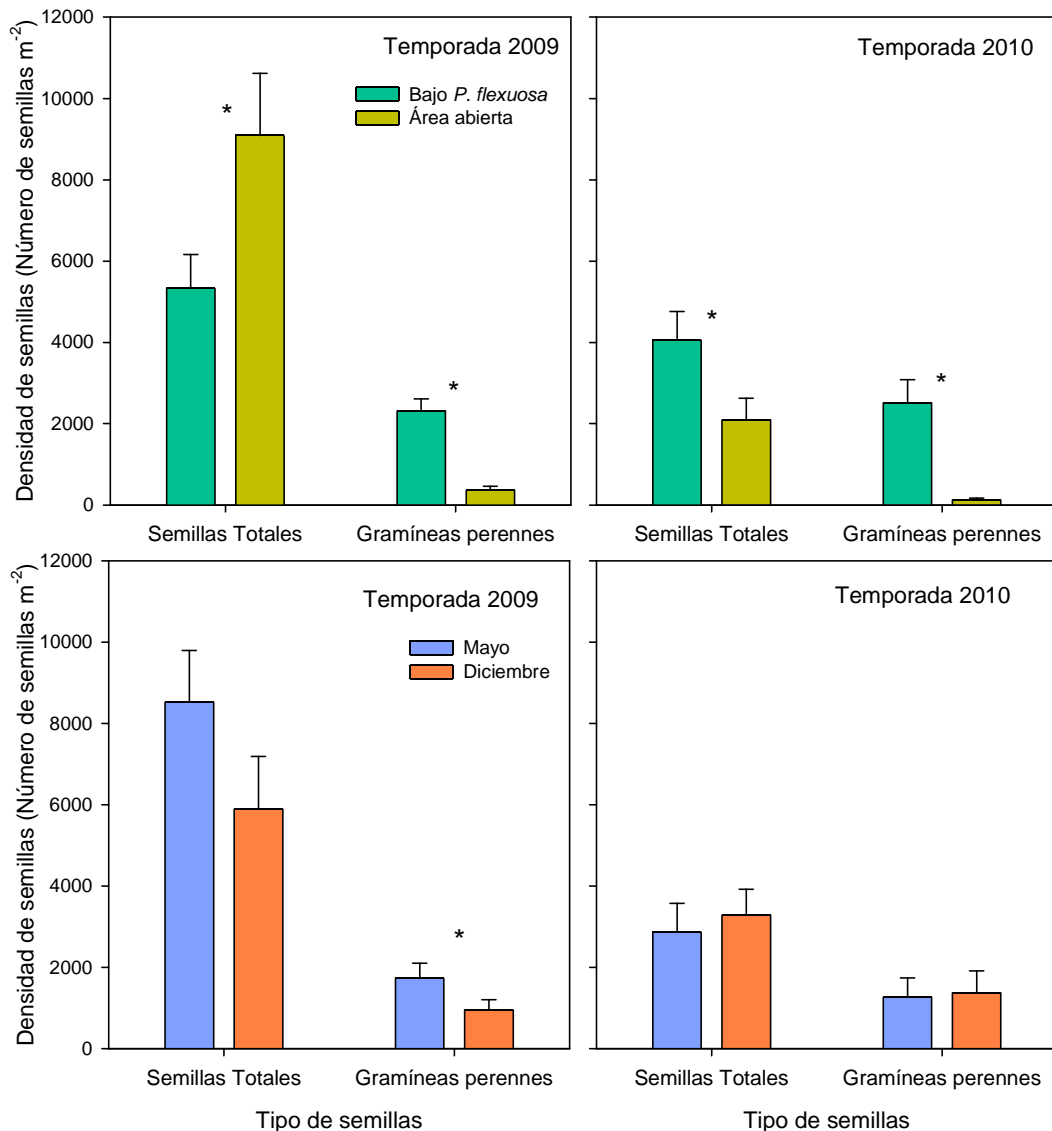
En ambas temporadas de estudio, la densidad de semillas totales presentes en el banco del suelo fue afectada por el micrositio, pero no fue afectada por la fecha de muestreo ni por la interacción entre el micrositio y la fecha de muestreo (Tabla 2.1). En el año 2009, la densidad de semillas totales fue mayor en el área abierta que bajo los algarrobos (Figura 2.4). En cambio, al año siguiente el micrositio bajo algarrobo presentó una mayor densidad de semillas en relación al área abierta (Figura 2.4).

**Tabla 2.1.** Resultados del análisis de la varianza de dos factores de la densidad de semillas totales y de las gramíneas perennes en Telteca en ambos años de estudio.

	Fuente de variación	2009			2010		
		g.l.	F	p	g.l.	F	p
Semillas totales	Fecha de muestreo	1	2,4	0,1	1	0,2	0,6
	Micrositio	1	4,8	<0,05	1	5,1	<0,05
	Fecha*Micrositio	1	0,6	0,4	1	2	0,2
Gramíneas perennes	Fecha de muestreo	1	7,8	< 0,01	1	0,04	0,8
	Micrositio	1	50,1	<0,001	1	16,5	<0,001
	Fecha*Micrositio	1	2,7	0,1	1	0,09	0,8

La densidad de semillas de gramíneas perennes fue afectada por el micrositio en ambos años de estudio, y en el año 2009 también entre fechas de muestreo. En ambos años de estudio la densidad de semillas de gramíneas perennes fue mayor bajo los algarrobos que en las áreas abiertas (Figura 2.4). La densidad promedio bajo los algarrobos fue de 2.317 ( $\pm 297$ ) semillas  $m^{-2}$  en el año 2009 y de 2.515 ( $\pm 567$ ) semillas  $m^{-2}$  en el año 2010 y en las áreas abiertas fue de 366 ( $\pm 96$ ) y de 127 ( $\pm 40$ ) semillas  $m^{-2}$  para los años 2009 y 2010 respectivamente. La densidad de semillas de gramíneas perennes en diciembre de 2009 fue menor en relación al mes de mayo, sin embargo, al año siguiente la densidad de semillas fue similar en ambas fechas de muestreo (Figura 2.4).

En ninguno de los años de estudio, la interacción entre la fecha de muestreo y el micrositio influyó sobre la densidad de semillas de gramíneas perennes (Tabla 2.1), esto significa que, en el tiempo transcurrido de mayo a diciembre la dispersión horizontal entre micrositios fue similar.

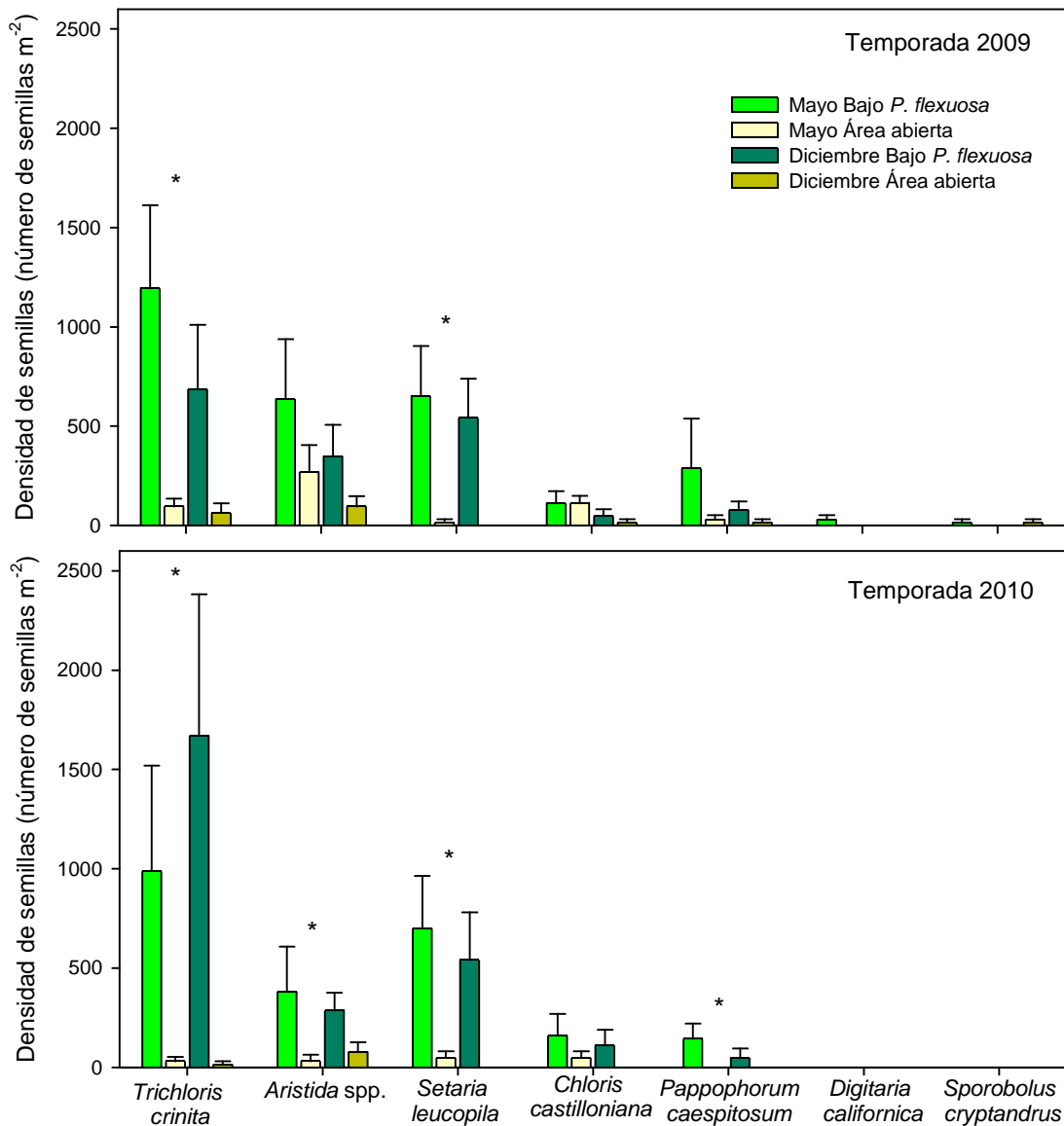


**Figura 2.4.** Densidad de las semillas totales y de semillas de gramíneas perennes (media  $\pm$  error estándar) en los micrositios área abierta y bajo algarrobo (paneles superiores) y en las dos fechas de muestreo (paneles inferiores), en Telteca en los dos años que se llevó a cabo el estudio. Los asteriscos indican diferencias estadísticas significativas entre tratamientos ( $p \leq 0,05$ ).

De las especies de gramíneas perennes encontradas en el banco de semillas del suelo la más abundante fue *Trichloris crinita* (cerca de 1.000 semillas m<sup>-2</sup>), seguida por *Aristida* spp y *Setaria leucopila* (con una densidad entre 900 y 400 semillas m<sup>-2</sup>, respectivamente) y por *Chloris castilloniana* y *Pappophorum caespitosum* (entre 300 y 150 semillas m<sup>-2</sup>). Las especies *Digitaria californica* y *Sporobolus cryptandrus* se registraron sólo en la primera temporada de estudio y en baja densidad (con menos de 50 semillas m<sup>-2</sup>). En el año 2009 el micrositio influyó sobre la densidad de semillas de *T. crinita* y *S. leucopila*, siendo mayor

en el suelo del micrositio bajo algarrobo que en el área abierta (Figura 2.5). En el año 2010 el micrositio influyó nuevamente sobre la densidad de semillas de *T. crinita* y *P. caespitosum* como así también de *Aristida* spp. y *S. leucopila* (Figura 2.5), siendo más abundantes en el banco del suelo del micrositio bajo algarrobo.

En ambos años, la fecha de muestreo y la interacción entre el micrositio y la fecha de muestreo no influyeron sobre la densidad de semillas de ninguna de las especies de gramíneas perennes.



**Figura 2.5.** Densidad promedio de semillas ( $\pm$  EE) de las especies de gramíneas perennes encontradas en el banco del suelo en los micrositios bajo algarrobo y área abierta en las dos fechas de muestreo en las temporadas 2009 (panel superior) y 2010 (panel inferior) en Telteca. Los asteriscos indican diferencias estadísticas significativas entre micrositios ( $p \leq 0,05$ ).



## 2.4. Discusión

De acuerdo a los resultados obtenidos, el banco de semillas del suelo en Telteca es temporal y espacialmente heterogéneo, al igual que los bancos de semillas de Ñacuñán y de otros sitios del Monte (Marone et al. 2004; Pazos y Bertiller 2008; Ribas-Fernández et al. 2009; Busso y Bonvissuto 2009; Quevedo-Robledo et al. 2010; Rolhauser et al. 2013) y de otras zonas áridas del mundo (Kemp 1989; Pugnaire 2000).

En Telteca la cantidad y composición de semillas totales presente en el banco del suelo al final de la estación de lluvias (mayo) depende las precipitaciones recibidas durante la estación de crecimiento. La densidad de semillas totales en el banco del suelo de Telteca en el año 2010 (con una precipitación anual de 98,4 mm) fue tres veces menor que la densidad de semillas del año anterior (cuya precipitación fue cercana a la media anual del sitio). Estas diferencias encontradas entre los dos años de estudio se debieron un menor aporte de semillas de gramíneas anuales (principalmente *Bouteloua aristidoides* y *Bouteloua barbata*, Tabla 2.2) durante el año seco, siendo este grupo funcional el que responde más rápidamente a una disminución en las precipitaciones (Pake et al. 1996; Caballero et al. 2008b), como ha sido observado en sistemas similares en años secos y húmedos, respectivamente (Quevedo-Robledo et al. 2010).

La heterogeneidad espacial del banco de semillas totales también varió en los dos años estudiados. Durante el año 2009, la mayor densidad de semillas totales se encontró en las áreas abiertas debido al aporte de las gramíneas anuales (Tabla 2.2 y Figura 2.4). En cambio, al año siguiente la densidad de semillas totales fue mayor bajo los algarrobos.

**Tabla 2.2.** Densidad promedio de semillas (número de semillas  $m^{-2} \pm EE$ ) de los distintos grupos funcionales presentes en el banco del suelo en los micrositios área abierta y bajo algarrobo al finalizar la dispersión (mayo) y las que permanecieron en el suelo hasta el inicio de la estación de lluvias (diciembre) en los dos años que se realizó el muestreo en Telteca.

<b>Año 2009</b>				
	<b>Mayo</b>		<b>Diciembre</b>	
	<b>Bajo algarrobo</b>	<b>Área abierta</b>	<b>Bajo algarrobo</b>	<b>Área abierta</b>
Arbustos	47,8 ± 33,5	63,7 ± 34	31,8 ± 20,8	31,8 ± 20,8
Gramíneas perennes	2.929 ± 402,1	525 ± 169	1.704 ± 330,9	207 ± 63,4
Gramíneas anuales	2.547 ± 686	10.525 ± 2.089	2.739 ± 1.613	6.831 ± 2.043
Dicotiledóneas anuales	445 ± 207,1	477 ± 224	159,2 ± 62,5	238,8 ± 97,6
Total	5.971 ± 728	11.082 ± 2.116	4.698 ± 1.514	7.101 ± 2.092
<b>Año 2010</b>				
	<b>Mayo</b>		<b>Diciembre</b>	
	<b>Bajo algarrobo</b>	<b>Área abierta</b>	<b>Bajo algarrobo</b>	<b>Área abierta</b>
Arbustos	0	0	79 ± 63	15 ± 15
Gramíneas perennes	2.373 ± 778	159,2 ± 67	2.659 ± 876	95 ± 46
Gramíneas anuales	1.449 ± 926	891 ± 353	828 ± 430	2.802 ± 910
Dicotiledóneas anuales	589,2 ± 220	382 ± 157	63 ± 63	111 ± 44
Total	4.474 ± 1.112	3.646 ± 914	3.646 ± 914	2.929 ± 908

La diferencia en el volumen de precipitación caído en los dos años estudiados también sería la causa de la menor densidad de semillas gramíneas perennes al banco del suelo en la estación de crecimiento más seca (3.455 y 2.531 semillas  $m^{-2}$  para el año 2009 y 2010 respectivamente) siendo *Aristida* spp. la que presentó una mayor diferencia entre años en el ingreso de semillas al banco (Figura 2.5). También la composición de semillas presentes en el banco del suelo varía en el año seco (2010), ya que no se encontraron semillas de las especies menos abundantes (*S. cryptandrus* y *D. californica*). La mayor densidad de semillas de gramíneas perennes en el año 2009, se debería a un mayor ingreso de semillas al banco, como consecuencia de una mayor producción de semillas de las plantas adultas de gramíneas perennes (Pol et al. 2010).

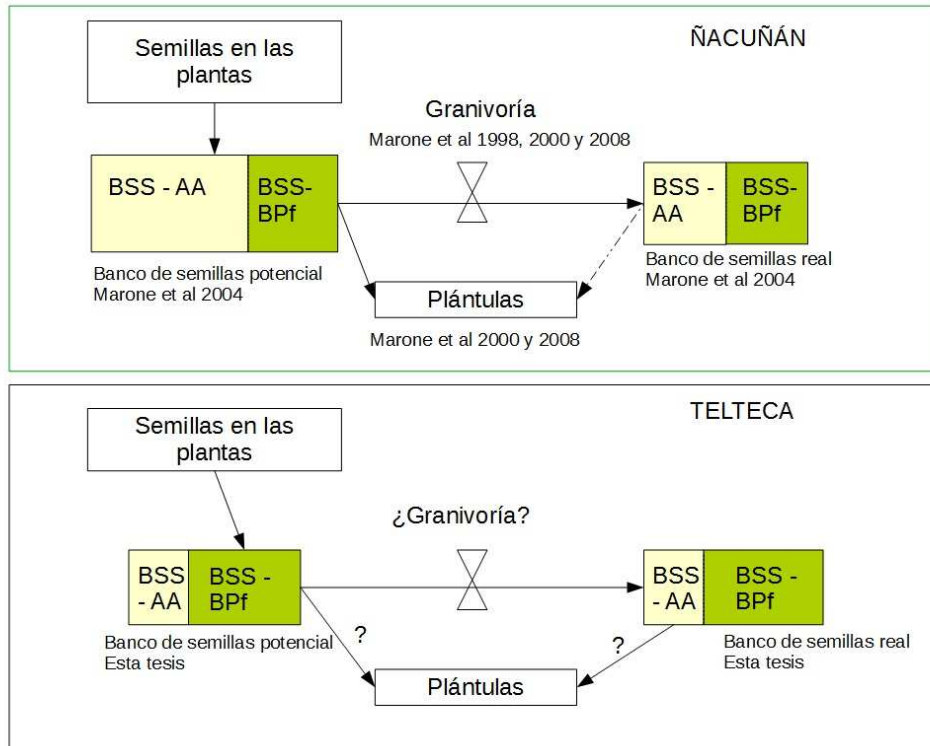
A su vez, el banco del suelo en Telteca es bastante estable debido a que la densidad de semillas de gramíneas perennes no se modificó demasiado al inicio de la siguiente estación

de lluvias, siendo las pérdidas de semillas menores al 30% en el año 2009 y cercanas al cero por ciento al año siguiente (Figura 2.6).

Al igual que las gramíneas totales, la densidad de semillas de *T. crinita* y *P. caespitosum* se relacionó positivamente con las precipitaciones, sin embargo la densidad de semillas de *P. caespitosum* fue más afectada que la de *T. crinita* por las diferencias en las precipitaciones registradas los dos años de estudio. Pol et al. (2010) describieron un patrón similar en la producción de semillas de estas dos especies en Ñacuñán, siendo *T. crinita* menos dependiente de las precipitaciones que *P. caespitosum*. Greco y Cavagnaro (2002) encontraron que en respuesta a estrés hídrico las plantas de *T. crinita* no modifican la distribución de los productos de la fotosíntesis entre los distintos órganos de la plantas y sugieren que los órganos reproductivos son destinos muy fuertes por lo que la producción de semillas de *T. crinita* sería poco afectada por la menor disponibilidad de agua.

Si bien las coberturas de las especies de gramíneas perennes varía en las distintas comunidades de la Reserva Telteca, *T. crinita*, con una cobertura cercana al 8%, es más abundante que *P. caespitosum* (con un 5% de cobertura. Tabla 1.1. Cesca et al. 2012). Estas diferencias en las coberturas de las plantas adultas explicaría la mayor densidad de semillas de *T. crinita* en el banco del suelo en comparación con *P. caespitosum* (Figura 2.5).

En Ñacuñán, al igual que en Telteca, el número de semillas de gramíneas perennes que ingresan al banco del suelo se relaciona con las precipitaciones recibidas durante la estación de crecimiento. En Ñacuñán el número de semillas de gramíneas perennes al final de la estación de crecimiento (banco de semillas potencial sensu Marone et al. 1998) varía desde 1.300 semillas m<sup>-2</sup> en años secos, hasta 6.000 semillas m<sup>-2</sup> en años húmedos (Marone et al. 2000; Marone et al. 2008). Sin embargo, el banco de semillas en Ñacuñán sería más transitorio que en Telteca, ya que la densidad de semillas que llega al inicio de la siguiente estación de crecimiento en Ñacuñán (banco de semillas real sensu Marone et al. 1998a y banco de semillas de diciembre en este trabajo) es aproximadamente un 50% menor de las que ingresaron al banco (Figura 2.6).



**Figura 2.6.** Modelo conceptual de la dinámica de los bancos del suelo de las gramíneas perennes de Ñacuñán (panel superior) y Telteca (panel inferior). Las cajas representan los bancos del suelo en los micrositio área abierta (BSS- AA) y bajo algarrobo (BSS- BPf) y el tamaño de las cajas refleja la densidad de las semillas en cada uno de los bancos del suelo.

La transitoriedad o persistencia del banco de semillas del suelo depende de cuánto sean las salidas de semillas, por depredación, germinación, ataque por hongos, enterramiento profundo y senescencia, en relación a la cantidad de semillas que ingresan al banco del suelo. En el Monte (Marone et al. 2000b; Bertiller y Bisigato 2005; Bertiller et al. 2009), las mayores pérdidas, o salidas, del banco del suelo se deben a la granivoría. En Ñacuñán, las pérdidas por granivoría, se producen principalmente en otoño a causa de las aves granívoras que llegan al sitio (Marone et al. 1998b; Marone et al. 2008), seguidas por las hormigas que se alimentan de las semillas del banco del suelo en verano (Pirk y Lopez de Casenave 2006; Pol et al. 2011). Marone et al. (2008) postulan que el consumo de los granívoros depende de la densidad de semillas presente en el banco del suelo (efecto de “abajo a hacia arriba” o del ingles “bottom -up”). En este sentido es plausible pensar que la mayor persistencia de las semillas en el banco del suelo en Telteca se deba a que la granivoría es baja (Figura 2.6) como consecuencia de la baja densidad de semillas de

gramíneas perennes, aspecto que deberá ser analizado en otros estudios para una mejor comprensión de la dinámica del banco del suelo de Telteca.

Marone et al. (2008) también sugieren que debido a que la mayor emergencia de las plántulas de gramíneas perennes se produce durante el verano y el inicio del otoño, el establecimiento de las nuevas plantas de gramíneas perennes proviene de las semillas producidas al inicio de la estación de crecimiento y no de las semillas que permanecen en el banco del suelo (Figura 2.6), por esto, la aves granívoras de otoño consumirían las semillas que no pudieron germinar. Es en este contexto, de alta producción de semilla y de producción de plántulas a partir de las semillas recién producidas, y no del banco de semillas del suelo, donde estos autores sugieren que en el Monte central, la disponibilidad de semillas no limitaría el establecimiento de las gramíneas perennes. Sin embargo debemos ser cautos con extrapolar esta afirmación a otros sitios del Monte, ya que en aquellos sitios donde las precipitaciones anuales son bajas, la baja cantidad de semillas producidas puede limitar el establecimiento de las plantas. Por ejemplo, en los Médanos Grandes, San Juan, (cuya precipitación media anual es cercana a 100 mm) el banco de semillas germinable está compuesto únicamente por tres especies de gramíneas perennes comunes a Telteca y Ñacuñán y en densidades a menores a una semilla por metro cuadrado (Rolhauser et al. 2013).

En Telteca, la densidad de semillas de gramíneas perennes presente en el banco del suelo es tres órdenes de magnitud mayor que la de los Médanos Grandes en San Juan, a pesar de que las diferencias de precipitación entre ambos sitios es solamente de 50 mm, y si bien la densidad de semillas que ingresa al banco del suelo en Telteca es menor que la encontrada en Ñacuñán, esta es suficientemente alta que, de no existir otra limitación, debería verse reflejada en una mayor cobertura de plantas adultas que la que actualmente existe en el sitio. A su vez, esta densidad de semillas se mantiene más o menos constante hasta inicios de la siguiente estación de crecimiento, pudiendo aprovechar las primeras lluvias de la temporada para emerger y completar el ciclo de vida durante toda la estación de crecimiento. La densidad y estabilidad del banco de semillas de gramíneas perennes en el suelo de Telteca es alta en comparación con la baja densidad de plantas adultas por lo que es plausible pensar que es la escasa disponibilidad de sitios adecuados para la germinación y supervivencia de las plántulas lo que estaría limitando el establecimiento de las gramíneas.

Luego de la fase I de dispersión (Figura 2.1), el banco de semillas del suelo de las gramíneas perennes en el Monte es espacialmente heterogéneo siendo más abundante cerca de las plantas adultas (Figura 2.6). De acuerdo a lo predicho para la segunda hipótesis, en Telteca entre el 85% y el 90% (para los años 2009 y 2010 respectivamente) de las semillas de gramíneas perennes presentes en el banco del suelo al final de la dispersión se encuentra bajo los algarrobos (Figura 2.4). En Ñacuñán, por el contrario, la densidad de semillas de gramíneas perennes en el banco del suelo potencial (al final de la estación de crecimiento, Figura 2.2) es mayor en los micrositios área abierta (35%) y parches de gramíneas (31%) y sólo un 5% de las semillas se encuentra bajo los árboles (Marone et al. 2004). Este patrón de distribución del banco de semillas del suelo post- fase I de dispersión podría deberse a que la dispersión de las semillas de gramíneas perennes se produce a corta distancia de las plantas adultas (Pazos y Bertiller 2008) debido a que en Telteca el 74% de la cobertura total de las gramíneas perennes se encuentra debajo de los algarrobos (Cesca et al. 2012), y en Ñacuñán el 67% de la cobertura total se encuentra en las áreas abiertas (Rossi y Villagra 2003).

Un patrón similar muestra el banco de semillas germinable de gramíneas perennes en el Monte austral donde la mayor densidad de semillas al final de la dispersión se encuentra en los parches mixtos de arbustos y gramíneas y en formados por plantas adultas de gramíneas, que corresponde a los parches donde hay mayor cobertura de plantas adultas (Bertiller 1998; Bertiller y Bisigato 2005; Busso y Bonvissuto 2009).

Una vez que las semillas llegan al suelo el patrón espacial del banco del suelo puede cambiar debido a que las semillas pueden redistribuirse horizontalmente (fase II de dispersión, Figura 2.1) y/o a que las tasas de salida de semillas del banco del suelo sean diferentes en los distintos micrositios. En las zonas áridas, las áreas abiertas suelen actuar como fuentes de semillas debido a que el viento moviliza las semillas hasta que quedan retenidas por el mantillo que se acumula debajo de los árboles y arbustos (Aguiar y Sala 1997; Aguiar y Sala 1999). En Telteca la proporción de semillas de gramíneas perennes en los micrositios bajo algarrobo y área abierta fue similar en mayo y en diciembre, sugiriendo que la redistribución horizontal de las semillas (o Fase II de dispersión) sería baja (Figura 2.6). En este sentido, el banco del suelo de semillas de gramíneas perennes en Telteca sería espacialmente más estable y estaría determinado por la distribución espacial de las plantas adultas, ya que estas serían dispersadas a corta distancia de las plantas

adultas y quedarían retenidas en los micrositos donde estas se encuentran. Lo mismo ocurre con el banco de semillas del suelo en el Monte patagónico donde la semillas de las gramíneas perennes quedan retenidas en los mismos micrositos donde se encuentran las plantas madres (Bertiller 1998; Bertiller y Bisigato 2005; Busso y Bonvissuto 2009).

En Ñacuñán, en cambio, la distribución espacial de las semillas de gramíneas perennes en el banco del suelo al inicio de la estación de crecimiento cambia con respecto a la distribución de las semillas luego de la dispersión (Figura 2.6). Este cambio no se debe a una redistribución horizontal de las semillas causada por el viento sino que es una consecuencia de la alta heterogeneidad en la depredación. En otoño-invierno las aves granívoras consumen en mayor medida las semillas que se encuentran en las áreas abiertas (el 75% de las pérdidas por granivoría se produce en los micrositos áreas abiertas, bajo gramíneas perennes y en las pequeñas depresiones; Marone et al 2004), por lo que al inicio de la estación de crecimiento la densidad de semillas es similar en todos los micrositos. Estas diferencias en la intensidad de predación entre micrositos podría ejercer un efecto sobre el establecimiento de las plantas adultas (efecto de arriba hacia abajo o del inglés “top-down”) porque podría generar una mayor acumulación de semillas en aquellos micrositos que no cumplan con los requerimientos necesarios para el establecimiento de las gramíneas perennes.

El banco de semillas del suelo de *T. crinita* y *P. caespitosum* presenta un patrón de distribución y persistencia similar al que presentaron las semillas de las gramíneas en general tanto en Telteca como en Ñacuñán. En concordancia con lo postulado, en Telteca la densidad de semillas de *T. crinita* y *P. caespitosum* presente en el banco del suelo al finalizar la fase I de dispersión fue mayor en los micrositos bajo algarrobo que en las áreas abiertas. A su vez las semillas se mantienen en este micrositio al inicio de las siguiente estación de crecimiento (Figura 2.5). Esta distribución coincide con la mayor cobertura de plantas adultas en el micrositio bajo algarrobo en Telteca (Tabla 1.1), sugiriendo una baja movilidad de las semillas entre micrositos. En Ñacuñán, las semillas de *T. crinita* y *P. caespitosum* ingresan al banco del suelo en las área abiertas y en los micrositos generados por las plantas adultas de gramíneas perennes (Marone et al. 2004), sin embargo las semillas de estas dos especies se encuentran dentro de las más consumidas por las aves granívoras (Marone et al. 2008) disminuyendo la densidad de las semillas, especialmente en los micrositos área abierta, al inicio de la estación de crecimiento (Marone et al. 2004).

En concordancia con lo postulado en la primera hipótesis, la cantidad de semillas de gramíneas perennes que ingresa al suelo es mayor en Ñacuñán que en Telteca (Figura 2.6) como consecuencia de las diferencias en la cantidad de lluvias que reciben las plantas adultas durante la estación de crecimiento. Sin embargo en Ñacuñán las semillas son consumidas durante el otoño-invierno por las aves granívoras, quedando el banco de semillas en ambos sitios con densidades similares, cerca de 3.000 semillas m<sup>-2</sup>. Esta densidad de semillas en el banco del suelo en Telteca es lo suficientemente grande para producir una densidad de plantas adultas mucho mayor que la que actualmente presenta Telteca, sugiriendo que la escasa disponibilidad de sitios adecuados para la emergencia y posterior supervivencia de las plantas estaría limitando el establecimiento de las gramíneas perennes.

En Telteca la distribución espacial de las semillas de gramíneas perennes en el banco del suelo se corresponde con la distribución espacial de las plantas adultas, tal como se predijo en la segunda hipótesis. En Ñacuñán, luego de la dispersión, las semillas son más abundantes en las áreas abiertas, en concordancia con la distribución de las plantas adultas, sin embargo la distribución de las semillas en el banco del suelo real (luego del otoño-invierno) es similar entre los micrositios como consecuencia de la granivoría.

De los resultados de este capítulo surgen las preguntas: ¿cuáles son los micrositios adecuados para el establecimiento de las gramíneas perennes?, ¿son estos micrositios iguales en Telteca y en Ñacuñán?, ¿coinciden los micrositios con mayor densidad de las semillas con los micrositios adecuados para el establecimiento?

En los siguientes capítulos estudiaremos las características microambientales de los micrositios bajo algarrobo y área abierta y su influencia sobre la germinación, emergencia, supervivencia y crecimiento de las plantas de gramíneas perennes.



## Capítulo 3

# Influencia de *Prosopis flexuosa* sobre el umbral de precipitación necesario para desencadenar la germinación de *T. crinita* y *P. caespitosum*

Llové cielito llové  
humedecenos el alma  
para que crezca el junquillo,  
la jarilla, la retama.  
Llové, cielito llové.

(Caluyo del desierto, Sandra Amaya)

### **3.1. Introducción**

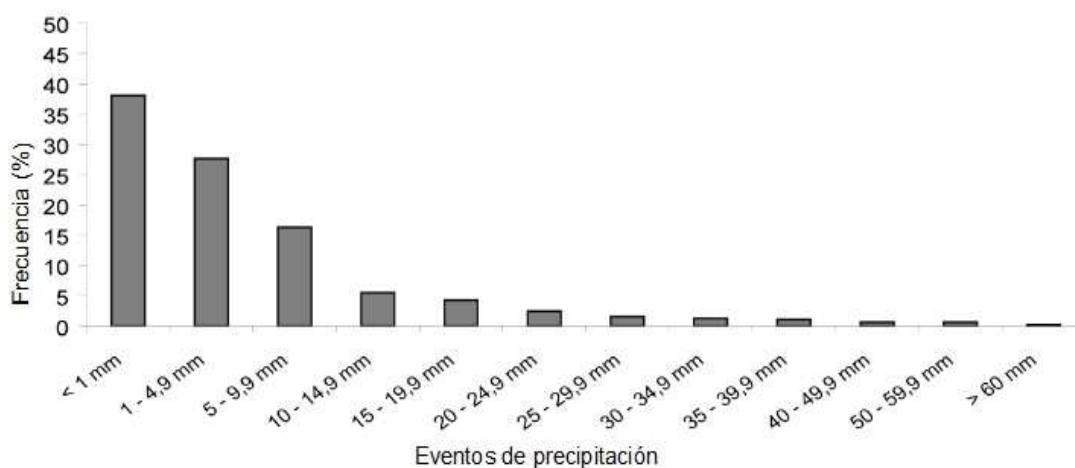
En las zonas áridas y semiáridas las precipitaciones ocurren como eventos discontinuos e impredecibles que determinan el funcionamiento de estos ecosistemas (Schwinning y Sala 2004; Cowling y Ojeda 2005). A su vez existe una relación lineal directa entre la precipitación anual y la frecuencia de los eventos de precipitación mayores a 10 mm, siendo esta frecuencia la que determina si un año es seco o húmedo (Golluscio et al. 1998; Pol et al. 2010; Schwinning y Sala, 2004).

Se ha sugerido que en las zonas áridas los eventos de precipitación necesarios para desencadenar la germinación estarían dentro del rango de los 16 a los 51 mm (Gutterman 1990; Bowers et al. 2004). El tamaño del evento de precipitación necesario para desencadenar la germinación varía dependiendo de la especie y de la estación en la que se producen las precipitaciones. Por ejemplo, en aquellos desiertos donde las lluvias ocurren principalmente durante los meses de primavera-verano (desiertos cálidos), los eventos de precipitación necesarios para desencadenar la germinación deberían ser mayores a 25 mm (Gutterman 1994; Schwinning et al. 2004), superando la germinación a los años húmedos. También todos los factores ambientales que permitan reducir la evaporación de agua del suelo, como la textura del suelo, la temperatura y la vegetación, influyen sobre este valor umbral de precipitación necesario para desencadenar la germinación de una especie determinada (Schwinning y Sala 2004; Meijer et al. 2011).

La evaporación de agua del suelo es afectada por la temperatura media a escala regional y por la estructura de la vegetación a escala local (Cipriotti et al. 2008). Como consecuencia de esto, para una especie vegetal determinada, los eventos de precipitación necesarios para desencadenar la germinación serán mayores en aquellos sitios con temperaturas medias diarias altas (o más cálidas) que en aquellos sitios con menor temperatura media diaria (Chesson et al. 2004a). A su vez, en un sitio determinado, los micrositios generados por la vegetación leñosa (árboles y arbustos) presentan menores temperaturas que las áreas abiertas circundantes, permitiendo que la germinación de las semillas de una especie determinada se produzca con eventos de precipitación de menor tamaño en comparación con las áreas abiertas (Cipriotti et al. 2008). Sin embargo, la vegetación también puede reducir la efectividad del evento de precipitación debido que la copa de la vegetación intercepta parte de las lluvias que llegan al suelo (Maestre et al.

2003a; Simmons et al. 2008), siendo mayor el efecto negativo de la interceptación cuando los eventos de precipitación son chicos (Holmgren y Scheffer 2010).

En el Monte central la emergencia de las plántulas de gramíneas perennes se produce en aquellos años húmedos (Marone et al. 2000a). Ensayos de emergencia llevados a cabo en condiciones semicontroladas (en Luján de Cuyo, Mendoza), determinaron que en verano para desencadenar la emergencia de las gramíneas perennes *Trichloris crinita* y *Pappophorum caespitosum* sería necesario un único evento de precipitación de 40 mm (Greco et al. 2013). Este resultado implica que la emergencia de estas gramíneas estaría restringida a aquellos años extremadamente húmedos (ya que sólo 20 de los 1.011 eventos de precipitación registrados durante 15 años de registro en la Reserva de Ñacuñán son mayores a 40 mm. Figura 3.1), o bien se produciría en aquellos microhábitats que permitan la conservación y/o acumulación de agua.



**Figura 3.1.** Frecuencia de los eventos de precipitación de distinta intensidad registrados en la Reserva de Biosfera de Ñacuñán desde 1990 hasta 1998 y desde el 2000 hasta el 2007. Cada evento representa la precipitación acumulada en un día (tomado de Greco et al. 2013).

A su vez, a lo largo del Monte central las temperaturas medias disminuyen de Este a Oeste y de Norte a Sur (Labraga y Villalba, 2009), generando diferencias en las tasas de evaporación de agua del suelo, sugiriendo que el valor umbral de precipitaciones necesario para desencadenar la germinación se modificaría en relación a este gradiente de temperatura, siendo necesarios eventos de precipitación de menor tamaño en sitios cuyas temperaturas medias sean menores que en los sitios con temperaturas medias más altas.

*Prosopis flexuosa*, reduce la tasa de evaporación de agua del suelo bajo la sombra de su dosel, prologando el periodo de tiempo en el que el suelo permanece húmedo en comparación con las áreas abiertas circundantes (Rossi 2004). Además, la mayor cantidad de materia orgánica que se acumula bajo el algarrobo aumenta la retención de agua del suelo (Rossi y Villagra 2003; Alvarez et al. 2009; Bisigato et al. 2009; Miner et al. 2010). Por otra parte, se debe tener en cuenta que la cantidad de lluvias que llega al suelo bajo el algarrobo es menor que en las áreas abiertas, debido que su copa intercepta entre el 10 y el 30% de las lluvias (Horno 1993). Por lo tanto, y en relación a los factores antes analizados, el efecto neto del algarrobo sobre la germinación de las gramíneas dependerá fundamentalmente del balance entre la reducción de la cantidad de agua evaporada desde el suelo (efecto positivo) y la cantidad de agua que es interceptada durante las lluvias (efecto negativo).

A su vez, este balance entre las interacciones positivas y negativas se modificaría dependiendo de la temperatura media que presenta cada sitio en el Monte. Como consecuencia de esto, y para que la germinación se produzca, las interacciones positivas deberían ser más importantes que las negativas en aquellos sitios con temperaturas medias más altas en comparación con aquellos sitios con temperaturas medias más bajas.

### **3.1.1. Hipótesis**

Las hipótesis de trabajo son:

- a) En ambos sitios de estudio y en respuesta a los distintos eventos de precipitación, el efecto positivo de *P. flexuosa* sobre la germinación de las gramíneas perennes será más importante que su influencia negativa. Esto significa que la reducción en la evaporación de agua del suelo causada por la sombra del algarrobo será más importante que la interceptación de las lluvias por su dosel.
- b) Las interacciones positivas sobre la germinación de las gramíneas perennes, serían más importantes en el sitio con temperatura media más alta, cuya tasa de evaporación es mayor, que en el sitio con menor temperatura media.

Las predicciones son:

- a) *Prosopis flexuosa* favorecerá la germinación de las gramíneas perennes *T. crinita* y *P. caespitosum*, por ende se espera que, en respuesta a distintos volúmenes de precipitación, la germinación de *T. crinita* y *P. caespitosum* será mayor en los micrositios bajo algarrobo que en los micrositios área abierta en ambos sitios de estudio.
- b) El efecto facilitador de *P. flexuosa* sobre la germinación de *T. crinita* y *P. caespitosum* será mayor en el sitio con temperaturas medias mayores (Telteca) que en el sitio con temperaturas medias menores (Ñacuñán), por ello se espera que, en respuesta a distintos volúmenes de lluvias, las diferencias en la proporción de semillas germinadas entre los micrositios bajo algarrobo y áreas abiertas sean mayores en Telteca que en Ñacuñán.

### **3.1.2. Objetivos**

- a) Determinar el efecto de *P. flexuosa* sobre la germinación de las gramíneas perennes *T. crinita* y *P. caespitosum* en respuesta a distintos volúmenes de precipitación.
- b) Evaluar la importancia de *P. flexuosa* sobre la germinación de *T. crinita* y *P. caespitosum* en un sitio con temperaturas medias relativamente más altas (Telteca) y otro sitio con temperaturas medias más bajas (Ñacuñán) en respuesta a los distintos volúmenes de precipitación.

## **3.2. Materiales y métodos**

### **3.2.1. Diseño experimental**

Los micrositios en los que se llevaron a cabo los ensayos se establecieron seleccionando 12 individuos de *Prosopis flexuosa* con un diámetro de tronco a la altura del pecho de 12 a 20 cm, seis en la Reserva de Biosfera de Ñacuñán (en adelante Ñacuñán) y los restantes en el puesto La Majada, adyacente a la Reserva Bosques Telteca (Telteca). El micrositio “bajo *Prosopis flexuosa*” (BPf) se estableció en el cuadrante sur del tronco del algarrobo y el micrositio “área abierta” (AA) al este del micrositio bajo *P. flexuosa*, a una distancia de 5

m de la copa del algarrobo evitando, a su vez, el efecto de alguna especie leñosa que pudiera estar próxima al micrositio.

Se usaron los propágulos de dispersión, esto es las semillas más sus tegumentos (en adelante semillas) de *T. crinita* y *P. caespitosum*. Las semillas destinadas al ensayo fueron recolectadas de individuos elegidos al azar, ubicados en los micrositios área abierta y bajo algarrobo en Ñacuñán, el 28 de mayo del 2006 para el ensayo de la temporada 2006-2007 y el 15 de mayo del 2007 para la temporada 2007-2008. En el laboratorio, las semillas fueron manualmente separadas del raquis de las espigas y entremezcladas (u homogeneizadas). Se descartaron las semillas vanas, considerando como vana a aquella semilla que colapsa al presionarla suavemente con una pinza. En una muestra se realizó la prueba de tetrazolio para estimar el porcentaje de viabilidad.

Se colocaron 35 semillas de cada una de las especies en bolsas de voile de 100 cm<sup>2</sup> (10 cm x 10 cm; Figura 3.2). Las bolsas fueron enterradas en cada uno de los micrositios a una profundidad de 0,5 cm (en total se usaron 48 bolsas: 2 sitios x 2 micrositios x 2 especies x 6 repeticiones).



**Figura 3.2.** Bolsas de voile en las que se colocaron las semillas (A) antes de ser enterradas y (B) al momento de ser recolectadas.

Para exponer las semillas a eventos de precipitación de distinto tamaño las bolsas se enterraron durante un período de 15 a 21 días, luego del cual fueron recolectadas y reemplazadas por unas nuevas las cuales permanecieron igual periodo de tiempo enterradas. En el transcurso del ensayo las bolsas se reemplazaron 15 veces.

Luego de cada muestreo las bolsas se abrieron en el laboratorio y se contó el número de semillas germinadas y de no germinadas. Para calcular la proporción de semillas germinadas se corrigió el número de semillas totales por el porcentaje de viabilidad, debido a que los lotes de semillas de ambas temporadas de crecimiento presentaron diferencias en la calidad: la viabilidad de las semillas de *T. crinita* fue de  $80,1\% \pm 12,2$  y de  $53,6\% \pm 15$  para la primera y segunda temporada de crecimiento y la de *P. caespitosum* fue de  $89\% \pm 7,1$  y de  $56,6\% \pm 13,3$  para la primera y segunda temporada respectivamente.

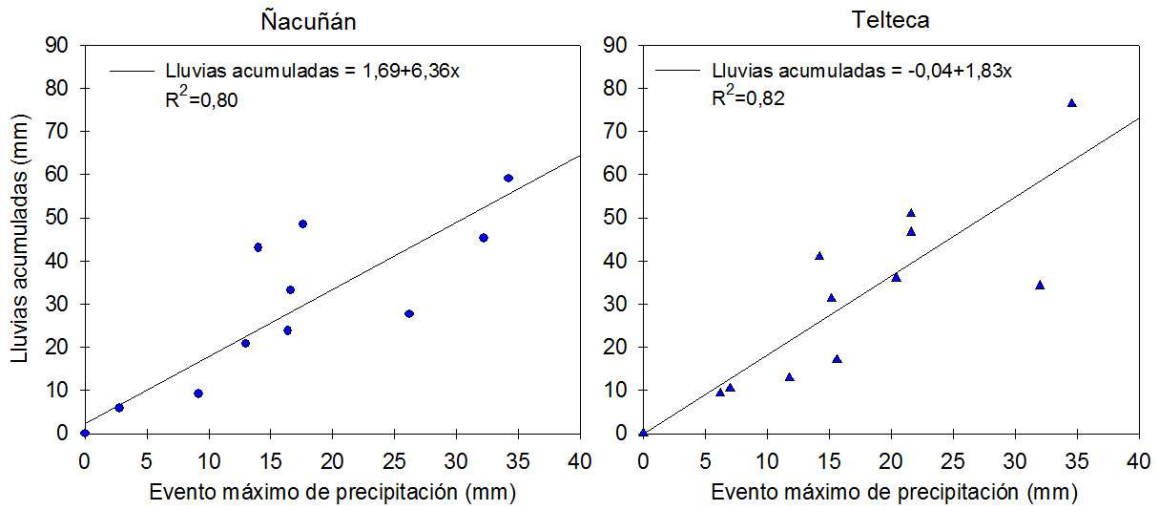
Ensayos preliminares indicaron que la germinación es un proceso donde el 50 % de las semillas que germina lo hace en aproximadamente 3 días, una vez que las condiciones de humedad y temperatura sean las apropiadas para iniciar este proceso, y se requieren unos 8 días para que emerja el 50% de las plántulas (Greco et al. 2013). Es por esto que para el análisis de los datos se utilizó como variable la “precipitación acumulada”, esto es, la suma de todos los eventos de precipitación que recibieron las semillas durante el período en el que estuvieron enterradas (entre 15 a 21 días) y no el “evento de precipitación de mayor tamaño”. Si bien el “evento de mayor tamaño” es el que desencadena la germinación, los eventos de menor tamaño que pudieran recibir las semillas durante todo el proceso de germinación contribuyen a éste. Por otro lado, existe una alta correlación lineal entre las precipitaciones acumuladas y el evento máximo de precipitación (Figura 3.3) indicando que el tamaño de la precipitación acumulada está compuesto en mayor medida por un evento de precipitación de mayor volumen y en menor medida por la suma de los eventos de menor volumen). Como consecuencia de esto se eligió la variable precipitación acumulada.

Los datos de precipitación y temperatura se obtuvieron de la estación meteorológica ubicada en la Reserva de Ñacuñán y de la estación meteorológica ubicada en la estación de guardaparques en la Reserva Bosques Telteca, a 17 km del sitio de estudio.

Para medir la temperatura del suelo, durante la segunda estación de crecimiento, tanto en Ñacuñán como en Telteca, se enterraron, a una profundidad de 2 cm, dos sensores de

temperatura (TC1047A de Microchip Inc), uno en el micrositio bajo *P. flexuosa* y otro en el área abierta adyacente. Los datos de dichos sensores se almacenaron en un datalogger con una frecuencia de una hora (para mayor detalle ver capítulo 4).

El ensayo se llevó a cabo durante las estaciones de crecimiento (de diciembre a mayo) de 2006-2007 y de 2007-2008.



**Figura 3.3.** Relación entre las lluvias acumuladas y el evento de precipitación de mayor volumen en Ñacuñán (panel izquierdo) y en Telteca (panel derecho) durante las temporadas de crecimiento 2006-2007 y 2007-2008.

### 3.2.2. Análisis estadístico.

Para evaluar el efecto de la magnitud de la precipitación acumulada y el micrositio, sobre la germinación de las gramíneas perennes *T. crinita* y *P. caespitosum* en los dos sitios analizados, se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) con distribución binomial (distribución de éxitos y fracasos de la germinación) y función de enlace logit. Las variables fijas de los modelos fueron: la magnitud de las precipitaciones acumuladas (variable continua) y el micrositio (variable categórica con dos niveles: área abierta y bajo algarrobo); las variables aleatorias fueron: la temporada de crecimiento y la identificación de cada una de las repeticiones.

Se compararon 4 modelos que resultaron de las combinaciones de las dos variables explicativas y el modelo nulo (5 modelos en total; Tabla 3.1). Para cada modelo se calculó el criterio de información de Akaike corregido por sobredispersión y muestras pequeñas (QAICc). Los modelos fueron comparados con el  $\Delta_i QAICc$ , que es la diferencia entre el



modelo con menor QAICc (esto es el modelo que mejor se ajusta a los datos) y el QAICc del modelo analizado. El peso del QAICc ( $w_i$ ) de cada modelo representa la probabilidad relativa de que un modelo específico sea el mejor modelo de entre todos los modelos analizados.

**Tabla 3.1.** Modelos usados para comprar la proporción de germinación de las dos especies de gramíneas perennes en función a las precipitaciones acumuladas y el micrositio. Donde (1 | repeticiones) + (1 | temporada) representan el componente aleatorio del modelo.

Modelo nulo = Germinación ~ (1   repeticiones) + (1   temporada)
Modelo 1 = Germinación ~ precipitación acumulada + micrositio + (precipitación acumulada*micrositio) + (1   repeticiones) + (1   temporada)
Modelo 2 = Germinación ~ precipitación acumulada + micrositio + (1   repeticiones) + (1   temporada)
Modelo 3 = Germinación ~ precipitación acumulada + (1   repeticiones) + (1   temporada)
Modelo 4 = Germinación ~ micrositio + (1   repeticiones) + (1   temporada)

La importancia de cada una de las variables explicativas fue evaluada a través de la verosimilitud del parámetro (parameter likelihood), que es la suma de los  $w_i$  de todos los  $i$  modelos que contienen ese parámetro. A partir de los  $w_i$  de todos los modelos candidatos se estimó el modelo promedio (Inferencia de Múltiples Modelos; Burnham y Anderson 2002) del cual se calcularon los parámetros de cada una de las variables explicativas. Como evidencia adicional de la importancia de cada una de las variables explicativas se calculó el intervalo de confianza del 95% de los parámetros estimados.

Todos los análisis fueron realizados usando los paquetes lme4 (Bates 2011) y MuMIn (Bartoń 2012) desarrollados para el programa estadístico R (R Development Core Team 2011b).

Los datos de germinación de las bolsas recolectadas en Ñacuñán los días 4/4/2007 y 7/2/2008 no fueron incluidos en el análisis estadístico debido a la pérdida de una de las repeticiones y a problemas en el registro de los datos de precipitaciones respectivamente.

### 3.3. Resultados

#### 3.3.1. Condiciones meteorológicas de los sitios de estudio

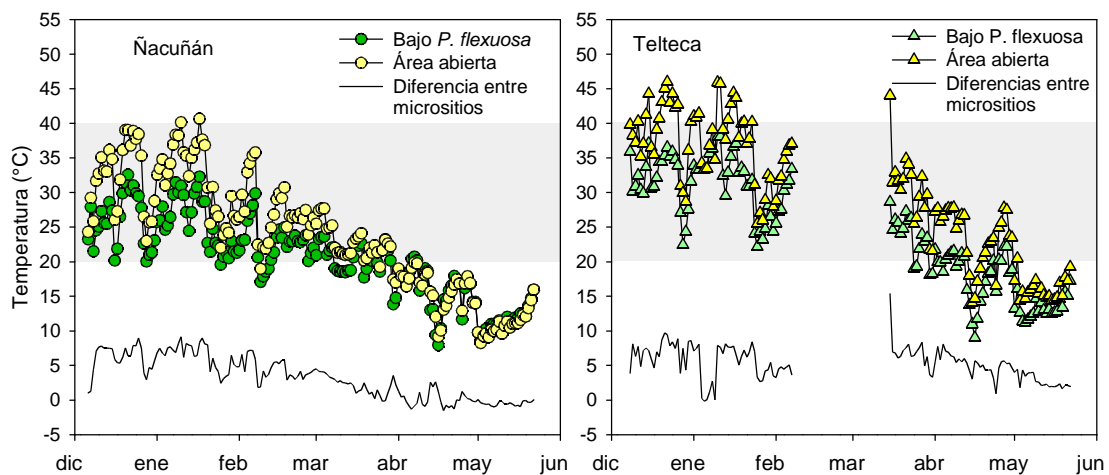
En Ñacuñán (sitio semiárido) durante la estación de crecimiento 2006-2007, la precipitación acumulada fue de 397 mm, compuesta por 37 eventos de precipitación de los cuales 10 fueron mayores a 10 mm (Tabla 3.2 y Figura 4.3). Es importante mencionar que, dentro de estos últimos, a finales marzo se registraron dos eventos excepcionales 90 y 56 mm de precipitación. En la siguiente estación de crecimiento (2007-2008) las precipitaciones fueron de 249 mm y se registraron 40 eventos de precipitación de los cuales solo 9 fueron mayores a 10 mm. La temperatura media fue de 19,9 °C ( $\pm$  7,6) en la estación de crecimiento 2006-2007 y de 19,2 °C ( $\pm$  5,5) en la siguiente estación (Tabla 3.2 y Figura 4.3).

En Telteca (sitio árido) las precipitaciones registradas durante la estación de crecimiento 2006-2007 fueron de 202 mm, compuesta por 24 eventos de precipitación, donde solo 6 de ellos fueron mayores a 10 mm. En la estación de crecimiento 2007-2008, se registraron 34 eventos de precipitación, 7 de ellos mayores a 10 mm, y las precipitaciones totales fueron de 185 mm (Tabla 3.2 y Figura 4.3). Las temperaturas medias fueron de 21,5 °C ( $\pm$  7,2), y de 21,8 °C ( $\pm$  6,9) en las estaciones de crecimiento 2006-2007 y 2007-2008 respectivamente (Tabla 3.2 y Figura 4.3).

**Tabla 3.2.** Características meteorológicas registradas en Ñacuñán (sitio semiárido) y Telteca (sitio árido) durante las dos estaciones de crecimiento en las que se llevó a cabo el ensayo.

	Ñacuñán		Telteca	
	Estación de Crecimiento 2006-2007	Estación de Crecimiento 2007-2008	Estación de Crecimiento 2006-2007	Estación de Crecimiento 2007-2008
Precipitaciones acumuladas (mm)	397	249	202	185
Número total de eventos de precipitación	37	40	24	34
Número de eventos de precipitación > 10 mm	10	9	6	7
Temperatura media (°C)	19,9	19,2	21,5	21,8

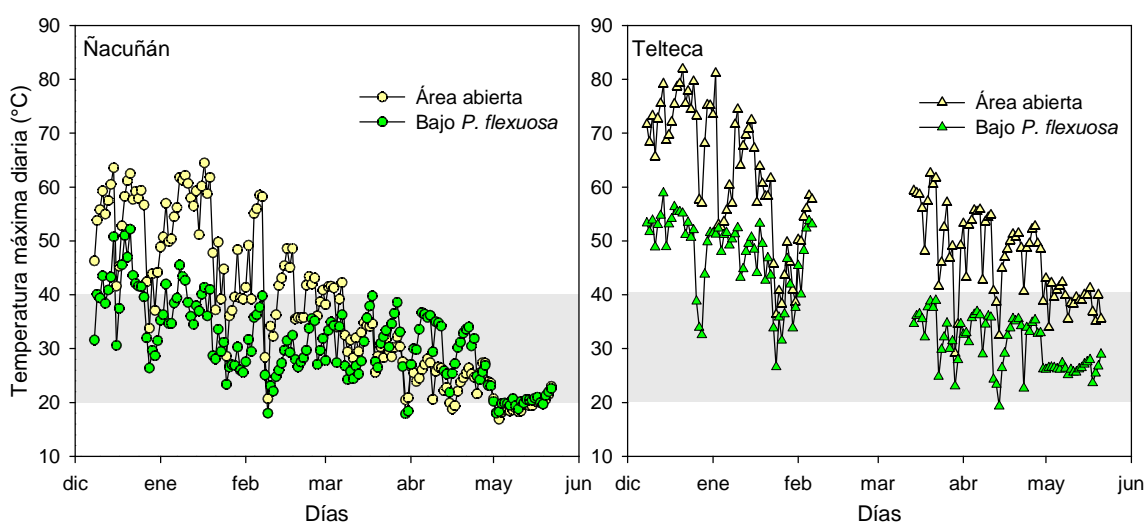
Si bien las diferencias microambientales entre los microsítios bajo algarrobo y área abierta se discutirán con mayor detalle en el capítulo 4, es importante señalar que durante la segunda estación de crecimiento, la temperatura media diaria del suelo, fue menor bajo los algarrobos que en las áreas abiertas tanto en Telteca como en Ñacuñán (Figura 3.4). En ambos sitios las temperaturas medias diarias de los suelos bajo los algarrobos fueron entre 4° y 6°C menores que en las áreas abiertas durante los meses de verano. Durante los meses de otoño pero la diferencia entre microsítios fue menor (entre 3° y 0°C de diferencia) tanto en Telteca como en Ñacuñán. Cabe señalar que en Ñacuñán las temperaturas medias de ambos microsítios se mantuvieron dentro del rango de temperaturas aptos para la germinación de ambas especies de gramíneas desde diciembre hasta abril (Figura 3.4). En Telteca la temperatura del suelo debajo de los algarrobos se mantuvo dentro de este rango de temperaturas desde diciembre a abril pero en las áreas abiertas las temperaturas medias durante los meses de diciembre y enero en varias oportunidades fueron mayores que los 40 °C, temperatura máxima a la que germinan las semillas de esta especie.



**Figura 3.4.** Temperaturas medias diarias del suelo a una profundidad de 2 cm, debajo de *P. flexuosa* y en las áreas abiertas en Ñacuñán y en Telteca durante la estación de crecimiento 2007-2008. La línea continua muestra las diferencias entre el microsítio área abierta y bajo *P. flexuosa*. El área sombreada representa el rango de temperaturas en las que las semillas de *T. crinita* y *P. caespitosum* pueden germinar (Greco et al. 2003). La ausencia de datos entre febrero y marzo en Telteca se debió a un mal funcionamiento del datalogger durante ese periodo.

También es importante señalar que las diferencias de temperaturas entre los microsítios se dan principalmente en las temperaturas máximas diarias (Figura 3.5.). En Ñacuñán las temperaturas máximas en las áreas abiertas superan los 40 °C desde diciembre a marzo

pero debajo de los algarrobos las temperaturas máximas se encuentran dentro del rango de temperaturas aptas para la germinación desde diciembre hasta mayo. En Telteca las temperaturas máximas en las áreas abiertas son mayores a los 40 °C durante la mayor parte de la estación de crecimiento e incluso superan los 60 °C, temperatura a la cual en general se desnaturalizan las proteínas (Figura 3.5). En los micrositos bajo algarrobo las temperaturas máximas exceden el valor máximo apto para la germinación durante los meses más cálidos pero se encuentran dentro del rango de germinación desde abril a mayo.



**Figura 3.5.** Temperaturas máximas diarias del suelo a una profundidad de 2 cm, debajo de *P. flexuosa* y en las áreas abiertas en Ñacuñán y en Telteca durante la estación de crecimiento 2007-2008. El área sombreada representa el rango de temperaturas en las que las semillas de *T. crinita* y *P. caespitosum* pueden germinar (Greco et al. 2003). La ausencia de datos entre febrero y marzo en Telteca se debió a un mal funcionamiento del datalogger durante ese periodo.

### 3.3.2. Germinación frente a distintos volúmenes de precipitación

En Ñacuñán el mejor modelo para la germinación de *T. crinita* incluye únicamente la precipitación acumulada ( $w_i = 0,62$ ; Tabla 3.3), en cambio para *P. caespitosum* el resultado no es tan concluyente, debido a que tanto el modelo que incluye a la precipitación acumulada y el micrositio, como el que incluye únicamente a las precipitaciones acumuladas tienen un peso similar ( $w_i = 0,43$  y  $w_i = 0,42$  para cada modelo respectivamente, Tabla 3.3). La variable precipitación acumulada influyó en la germinación de ambas especies de gramíneas perennes y el micrositio influyó únicamente en la germinación de *P. caespitosum* (Tabla 3.4). La interacción precipitación acumulada y micrositio no influyó sobre la germinación de ninguna de las especies.

**Tabla 3.3.** Resumen del resultado de los modelos analizados que explican la variación de la germinación de *T. crinita* y *P. caespitosum* en relación a las precipitaciones acumuladas y el micrositio en Ñacuñán. K es el número de parámetros estimados, QAICc es el Criterio de Información de Akaike corregido por sobredispersión y muestras pequeñas,  $\Delta_i$  QAICc es la diferencia entre el QAICc del modelo analizado y el QAICc del mejor modelo y  $w_i$  es el peso del modelo. Los modelos son presentados en orden decreciente de importancia.

ÑACUÑÁN									
<i>T. crinita</i>					<i>P. caespitosum</i>				
Modelo	K	QAICc	$\Delta_i$ QAICc	$w_i$	Modelo	K	QAICc	$\Delta_i$ QAICc	$w_i$
1	5	185	0	0,62	12	6	183,2	0	0,43
12	6	186,8	1,8	0,25	1	5	183,2	0,01	0,42
123	7	188,1	3,2	0,13	123	7	185,2	2,1	0,15
nulo	4	688,5	503,5	0	Nulo	4	618,9	435,7	0
2	5	690,4	505,4	0	2	5	619,6	436,3	0

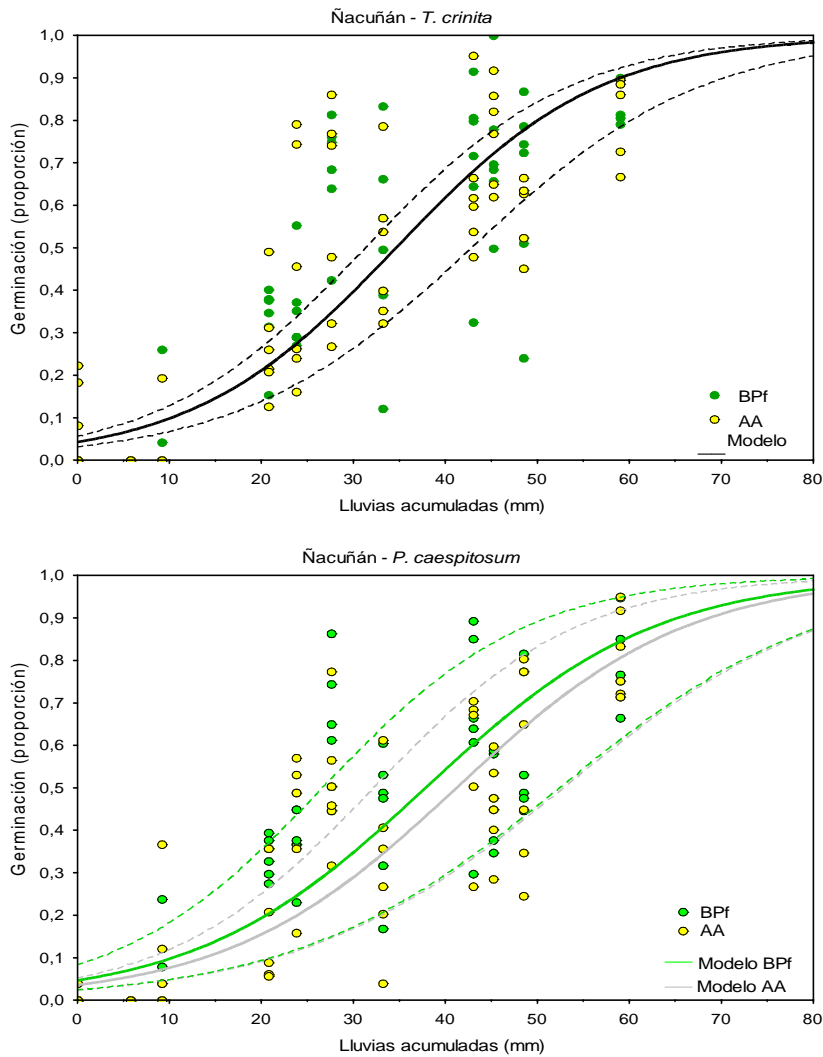
Referencias de las variables explicativas de los modelos 1= precipitación acumulada, 2= micrositio, 3= precipitación acumulada\*micrositio y nulo= modelo nulo.

**Tabla 3.4.** Verosimilitud, valores estimados y límites del intervalo de confianza de los parámetros de las variables explicativas que describen la germinación de *T. crinita* y *P. caespitosum* en Ñacuñán. Las variables explicativas cuyos límites de confianza excluyen al cero están en negrita.

ÑACUÑÁN				
<i>T. crinita</i>				
	Verosimilitud de parámetro	Parámetro estimado $\pm$ SE	Límites del intervalo de confianza	
			2,5%	97,5%
Ordenada al origen		-3,12 $\pm$ 0,15	-3,43	-2,82
<b>Precipitación acumulada</b>	<b>1</b>	<b>0,09 <math>\pm</math> 0,003</b>	<b>0,08</b>	<b>0,1</b>
Micrositio-Bajo <i>P. flexuosa</i> <sup>1</sup>	0,38	- 0,005 $\pm$ 0,18	-0,37	0,36
Precipitación acumulada* Micrositio-Bajo <i>P. flexuosa</i> <sup>1</sup>	0,13	0,01 $\pm$ 0,005	-0,0005	0,02
<i>P. caespitosum</i>				
	Verosimilitud de parámetro	Parámetro estimado $\pm$ SE	Límites del intervalo de confianza	
			2,5%	97,5%
Ordenada al origen		-3,3 $\pm$ 0,21	-3,7	-2,9
<b>Precipitación acumuladas</b>	<b>1</b>	<b>0,08 <math>\pm</math> 0,003</b>	<b>0,07</b>	<b>0,09</b>
<b>Micrositio-Bajo <i>P. flexuosa</i><sup>1</sup></b>	<b>0,58</b>	<b>0,27 <math>\pm</math> 0,11</b>	<b>0,03</b>	<b>0,5</b>
Precipitación acumulada* Micrositio-Bajo <i>P. flexuosa</i> <sup>1</sup>	0,15	-0,003 $\pm$ 0,005	-0,01	0,006

<sup>1</sup>Variable relativa al valor del micrositio área abierta

A partir de los parámetros de los modelos seleccionados se puede estimar que en Ñacuñán para desencadenar el 50 % de la germinación de *T. crinita* son necesarios 35 mm de precipitación acumulada y para desencadenar el 50 % de la germinación de *P. caespitosum* son necesarios 27 y 31 mm bajo el algarrobo y en el área abierta respectivamente (Figura 3.6).



**Figura 3.6.** Germinación (proporción) de *T. crinita* (panel superior) y *P. caespitosum* (panel inferior) en función de la precipitación acumulada en Ñacuñán. Las líneas continuas representan la curva de ajuste de los modelos  $y = 1/(1 + e^{-(-3,12+0,09 x)})$  para *T. crinita*;  $y = 1/(1 + e^{-(-3,3+0,08 x+0,27 \text{ área abierta})})$  para *P. caespitosum* y las líneas punteadas representan el intervalo de confianza del 95%.

En Telteca el mejor modelo que explica la germinación de ambas especies de gramíneas perennes incluye únicamente la precipitación acumulada ( $w_i = 0,60$  para *T. crinita* y  $w_i = 0,65$  para *P. caespitosum* Tabla 3.5). Del mismo modo, la precipitación acumulada fue la única variable que influyó sobre la germinación en ambas especies (Tabla 3.6). El micrositio y la interacción precipitación acumulada y el micrositio no influyeron sobre la germinación de ambas especies (Tabla 3.6).

**Tabla 3.5.** Resumen del resultado de los modelos analizados que explican la variación de la germinación de *T. crinita* y *P. caespitosum* en relación a las precipitaciones acumuladas y el micrositio en Telteca. K es el número de parámetros estimado, QAICc es el Criterio de Información de Akaike corregido por sobredispersión y muestras pequeñas,  $\Delta_i$  QAICc es la diferencia entre el QAICc del modelo analizado y el QAICc del mejor modelo y  $w_i$  es el peso del modelo. Los modelos son presentados en orden decreciente de importancia.

TELTECA									
<i>T. crinita</i>					<i>P. caespitosum</i>				
Modelo	K	QAICc	$\Delta_i$ QAICc	$w_i$	Modelo	K	QAICc	$\Delta_i$ QAICc	$w_i$
1	5	202,9	0	0,60	1	5	182,2	0	0,65
12	6	204,42	1,5	0,29	12	6	184,1	1,85	0,26
123	7	206,3	3,4	0,11	123	7	186,2	4	0,09
Nulo	4	439,6	236,7	0	Nulo	4	438,3	256,1	0
2	5	441,2	238,3	0	2	5	440,3	258,1	0

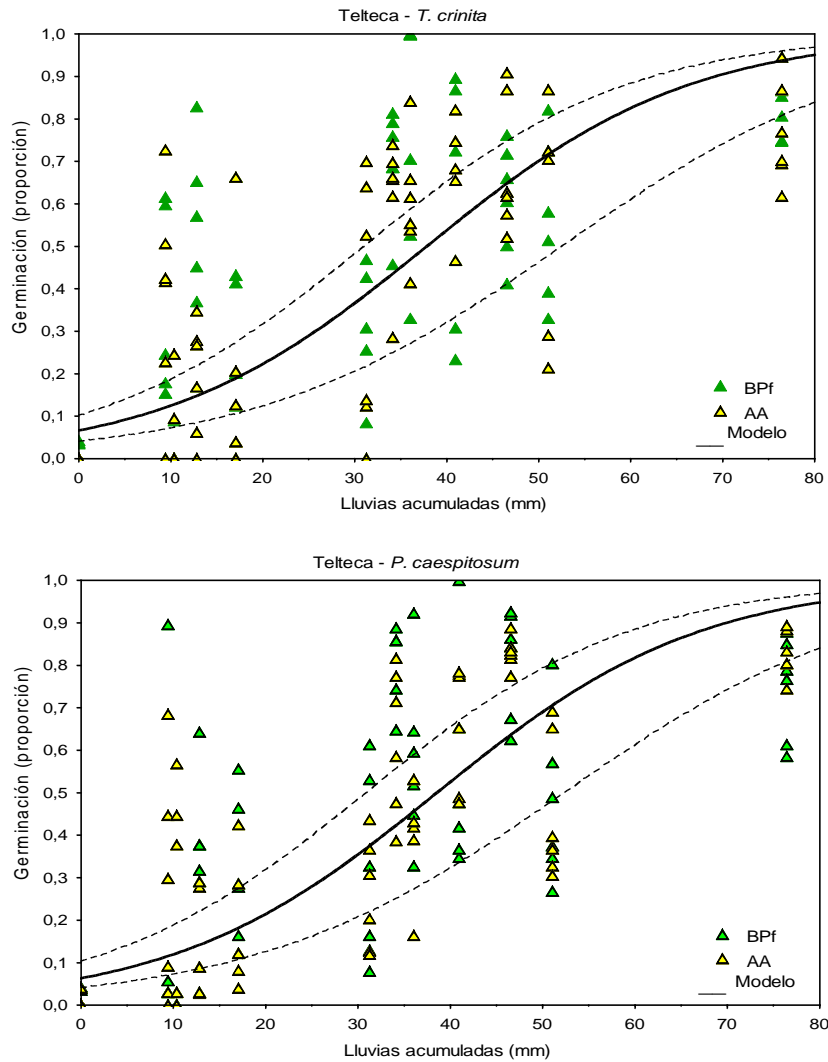
Referencias de las variables explicativas de los modelos 1= precipitación acumulada, 2= micrositio, 3= precipitación acumulada\*micrositio y nulo= modelo nulo.

**Tabla 3.6.** Verosimilitud, valores estimados y límites del intervalo de confianza de los parámetros de las variables explicativas que describen la germinación de *T. crinita* y *P. caespitosum* en Telteca. Las variables explicativas cuyos límites de confianza excluyen al cero esta en negritas.

<b>TELTECA</b>				
<b><i>T. crinita</i></b>				
	Verosimilitud de parámetro	Parámetro estimado $\pm$ SE	Límites del intervalo de confianza	
			2,5%	97,5%
Ordenada al origen		-2,44 $\pm$ 0,14	-2,71	-2,16
<b>Precipitación acumulada</b>	<b>1</b>	<b>0,07 <math>\pm</math> 0,002</b>	<b>0,06</b>	<b>0,07</b>
Micrositio-Bajo <i>P. flexuosa</i> <sup>1</sup>	0,40	0,19 $\pm$ 0,10	-0,02	0,41
Precipitación acumulada* Micrositio-Bajo <i>P. flexuosa</i> <sup>1</sup>	0,11	-0,005 $\pm$ 0,004	-0,01	0,003
<b><i>P. caespitosum</i></b>				
	Verosimilitud de parámetro	Parámetro estimado $\pm$ SE	Límites del intervalo de confianza	
			2,5%	97,5%
Ordenada al origen		-2,7 $\pm$ 0,25	-3,1	-2,17
<b>Precipitación acumulada</b>	<b>1</b>	<b>0,07 <math>\pm</math> 0,002</b>	<b>0,07</b>	<b>0,07</b>
Micrositio-Bajo <i>P. flexuosa</i> <sup>1</sup>	0,35	0,11 $\pm$ 0,09	-0,06	0,29
Precipitación acumulada* Micrositio-Bajo <i>P. flexuosa</i> <sup>1</sup>	0,09	-0,001 $\pm$ 0,004	-0,009	0,006
<sup>1</sup> Variable relativa al valor del micrositio área abierta				

A partir de los modelos, se puede decir que en Telteca para desencadenar el 50 % de la germinación de *T. crinita* son necesarios 35 mm de lluvias acumuladas, en cambio para *P. caespitosum* son necesarios 38 mm de precipitación (Figura 3.7).





**Figura 3.7.** Germinación (proporción) de *T. crinita* (panel superior) y *P. caespitosum* (panel inferior) en función de la precipitación acumulada en Telteca. Las líneas continuas representan la curva de ajuste de los modelos  $y= 1/(1+ e^{-(2.44+0.07 x)})$  para *T. crinita*;  $y= 1/(1+ e^{-(2.7+0.07 x)})$  para *P. caespitosum*. Las líneas punteadas representan el intervalo de confianza del 95%.

### 3.4. Discusión

Las hipótesis de trabajo postuladas predecían una mayor germinación de ambas especies de gramíneas perennes debajo de los algarrobos en comparación con las áreas abiertas y que esta diferencia entre micrositios sería mayor en sitio árido (Telteca) que en sitio semiárido (Ñacuñán). Contrariamente a lo esperado, *P. flexuosa* no influye sobre la germinación de las semillas de *T. crinita* en ninguno de los sitios de estudio y la

germinación de las semillas de *P. caespitosum* se ven favorecidas por el algarrobo en el sitio semiárido pero es indiferente en el sitio árido.

Según los modelos obtenidos, para desencadenar el 50% de la germinación de *T. crinita* son necesarios 35 mm de precipitación en ambos sitios, mientras que para *P. caespitosum* se requieren 38 mm en el sitio árido (Telteca) y en un rango entre 27 y 31 mm en el sitio semiárido (Ñacuñán). Estos valores umbrales concuerdan con los 40 mm de riego necesarios para desencadenar la emergencia de estas especies (Greco et al. 2013) y son mayores a los 25 mm de precipitación sugeridos, en otros trabajos, como umbral para las especies que habitan los desiertos cálidos (Gutterman 1994; Schwinning y Sala 2004). Estos relativamente altos requerimientos de precipitación para desencadenar la germinación restringe la germinación de las gramíneas perennes en el desierto del Monte a los años húmedos (Marone et al. 2000).

En las zonas áridas la germinación de las semillas es un proceso crítico para el establecimiento debido a que una germinación masiva en respuesta a un evento de precipitación que no asegure la posterior supervivencia de las plántulas podría disminuir el banco de semillas y llevar a la extinción local de la especie (Baskin y Baskin 2001). Por esto aquellas estrategias que permiten “la detección” por parte de las semillas de los años húmedos, o aptos para el establecimiento, podrán aumentar el fitness individual (por ejemplo, semillas con dormición). Las semillas de *T. crinita* y *P. caespitosum* no presentan dormición al momento de la dispersión (Sartor y Marone 2010) y estos altos requerimientos hídricos, y por ende en el tamaño del evento de precipitación necesario para desencadenar la germinación, actuarían como una señal adecuada para detectar “años húmedos”.

En las zonas áridas el volumen total de la precipitación anual tiene una relación lineal directa con la frecuencia de eventos de precipitación mayores a 10 mm (Golluscio et al. 1998; Schwinning y Sala 2004; Pol et al. 2011), por esto, se podría pensar que eventos de precipitación grandes o varios días sucesivos con eventos de precipitación de 10 mm serían “una señal” de que el año es adecuado para el establecimiento de estas gramíneas. Desde un punto de vista evolutivo, la respuesta a varios eventos sucesivos sería más efectiva como señal de año húmedo, ya que un evento grande de precipitación seguido de un

periodo largo de sequía desencadenaría una alta mortalidad de las plántulas disminuyendo su fitness (Venable y Lawlor 1980; Venable 2007).

La germinación de *T. crinita* sería regulada principalmente por las precipitaciones y los algarrobos no tendrían un efecto sobre ella. Los eventos de precipitación de gran tamaño no son retenidos por las hojas de los árboles por lo que el efecto negativo debido a interceptación del dosel es evitado. A su vez, el agua que reciben las semillas es lo suficientemente grande para desencadenar y completar el proceso de germinación sin importar la demanda hídrica del ambiente, por lo que el efecto positivo de la sombra del algarrobo no sería importante.

Las semillas de *P. caespitosum* también requieren de eventos de precipitación de gran tamaño para desencadenar la germinación y, contrariamente a lo postulado en la hipótesis de trabajo, su germinación se ve favorecida por el algarrobo en el sitio semiárido pero es indiferente en el sitio árido. Esta ausencia del efecto positivo de especies leñosas hacia las herbáceas en la porción más árida del gradiente han sido reportada por varios autores (Tielbörger y Kadmon 2000a; Maestre y Cortina 2004; Michalet et al. 2006; Travis et al. 2006; Chen et al. 2009).

Malkinson y Tielbörger (2010) sugieren que a medida que el grado de aridez se incrementa, la facilitación producida por la sombra en reducir las pérdidas de agua por evapotranspiración se incrementa hasta un punto en el cual las temperaturas son tan altas que superan el límite que permite mantener los procesos fisiológicos fundamentales. En este trabajo se observó que la sombra del algarrobo disminuye la temperatura de suelo superficial debajo de su copa (Figura 3.4), principalmente las temperaturas máximas (Figura 3.5). En Ñacuñán el efecto del algarrobo permite disminuir la temperatura máxima del suelo hasta alcanzar el rango de temperaturas en el que las semillas *P. caespitosum* germinan (entre los 20°C y los 40°C, Greco et al. 2003), principalmente durante los meses más cálidos de la estación de crecimiento. Si embargo en Telteca la temperatura máximas del suelo es tan alta que la sombra del algarrobo no es suficiente para disminuirla hasta el rango que permita la germinación. Por esto, la germinación de *P. caespitosum* estaría también afectada por las altas temperaturas que impide la germinación en las áreas abiertas de Telteca.

Otra hipótesis que explica la ausencia de la facilitación en la porción más árida del gradiente indica que en esta parte del gradiente los eventos de precipitación son pequeños y el agua de lluvia quedaría retenida en el dosel de las leñosas Tielbörger y Kadmon (2000a). Este efecto no sería importante para *T. crinita* y *P. caespitosum* en ninguno de los sitios de estudio, debido a que los altos volúmenes de precipitación que requieren estas especies de gramíneas perennes para desencadenar la germinación evitarían que esta se produzca en respuesta a pequeños eventos y en consecuencia la retención de estas precipitaciones por parte de los algarrobos no afectaría la germinación de estas especies.

En conclusión, tanto *T. crinita* como *P. caespitosum* requieren eventos de precipitación de gran tamaño para desencadenar la germinación. Este requerimiento, que permite que la germinación se produzca en años húmedos, es independiente del micrositio donde se produce la germinación, por lo que el algarrobo no tendría un efecto sobre esta etapa del establecimiento en *T. crinita*. El algarrobo no favorecería la germinación de *P. caespitosum* en el sitio árido debido que la temperatura del suelo es tan alta que no se encuentra dentro del rango térmico dentro del cual estas semillas germinan.

## Capítulo 4

# Influencia de *P. flexuosa* sobre la emergencia y supervivencia de plántulas de *T. crinita* y *P. caespitosum* a través de la modificación del contenido hídrico del suelo

Camino a Ñacuñán queda el olvido  
un rancho le creció bajo el chañar  
el pasto del desierto  
le dice que no ha muerto,  
la lluvia volverá.

(Camino a Ñacuñán, Gustavo Machado)

## 4.1. Introducción

En las zonas áridas, los árboles y los arbustos actúan como facilitadores del establecimiento de las plantas del estrato herbáceo (Bonanomi et al. 2011) al mejorar la disponibilidad de nutrientes y las condiciones microambientales bajo su dosel (Cortina et al. 2005).

Para que la facilitación se produzca, los árboles y arbustos deben mejorar la disponibilidad del recurso limitante, el agua para las zonas áridas (Maestre et al. 2009). Existen al menos tres circunstancias en las que esto puede suceder. Primero, cuando la especie leñosa realiza redistribución hidráulica proveyendo de agua a las especies vecinas (Ludwig et al. 2003; Ludwig et al. 2004; Prieto et al. 2011). Segundo, cuando la sombra de los árboles y arbustos permite mantener la humedad de la superficie del suelo, beneficiando a las especies de raíces superficiales (Maestre et al. 2003a; Pugnaire et al. 2004). Por último, la sombra puede beneficiar indirectamente las relaciones hídricas de las especies del estrato herbáceo al reducir la diferencia en la presión de vapor entre las hojas de las plantas beneficiadas y el aire (Malkinson y Tielbörger 2010). Este beneficio se produce sin un costo sustancial para la planta benefactora.

Como ya se mencionó en el capítulo 1, la importancia de este efecto facilitador de los árboles hacia las herbáceas puede variar, entre otras cosas, en función de la disponibilidad del recurso hídrico, ya sea a lo largo de un gradiente de estrés ambiental (Maestre et al. 2009; Holmgren y Scheffer 2010; Malkinson y Tielbörger 2010) o debido a cambios en la magnitud de las precipitaciones entre diferentes años, (Kitzberger et al. 2000; Tielbörger y Kadmon 2000). Sin embargo para que la facilitación de plantas leñosas hacia herbáceas se produzca cuando el agua esta menos disponible, la distribución de las raíces de las especies no debe superponerse ya que en esta situación se produciría competencia por el agua y no facilitación (Maestre et al. 2009).

Varias especies del género *Prosopis* facilitan el establecimiento de otras especies ya sea porque realizan redistribución hidráulica (Schade et al. 2003; Hultine et al. 2004; Zou et al. 2005) o por modificar el contenido hídrico del suelo y/o de las plantas bajo su sombra (Schade et al. 2003; Hamerlynck et al. 2011). Se ha sugerido que en el Monte central, *Prosopis flexuosa* podría actuar como especie facilitadora debido a que genera micrositios

con mayor contenido hídrico en el suelo (Rossi y Villagra 2003; Rossi 2004; Bisigato et al. 2009). Apoyando esta idea, Cesca et al. (2012) encontraron que las gramíneas perennes *Pappophorum caespitosum* y *Trichloris crinita* se distribuyen principalmente bajo la influencia de *P. flexuosa* en un sitio árido (Telteca, 156 mm de precipitación media anual) del desierto del Monte mendocino. Sin embargo Rossi (2004) encontró que en otro sitio del Monte con mayor precipitación media anual (Ñacuñán con 345 mm) las mismas especies se ubican principalmente en las áreas abiertas. Estas diferencias en el patrón de distribución espacial en ambos sitios sugiere que, en Telteca estas especies se encontrarían en condiciones subóptimas de humedad y los algarrobos, al modificar las condiciones hídricas del suelo y/o de la planta, permiten el establecimiento a pesar del perjuicio que de encontrarse en un micrositio con menor disponibilidad de radiación fotosintéticamente activa.

Debido a que las diferencias en la distribución de las especies de gramíneas perennes encontradas por Rossi (2004) y Cesca et al. (2012) se producen en dos sitios con precipitaciones anuales disímiles es plausible pensar que el mecanismo por el cual el algarrobo facilitaría el establecimiento de las gramíneas perennes sería a través de mejorar el balance hídrico del suelo. De hecho, el árbol, al disminuir la evaporación de agua de las capas superficiales del suelo bajo su dosel, permite que este permanezca húmedo por más tiempo, favoreciendo la emergencia y posterior supervivencia de las plántulas, etapas críticas para el establecimiento de las plantas en las zonas áridas (Joffre y Rambal 1993; D'Odorico et al. 2007; Li et al. 2010)

También se ha sugerido que al ser una especie freatófita, *P. flexuosa* podría realizar redistribución hidráulica (Giordano et al. 2011), pero este hecho aún no se demostrado. Sin embargo si así lo hiciera, no facilitaría únicamente a las especies que están bajo su copa, sino también a las que se encuentran en las áreas abiertas debido que las raíces superficiales del algarrobo se extienden hasta 7 metros del radio del tronco (Guevara et al. 2010). A su vez, si esto fuese cierto, los algarrobos realizarían redistribución tanto en Ñacuñán como en Telteca, por lo que la facilitación sería igualmente importante en ambos sitios, lo que no explicaría el cambio en la distribución espacial de las gramíneas en ambos sitios.

#### 4.1.1. Hipótesis

Las hipótesis de trabajo son:

- a) La sombra de *P. flexuosa* permite mantener la humedad del suelo superficial, beneficiando, de esta manera, la emergencia y supervivencia de las plántulas de las gramíneas perennes *T. crinita* y *P. caespitosum*.
- b) El efecto positivo del algarrobo, tanto sobre el contenido hídrico del suelo, como sobre la emergencia y supervivencia de las plántulas, es mayor en el sitio donde las precipitaciones anuales son menores (sitio árido).

Las predicciones para dichas hipótesis son:

- a) Existen diferencias en el contenido hídrico del suelo entre los micrositios bajo algarrobo y área abierta en ambos sitios de estudio, y estas diferencias son mayores en Telteca que en Ñacuñán.
- b) La emergencia y supervivencia de las gramíneas perennes *T. crinita* y *P. caespitosum* serán mayores en el micrositio bajo algarrobo que en el micrositio área abierta, siendo la diferencia entre estos micrositios mayor en Telteca (sitio árido) que en Ñacuñán (sitio semiárido).

#### 4.1.2. Objetivos

- a) Estudiar el efecto de *P. flexuosa* sobre el contenido hídrico del suelo y sobre las condiciones microclimáticas que influyen sobre éste (i.e. temperatura y radiación).
- b) Comparar los porcentajes de emergencia y supervivencia de plántulas de las especies de gramíneas perennes *T. crinita* y *P. caespitosum* bajo *P. flexuosa* y fuera de su influencia.



- c) Analizar la importancia de *P. flexuosa* como especie facilitadora del establecimiento de las gramíneas perennes en dos sitios del Monte central con precipitaciones anuales diferentes.

## 4.2. Materiales y métodos

### 4.2.1. Diseño experimental

Se seleccionaron 12 individuos de *P. flexuosa* con un diámetro de tronco a la altura del pecho de 12 a 20 cm, seis en la Reserva de Biosfera de Ñacuñán (en adelante Ñacuñán) y los restantes en el puesto La Majada, adyacente a la Reserva Bosques Telteca (Telteca). Para cada árbol se establecieron dos micrositios: el micrositio “bajo *Prosopis flexuosa*” (BPf) en el cuadrante sur del tronco y el micrositio “área abierta” (AA) al este del micrositio bajo *P. flexuosa*, a una distancia de 5 m de la copa del algarrobo evitando, a su vez, el efecto de alguna especie leñosa que pudiera estar próxima al micrositio (Figura 4.1). Los micrositios tuvieron un área de 1,2 m<sup>2</sup> (1 x 1,2 m) y fueron protegidos del pisoteo y del pastoreo con una jaula de armazón metálico recubierto con tela antigranizo blanca o cristal. La tela antigranizo blanca reduce sólo un 6 a 7 % la transmitancia de luz desde los 400 a los 900 nm de longitud de onda y no afecta la temperatura ni la humedad relativa del ambiente (García 2005).



**Figura 4.1.** Estructuras donde se establecieron los diferentes micrositios. Bajo *P. flexuosa* y área abierta en Ñacuñán (A) y micrositios sombra artificial y área abierta en Telteca (B).

Con el objetivo de separar el efecto que produce la sombra generada por el algarrobo sobre la disminución de la evaporación del suelo (Gómez-Aparicio et al. 2005b) del efecto que se relaciona con una mejora de la calidad del suelo por una adición de materia orgánica (“efecto suelo”), en la estación de crecimiento 2007-2008 se agregó el micrositio “sombra artificial” (SA) a una distancia de 5 m de la copa del algarrobo. Este micrositio se construyó de igual modo que los micrositos anteriores pero su cara superior se cubrió con tela media sombra negra de 65 % de interceptación de luz (Figura 4.1), lo que produce una sombra similar a la generada por el algarrobo pero ubicado sobre el suelo del micrositio área abierta.

El ensayo se llevó a cabo en ambos sitios en las estaciones de crecimiento (de diciembre a mayo) 2006-2007 y 2007-2008.

#### **4.2.2. Condiciones ambientales y microambientales**

Los datos de precipitación y temperatura atmosférica diarias se obtuvieron desde las estaciones meteorológicas ubicadas en la Reserva de Ñacuñán y en la estación de guardaparques en la Reserva Bosques Telteca, a 17 km del sitio de estudio.

A su vez, en cada micrositio se registraron las variables microambientales radiación fotosintéticamente activa, temperatura del suelo y contenido hídrico del suelo, como se explica a continuación.

La radiación fotosintéticamente activa (PAR por sus siglas en inglés) incidente en cada micrositio se midió al medio día (entre las 13:00 y las 14:00 h) utilizando un radiómetro Li-Cor Inc. LI185-B al cual se le incorporó un sensor lineal de 1 m que registra el promedio del flujo fotónico fotosintético. Las mediciones se hicieron dentro de las estructuras instaladas en cada micrositio con el fin de medir la cantidad de luz fotosintéticamente activa que recibieron efectivamente las plántulas durante el ensayo. Para conocer el porcentaje de radiación que es interceptada por la tela antigranizo usada para la construcción de las estructuras empleadas, también se midió la radiación que llega al suelo, sin la influencia de la estructura metálica ni de la tela antigranizo en el micrositio área abierta.

La temperatura del suelo subsuperficial al medio día se midió en la primera estación de crecimiento con un termómetro digital “Prima long”, enterrado entre 1 y 2 cm de profundidad, a mediados de febrero, inicios y finales de abril y mediados de mayo. En la segunda estación de crecimiento se enterró, a un centímetro de profundidad, un sensor de temperatura (TC1047A de Microchip Inc) en cada micrositio, cuyos datos se almacenaron en un datalogger con una hora de frecuencia (Modelo LOGGER4). Sin embargo para hacer comparativos los datos con los de la primera estación de crecimiento, sólo se usaron los datos del mediodía.

El contenido hídrico del suelo en cada micrositio se determinó gravimétricamente en las mismas fechas (mediados de febrero, inicios y finales de abril y mediados de mayo). Se recolectaron muestras de suelo a dos profundidades: a) desde la superficie del suelo hasta los 2 cm, lo que corresponde a la profundidad donde se encuentran las semillas, y b) entre los 10 y los 15 cm de profundidad, que corresponde a la profundidad donde se encuentran las radículas de las plántulas emergidas. Cada muestra de suelo se colocó en una bolsa de nylon, sellada para evitar la pérdida de humedad. En el laboratorio las muestras fueron pesadas y llevadas a estufa a 110°C hasta peso constante.

#### **4.2.3. Emergencia y supervivencia de plántulas**

Con el fin de asegurar que las plántulas emergidas fueran de las especies utilizadas, se sembraron 5 semillas de una de las especies dentro de un vaso plástico de 190 cm<sup>3</sup>. A estos vasos se les cortó la base, para permitir el desarrollo de las raíces de las plantas y se los ubicó en pozos de 6 cm de profundidad, dejándolos sobresalir dos centímetros sobre la superficie del suelo, para evitar la entrada de semillas por dispersión horizontal. Posteriormente fueron llenados con suelo del sitio, al cual se eliminaron las semillas que pudiera contener (Figura 4.2); para esto, el suelo previamente recolectado fue humedecido y secado a estufa a 90° C en el laboratorio. En cada vaso se sembraron 5 semillas de una de las dos especies a una profundidad de 0,5 cm y luego se las regó con 200 ml de agua, equivalente a una precipitación de 45 mm. Durante la estación de crecimiento 2006-2007 se utilizaron 5 vasos por repetición y por especie (es decir, 5 vasos por 2 especies por 6 repeticiones por 2 micrositios) y en la estación de crecimiento 2007-2008 se utilizaron 6

vasos (6 vasos por 2 especies por 6 repeticiones por 3 micrositios). Las semillas usadas pertenecieron al mismo lote de semillas que las usadas en el capítulo 3 (página 44).



**Figura 4.2.** Imágenes de la distribución espacial de los vasos en los que se colocaron las semillas dentro del micrositio área abierta (A) y plántulas emergidas luego de 15 días (B).

En la primera estación de crecimiento, el ensayo se instaló el día 15 de enero de 2007 en Telteca y las plántulas emergidas se contaron y marcaron 16 días después (el 31 de enero) y en el caso de de Ñacuñán el ensayo se instaló el 16 de enero de 2007 y las plántulas emergidas se marcaron 17 días después (2 de febrero). En la segunda estación de crecimiento (2007-2008), el ensayo se instaló el 19 de diciembre de 2007 en Telteca y al día siguiente en Ñacuñán. Cuarenta y nueve días después (6 y 7 de febrero respectivamente) las plántulas emergidas fueron contadas y marcadas.

En ambas estaciones de crecimiento, la supervivencia de las plántulas se registró contando el número de plántulas marcadas que estaban vivas en cuatro oportunidades: mediados de febrero, inicios y finales de abril y mediados de mayo, cuando se dio por terminado del ensayo.

#### 4.2.4. Análisis estadístico

Todas las variables medidas se analizaron estadísticamente comparando entre micrositios en cada sitio y estación de crecimiento.

Para comparar las variables abióticas radiación fotosintéticamente activa, temperatura del suelo (sólo en la primera estación de crecimiento) y contenido hídrico del suelo entre los micrositios estudiados se utilizó el análisis de la varianza (ANAVA). Para el ajuste de los modelos se usaron Modelos Lineales Generales Mixtos (GLMM) cuya variable fija fue el micrositio (variable categórica con dos niveles en la primera estación de crecimiento: bajo algarrobo y área abierta y con tres niveles en la segunda: bajo algarrobo, área abierta y sombra artificial); las variables aleatorias fueron las fechas de muestreo y la identificación de cada una de las repeticiones. Debido a que en la segunda estación de crecimiento el factor micrositio tiene tres niveles (BPF, SA y AA), se utilizó la prueba a posteriori de Tukey para establecer diferencias estadísticas significativas entre los tres niveles. Los datos de temperatura del suelo en la segunda estación de crecimiento no fueron analizados estadísticamente debido a que hubo una sola réplica para cada micrositio ( $n = 1$ ).

La emergencia y supervivencia de las plántulas en cada micrositio fue comparada mediante análisis de la varianza (ANAVA). Para el ajuste de los modelos se usaron para la emergencia de plántulas Modelos Lineales Generalizados (con distribución logística y función de enlace logit) y para la supervivencia de las plántulas Modelos Lineales Generalizados Mixtos (con distribución logística y función de enlace logit), cuyas variables aleatorias fueron las fechas de muestreo y la identificación de las repeticiones (Zuur et al. 2009). En la segunda estación de crecimiento se utilizó la prueba a posteriori de Tukey para establecer diferencias estadísticas significativas entre micrositios.

Todos los análisis estadísticos fueron llevados a cabo utilizando el programa estadístico R (R Development Core Team 2011b). Todos los resultados, tanto de las variables ambientales como de las medidas sobre las plántulas, son presentados como valor medio  $\pm$  error estándar.

Para sintetizar los resultados del efecto del algarrobo sobre la emergencia y supervivencia de gramíneas perennes se calculó el Índice de Interacción Relativa (IIR). El IIR fue calculado como el  $(\text{promedio}_{\text{BPF}} - \text{promedio}_{\text{AA}})/(\text{promedio}_{\text{BPF}} + \text{promedio}_{\text{AA}})$ , donde

los promedios representan la media aritmética de los valores medidos en los micrositio bajo el algarrobo (BPf) y área abierta (AA) para cada variable. El IIR es un parámetro adimensional, simétrico en el cero y cuyos límites son  $-1$  y  $1$ . Debido a estas propiedades indica la dirección de la interacción, ya que otorga valores positivos a la facilitación del algarrobo hacia las gramíneas y valores negativos a la interferencia, y da una idea de la intensidad de la interacción debido a que otorga valores absolutos idénticos tanto para la facilitación como para la competencia (Gómez-Aparicio et al. 2004a).

También se calculó el IIR para la sombra artificial como  $(\text{promedio}_{\text{SA}} - \text{promedio}_{\text{AA}}) / (\text{promedio}_{\text{SA}} + \text{promedio}_{\text{AA}})$  para discriminar el efecto del dosel del efecto combinado del dosel más el suelo rico en nutrientes presente en el micrositio bajo algarrobo.

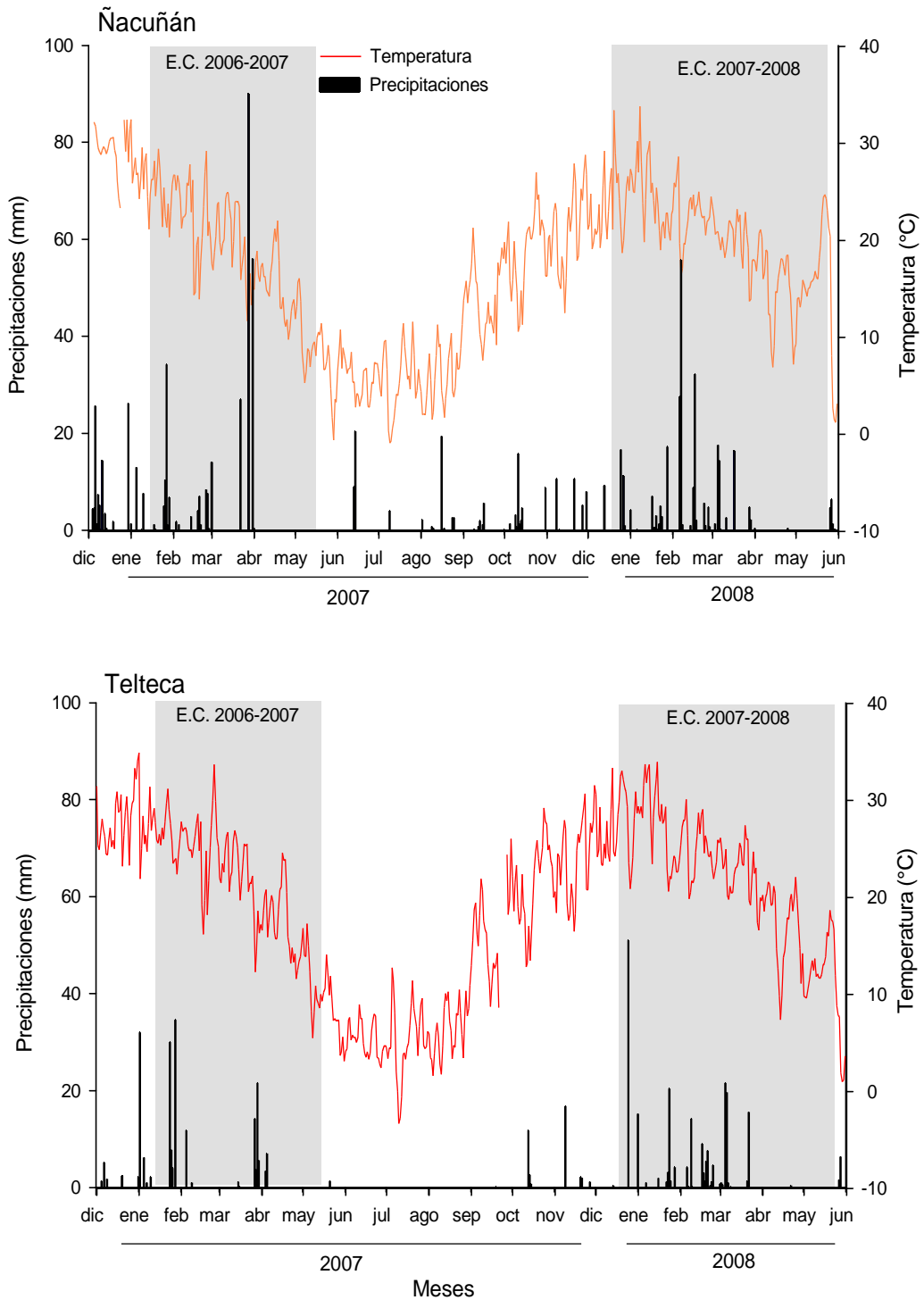
## 4.3. Resultados

### 4.3.1. Condiciones ambientales

En Ñacuñán (sitio semiárido) durante la estación de crecimiento 2006-2007 la precipitación acumulada fue de 397 mm (52 mm por encima del promedio anual), debido principalmente a que a finales de marzo se registraron dos eventos de precipitación de 90 y 56 mm. En cambio en la estación de crecimiento 2007-2008 las precipitaciones fueron de 249 mm (100 mm menos que la media anual; Figura 4.3).

En Telteca (sitio árido) las precipitaciones en la temporada 2006-2007 fueron de 202 mm y en la temporada siguiente de 185 mm, 46 y 29 mm por encima de la media anual respectivamente (Figura 4.3).

Durante la estación de crecimiento 2006-2007, la temperatura media fue de  $19,9$  °C ( $\pm 7,6$ ) en Ñacuñán y de  $21,5$  °C ( $\pm 7,2$ ) en Telteca. En la temporada 2007-2008 la temperatura media fue de  $19,2$  °C ( $\pm 5,5$ ) y de  $21,8$  °C ( $\pm 6,9$ ) en Ñacuñán y en Telteca respectivamente (Figura 4.3).



**Figura 4.3.** Precipitaciones diarias y temperaturas media diarias desde diciembre de 2007 hasta mayo de 2008 en Ñacuñán (panel superior) y en Telteca (panel inferior). Las áreas sombreadas indican las estaciones de crecimiento (E.C.) en las que se llevaron a cabo los ensayos.

**Tabla 4.1.** Análisis de la Varianza (ANAVA) comparando entre micrositios las variables microambientales: radiación fotosintéticamente activa, temperatura del suelo, contenido hídrico del suelo superficial y a los 10 cm de profundidad, en los sitios de estudio Ñacuñán (semiárido) y Telteca (árido) en las dos estaciones de crecimiento en las que se llevo a cabo el ensayo.

<b>Radiación fotosintéticamente activa</b>						
	Ñacuñán			Telteca		
	gl	F	p	gl	F	p
Estación de Crecimiento 2006-2007	1	240,1	<0,001	1	14,3	0,001
Estación de Crecimiento 2007-2008	2	100,2	<0,001	2	194	<0,001
<b>Temperatura del suelo</b>						
	Ñacuñán			Telteca		
	gl	F	p	gl	F	p
Estación de Crecimiento 2006-2007	1	5,2	0,03	1	11,4	0,001
<b>Contenido hídrico del suelo superficial</b>						
	Ñacuñán			Telteca		
	gl	F	p	gl	F	p
Estación de Crecimiento 2006-2007	1	0,2	0,6	1	0,002	0,96
Estación de Crecimiento 2007-2008	2	1,13	0,3	2	3,1	0,05
<b>Contenido hídrico del suelo a 10 cm</b>						
	Ñacuñán			Telteca		
	gl	F	p	gl	F	p
Estación de Crecimiento 2006-2007	1	0,004	0,95	1	0,004	0,95
Estación de Crecimiento 2007-2008	2	0,29	0,7	2	1,1	0,3

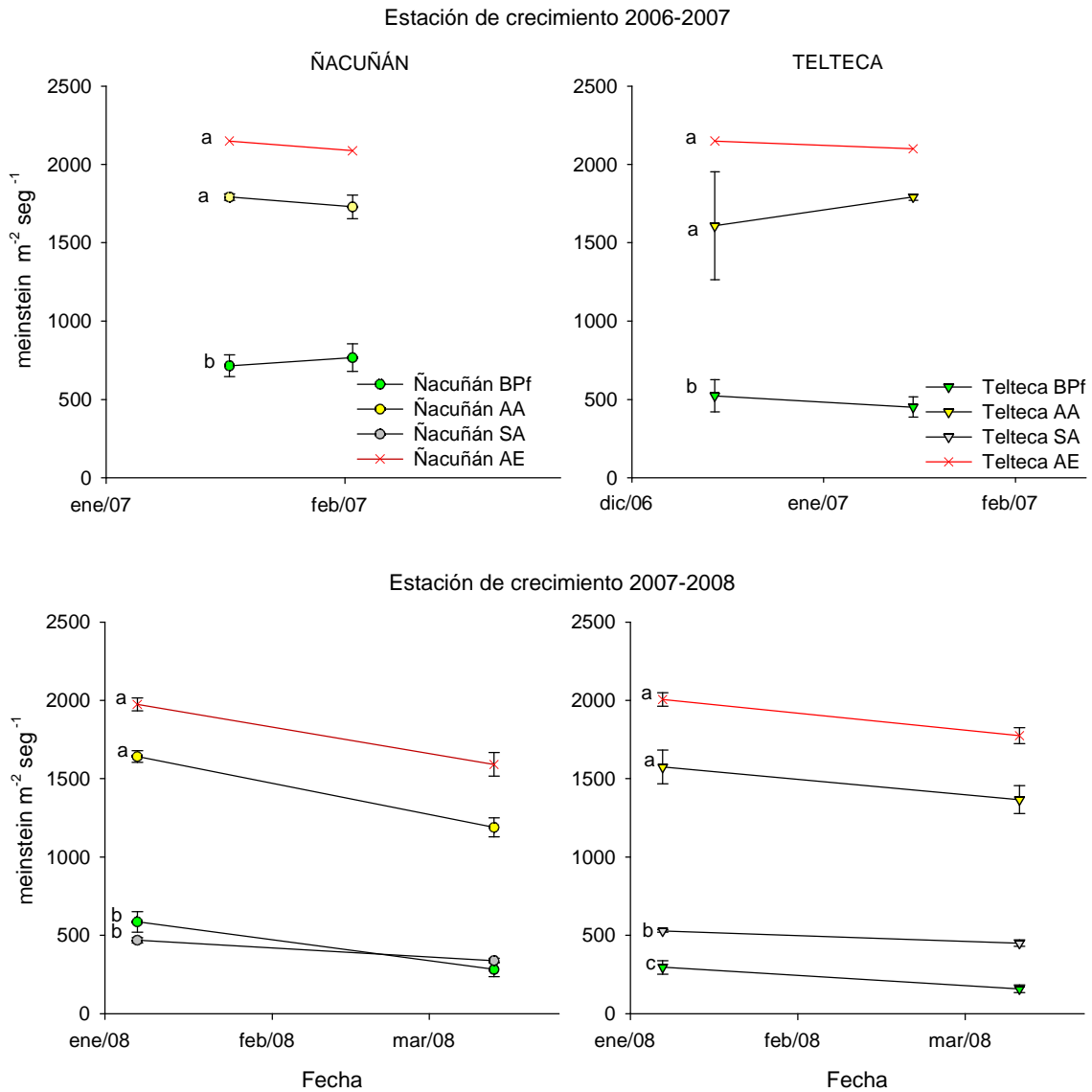
**Nota:** En la estación de crecimiento 2006-2007 los micrositios comparados fueron dos (área abierta y bajo *P. flexuosa*), en la estación de crecimiento 2007-2008 los micrositios comparados fueron tres (área abierta, bajo *P. flexuosa* y sombra artificial). La temperatura sólo se analizó en primer año debido a que en la segunda las mediciones se hicieron solo en una repetición de cada micrositio.

#### 4.3.2. Condiciones microambientales

La radiación solar fotosintéticamente activa y la temperatura del suelo a 2 cm de profundidad fueron estadísticamente diferentes entre los micrositios tanto en Telteca como en Ñacuñán (Tabla 4.1). El contenido hídrico del suelo superficial fue similar entre los micrositios bajo *P. flexuosa* y área abierta en la primera estación de crecimiento en ambos sitios de estudio. En tanto que en la segunda estación de crecimiento únicamente en Telteca el contenido hídrico del suelo fue diferente entre los micrositios bajo *P. flexuosa*, área abierta y sombra artificial (Tabla 4.1, Figura 4.7). Por último, el contenido hídrico del suelo a los 10 cm de profundidad fue estadísticamente similar entre los micrositios



estudiados tanto en Ñacuñán como en Telteca en ambas estaciones de crecimiento (Tabla 4.1).



**Figura 4.4.** Radiación fotosintéticamente activa al mediodía (entre las 13:00 y las 14:00 hs) que recibían las plantas dentro de las estructuras metálicas usadas en los micrositios área abierta (AA), bajo *P. flexuosa* (BPf), y sombra artificial (SA), esta última solo en la segunda estación de crecimiento, en Ñacuñán (paneles ubicados a la izquierda) y en Telteca (paneles ubicados a la derecha) en las dos estaciones de crecimiento estudiadas. También se muestra la radiación fotosintéticamente activa sin la influencia de la vegetación ni de las estructuras usadas (AE). Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas entre micrositios ( $p \leq 0,05$ ).

La radiación solar fotosintéticamente activa al mediodía es influida por el micrositio en ambos sitios y en ambas estaciones de crecimiento (Tabla 4.1). En Ñacuñán (Figura 4.4) en ambas estaciones de crecimiento la radiación que recibieron las plántulas que estaban bajo los Algarrobos fue de  $590 (\pm 108) \mu\text{einsteins m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ , un 63 % menos de radiación que las

que estaban en el micrositio área abierta (cuya radiación fue cercana a  $1.590 \pm 136$   $\mu\text{einsteins m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ ). En Telteca la diferencia entre ambos micrositios fue aún mayor (Figura 4.4) ya que la luz fotosintéticamente activa que llega al suelo bajo los algarrobos fue en promedio  $357 (\pm 81)$   $\mu\text{einsteins m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ , en comparación con  $1.590 \pm 87$   $\mu\text{einsteins m}^{-2} \text{seg}^{-1}$  que llega a las áreas abiertas (un 77% de retención de luz por parte de los algarrobos). En la segunda estación de crecimiento el micrositio sombra artificial presentó valores de radiación similares a los del micrositio bajo algarrobo en Ñacuñán ( $405 \pm 22$   $\mu\text{einsteins m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ ). En cambio, en Telteca, la radiación bajo la sombra artificial ( $489 \pm 15$   $\mu\text{einsteins m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ ) presentó valores intermedios a los micrositios bajo algarrobo y área abierta (Figura 4.4). La diferencia encontrada entre la sombra artificial y bajo algarrobo en Telteca, y no en Ñacuñán, se debió a que los algarrobos de Telteca interceptan mayor cantidad de luz que los de Ñacuñán ( $357 \pm 81$   $\mu\text{einsteins m}^{-2} \text{seg}^{-1}$  y  $590 \pm 108$   $\mu\text{einsteins m}^{-2} \text{seg}^{-1}$  respectivamente) y no a diferencias en la construcción de las sombras artificiales ( $405 \pm 22$   $\mu\text{einsteins m}^{-2} \text{seg}^{-1}$  y  $489 \pm 15$   $\mu\text{einsteins m}^{-2} \text{seg}^{-1}$  en Ñacuñán y en Telteca respectivamente).

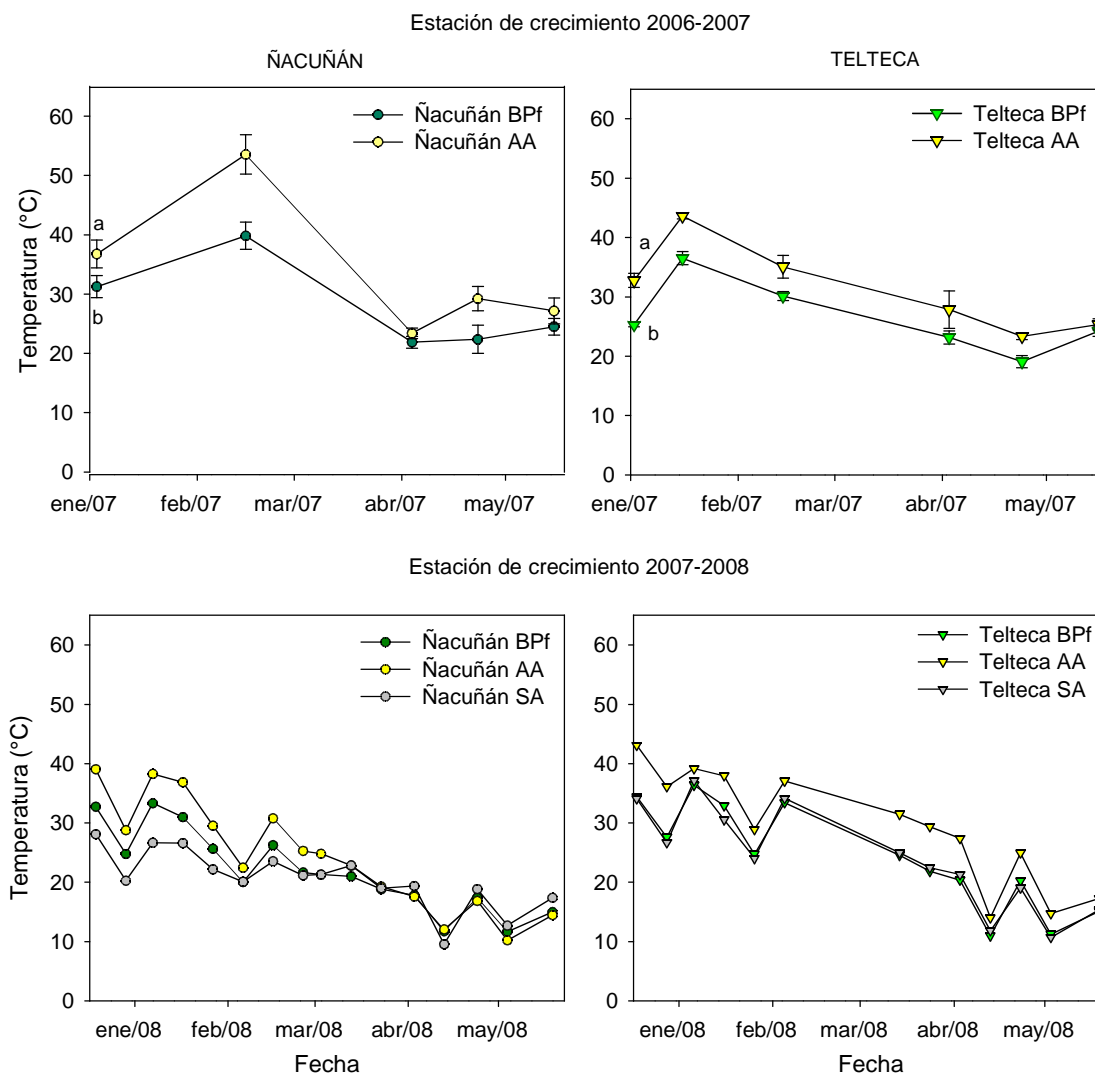
La tela antigranizo con las que se confeccionaron los micrositios bajo algarrobo y área abierta disminuyó sólo un 20% la radiación fotosintéticamente activa (Figura 4.4).

La temperatura del suelo al mediodía fue mayor en el micrositio área abierta en ambos sitios de estudio, aunque solo se pudieron analizar estadísticamente los datos de la primera estación de crecimiento (Tabla 4.1) porque en la segunda estación de crecimiento había un solo sensor para cada uno de los micrositios ( $n=1$ ).

En Ñacuñán, en ambas estaciones de crecimiento, la temperatura del suelo bajo el algarrobo fue  $4^{\circ}\text{C}$  menor que la del suelo de las áreas abiertas hasta fines de marzo (Figura 4.5). Durante los últimos meses del ensayo, las temperaturas en ambos micrositios fue similar, siendo más parecidas entre si en la segunda estación de crecimiento. Del mismo modo en Telteca la temperatura del suelo bajo los algarrobos fue  $6^{\circ}\text{C}$  menor que la del área abierta, sin embargo, y a diferencia de lo que sucedió en Ñacuñán (Figura 4.5), esta tendencia se mantuvo durante todo el ensayo.

La temperatura del suelo en el micrositio sombra artificial en Ñacuñán fue menor que la que presentó el suelo bajo el algarrobo, sin embargo a partir de fines de marzo la temperatura de los tres micrositios fue similar. En Telteca la temperatura del suelo de la

sombra artificial se comportó de igual modo que la de micrositio bajo algarrobo (Figura 4.5).



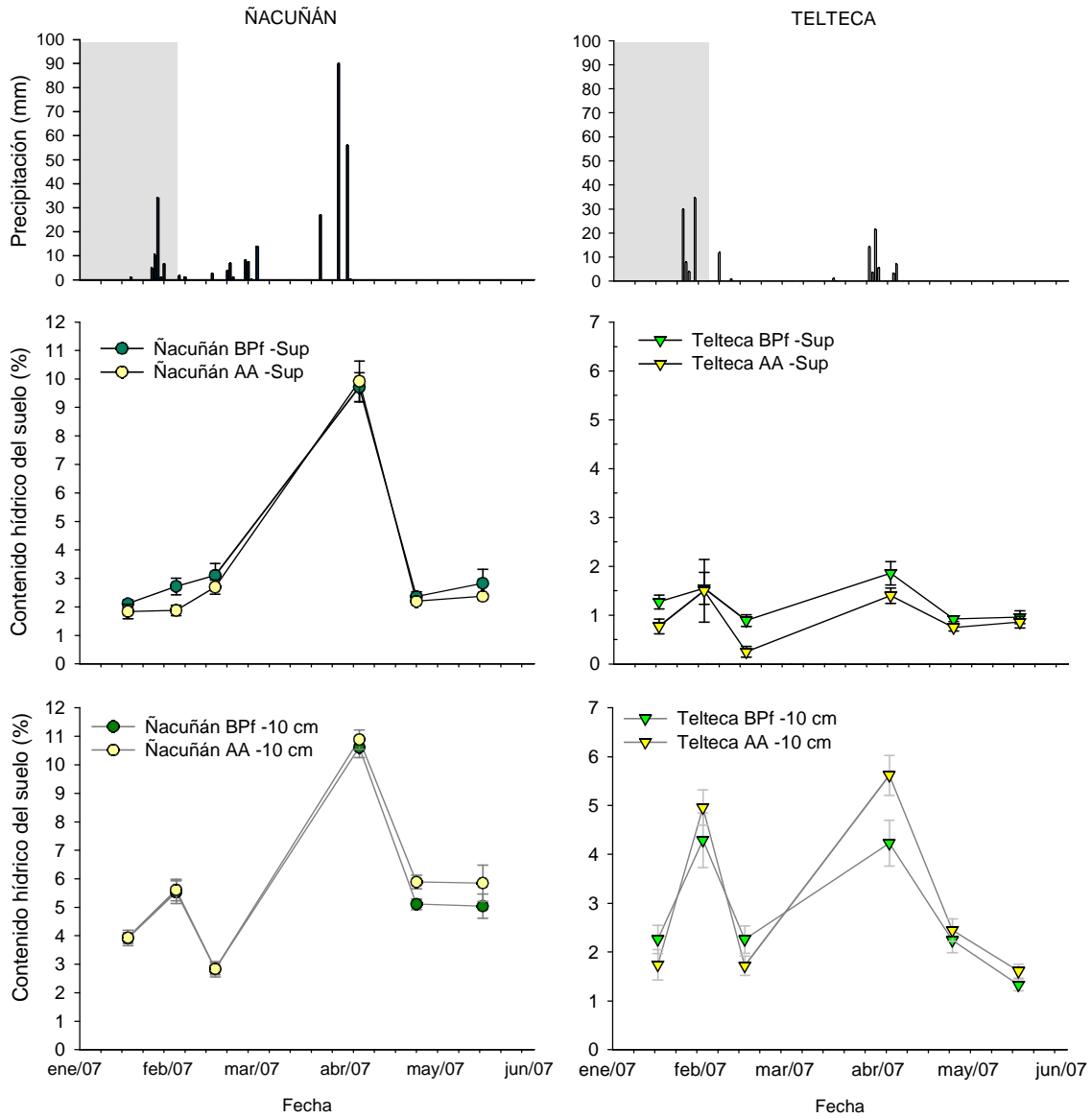
**Figura 4.5.** Temperaturas al mediodía de los micrositios bajo *P. flexuosa* (BPF), área abierta (AA) y sombra artificial (SA), en las estaciones de crecimiento 2006-2007 (paneles superiores) y 2007-2008 (paneles inferiores) en Ñacuñán (paneles ubicados a la izquierda) y en Telteca (paneles ubicados a la derecha). Los gráficos de la estación de crecimiento 2006-2007 representan los valores promedio de las 5 repeticiones y su error estandar, los de la estación de crecimiento 2007-2008 corresponden a un único dato por micrositio ( $n = 1$ ). Las letras diferentes, en la primera estación de crecimiento, representan diferencias estadísticas entre micrositios ( $p \leq 0,05$ ). En la segunda estación de crecimiento no se realizó análisis estadístico por poseer un  $n=1$ .

El contenido hídrico del suelo de los primeros 2 cm de profundidad fue similar en el micrositio bajo algarrobo en comparación con el área abierta tanto en Ñacuñán como en Telteca en la estación de crecimiento 2006-2007 (Figura 4.6 y Tabla 4.1). En la estación

siguiente, el micrositio influyó sobre el contenido hídrico del suelo superficial únicamente en Telteca (Tabla 4.1). En este caso las diferencias se dieron entre la sombra artificial y el micrositio bajo algarrobo (con contenidos hídricos del  $0,81\% \pm 0,3$  y del  $1,52\% \pm 0,28$  respectivamente) pero no se observaron diferencias en el contenido hídrico entre el micrositio bajo algarrobo y área abierta. Es importante hacer notar las diferencias en los contenidos hídricos del suelo superficial de ambos sitios de estudio. En Ñacuñán el contenido hídrico promedio de todos los micrositos fue del  $3,4\% (\pm 0,3)$  y de  $3,2\% (\pm 0,2)$  en la primera y la segunda estación de crecimiento respectivamente, en cambio en Telteca el contenido hídrico del suelo fue menor, con un  $2,24\% (\pm 0,4)$  y  $1,6\% (\pm 0,2)$  para cada estación de crecimiento (Figuras 4.6 y 4.7).

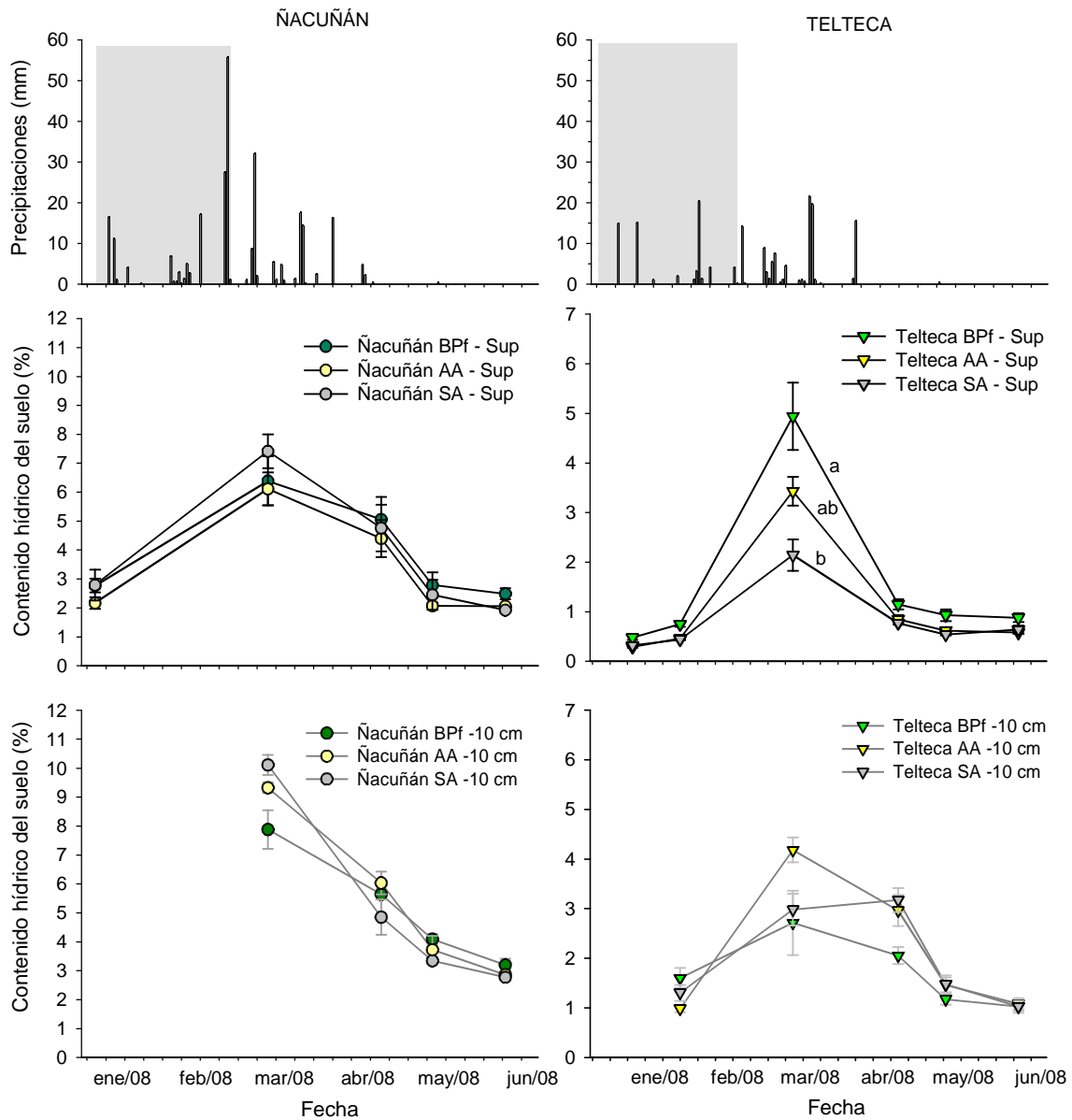
Entre los 10 y 15 cm de profundidad el contenido hídrico del suelo no fue afectado por el micrositio en ninguno de los dos sitios de estudio y estaciones de crecimiento (Tabla 4.1 y Figuras 4.6 y 4.7). Al igual que lo que ocurre con el suelo de la superficie, el contenido hídrico en Ñacuñán fue un 3% y un 2% más húmedo que el suelo de Telteca para las estaciones de crecimiento 2006-2007 y 2007-2008 respectivamente.

Estación de crecimiento 2006-2007



**Figura 4.6.** Precipitaciones diarias (paneles superiores), contenido hídrico del suelo en la superficie (paneles centrales) y entre los 10 y 15 cm de profundidad (paneles inferiores) en los micrositios bajo *P. flexuosa* (BPf) y área abierta (AA) en Ñacuñán (paneles a la izquierda) y en Telteca (paneles a la derecha) en la estación de crecimiento 2006-2007. En el gráfico de precipitaciones la superficie gris indica el periodo desde siembra hasta emergencia, la superficie blanca el periodo desde la emergencia hasta el final de la estación de crecimiento.

Estación de crecimiento 2007-2008



**Figura 4.7.** Precipitaciones diarias (paneles superiores), contenido hídrico del suelo en la superficie (paneles centrales) y entre los 10 y 15 cm de profundidad (paneles inferiores) en los micrositos bajo *P. flexuosa* (BPf), área abierta (AA) y sombra artificial (SA) en Ñacuñán (paneles a la izquierda) y en Telteca (paneles a la derecha) en la estación de crecimiento 2007-2008. En el gráfico de precipitaciones la superficie gris indica el periodo desde siembra hasta emergencia, la superficie blanca el periodo desde que las plántulas fueron marcadas hasta el final de la estación de crecimiento. Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas entre micrositos ( $p \leq 0,05$ ).

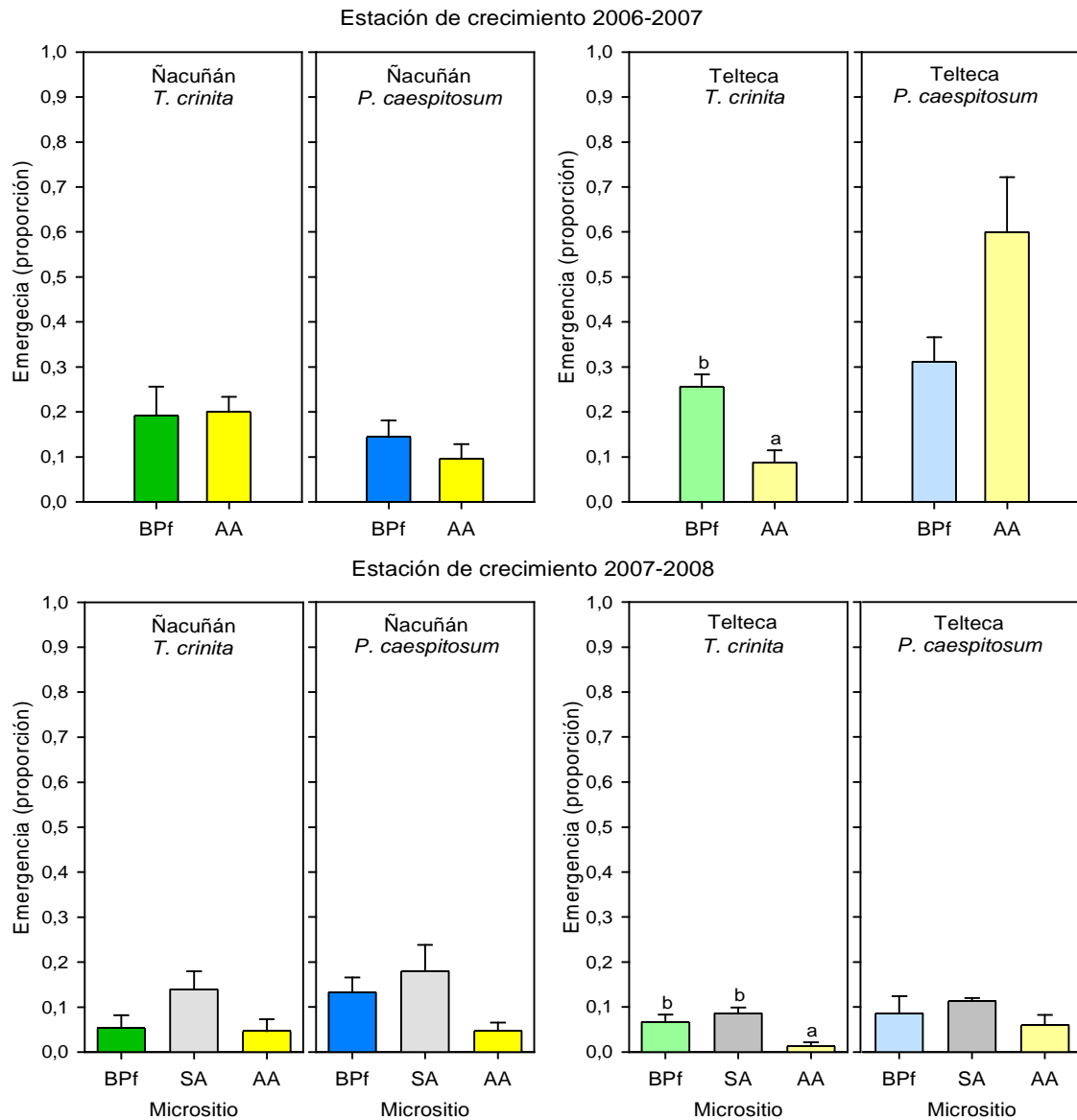
**Tabla 4.2.** Análisis de la Varianza (ANAVA) entre micrositios, de la proporción de plántulas emergidas (Emergencia) y de las plántulas sobrevivientes (Supervivencia) de *T. crinita* y *P. caespitosum* en Ñacuñán y en Telteca en las dos estaciones de crecimiento.

Estación de crecimiento 2006-2007						
	Ñacuñán			Telteca		
	gl	F	p	gl	F	p
<b><i>T. crinita</i></b>						
Emergencia	1	0,01	0,9	1	19,6	<0,01
Supervivencia	1	11,1	<0,01	1	4,2	0,05
<b><i>P. caespitosum</i></b>						
Emergencia	1	0,95	0,4	1	4,6	0,06
Supervivencia	1	3,3	0,1	1	1,3	0,3
Estación de crecimiento 2007-2008						
	Ñacuñán			Telteca		
	gl	F	p	gl	F	p
<b><i>T. crinita</i></b>						
Emergencia	2	2,6	0,1	2	8,5	<0,01
Supervivencia	2	50,5	<0,001	2	0,4	0,6
<b><i>P. caespitosum</i></b>						
Emergencia	2	2,9	0,1	2	1,8	0,4
Supervivencia	2	0,8	0,4	2	3,6	0,03

### 4.3.3. Emergencia y supervivencia de las plántulas

En Ñacuñán la emergencia de ambas especies fue similar entre los micrositios bajo algarrobo y área abierta en la primera estación de crecimiento y entre los micrositios bajo algarrobo, área abierta y sombra artificial en la segunda estación de crecimiento (Figura 4.8 y Tabla 4.2). En Telteca la proporción de plántulas *T. crinita* emergidas fue significativamente mayor en el micrositio bajo algarrobo ( $0,26 \pm 0,03$ ) que en área abierta ( $0,09 \pm 0,03$ ) en la primera estación de crecimiento y mayor en los micrositios bajo algarrobo ( $0,09 \pm 0,01$ ) y sombra artificial ( $0,07 \pm 0,01$ ) que en el área abierta ( $0,01 \pm 0,01$ ) en la segunda estación de crecimiento (Figura 4.8 y Tabla 4.2). La proporción de plántulas emergidas de *P. caespitosum* fue mayor en el micrositio área abierta ( $0,6 \pm 0,12$ ) que bajo el algarrobo ( $0,3 \pm 0,05$ ) en la primera estación de crecimiento (aunque la

diferencia fue marginalmente significativa (Tabla 4.2) y similar en los tres microsítios en la segunda estación de crecimiento (Figura 4.8).



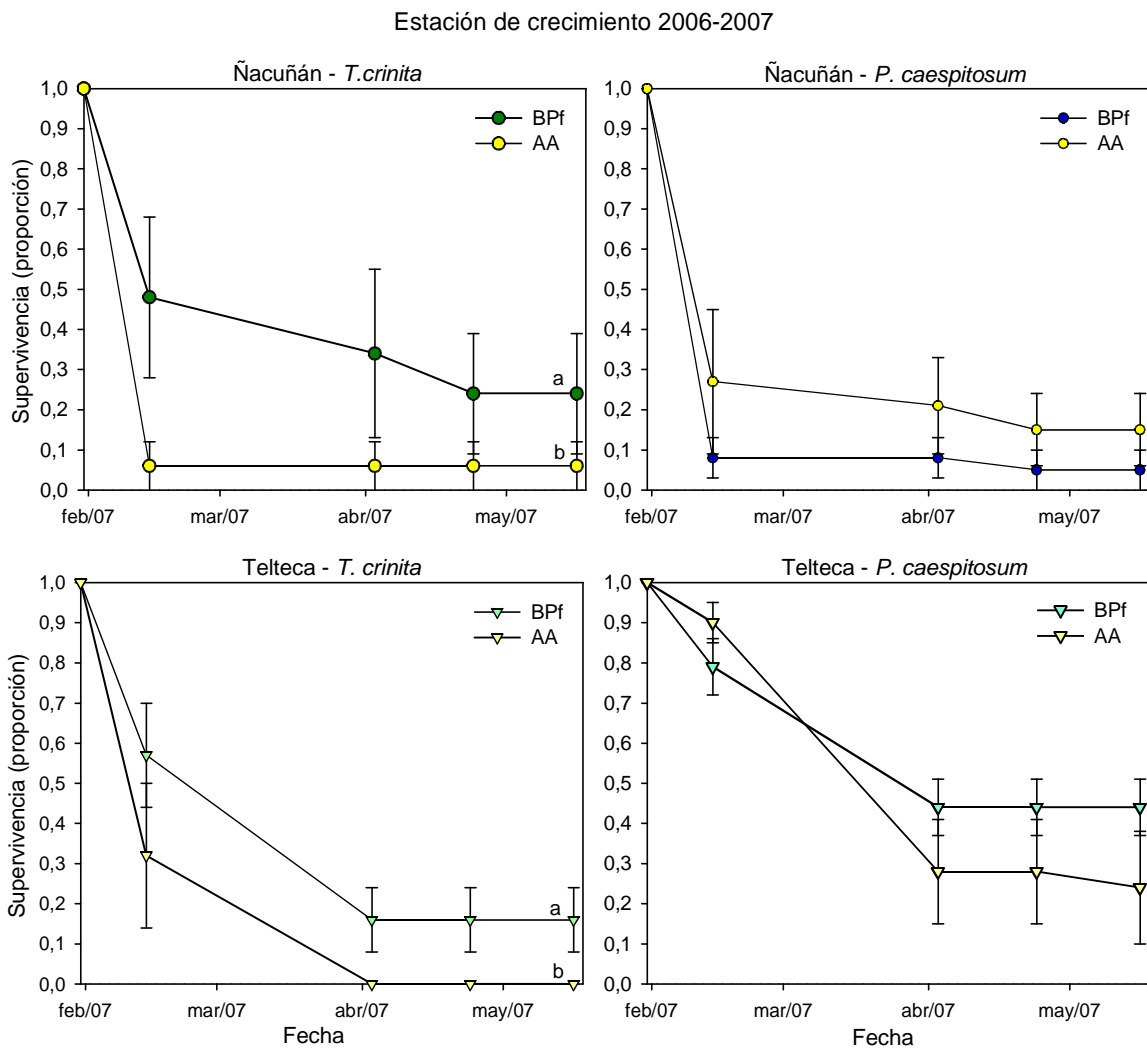
**Figura 4.8.** Proporción de plántulas emergidas de *T. crinita* y *P. caespitosum* en Ñacuñán y en Telteca en las dos estaciones de crecimiento. Letras distintas representan diferencias estadísticas significativas entre microsítios en cada sitio y estación de crecimiento ( $p \leq 0,05$ ).

Las curvas de supervivencia de ambas especies en ambos sitios de estudio (Figura 4.9 y 4.10) muestran una mortalidad muy alta de plántulas durante los primeros quince días luego de emergidas, una disminución de la mortalidad hasta inicio de abril



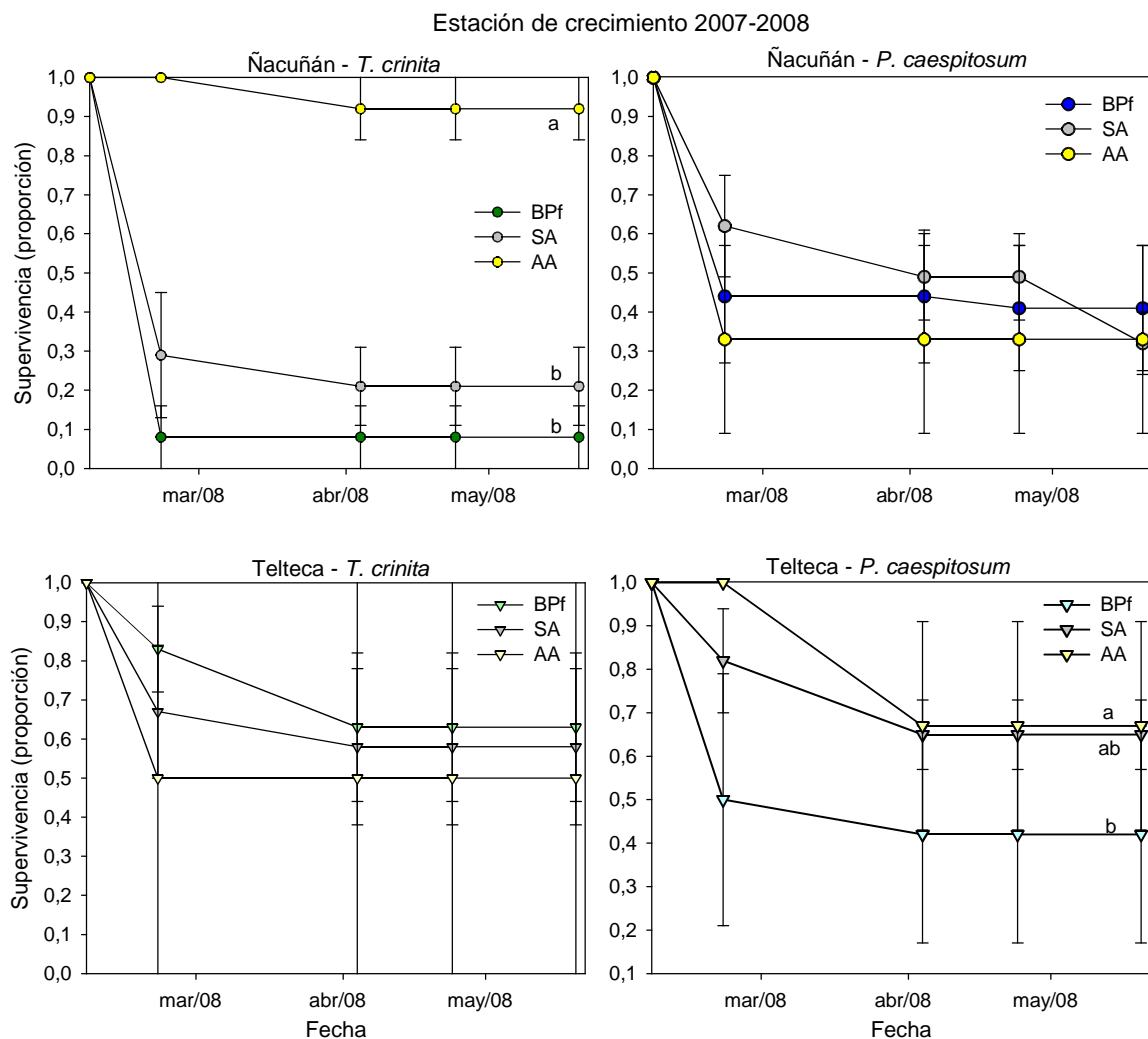
(aproximadamente 60 días posteriores a la emergencia) y desde abril hasta mayo la mortalidad es muy baja o nula.

En la primera estación de crecimiento la supervivencia de las plántulas de *T. crinita* fue mayor en el micrositio bajo algarrobo que en el área abierta en ambos sitios de estudio (Figura 4.9). En cambio la supervivencia de las plántulas de *P. caespitosum* fue similar en los dos micrositios tanto en Ñacuñán como en Telteca (Figura 4.9).



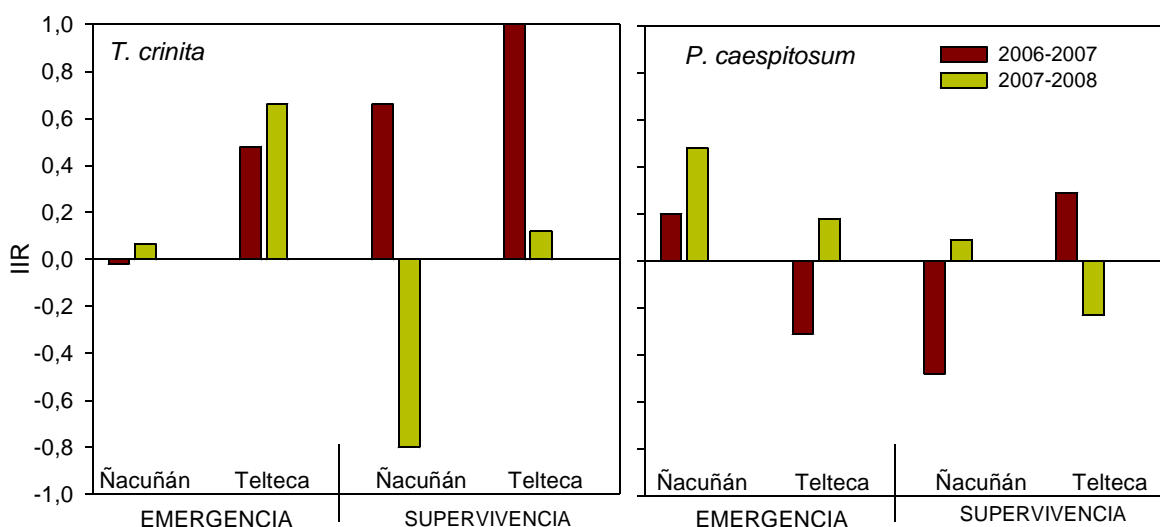
**Figura 4.9.** Curvas de supervivencia de *T. crinita* (paneles a la izquierda) y *P. caespitosum* (paneles a la derecha) en Ñacuñán (paneles superiores) y en Telteca (paneles inferiores) en la estación de crecimiento 2006-2007. Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas entre los micrositios ( $p \leq 0,05$ ).

En la segunda estación de crecimiento, y contrariamente a lo sucedido en la primera, la supervivencia de *T. crinita* fue mayor en el área abierta que en los micrositos bajo algarrobo y sombra artificial en Ñacuñán y similar en los tres micrositos en Telteca (Figura 4.10). Las plántulas de *P. caespitosum* sobrevivieron en igual proporción en los tres micrositos en Ñacuñán, sin embargo en Telteca la mayor supervivencia de las plántulas ocurrió en el micrositio área abierta en comparación con los micrositio bajo el algarrobo y la supervivencia en la sombra artificial presentó valores intermedios (Figura 4.10).



**Figura 4.10.** Curvas de supervivencia de *T. crinita* (paneles a la izquierda) y *P. caespitosum* (paneles a la derecha) en Ñacuñán (paneles superiores) y en Telteca (paneles inferiores) en la estación de crecimiento 2007-2008. Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas entre los micrositos ( $p \leq 0,05$ ).

El Índice de Interacción Relativa (IIR) varía dependiendo de las especies de gramíneas perennes, el sitio y principalmente la estación de crecimiento (Figura 4.11). La emergencia de *T. crinita* no es influenciada por la presencia del algarrobo en Ñacuñán (IIR= -0,02 y 0,06 para la primera y segunda estación de crecimiento respectivamente) pero es favorecida por algarrobo en Telteca (IIR = 0,4 y 0,6 para la primera y segunda estación de crecimiento respectivamente). La influencia del algarrobo sobre la supervivencia de *T. crinita* depende de la estación de crecimiento, favoreciendo notoriamente la supervivencia de las plántulas en ambos sitios durante la primera temporada de estudio (IIR= 0,6 en Ñacuñán y 1 en Telteca). Sin embargo, en la segunda estación de crecimiento el efecto positivo del algarrobo en Telteca fue menor (IIR= 0,12) y negativo en Ñacuñán (IIR=-0,8).

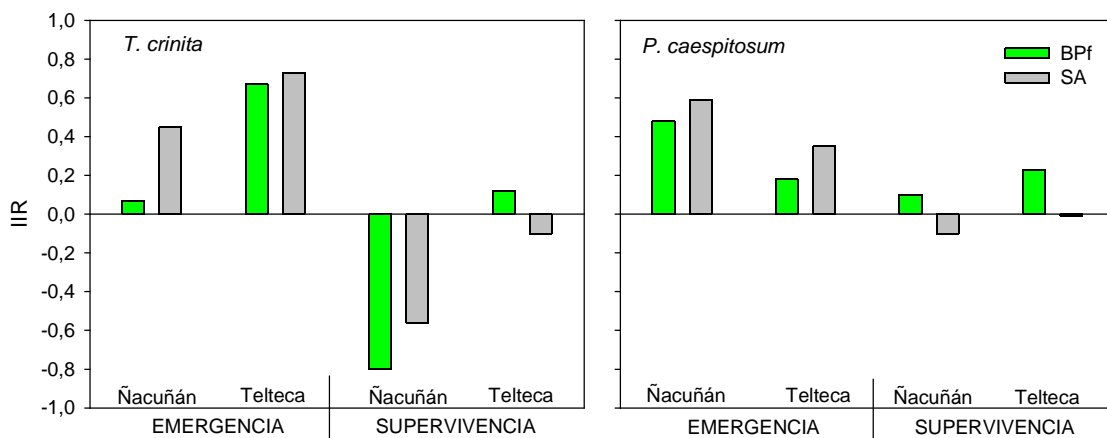


**Figura 4.11.** Índice de Interacción Relativa (IIR) entre el algarrobo y la emergencia y supervivencia de *T. crinita* (paneles a la izquierda) y *P. caespitosum* (paneles a la derecha) en Ñacuñán y en Telteca. Los índices fueron calculados con los valores promedios de los micrositios bajos algarrobo y área abierta presentados en las Figuras 4.8, 4.9 y 4.10.

La emergencia de *P. caespitosum* (Figura 4.11) es favorecida por el algarrobo en Ñacuñán (IIR= 0,2 y 0,48 para cada estación de crecimiento) pero en Telteca el efecto depende de la estación de crecimiento, siendo perjudicada por el algarrobo en la primera estación (IIR= -0,3) y favorecida por el algarrobo en la segunda estación de crecimiento respectivamente (IIR=0,18). Del mismo modo el efecto del algarrobo sobre la supervivencia de las plántulas de *P. caespitosum* depende de la estación de crecimiento y del sitio. En Ñacuñán el efecto fue negativo en la primera temporada de estudio (IIR=-0,5)

y no tuvo efecto en la segunda temporada (IIR=0,09) por el contrario en Telteca el efecto fue positivo en la primera temporada de estudio (IIR= 0,28) y negativo en la temporada siguiente (IIR= -0,23).

La sombra artificial afectó positivamente la emergencia de *T. crinita* y de *P. caespitosum* tanto en Ñacuñán como en Telteca. El índice de interacción relativa de la sombra artificial sobre la emergencia de *T. crinita* en Ñacuñán fue de 0,45 (Figura 4.12), seis veces mayor que el calculado para el micrositio bajo el algarrobo (IIR= 0,07), y en Telteca el efecto de la sombra artificial fue similar al efecto de algarrobo (IIR= 0,73 para la sombra artificial y 0,6 para bajo el algarrobo). De mismo modo, los IIR para la emergencia de *P. caespitosum* en la sombra artificial fue mayor en la sombra artificial que el calculado para el micrositio bajo algarrobo, siendo esta diferencia mayor Telteca que en Ñacuñán. La sombra artificial afecto negativamente la supervivencia de *T. crinita* en ambos sitios de estudio. En Ñacuñán el IIR del efecto de la sombra artificial fue de -0,56, similar al de bajo el algarrobo (IIR= -0,8), en cambio en Telteca el efecto de la sombra artificial fue negativo (IIR= -0,1) y bajo el algarrobo fue de 0,12 (Figura 4.12). Por el contrario, la sombra artificial no influyó sobre la supervivencia de *P. caespitosum* en ninguno de los sitios de estudio (IIR= -0,01 para los dos sitio) en comparación con el efecto positivo del algarrobo en Ñacuñán (IIR= 0,1) y negativo (IIR= -0,2) en Telteca.



**Figura 4.12.** Índice de Interacción Relativa (IIR) en el micrositio bajo algarrobo en la sombra artificial y la emergencia y supervivencia de las dos gramíneas perennes en Ñacuñán y en Telteca para la estación de crecimiento 2007-2008. Los índices fueron calculados con los valores promedios de los micrositios bajos algarrobo, sombra artificial y área abierta presentados en las Figuras 4.8 y 4.10.

## 4.4. Discusión

Tanto en Telteca (sitio árido) como en Ñacuñán (sitio semiárido), los algarrobos generan bajo sus copas diferencias en la radiación fotosintéticamente activa y la temperatura del suelo con respecto a las áreas abiertas circundantes, en concordancia con lo indicado por Rossi y Villagra (2003). Sin embargo, y en contraposición a la hipótesis postulada, el algarrobo no generó diferencias significativas sobre el contenido hídrico del suelo en ninguna de las profundidades estudiadas.

Este efecto de la vegetación sobre la radiación y sobre la temperatura, es el mecanismo de facilitación más frecuentemente reportado (Bonanomi et al. 2011). A su vez, la ausencia del efecto de la vegetación en mejorar las condiciones hídricas del suelo, a través de la disminución de la evaporación del suelo, también es indicada con frecuencia en la literatura (Anderson et al. 2001; Hamerlynck et al. 2011; Bonanomi et al. 2011), pero también existen trabajos que arrojan resultados positivos (Joffre y Rambal 1993; D'Odorico et al. 2007).

Algo similar ocurre cuando analizamos el efecto de *Prosopis* sobre el contenido hídrico del suelo. Hamerlynck et al. (2011) encontraron que *P. velutiana* no mejora el contenido hídrico del suelo bajo su dosel en un sitio con 377 mm de precipitación anual media pero (Schade et al. 2003; Schade y Hobbie 2005) sí encontraron mayor contenido hídrico en el suelo bajo su dosel en un sitio con 700 mm de precipitación anual media.

Las similitudes en el contenido hídrico del suelo bajo los algarrobos y el de las áreas abiertas podrían deberse a que la disminución en la radiación y en la temperatura causada por la sombra del algarrobo no es lo suficientemente importante para causar un efecto sobre el contenido hídrico del suelo y/o a la influencia de las raíces superficiales, tanto de los algarrobos como de las gramíneas perennes, en la absorción de agua del suelo. Las raíces superficiales de los algarrobos exceden 3,5 veces el radio de la copa teniendo una superficie de influencia potencial de hasta 7,1 m del radio (Guevara et al. 2010), permitiendo extraer agua tanto de los micrositos bajo algarrobo como de las áreas abiertas. No obstante debajo de los algarrobos se encuentran las plantas de gramíneas perennes, las cuales tomarían agua de este microsito. La magnitud en las pérdidas de agua del suelo debidas a la evaporación y a la absorción de agua por las plantas debería ser medida en

futuros ensayos para tener una mejor comprensión sobre la influencia del algarrobo como especies estructuradora del Monte.

A pesar de no encontrar diferencias entre micrositios en el contenido hídrico del suelo, en este trabajo sí se encontró un efecto facilitador del algarrobo sobre la emergencia y supervivencia de *T. crinita* y *P. caespitosum*. Este efecto varió según la especie de gramínea perenne, el sitio y la estación de crecimiento.

El algarrobo facilitó la emergencia de *T. crinita* en Telteca en las dos estaciones estudiadas, pero no influyó en Ñacuñán, en concordancia con lo postulado para la hipótesis del gradiente de estrés ambiental, la cual sugiere que el efecto positivo de la especie facilitadora sería más importante en la porción más árida del gradiente (Brooker et al. 2008). Por el contrario el efecto del algarrobo sobre la emergencia de *P. caespitosum* fue positivo en Ñacuñán en ambas estaciones de crecimiento, en cambio, en Telteca el efecto fue negativo para la primera estación de crecimiento y positivo en la estación siguiente. En la primera estación de crecimiento en Telteca durante el periodo transcurrido desde la siembra hasta la emergencia, además de los 52 mm de agua agregados, las semillas recibieron 76 mm de agua a causa de una tormenta que duró cinco días, que desencadenó un alto porcentaje de emergencia en ambos micrositios pero en el caso de *P. caespitosum* la emergencia fue mayor en el área abierta.

La influencia positiva del algarrobo sobre la emergencia de las gramíneas perennes se debería únicamente al efecto del dosel, (i.e. sombra), y no al efecto conjunto del dosel y del suelo, ya que la emergencia en el micrositio sombra artificial fue mayor y/o similar a la registrada bajo el algarrobo. Uno de los mecanismos por los que la sombra del algarrobo facilitaría la emergencia sería por la disminución de la velocidad de desecación del suelo, haciendo que las semillas se mantengan húmedas por más tiempo permitiendo la germinación y evitando la desecación de las plántulas antes de emerger. Aunque este mecanismo no fue directamente medido, porque en este ensayo las mediciones del contenido hídrico del suelo fueron hechas cada vez que se visitaron los sitios (cada 15 o 21 días), algunas de las cuales se hicieron varios días después de un evento de precipitación, cuando el suelo ya estaba seco, no podemos descartar que este mecanismo este actuando sobre las gramíneas perennes.

Otro mecanismo a tener en cuenta, es que la sombra del algarrobo disminuye la temperatura del suelo acercándola a los valores óptimos de germinación de estas especies (Gómez-Aparicio et al. 2005a). En ensayos de laboratorio se estableció que ambas especies de gramíneas perennes germinan entre los 15° y los 40 °C y no germinan a temperaturas mayores a los 45 °C (Greco et al. 2003). Los sensores utilizados en la segunda estación de crecimiento mostraron que la sombra del algarrobo disminuye la amplitud térmica del suelo, principalmente disminuyendo las temperaturas máximas del mediodía (Figura 3.5), las cuales pueden superar los 50°C en Ñacuñán y los 60°C en Telteca.

Una de las hipótesis de trabajo sugiere que los algarrobos favorecerían la supervivencia de ambas especies de gramíneas perennes y que esta facilitación sería mayor en el sitio árido en comparación con el sitio semiárido, sin embargo los resultados fueron diferentes dependiendo de la especie y de la estación de crecimiento. *T. crinita* se comportó dentro de lo esperado debido a que en la primera estación de crecimiento el algarrobo favoreció la supervivencia de las plántulas en ambos sitios de estudio (Figura 4.9) y en la segunda estación de crecimiento el algarrobo favoreció la supervivencia de las plántulas en el sitio árido y fue perjudicial en el sitio semiárido (Figura 4.10). En el caso de *P. caespitosum* la supervivencia fue similar en ambos micrositos en la primera estación de crecimiento pero, en la segunda estación de crecimiento el comportamiento fue opuesto a lo esperado, ya que la supervivencia fue perjudicada por el algarrobo en el sitio árido y no tuvo efecto en el sitio semiárido.

Debido a que el crecimiento de las plantas de las zonas árida ocurre durante los pulsos de precipitación, y que la supervivencia está relacionada con la longitud de los periodos de sequía o periodos entre pulsos de precipitación (Sher et al. 2004), las diferencias entre estaciones en la respuesta de ambas especies de gramíneas perennes se puede explicar por las diferencias en la longitud de los periodos de sequía. En ambos sitios de estudio, durante la primera estación de crecimiento los periodos de sequía fueron mayores a 7 días, perjudicando en menor medida a las plántulas que emergieron bajo los algarrobos. En cambio, en la segunda estación de crecimiento los eventos de precipitación fueron más frecuentes, y en consecuencia más cortos los periodos de sequía (menores a 7 días), favoreciendo a las plántulas que emergieron en las áreas abiertas.

La disminución de la radiación causada por la sombra del algarrobo puede reducir la apertura estomática de las plántulas que se encuentran debajo de su copa reduciendo así su transpiración (Taiz y Zeiger 2010). A su vez, el algarrobo, al disminuir la temperatura puede también disminuir el gradiente de presión de vapor y de potencial agua entre la planta y el micrositio, disminuyendo la pérdida de agua en comparación con las plantas de las áreas abiertas. Estos efectos, en forma combinada, permitirían que ante periodos de sequía prolongados, como los ocurridos durante la primera estación de crecimiento, las plántulas de gramíneas perennes que están debajo de los algarrobos se encuentren en mejores condiciones hídricas que las plántulas de las áreas abiertas y de este modo poder sobrevivir hasta el próximo evento de precipitación.

Por el contrario en la segunda estación de crecimiento, los eventos de precipitación fueron frecuentes y en consecuencia el contenido hídrico del suelo entre los 10 y los 15 cm de profundidad fue en aumento, siendo mayor en el micrositio área abierta que bajo los algarrobos (Figura 4.7 entre 1° y 2° fecha de muestreo en Telteca y 1° fecha en Ñacuñán), lo que favoreció la supervivencia en las áreas abiertas en contraposición con el micrositio bajo algarrobo.

Esta variación interanual de las precipitaciones no afectó de igual manera a ambas especies de gramíneas perennes. La supervivencia de *T. crinita* fue favorecida por la presencia del algarrobo en ambas estaciones de crecimiento en el sitio árido, indicando que el algarrobo sería de importancia para el establecimiento de esta especie, en cambio en el sitio semiárido el algarrobo facilita la supervivencia de *T. crinita* únicamente cuando los periodos de sequía son prolongados. Por otro lado, la presencia del algarrobo favorecería la supervivencia de *P. caespitosum* únicamente en el sitio árido cuando los periodos de sequía son largos. Estas diferencias podrían deberse a variaciones en las estrategias de adaptación a la sequía, por ejemplo en la distribución radical de las plántulas (que *P. caespitosum* tenga un sistemas más profundo que *T. crinita*) o a que las plántulas de *P. caespitosum* puedan usar agua a potenciales más bajos que las plantas de *T. crinita*. Sin embargo estas dos conjeturas deben ser estudiadas para poder tener una mejor comprensión de la repuesta diferencial de estas dos especies. Por otro lado la ausencia de un efecto del algarrobo sobre las plántulas de gramíneas perennes en el micrositio bajo algarrobo en la estación de crecimiento más húmeda podría deberse a la disminución en la cantidad de luz que le llega a las plántulas, ya que Cavagnaro y Trione (2007) encontraron una reducción del 60% en la



biomasa de plantas adultas de *T. crinita* que crecieron bajo una radiación PAR de 777  $\mu\text{einsteins seg}^{-1}\text{m}^{-2}$ , la cual es levemente superior a la registrada bajo los algarrobos en ambos sitios de estudio, en comparación con las que crecieron al sol.

En las zonas áridas los eventos de establecimiento de la vegetación son esporádicos debido, entre otros factores, a la alta mortalidad de plántulas (Bowers et al. 2004). Los bajos valores de emergencia (aun cuando los porcentajes de viabilidad de las semillas fueron cercanos al 80 % en la primera estación de crecimiento y del 40 % en la segunda estación) y la baja supervivencia de las plántulas registradas en este ensayo concuerdan con la idea que en el Monte central el establecimiento de las gramíneas perennes ocurre en años húmedos (Marone et al. 2000a; Bertiller et al. 2009). Las modificaciones microambientales generadas por los algarrobos, a través de la disminución de la radiación y la temperatura, ganarían importancia en los años secos, ya que favorece la emergencia y sirve como “refugio” de las plántulas en los periodos sin lluvias.

Si bien las ideas originales sobre el cambio en la intensidad de la facilitación a lo largo de un gradiente de estrés ambiental (“hipótesis del gradiente de estrés ambiental”) postulan que para que ocurra la facilitación, es necesario que la especie que facilita (facilitadora o benefactora) aumente la disponibilidad del recurso que limita la productividad del ambiente (Bertness y Callaway 1994; Tielbörger y Kadmon 2000a; Lortie y Callaway 2006), actualmente se sugiere que la variación de un regulador, como la temperatura, también sería un mecanismo que beneficia el establecimiento de las plantas en las zonas áridas (Bonanomi et al. 2011) y a su vez que la importancia de este mecanismo cambia a lo largo del gradiente de estrés ambiental (Maestre et al. 2009). En las zonas áridas, donde el recurso agua se presenta como eventos esporádicos que desencadenan los pulsos de crecimiento de las plantas, la sombra le permitiría a las plantas beneficiadas “resistir” en mejores condiciones (debido a una menor pérdida de agua) los periodos de sequía que tienen lugar entre los eventos de lluvias (Chesson et al. 2004b; Sher et al. 2004; Jankju 2008). Los cambios en la intensidad de la facilitación, tanto espaciales como temporales, podrían deberse a que en los sitios áridos (o en los años secos) los eventos de precipitación serían más pequeños y los periodos de sequía más largos, pudiendo sobrevivir aquellas especies que pueden soportar mejor la sequía. Por el contrario, en un sitio semiárido (o en un año húmedo) los eventos de precipitación son mayores y los periodos de sequía más cortos siendo menos importante la facilitación por

parte de la vegetación ya establecida. Sin embargo, cuando los periodos de sequía son muy largos las plantas facilitadas mueren, a pesar de la facilitación, lo que explica por qué en sitios muy áridos no se registren fenómenos de facilitación (Holmgren y Scheffer 2010).

En conclusión, una vez que la germinación de las gramíneas perennes es desencadenada a causa de un evento de precipitación mayor a 35 mm, la sombra del algarrobo favorece la emergencia de las plántulas de estas y permite que sus plántulas sobrevivan en mejores condiciones hídricas durante los periodos de sequía. Si embargo cuando los eventos de precipitación son frecuentes la sombra del algarrobo perjudica la supervivencia de las plántulas.

## Capítulo 5

# Efecto de los nutrientes y de la luz sobre la emergencia y crecimiento de gramíneas perennes *T. crinita* y *P. caespitosum*

Arbolito deshojado  
¿qué sombra me puedes hacer?  
Sólo las nubes del cielo  
cuando comienza a llover

(Coplas, Eulogia Tapia)

## 5.1. Introducción

En las zonas áridas, los procesos biológicos, tales como la germinación de las semillas y el crecimiento de las plantas, se produce como respuesta a eventos de precipitación de un tamaño determinado (Schwinning y Sala 2004; Ogle y Reynolds 2004). Debido a esto, la emergencia y crecimiento de las plantas se producen cuando el agua está disponible, y siguiendo la ley del mínimo de Justus von Liebig, es plausible pensar que durante el pulso de crecimiento el factor ambiental que podría estar limitando el crecimiento de las plantas es otro, distinto del agua (Gea-Izquierdo et al. 2009).

La disponibilidad de nutrientes en el suelo, principalmente la disponibilidad de nitrógeno, es considerado el factor ambiental que, después del agua, limita el crecimiento de las plantas en las zonas áridas (Carrera et al. 2009; Yahdjian et al. 2011). En este aspecto los árboles generan bajo su dosel “islas de fertilidad” debido a que aportan materia orgánica al suelo y generan condiciones microclimáticas que favorecen la descomposición de esa materia orgánica aumentando la disponibilidad de nitrógeno en el suelo (Aguilar y Sala 1999; Guevara et al. 2000; Austin et al. 2004; Maestre et al. 2006a). Este mayor aporte de materia orgánica mejora la retención de agua en el suelo, favoreciendo el establecimiento de las plántulas del estrato herbáceo, y la mayor disponibilidad de nitrógeno favorece el crecimiento de estas (Xiong y Nilsson 1999; Bonanomi et al. 2007). A su vez aquellos árboles que pertenecen a la familia de las leguminosas realizan un mayor aporte de nitrógeno como consecuencia de su asociación con *Rhizobium* (Briskin 2010).

Sin embargo, para las plantas del estrato herbáceo crecer en estas “islas de fertilidad” acarrea el coste de crecer con menos cantidad de luz debido a la interceptación producida por el dosel de los árboles. Si bien en las zonas áridas la luz no es considerada un factor limitante para las plantas, aquellas plantas que crecen bajo la sombra de los árboles reciben menor intensidad lumínica. Esto puede generar diferencias, en primer lugar sobre la tasa de crecimiento, la distribución de los fotoasimilados y, en última instancia, en la capacidad reproductiva de la planta (Maestre et al. 2003b; Valladares y Niinemets 2008). Este efecto perjudicial sería aún más importante en las plantas del estrato herbáceo que poseen mecanismo fotosintético C4 (Gowik y Westhoff 2011).

En los bosques abiertos del desierto del Monte central, *Prosopis flexuosa* es una de las especies que mayor cantidad de materia orgánica aporta al suelo (Alvarez et al. 2009) y, por esto, los suelos bajo su dosel poseen mayor cantidad de nutrientes que las áreas abiertas circundantes (Rossi y Villagra 2003; Miner et al. 2010), generando un ambiente propicio para el establecimiento de otras especies. Sin embargo, el establecimiento bajo los algarrobos presenta la desventaja que el dosel de los mismos intercepta hasta el 65% de la luz fotosintéticamente activa (PAR por sus siglas en inglés) lo cual podría afectar el crecimiento de las plantas, más aún, en el caso de las gramíneas perennes con metabolismo fotosintético C4. Estudios previos indican que intensidades de luz similares a las registradas debajo de la copa de los algarrobos afectaría la acumulación de biomasa en plantas adultas de *Trichloris crinita* (Cavagnaro y Trione 2007), aunque su influencia sobre las etapas tempranas del establecimiento no ha sido estudiada. Este aspecto podría ser el determinante de la distribución espacial de las plantas adultas, tema de estudio de la presente tesis.

En base a lo considerado anteriormente, se podría postular que durante los pulsos de crecimiento, cuando el agua no es el factor limitante, el crecimiento de las gramíneas perennes dependerá del balance entre el efecto positivo de micrositios con mayor disponibilidad de nutrientes y el efecto negativo de micrositios con menor disponibilidad de luz, características del ambiente generado por *P. flexuosa*.

La cantidad de materia orgánica y la actividad microbiana del suelo necesaria para la mineralización del nitrógeno esta positivamente relacionada con las precipitaciones anuales (Austin et al. 2004). Por esto, es plausible pensar que en el Monte central el efecto de las islas de fertilidad creada por los algarrobos sería más importante para el establecimiento de las gramíneas perennes en los sitios más áridos del gradiente ambiental, esto es Telteca. Por otro lado, Abril et al. (2009) señalan que en Ñacuñán las diferencias entre los suelos de los micrositios bajo algarrobo y los suelos de las áreas abiertas son bajas, debido a que en este sitio las áreas abiertas presentan una alta cobertura de gramíneas perennes que aportan materia orgánica al suelo, lo que disminuiría la importancia relativa de las islas de fertilidad generadas por los algarrobos. A su vez en Ñacuñán, la distribución espacial de las gramíneas perennes, afuera de la influencia de los algarrobos, hace pensar que la luz, y no los nutrientes, es el factor que limita el establecimiento de las gramíneas perennes cuando hay buena disponibilidad hídrica.

### **5.1.1. Hipótesis**

El efecto facilitador de *P. flexuosa* sobre de las etapas tempranas del establecimiento de las gramíneas perennes dependerá del balance entre el efecto positivo de una mayor disponibilidad agua y de nutrientes y el efecto negativo de una menor disponibilidad de luz, características del micrositio generado por *P. flexuosa*. Durante los pulsos de crecimiento, cuando hay buena disponibilidad hídrica y el agua deja de ser un factor limitante, el efecto negativo producido por la disponibilidad de luz regula las etapas tempranas del establecimiento de las gramíneas perennes del Monte central.

Las predicciones asociadas a estas hipótesis son:

- a) Cuando el agua no es limitante, el crecimiento de las plántulas que emergieron en condiciones de luz similares a las áreas abiertas será mayor que las que crecieron en condiciones similares a la sombra de *P. flexuosa*.
- b) En iguales condiciones de luz, las plántulas que emergieron en los suelos con mayor fertilidad (suelos similares a los encontrados bajo *P. flexuosa*) acumularan mayor biomasa que las que crecieron en suelos con menor fertilidad (similares a los del micrositio área abierta).

### **5.1.2. Objetivos**

Conocer el efecto de *Prosopis flexuosa*, al modificar la disponibilidad de luz y nutrientes, en la emergencia y crecimiento de plántulas de las gramíneas perennes *Trichloris crinita* y *Pappophorum caespitosum* en condiciones de buena disponibilidad hídrica.

## **5.2. Materiales y métodos**

### **5.2.1. Diseño experimental**

Para poner a prueba la predicción planteada, se llevó a cabo un ensayo en condiciones semicontroladas en la Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo en el departamento de Luján de Cuyo (Mendoza). Se utilizó una estructura metálica de 8 m de largo por 6 m de ancho recubierta en su parte superior con una tela antigranizo cristal y una de las mitades de la estructura también estaba cubierta con una tela media sombra con 65% de interceptación de la luz (Figura 5.1), generándose una intensidad lumínica cercana a los  $400 \mu\text{einsteins m}^{-2} \text{seg}^{-1}$  al medio día en verano, la cual coincide con los valores registrados bajo el dosel de los algarrobos presentados en el capítulo anterior. Cada mitad de la estructura constituyó uno de los niveles del tratamiento cantidad de luz, con los niveles: sol (la mitad con tela antigranizo solamente) y sombra (la mitad con tela antigranizo más tela media sombra).



**Figura 5.1.** Estructura en la cual se llevó a cabo el ensayo de nutrientes y luz.

Para conocer el efecto de los nutrientes del suelo sobre la emergencia y crecimiento de las plántulas de *T. crinita* y *P. caespitosum* se usó suelo proveniente de Ñacuñán y de Telteca de los microsítios bajo algarrobo y área abierta, por esto los niveles del tratamiento suelo fueron: bajo *P. flexuosa* de Telteca (BPf-Te), bajo *P. flexuosa* de Ñacuñán (BPf-Ña), área abierta de Telteca (AA-Te) y área abierta de Ñacuñán (AA-Ña).

Los suelos se recolectaron de Ñacuñán y Telteca, dos meses antes del inicio del ensayo (diciembre de 2010 y 2011), eligiendo cuatro individuos de algarrobos (para los tratamientos Bajo *P. flexuosa*) y sus correspondientes áreas abiertas, extrayendo de cada micrositio una bolsa de 25 kg de suelo superficial (hasta 10 cm de profundidad), las cuales fueron homogeneizadas antes de iniciar el llenado de las macetas. Previamente, se tomaron dos muestras de suelo de cada tratamiento y se determinó: textura (método Bouyoucus; Bouyoucos 1962), porcentaje de materia orgánica (usando la técnica Walkley-Smolik; Walkley y Black 1934), contenido de nitrógeno total (método de Kjeldahl; Bremner 1960), fósforo total (a partir de la relación 1: 10 mg kg<sup>-1</sup> de la extracción carbónica; Nijensohn et al. 1972), potasio intercambiable (por el método de extracción de equilibrio con acetato de amonio 1 Normal; Pratt y Morse 1954) y conductividad eléctrica (por conductometría de extracto saturado). Estos análisis fueron llevados a cabo en la cátedra de Edafología de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Cuyo.

Los niveles del tratamiento suelo se dispusieron aleatoriamente dentro de cada parcela del tratamiento de luz correspondiente a los niveles sol y sombra. Para cada una de las especies de gramíneas perennes se usaron 15 repeticiones de cada combinación de tratamientos (es decir 2 tratamientos de luz x 4 tratamientos de suelo x 15 repeticiones), en total se usaron 120 réplicas por especie. El ensayo se inició a mediados de febrero y se concluyó a mediados de mayo del 2010 y se repitió durante igual temporada en el año 2011.

Se usaron macetas plásticas de 16 cm de diámetro y 17 cm de altura, las que se llenaron con 2 kg de un suelo de base extraído de la zona y se completaron con 5 cm de suelo del tratamiento correspondiente. El suelo de base poseía una textura arenosa, su contenido en materia orgánica era de 0,48 % ( $\pm 0,05$ ) y el contenido de nitrógeno total era de 301 mg kg<sup>-1</sup> ( $\pm 63$ ).

En cada maceta se sembraron 35 semillas de la especie correspondiente en el año 2010 y 25 semillas al año siguiente, a una profundidad de 0,5 cm según lo determinado por Tironi et al. (2003) para estas especies. Luego de la siembra las macetas se regaron con 700 ml de agua (lo que equivale a un pulso de precipitación de 35 mm) y posteriormente fueron regadas una vez por semana con una cantidad de agua equivalente al 50% de la capacidad de la maceta (aproximadamente 300 ml).



La proporción de plántulas emergidas en cada tratamiento (n=15) fue calculada con el número máximo de plántulas emergidas durante los primeros 20 días después de siembra (DDS).

Con el fin de reducir la competencia intraespecífica, aproximadamente a los 20 días DDS se ralearon las plántulas dejando 5 en cada maceta, y a los 48 DDS se realizó un nuevo raleo dejando una plántulas por maceta. A final del ensayo (a los 76 DDS) se cortaron las plántulas de 7 repeticiones de cada tratamiento y se llevaron a estufa a 60 °C hasta peso constante para determinar su biomasa aérea final en cada tratamiento. A las plántulas de las 8 repeticiones restantes por tratamiento se les contaron todos los macollos que surgieron del tallo principal.

En el ensayo del año 2011, y con el objetivo de conocer si las plántulas de los distintos tratamientos tenían una partición de asimilados diferencial a los distintos órganos, se pesaron por separado las cañas, hojas y espigas (previamente secadas en estufa a 60° C hasta peso constante). Posteriormente se calculó la relación biomasa de hojas / biomasa de cañas (debido al bajo número de plantas que produjeron espigas no se pudieron calcular otras relaciones entre los órganos). También a estas plántulas se les determinó el porcentaje de nitrógeno de cada uno de los órganos (por método de Kjeldahl), lo cual, debido al pequeño tamaño de las plántulas, sólo se pudo obtener un único dato para cada uno de los tratamientos.

Por las características de la estructura empleada para el ensayo, no se pudo manipular la temperatura de ambos tratamientos de luz, ni evitar que las lluvias mojaran el ensayo, por esta razón se registraron las variables ambientales: temperatura atmosférica media diaria, temperatura del suelo en los tratamientos de sol y sombra y precipitaciones diarias, para conocer su comportamiento a lo largo del ensayo. Los datos de temperatura atmosférica media diaria y precipitación diaria se obtuvieron de la estación meteorológica instalada en la Facultad de Ciencias Agrarias. Las temperaturas de los suelos en los tratamientos de sol y sombra se registraron con sensores de temperatura (TC1047A de Microchip Inc) los cuales estuvieron enterrados subsuperficialmente (menos de 1 cm de profundidad) en macetas ubicadas en el centro de cada uno de los tratamientos de luz.

### **5.2.2. Análisis estadístico**

Los datos fueron analizados usando Análisis de la Varianza (ANAVA), utilizando Modelos Lineales Generalizados para el ajuste de los modelos (para la proporción de emergencia se utilizó una distribución logística y se corrigió la dispersión de los datos usando una distribución quasibinomial, para la biomasa final se uso una distribución logarítmica y para el número de macollos una distribución Poisson; (Zuur et al. 2009; Logan 2010). Los análisis se realizaron usando el programa R (R Development Core Team 2011a).

Las propiedades de los cuatro tratamientos del suelo no fueron analizadas estadísticamente debido al bajo número de repeticiones (n=2).

Debido a que los valores de contenido de materia orgánica y nitrógeno total de los suelos usados en el año 2010 fueron mayores que los valores medidos en el año 2011 (ver resultados) los datos obtenidos en cada año se analizaron separadamente. A causa de que en el diseño del experimento el tratamiento suelo esta anidado dentro del tratamiento luz, para el análisis estadístico los tratamientos fueron luz y luz-suelo.

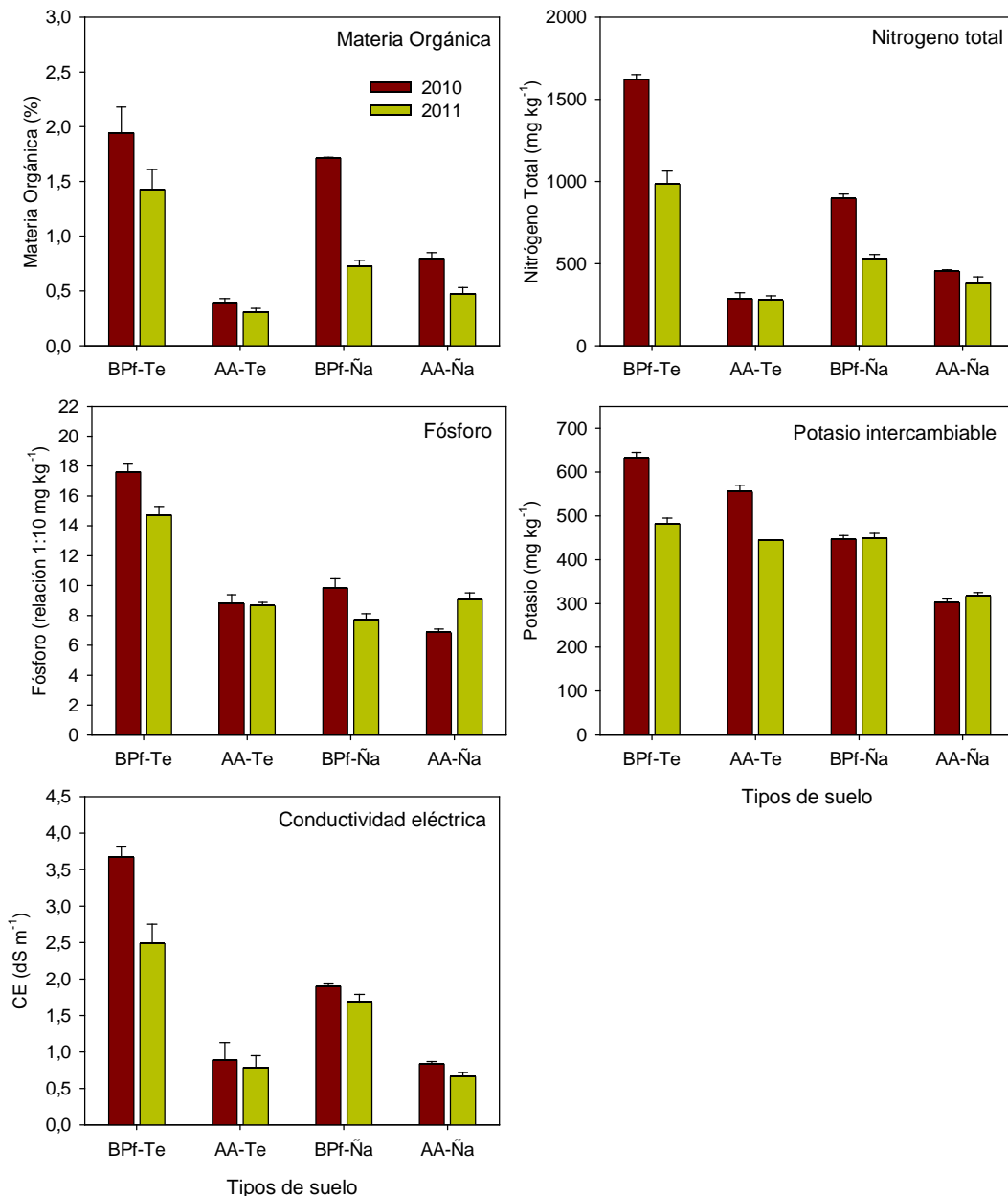
Los datos del porcentaje de nitrógeno presentes en los órganos de las plantas no fueron analizados estadísticamente debido a que se junto el material cosechado de las plantas de las 7 repeticiones para obtener el peso mínimo necesario para realizar las determinaciones.

Todos los resultados son expresados como media  $\pm$  error estándar.

## **5.3. Resultados**

### **5.3.1. Descripción de los suelos**

Los diferentes suelos usados en los ensayos poseen textura arenosa con excepción del suelo proveniente del micrositio bajo algarrobo de Ñacuñán (BPf-Ña) cuya textura fué franco arenosa. Los valores de materia orgánica, nitrógeno total, fósforo, potasio intercambiable y conductividad eléctrica fueron mayores en los suelos provenientes de los micrositios bajo algarrobo que en los suelos de las áreas abiertas (Figura 5.2).



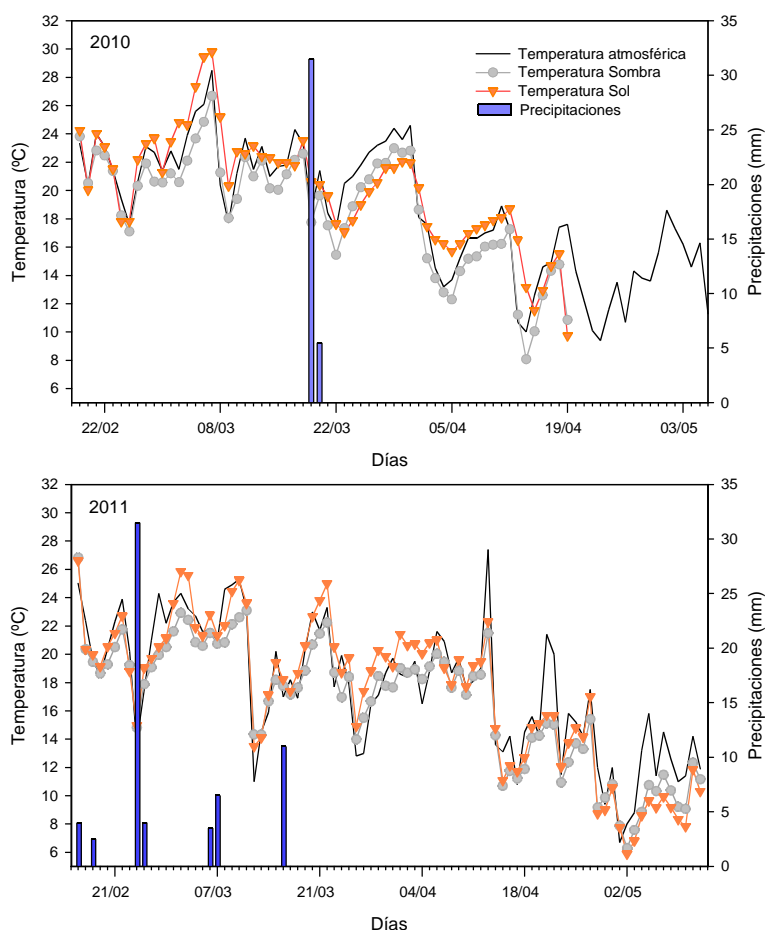
**Figura 5.2.** Contenidos de materia orgánica (%), nitrógeno total ( $\text{mg kg}^{-1}$ ), fósforo ( $\text{mg kg}^{-1}$ ), potasio intercambiable ( $\text{mg kg}^{-1}$ ) y conductividad eléctrica ( $\text{dS m}^{-1}$ ) de los tratamientos de suelo usados en los ensayos del 2010 y 2011.

El contenido de materia orgánica, de nitrógeno total y la conductividad eléctrica fueron mayores en el suelo bajo algarrobo de Telteca (BPf-Te), seguido por el suelo del micrositio bajo algarrobo de Ñacuñán (BPf-Ña), el del micrositio área abierta de Ñacuñán (AA-Ña) y el micrositio área abierta de Telteca (AA-Te). El contenido de fósforo fue mayor en el tratamiento BPf-Te y los restantes tratamientos presentaron valores similares. El potasio intercambiable fue mayor en los suelos provenientes de Telteca que en los suelos de

Ñacuñán y, dentro de éstos, los suelos del micrositio bajo algarrobo presentaron mayor potasio intercambiable que los de las áreas abiertas. Los suelos usados en el ensayo del 2010 presentaron mayores valores de todas las variables analizadas que los usados en el ensayo del 2011.

### 5.3.3. Características meteorológicas

La temperatura atmosférica media diaria fue de 18,6 °C en el año 2010 y de 17,7 °C el año siguiente (Figura 5.3). La temperatura media diaria del suelo en las macetas que estuvieron en la sombra fue entre 1 y 2 °C menor que la temperatura media del suelo de las macetas que estuvieron al sol (Figura 5.3).



**Figura 5.3.** Temperatura media diaria atmosférica y del suelo de los tratamientos sol y sombra y precipitaciones registradas durante el transcurso del ensayo en el año 2010 (panel superior) y 2011 (panel inferior).

Durante el ensayo llevado a cabo en el año 2010 se registraron solamente dos eventos de precipitación de 31,5 y 5,5 mm a mediados de marzo. El año siguiente se registraron 7 eventos de precipitación, que sumaron un total 63 mm (Figura 5.3).

#### **5.3.4. Emergencia y crecimiento de las plántulas**

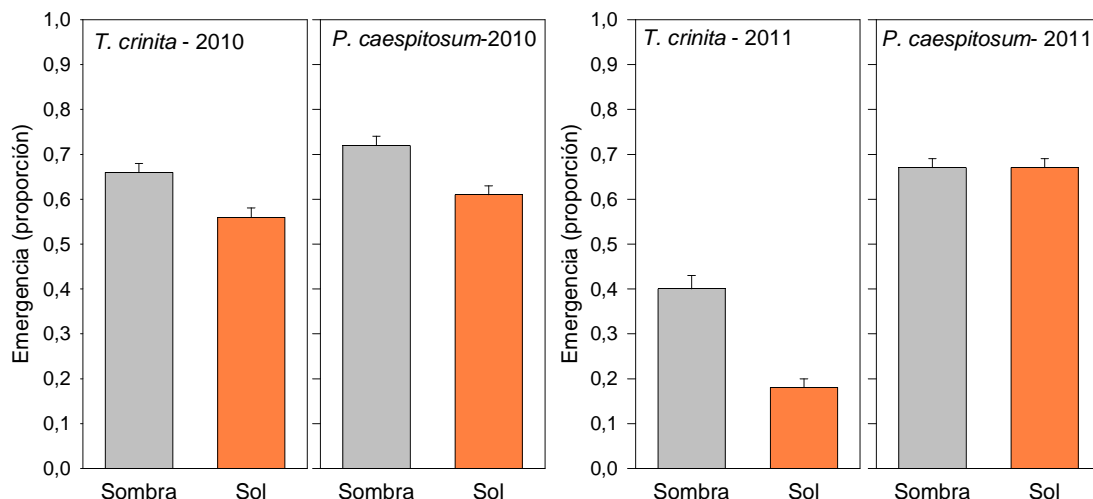
Para una mejor visualización de los resultados de emergencia, biomasa y número de macollos de las plántulas, se ordenaron los tratamientos de suelo en función de los contenidos decrecientes de materia orgánica y de nitrógeno total, quedando de la siguiente manera: BPf-Te > BPf-Ña > AA-Ña > AA-Te.

La emergencia de las plántulas de ambas especies de gramíneas perennes fue afectada por la luz y por el factor conjunto luz-suelo en el primer año de estudio. En el año 2011, la emergencia de *T. crinita* fue afectada por luz y por el factor conjunto luz-suelo, mientras que la emergencia de *P. caespitosum* no fue afectada por ninguna de las dos variables (Tabla 5.1). La biomasa final de ambas especies de gramíneas perennes fue afectada por la luz y por el factor conjunto luz-suelo tanto en el año 2010 como en el 2011 (Tabla 5.1). La luz influyó sobre el número de macollos final tanto de *T. crinita* como de *P. caespitosum* en los dos años de estudio. En cambio el factor conjunto luz-suelo influyó sobre el número de macollos de *T. crinita* únicamente en el año de 2010 y de *P. caespitosum* solo en el año 2011 (Tabla 5.1).

**Tabla 5.1.** Resultado del Análisis de la varianza (ANAVA) de la emergencia (proporción), biomasa final y número de macollos de *T. crinita* y *P. caespitosum* en los dos años que se llevó a cabo el ensayo.

Emergencia							
		2010			2011		
	Fuente de variación	g.l.	F	p	g.l.	F	p
<i>T. crinita</i>	Luz	1	14,8	<0,001	1	48,7	<0,001
	Luz-Suelo	6	4,1	<0,001	6	5,2	<0,001
<i>P. caespitosum</i>	Luz	1	21,1	<0,001	1	0,09	0,9
	Luz-Suelo	6	3,6	<0,01	6	0,46	0,8
Biomasa Final							
		2010			2011		
	Fuente de variación	g.l.	F	p	g.l.	F	p
<i>T. crinita</i>	Luz	1	179,5	<0,001	1	80,7	<0,001
	Luz -Suelo	6	42,3	<0,001	6	4,2	<0,001
<i>P. caespitosum</i>	Luz	1	50,2	<0,001	1	53,5	<0,001
	Luz -Suelo	6	9,6	<0,001	6	4	<0,01
Número de macollos							
		2010			2011		
	Fuente de variación	g.l.	F	p	g.l.	F	p
<i>T. crinita</i>	Luz	1	88,2	<0,001	1	21,8	< 0,001
	Luz -Suelo	6	6,3	<0,001	6	2,6	0,03
<i>P. caespitosum</i>	Luz	1	29	<0,001	1	47,4	<0,001
	Luz -Suelo	6	5,2	0,04	6	4	<0,01

En el año 2010, la proporción de plántulas emergidas de ambas especies fue mayor en el tratamiento sombra ( $0,66 \pm 0,02$  para *T. crinita* y  $0,72 \pm 0,02$  para *P. caespitosum*) que en el sol ( $0,56 \pm 0,02$  y  $0,61 \pm 0,02$  respectivamente, Figura 5.4). Al año siguiente, nuevamente la emergencia de *T. crinita* bajo la sombra fue mayor que en sol ( $0,56 \pm 0,02$  y  $0,18 \pm 0,02$  para la sombra y el sol respectivamente) sin embargo la emergencia de *P. caespitosum* fue igual en la sombra que en el sol ( $0,67 \pm 0,02$  para ambos tratamientos).



**Figura 5.4.** Proporción de emergencia de plántulas de *T. crinita* y *P. caespitosum* en los tratamientos de luz: sombra y sol en los dos años de estudio. Las diferencias entre tratamientos son significativas ( $p \leq 0,05$ ) excepto para *P. caespitosum* en el año 2011.

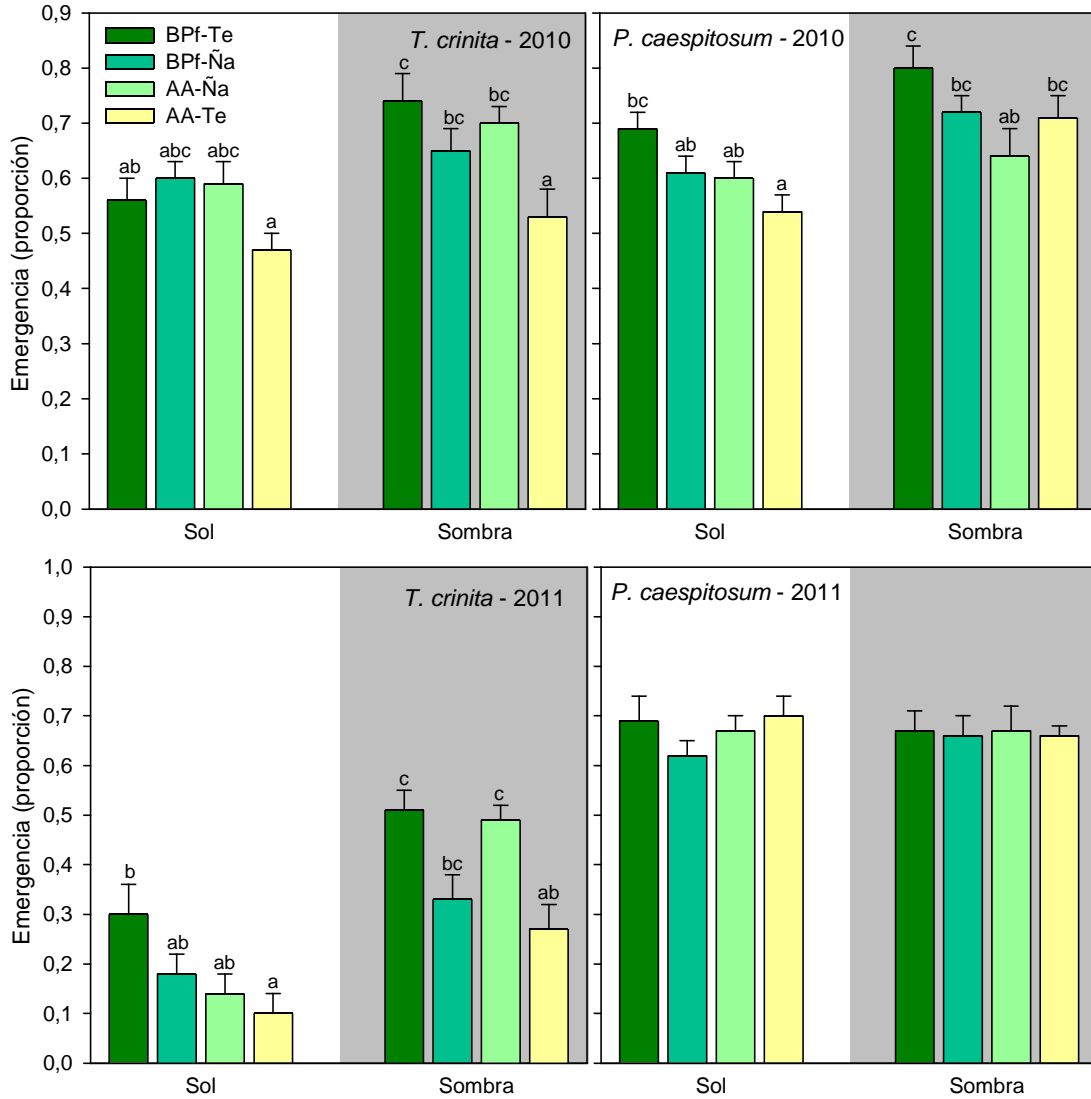
Con respecto al factor luz-suelo (Figura 5.5), en el año 2010 las mayores emergencias de plántulas de *T. crinita* se produjeron en la sombra en los tratamientos BPf-Ña, AA-Ña y Bpf-Te (con emergencias mayores al 0,65), seguidas por los tratamientos al sol en los suelos BPf-Te, AA-Ña y BPf-Ña (con emergencias entre el 0,55 a el 0,60) y los suelos AA-Te, tanto al sol como a la sombra, presentaron la menor proporción de emergencia (menor al 0,55).

La mayor emergencia de plántulas de *P. caespitosum* (Figura 5.5) también ocurrió en el tratamiento a la sombra en el suelo Bpf-Te (al igual que para *T. crinita*). Los tratamientos al sol con suelo BPf-Te y sombra en los suelos AA-Te y BPf-Ña presentaron una proporción de emergencia cercana al 0,71, los tratamientos al sol en los suelos AA-Ña y BPf-Ña y sombra en suelo AA-Ña presentaron proporciones entre el 0,60 y el 0,65 y el tratamiento al sol en el suelo AA-Te presentó la menor proporción de plántulas emergidas.

Al año siguiente, la mayor emergencia de plántulas de *T. crinita* (Figura 5.5) ocurrió en los tratamientos a la sombra en suelos AA-Ña y BPf-Te ( $0,49 \pm 0,03$  y  $0,51 \pm 0,04$  respectivamente). Los tratamientos al sol con el suelo más rico en nutrientes (BPf-Te) y sombra en suelo BPf-Ña presentaron valores cercanos al 0,31. Los tratamientos a la sombra en suelo AA-Te y al sol en los suelos AA-Ña y BPf-Ña con proporciones entre 0,27

y 0,14. Nuevamente la menor emergencia de *T. crinita* se produjo en el tratamiento sol en el suelo más pobre en nutrientes (AA-Te).

La emergencia de *P. caespitosum* fue similar en los distintos tipos luz-suelos (Figura 5.5).

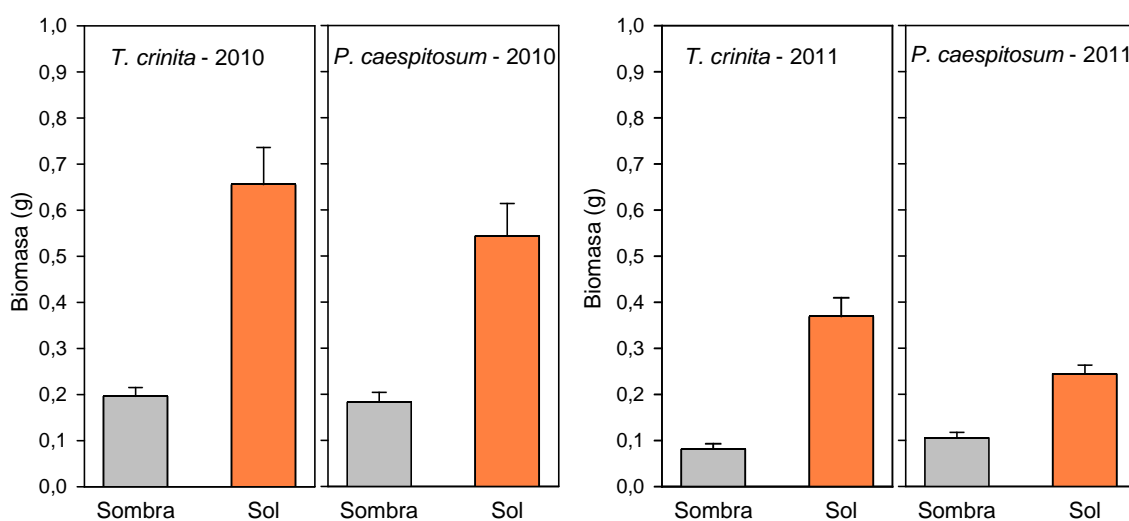


**Figura 5.5.** Proporción de emergencia de plántulas de *T. crinita* y *P. caespitosum* en distintos tratamientos de luz-suelo, en los dos años de estudio. Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas ( $p \leq 0,05$ ).



Tanto la luz como el factor combinado luz-suelo influyeron sobre la biomasa final y el número de macollos de las plántulas de *T. crinita* y *P. caespitosum* en ambos años de estudio (Tabla 5.1).

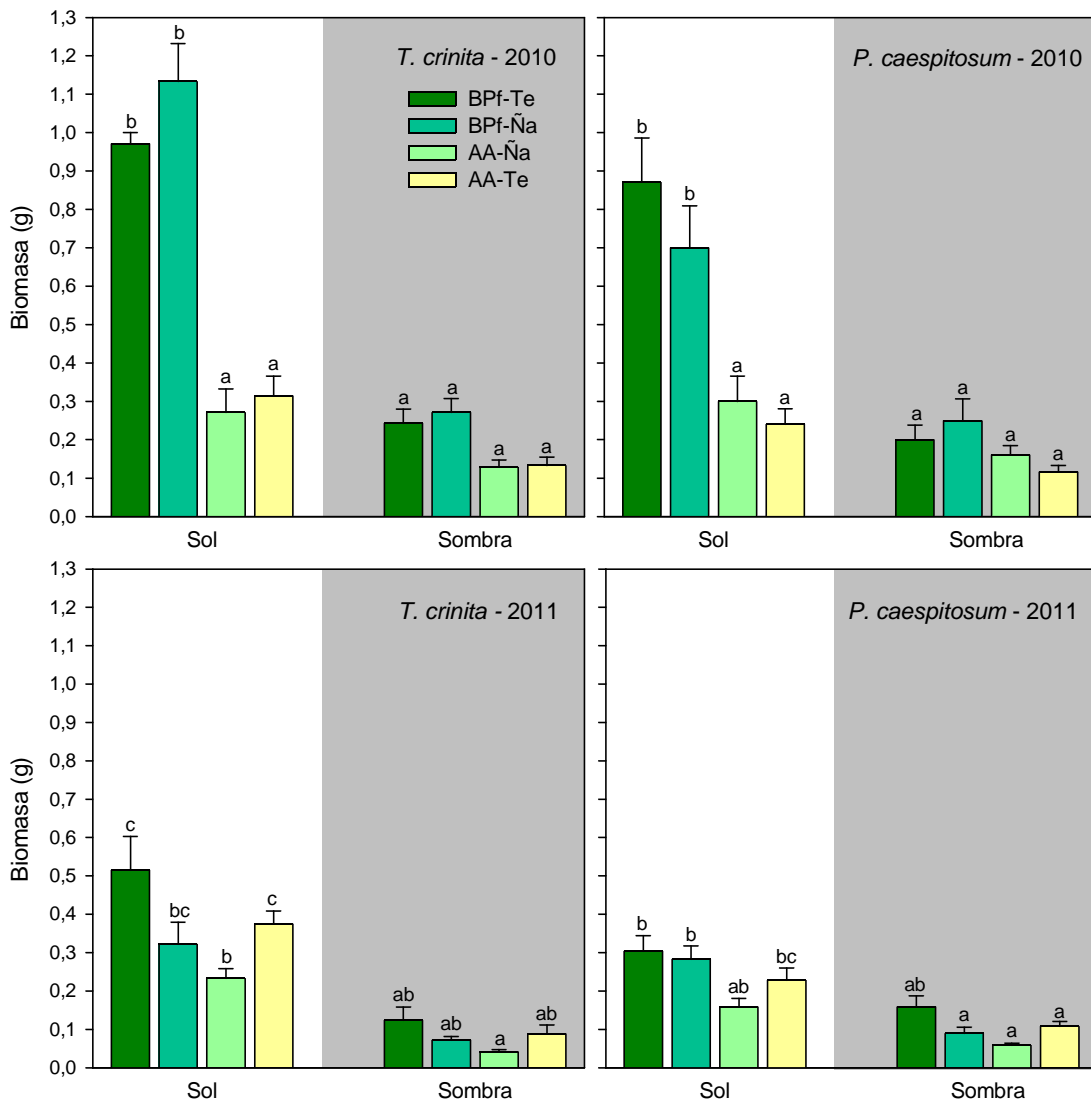
Las plántulas que crecieron al sol acumularon mayor biomasa que las que crecieron en la sombra (Figura 5.6). Las plántulas de *T. crinita* que crecieron al sol, al finalizar el ensayo, tenían una biomasa de 0,66 g ( $\pm$  0,08) en el año 2010 y de 0,37 g ( $\pm$  0,04) en el año 2011, en cambio las que crecieron en la sombra tenían una biomasa de 0,2 g ( $\pm$  0,02) y de 0,08 g ( $\pm$  0,01) respectivamente. El mismo patrón siguieron las plántulas de *P. caespitosum*, presentando, las plántulas que crecieron al sol, una biomasa final de 0,54 g ( $\pm$  0,07) y de 0,24 g ( $\pm$  0,02) en los años 2010 y 2011 respectivamente y las que crecieron en la sombra una biomasa final de 0,18 g ( $\pm$  0,02) y de 0,11 g ( $\pm$  0,01) respectivamente (Figura 5.6).



**Figura 5.6.** Biomasa final (g) de las plántulas *T. crinita* y *P. caespitosum* que crecieron en los tratamientos sombra y sol en los dos años de estudio. Las diferencias entre tratamientos son estadísticamente significativas ( $p \leq 0,05$ ) para ambas especies y años de estudio.

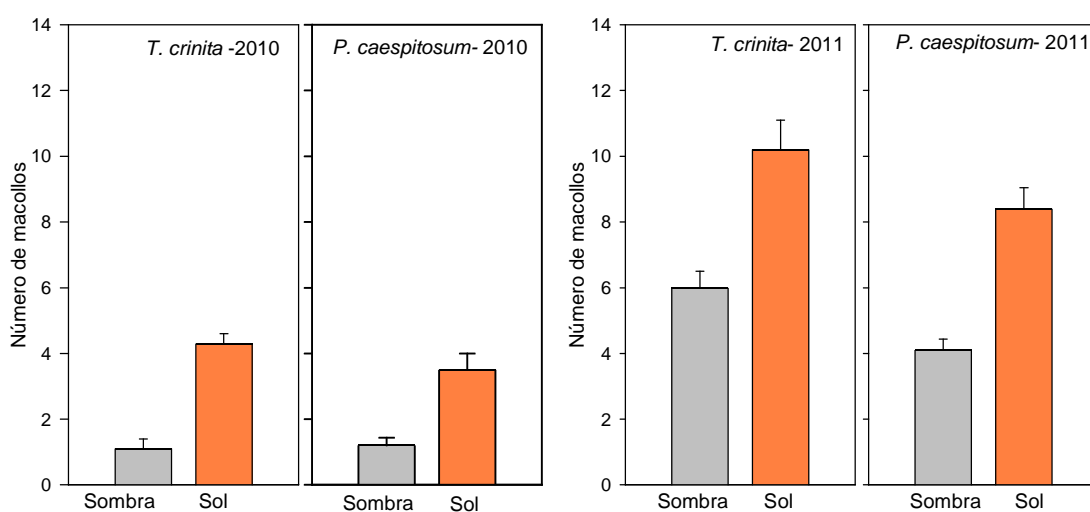
Con respecto al factor luz-tipo de suelo, en la temporada 2010 las plántulas de ambas especies de gramíneas perennes que crecieron al sol y en los suelos provenientes de los micrositios bajo algarrobo triplicaron en biomasa a las plántulas de los restantes tratamientos (Figura 5.7). En el año 2011 la diferencia entre los tratamientos fue menor y

las respuestas de las plántulas a los tratamientos se puede separar en tres grupos tanto para *T. crinita* como para *P. caespitosum*. Las plántulas que crecieron al sol en los suelos BPf-Te, BPf-Ña y AA-Te presentaron valores de biomasa mayores de 0,3 g para *T. crinita* y mayores de 0,2 g para *P. caespitosum*, las plántulas que crecieron a la sombra en los suelos AA-Ña, AA-Te y BPf-Ña presentaron las menores biomásas (iguales o menores a 0,1 g para ambas especies), en tanto que las plántulas crecieron al sol en el tratamiento de suelo AA-Ña y las que crecieron en la sombra en el suelo más rico en nutrientes (BPf-Te) presentaron valores intermedios.



**Figura 5.7.** Biomasa final (g) de las plántulas de *T. crinita* y *P. caespitosum* que crecieron en los distintos tratamientos de luz-suelo, en los dos años de estudio. Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas ( $p \leq 0,05$ ).

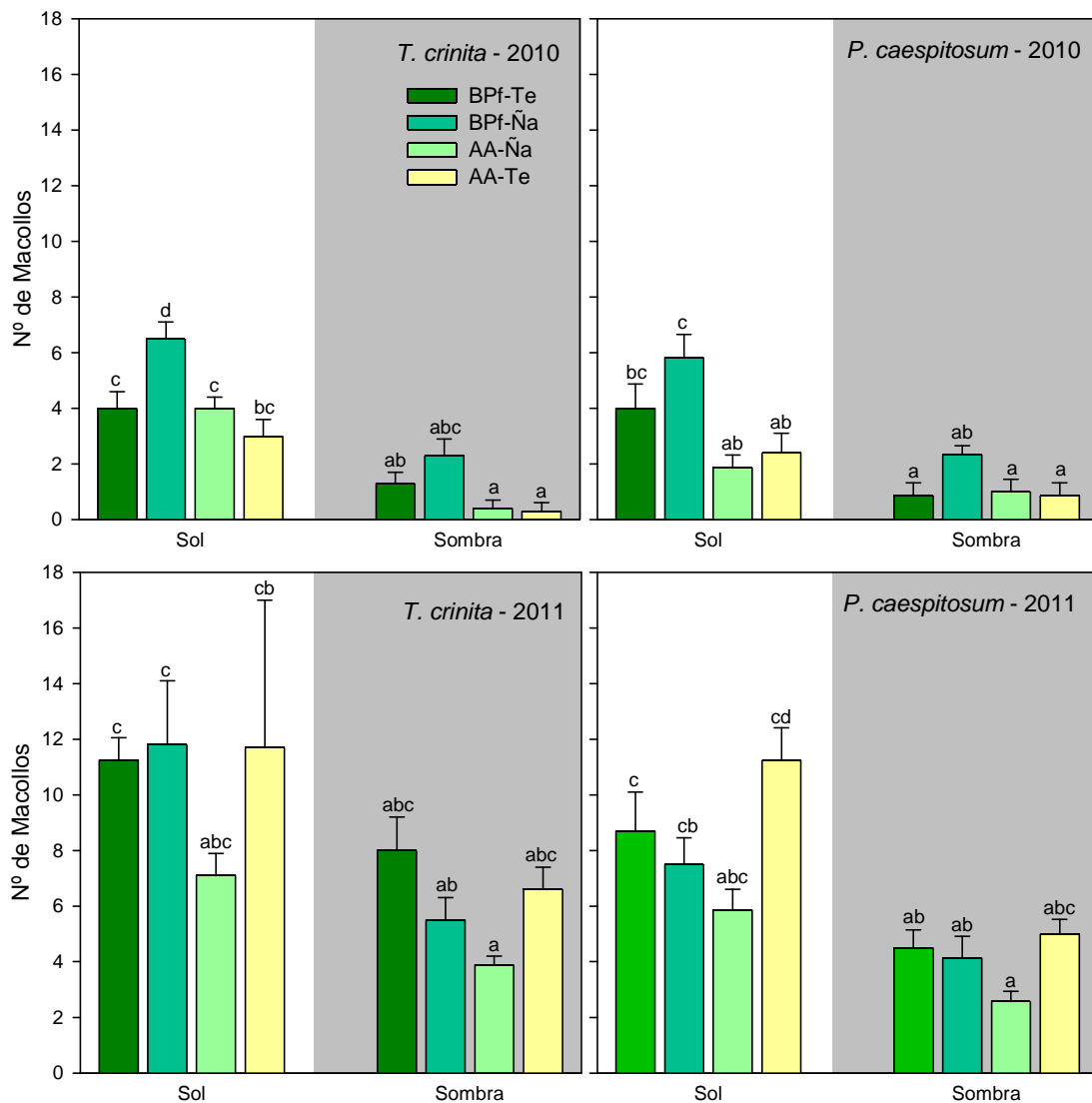
Las plántulas que crecieron al sol, al final de ensayo presentaron mayor número de macollos que las que crecieron en la sombra (Figura 5.8). Las plántulas de *T. crinita* que crecieron al sol presentaron en promedio 4,3 ( $\pm 0,3$ ) y 10,2 ( $\pm 0,9$ ) macollos por planta en los años 2010 y 2011 respectivamente, en cambio las que crecieron en la sombra presentaron 1,1 ( $\pm 0,3$ ) y 6 ( $\pm 0,5$ ) macollos respectivamente. Del mismo modo las plántulas de *P. caespitosum* que crecieron al sol presentaron en promedio 3,5 ( $\pm 0,5$ ) macollos en el año 2010 y 8,4 ( $\pm 0,6$ ) en el 2011 y las que crecieron a la sombra presentaron  $1,2 \pm (0,3)$  y  $4,1 \pm (0,3)$  macollos en el 2010 y 2011 respectivamente.



**Figura 5.8.** Número de macollos de las plántulas *T. crinita* y *P. caespitosum* en los tratamientos de luz sombra y sol en los dos años de estudio. Las diferencias entre tratamientos son estadísticamente significativas ( $p \leq 0,05$ ) para ambas especies y años de estudio.

Al analizar los datos en relación la variable luz-suelo (Figura 5.9) en el año 2010 las plantas *T. crinita* que crecieron al sol en suelo BPf-Ña presentaron el mayor número de macollos ( $6,5 \text{ macollos} \pm 0,6$ ) seguido de los suelos BPf-Te y AA-Ña (con un promedio de 4 macollos para ambos tratamientos) y por último las plantas que crecieron en suelo AA-Te presentaron en promedio 3 macollos ( $\pm 0,6$ ). Un patrón similar mostraron las plántulas que crecieron a la sombra, siendo las que crecieron en el suelo BPf-Ña las que presentaron mayor número de macollos ( $2,3 \text{ macollos} \pm 0,6$ ) seguido por las plántulas que crecieron en el suelo BPf-Te ( $1,3 \text{ macollos} \pm 0,4$ ) y por último las plántulas que crecieron en los suelos

procedentes de las áreas abiertas de ambos sitios presentaron el menor número de macollos (0,4 macollos  $\pm$  0,3 y 0,3 macollos  $\pm$  0,3 para Ñacuñán y Telteca respectivamente). Un patrón similar presentó *P. caespitosum* (Figura 5.8), siendo las plántulas que crecieron al sol en los suelos procedentes de los micrositos bajo algarrobo las que presentaron mayor número de macollos (5,8  $\pm$  0,8 para los suelos procedentes de Telteca y 4  $\pm$  0,9 para los procedentes de Ñacuñán), valores intermedios presentaron las plántulas al sol en suelo AA-Te (2,4 macollos  $\pm$  0,7), en la sombra en suelo BPf-Ña (2,3  $\pm$  0,3) y al sol en el suelo AA-Te. Finalmente, las plántulas de los restantes tratamientos de suelo en la sombra presentaron en promedio menos de un macollo por plántula.



**Figura 5.9.** Número de macollos de las plántulas de *T. crinita* y *P. caespitosum* en distintos tratamientos de luz-suelo al finalizar los dos años de estudio. Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas ( $p \leq 0,05$ ).

En el año 2011 en número de macollos en todos los tratamientos fue mayor que en el año 2010 y las plántulas que crecieron en los suelo de las áreas abiertas de Telteca produjeron mayor (en el caso de *P. caespitosum*) y/o igual (en el caso de *T. crinita*) número de macollos que las plántulas que crecieron en los tratamientos con suelos procedentes de los micrositos bajo algarrobo (Figura 5.9) tanto en las plántulas que crecieron al sol como en la sombra.

**Tabla 5.2.** Partición de la biomasa (g) en los distintos órganos y relación entre la biomasa de las hojas y la biomasa de las cañas (relación hoja/caña) de las plantas de *T. crinita* y *P. caespitosum* que crecieron en los tratamientos de sol y sombra. Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas ( $p \leq 0,05$ ).

	<b>Biomasa Total (g)</b>	<b>Biomasa Hojas (g)</b>	<b>Biomasa Cañas (g)</b>	<b>Biomasa Espigas (g)</b>	<b>Relación Hoja/Caña</b>
<b><i>T. crinita</i></b>					
Sol	0,35 ± 0,03	0,15 ± 0,01	0,18 ± 0,02	0,08 ± 0,01	0,82 ± 0,04a
Sombra	0,08 ± 0,01	0,04 ± 0,01	0,04 ± 0,01	0	0,98 ± 0,05b
<b><i>P. caespitosum</i></b>					
Sol	0,24 ± 0,01	0,10 ± 0,01	0,14 ± 0,01	0	0,70 ± 0,03a
Sombra	0,09 ± 0,01	0,05 ± 0,01	0,05 ± 0,01	0	0,92 ± 0,03b

La luz afectó la relación biomasa de hojas/ biomasa de cañas (relación hoja/caña) en ambas especies de gramíneas perennes (Tabla 5.2). Las plántulas que crecieron al sol presentaron menor relación hoja-caña (0,82 ± 0,04 para *T. crinita* y 0,70 ± 0,03 para *P. caespitosum*) que las que crecieron a la sombra (0,98 ± 0,05 y 0,92 ± 0,03 para *T. crinita* y *P. caespitosum* respectivamente).

El tratamiento luz-suelo influyó únicamente sobre la relación hoja/caña de *T. crinita* (Tabla 5.4). Las plántulas de *T. crinita* que crecieron a la sombra en el suelo BPf-Te presentaron la mayor relación hoja/caña (1,24 ± 0,08) y las plantas que crecieron al sol en los suelos de los micrositos bajo algarrobo (0,78 ± 0,11 para el suelo de Ñacuñán y 0,75 ± 0,08 para el suelo de Telteca) presentaron la menor relación hoja-caña (Tabla 5.3) en comparación con todos los tratamientos. Es importante resaltar que en estos dos últimos tratamientos fueron los únicos donde las plantas produjeron espigas, en el tratamiento sol en suelo BPf-Ña solo dos (2) de las plantas pesadas produjeron espigas y en el tratamiento sol en suelo BPf-Te fueron cinco las plantas que produjeron espigas. La relación hoja/caña

de las plántulas de *P. caespitosum* fueron similares para los distintos niveles de los tratamientos de luz-suelo (Tabla 5.3), cuyos valores variaron de 0,64 (al sol en suelo AA-Ña) a 0,91 (en la sombra en el suelo Bpf-Ña).

**Tabla 5.3.** Partición de la biomasa (g) en los distintos órganos y relación entre la biomasa de las hojas y la biomasa de las cañas (relación hoja/caña) de las plántulas de *T. crinita* y *P. caespitosum* que crecieron en la combinación de los distintos tratamientos de luz y tipo de suelo. Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas ( $p \leq 0,05$ ).

Luz	Suelos	Biomasa Total (g)	Biomasa Hojas (g)	Biomasa Tallos (g)	Biomasa Espigas (g)	Relación Hoja/Caña
<i>T. crinita</i>						
Sol	BPf-Te	0,40 ± 0,04	0,17 ± 0,02	0,24 ± 0,02	0,09 ± 0,02	0,75 ± 0,08 b
	BPf-Ña	0,32 ± 0,06	0,13 ± 0,02	0,17 ± 0,02	0,07 ± 0,01	0,78 ± 0,11 b
	AA-Ña	0,23 ± 0,02	0,12 ± 0,01	0,11 ± 0,02	0	0,94 ± 0,10 ab
	AA-Te	0,37 ± 0,03	0,17 ± 0,02	0,21 ± 0,01	0	0,80 ± 0,14 ab
Sombra	BPf-Te	0,12 ± 0,03	0,07 ± 0,02	0,06 ± 0,02	0	1,24 ± 0,08 a
	BPf-Ña	0,07 ± 0,01	0,04 ± 0,01	0,04 ± 0,01	0	0,91 ± 0,08 ab
	AA-Ña	0,04 ± 0,01	0,02 ± 0,01	0,02 ± 0,01	0	0,80 ± 0,08 b
	AA-Te	0,09 ± 0,02	0,05 ± 0,01	0,05 ± 0,01	0	0,96 ± 0,09 ab
<i>P. caespitosum</i>						
Sol	BPf-Te	0,31 ± 0,04	0,14 ± 0,02	0,17 ± 0,02	0	0,80 ± 0,05
	BPf-Ña	0,28 ± 0,03	0,11 ± 0,01	0,17 ± 0,03	0	0,72 ± 0,09
	AA-Ña	0,15 ± 0,02	0,06 ± 0,01	0,09 ± 0,01	0	0,64 ± 0,04
	AA-Te	0,23 ± 0,03	0,09 ± 0,01	0,13 ± 0,02	0	0,66 ± 0,03
Sombra	BPf-Te	0,12 ± 0,01	0,06 ± 0,01	0,07 ± 0,01	0	0,89 ± 0,07
	BPf-Ña	0,09 ± 0,01	0,04 ± 0,01	0,05 ± 0,01	0	0,91 ± 0,03
	AA-Ña	0,06 ± 0,01	0,03 ± 0,01	0,03 ± 0,01	0	0,83 ± 0,02
	AA-Te	0,11 ± 0,01	0,05 ± 0,01	0,06 ± 0,01	0	0,88 ± 0,04

El porcentaje de nitrógeno acumulado en las hojas, cañas y espigas de *T. crinita* fue cercano al 2,2% de la materia seca y fue similar en los tratamientos sol y sombra (Tabla 5.4). Las hojas y cañas de las plantas de *P. caespitosum* que crecieron en la sombra acumularon aproximadamente 2,5% de nitrógeno y las plantas que crecieron al sol un valor cercano al 2,1%, siendo la diferencia mayor en las cañas que en las hojas (Tabla 5.4).

**Tabla 5.4.** Porcentaje de Nitrógeno acumulado en los diferentes órganos de las plántulas de *T. crinita* y *P. caespitosum* que crecieron en los distintos tratamiento de luz.

	Nitrógeno Hojas (%)	Nitrógeno Tallos (%)	Nitrógeno Espigas (%)
<b><i>T. crinita</i></b>			
Sol	2,23 ± 0,06	2,15 ± 0,14	1,95 ± 0,23
Sombra	2,19 ± 0,24	2,33 ± 0,14	
<b><i>P. caespitosum</i></b>			
Sol	2,21 ± 0,10	2,05 ± 0,07	
Sombra	2,49 ± 0,15	2,57 ± 0,14	

**Tabla 5.5.** Porcentaje de Nitrógeno acumulado en los órganos de las plántulas de *T. crinita* y *P. caespitosum* que crecieron en las distintas combinaciones de los tratamiento de luz y de suelo.

Luz	Suelos	Nitrógeno Hojas (%)	Nitrógeno Tallos (%)	Nitrógeno Espigas (%)
<b><i>T. crinita</i></b>				
Sol	BPf-Te	2,21	2,19	2,18
	BPf-Ña	2,36	2,38	1,72
	AA-Ña	2,08	1,75	
	AA-Te	2,25	2,29	
Sombra	BPf-Te	2,6	2,61	
	BPf-Ña	1,57	1,95	
	AA-Ña	2,55	2,48	
	AA-Te	2,05	2,28	
<b><i>P. caespitosum</i></b>				
Sol	BPf-Te	2,37	2,05	
	BPf-Ña	2,04	2	
	AA-Ña	2,37	2,23	
	AA-Te	2,04	1,92	
Sombra	BPf-Te	2,5	2,62	
	BPf-Ña	2,77	2,17	
	AA-Ña	2,09	2,69	
	AA-Te	2,61	2,8	

El porcentaje de nitrógeno de las hojas de *T. crinita* varió entre el 1,57% (en el tratamiento sombra BPf-Ña) y 2,55% (en el tratamiento sombra AA-Ña), un rango similar presentaron las cañas, con un mínimo de 1,75% de nitrógeno en el tratamiento sol AA-Ña

y un máximo de 2,6% en la sombra con suelo BPF-Te (Tabla 5.5). En los dos tratamientos donde las plantas produjeron espigas el porcentaje de nitrógeno fue del 1,72% (al sol en suelo BPF-Ña) y 2,18% (al sol suelo BPF-Te). El porcentaje de nitrógeno en las hojas de *P. caespitosum* (Tabla 5.5) varió entre el 2,04% (al sol en los suelos BPF-Na y AA-Te) y 2,77% (en la sombra en el suelo BPF-Ña) y en las el menor porcentaje de nitrógeno fue de 1,92 % (al sol en el suelo AA-Te) y el mayor de 2,69% (en la sombra en suelo AA-Ña).

## 5.4. Discusión

En los sistemas áridos la emergencia y crecimiento de las plantas se produce como respuesta a eventos de precipitación que superan un valor umbral (Schwinning y Sala 2004; Chesson et al. 2004). Por ejemplo, en el Monte central las gramíneas perennes *T. crinita* y *P. caespitosum* necesitan eventos de precipitación mayores a 35 mm para desencadenar la emergencia y serían necesarios eventos mayores a 10 mm para el crecimiento vegetativo de las mismas (Greco comunicación personal). Estos eventos discretos de precipitación desencadenan los denominados pulsos de crecimiento cuya duración depende del tiempo en que el suelo permanezca húmedo y de la capacidad de la planta de extraer el agua aún a bajos potenciales (Schwinning et al. 2004; Meijer et al. 2011). Debido a esto, es que el crecimiento de las plantas ocurre cuando el agua esta disponible, y es en este periodo cuando otros factores como los nutrientes y/o la luz cobran importancia.

En concordancia con la hipótesis propuesta para este capítulo, cuando el agua esta disponible para las plantas (esto es durante los pulsos de crecimiento), la emergencia y crecimiento de las gramíneas perennes *T. crinita* y *P. caespitosum*, estaría afectada primero por la luz y luego por los nutrientes del suelo. Una sombra similar a la generada por los algarrobos favorece la emergencia de las plántulas pero perjudica el posterior crecimiento de éstas. A iguales condiciones de luz, los contenidos de nutrientes de los suelos procedentes de los micrositios bajo algarrobo favorecen tanto la emergencia como el crecimiento de las plántulas en comparación con los suelos de las áreas abiertas.

La emergencia de estas gramíneas perennes es favorecida por la sombra y por el contenido de nutrientes presente en los suelos bajo los algarrobos. Una disminución en la



evaporación del agua del suelo debida a la sombra (Malkinson y Tielbörger 2010) y un aumento en la retención de agua en el suelo debido a una mayor acumulación de materia orgánica en el suelo (Xiong y Nilsson 1999) serían los mecanismos que actuarían favoreciendo la emergencia de las plántulas. Este resultado concuerda con la evidencia presentada en el capítulo anterior ya que el algarrobo favorece la emergencia de las plántulas, y su efecto sería más importante para el establecimiento de *T. crinita* que para el de *P. caespitosum*. Estos resultados sugieren que el algarrobo actuaría disminuyendo la desecación de las plántulas antes que emerjan (mortalidad pre-emergencia), hipótesis que debería ser puesta a prueba.

Con respecto al crecimiento de las plántulas, y de acuerdo con los resultados obtenidos, la sombra redujo la acumulación de biomasa y la producción de macollos en las plántulas. La acumulación de mayor biomasa en hojas en relación con las cañas indicaría que las plantas estarían compensando una disminución en la tasa de fotosintética causada por la sombra. Cavagnaro y Trione (2007) encontraron diferencias en la acumulación de biomasa en plantas adultas de *T. crinita* sometidas a una disminución de la cantidad de luz del 65% (similar a la disminución de luz generada por el algarrobo). Del mismo modo en este ensayo la sombra disminuyó el crecimiento de las plántulas (en las etapas tempranas de crecimiento) lo cual afectó negativamente su desarrollo posterior. De hecho, únicamente las plantas que crecieron al sol produjeron espigas.

En el sur de Estados Unidos la proliferación de *Prosopis glandulosa* y *Prosopis velutina* ha afectado negativamente el establecimiento y crecimiento de las gramíneas con metabolismo fotosintético C4 (entre ellas *Digitaria californica* y *Aristida* spp.) a causa de la disminución de la luz generada por la sombra (Simmons et al. 2008; Hamerlynck et al. 2011; Ansley et al. 2013), siendo más notorio el efecto a medida que aumenta la densidad de árboles (McClaran y Angell, 2007). Los sitios donde se encontró este efecto negativo entre los algarrobos y las gramíneas perennes tienen una precipitación media anual mayor a los 300 mm (entre los 350 mm y 650 mm), sugiriendo que el efecto negativo del sombreado es importante cuando las limitaciones por agua no son significativas.

Tal como lo señalaron Rossi y Villagra (2003) y Abril et al. (2009), los algarrobos generan islas de fertilidad, debido a que los suelos bajo sus copas presentan mayores nutrientes que las áreas abiertas, siendo la diferencia entre los micrositos bajo algarrobo y

área abierta mayor en Telteca que en Ñacuñán. Sin embargo, esta mayor cantidad de nutrientes bajo los algarrobos no compensa el efecto negativo de crecer bajo la sombra, debido a que las plantas que crecieron en la sombra en los suelos ricos en nutrientes procedentes de debajo de los algarrobos presentaron biomásas y número de macollos similares a las plantas que crecieron al sol en los suelos procedentes de las áreas abiertas. Sin embargo solamente cuando las plántulas crecieron al sol, los suelos ricos en nutrientes favorecieron la biomasa final de las plántulas, siendo más notorio en el efecto en el primer año de estudio debido a que las diferencias entre micrositios fueron mayores que en el segundo año.

El incremento en la fertilidad del suelo es uno de los mecanismos de facilitación de las especies leñosas hacia las plantas de estrato herbáceo que más frecuentemente se ha citado para las zonas áridas y semiáridas (Bonanomi et al. 2011). Sin embargo, en aquellos trabajos en los que se analiza conjuntamente el efecto de la sombra y de la fertilidad del suelo, el efecto negativo de la sombra sobre el crecimiento de las plantas es más importante (Belsky 1994; Gómez-Aparicio et al. 2005c; Siemann et al. 2007; Gómez-Aparicio 2009) en concordancia con los resultados de este capítulo.

Las plántulas de *T. crinita* y *P. caespitosum* que crecieron en condiciones similares a las del micrositio bajo *P. flexuosa* (a la sombra en los suelos procedentes del micrositio bajo algarrobo) presentaron igual crecimiento que las que crecieron en condiciones similares a las del micrositio área abierta (al sol en suelo de las áreas abiertas), indicando que en condiciones naturales, el aumento en la fertilidad del suelo generado por el algarrobo no es suficiente para facilitar el crecimiento de estas gramíneas perennes. En este sentido, el similar contenido de nitrógeno en los distintos órganos de las plántulas registrado en todos los tratamientos de luz y nutrientes (Tablas 5.3 y 5.4) indica que las plantas son capaces de utilizar el nitrógeno disponible en el suelo, aún cuando éste está en baja proporción, tal como sucede en las áreas abiertas. Jankju-Borzelabad y Griffiths (2006) indican que las plantas de las zonas áridas están adaptadas a maximizar la asimilación de nutrientes durante los periodos de lluvias o a disminuir las tasas de pérdidas de nutrientes. Sería importante analizar, si las plantas de *T. crinita* y *P. caespitosum* que crecen en las áreas abiertas presentan sistemas radicales mayores, que les permita explorar mayor volumen de suelo, y/o si el tiempo de residencia del nitrógeno es mayor en las plantas que crecen en las áreas abiertas. Otra etapa del ciclo de las plantas importante para analizar la influencia de

las islas de fertilidad sería durante la producción de espigas y semillas debido a que requieren un coste extra de nitrógeno.

Es importante hacer notar las diferencias en el desarrollo de las plántulas entre ambos años de estudio. En el primer año las plántulas acumularon mayor biomasa y produjeron menor número de macollos y el año siguiente las plántulas acumularon menor biomasa pero produjeron mayor número de macollos. Estas diferencias en el desarrollo de las plántulas se produjo independientemente de la cantidad de luz y del tipo de suelo, pudiendo ser una consecuencia de las diferencias en las condiciones climáticas entre ambos años, por ejemplo, la acumulación de días con temperaturas mayores a 10°C (Taiz y Zeiger 2010). Sin embargo no conocemos cuáles son los factores ambientales que inducen la formación de macollos en *T. crinita* y *P. caespitosum*.

Cuando las precipitaciones son abundantes (esto es cuando el agua no es limitante), el algarrobo facilita la emergencia de las plántulas de las gramíneas perennes ya sea debido al efecto de la sombra sobre la disminución de la evaporación del suelo, como de la mayor retención de agua debido a la materia orgánica del suelo (Xiong y Nilsson 1999; Schenk y Mahall 2002; Martínez 2003; Gómez-Aparicio et al. 2005; Gómez-Aparicio 2009; Bonanomi et al. 2011). Posteriormente, una vez que las plántulas han emergido, la luz limitaría el crecimiento de las gramíneas perennes evaluadas. Este efecto positivo sobre la emergencia y negativo sobre el crecimiento podría generar un balance final nulo sobre el establecimiento de las gramíneas perennes, en concordancia con lo encontrado en un meta-análisis realizado por Gómez-Aparicio (2009) el cual señala que la vegetación ya establecida tiene un efecto nulo sobre las plantas en las zonas semiáridas.

Existen dos enfoques teóricos sobre la importancia de las interacciones negativas en el funcionamiento de los sistemas áridos. Por un lado Grime (1973) sugiere que la competencia por luz iría disminuyendo a lo largo del gradiente de estrés ambiental debido a que la densidad de las plantas (y en consecuencia, el sombreado entre las plantas) iría disminuyendo a lo largo del gradiente. Por el otro Newman (1973) y Tilman (1982) señalan que la competencia sería igual de importante a lo largo del gradiente pero lo que cambia es el recurso por el que se compite, siendo la luz en las zonas más húmedas y el agua y los nutrientes en la porción más seca de gradiente. Posteriormente Goldberg y Novoplansky (1997) señalan que la competencia ocurre durante los periodos de pulsos

donde el agua es abundante, ya que la absorción de nutrientes por parte de las plantas esta acoplada con la absorción de agua, y que durante los inter pulsos la competencia es nula debido a que durante este periodo las plantas hacen los ajustes necesarios para sobrevivir los periodos de sequía.

Estos enfoques apuntan a la competencia intraespecífica y/o a la competencia entre especies del mismo grupo funcional, por lo que el efecto de la reducción de la luz por parte de los árboles no ha sido tenido en cuenta en el desarrollo teórico, a pesar de que son muchos los ensayos que señalan un detrimento de las plantas del estrato herbáceo al crecer bajo la sombra de los árboles (Forseth et al. 2001; Pagés y Michalet 2006; McClaran y Angell 2007; Sthultz et al. 2007; Simmons et al. 2008; Gea-Izquierdo et al. 2009a; Hamerlynck et al. 2011; Dohn et al. 2013) principalmente en la porción media del gradiente de estrés ambiental (Holmgren et al. 2012 y citas incluidas).

Debido a que las interacciones negativas del algarrobo sobre el crecimiento de las gramíneas perennes se producen cuando la humedad del suelo es suficiente, la importancia de estas interacciones sobre el establecimiento de las plantas dependerá de la frecuencia de los eventos de precipitación. Por lo que, es posible que el efecto negativo de la sombra del algarrobo sea importante sólo cuando el pulso de crecimiento sea largo o muy frecuente (por ejemplo en Ñacuñán en un año húmedo). En cambio, cuando los pulsos de crecimiento son cortos, o los periodos de sequía largos, es plausible pensar que la facilitación causada por la sombra y/o por una mayor retención de humedad, a causa de la materia orgánica del suelo, favorece la supervivencia de las plantas. Debido a esto, cuando se hace una valoración sobre la importancia de los algarrobos en el sitio árido (Telteca) en comparación con el sitio semiárido (Ñacuñán), en base a los resultados de este ensayo, hay que ser cautos porque el largo y la frecuencia de los pulsos son distintos en cada sitio y varían interanualmente. Esto es, la competencia por luz será importante cuando el agua deja de ser limitante, lo que dependerá de la frecuencia de los eventos de precipitación y volumen del agua caída.

En futuros estudios sería importante explorar la importancia del efecto negativo de la reducción de la luz sobre el crecimiento de las plantas de las gramíneas perennes sometidas a periodos de sequía variables, para así poder explicar cómo influyen los algarrobos sobre el establecimiento de las gramíneas perennes en cada uno de los sitios de estudio.

## Capítulo 6

### Integración y conclusiones finales

El algarrobo es bien criollo,  
del pájaro es catedral,  
es el árbol nacional  
que todo proporciona:  
al pobre no lo abandona,  
al rico lo atiende igual.  
(Ramón Cuánto, O. L. Raschetti)

El establecimiento de la vegetación en una comunidad depende tanto de la disponibilidad de semillas como de la disponibilidad de micrositios aptos para el establecimiento de las plantas (Eriksson y Ehrlén 1992; Aguiar y Sala 1997; García-Fayos y Gasque 2006; Dybzinski y Tilman 2012).

En dos sitios del Monte mendocino, con precipitaciones anuales medias diferentes, la distribución espacial de *Trichloris crinita* y *Pappophorum caespitosum* difiere en relación a *Prosopis flexuosa* (algarrobo dulce). En Telteca (sitio árido con una precipitación media anual de 150 mm) estas gramíneas se ubican debajo de *P. flexuosa*, en cambio en Ñacuñán (sitio semiárido con una precipitación media anual de 350 mm) se ubican afuera del algarrobo.

Como hipótesis de esta tesis se postuló que para el exitoso establecimiento de las gramíneas perennes *T. crinita* y *P. caespitosum*, la distribución espacial de las semillas debe coincidir con los micrositios que permitan la posterior supervivencia de las plántulas emergidas. Los algarrobos, al modificar las condiciones microambientales, podrían generar micrositios que faciliten la supervivencia de las plántulas. A su vez, las diferencias en la distribución espacial de las plantas adultas en Telteca y en Ñacuñán indicarían que el algarrobo sería más importante en el sitio árido (Telteca) que en el sitio semiárido (Ñacuñán).

## **6.1. Disponibilidad de semillas: densidad y distribución espacial de las semillas de gramíneas perennes en el banco del suelo.**

En el Monte mendocino la productividad de semillas de gramíneas perennes depende principalmente de las precipitaciones, por esto una de la hipótesis de trabajo fue que, como consecuencia de las diferencias en la magnitud de las precipitaciones anuales entre Telteca (sitio árido) y Ñacuñán (sitio semiárido) la cantidad de semillas en el banco del suelo será menor en Telteca que en Ñacuñán.

Al final de la estación de lluvias, la densidad de semillas en el banco del suelo de Telteca fue menor que la de Ñacuñán, sugiriendo que en el primer sitio la producción de semillas podría limitar el establecimiento de las gramíneas perennes. Sin embargo, el

banco del suelo de Telteca es menos transitorio que el de Ñacuñán, debido a que en este último sitio cerca del 50 % de las semillas se pierden a causa de la predación por parte de la aves granívoras que llegan a Ñacuñán en otoño (Marone et al. 2000a). Sin embargo, Marone et al. (2008) señalan que esta disminución del banco del suelo en Ñacuñán no afecta la disponibilidad de semillas para el establecimiento de estas gramíneas, debido a que la mayor emergencia de las plántulas se produce a finales de verano y principios de otoño como consecuencia de las semillas producidas a inicios de la estación de crecimiento, por esto las aves granívoras consumirían las semillas producidas en exceso durante el verano. En Telteca no se han llevado a cabo estudios sobre el efecto de los granívoros en la dinámica del banco del suelo, sin embargo la estabilidad en la densidad de las semillas al final de la dispersión y al inicio de la siguiente estación de lluvias, que se determinó en esta tesis, sugiere que la predación sería baja, posiblemente debido a que la densidad de semillas no es lo suficientemente alta para soportar una alta tasa de predación (Figura 2.6).

Además de la producción de semillas, para que el establecimiento de las gramíneas perennes se produzca, éstas deben llegar y permanecer en aquellos micrositios que permitan completar su ciclo de vida. En este caso la hipótesis de trabajo fue que debido a que la dispersión de las semillas de gramíneas perennes se produce a corta distancia de las plantas adultas, la distribución espacial de estas semillas en el banco del suelo estaría determinada por la distribución espacial de las plantas adultas, esto es, mayor densidad de semillas debajo de los algarrobos en Telteca y mayor densidad de semillas en las áreas abiertas en Ñacuñán.

En ambos sitios la distribución espacial de las semillas de gramíneas en el banco del suelo coincidió con la distribución espacial de las plantas adultas (Figura 2.6). En Telteca la densidad de semillas es mayor en el micrositio bajo algarrobo que en las áreas abiertas, tanto al final de la dispersión como al inicio de la siguiente estación de crecimiento. En Ñacuñán, la densidad de semillas al final de la dispersión fue mayor en las áreas abiertas que bajo los algarrobos, sin embargo, y como consecuencia del efecto de las aves granívoras, al inicio de la siguiente estación de crecimiento la densidad de semillas en el banco del suelo fue similar en todos los micrositios. Según Marone et al. (2008), en Ñacuñán las semillas que son producidas a finales de primavera e inicios del verano (esto es, al inicio de la estación de crecimiento) son las que generan los mayores eventos de

emergencia. Estas semillas recién producidas se encuentran en mayor abundancia en el banco del suelo de las áreas abiertas que bajo los algarrobos, en concordancia con los micrositios donde se encuentran las plantas adultas de gramíneas perennes.

La densidad de semillas en los bancos del suelo en ambos sitios de estudio es suficientemente alta tal que, de no existir otro factor que limite el establecimiento, la cobertura de ambas especies de gramíneas sería mayor que la que actualmente presentan ambos sitios. A su vez, las diferencias en la distribución espacial de las semillas en el banco del suelo en Ñacuñán y en Telteca concuerdan con la distribución de las plantas adultas. Lo anterior sugiere que es la disponibilidad de micrositios aptos para el establecimiento, y no la disponibilidad de semillas, lo que podría estar regulando el establecimiento de las plantas de gramíneas perennes.

## **6.2. Disponibilidad de micrositios: el algarrobo como micrositio adecuado para el establecimiento de las gramíneas perennes.**

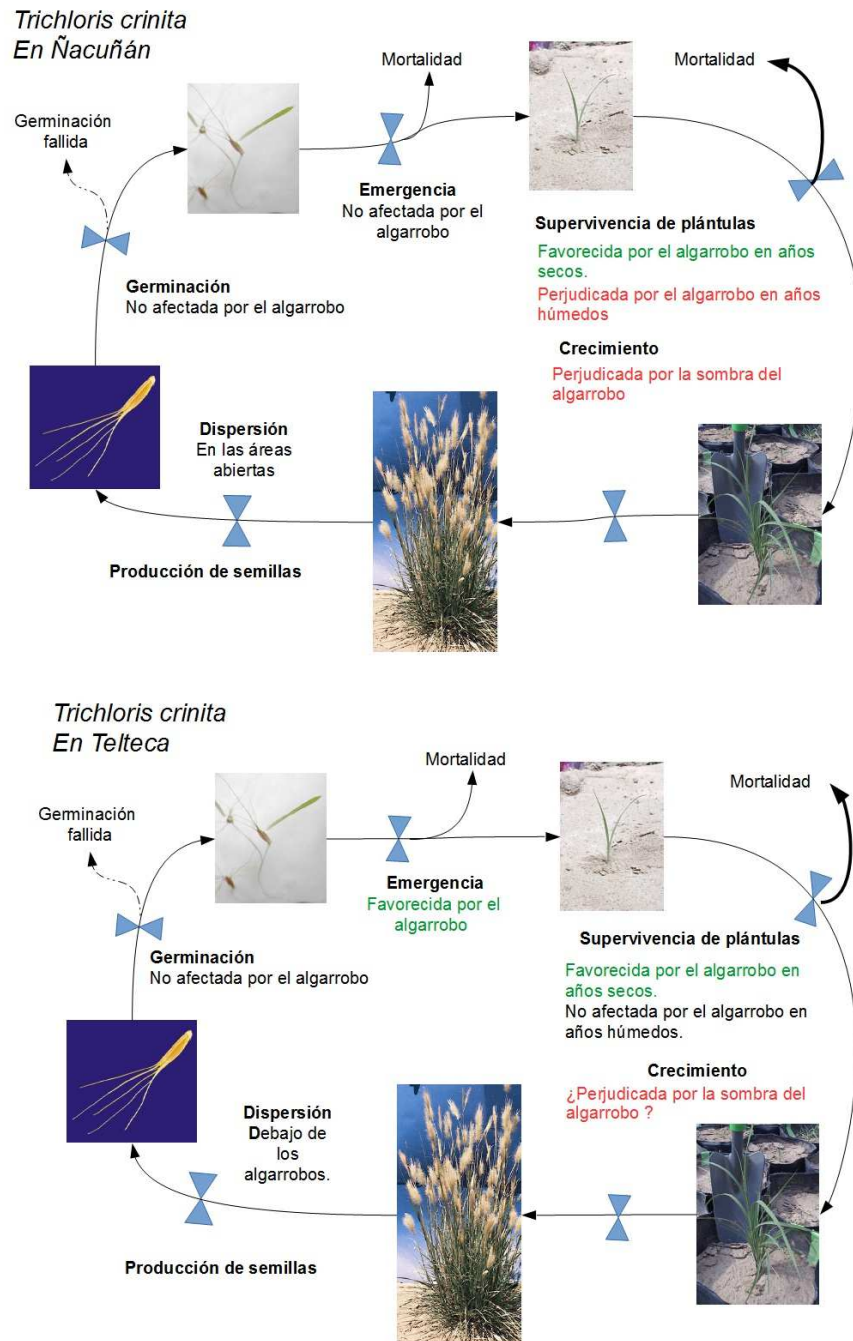
En las zonas áridas el agua limita los procesos biológicos, por eso la sombra de la vegetación ya establecida, al modificar la dinámica de agua en el suelo y/o de las plantas, puede ser un micrositio potencialmente adecuado para el establecimiento de las herbáceas (Gómez-Aparicio et al. 2004b; Sher et al. 2004; Maestre et al. 2006b).

En este sentido se postuló la hipótesis que la sombra de *P. flexuosa* permite mantener la humedad del suelo superficial, beneficiando, de esta manera, la germinación, emergencia y supervivencia de las plántulas de *T. crinita* y *P. caespitosum*. También se postuló que este efecto positivo, es mayor en un sitio árido (Telteca) que en un sitio semiárido (Ñacuñán).

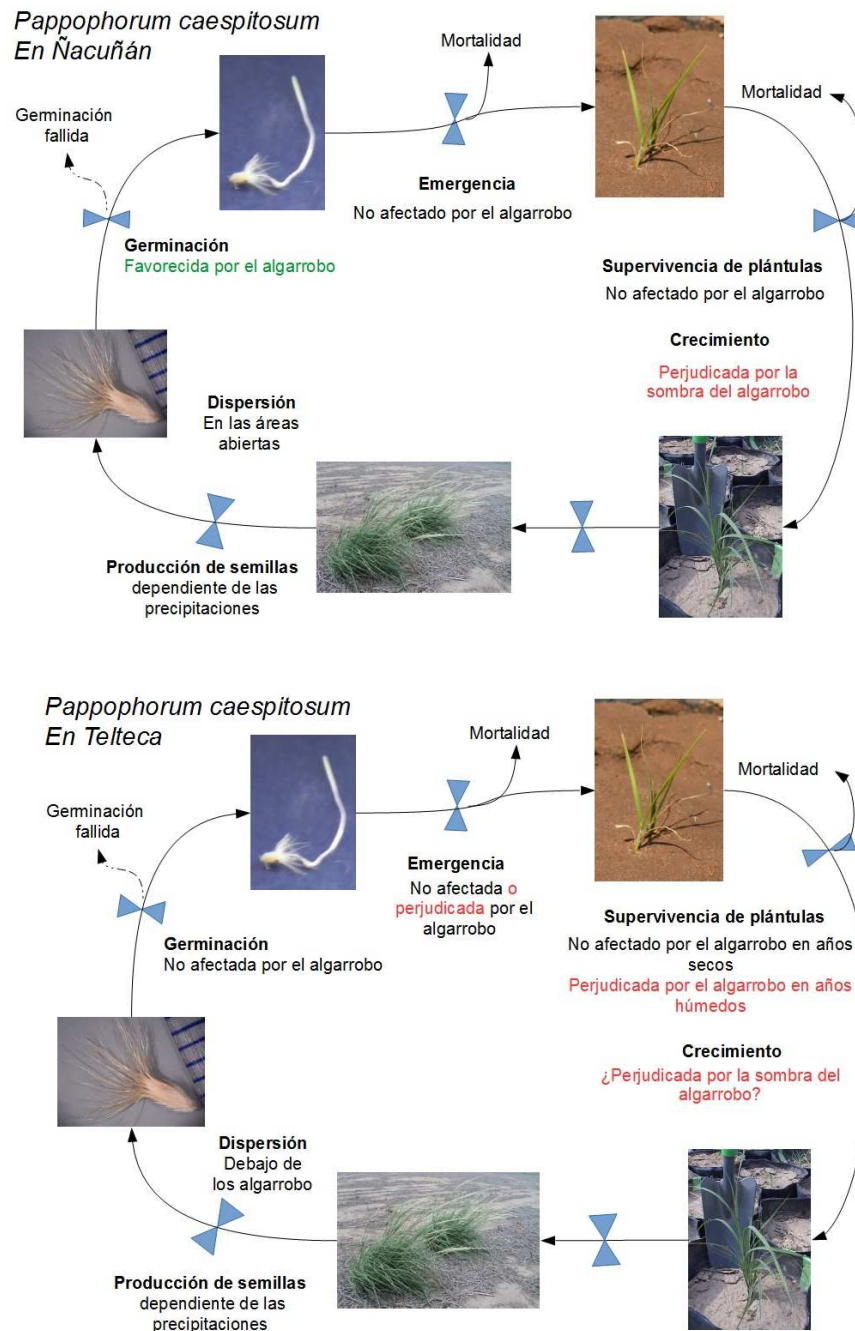
Los algarrobos generan diferencias microclimáticas, principalmente en la disminución de la radiación fotosintéticamente activa y la temperatura del suelo, con respecto a las áreas abiertas circundantes, en concordancia con lo indicado por (Rossi y Villagra 2003). Sin embargo, y en contraposición a la hipótesis postulada, el algarrobo no generó diferencias significativas sobre el contenido hídrico del suelo en ninguno de los sitios estudiados.



Estos cambios microambientales afectaron la supervivencia, emergencia y, en menor medida, la germinación de *T. crinita* y *P. caespitosum*, pero el sentido de la interacción (positivo o negativo) dependió de la especie, el sitio de estudio y la temporada de crecimiento (Figura 6.1 y 6.2).



**Figura 6.1.** Ciclo de vida de *T. crinita* en Nacuñán (panel superior) y en Telteca (panel inferior) donde se señala el efecto del algarrobo sobre cada una de las etapas estudiadas. El grosor de las flechas indica la intensidad de las pérdidas del ciclo.



**Figura 6.2.** Ciclo de vida de *P. caespitosum* en Ñacuñán (panel superior) y en Telteca (panel inferior) donde se señala el efecto del algarrobo sobre cada una de las etapas estudiadas. El grosor de las flechas indica la intensidad de las pérdidas del ciclo.

El algarrobo no influyó sobre la germinación de *T. crinita* en ninguno de los sitios de estudio. La emergencia y supervivencia de esta especie fue favorecida por el algarrobo en

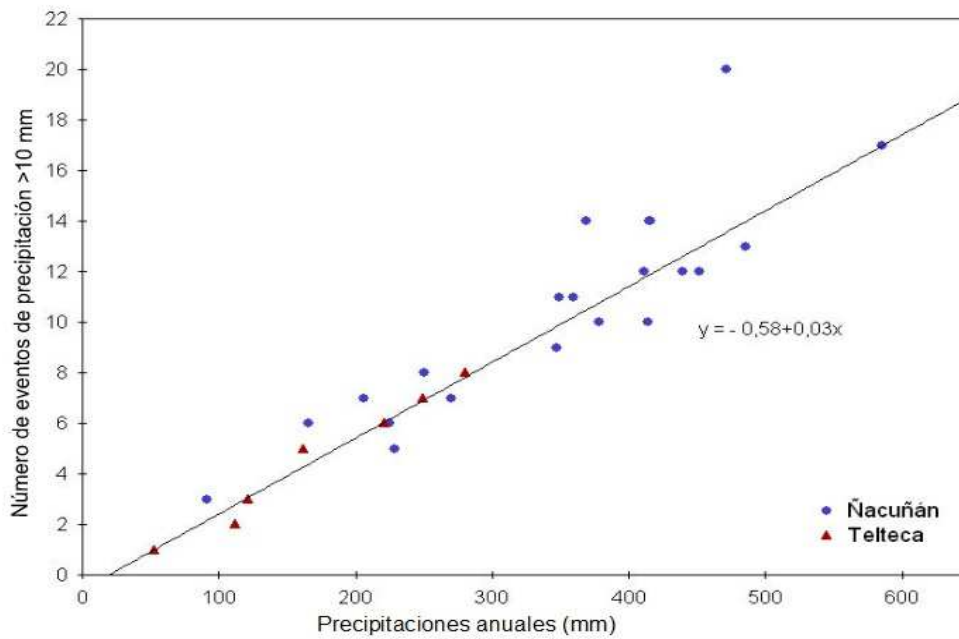
Telteca, pero en Ñacuñán el algarrobo solo afectó la supervivencia de las plántulas y su efecto fue positivo en años secos y negativo en años húmedos (Figura 6.1).

En Ñacuñán, el algarrobo favoreció la germinación *P. caespitosum* pero tuvo poca influencia en la emergencia y supervivencia de las plántulas (Figura 6.2). En Telteca la emergencia y supervivencia de esta especie no es afectada por el algarrobo en años seco y es perjudicada por éste en años húmedos.

Los algarrobos actuarían como refugio durante los periodos de sequía, debido a que la menor radiación y temperatura bajo su sombra mantendría a las plántulas en buenas condiciones hídricas, permitiendo supervivencia hasta el próximo evento de precipitación (principalmente en el caso de *T. crinita*). Sin embargo, cuando los periodos de sequía son muy prolongados, las plántulas de esta gramínea perenne mueren. Por el contrario, cuando las precipitaciones son más frecuentes, y en consecuencia los periodos de sequía más cortos, la supervivencia será similar en ambos micrositios y/o mayor en las áreas abiertas.

Si tenemos en cuenta que en ambos sitios de estudio la precipitación anual se relaciona con el número de eventos de precipitación mayores a 10 mm ( $R^2 = 0,87$ ; Figura 6.3), podemos inferir que en Telteca, al producirse pocos eventos de precipitación, los periodos de sequía son más prolongados y como consecuencia las plántulas que se encuentran debajo de los algarrobos serán las que sobrevivan. En Ñacuñán, por el contrario, al ser más frecuentes los eventos de precipitación, la supervivencia de las plántulas bajo los algarrobos será similar a la de las áreas abiertas.

Es importante hacer notar la gran variabilidad en la cantidad de las precipitaciones anuales en cada uno de los sitios de trabajo (Figura 6.3), sugiriendo que el efecto del algarrobo sobre la supervivencia de *T. crinita* y *P. caespitosum* puede cambiar de un año seco a un año húmedo en un sitio determinado. En Telteca en un año seco el periodo de sequía será tan largo que, de haber ocurrido la emergencia como consecuencia de una lluvia de más de 30 mm, todas las plántulas morirían y solamente en los años húmedos se produciría el establecimiento de las gramíneas perennes, gracias a la facilitación generada por el algarrobo. Por el contrario, en Ñacuñán los algarrobos actuarían como refugio a la sequía durante los años secos y no influiría sobre la supervivencia de las gramíneas perennes en los años húmedos.



**Figura 6.3.** Ajuste entre los valores de precipitación anual y los eventos de precipitación mayores a 10 mm ( $R^2 = 0,87$ ). Los triángulos rojos corresponden a Telteca (desde el año 2005 hasta el 2011) y los círculos azules a Ñacuñán (desde 1990 hasta 2011).

El efecto refugio del algarrobo hacia las plántulas de gramíneas perennes durante el periodo de sequía, explicaría la distribución espacial de las plantas adultas en Telteca, más abundantes debajo de los algarrobos que en las áreas abiertas.

Por otro lado la mayor abundancia de estas plantas en las áreas abiertas que debajo de los algarrobos en Ñacuñán, puede ser explicada por el efecto perjudicial de los algarrobos sobre la supervivencia de las gramíneas perennes pero también por el efecto negativo que tiene la sombra del algarrobo sobre el crecimiento de las plantas.

En condiciones de buena disponibilidad hídrica las plántulas de *T. crinita* y *P. caespitosum* que crecieron al sol acumularon mayor biomasa y produjeron el doble de macollos que las que crecieron en condiciones de sombra similar a la producida por los algarrobos, a pesar de crecer en suelos con mayor contenido de nutrientes. Por esto, cuando hay buena disponibilidad hídrica las plantas de gramíneas perennes son más abundantes en las áreas abiertas que debajo de los algarrobos, a pesar de estar en suelos con mayor contenido en nutrientes.

Debido a la cantidad de precipitaciones que reciben ambos sitios de estudio (Figura 6.3) este efecto negativo de la sombra del algarrobo sobre el crecimiento de las plántulas de gramíneas perennes sería más importante en Ñacuñán que en Telteca (Figuras 6.1 y 6.2). Sin embargo sería interesante explorar, en futuros ensayos, el efecto negativo de la reducción de la luz sobre el crecimiento de las plantas en condiciones de baja disponibilidad hídrica para poder conocer la importancia de este efecto del algarrobo sobre el establecimiento de estas gramíneas perennes en Telteca.

Por último, es importante resaltar que al finalizar los ensayos llevados a campo, la supervivencia de las plantas originadas por las semillas sembradas fue en promedio del 3% para *T. crinita* y del 6% para *P. caespitosum* indicando que es la supervivencia de las plántulas el cuello de botella en el establecimiento de estas especies. Por esto, la disponibilidad de años húmedos y de micrositos que sirvan como refugio durante los periodos de sequía sería el factor que permitiría un mayor establecimiento de estas gramíneas perennes.

## Bibliografía

- Abraham E, del Valle HF, Roig F, et al (2009) Overview of the geography of the Monte Desert biome (Argentina). *J Arid Environ* 73:144–153.
- Abraham E, Prieto M del R (1999) Vitivinicultura y desertificación en Mendoza. In: García Martínez B, González Jácome A (eds) *Estudios sobre Hist. y Ambient. en América I*. El Colegio de México e IPGH, Mexico, pp 109–135
- Abril A, Villagra PE, Noe L (2009) Spatiotemporal heterogeneity of oil fertility in the Central Monte desert (Argentina). *J Arid Environ* 73:901–906.
- Aguiar M, Sala O (1999a) Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends Ecol Evol* 14:273–277.
- Aguiar MR, Sala OE (1997) Seed distribution constrains the dynamics of the Patagonian steppe. *Ecology* 78:93–100.
- Aguiar MR, Sala OE (1999b) Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends Ecol Evol* 14:273–277.
- Alvarez JA (2008) Bases ecológicas para el manejo sustentable del bosque de algarrobos (*Prosopis flexuosa* D.C.) en el noreste de Mendoza. Argentina. Universidad Nacional del Comahue
- Alvarez JA, Villagra PE (2009) *Prosopis flexuosa* DC. (Fabaceae, Mimosoideae). *Kurtziana* 35:49–63.
- Alvarez JA, Villagra PE, Rossi BE, Cesca E (2009) Spatial and temporal litterfall heterogeneity generated by woody species in the Central Monte desert. *Plant Ecol* 205:295–303.
- Alvarez JA, Villagra PE, Villalba R, et al (2011) Wood productivity of *Prosopis flexuosa* D.C. woodlands in the central Monte: Influence of population structure and tree-growth habit. *J Arid Environ* 75:7–13. doi: 10.1016/j.jaridenv.2010.09.003
- Anderson L, Brumbaugh M, Jackson R (2001) Water and tree-understory interactions: a natural experiment in a savanna with oak wilt. *Ecology* 82:33–49.
- Ansley RJ, Mirik M, Heaton CB, Wu XB (2013) Woody Cover and Grass Production in a Mesquite Savanna: Geospatial Relationships and Precipitation. *Rangel Ecol Manag* 66:621–633. doi: 10.2111/REM-D-13-00083.1
- Armas C, Pugnaire FI (2005) Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *J Ecol* 93:978–989.
- Austin AT, Yahdjian L, Stark JM, et al (2004) Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia* 141:221–235.
- Bartoń K (2012) Multi-model inference.

- Baskin CC, Baskin JM (2001) *Seeds. Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, San Diego
- Bates D (2011) Linear mixed-effects models using S4 classes.
- Belsky JA (1994) Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* 75:922–932.
- Bertiller MB (1998) Spatial patterns of the germinable soil seed bank in northern Patagonia. *Seed Sci Res* 8:39–45.
- Bertiller MB, Bisigato AJ (2005) Patrones espaciales y temporales del banco de semillas del suelo en la Patagonia árida y semiárida. In: Oesterheld M, Aguiar MR, Ghersa CM, Paruelo JM (eds) *La Heterog. la Veg. en los agroecosistemas un Homen. a Rolando J. C. León*. Facultad de Agronomía. Universidad Nacional de Buenos Aires, Buenos Aires, p 472
- Bertiller MB, Marone L, Baldi R, Ares JO (2009) Biological interactions at different spatial scales in the Monte desert of Argentina. *J Arid Environ* 73:212–221.
- Bertness MD, Callaway RM (1994) Positive interactions in communities. *Trends Ecol Evol* 9:191–193.
- Bisigato AJ, Villagra PE, Ares JO, Rossi BE (2009) Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: A multi-scale approach linking patterns and processes. *J Arid Environ* 182–191.
- Bolker BM (2008) *Ecological Models and Data in R*. 382.
- Bonanomi G, Incerti G, Mazzoleni S, Giuliano B (2011) Assessing occurrence, specificity, and mechanisms of plant facilitation in terrestrial ecosystems. *Plant Ecol* 212:1777–1790. doi: 10.1007/s11258-011-9948-5
- Bonanomi G, Rietkerk M, Dekker SC, Mazzoleni S (2007) Islands of fertility induce co-occurring negative and positive plant-soil feedbacks promoting coexistence. *Plant Ecol* 197:207–218. doi: 10.1007/s11258-007-9371-0
- Bouyoucos GJ (1962) Hydrometer method improved for making particle size analysis of soils. *Agron J* 54:464 – 465.
- Bowers JE, Turner RM, Burgess TL (2004) Temporal and spatial patterns in emergence and early survival of perennial plants in the Sonoran Desert. *Plant Ecol (formerly Veg)* 172:107–119. doi: 10.1023/B:VEGE.0000026026.34760.1b
- Bremner J (1960) Determination of Nitrogen in soil by Kjeldahl method. *J Agric Sci* 55:1–23.
- Briskin DP (2010) Mineral Nutrition. In: Taiz L, Zeiger E (eds) *Plant Physiol.*, 5th edn. Sinauer Associates Inc, Massachusetts, pp 107–130

- Brooker RB, Maestre FT, Callaway RM, et al (2008) Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *J Ecol* 96:18–34.
- Burnham KP, Anderson D (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York
- Busso CA, Bonvissuto GL (2009) Soil seed bank in and between vegetation patches in arid Patagonia, Argentina. *Environ Exp Bot* 67:188–195. doi: 10.1016/j.envexpbot.2009.01.003
- Caballero I, Olano JM, Escudero A, Loidi J (2008a) Seed bank spatial structure in semi-arid environments: beyond the patch-bare area dichotomy. *Plant Ecol* 195:215–223. doi: 10.1007/s11258-007-9316-7
- Caballero I, Olano JM, Loidi J, Escudero A (2008b) A model for small-scale seed bank and standing vegetation connection along time. *Oikos* 117:1788–1795. doi: 10.1111/j.1600-0706.2008.17138.x
- Callaway R, Walker L (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78:1958–1965.
- Capitanelli R (1972) Geomorfología y clima de la provincia de Mendoza. In: Cabrera AL (ed) X Jornadas Argentinas Botánica. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica, Mendoza, p 15:48
- Carrera AL, Massarino MJ, Bertiller MB, et al (2009) Plant impacts on nitrogen and carbon cycling in the Monte Phytogeographical Province, Argentina. *J Arid Environ* 73:192–201.
- Cavagnaro JB (1988) Distribution of C3 and C4 grasses at different altitudes in a temperate arid region of Argentina. *Oecologia* 76:273–277.
- Cavagnaro JB, Passera CB (1991) Water utilization by shrubs and grasses in the Monte Ecosystem, Argentina. IV Congr. Int. des Terres Parcours. Montpellier, France, pp 255–258
- Cavagnaro JB, Trione SO (2007) Physiological, morphological and biochemical responses to shade of *Trichloris crinita*, a forage grass from the arid zone of Argentina. *J Arid Environ* 68:337–347.
- Cesca E, Villagra P, Passera C, Alvarez J (2012) Effect of *Prosopis flexuosa* on understory species and its importance to pastoral management in woodlands of the Central Monte Desert. *Rev la Fac Ciencias Agrar* 44:207–219.
- Chambers JC, MacMahon JA (1994) A Day in the Life of a Seed: Movements and Fates of Seeds and Their Implications for Natural and Managed Systems. *Annu Rev Ecol Syst* 25:263–292.
- Chen S-Y, Xu J, Maestre FT, et al (2009) Beyond dual-lattice models: incorporating plant strategies when modeling the interplay between facilitation and competition along



- environmental severity gradients. *J Theor Biol* 258:266–73. doi: 10.1016/j.jtbi.2009.01.011
- Chesson P, Gebauer RLE, Schwinning S, et al (2004a) Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia* 141:236–53. doi: 10.1007/s00442-004-1551-1
- Chesson PL, Gebauer RLE, Schwinning S, et al (2004b) Resource pulse, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia* 141:236:253.
- Chu C-J, Maestre FT, Xiao S, et al (2008) Balance between facilitation and resource competition determines biomass-density relationships in plant populations. *Ecol Lett* 11:1189–97. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01228.x
- Cipriotti P a., Flombaum P, Sala OE, Aguiar MR (2008) Does drought control emergence and survival of grass seedlings in semi-arid rangelands? *J Arid Environ* 72:162–174. doi: 10.1016/j.jaridenv.2007.06.012
- Cortina J, Maestre FT (2005) Chapter 6 PLANT EFFECTS ON SOILS IN DRYLANDS : IMPLICATIONS FOR COMMUNITY DYNAMICS.
- Cortina J, Maestre FT, Series NS (2005) Plant Effects on soils in drylands: implications for community dynamics in ecosystem restoration. In: Binkley D and OM (ed) *Tree Species Eff. Soils Implic. Glob. Chang.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 85–118
- Cowling R, Ojeda F (2005) Rainfall reliability, a neglected factor in explaining convergence and divergence of plant traits in fire-prone mediterranean-climate ecosystems. *Glob Ecol ...* 14:509–519. doi: 10.1111/j.1466-822x.2005.00166.x
- D’Odorico P, Caylor K, Okin GS, Scanlon TM (2007) On soil moisture–vegetation feedbacks and their possible effects on the dynamics of dryland ecosystems. *J Geophys Res* 112:G04010. doi: 10.1029/2006JG000379
- Dohn J, Dembélé F, Karembé M, et al (2013) Tree effects on grass growth in savannas: competition, facilitation and the stress-gradient hypothesis. *J Ecol* 101:202–209. doi: 10.1111/1365-2745.12010
- Dybzinski R, Tilman D (2012) Seed and microsite limitation in a late-successional old field: the effects of water, adults, litter, and small mammals on seeds and seedlings. *Plant Ecol* 213:1003–1013. doi: 10.1007/s11258-012-0060-2
- Eriksson O, Ehrlén J (1992) Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91:360–364.
- Estrella H, Boshoven J, Tognelli M (2001) Características del clima regional y de la Reserva de Ñacuñán. *El desierto del Monte La Reserv. Biosf. Ñacuñán*

- Farrell C, Hobbs RJ, Colmer TD (2012) Microsite and litter cover effects on seed banks vary with seed size and dispersal mechanisms: implications for revegetation of degraded saline land. *Plant Ecol* 213:1145–1155. doi: 10.1007/s11258-012-0072-y
- Forseth IN, Wait DA, Casper BB (2001) Shading by shrubs in a desert system reduces the physiological and demographic performance of associated herbaceous perennial. *J Ecol* 89:670–680.
- Fulbright TE, Kuti JO, Tipton AR (1997) Effects of nurse plant canopy light intensity on shrub seedling growth. *J Range Manag* 50:607–610.
- García RA (2005) Respuesta de dos cultivares de vid, Malbec y Cabernet-Sauvignon a distintos colores de malla antigranizo. *Fac Ciencias Agrar Magister S*:52.
- García-Fayos P, Gasque M (2006) Seed vs. microsite limitation for seedling emergence in the perennial grass *Stipa tenacissima* L. (Poaceae). *Acta Oecologica* 30:276–282. doi: 10.1016/j.actao.2006.05.003
- Gea-Izquierdo G, Montero G, Cañellas I (2009a) Changes in limiting resources determine spatio-temporal variability in tree–grass interactions. *Agrofor Syst* 76:375–387.
- Gea-Izquierdo G, Montero G, Cañellas I (2009b) Changes in limiting resources determine spatio-temporal variability in tree–grass interactions. *Agrofor Syst* 76:375–387. doi: 10.1007/s10457-009-9211-4
- Giordano C V., Guevara A, Boccalandro HE, et al (2011) Water status, drought responses, and growth of *Prosopis flexuosa* trees with different access to the water table in a warm South American desert. *Plant Ecol* 212:1123–1134. doi: 10.1007/s11258-010-9892-9
- Goldberg DE, Novoplansky A (1997) On the relative importance of competition in unproductive environments. 85:409–418.
- Golluscio R a., Sala OE, Lauenroth WK (1998) Differential use of large summer rainfall events by shrubs and grasses: a manipulative experiment in the Patagonian steppe. *Oecologia* 115:17–25. doi: 10.1007/s004420050486
- Gómez-Aparicio L (2009) The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *J Ecol* 97:1202–1214. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01573.x
- Gómez-Aparicio L, Gómez JM, Zamora R (2005a) Microhabitats shift rank in suitability for seedling establishment depending on habitat type and climate. *J Ecol* 93:1194–1202. doi: 10.1111/j.1365-2745.2005.01047.x
- Gómez-Aparicio L, Gómez JM, Zamora R, Boettinger JL (2005b) Canopy vs soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *J Veg Sci* 16:191–198.

- Gómez-Aparicio L, Ordiales R, Pugnaire F, et al (2004a) Measuring plant interactions: A new comparative index. *Ecology* 85:2682–2686.
- Gómez-Aparicio L, Valladares F, Zamora R, Luis Quero J (2005c) Response of tree seedlings to the abiotic heterogeneity generated by nurse shrubs: an experimental approach at different scales. *Ecography (Cop)* 28:757–768. doi: 10.1111/j.2005.0906-7590.04337.x
- Gómez-Aparicio L, Zamora R, Gómez JM, et al (2004b) Applying plant facilitation to forest restoration: A meta-analysis of the use on shrubs as nurse plants. *Ecol Appl* 14:1128–1138.
- Gowik U, Westhoff P (2011) The path from C3 to C4 photosynthesis. *Plant Physiol* 155:56–63. doi: 10.1104/pp.110.165308
- Greco S, Cavagnaro JB (2002) Effects of drought in biomass production and allocation in three varieties of *Trichloris crinita* P. (Poaceae) a forage grass from the arid Monte region of Argentina. *Plant Ecol* 164:125–135.
- Greco SA, Cavagnaro JB, Marone L (2003) Efecto de la temperatura en cuatro gramíneas forrajeras del Monte. *Boletín la Soc Argentina Botánica* 38:182.
- Greco SA, Sartor CE, Villagra PE (2013) Minimum water input event for seedling emergence of three native perennial grasses of the Central Monte desert ( Argentina ) influenced by the effect of shade and the season of the year. *Rev la Fac Ciencias Agrar* 45:197–209.
- Grime J (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242:344–347.
- Grime JP (1989) Seed Banks in Ecological Perspective. *Ecol. Soil Seed Banks*
- Guevara A, Giordano CV, Aranibar J, et al (2010) Phenotypic plasticity of the coarse root system of *Prosopis flexuosa*, a phreatophyte tree, in the Monte Desert (Argentina). *Plant Soil* 330:447–464. doi: 10.1007/s11104-009-0218-4
- Guevara JC, Stasi C, Estevez OR, Le Houérou HN (2000) N and P fertilization on rangeland production in Midwest Argentina. *J Range Manag* 53:410–414.
- Gutterman Y (1990) Do germination mechanisms differ in plants originating in desert receiving winter or summer rain? *Isr. J. Bot.* 39 355-372.
- Gutterman Y (1994) Strategies of seed dispersal and germination in plants inhabiting deserts. *Bot Rev* 60:373–425.
- Hamerlynck EP, Scott RL, Susan Moran M, et al (2011) Inter- and under-canopy soil water, leaf-level and whole-plant gas exchange dynamics of a semi-arid perennial C4 grass. *Oecologia* 165:17–29. doi: 10.1007/s00442-010-1757-3
- Holmgren M, Gómez-Aparicio L, Quero JL, Valladares F (2012) Non-linear effects of drought under shade: reconciling physiological and ecological models in plant communities. *Oecologia* 169:293–305.

- Holmgren M, Scheffer M (2010) Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited. *J Ecol* 98:1269–1275.
- Holmgren M, Scheffer M, Huston M (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78:1966–1975.
- Horno ME (1993) Interceptación de la precipitación por Algarrobo. In: IADIZA (ed) *Contrib. mendocinas a la quinta Reun. Reg. para Am. Lat. y el Caribe la Red For. del CIID. Conserv. y Mejor. especies del genero Prosopis*. IADIZA, Cricyt, Mendoza, p 93:97
- Horton JLL, Hart SSC (1998) Hydraulic lift: a potentially important ecosystem process. *Trends Ecol Evol* 13:232–235.
- Hultine KR, Scott RL, Cable WL, et al (2004) Hydraulic redistribution by a dominant, warm-desert phreatophyte: seasonal patterns and response to precipitation pulses. *Funct Ecol* 18:530–538.
- Instituto de Botánica Darwinion Catálogo de las Plantas Vasculares del Conosur. <http://www2.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/FA.asp>.
- Jankju M (2008) Individual Performances and the Interaction Between Arid Land Plants Affected by the Growth Season Water Pulses. *Arid L Res Manag* 22:123–133. doi: 10.1080/15324980801957986
- Jankju-Borzelabad M, Griffiths H (2006) Competition for pulsed resources: an experimental study of establishment and coexistence for arid-land grass. *Oecologia* 148:555–563.
- Joffre R, Rambal S (1993) How tree cover influences the water balance of mediterranean rangelands. *Ecology* 74:570–582.
- Kemp PR (1989a) Seed bank and vegetation processes in deserts. *Ecol. Soil Seed Banks*
- Kemp PR (1989b) Seed banks and vegetation processes in deserts. In: Leck MA, Parker VT, Simpson RL (eds) *Ecol. Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego, pp 257–281
- Kitzberger T, Steinaker D, Veblen T (2000a) Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81:1914–1924.
- Kitzberger T, Steinaker DF, Veblen TT (2000b) Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern patagonia. *Ecology* 81:1914–1924.
- Labraga JC, Villalba R (2009) Climate in the Monte Desert: Past trends, present conditions, and future projections. *J Arid Environ* 73:154:163.
- León MF, Squeo FA (2004) Levantamiento hidráulico. La raíz del asunto. In: Cabrera HM (ed) *Fisiol. Ecol. en Plantas. Mecanismos y Respuestas a Estrés en los Ecosistemas*. Valparaíso, p 99:109

- Li J, Zhao CY, Song YJ, et al (2010) Spatial patterns of desert annuals in relation to shrub effects on soil moisture. *J Veg Sci* 21:221–232. doi: 10.1111/j.1654-1103.2009.01135.x
- Logan M (2010) *Biostatistical design and analysis using R: a practical guide*. Oxford: Wiley-Blackwell. 546 pp.
- Lortie CJ, Brooker RW, Choler P (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos* 107:433–438.
- Lortie CL, Callaway RM (2006) Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *J Ecol* 94:7–16.
- Ludwig F, Dawson TE, Kroon H, et al (2003) Hydraulic lift in *Acacia tortilis* trees on an East African savanna. *Oecologia* 134:293–300. doi: 10.1007/s00442-002-1119-x
- Ludwig F, Dawson TE, Prins HHT, et al (2004) Below-ground competition between trees and grasses may overwhelm the facilitative effects of hydraulic lift. *Ecol Lett* 7:623–631. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00615.x
- Ludwig JA, Tongway DJ (1995) Spatial organisation of landscapes and its function in semi-arid woodlands, Australia. *Landsc Ecol* 10:51–63. doi: 10.1007/BF00158553
- Maestre FT, Bautista S, Cortina J, Baustista S (2003a) Positive, negative and net effects in grass-shrub interactions in mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* 84:3186–3197.
- Maestre FT, Bradford MA, Reynolds JF (2006a) Soil heterogeneity and community composition jointly influence grassland biomass. *J Veg Sci* 17:261–270.
- Maestre FT, Callaway RM, Valladares F, Lortie CL (2009) Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *J Ecol* 97:199–205.
- Maestre FT, Cortina J (2004) Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proc Biol Sci* 271 Suppl:S331–S333. doi: 10.1098/rsbl.2004.0181
- Maestre FT, Cortina J, Bautista S, et al (2003b) Small-scale Environmental Heterogeneity and Spatiotemporal Dynamics of Seedling Establishment in a Semiarid Degraded Ecosystem. *Ecosystems* 6:630–643. doi: 10.1007/s10021-002-0222-5
- Maestre FT, Valladares F, Reynolds JF (2006b) The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant-plant interactions and abiotic stress: further insights from arid environments. *J Ecol* 94:17–22. doi: 10.1111/j.1365-2745.2005.01089.x
- Malkinson D, Tielbörger K (2010) What does the stress-gradient hypothesis predict? Resolving the discrepancies. *Oikos* 119:1546–1552.
- Marone L, Cueto VR, Milesi FA, Lopez de Casenave J (2004) Soil seed bank composition over desert microhabitats: patterns and plausible mechanisms. *Can J Bot* 82:1809–1816.

- Marone L, Horno ME, González del Solar R (2000a) Post dispersal fate of seeds in the Monte desert of Argentina: patterns of germination in successive wet and dry years. *J Ecol* 88:940–949.
- Marone L, Lopez de Casenave J, Cueto VR (2000b) Granivory in Southern South American Deserts: Conceptual. *Bioscience* 50:123–132.
- Marone L, Lopez de Casenave J, Milesi FA, Cueto VR (2008) Can seed-eating birds exert top-down effects on grasses of the Monte desert? *Oikos* 117:611–619.
- Marone L, Rossi B, Horno M (1998a) Timing and spatial patterning of seed dispersal and redistribution in a South American warm desert. *Plant Ecol* 137:143–150.
- Marone L, Rossi BE, Horno ME (1998b) Timing and spatial patterning of seed dispersal and redistribution in a South American warm desert. *Plant Ecol* 137:143–150.
- Marone L, Rossi BE, Lopez de Casenave J (1998c) Granivore impact on soil-seed reserves in the central Monte desert, Argentina. *Funct Ecol* 12:640–645.
- Martínez ML (2003) Facilitation of seedling establishment by an endemic shrub in tropical coastal sand dunes. *Plant Ecol* 333–345.
- McClaran MP, Angell DL (2007) Mesquite and grass relationships at two spatial resolutions. *Plant Ecol* 191:119–126.
- Meijer SS, Holmgren M, Van der Putten WH (2011) Effects of plant-soil feedback on tree seedling growth under arid conditions. *J Plant Ecol* 4:193–200. doi: 10.1093/jpe/rtr011
- Metz J, Liancourt P, Kigel J, et al (2010) Plant survival in relation to seed size along environmental gradients: a long-term study from semi-arid and Mediterranean annual plant communities. *J Ecol* 98:697–704. doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01652.x
- Michalet R, Brooker RW, Cavieres L a, et al (2006) Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecol Lett* 9:767–73. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00935.x
- Miner AJ, Alvarez JA, Villagra PE, Aranibar J (2010) Dinámica temporal de la masa de broza en distintos microhábitats del desierto del Monte Central (Mendoza, Argentina). *Rev la Fac Ciencias Agrar* 42:55–69.
- Morello J (1958) La Provincia Fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana* 5–115.
- Newman E. (1973) Competition and diversity in herbaceous vegetation. *Nature*. *Nature* 244:310.
- Nijensohn L, Avellaneda M, Pizarro O, Olmos F (1972) Empleo de soluciones bicarbonatadas sódicas en el diagnóstico del nivel de fósforo disponible en suelos mendocinos de riego. *Rev la Fac Ciencias Agrar* 18:119–126.

- Noy-Mer I (1973) Desert ecosystems: environment and producers. *Ann Rev Ecol Syst* 4:25–52.
- Ogle K, Reynolds JF (2004) Plant responses to precipitation in desert ecosystems: integrating functional types, pulses, thresholds, and delays. *Oecologia* 141:282–94. doi: 10.1007/s00442-004-1507-5
- Padilla FM, Pugnaire FI (2006) The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Front Ecol Environ* 4:196–202. doi: 10.1890/1540-9295(2006)004[0196:TRONPI]2.0.CO;2
- Pagés J-P, Michalet R (2006) Contrasted Responses of Two Understorey Species to Direct and Indirect Effects of a Canopy Gap. *Plant Ecol* 187:179–187. doi: 10.1007/s11258-005-0976-x
- Pake CE, Venable DL, Jul N (1996) Seed Banks in Desert Annuals : Implications for Persistence and Coexistence in Variable Environments. *Ecology* 77:1427–1435.
- Parker VT, Simpson RL, Allesio Leck M (1989) Pattern and process in the dynamics of seed banks. In: Allesio Leck M, Parker VT, Simpson RL (eds) *Ecol. soil seed banks*. Academic Press, San Diego, California, p 406
- Passera CB (2000) Fisiología de *Prosopis* spp. *Multequina* 9:53–80.
- Passera CB, Borsetto O, Candia RJ, Stasi CR (1992) Shrub control and seedling influences on grazing capacity in Argentina. *J Range Manag* 45:480–482.
- Passera CB, Cavagnaro JB, Sartor CE (2010) Plantas C 3, C 4 y CAM nativas del monte árido argentino . Adaptaciones y potencial biológico. In: González Rebollar JL, Sancho Chueca A (eds) *C4 y CAM Caracter. Gen. y uso en programas Desarro. tierras áridas y semiáridas. Homen. al Dr. J. Lopez Gorgé*. CSIC, Madrid, p 165:176
- Pazos GE, Bertiller MB (2007) Spatial patterns of the germinable soil seed bank of coexisting perennial-grass species in grazed shrublands of the Patagonian Monte. *Plant Ecol* 198:111–120. doi: 10.1007/s11258-007-9389-3
- Pazos GE, Bertiller MB (2008) Spatial patterns of the germinable soil seed bank of coexisting perennial-grass species in grazed shrublands of the Patagonian Monte. *Plant Ecol* 198:111–120. doi: 10.1007/s11258-007-9389-3
- Peralta I, Martinez Carretero E (1995) *Guías Botánicas para la Provincia de Mendoza. II Reserva Natural Telteca*. Mendoza
- Pirk GI, Lopez de Casenave J (2006) Diet and seed removal rates by the harvester ants *Pogonomirmex rastratus* and *Pogonomirmex pronotalis* in the central Monte desert, Argentina. *Insectes Soc* 53:119–125. doi: 10.1007/s00040-005-0845-6
- Pol RG, Lopez de Casenave J, Pirk GI (2011) Influence of temporal fluctuations in seed abundance on the foraging behaviour of harvester ants ( *Pogonomyrmex* spp .) in the

- central Monte desert , Argentina. *Austral Ecol* 36:320–328. doi: 10.1111/j.1442-9993.2010.02153.x
- Pol RG, Pirk GI, Marone L (2010) Grass seed production in the central Monte desert during successive wet and dry years. *Plant Ecol* 208:65:75.
- Pons TL (2000) Seed Responses to Light. In M. Fenner (Eds.). *Seeds, the Ecology of Regeneration in Plant Communities* (pp. 237-260) (24 p.). Oxford: CAB international.
- Pratt P, Morse H (1954) Potassium release from exchangeable and nonexchangeable form in Ohio soils. *Ohio Agric. Exp. Stn. Res. Bull.* 747:
- Prieto I, Padilla FM, Armas C, Pugnaire FI (2011) The role of hydraulic lift on seedling establishment under a nurse plant species in a semi-arid environment. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 13:181–187. doi: 10.1016/j.ppees.2011.05.002
- Pugnaire F (2000) Seed Bank and Understorey Species Composition in a Semi-arid Environment: The Effect of Shrub Age and Rainfall. *Ann Bot* 86:807–813. doi: 10.1006/anbo.2000.1240
- Pugnaire FI, Armas C, Maestre FT (2011) Positive plant interactions in the Iberian Southeast : Mechanisms , environmental gradients , and ecosystem function. *J Arid Environ* 75:1310–1320. doi: 10.1016/j.jaridenv.2011.01.016
- Pugnaire FI, Armas C, Valladares F (2004a) Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *J Veg Sci* 15:85–92.
- Pugnaire FI, Armas C, Valladares F (2004b) Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *J Veg Sci* 15:85–92. doi: 10.1111/j.1654-1103.2004.tb02240.x
- Quevedo-Robledo L, Pucheta E, Ribas-Fernández Y (2010) Influences of interyear rainfall variability and microhabitat on the germinable seed bank of annual plants in a sandy Monte Desert. *J Arid Environ* 74:167–172.
- R Development Core Team (2011), R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: the R Foundation for <http://www.R-project.org/>.
- Ribas-Fernández Y, Quevedo-Robledo L, Pucheta E (2009) Pre- and post-dispersal seed loss and soil seed dynamics of the dominant *Bulnesia retama* (Zygophyllaceae) shrub in a sandy Monte desert of western Argentina. *J Arid Environ* 73:14–21. doi: 10.1016/j.jaridenv.2007.12.001
- Roig F a. F, Roig-Juñent S, Corbalán V (2009) Biogeography of the Monte desert. *J Arid Environ* 73:164–172. doi: 10.1016/j.jaridenv.2008.07.016
- Rolhauser AG, D'Antoni MJ, Gatica MG, Pucheta E (2013) Species-specific influences of shrubs on the non-dormant soil seed bank of native and exotic plant species in central-northern Monte Desert. *Austral Ecol* 38:87–94. doi: 10.1111/j.1442-9993.2012.02378.x



- Rossi BE (2004) Flora y vegetación de la Reserva de Biosfera de Ñacuñán después de 25 años de clausura. Heterogeneidad espacial a distintas escalas. Programa Postgrado en Biol Tesis Doct:151.
- Rossi BE, Villagra PE (2003) Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understorey species in arid Argentina. *J Veg Sci* 14:543–550. doi: 10.1658/1100-9233(2003)014[0543:EOPFOS]2.0.CO;2
- Rundel PW, Villagra PE, Dillon M O, et al (2007) Arid and Semi-Arid Ecosystems. In: Veblen T., Young K, Orme A e. (eds) *Phys. Geogr. South Am.* Oxford University Press, pp 158–183
- Sartor CE, Marone L (2010) A plurality of causal mechanisms explains the persistence or transience of soil seed banks. *J Arid Environ* 74:303–306. doi: 10.1016/j.jaridenv.2009.07.011
- Satterthwaite WH (2007) The importance of dispersal in determining seed versus safe site limitation of plant populations. *Plant Ecol* 193:113–130. doi: 10.1007/s11258-006-9252-y
- Schade JD, Hobbie SE (2005) Spatial and temporal variation in islands of fertility in the Sonoran Desert. *Biogeochemistry* 73:541–553. doi: 10.1007/s10533-004-1718-1
- Schade JD, Sponseller R, S.L. C, A. S (2003) The influence of *Prosopis* canopies on understorey vegetation : Effects of landscape position. *J Veg Sci* 14:743–750.
- Schenk HJ, Mahall BE (2002) Positive and negative plant interactions contribute to a north-south-patterned association between two desert shrub species. *Community Ecol* 132:402–410. doi: 10.1007/s00442-002-0990-9
- Schwinning S, Sala OE (2004) Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia* 141:211–220.
- Schwinning S, Sala OE, Loik ME, Ehleringer JR (2004) Thresholds, memory, and seasonality: understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems. *Oecologia* 141:191–3. doi: 10.1007/s00442-004-1683-3
- Sher A a, Goldberg DE, Novoplansky A (2004) The effect of mean and variance in resource supply on survival of annuals from Mediterranean and desert environments. *Oecologia* 141:353–62. doi: 10.1007/s00442-003-1435-9
- Siemann E, Rogers WE, Journal T, Dec N (2007) Changes in Light and Nitrogen Availability under Pioneer Trees May Indirectly Facilitate Tree Invasions of Grasslands. 91:923–931.
- Simmons MT, Archer SR, Teague WR, Ansley RJ (2008) Tree (*Prosopis glandulosa*) effects on grass growth: An experimental assessment of above-and belowground interactions in a temperate savana. *J Arid Environ* 72:314–325.

- Sthultz CM, Gehring C a, Whitham TG (2007) Shifts from competition to facilitation between a foundation tree and a pioneer shrub across spatial and temporal scales in a semiarid woodland. *New Phytol* 173:135–45. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01915.x
- Taiz L, Zeiger E (2010) *Plant Physiology*, Fifth Edit. Sinauer Associates. Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, U.S.A.
- Tielbörger K, Kadmon R (2000a) Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81:1544–1553.
- Tielbörger K, Kadmon R (2000b) Indirect effects in desert plant community: is competition among annuals more intense under shrub canopies? *Plant Ecol* 150:53–63.
- Tilman D (1982) *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, New Jersey
- Tironi C, Sartor CE, González del Solar R (2003) Germinación y emergencia de dos gramíneas perennes del Monte central en respuesta al enterramiento. XXIX Jornadas Argentinas Botánica y XV Reun. Anu. la Soc. Botánica Chile
- Travis MJJ, Brooker RW, Clark EJ, Dytham C (2006) The distribution of positive and negative species interactions across environmental gradients on a dual-lattice model. *J Theor Biol* 241:896–902. doi: 10.1016/j.jtbi.2006.01.025
- Trione SO, Cavagnaro JB (1998) Water shortage and associated changes in organic nitrogen between *Pappophorum caespitosum* (Gramineae) provenances. *J Arid Environ* 38:519–528.
- Valladares F, Niinemets Ü (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annu Rev Ecol Syst* 39:237–257.
- Venable DL (2007) Bet Hedging in a guild of desert annuals. *Ecology* 88:1086–1090.
- Venable DL, Lawlor L (1980) Delayed Germination and Dispersal in Desert annuals: Escape in Space and Time. *Oecologia* 282:272–282.
- Villagra PE, Boninsegna JA, Alvarez JA, et al (2005) Dendroecology of *Prosopis flexuosa* woodlands in the Monte desert: Implications for their management. *Dendrochronologia* 22:209–213.
- Villagra PE, Giordano CV, Alvarez JA, et al (2011) Ser planta en el desierto: estrategias de uso de agua y resistencia al estrés hídrico en el Monte Central de Argentina. *Ecol Austral* 21:29:42.
- Villagra PE, Villalba R (2001) Estructura poblacional del algarrobal de la Reserva de Ñacuñán. In: Boshoven J, Tognelli M (eds) *El desierto del Monte La Reserv. Biosf. Ñacuñán*. IADIZA, CONICET, Mendoza, p 71:83

- Walkley A, Black IA (1934) An examination of the Degtjareff method for determining organic carbon in soils: Effect of variations in digestion conditions and of inorganic soil constituents. *Soil Sci* 63:251–261.
- Xiong S, Nilsson C (1999) The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *J Ecol* 87:984–994.
- Yahdjian L, Gherardi L, Sala OE (2011) Nitrogen limitation in arid-subhumid ecosystems: A meta-analysis of fertilization studies. *J Arid Environ* 75:657–680.
- Zou CB, Barnes PW, Archer S, McMurtry CR (2005) Soil moisture redistribution as a mechanism of facilitation in savanna tree-shrub clusters. *Oecologia* 145:32–40. doi: 10.1007/s00442-005-0110-8
- Zuloaga FO, Morrone O (1999) Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina II. Dicotyledoneae. 1269p.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM (2009) *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer 574p