

Efectos de las plantaciones de pino ponderosa sobre la heterogeneidad de micrositios en estepas del noroeste patagónico

ESTELA RAFFAELE^{1,✉} & TOMÁS SCHLICHTER²

1 Depto. de Ecología, Centro Reg. Univ. Bariloche, Univ. del Comahue, Bariloche, Río Negro, ARGENTINA
2 INTA-EEA Bariloche, Bariloche, Río Negro, ARGENTINA

RESUMEN. En las estepas del noroeste patagónico, los parches de vegetación formados principalmente por matas cespitosas (coirones) y arbustos generan microambientes contrastantes que favorecen el establecimiento de otras especies. En estos ecosistemas la tasa de plantación de coníferas exóticas se está incrementando en los últimos años como recurso alternativo a la ganadería ovina. Los objetivos de este trabajo fueron: 1) analizar el efecto de la plantación sobre la humedad superficial del suelo de los diferentes micrositios en un sitio de estepa cercano a Bariloche y 2) analizar experimentalmente el efecto de las acículas de pino ponderosa sobre la germinación de *Festuca pallescens* y *Stipa speciosa*. La humedad del suelo debajo y entre coirones resultó diferente, y también varió según fuera plantación o estepa. En una plantación joven, las condiciones de humedad del suelo tendieron a ser más homogéneas entre los distintos tipos de micrositios, mientras que en la estepa la humedad del suelo fué significativamente mayor debajo de los coirones que entre coirones. En el pinar más antiguo no se detectaron micrositios debido a la ausencia de vegetación dentro del pinar y se registraron los valores de humedad más bajos y más homogéneos. La biomasa de pastos fue significativamente mayor en la estepa que en la plantación joven. El porcentaje de germinación de ambas especies de pastos fue nulo en los tratamientos con acículas y alto en el suelo sin acículas. La disminución de la biomasa de coirones probablemente determine a mediano plazo una menor regeneración y/o desaparición de otras especies, debido a la modificación y/o disminución de la disponibilidad de micrositios para la germinación de especies, especialmente en las plantaciones densas y antiguas.

ABSTRACT. Effects of ponderosa pine plantations on steppe microsites of northwestern Patagonia: In the steppe of northwestern Patagonian, the vegetation patches, formed by tussocks or bunchgrasses and shrubs, generate contrasting microsites, which facilitate the establishment of other species. In this ecosystem, during the last decades, plantation rates of exotic conifers have been increasing as an alternative resource to sheep production. The objectives of this study are to analyze: 1) the effect of pine plantation on the surface soil moisture of the different microsites in a steppe near Bariloche; and 2) the effect of the pine litter on the germination of two bunchgrasses: *Festuca pallescens* and *Stipa speciosa*. The soil moisture differed below bunchgrasses and in the interspace (between bunchgrasses) and it varied according to site (pine plantation or steppe). In a young pine plantation the moisture soil conditions tended to be more homogeneous between the different microsites, whereas in the steppe soil humidity below bunchgrasses was significant higher than between bunchgrasses. In an old pine plantation contrasting microsites are not found due to the lack of bunchgrasses. The bunchgrasses biomass was significantly larger in the steppe than in the young pine plantation. The percentage germination of both bunchgrass species was null in the treatment with pine litter and high in the treatments without pine litter. The decrease in bunchgrasses biomass probably determines in the long run the low regeneration and/or local disappearance of other species, due to alteration and/or decrease of the availability of microsites, particularly in old and dense pine plantations.

INTRODUCCIÓN

El establecimiento de especies depende básicamente de la densidad de semillas viables

y de la disponibilidad de "sitios seguros" (Harper 1977; Fowler 1988), siendo estos factores determinantes de la composición y distribución de especies en una comunidad (Eriksson & Ehrlén 1992). Los micrositios seguros son microambientes que atenúan las

✉ Depto. de Ecología, Centro Regional Universitario Bariloche; Quintral 1250; (8400) Bariloche; Río Negro, ARGENTINA. eraphael@crub.uncoma.edu.ar

Recibido: 24 agosto 2000; Aceptado: 13 enero 2001

fluctuaciones de las condiciones del suelo y, de esta manera, benefician la sobrevivencia de las semillas antes y después de su germinación (Battaglia & Reid 1993; Kitzberger et al. 2000). Por ejemplo, en los ecosistemas áridos y semiáridos los parches de vegetación concentran más materia orgánica, nutrientes, semillas y agua que en las áreas cercanas sin vegetación (Noy-Meir 1973; Aguiar y Sala 1994; Soriano et al. 1994; Mazzarino et al. 1996; Bertiller 1998). Sin embargo, los micrositios seguros son dinámicos en el tiempo y en el espacio (Battaglia & Reid 1993). Por otro lado, tanto la disponibilidad de semillas como la de micrositios son susceptibles a cambios producidos por la dispersión, predación de semillas o frecuencia de disturbios (Eriksson & Ehrlén 1992). Los disturbios en general modifican la cantidad y calidad de los micrositios (Pickett & White 1985) afectando la germinación y reclutamiento de algunas especies. Por ejemplo, la herbivoría puede afectar la estructura y dinámica de los parches de vegetación en un pastizal, reduciendo su cobertura, y en consecuencia modificar las oportunidades de reclutamiento de distintas especies que poseen diferentes requerimientos ecológicos (e.g., Oosterheld & Sala 1990; Defossé et al. 1997; Bisigato & Bertiller 1999).

En las estepas del noroeste patagónico, como en otros ecosistemas semiáridos, los parches de vegetación, formados principalmente por matas cespitosas (coirones) y arbustos (Aguiar & Sala 1994) y especies leñosas rebrotantes en matorrales post-fuego (Raffaele & Veblen 1998), generan microambientes contrastantes que proveen diferentes oportunidades para la emergencia y establecimiento de especies. En estos ambientes, donde las escasas precipitaciones se concentran en el invierno y la época seca es en el verano, el agua se convierte en un factor limitante durante la estación de crecimiento de las plantas. Existen evidencias de que los coirones actúan como especies nodriza (mayor humedad en el suelo y menor irradiación), proveyendo micrositios favorables para el reclutamiento de otras especies.

En estos ecosistemas las plantaciones de pinos exóticos se están realizando desde hace aproximadamente 50 años como recurso alternativo a la ganadería ovina. Actualmente existen aproximadamente 4000 ha plantadas en el Parque Nacional Nahuel Huapi, 3800 ha en el

Parque Nacional Lanín y 50000 ha plantadas fuera de los parques, en campos privados; se estima que el ritmo de forestación fue aumentando hasta 10000 ha por año hasta 1998 (Schlichter & Laclau 1998). Sin embargo, no existen aún trabajos sobre el efecto que estas plantaciones producen sobre las comunidades nativas en Argentina. Particularmente, no se conocen las implicancias ecológicas de las plantaciones sobre las dos limitantes básicas del reclutamiento de especies: 1) disponibilidad de semillas y 2) disponibilidad de micrositios favorables. Sólo por observaciones de campo se reconoce una fuerte disminución de la riqueza de especies nativas debajo de los pinares. Evidencias similares fueron registradas en Chile (Lara & Veblen 1993; Frank & Finckh 1997). Esta pérdida de biodiversidad en plantaciones densas probablemente se deba, entre otros factores, a cambios microambientales y a la disponibilidad de recursos, por ejemplo el agua, que afectan la germinación y establecimiento de especies nativas. En este trabajo se estudió la dinámica del agua del suelo superficial bajo matas de *Stipa speciosa* y *Festuca pallescens* (coirones), especies dominantes de estas estepas, y entre coirones (suelo desnudo), en una estepa y en una plantación densa de pinos jóvenes (cerca de 15 años) que se encontraba implantada sobre esa misma estepa y que aun preservaba gran parte de las especies nativas. En el último año de muestreo se incluyó una plantación vecina, de aproximadamente 40 años, donde la vegetación nativa era prácticamente nula y con una capa de acículas sobre el suelo muy profunda (cerca de 4 cm de espesor).

Los objetivos de este estudio fueron: 1) analizar la influencia de una plantación de *Pinus ponderosa* sobre la biomasa de pastos y la humedad superficial del suelo en los micrositios asociados a la estepa a lo largo del tiempo, y 2) analizar experimentalmente el efecto de las acículas de pino ponderosa sobre la germinación de *Festuca pallescens* y *Stipa speciosa*.

Las predicciones que se plantean en este trabajo son las siguientes: 1) los parches de pastos (coirones) proveen micrositios más húmedos que los interespacios en la estepa y micrositios más secos en la plantación. Este patrón debería intensificarse hacia el final de la estación seca (verano), 2) la biomasa de pastos es menor en la plantación joven que en la

estepa, y 3) la capa de acículas que se acumula en las plantaciones más antigua actúa como barrera mecánica impidiendo que las semillas de las especies nativas lleguen al suelo mineral y completen su germinación.

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en la Estancia San Ramón, ubicada en el límite xérico (este) del gradiente bosque lluvioso–estepa, en áreas transicionales entre estepa y bosque abierto de *Austrocedrus chilensis*, en el noroeste patagónico (41°S), Provincia de Río Negro, Argentina.

Las especies dominantes de esta estepa son *Stipa speciosa* (especie no palatable para la ganadería), *Festuca pallelescens* (especie palatable), con menor cobertura, y, en menor porcentaje, *Mulinum spinosum* (arbusto). La precipitación anual es de 590 mm y está concentrada en el invierno. La temperatura media mensual varía entre 2 °C en julio y 14 °C en enero. El suelo es profundo, de textura areno-limosa.

La plantación de pino ponderosa tenía 15 años de edad, con árboles de 4.5 m de altura y cerca de 13 cm de DAP. Los individuos estaban plantados cada 3 m, siendo la densidad de 1000 ind/ha. En septiembre de 1997 el área fue cercada para excluir el ganado ovino, con el propósito de implementar un ensayo silvopastoril. Al lado de este ensayo se encontraba otra plantación densa de la misma especie pero de aproximadamente 40 años, que fue incluida en el segundo año de mediciones de este estudio.

METODOLOGÍA

Se estudiaron los dos tipos de micrositios más abundantes: 1) debajo de la cobertura de los coirones, y 2) entre coirones (interespacios), tanto en la estepa como en la plantación joven. Para estimar la abundancia relativa de cada tipo de micrositio se censaron tres transectas al azar de 20 x 0.1 m. En cada transecta se muestrearon al azar 50 subparcelas de 10 x 10 cm en las cuales se registró el porcentaje y tipo de cobertura, i.e., suelo desnudo (entre coirones) o pastos (coirones).

Se seleccionaron al azar 10 micrositios de cada tipo en cada fecha de medición y en cada uno de ellos se midió el porcentaje volumé-

trico de agua en el suelo (16 cm superficiales) utilizando un sensor TDR (Time Domain Reflectometry). Se realizó una medición por micrositio (en total 10 mediciones en cada sistema). Las mediciones se realizaron en la estepa y en la plantación. Se aplicó un diseño de muestras apareadas (Sokal & Rohlf 1981), donde cada tipo de micrositio (e.g., entre coirones) fue comparado con el micrositio generado debajo del coirón más cercano. La humedad en el suelo se midió mensualmente durante el otoño–invierno, y semanalmente durante la estación de crecimiento de las plantas (1997-1998) y la siguiente (1998-1999), hasta que el lugar de muestreo fue totalmente quemado por uno de los incendios que ocurrió en la zona en enero 1999.

Se comparó la humedad del suelo entre micrositios en la estepa y en la plantación por separado, y de cada tipo de micrositio (e.g., bajo coirones) entre estepa y plantación. Para evaluar la biomasa de pastos en cada tipo de sistema (plantación y estepa) se cosechó la biomasa aérea de pastos en 30 rectángulos de 0.2 m² dispuestos al azar en la estepa y 30 en la plantación al final del verano (marzo 1998). El material fue llevado al laboratorio y se colocó en estufa a 70 °C durante 48 h; luego se lo pesó.

En la segunda estación de crecimiento (1998-1999), además de las mediciones de humedad del suelo ya mencionadas, se tomaron al azar 10 mediciones de humedad del suelo en la plantación vecina más antigua (40 años), en las mismas fechas que en los otros dos sitios pero sin tener en cuenta el tipo de micrositio, debido a la ausencia de coirones debajo de esta plantación. Se compararon los porcentajes de humedad entre el pinar joven, el viejo y el pastizal utilizando la prueba de Kruskal-Wallis (Conover 1980:489).

Ensayo de germinación

Se realizó un ensayo de germinación en invernadero según un diseño completamente aleatorizado, con un arreglo factorial de 2 x 2. Los tratamientos fueron los siguientes: 1) siembra de *S. speciosa* en bandejas (repeticiones) con una capa de 3 cm de acículas de pino ponderosa, 2) siembra de *S. speciosa* en bandejas con suelo mineral del lugar (sin acículas), 3) siembra de *F. pallelescens* en bandejas con una capa de 3 cm de acículas de pino ponderosa, y

4) siembra de *F. pallescens* en bandejas con suelo mineral. Se sembraron 100 semillas de cada especie por bandeja; se utilizaron 10 bandejas de 20 x 25 cm por tratamiento. Las semillas fueron esparcidas sobre el suelo mineral y sobre la capa de acículas sin ser enterradas. Todas las bandejas recibieron la misma luz y fueron regadas cada 2 ó 3 días a fin de mantener húmedo el sustrato.

RESULTADOS

La biomasa de pastos fue significativamente mayor (Prueba Mann-Whitney: $U = 108$, $P < 0.01$) en la estepa que en la plantación. La biomasa en el control (estepa) fue de $592 \pm 58.3 \text{ g/m}^2$, mientras que en la plantación fue de $444 \pm 74.4 \text{ g/m}^2$.

Comparación entre los micrositios

Los dos tipos de micrositios más abundantes difirieron en su abundancia relativa en los dos ambientes. En la plantación joven el suelo desnudo fue más común (68% del total de cobertura) que los micrositios representados por coirones (32% de la cobertura total). En cambio, en la estepa se registró 46% de suelo desnudo y 54% de coirones respecto del total de cobertura del suelo.

Se observaron dos picos de humedad en el suelo, el primero durante el verano de 1998, principalmente entre coirones, y el segundo pico en el invierno de ese mismo año, donde las diferencias entre micrositios no fueron significativas. Los valores de humedad más altos en la estepa ($27.7\% \pm 1.4$) y en la plantación ($28.5\% \pm 1.8$) se registraron durante el invierno, y los valores más bajos ($0.1\% \pm 0.03$) fueron muy similares en ambos sistemas y medidos en enero de 1999, dos días antes de que el lugar se incendiara (Figura 1).

En la estepa, al comienzo de la primavera del primer año de estudio (1997) el porcentaje de humedad del suelo presentó una leve tendencia a ser menor debajo de los coirones que entre coirones, aunque las diferencias no fueron significativas ($P > 0.05$, Figura 1). Durante el verano la tendencia cambió y se observó mayor humedad debajo de los coirones que entre coirones, siendo estas diferencias altamente significativas hacia el final de la estación seca. Este patrón se repitió durante el

Tabla 1. Diferencias promedio, entre pastizal y plantación, del porcentaje de humedad del suelo (0–16 cm) de cada tipo de micrositio (debajo de coirones y entre coirones). Prueba de t para muestras independientes ($n = 10$). *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$

Table 1. Mean differences of soil moisture (0–16 cm), between the steppe and the pine plantation, of each contrasting microsite (below bunchgrasses and between bunchgrasses). Test t for unpaired samples ($n = 10$). *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$

| Fecha | Estepa vs. plantación | |
|----------|-----------------------|----------------|
| | bajo coirones | entre coirones |
| 29/10/97 | 1.0 | -1.8** |
| 05/11/97 | -1.1 | -0.9 |
| 17/11/97 | 0.3 | -0.6 |
| 26/11/97 | -3.4** | -3.1** |
| 04/12/97 | -2.4** | -2.4** |
| 10/12/97 | 1.0 | -2.3 |
| 16/12/97 | -1.3 | -3.5* |
| 23/12/97 | -1.1 | -3.9* |
| 02/01/98 | -6.9** | -2.8 |
| 08/01/98 | 0.7 | -3.7 |
| 14/01/98 | -1.7 | -7.4** |
| 21/01/98 | 1.6 | -2.4** |
| 27/01/98 | -3.8* | -11.2** |
| 04/02/98 | 0.1 | -3.3** |
| 18/02/98 | 0.9 | -2.5** |
| 04/03/98 | -2.4** | -3.6** |
| 12/03/98 | -2.8** | -2.4** |
| 15/04/98 | -2.1 | -2.8** |
| 18/05/98 | 0.9 | -0.5 |
| 24/06/98 | 3.0** | -0.5 |
| 21/08/98 | 0.1 | -2.3** |
| 30/10/98 | 2.7** | 0.5 |
| 07/11/98 | 0.5 | -5.7** |
| 13/11/98 | 5.0** | 0.9 |
| 27/11/98 | 2.3* | 1.1 |
| 05/12/98 | 2.2 | -2.7* |
| 11/12/98 | 1.2* | -1.4 |
| 19/12/98 | 1.7 | 2.1 |
| 12/01/99 | <0.1 | <0.1 |
| 21/01/99 | <0.1 | <0.1 |

segundo año de muestreo (1998), extendiéndose las diferencias significativas de humedad entre micrositios durante el otoño, primavera y verano. Por el contrario, en la plantación el porcentaje de humedad del suelo entre micrositios fue más homogéneo y no presentó ningún patrón consistente durante la estación de crecimiento. En algunas fechas el porcentaje de humedad fue mayor debajo de los coirones, mientras que en otros casos entre coirones, aunque en la mayoría de los ca-

estas diferencias no fueron significativas (Figura 1).

Comparación entre pastizal y plantaciones

Los interespacios fueron más húmedos ($P < 0.05$) en la plantación joven que en el pastizal durante la primavera-verano, mientras que durante la época lluviosa estas diferencias fueron mínimas (Tabla 1). Por el contrario, los porcentajes de humedad bajo los coirones que crecían en la estepa y en la plantación joven fueron más similares, siendo solo algunas de estas diferencias significativas durante la estación de crecimiento. Durante la primavera de 1997 se observó mayor humedad debajo de los coirones de la plantación.

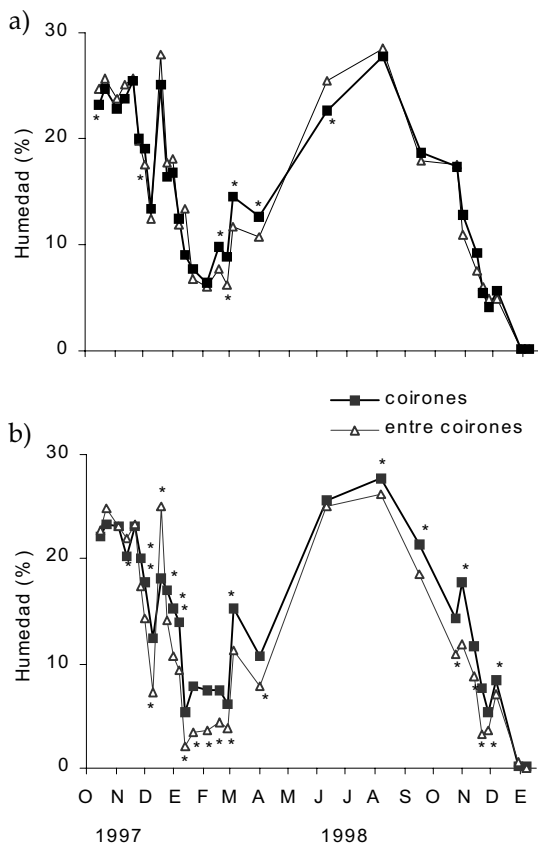


Figura 1. Porcentaje de humedad del suelo superficial (0–16 cm) de dos tipos de microsítios (bajo coirones y entre coirones) medidos en: a) una plantación joven de pino ponderosa, y b) en la estepa. *: $P < 0.05$

Figure 1. Percentage of superficial soil moisture (0–16 cm) in two contrasting microsities (below bunchgrasses and between bunchgrasses) in: a) ponderosa pine plantation, and b) the steppe. *: $P < 0.05$

Tabla 2. Comparación de la humedad del suelo entre las plantaciones y la estepa. Comparación A: pinar antiguo vs. bajo coirones de la estepa y de la plantación joven. Comparación B: pinar antiguo vs. entre coirones de la estepa y de la plantación joven. Prueba de Kruskal–Wallis (H) con 10 réplicas por tratamiento. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

Table 2. Comparison of the moisture soil between pine plantations and the steppe. Comparison A: old pine plantation vs. below bunchgrasses from the steppe and vs. below bunchgrasses from young pine plantation. Comparison B: old pine plantation vs. between bunchgrasses from the steppe and vs. between bunchgrasses from young pine plantation. Kruskal–Wallis test (H) with 10 replicates per treatment. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

| Fecha | Comparación A | | Comparación B | |
|----------|---------------|---------|---------------|---------|
| | H | P | H | P |
| 27/11/98 | 9.51 | 0.008** | 4.20 | 0.120 |
| 05/12/98 | 8.71 | 0.001** | 5.49 | 0.060 |
| 11/12/98 | 11.90 | 0.002** | 12.90 | 0.001** |
| 19/12/98 | 3.17 | 0.200 | 3.72 | 0.150 |
| 12/01/99 | 2.16 | 0.330 | 2.51 | 0.280 |
| 21/01/99 | 1.37 | 0.500 | 0.88 | 0.640 |

Por el contrario en la primavera de 1998, que fue más seca que la del año anterior, se registró mayor humedad debajo de los coirones de la estepa (Tabla 1).

En el pinar más antiguo se registraron los valores de humedad del suelo más bajos que en la estepa y el pinar joven (Tabla 2), excepto en las últimas mediciones donde las condiciones de extrema sequía fueron similares en los tres sistemas. Las diferencias más significativas ($P < 0.05$) de humedad en el suelo se observaron entre el pinar viejo (e.g., 2.7%) y los microsítios bajo coirones de la estepa (e.g., 7.7%), durante las mediciones de primavera-verano del segundo año.

La mayor heterogeneidad de los valores humedad del suelo se registraron en la estepa (aproximadamente 80%), particularmente en los microsítios entre coirones, durante la época seca. En la plantación joven los registros de humedad fueron más homogéneos en ambos tipos de microsítios; sin embargo, se observaron coeficientes de variación relativamente altos (alrededor de 50%). El rango de variación del porcentaje de humedad fue el mismo para los dos tipos de ambiente (0.3–30%; Figura 2).

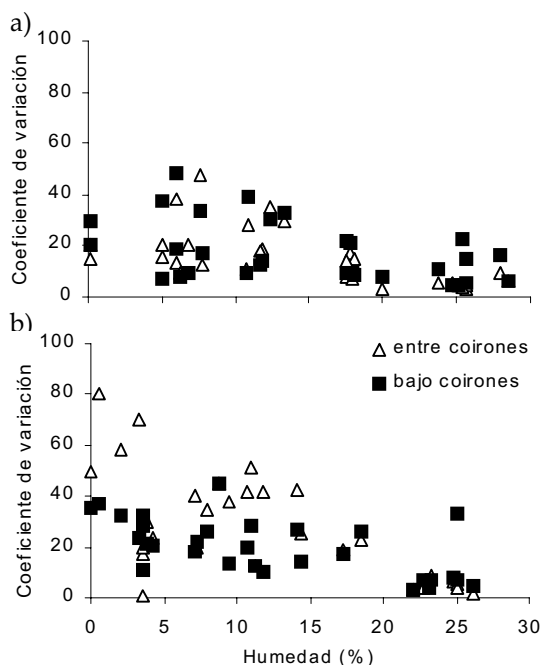


Figura 2. Variabilidad de la humedad superficial del suelo (0–16 cm) en dos tipos de micrositios contrastantes (debajo de coirones y entre coirones) en: a) plantación joven, y b) estepa. Cada punto representa el valor promedio de humedad del suelo y el coeficiente de variación obtenido en cada fecha de muestreo.

Figure 2. Variation in superficial soil moisture (0–16 cm) in two contrasting microsites (below bunchgrasses and between bunchgrasses) in: a) young plantation, and b) steppe. Each point represents the mean soil moisture and the coefficient of variation obtained from each date.

Ensayo de germinación

Los porcentajes de germinación de *F. palleescens* y *S. speciosa* variaron significativamente según el tipo de sustrato y la especie ($F_{1,36} = 28.45$; $P < 0.001$). La germinación de ambas especies fue nula en las bandejas que contenían la capa de acículas y alta sobre el suelo mineral. *Stipa speciosa* presentó porcentajes de germinación significativamente más altos (85%) que *F. palleescens* (42%; $P < 0.05$).

DISCUSIÓN

La dinámica del agua superficial del suelo resultó diferente debajo de los coirones y entre coirones, y también varió según el sistema (plantación o estepa) donde se encontraban los micrositios. En la estepa, al comienzo de la

estación de crecimiento los interespacios eran más húmedos que debajo de la sombra de los coirones. A medida que avanzaba el verano se invirtió este patrón, observándose una mayor humedad debajo de los coirones (Figura 1). Por el contrario, en la plantación joven las condiciones de humedad tendieron generalmente a ser más homogéneas dentro y entre diferentes tipos de micrositios.

Probablemente la disminución del viento dentro del pinar respecto de la estepa, al igual que la menor evaporación e irradiación solar, generan un ambiente más sombrío y protegido del viento que conserva más la humedad en los interespacios del pinar comparados con los de la estepa (Tabla 1). Sin embargo, la humedad registrada debajo de los coirones de la estepa y de la plantación joven resultaron similares. Estos resultados apoyan parcialmente la primera predicción de este trabajo que planteaba que los coirones proveen micrositios más húmedos que los interespacios en la estepa y micrositios más secos que los interespacios en la plantación. Asimismo, sugieren: 1) que no hubo evidencias de competencia por el agua superficial del suelo entre pinos y pastos, y 2) la plantación atenúa las diferencias microambientales entre coirones e interespacios. Cerca de esa zona, a una escala temporal mayor, Kitzberger et al. (2000) encontraron evidencias similares con especies arbustivas que atenúan la variación climática, facilitando el establecimiento de especies leñosas durante períodos climáticos secos.

Si bien la humedad del suelo debajo de los coirones en la plantación y estepa fue similar, la cantidad y/o tamaño de los coirones disminuyó en la plantación. Tanto la biomasa de pastos como la abundancia relativa fueron significativamente menores que en la estepa. Esta disminución de biomasa, también reflejada en un aumento del número de interespacios respecto de los coirones, probablemente se deba a que el factor limitante fue la luz y no el agua, al menos en plantaciones densas de esa edad. Si bien existen evidencias de que la falta de luz no afecta la germinación de *F. palleescens* (Deffosé et al. 1995), es probable que esta especie, como la mayoría de las especies heliófilas de la estepa, tengan altos requerimientos de luz para su supervivencia y crecimiento, que son cada vez más afectados a medida que las forestaciones crecen. A pesar

de que en el pinar antiguo se registraron, en promedio, los valores de humedad más bajos, también se observó muy poca luminosidad y una gran capa de acículas de pinos sobre un suelo muy compactado.

La falta de germinación de semillas de *F. pallescens* y *S. speciosa* en las bandejas con acículas y los altos porcentajes de germinación de ambas especies sobre suelo mineral convalidaron la tercera predicción de este trabajo, que incluye a las acículas como otro factor limitante en la regeneración y permanencia de las especies más abundantes de la estepa.

Aguiar & Sala (1997) encontraron que el máximo reclutamiento de especies en estepas patagónicas ocurre en un tipo de micrositios similar al descrito en este trabajo (debajo o muy cercano de los coirones). Las implicancias de la eventual falta de regeneración de coirones bajo pinares antiguos probablemente determine a mediano plazo la desaparición de otras especies, debido, entre otras causas, a la disminución de disponibilidad de "sitios seguros" para la germinación de especies. Este deterioro de la estepa a medida que las plantaciones crecen resultaría similar a los efectos producidos por el sobrepastoreo: menor biomasa de pastos y mayor cobertura de suelo desnudo (Bertiller 1996, 1998), aunque el origen, tipo de disturbio y factores involucrados son muy diferentes. En la plantación más antigua, como en otras plantaciones de la zona con esas características (plantaciones densas, no manejadas ni raleadas, con alta capa de acículas sobre el suelo y muy sombrías) la supervivencia y regeneración de coirones y demás especies de estepa fueron nulas. Tampoco se conoce lo que acontece con la comunidad nativa luego de la extracción de la madera en este tipo de plantaciones, donde los agentes de dispersión y los micrositios seguros para la germinación de especies fueron muy alterados.

Los resultados de este trabajo explican sólo un aspecto de los posibles factores que intervienen en la pérdida de especies debajo de los pinares. Una plantación produce un dosel sobre la estepa, que a medida que crece se hace más cerrado, frena la velocidad del viento y modifica la redistribución del agua superficial, enmascarando condiciones microambientales contrastantes, y acumula acículas sobre el suelo. En este tipo de ecosistemas áridos, caracte-

rizados por una vegetación emparchada, el viento y la redistribución del agua son los agentes más importantes para la dispersión de semillas (Aguiar & Sala 1999). En este contexto surgen nuevas y variadas preguntas para futuros experimentos relacionados con el efecto que producen las plantaciones sobre los mecanismos de dispersión de semillas en las comunidades nativas (e.g., estepas y/o matorrales), y su eventual pérdida de biodiversidad. Este tipo de estudios aportaría información básica que debería ser contemplada en el diseño de futuras plantaciones y/o ensayos silvopastoriles, a fin de preservar lo más posible los "sitios seguros" y la dispersión de semillas para lograr un compromiso entre la producción y la sustentabilidad del sistema natural.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Billy Doll por permitirnos realizar este estudio en la Estancia San Ramón, a Martín Nuñez por su colaboración en las tareas de campo, y a Marcelo Aizen y Thomas Kitzberger por sus sugerencias en el manuscrito. Parte de la información descrita en este trabajo fue obtenida a través de la SAGPyA (Proyecto Forestal de Desarrollo-PIA N° 26/96) y por la Universidad Nacional del Comahue (subsidio B084)

REFERENCIAS

- AGUIAR, MR & OE SALA. 1994. Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* 70:26–34.
- AGUIAR, MR & OE SALA. 1997. Seed distribution constrains the dynamics of the patagonian steppe. *Ecology* 78:93–100.
- AGUIAR, MR & OE SALA. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 14:273–277.
- BATTAGLIA, M & JB REID. 1993. The effect of microsite variation on seed germination and seedling survival of *Eucalyptus delegatensis*. *Aust. J. Bot.* 41:169–181.
- BERTILLER, MB. 1996. Grazing effects on sustainable semiarid rangelands in Patagonia: the state and dynamics of the soil seed bank. *Env. Manag.* 20:123–132.
- BERTILLER, MB. 1998. Spatial patterns of the germinable soil seed bank in northern Patagonia. *Seed Sci. Res.* 8:39–45.
- BISIGATO, AJ & MB BERTILLER. 1999. Seedling emergence and survival in contrasting soil microsites in Patagonia Monte shrubland. *J. Veg. Sci.* 10:335–342.
- CONOVER, WJ. 1980. *Practical nonparametric statistics*.

- 2da edn. John Wiley and Sons, Inc. New York, EEUU. 489 pp.
- DEFFOSÉ, GE; MB BERTILLER & R ROBBERECHT. 1995. Germination characteristics of *Festuca palllescens*, a Patagonian bunchgrass with reclamation potential. *Seed Sci. Technol.* **23**:715–723.
- DEFFOSÉ, GE; MB BERTILLER & R ROBBERECHT. 1997. Effects of topography, soil moisture, wind and grazing on *Festuca spp* seedlings in a patagonian grassland. *J. Veg. Sci.* **8**:677–684.
- ERIKSSON, O & J EHLÉN. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* **91**:360–364.
- FRANK, D & M FINCKH. 1997. Impactos de las plantaciones de pino Oregón sobre la vegetación y el suelo en la zona centro-sur de Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **70**:191–211.
- FOWLER, NL. 1988. What is a safe site?: neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology* **69**:947–961.
- HARPER, JL. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. London, Reino Unido.
- KITZBERGER, T; DF STEINAKERAND & TT VELEN. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in Northern Patagonia. *Ecology* **8**:1914–1924.
- LARA, AY TT VELEN. 1993. Forest plantations in Chile: a successful model? Pp. 118–139 en: A Mother (ed.) *Afforestation: Policies planning and Progress*. Belhaven Press. London, Reino Unido.
- MAZZARINO, MJ; MB BERTILLER; CL SAIN; F LAOS & F CORONATO. 1996. Spatial patterns of nitrogen availability, mineralization and immobilization in northern Patagonia, Argentina. *Arid Soil Res. Rehabil.* **10**:295–309.
- NOY-MEIR, I. 1973. Desert ecosystems: environmental and producers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **4**:25–52.
- PICKETT, STA & PS WHITE (eds). 1985. *The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics*. Academic Press. New York, EEUU. 472 pp.
- OESTERHELD, M & OE SALA. 1990. Effects of grazing on seedling establishment: the role of seed and safe-site availability. *J. Veg. Sci.* **1**:353–358.
- RAFFAELE, E & TT VELEN. 1998. Facilitation by nurse shrubs of resprouting behavior in a post-fire shrubland in northern Patagonia, Argentina. *J. Veg. Sci.* **9**:693–698.
- SCHLICHTER, T & P LACLAU. 1998. Ecotono estepa-bosque y plantaciones forestales en la Patagonia norte. *Ecología Austral* **8**:285–296.
- SOKAL, RR & FJ ROHLF. 1981. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. 2da edn. Freeman. New York, EEUU. 718 pp.
- SORIANO, A; OE SALA & SB PERELMAN. 1994. Patch structure and dynamic in a Patagonian arid steppe. *Vegetatio* **111**:127–135.