

Tesis de Posgrado

Biología de poblaciones de Festuca gracillima

Oliva, Gabriel

1996

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Oliva, Gabriel. (1996). Biología de poblaciones de Festuca gracillima. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2869_Oliva.pdf

Cita tipo Chicago:

Oliva, Gabriel. "Biología de poblaciones de Festuca gracillima". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1996.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2869_Oliva.pdf

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

BIOLOGÍA DE POBLACIONES DE
Festuca gracillima

Autor: Gabriel Oliva
Director: Marta Collantes
Co-director: Arturo Martínez

Lugar de trabajo:
EEA Santa Cruz

Convenio
INTA-
Universidad Nacional de la Patagonia Austral
- Consejo Agrario Santa Cruz.
Río Gallegos, Santa Cruz

Tesis presentada para optar al título de
Doctor en Biología 1996.





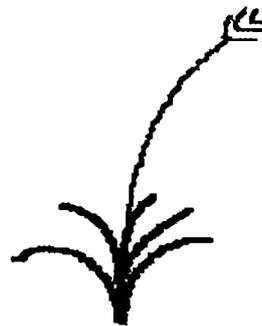
BIOLOGÍA DE POBLACIONES DE
Festuca gracillima

Autor: Gabriel Oliva
Director: Marta Collantes
Co-director: Arturo Martínez

Lugar de trabajo:
EEA Santa Cruz

Convenio
INTA-
Universidad Nacional de la Patagonia Austral
- Consejo Agrario Santa Cruz.
Río Gallegos, Santa Cruz

Tesis presentada para optar al título de
Doctor en Biología 1996.





Dios mueve al jugador, y éste, la pieza .
¿Qué dios detrás de Dios la trama empieza
De polvo y tiempo y sueño y agonias?

Ajedrez J.L.B.

A Mónica



RESUMEN:

Festuca gracillima es una gramínea dominante de los "coironales" del sur de Patagonia y Tierra del Fuego. Estas comunidades desaparecen por pastoreo, a pesar de que el coirón no es preferido por los ovinos, y dan lugar por un proceso irreversible a estepas subarbuscivas de baja productividad y diversidad, con suelos erosionados. Existen actualmente metodologías para evaluar disponibilidades forrajeras de gramíneas cortas y hierbas, y ajustar cargas animales. Se ignora sin embargo, si el manejo del pastoreo con estas herramientas asegura la subsistencia a largo plazo del coirón, que tiene probablemente una dinámica y tolerancia al pastoreo muy distinta.

La hipótesis central fue que el pastoreo a altas cargas interfiere en la regeneración de los coironales, y de que existe un nivel de pastoreo intermedio que les permite subsistir. Se estudió la evolución de la cobertura y composición florística de las comunidades y los procesos de natalidad y mortalidad de la especie dominante a escala de poblaciones y bajo dos intensidades de pastoreo y en clausura desde 1989 hasta 1994.

Se instalaron monitores fijos de tendencia para evaluar composición florística y parcelas permanentes fotográficas para evaluar mortalidad y reclutamiento de plantas. Se sembraron semillas y se registró la supervivencia de plántulas. Se analizó el banco de semillas del suelo.

Hubo una tendencia general al aumento de la cobertura vegetal en la comunidad, probablemente generado por un proceso a escala de paisaje. Las especies dominantes no se comportaron como se esperaba a partir de la teoría sucesional, ya que con altas cargas animales el pastizal se mantuvo en un estado estable, y no se registraron las tendencias esperadas de arbustización y desaparición de coirones a esta escala.

La fecundidad osciló entre 1 y 700 propágulos/m², y fue controlada por las lluvias de octubre y noviembre. La germinación fue masiva, en el otoño, eliminando todo el banco de semillas viables en el suelo. La predación causó importantes pérdidas en esta etapa. La primera primavera es crítica en la vida de las plántulas, y la supervivencia a largo plazo osciló entre el 0 y el 5%. El crecimiento de las plántulas es muy lento, probablemente por competencia radicular, y al quinto año ninguna de ellas había florecido. A pesar de que el pastoreo no interfirió directamente en la reproducción sexual, éste parece ser un proceso lento e improbable en este ambiente. Ninguna planta se incorporó a las parcelas permanentes en forma natural por semilla en los cinco años del estudio.

El número de plantas en el coironal fue controlado por activos procesos de crecimiento vegetativo y subdivisión. La mortalidad fue escasa, y no puede ser atribuida al agotamiento de recursos por pastoreo directo y repetido. Las plantas de los tratamientos pastoreados fueron más numerosas y pequeñas, y mostraron una mayor productividad y fecundidad en años favorables. Como contrapartida, sufrieron mayores tasas de mortalidad en años secos. Los coirones grandes serían reservas de meristemas, que suplantán a las semillas en la función de mantenerse en latencia en los periodos desfavorables.

Se construyó un modelo matricial demográfico de las poblaciones. La proyección indica que la población desaparecería en el mediano plazo bajo alta carga, pero se mantendría en condiciones de carga moderada y en clausura. Bajo cargas animales moderadas la estructura poblacional sería equilibrada, con una combinación de plantas de distintos tamaños que permitirían responder a periodos favorables, y subsistir en épocas de sequía. Las condiciones ambientales en primavera son críticas para la subsistencia, y las proyecciones para escenarios con diferencias de unos pocos mm de precipitación varían entre la extinción y el aumento vigoroso de los números poblacionales.

El pastoreo a cargas moderadas parece ser sustentable en estos pastizales, aún en ausencia total de la reproducción sexual, pero se requieren nuevas técnicas que permitan monitorear los procesos a escala poblacional y de paisaje para hacer interpretables los cambios en la comunidad.



SUMMARY:

Festuca gracillima is a tussock-forming grass in the patagonian grasslands or "coironales" in southern Santa Cruz and Tierra del Fuego. These grasses do not withstand grazing. They give way to shrub-dominated communities, with low productivity and diversity. Soil erosion is involved in this one-way process. Range evaluation techniques have been devised recently to adjust stocking rates to the forage availability, but they are based mainly on the palatable, short grasses and herbs that show different tolerances to grazing. We could not assure that *F. gracillima* populations managed with these methods will persist.

Our main hypothesis was that grazing at high stocking rates hinders the regeneration of *F. gracillima*, but that a moderate grazing pressure that will allow its populations to persist. We monitored floristic composition and species cover of these communities, and birth and death rates of the populations of the dominant species under two different stocking rates, and in exclosures from 1989 to 1994. We modelled population dynamics with demographic matrix models.

Point line methods were used to measure species cover. Permanent plots were photographed yearly, and survival, birth and mortality events were recorded. Seedling establishment and survival were estimated with experimental seedings. Soil samples were examined to follow soil seed bank dynamics.

The grassland showed a general tendency to build up vegetation cover, driven probably by a landscape level process. Dominant species did not respond to grazing in the expected way. Stable states were observed at high stocking rates and we did not record shrub increase tendencies.

Seed production ranged between 1 and 700 seeds/m², depending on the late spring (October–November) rainfalls. All viable seeds germinated in autumn, leaving no long-term soil seed banks. Seed predation in the soil was high.

Most seedlings died in the first spring. Long-term survival ranged from 0 to 5%. Seedling growth was extremely slow, probably due to root competition. Five-year seedlings had not yet flowered at the end of the experience. Even though direct effects of grazing were unimportant on the seedling survival, sexual reproduction seems to be an extremely slow and unlikely process in this grassland.

Adult plant numbers were regulated by the vegetative growth and division of tussocks. Mortality rates were low. The tussocks did not die as a consequence of repeated defoliations. Populations of the high grazing treatment were dominated by small tussocks. These plants were extremely productive in favourable years, but showed high mortality rates in dry periods. Big tussocks are probably meristem reserves that take the place of seeds in maintaining dormancy in unfavourable periods.

Matrix model projections show that the populations under high stocking rates will eventually become extinct, but those under moderate grazing and in exclosure persist. The most adequate size class distribution is attained under moderate grazing pressures, and this population structure allows the populations to take advantage of favourable years, and yet maintain big tussocks to buffer the population against changes. Spring rainfalls are critical for these grass populations. Scenarios that differ in 14 millimeters of rainfall in this period show matrix projections that range from total extinction to a strong buildup of population numbers.

Sustainable use of these grasslands seems to be possible, even though sexual reproduction is completely absent. To achieve this, new monitoring techniques of population and landscape scale processes should be incorporated to standard evaluation techniques.



AGRADECIMIENTOS:

Este trabajo se realizó en base a un Ensayo de Intensidad de Pastoreo preexistente, planeado y construido por Pablo Borrelli y un grupo de profesionales del área de pastizales de la EEA Santa Cruz, entre los cuales se cuenta a Carlos Baetti, Mónica Iacomini, Carlos Cheppi y Andrés Cibils. Todos ellos hicieron su aporte para mantener este costoso y complejo ensayo funcionando.

Los monitores de tendencia de pastizales fueron incluidos en el diseño original de este ensayo. Andrés Cibils, Pablo Borrelli, Carlos Baetti, Gervasio Humano y el autor tomaron los datos correspondientes en distintos años. Andrés Cibils realizó además un esfuerzo de interpretación de este conjunto de datos, que contribuyó al capítulo de dinámica de la comunidad de la presente tesis.

Gervasio Humano y Alberto Battini ayudaron en todas las tareas de campo, y se encargaron muy eficientemente de tomar datos en mis momentos de ausencia. Rosa Kofalt colaboró con la determinación de algunas especies difíciles. Beatriz Alegre y Amanda Manero suministraron datos inéditos sobre dieta en el ensayo. En aspectos estadísticos, tengo que agradecer la ayuda temprana de Alicia Veronesi, y a Hector y Priscilla Tadeo en el servicio de Estadística del INTA Bariloche.

El Sr. Jorge Jamieson, propietario de la Estancia Moy Aike Chico, en donde está ubicado el ensayo nos prestó su colaboración a lo largo de todos estos años.

Juan Anchorena revisó y corrigió el manuscrito, y aportó con su experiencia en el área a distintos aspectos del plan de trabajo.

La EEA Santa Cruz, mediante el Convenio INTA-Universidad Nacional de la Patagonia Austral - Consejo Agrario Provincial y financió el trabajo de campo de la tesis mediante el plan de trabajo 013. Mi agradecimiento a las tres instituciones, que me permitieron volver a mi provincia en momentos en que una investigación tan básica en ecología de pastizales parecía una utopía en la Patagonia .



TABLA DE CONTENIDOS:

RESUMEN:..... 3

SUMMARY: 4

AGRADECIMIENTOS: 5

TABLA DE CONTENIDOS:..... 6

TABLA DE ILUSTRACIONES:..... 8

INTRODUCCIÓN GENERAL: 10

OBJETIVO 14

HIPÓTESIS GENERAL..... 14

INTRODUCCIÓN: ANTECEDENTES 15

FESTUCA GRACILLIMA 15

 Morfología 15

 Fenología 15

 Distribución 16

 Relaciones evolutivas 16

LA ESTEPA MAGALLÁNICA 18

 Fisonomía 18

 Suelos 18

 Clima 20

 Vegetación 20

EL SITIO SANTACRUCENSE 21

USO DE LA TIERRA 26

 La colonización 26

 El auge ovino 27

 Uso actual 28

EL PASTOREO: UN DISTURBIO GENERALIZADO EN LA PATAGONIA 31

 Estados y transiciones 31

 La desertificación 32

MÉTODOS DE EVALUACIÓN DE RECEPTIVIDAD DE LOS PASTIZALES 33

MODELOS DEL COMPORTAMIENTO DE LA ESTEPA MAGALLÁNICA SECA FRENTE AL PASTOREO: "CONDICIÓN DEL PASTIZALES" 34

 Las comunidades "climax" 34

 Estados de degradación o "condición" 35

MODELOS ALTERNATIVOS: ESTADOS Y TRANSICIONES 36

 Irregularidades de la teoría sucesional aplicada a la Estepa Magallánica: 36

 (1) Cual es el estado final de la degradación? 36

 (2) Cuales son las especies "crecientes", "decrecientes" e "invasoras"? 36

INTRODUCCIÓN: PARTE EXPERIMENTAL 39

(1) ESTUDIO DE LA DINÁMICA DE LAS COMUNIDADES DOMINADAS POR *F. GRACILLIMA* 39

(2) ESTUDIO DE LA DINÁMICA DE LAS POBLACIONES DE *F. GRACILLIMA* 39

 Definición de "individuo" 39

 Por qué mueren los coirones? 41

 Como nace un coirón?: El papel de las semillas 42

 La reproducción vegetativa 43

 Modelos demográficos 43

OBJETIVOS 44

 1. A escala de comunidades 44

 2. A escala de poblaciones 44

HIPÓTESIS 44

 1. A escala de comunidades, el pastoreo intenso provoca 44



2. A escala de poblaciones.....	44
MATERIALES Y MÉTODOS	46
El área de estudio.....	46
Tratamientos.....	46
Monitores de tendencia de la comunidad.....	46
Dinámica de las poblaciones de semillas.....	47
Banco de semillas del suelo.....	48
Dinámica de las poblaciones de plántulas.....	48
Dinámica de las poblaciones de plantas adultas.....	49
Modelo matricial.....	50
Tratamiento numérico de los datos.....	50
RESULTADOS	52
EL CLIMA DURANTE EL ENSAYO	52
DINÁMICA DE LA COMUNIDAD.....	54
<i>Composición florística</i>	54
<i>Evolución de la cobertura</i>	54
<i>Evolución de los estratos de la vegetación</i>	56
<i>Comportamiento de las especies</i>	59
<i>Análisis de componentes principales</i>	60
REPRODUCCIÓN SEXUAL.....	64
<i>Producción de flores</i>	64
<i>Esfuerzo reproductivo</i>	66
<i>Calidad de la semilla producida</i>	68
<i>Germinación en condiciones de campo</i>	70
<i>Banco de semillas del suelo</i>	71
<i>Supervivencia de las plántulas</i>	74
<i>Resumen de los procesos de reproducción por semilla</i>	79
DINÁMICA DE LAS POBLACIONES DE PLANTAS ADULTAS.....	81
<i>Consumo de F.gracillima</i>	81
<i>Biomasa</i>	84
<i>Tamaño de las plantas</i>	86
<i>Número de plantas</i>	89
<i>Resumen de los procesos demográficos</i>	91
MODELO MATRICIAL.....	92
DISCUSIÓN.....	97
Existe una tendencia general al aumento de la cobertura.....	97
Especies “crecientes”, “decrecientes” e “invasoras”: una revisión.....	97
Con altas cargas animales el pastizal se mantiene en un estado estable.....	98
La producción de semillas está controlada por las lluvias de primavera.....	98
Las semillas germinan masivamente en otoño.....	99
La predación causa importantes pérdidas de semillas.....	100
La primera primavera es la etapa crítica de la vida de las plántulas.....	101
El crecimiento de las plántulas que sobreviven es muy lento.....	101
El pastoreo no interfiere directamente en la reproducción sexual.....	102
La reproducción por semilla es un proceso lento e improbable en este ambiente.....	102
En las parcelas permanentes no se establecieron nuevas plantas por semilla.....	103
El número de plantas es controlado por el crecimiento vegetativo.....	104
El pastoreo directo no mata a las plantas.....	104
Las plantas de los tratamientos pastoreados son más numerosas y pequeñas.....	105
En los coironales abiertos sin pastoreo hay una intensa competencia.....	106
Plantas más pequeñas: mas productividad con mayores riesgos de mortalidad.....	106
Las ventajas de ser grande.....	107
Los modelos demográficos pueden ayudar a predecir cambios.....	107
CONCLUSIONES:	109
EL MANEJO SUSTENTABLE DE LOS PASTIZALES DE F.GRACILLIMA.....	109
BIBLIOGRAFÍA	112

TABLA DE ILUSTRACIONES:

Figura 1: Regiones ecológicas de Santa Cruz y Tierra del Fuego. De: Cuadra y Oliva, 1996	19
Figura 2: El Sitio Santacrucesense (Wihnjoud y Sourrouile, 1970)	22
Figura 3: Detalle del mapa de vegetación 1:250.000 del área de la Estepa Magallánica seca realizado por la TBPA (Boelcke y col 1985)	23
Figura 4: Detalle de la zona que abarca desde la estancia Guakenken Aike hasta el Bajo la Leona, en la carta de uso del Bajo La Leona (Anchorena 1985).	25
Figura 5: Estancias en la zona de la Estepa Magallánica Seca (EEA Santa Cruz, 1996)	28
Figura 6: Existencias ovinas en Santa Cruz, diferenciadas en: Departamento de Guer Aike (S de la Provincia) y resto del territorio. Fuente: Desde 1885 a 1930: Rey Balmaceda (1985). Censos nac. 37, 47, 60, 75, 78, 88, Censo provincial 68 ' Encuesta pecuaria 92. EEA Santa Cruz 1996.	33
Figura 7: Esquema de Estados y transiciones de la Estepa Magallánica Seca, sitio Santacrucesense (de Oliva y Borrelli, 1993, simplificado)	38
Figura 8: Precipitaciones mensuales. En negro lluvias de octubre-noviembre	53
Figura 9: Evolución de la cobertura vegetal total para todos los tratamientos pastoreados (alta, baja y media).	54
Figura 10: Evolución de la cobertura vegetal total, en porcentaje en los tratamientos de Alta (A), Media (M) y Baja (C) carga animal. Medias y errores típicos.	56
Figura 11: Evolución de la cobertura por estratos en los tratamientos de Alta (A), Media (M) y Baja (B) carga animal. medias y errores típicos	58
Figura 12: Movimiento de los monitores de tendencia en el espacio definido por los dos primeros componentes principales entre 1987 y 1995. Las líneas unen las posiciones de los tres monitores :E (cuadrados), O (triángulos) y Centro(círculos) de cada tratamiento. La flecha indica la dirección hacia la última observación (1995).	62
Figura 13: Evolución del número de espiguillas	64
Figura 14: Numero de espiguillas producidas por tratamiento (medias + error st). Los asteriscos indican un cambio significativo en fecundidad entre 1989 y 1995	65
Figura 15: Producción de flores en relación a las lluvias de octubre-noviembre. $R^2=0.86$, $P<0.01$	66
Figura 16: Esfuerzo reproductivo (numero de flores/g de planta) en función del tamaño de las plantas: Se muestran modelos ajustados para años secos (89-90), Medios (90-91) y lluviosos (91-92).	67
Figura 17: Porcentaje medio de semilla vana (lemmas y páleas que no contienen un cariopse bien formado) en cada año	68
Figura 18: Producción de semillas en relación a las lluvias de primavera tardía. La regresión es significativa ($R^2=0.91$)	68
Figura 19: Peso de las semillas cosechadas en cada año. (media+error típico)	69
Figura 20: Porcentajes de germinación en laboratorio luego de 21 días de incubación (20C y en oscuridad) de las semillas. Medias + error típico.	69
Figura 21: Estado de muestras de semillas enterradas en bolsas de malla de nylon en 1990 y recuperadas del suelo a intervalos regulares	70
Figura 22: Comparación entre las entradas estimadas de propágulos y el contenido efectivamente medido en primavera (medias + error típico). No se muestra el error en las entradas de 1988, ya que estas son estimaciones a partir de las lluvias primaverales de ese año	71
Figura 23: Estado de la semilla cosechada en enero, y la recuperada del suelo en primavera. Porcentajes promedio para cuatro años.	72
Figura 24: Estado de las muestras de semilla recuperadas del banco de semillas del suelo a lo largo de 1989-90.	73
Figura 25: Plántulas en superficie en las distintas cohortes(% de las semillas sembradas)	74
Figura 26: Supervivencia de plántulas de la cohorte 1990 (% del total de semillas sembrado)	75
Figura 27: Modelos exponenciales de supervivencia ajustados a cada cohorte.	75
Figura 28: Plántulas vivas en superficie (% del total de semillas sembradas) para	76
Figura 29: Plántulas vivas en superficie (% del total de semillas sembradas) para	76
Figura 30: Crecimiento de las plántulas de la cohorte 1991	77
Figura 31: Mortalidad y crecimiento (hojas nuevas desplegadas/mes) en la cohorte 1991. Las semillas fueron sembradas en mayo	77



Figura 32: Participación de <i>F. gracillima</i> en la dieta de los ovinos del ensayo de carga entre mayo del 92 y mayo del 93 (Fuente: datos inéditos Manero, Alegre y Silvani). Medias + errores típicos.	81
Figura 33: Pérdida de cañas florales por pastoreo directo en % (medias + error típico)	82
Figura 34: Densidad de macollos de <i>F. gracillima</i> muertos y desarraigados, en el suelo a la salida de invierno de 1994	83
Figura 35: Media de biomasa de <i>F. gracillima</i> a lo largo de la experiencia	84
Figura 36: Biomasa viva de <i>F. gracillima</i> por tratamiento (medias + error típico). Los asteriscos indican cambios significativos 89 vs 95.	85
Figura 37: Evolución del tamaño medio de las plantas. t^* y p^* = cambios interanuales significativos para el factor tiempo y para la interacción tiempo*pastoreo (contrastes ANOVA m.r.).	86
Figura 38: Peso medio de cada planta por tratamiento (medias + error típico). Los tratamientos marcados con * redujeron su tamaño significativamente durante la experiencia (ANOVA m.r.)	86
Figura 40: Tasas de crecimiento de las plantas divididas por clases de tamaño	87
Figura 41: Tasas de mortalidad por tamaño de planta	88
Figura 42: Tasas de subdivisión, en porcentaje, para los distintos tamaños de plantas	88
Figura 43: Evolución del número de individuos (plantas/m ²) en el ensayo	89
Figura 44: Número de plantas (medias + error típico). El asterisco indica que en el tratamiento de clausura el número de individuos aumentó significativamente entre 1989 y 1994	90
Figura 45: Proyección del número de individuos del tratamiento de ALTA carga, discriminado por tamaños	92
Figura 46: Proyección del número de individuos del tratamiento de BAJA carga discriminado por tamaños	93
Figura 47: Proyección del tamaño poblacional en el tratamiento de CLAUSURA discriminado por tamaños	93
Figura 48: Estructura poblacional estable de tamaños. Proyección de la matriz 89-94	94
Figura 49: Evolución de la biomasa viva de <i>F. gracillima</i> .	95
Figura 50: Proyección de la biomasa en un escenario seco	95



INTRODUCCIÓN GENERAL:

Los “coironales” son comunidades típicas de las estepas del sur de la Patagonia, y de los pastizales subandinos desde Santa Cruz hasta Mendoza (Cabrera 1976). Se trata de pastizales de gramíneas medianas de los géneros *Festuca* y *Stipa* que tienen un hábito erguido y compacto. En general no cubren todo el suelo, y los espacios entre plantas le dan a la comunidad una típica fisonomía de “pastizal de matas”.

Festuca gracillima Hooker, el “coirón fueguino”, o “coirón dulce” es la gramínea dominante en los coironales del extremo austral de la Patagonia y Tierra del Fuego. A pesar de que su cobertura puede variar entre el 10 y el 60%, aún en los coironales más empobrecidos, las matas erectas, de 20-30 cm de altura estabilizan los suelos arenosos, poco profundos, y generan montículos por acumulación de partículas de arrastre eólico. Se crea así un microambiente intersticial, en donde se establece una comunidad rica y variada de gramíneas bajas, hierbas, arbustos enanos, musgos y líquenes (Roig y Faggi 1985). Estas matas sirven de refugio a diversas especies palatables, como las leguminosas nativas, que en su interior escapan al pastoreo. Las aves de la estepa los utilizan para construir sus nidos y constituyen el hábitat de roedores, y pequeños reptiles.

Foto 1: *Festuca gracillima* retiene el suelo

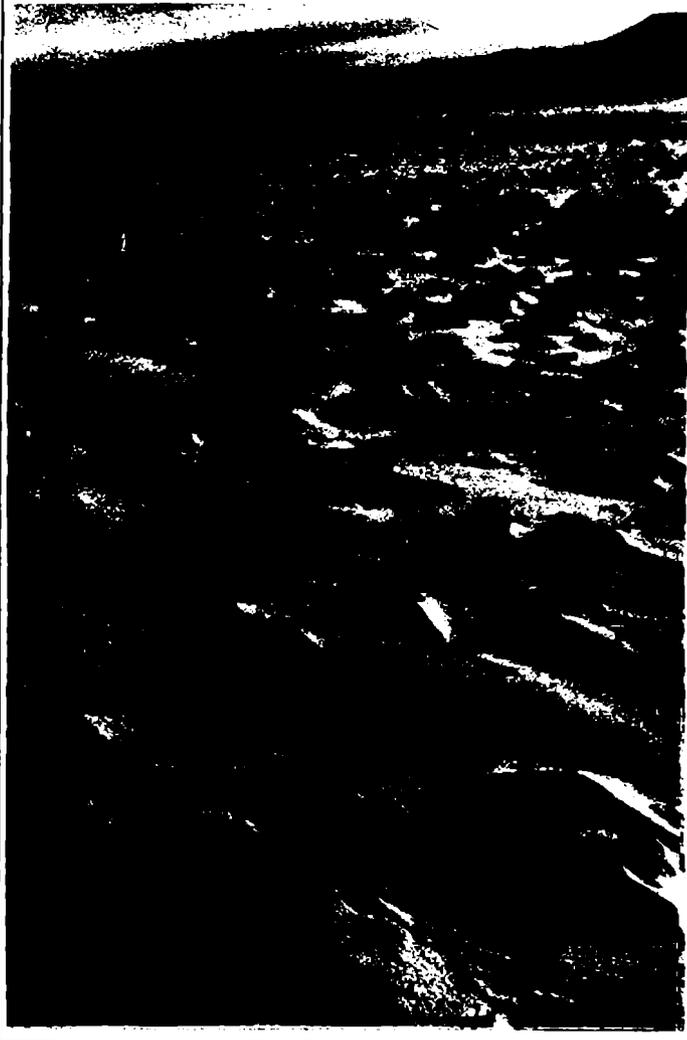


El pastoreo provoca la desaparición de los coironales de *F. gracillima*. (Anchorena 1985, Faggi 1983, Borrelli y col 1984 y 1988, Oliva y Borrelli 1993). A lo largo de los 100 años de pastoreo de la región se han perdido estas comunidades en diversos ambientes.

La desaparición del coirón fueguino no es crítica para la ganadería ovina, ya que es un recurso forrajero de mediana calidad, por su baja digestibilidad y contenido proteico (Borrelli 1994). Sin embargo, una cobertura de entre 10 y 30% de coirón abre la posibilidad de usos alternativos, como la ganadería mixta, y mantiene una reserva de forraje, que puede oscilar entre los 700 y los 3000 kg ms/ha (Oliva, datos inéditos), que resulta estratégica en períodos en que los estratos más bajos del suelo se vuelven inaccesibles por el efecto de la nieve. En los coironales degradados, por otro lado, se desencadena la erosión de los horizontes superficiales, creando espacios cubiertos de pavimentos de desierto o estepas de muy baja cobertura de caméfitas y arbustos enanos (Borrelli y col 1984, Faggi 1983). En última instancia la diversidad, el valor de conservación, las opciones futuras y la productividad de toda la comunidad disminuyen.

El manejo ganadero tradicional de los pastizales patagónicos se realiza por métodos intuitivos, en base a la experiencia de los productores (Soriano y Paruelo 1990).

Foto 2: Los coirones son el único forraje accesible durante largos períodos en el invierno



A pesar de lo valioso de esta experiencia, los resultados de procesos de largo plazo de reemplazo de comunidades vegetales bajo este tipo de manejo han llevado a una degradación generalizada, y a importantes pérdidas económicas (EEA Santa Cruz, 1996). En los últimos diez años, sin embargo, se han realizado esfuerzos prácticos en toda la Patagonia establecer una ganadería sustentable. La metodología empleada en la evaluación y monitoreo de pastizales ha sido inicialmente la de "Condición de pastizales" (Dyksterhius 1949), como en Borrelli y col (1984, 1988) o en Bonvisutto y Somlo 1995. Se ha utilizado también el esquema teórico de "Estados y transiciones" (Westoby y col 1989), en un esfuerzo resumido en Paruelo y col (1994). Otros autores han realizado modelos para predecir productividad en comunidades particulares como en Ares y col (1990), o bien desarrollaron métodos de

evaluación de disponibilidad y consumo de forraje, como en Borrelli (1990), Borrelli y col (1990), Cibils (1993), Elissalde y col (1992) y Somlo y col (1995).



En la Provincia de Santa Cruz se han relevado unas 1.500.000 has de pastizales (Oliva y col 1993), utilizando metodologías como las descritas en Borrelli (1990) y Cibils (1993). Estos relevamientos constituyen el primer elemento técnico importante para asegurar la sustentabilidad de la ganadería en el extremo austral de la Patagonia. Sin embargo, aún en pastizales relevados y con manejo planificado de esta manera, existen dudas acerca de la subsistencia de *F.gracillima* en el largo plazo, dadas algunas características particulares de los coironales:

- El comportamiento de los estados estables de la vegetación no se puede explicar con conceptos sucesionales, en el sentido de que no reaccionan en forma sencilla al pastoreo. Los campos descansados no recuperan fácilmente su composición florística original. Existen casos en que no se ordenan en gradientes lineales (Baetti y col, 1993). Bajo pastoreo aparecen estados estables que no muestran tendencias a la degradación, (Cibils y col, inédito), aunque una vez modificados los estados la recuperación es muy lenta, o no se observa (Oliva y Borrelli, 1993).
- La mayor parte del forraje es producido por gramíneas y hierbas de los estratos bajos de la vegetación, que tienen fenología y tolerancias a la herbivoría distintos a los de las gramíneas medianas, como *F.gracillima*. Esto implica que las “Condiciones” o “Estados” del pastizal, definidos por la cobertura de los estratos dominantes, no se correlacionan en forma sencilla con las productividades forrajeras para la ganadería ovina (Borrelli 1990). Dos campos con condiciones o estados florísticos muy distintos pueden tener similares receptividades ovinas, aunque sus valores desde otro punto de vista (biodiversidad, hábitats para fauna, protección del suelo) sean muy distintos.
- Existen procesos importantes en la regeneración de los coirones, como el establecimiento de plántulas, o la degradación por parches o mosaicos que ocurren generalmente en micrositos y en momentos particulares, que escapan a las mediciones realizadas a estas escalas.

Todas estas características hacen que en la práctica el manejo no se realice en función de mantener “condiciones” o “estados” del pastizal, definidos por la cobertura de coirones. Estos esfuerzos resultan frustrantes, ya que las transiciones desde coironales a estepas subarborescentes no se comprenden bien, y los coironales degradados no responden a esfuerzos de manejo, como el descanso de los potreros durante algunos años. Los métodos de evaluación de disponibilidad forrajera actuales (Borrelli 1990), que deben ser expeditivos, y asegurar niveles nutricionales adecuados a los animales además de mantener la integridad de los pastizales, se basan casi exclusivamente en las especies más palatables o de mayor valor desde el punto de vista de la nutrición. Esto presupone que las especies menos consumidas del resto de la comunidad, incluyendo a los coirones, tienen también la supervivencia asegurada, un supuesto común en la práctica del manejo de pastizales (Stoddart y Smith, 1955), pero que podría ser incorrecto en el caso de que las especies de un estrato tengan susceptibilidades muy diferentes al pastoreo. Existen indicios de que la especie clave utilizada en el área para evaluar la utilización del forraje (*Poa duseinii*) es extremadamente resistente al pastoreo, y muchos autores (Anchroena 1985, Borrelli y col 1984 y 1988) la consideran “creciente” bajo estas condiciones.



Las dificultades que se encuentran en la evaluación de las transiciones y "tendencia" de los coironales bajo pastoreo podrían provenir de una elección inadecuada de escala de monitoreo. La estructura de los ecosistemas es jerárquica (Risser 1987, Senft y col 1987, Brown y Allen 1989, Kotliar y Wiens 1990, Coughenour 1991), y a cada escala tienen lugar procesos particulares. Todas las metodologías descritas evalúan variables a escala de comunidad, mediante estimaciones de composición florística, cobertura, productividad, o disponibilidad forrajera, y sus resultados no son independientes de la escala escogida. De acuerdo a la teoría jerárquica (Allen y Starr 1982) un investigador concentrado en un nivel de interés particular no puede dejar de lado el estudio de los procesos que actúan a niveles superiores, que restringen los grados de libertad del sistema, ni los que ocurren a escala inferior, que pueden acumular variaciones que expliquen cambios a otras escalas. El estudio basado en un solo nivel, puede constituir una gran acumulación de datos que no son en última instancia interpretables, ya que promedia la heterogeneidad de los inferiores y superiores (Friedel y col 1993, Friedel 1994). Es posible que eso esté ocurriendo en el caso de los comportamientos difícilmente interpretables de los coironales bajo pastoreo (Cibils y col, inédito).

Este estudio resume un esfuerzo por complementar el monitoreo de pastizales a escala de comunidad con el nivel jerárquico inferior, de poblaciones (Brown y Allen 1989). Los procesos clásicos del estudio del manejo de pastizales: Pastoreo, sucesión de pastizales, en escalas anuales, en superficies de ha, en sitios determinados, son reemplazados por otros, que habitualmente se esconden en los promedios generales: efectos de la herbivoría sobre los individuos, crecimiento y reproducción de las plantas, en escalas de días y temporadas, y en superficies de centímetros o metros cuadrados (Brown y Smith, 1993). Existen en Patagonia otros ejemplos de procesos a escala de poblaciones que han sido utilizados para explicar patrones difícilmente interpretables a escala de comunidad (Soriano y Sala 1986, Aguiar y Sala 1994, Bertiller y Coronato, 1994), o que han sido utilizados para diseñar sistemas de pastoreo (Soriano y Paruelo 1990).

Una vez analizados los procesos de regeneración a escala de poblaciones, se requiere un modelo para extrapolar las observaciones a la escala de comunidades (Risser 1987), que es la relevante para el manejo del pastoreo (Brown y Allen 1989). Para ello utilizamos modelos demográficos desarrollados para el análisis de poblaciones de plantas (Caswell, 1989), que permiten proyectar las tasas instantáneas observadas en los ciclos anuales de las poblaciones.

Creemos que esta nueva dimensión del problema es una extensión natural de los estudios a nivel regional (1:250.000), de paisajes (1:100.000) y de establecimientos (1:40.000) que ya se han realizado en el área, y que podrían modificar nuestra percepción de los mecanismos de cambio de las comunidades y hacer que nuestras decisiones de manejo sean acordes con el objetivo de utilizar estos pastizales sin condenarlos en el mediano o largo plazo a la desaparición



OBJETIVO

Determinar qué procesos controlan la regeneración natural de las poblaciones de *F. gracillima*, y evaluar el impacto de las variaciones climáticas y la herbivoría sobre estos procesos, para diseñar sistemas de manejo del pastoreo que maximicen las posibilidades de subsistencia de estas poblaciones y las comunidades asociadas en el largo plazo.

HIPÓTESIS GENERAL

Las poblaciones de *Festuca gracillima* no soportan en el largo plazo los altos niveles de pastoreo ovino comunes en la Estepa Magallánica. La herbivoría interfiere con la regeneración sexual (producción de semillas, supervivencia de plántulas) y asexual (crecimiento vegetativo y separación de macollos), y aumenta la mortalidad de plantas adultas. Estos procesos se acentúan en períodos de sequía, y llevan a la desaparición de la población.

Existe una carga animal intermedia que asegura la persistencia de estas comunidades, aún bajo las cambiantes condiciones climáticas típicas de estos ambientes semiáridos.

Festuca gracillima.

Morfología

Festuca gracillima, o “coirón fueguino” es una gramínea característica del sur del continente, y la Isla de Tierra del Fuego (Roig y col, 1985). Es de porte mediano, con follaje de hasta 30 cm de altura y cañas florales que llegan a los 80 cm. Su hábito es erguido, con abundantes macollos intravaginales que dan lugar a individuos de crecimiento cespitoso compacto (Nicora, 1978, Moore, 1983), y no tiene estructuras especializadas en la reproducción vegetativa, tales como rizomas ú estolones. Las láminas son conduplicadas, lisas, y producen un follaje verde brillante, que se torna rápidamente amarillo al secarse. Acumula grandes cantidades de macollos senescentes, que tiñen de amarillo - dorado el paisaje de la Estepa Magallánica. Sus cañas florales son lisas y glabras, y portan panojas con pocas espiguillas, generalmente 3-7. Las espiguillas inmaduras son verdosas, con 4 ó 6 flores. Las lemmas son lisas y glabras, con aristas cortas, de 1 a 5 mm. Ambas glumelas rodean a los cariopses grandes, (de entre 4 y 5 mm) durante la dispersión.

Foto 3: *Festuca gracillima*



Fenología

En la Estepa Magallánica la planta se mantiene en latencia en los fríos meses de invierno, aunque siempre conserva hojas parcialmente desarrolladas. El crecimiento vegetativo comienza lentamente a partir de agosto, luego del descongelamiento del suelo. Las primeras cañas florales aparecen a fines de noviembre, y a mediados de diciembre se produce la antesis, que se prolonga hasta los primeros días de enero (obs. personal). La dispersión de los propágulos tiene lugar entre la segunda quincena de enero



y febrero. Las lluvias otoñales, entre marzo y mayo promueven en general un segundo período de crecimiento vegetativo antes del invierno.

Distribución

Su distribución es restringida y netamente austral, ya que abarca desde el Canal de Beagle, a los 55° S (Moore 1983), hasta las planicies onduladas costeras al sur de San Julián, a los 49° 30' S (Baetti y col datos inéditos). El límite oriental de su distribución parecen ser las costas de la Península Mitre, en Tierra del Fuego, a 66° 30' W (Moore 1983), mientras que hacia el oeste ha sido coleccionada hasta la Isla Rennell, (74° 15' W), en la zona de los Canales de Chile (Boelcke y col 1985b).

Los hábitats que coloniza *F.gracillima* son típicos del extremo austral del continente: mesetas de suelos zonales y las laderas bien drenadas en los climas de neta influencia marítima, que presentan entre 150 y 500 mm de precipitación distribuida en forma más o menos uniforme durante el año. No parece soportar el anegamiento, los suelos de textura fina, ni la salinidad o alcalinidad moderadas o altas. En las áreas deprimidas y fondos de valles de las extensas llanuras glaciares de Tierra del Fuego deja lugar a las comunidades de *Hordeum pubiflorum*, *H.halophilum*, *Carex sp.* y otras gramíneas o gramínoideas (Moore 1983). En la zona continental estos hábitats húmedos son colonizados por *Festuca pallescens* y *Juncus balticus*, que forman pequeñas comunidades aisladas dentro de la estepa zonal de *F.gracillima* (Roig y col, 1985). En los ecotonos, el bosque de *Nothofagus* forma complejos mosaicos con la estepa de *F.gracillima*, ya que la especie no se introduce en la comunidad del sotobosque (Roig y col, 1985). Hacia el norte del Río Coyle, en Santa Cruz, en el extremo más xérico de su distribución, forma parte de los estratos gramíneos de la estepa arbustiva de *Verbena tridens* (Borrelli y col, 1987), en donde es reemplazada paulatinamente hacia el N por *Stipa speciosa* y, a mayor altura sobre el nivel del mar, por *Festuca pallescens*. La influencia marina le permite llegar por la costa hasta el sur de la ciudad de San Julián, en estepas mixtas de *F.pallescens*, *F.gracillima* y *F.argentina* (Baetti y col, datos inéditos). En suelos salinos o alcalinos de grandes bajos o zonas costeras, deja lugar a estepas de *F.pallescens* o *Puccinellia sp.*

Relaciones evolutivas

F.gracillima es hexaploide ($2n = 42$). Pertenece a la alianza *Festuca pallescens* (Dubcovsky, 1989), dentro de la del subgénero *Festuca* (Alexeev 1984). Comparte con las especies de esa alianza características morfológicas, anatómicas (Dubcovsky y Martínez 1988), su nivel de ploidia, la forma, el tamaño y número de cromosomas que tienen constricciones secundarias en su cariotipo; y el elevado número de nucleolos (Dubcovsky y Martínez 1991a).

La alianza *Festuca pallescens* incluye un total de 14 especies nativas dominantes de Argentina y Chile (Dubcovsky y Martínez 1987, 1988). Todas son hexaploides, un nivel de ploidia que caracteriza a las tres cuartas partes de las especies sudamericanas del género. Dubcovsky y Martínez (1991a y 1991 b) las consideran aloploides. El origen del género *Festuca* sería el Hemisferio norte, y en particular Eurasia, donde se concentran 70 especies diploides. En Sud Sud América o en otros continentes del hemisferio sur no existen especies diploides de *Festuca*, y a medida que aumenta la



distancia desde el centro de origen supuesto, las especies tetraploides (en América del Norte, América Central y África), y luego las hexaploides (en Oceanía y Sudamérica), se vuelven dominantes, lo cual reflejaría la mayor capacidad de los poliploides de ocupar nuevos ambientes. Sudamérica sería un centro de diversificación secundario, y la elevada proporción de hexaploides se explicaría en parte por el éxito evolutivo de las especies de la alianza *Festuca pallelescens*. (Dubcovsky y Martínez, 1992).

Festuca podría ser uno de los géneros que se extendieron en su distribución a través de las Américas por medio de escalas en las cimas montañosas de los Andes. Raven y Axelrod (1974), sugieren que las condiciones más favorables para esta diversificación pueden haber sido a partir del Pleistoceno. Una diversificación tan reciente es muy probable, dados los cariotipos muy similares, y la variación morfológica casi continua dentro de la alianza (Dubcovsky y Martínez 1991a).

Festuca gracillima y *F. pallelescens* son las especies de la alianza más importantes en cuanto a distribución y valor económico, y son los únicos integrantes que llegan al extremo austral del continente, en la Estepa Magallánica. A pesar de que *F. pallelescens* se encuentra hasta las costas septentrionales del Estrecho de Magallanes, no ha sido coleccionada en la Isla de Tierra del Fuego, un territorio exclusivo de *F. gracillima* (Moore 1983, Pisano 1977). *F. pallelescens* es la especie mejor conocida, y presenta una amplia variación fenotípica: Oliva y col (1992) encontraron diferencias significativas para 22 caracteres morfológicos y anatómicos en plantas coleccionadas en los diversos hábitats. Estas diferencias desaparecieron luego de un año de transplante a un ambiente uniforme, por lo cual los autores llegaron a la conclusión de que esta gran variabilidad se explica por plasticidad fenotípica que se expresa en el amplio rango de hábitats que ocupa. Por el contrario, *F. gracillima* sería muy poco plástica, ya que el mismo conjunto de caracteres medidos en poblaciones coleccionados en los ambientes más contrastantes a lo largo de su distribución no mostró diferencias significativas (Oliva y col, 1988).

La gran plasticidad de *F. pallelescens* le permite colonizar ambientes especiales. En el sur de Santa Cruz, donde la distribución de ambas se superpone, los hábitats marginales por drenaje pobre y mayor salinidad o alcalinidad son ocupados por poblaciones pequeñas de *F. pallelescens*, que constituyen verdaderas "islas" en el medio de la comunidad zonal de *F. gracillima* (Roig y col, 1985). En el SO de Santa Cruz, en las áreas de contacto de la Estepa Magallánica húmeda de *F. gracillima* con los pastizales subandinos, dominados por poblaciones zonales de *F. pallelescens*, se produce una convergencia morfológica, y anatómica (Oliva y col, 1988). En estas poblaciones la fenología de ambas especies no está netamente diferenciada, como ocurre en el caso de las poblaciones pequeñas de "islas" de *F. pallelescens* en el sur en las cuales la antesis segrega en el tiempo (Oliva, inédito), y se han encontrado híbridos naturales (Dubcovsky, 1989). Estas características parecen indicar que *F. gracillima* es una selección de un extremo de la variabilidad de *F. pallelescens*, que resulta ventajosa y altamente competitiva en las condiciones típicas de mesetas zonales, bien drenadas, en suelos neutros o ligeramente ácidos de textura gruesa que se desarrollan en el clima marítimo austral. Su menor variabilidad y plasticidad reduce probablemente su capacidad de colonización de ambientes con limitantes edáficas (Oliva y col, 1988).

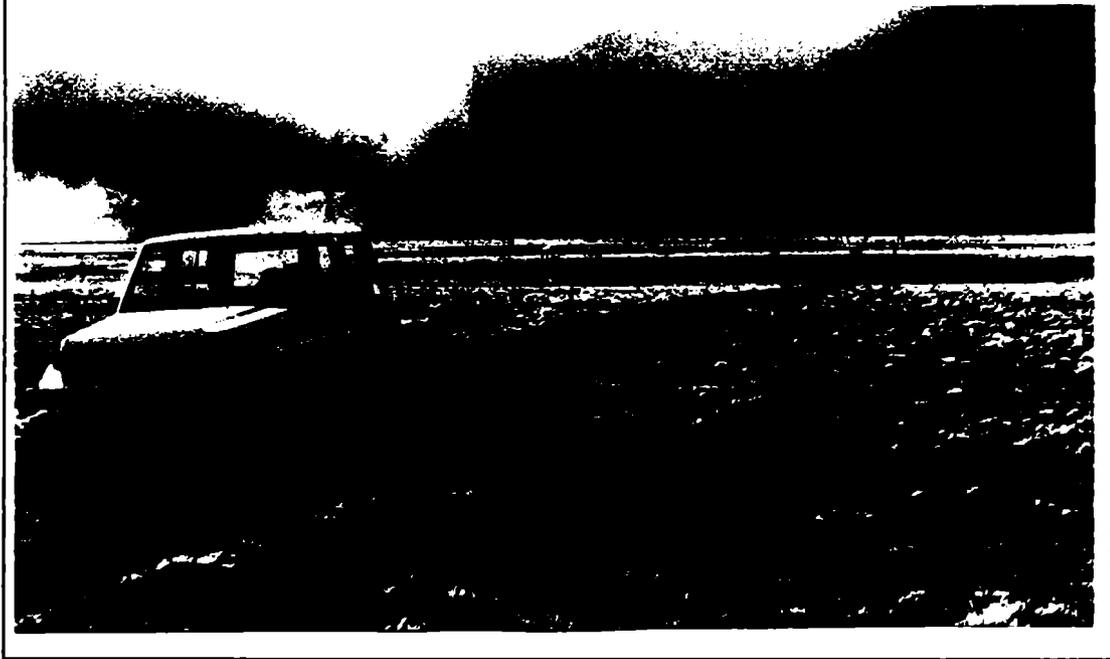


La Estepa Magallánica

Fisonomía

Este pastizal de matas, o “coironal” cubre las llanuras fluvio-glaciales, morenas, terrazas, las mesetas terciarias y las coladas basálticas del extremo austral de la Patagonia. Es una extensa estepa ondulada de 3 millones de hectáreas, dominada por *F.gracillima*, y apenas interrumpida por algunas matas de *Berberis buxifolia* o *Verbena tridens*. El estrato gramíneo tiene de 20 a 40 cm de altura. La cobertura vegetal no es completa (50-70%). Su límite norte es el Río Coyle, en Santa Cruz (Borrelli y col 1987 Cuadra y Oliva 1996). Hacia el Oeste llega hasta las costas del Pacífico en los Senos Otway y Skiring, cerca de la ciudad de Punta Arenas (Pisano 1977). Hacia el sur llega hasta los límites del bosque de *Nothofagus antarctica* al sur del Río Grande, aproximadamente a los 54 S (Moore 1983, Pisano 1977), y hacia el este hasta las costas del Atlántico (Roig y Faggi 1985, Moore, 1983).

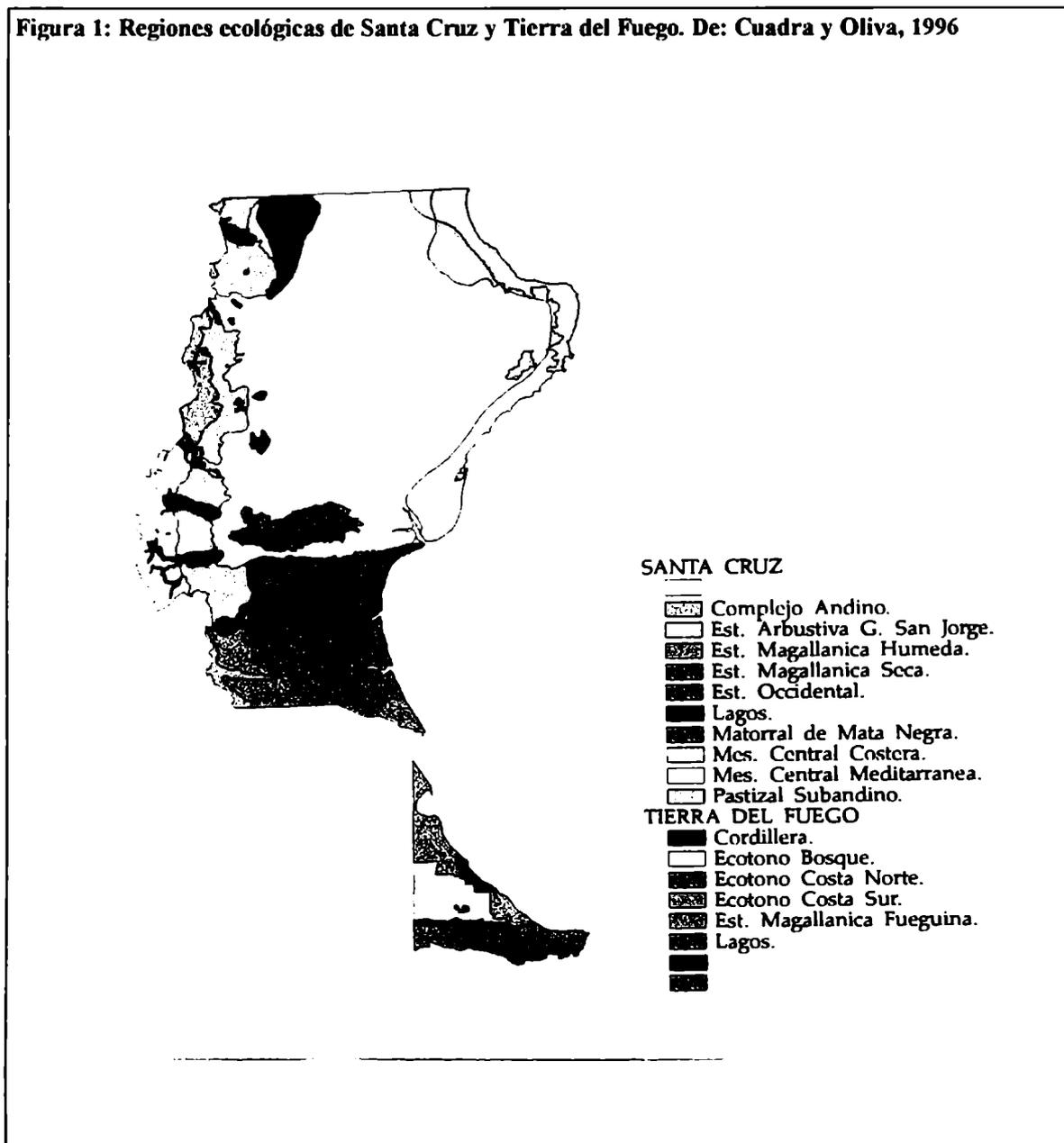
Foto 4: La Estepa Magallánica



Suelos

Los suelos de la Estepa Magallánica se desarrollaron sobre materiales madre muy diversos. En los paisajes terciarios, típicos de las llanuras pedemontanas, mesetas, y cuevas se han originado sobre rodados patagónicos del pleistoceno depositados directamente sobre arcillas y lutitas del Terciario (Wihnjoud y Sourrouile 1970). Estos materiales, enriquecidos con capas de loess, y conglomerados marinos ricos en calcita en la porción fueguina (Codignotto y Malumian 1981), han dado lugar, luego de una prolongada meteorización, a suelos de tipo duplex con horizontes superficiales arenosos y arcillosos en profundidad. Collantes y Anchorena (en prensa) considera que estos suelos eutróficos dan lugar a coironales de tipo “calcícola” neutrófilos.

Figura 1: Regiones ecológicas de Santa Cruz y Tierra del Fuego. De: Cuadra y Oliva, 1996



En las extensas terrazas de gravas fluvio-glaciares que se depositaron en tiempos postglaciales al este de Bella Vista, en la parte Continental, y en Tierra del Fuego (Caldenius 1932 y Feruglio 1949), el perfil es indiferenciado, graviloso. Este material madre, con abundante silice, produce suelos oligotróficos que dan lugar a coironales acidófilos y murtillares (Collantes y Anchorena, en prensa, Frederiksen 1988).

La actividad volcánica post-glacial depositó varias coladas basálticas y conos de cenizas en la parte continental de la Estepa, y en ellos la meteorización ha sido muy leve. En general están cubiertas por una capa superficial arenosa, que se deposita directamente sobre la roca (Wihnjouy y Sourrouile 1970).



Todos los suelos de la estepa están caracterizados por una capa superficial arenohumífera de más de 10 cm de profundidad. El contenido de materia orgánica aumenta desde la costa hacia la cordillera, y hacia el sur en la Tierra del Fuego.

Clima

El clima del extremo austral de Sudamérica presenta rasgos netamente marítimos, ya que la Cordillera de los Andes tiene a estas latitudes una reducida altitud y es menos eficiente en la intercepción de los vientos húmedos del oeste. La Estepa Magallánica comienza aproximadamente a los 51° S, determinada por precipitaciones que, a pesar de ser muy similares a las del Distrito Central (Soriano 1956b) o las de la Región del Matorral de Mata Negra (Cuadra y Oliva 1996) en las zonas de contacto, tienen una distribución más equitativa durante el año. El régimen mediterráneo de lluvias en la mayor parte de la Patagonia da lugar en el sur a una distribución levemente monzónica, con un máximo en enero (De Fina y col 1968). La Estepa Magallánica comienza a partir de niveles de precipitación anual de aproximadamente 150-200 mm. Las lluvias rápidamente aumentan hacia el oeste y el sur, pero a partir de los 500 mm de precipitación anual la estepa es reemplazada por el bosque subantártico.

Las corrientes marinas influyen también en el clima. La corriente fría de las Malvinas en el este, la Corriente de Humboldt que se recuesta sobre el archipiélago del sur de Chile, y la gran Deriva del Oeste, que baña las costas de Tierra del Fuego, influyen en el balance térmico y explican que las temperaturas medias en el extremo austral sean menores que las correspondientes a latitudes similares en el Hemisferio Norte. El continente tiene una escasa extensión en relación con la masa oceánica hemisférica, y características prácticamente insulares (Burgos 1985). El mar tiene temperaturas de entre 12° en abril y 4° en octubre, y modera la amplitud térmica, creando una combinación infrecuente de clima semiárido con características marítimas que otorgan un interés especial a estos ecosistemas (Collantes y Anchorena, en prensa).

Una característica muy relevante del clima es la intensidad y constancia del viento, que tiene una dirección predominante del oeste, y es originado por el centro semipermanente de alta presión de los 30° del Pacífico Sur. En Río Gallegos tiene una intensidad promedio de 27 km./h, con máximos primavera-estivales.

Vegetación

Desde el punto de vista botánico, la región ha sido bien estudiada. La parte continental de la estepa ha sido descrita por la Transecta Botánica Austral (Boelcke y col 1985, Roig y Faggi 1985), y por Pisano (1977). La parte insular ha sido descrita por Moore (1983), Pisano (1977) y Collantes y col (en prensa).

La estepa de *F. gracillima* en su parte continental ha sido clasificada desde el punto de vista fitosociológico como Clase *Festucetea gracillimae* por Roig y Faggi (1985). Estos autores reconocen dos subdivisiones (órdenes) dentro de esta clase: la estepa xérica, *Nardophyllo-Festucetalia*, y la estepa húmeda, *Gamochoaeto-Festucetalia*. A pesar de que ambas comunidades son fisonómicamente similares, tienen importantes diferencias botánicas, distintos caminos de degradación bajo pastoreo, y varían en su productividad y receptividad ganadera. Estas comunidades vegetales son básicas par el



reconocimiento de las variantes Este y Oeste (Borrelli y col 1987) o Seca y Húmeda (Cuadra y Oliva 1996) de la Estepa Magallánica.

La Estepa Seca se desarrolla en áreas de entre 150 y 300 mm de precipitación anual, típicas del noreste-y centro de la porción continental de la región. Tiene una menor cobertura vegetal, (40-60%) y es rica en caméfitas como *Nardophyllum bryoides*, *Satureja darwinii*, o *Anartrophyllum desideratum*. Tiene menores coberturas de gramíneas típicas de condiciones méxicas, tales como *Agropyron fuegianum*, *Poa spicaeformis*, *Deschampsia flexuosa* o *Rytidosperma virescens* (Roig y Faggi 1985). En las zonas de contacto con la región del Matorral de Mata Negra, al N (Cuadra y Oliva 1996) se enriquece con especies típicas del semidesierto patagónico como *Stipa spp.* y *Nassauvia ulicina*.

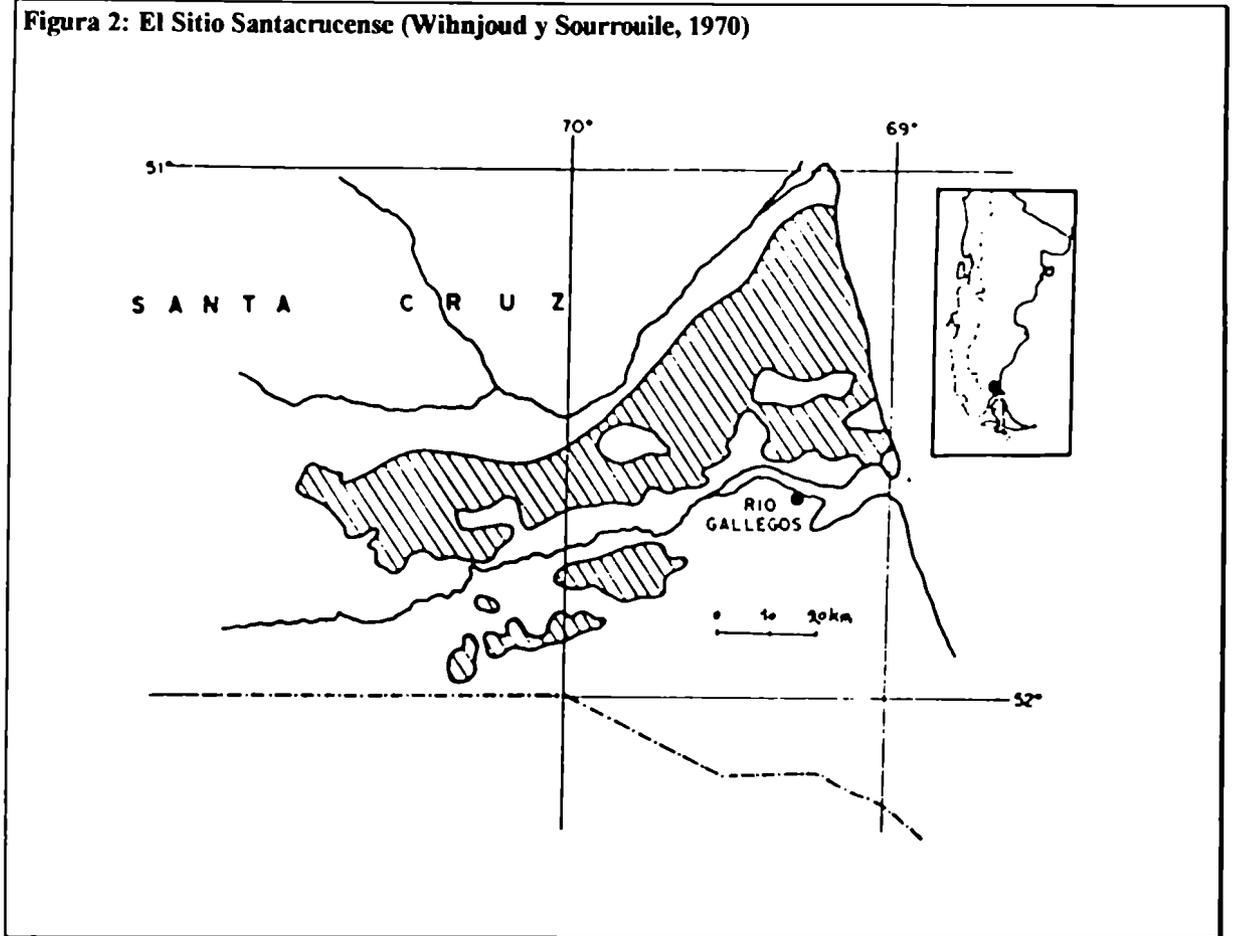
La estepa húmeda se desarrolla entre los 300 y los 500 mm de precipitación, en el oeste y sur de la porción continental, y en la Isla de Tierra del Fuego. Este pastizal tiene individuos mayores de *F. gracillima*, y coberturas que pueden llegar al 90%. Sin embargo, la estepa no es tan definida y extensa, y es común que se intercale con arbustales de mata negra fueguina, *Chiliotrichum diffusum*, y murtilares de *Empetrum rubrum*. La comunidad presenta una mayor diversidad, con la incorporación de gramíneas como *Agropyron magellanicum* y *A. fuegianum*, *Poa pratensis*, *Deschampsia flexuosa*, *Rytidosperma virescens* o *Phleum commutatum*. Es característica la presencia de *Gamochaeta nivalis*, y *Trifolium repens* (Roig y Faggi 1985).

El Sitio Santacrucense

Esta unidad geomorfológica ha sido descrita en el estudio de "Land Systems" de la transecta austral del proyecto FAO-INTA (Wihnhonud y Sourrouile 1970). Su extensión es de aproximadamente 204.500 ha, ubicadas al N de la ciudad de Río Gallegos. Litológicamente la Formación Santa Cruz se constituye de una serie de tobas, arcillitas tobáceas, arcillitas y areniscas de colores claros, blanquecinos, verdosos claros y amarillentos. En muchas localidades tiene una abundante fauna de mamíferos fósiles. Tiene un espesor de entre 200 y 800 m. A pesar de que aflora en múltiples localidades, y de que está profundamente disectada en las barrancas del Río Gallegos, no es posible observar un perfil completo de esta formación, debido a que su techo ha sido fuertemente erosionado antes de la depositación de los rodados patagónicos (Scalabrini y col, 1985).

Topográficamente, se trata de un conjunto de mesetas horizontales de altitud variable, entre los 100 y los 150 m, planas, con drenaje indefinido y múltiples microdepresiones que actúan como colectores de agua. En el fondo de éstas se forman lagunas temporarias, que se llenan en años húmedos, luego del deshielo. Existe también una red de pequeños cañadones de poca profundidad que conducen el agua a depresiones internas extensas, y hacia el mar, en las zonas costeras. En las lagunas temporarias grandes se forman lenguas de erosión hacia el este, siguiendo la dirección predominante de los vientos. En el caso de las cubetas de deflación las lenguas son menos definidas, y el material de arrastre forma un horizonte eólico de texturas gruesas por acumulación.

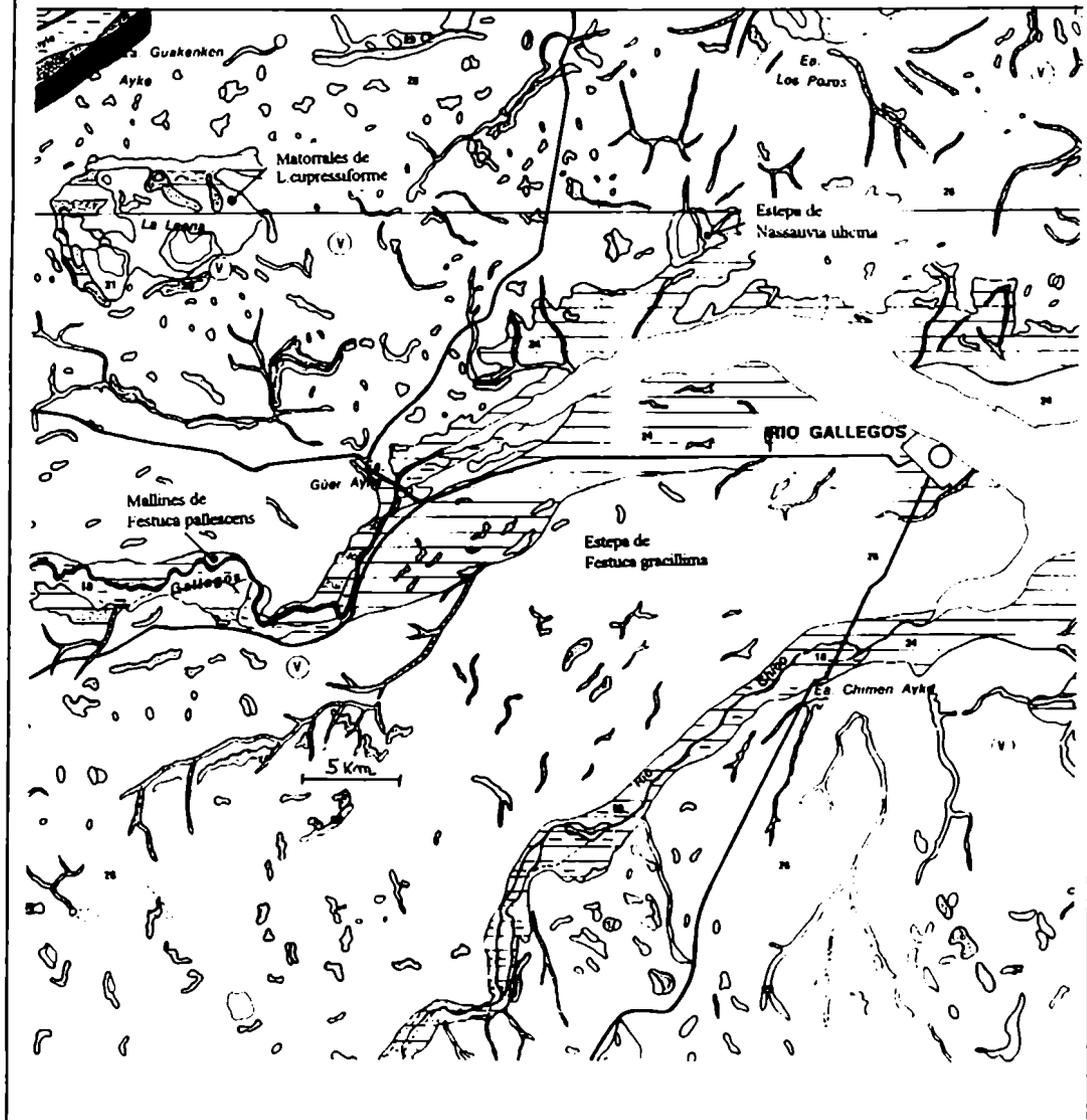
Figura 2: El Sitio Santacrucense (Wihnjoud y Sourrouile, 1970)



Los suelos se han desarrollado sobre un manto fino de sedimentos fluviales del plio/pleistoceno, llamados genéricamente Rodados Patagónicos, que cubren a sedimentos terciarios, continentales, del Mioceno. El material se pudo haber enriquecido con una capa de loess depositada a fines del Pleistoceno (Frederiksen 1988). Este es un paisaje muy antiguo, y la prolongada meteorización dio lugar a suelos de tipo dúplex. Las capas superiores son arenosas con materia orgánica, y a medida que se profundiza van cambiando a franco arenoso y a franco arcilloso, hasta llegar a arcilloso en las inferiores, en donde se presenta un horizonte argílico compactado con rodados. El color varía de pardo grisáceo a pardo rojizo, y los pH pasan de medianamente ácidos a moderadamente alcalinos, con presencia de carbonatos en las capas inferiores (Wihnjoud y Sourrouile 1970). Los suelos han sido clasificados dentro del tipo Kastanosems lúvicos (Kl 1-2a) en el mapa de FAO/UNESCO (1971), y como Haplargides borólicos (DD br-1/C Ea Eh) en el atlas de suelos de la República Argentina (Salazar Lea Plaza y Godagnone 1990).

La precipitación anual oscila entre los 180 y los 230 mm (De Fina 1968). Los balances de agua realizados por Burgos (1985) utilizando el método de Budyco (1963) indican que la evapotranspiración real coincide con la precipitación. Los excesos de agua (escurrimiento y drenaje profundo) serían del orden de los 20 mm. La deficiencia de agua en el oeste del Sitio Santacrucense es la mayor de la zona de la Estepa Magallánica, y ronda en los 350 mm (Burgos, 1985).

Figura 3: Detalle del mapa de vegetación 1:250.000 del área de la Estepa Magallánica seca realizado por la TBPA (Boelcke y col 1985)



La vegetación del sitio ha sido cartografiada a escala 1:250.000 en la Transecta Botánica de la Patagonia Austral (Boelcke y col 1985). Se reconocen en este mapa (Figura 3) las unidades principales: La Estepa xérica de *F. gracillima* (*Nardophyllo-Festucetalia*), en los suelos del Santacrucense, que están disectados por los valles fluviales del Río Gallegos y el Río Coyle, cubiertos de pastizales edáficos de "coirón blanco" y "junquillo": *Festuca pallescens* y *Juncus balticus* (*Junco-Festucetum*

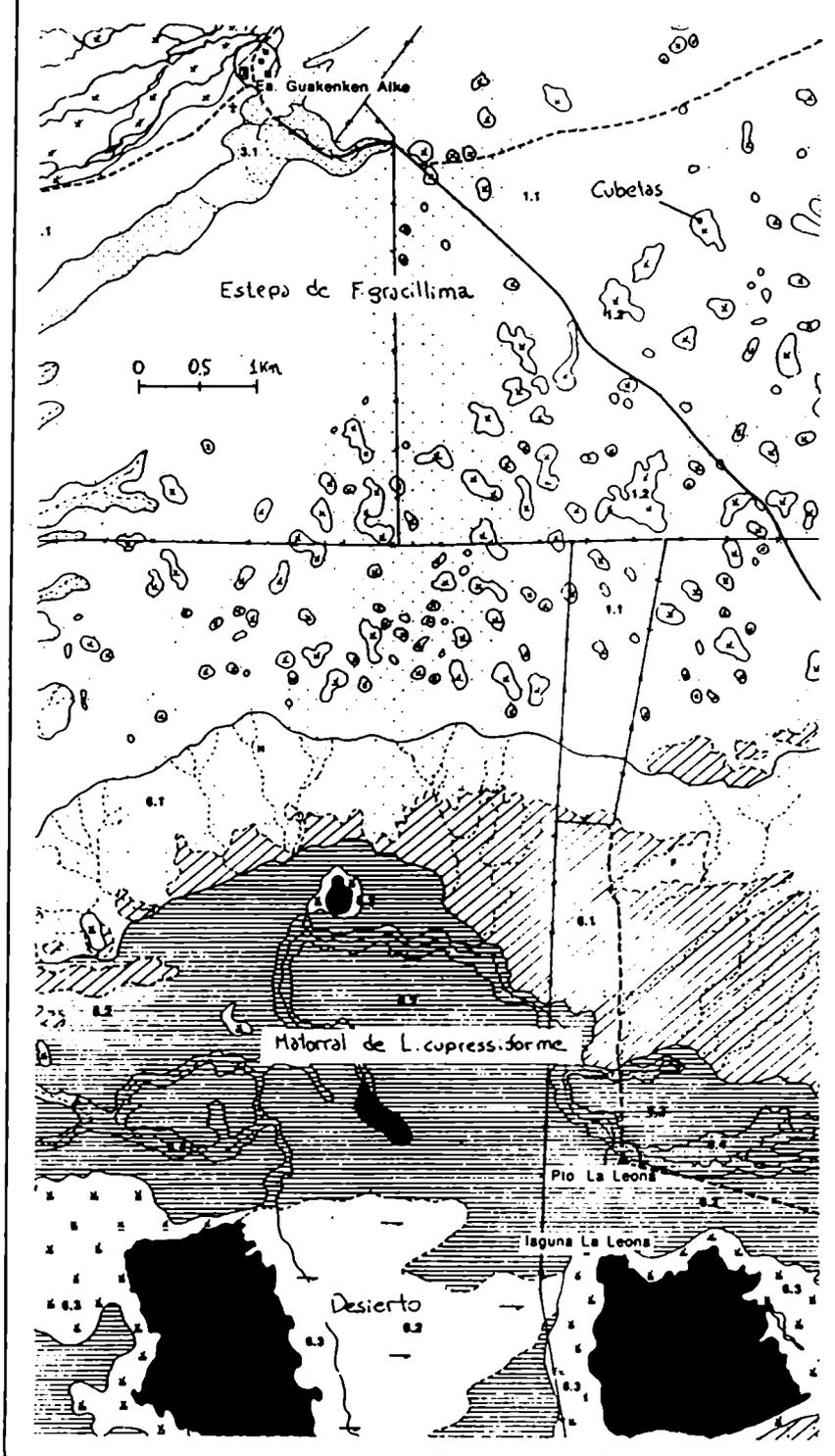


pallescentis). En el interior de la Meseta se encuentra el Bajo de La Leona, que está cubierto de matorrales de la halófito “mata verde” (*Lepidophyllum cupressiforme*)

Existen mapas parciales de mayor detalle como el de los alrededores de Río Gallegos, a escala 1:100.000 (Faggi 1985). A esta escala se observa una complicada red de cañadones con un diseño centrípeto, que desaguan en bajos más pequeños, como los de Los Pozos y La Angelina, que tienen una superficie del orden de las 600 ha. Estos desagües son raramente profundos, y simulan bateas. No se producen en ellos procesos de escurrimiento lineal, ya que sus suelos aluviales, profundos y de textura gruesa, facilitan la infiltración. Están cubiertos de comunidades de coirón blanco y junquillo, similares a las de los grandes valles. Las grandes lagunas se secan durante el verano, impulsando procesos de arrastre de partículas y sales que forman “colas” de hasta 4 km. de longitud hacia el oeste, con médanos en el principio y matorrales mixtos de *Lepidophyllum cupressiforme* en mosaico con estepas subarbutivas de *Nassauvia ulicina* (Faggi 1985). En las áreas convexas, en el inicio de las pendientes hacia los bajos o hacia el mar, se activa la erosión hídrica mantiforme, que da lugar a estepas subarbutivas de *Nassauvia ulicina* y *Stipa chrysophylla*, mientras que en los suelos más profundos de las laderas se desarrollan matorrales mixtos de “Mata Negra” *Verbena tridens*, y “Paramela”, *Adesmia boronioides*. También se reconocen a esta escala un número elevado de cubetas grandes (50-100 ha). En estas pequeños sistemas endorreicos no se acumulan gran cantidad de sales, y la vegetación se compone de praderas de *Acaena* sp., *Festuca magellanica* y *Carex andina* en los fondos, mientras que en el perímetro se forma un anillo de *Festuca pallescens* y *Juncus balticus*, acompañados de *Stipa chrysophylla* en las áreas de acumulación de arena (Roig y Faggi, 1985).

La carta de uso ganadero del Bajo La Leona incluye una cartografía 1:40.000 de las comunidades vegetales (Anchorena, 1985). Además de los rasgos ya descriptos (valles, grandes bajos, lagunas temporarias, cañadones) se observa en este mapa un gran número de pequeñas cubetas, que individualmente tienen entre 1 y 5 ha, en las zonas horizontales de la meseta. Un potrero típico de 5000 hectáreas puede tener 330 de estas pequeñas cubetas, y Anchorena (1985) estimó que ocupan el 8,8% la superficie total del paisaje del Sitio Santacrucesense. El origen de estas depresiones es generalmente atribuido a la deflación que sigue a la acumulación de agua y sedimentos (Marcolin y Valerini, 1983). Se llenan típicamente una vez cada dos o tres años, cuando la nieve acumulada es importante, y permanecen cubiertas de agua apenas 1 o 2 meses. La vegetación es idéntica a la de las cubetas mayores, con praderas herbáceas de *Acaena*, *Festuca magellanica* y *Carex* en el centro, y anillos concéntricos de *F.pallescentis* y *Stipa chrysophylla* en la periferia.

Figura 4: Detalle de la zona que abarca desde la estancia Guakenken Aike hasta el Bajo la Leona, en la carta de uso del Bajo La Leona (Anchorena 1985).





Uso de la tierra

La colonización

Las estepas de *F.gracillima* recibieron ovinos a fines del siglo pasado, un proceso que fue estudiado en detalle por Barbería (1995). Luego de varios intentos de colonización frustrados, un decreto presidencial de 1884 comisionó al entonces Gobernador del Territorio, Carlos Moyano, a ofrecer tierras en arrendamiento a los habitantes de las Islas Malvinas, y en Punta Arenas, Chile. Las facilidades otorgadas a los arrendatarios eran amplias, ya que la política imperante privilegiaba la ocupación del territorio. Los colonos tenían libre elección del terreno, extensiones de hasta 40.000 ha y alquileres muy bajos (una anualidad de un campo de 20.000 has equivalía a \$160, el costo de 25 ovejas en Malvinas). Los contratos se negociaban directamente con el gobernador, *ad referendum* del Ministerio del Interior. Una vez arrendados los campos, la tenencia precaria de la tierra no se prolongó mucho ya que en 1894 la ley 3053 y la Ley de Premios Militares y la de Remates les permitieron acceder a la propiedad.

El contexto para la cría ovina era en ese momento muy favorable, ya que en las Islas Malvinas se había desarrollado una próspera industria lanera. En palabras de Carlos Moyano “aquellas islas, ricas y florecientes con la cría de ovejas no podían sostener ya un mayor número de animales, y los criadores exportaban el exceso al Territorio del Estrecho”. Existía mano de obra con experiencia, y una variedad de colonos ávidos de progreso económico y social, que incluyeron latifundistas con grandes extensiones de campos en Malvinas y Chile, comerciantes, personas que habían hecho fortunas de la caza de lobos marinos, o el comercio con los indios, buscadores de oro de Cabo Virgenes, empleados calificados de sociedades de navegación y comercio, y peones ovejeros. Existía un seguro mercado en Buenos Aires para colocar la producción, y los nuevos establecimientos se ubicaron en las inmediaciones de los puertos (Río Gallegos, Puerto Coyle, Puerto Santa Cruz, Puerto San Julián), que contaban con transportes marítimos regulares (Barbería 1995).

Los primeros ovejeros se instalaron a partir de 1885 en la margen N del Río Gallegos. Luego se colonizaron las tierras entre el Río Gallegos y el Chico, hasta el límite con Chile, y la zona costera entre el Río Gallegos y el Río Coyle. En particular, las tierras de Moy Aike Chico, en donde se encuentra el ensayo de intensidad de pastoreo del presente estudio, fueron arrendadas por William Halliday en 1885. El Señor Enrique Jamieson hizo lo propio con unas 30.000 ha correspondientes a lo que es hoy la estancia Moy Aike Grande. De esta manera se fueron colonizando en este período la mayoría de las tierras de la parte oriental de la Estepa Magallánica Seca (Barbería 1995).

Un temprano documento del Ing. Ag. Jorge Morrison (1917), que realizó una tesis sobre la ganadería en el territorio de Santa Cruz, describe el paisaje de la Estepa Magallánica a principios de siglo. Morrison clasifica el paisaje en vegas, cañadones y



mesetas. Considera mejores a las vegas, ya que “tienen más abundancia de vegetación, debido a la mayor cantidad de agua, por juntarse a las de las lluvias la que proviene de las mesetas y cañadones; y sobre todo porque al producirse los deshielos estos valles son inundados durante un cierto tiempo, debido al desborde del río que corre por ellos. Presentan arbustos y gran variedad de gramíneas”.

En cuanto a los cañadones, dice Morrison “ Debido al abrigo que ofrecen contra los vientos, a la mayor abundancia de agua proveniente de las pampas altas y a la mejor calidad del suelo, la vegetación es menos xerófila (en relación a la de las mesetas) y de mayor altura”.

Las “mesetas”, son descriptas también “...Debido a la poca cantidad de agua de lluvia, a la naturaleza porosa del suelo, por lo que ésta es absorbida demasiado pronto, y a lo fuerte de los vientos, que en estas pampas soplan sin encontrar ningún obstáculo, la vegetación de éstas es xerófila y de muy poco desarrollo...” “Abundan el calafate y diversos tipos de matas entre los arbustos ” “..El resto está compuesto por plantas muy bajas pertenecientes a numerosas familias. Algunas tienen solamente pocos centímetros de altura y son compactas, densas, con colores claros. Se agrupan formando verdaderos cojines hasta de dos metros de diámetro. Es éste un caso de adaptación al viento, del que estas plantas se defienden no sólo por su poca altura, sino también por medio de sus raíces enormes para plantas de tan reducido tamaño”. “Entre los cojines y asociaciones de arbustos crecen entre otras numerosas especies de gramíneas”. Si estas comunidades corresponden a las estepas de *F.gracillima* prístinas, es evidente que aún antes de la colonización existían áreas con dominancia de caméfitas y subarbustos.

La estimación de la receptividad ganadera de estos ambientes se realizó probablemente tomando como modelos a las explotaciones de las Islas Malvinas. En las primeras exploraciones realizadas por Burmeister (1901 y 1904, citado por Barbería 1995) se recomienda para la zona de Río Gallegos una carga de 2000 ovinos por legua, equivalentes a 0,80 animales por hectárea, y Maggione (1912, citado por Barbería, 1995) menciona que entre Río Gallegos y el Estrecho de Magallanes la receptividad de los campos es de 3000 ovinos por legua (1,2 animales/ha).

El auge ovino

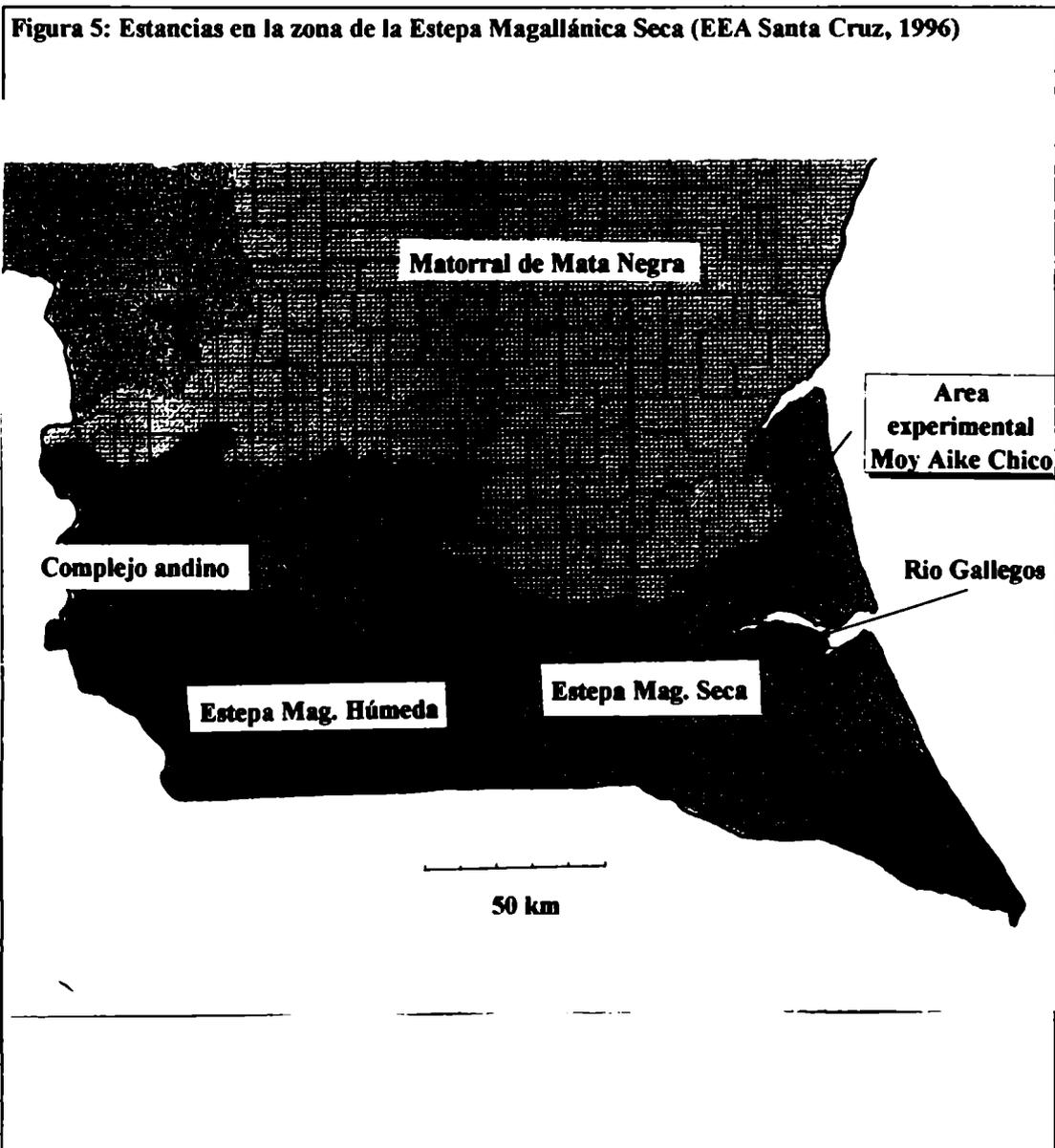
Luego de la introducción del ganado, las existencias ovinas aumentaron rápidamente (Figura 6) hasta alcanzar su máximo a mediados de la década de los treinta. El periodo entre 1880 y 1920 ha sido llamado de “auge ovino” (Barbería, 1995). En esta etapa los precios de la lana se incrementaron de \$8 hasta alcanzar el máximo histórico, en 1920, con \$ 30 el kilo. Dado que los frigoríficos recién se instalaron en Río Gallegos, Puerto Santa Cruz y Puerto San Julián a partir de 1910, la lana fue en esta primera etapa el principal producto de las explotaciones.

Las estimaciones de existencias ovinas en los censos muestran que es muy probable que las cargas en los primeros 40 años de explotación hayan sido del orden de los 0,8 ó 1,2 animales/ha. Los stocks ovinos máximos se alcanzaron en la Provincia de Santa Cruz en 1937. En ese año, la carga animal promedio del sur era de 0,60 animales/ha (Oliva y col, 1995a). Esta carga se calculó tomando en cuenta la extensión total del Departamento Guer Aike, y no todos los campos estaban en explotación. Estos valores contrastan con los que se utilizan en la actualidad, que oscilan en un rango de entre 0.35

y 0.50 animales por hectárea (Oliva y Borrelli 1993), y con la carga total del departamento, que era de 0,40 EO/ha en 1992 (Oliva y col. 1995a), y es en la actualidad de 0,22 EO/ha (EEA Santa Cruz, 1996).

Uso actual

La estepa seca de *F.gracillima*, con un total de 1,2 millones de hectáreas (EEA Santa Cruz 1996) está ocupada actualmente por unos 47 establecimientos, que tienen una superficie promedio de 25.000 ha. (Tabla 1). El sistema de producción sigue siendo muy similar al primitivo (Barbería, 1994). Las estancias son propiedad de sociedades familiares en su mayor parte, y la producción se realiza con poco personal permanente. Las actividades que requieren mayor empleo de mano de obra son la esquila y los baños sanitarios. No existen en el área establecimientos pequeños, con economías de subsistencia, ni campos abandonados, comunes en la región de la Meseta Central.



Las existencias ovinas actuales arrojan un promedio de 5.600 ovinos por establecimiento (EEA Santa Cruz 1996), aunque este nivel no es representativo de la carga histórica, por la superposición de procesos lentos de degradación, que llevaron a la mayoría de las estancias a moderar las cargas animales a partir de fines de la década del '70, y a un efecto coyuntural por gran mortalidad (cercana al 30%) que produjeron las intensas nevadas de 1995. La raza ovina más difundida es la Corriedale, que produce lana de buena calidad y carne. Algunas estancias incorporan vacunos, aunque en promedio no llegan al centenar por establecimiento. Los animales pastorean "año redondo" en cuadros grandes, ya que no existen zonas de alto riesgo invernal que obliguen al desplazamiento de la hacienda entre veranadas e invernadas. La mitad de los cuadros tienen 5000 ha o más, y apenas el 11% tiene superficies inferiores a las 2500 ha (Obregón, 1975), y tienen una o dos aguadas naturales o perforaciones con molinos. La tecnología que se ha incorporado a la producción animal en los últimos años se limita a la modificación del período de esquila, que se realiza antes del parto, y una tipificación y selección de la lana.

Tabla 1: Diagnóstico de la producción ganadera en la Estepa Magallánica Seca. Tomado de EEA Santa Cruz (1996) con permiso de los autores.

Superficie total ocupada de las estancias (ha)	1.197.105
Actividad económica principal	Producción de lana y carne ovina extensiva y bovina
Número de establecimientos	47
Superficie promedio de un establecimiento (ha)	25.685
Carga animal actual ovinos (Equivalentes ovinos)	219.333
Carga animal actual de bovinos (Equivalentes bovinos)	6.000
C.A. actual combinada ov+bov (Equivalentes ovinos)	264.333
C.A. actual combinada ov+bov (EO/ha)	0.22
C. A. actual p/establec en producción (EO)	5.671
Receptividad estimada (EO / ha)	0.38
Receptividad estimada total (EO/ambiente)	449.223
Receptividad utilizada actualmente (%)	58.84
Nivel desertificación / degradación	Media
Tasa de degradación actual	Baja/media
% establecimiento subsistencia	0
% campos en producción	100
Numero campos en producción	47
Campos con aptitud riego (+ 2 ha)	34
Campos con aptitud de riego (%)	72.9

La nutrición de los animales se basa exclusivamente en la producción del pastizal natural. Algunos establecimientos han incorporado la evaluación y planificación del uso de los pastizales, utilizando metodologías desarrolladas a partir de mediados de la década de los '80 (Borrelli y col 1990, Borrelli 1990, Cibils 1993) Estos relevamientos realizados en el área permitieron establecer una receptividad promedio de 0,38



EO/ha/año (EEA Santa Cruz 1996). De acuerdo a estas estimaciones existiría un potencial para incorporar animales hasta un total de cerca de 450.000 en la zona (un incremento del 70% con respecto a las existencias actuales). La evaluación de la sustentabilidad de estas propuestas resulta uno de los desafíos centrales de la presente tesis.

Las pasturas de secano tienen grandes riesgos en la etapa de establecimiento, por la variación de precipitación primaveral, y productividades escasas (Humano y col, 1993 y 1995). Alrededor del 72% de los establecimientos tienen posibilidad de realizar prácticas de riego, pero existe una superficie muy limitada de pasturas artificiales, y los productores que forman reservas forrajeras para la suplementación alimenticia invernal son escasos.



El pastoreo: un disturbio generalizado en la Patagonia.

Estados y transiciones

Los pastizales naturales patagónicos sometidos al pastoreo han sufrido marcadas transiciones, y muchas de ellas son prácticamente irreversibles (Paruelo y col, 1993). En un modelo general para el cambio de la vegetación bajo pastoreo Milchunas y col (1988) predijeron un cambio en diversidad moderado de los pastizales semiáridos patagónicos, por suponer que, a pesar de la corta historia de pastoreo de estos ecosistemas que no presentaban cargas importantes de grandes herbívoros antes de la colonización (Markgraf 1985, Mack and Thompson 1982), las adaptaciones para la resistencia a la sequía podrían converger parcialmente con las adaptaciones para resistir la herbivoría.

La tendencia general bajo pastoreo en Patagonia es de reemplazo de gramíneas perennes medianas, los llamados "coirones", por arbustos, subarbustos y plantas en cojin. Por ejemplo:

- Los pastizales subandinos de *F. pallescens* bajo pastoreo son reemplazados por comunidades arbustivas de *Senecio filaginoides* y *Mulinum spinosum* (Paruelo y Golluscio 1993), o bien por estepas de *Acaena spp.* (Bertiller y Defossé 1993).
- Las estepas subarbustivas de *Nassauvia glomerulosa*, *Poa dusenii* y *Stipa spp.*, típicas del Distrito Central, pierden el componente gramíneo por sobrepastoreo. El estrato subarbustivo pasa a ser dominado por *Nassauvia ulicina* (Bertiller 1993, Movia y col 1987).
- En comunidades arbustivas la degradación no produce cambios fisonómicos tan marcados. Las gramíneas palatables son reemplazadas por otras especies también gramíneas, pero de menor calidad, como en el caso de *Poa ligularis*, que da lugar a *Stipa humilis* en las estepas arbustivo - gramíneas de *M. spinosum* en la región de Sierras y Mesetas Occidentales (Bonvissuto y col 1993), y a *Stipa tenuis*, en los matorrales de *Schinus sp.* y *Prosopidastrum sp.* del Monte Austral del Chubut (Nakamatsu y col 1993b). Un proceso similar de reemplazo de *Poa ligularis* y *Stipa speciosa* se ha descrito en arbustales de *M. spinosum* y *S. filaginoides* en el centro- oeste del Chubut (Fernández y Paruelo 1993), y en las estepas arbustivo- gramíneas de *Chuquiraga avellanadae* de la Península de Valdés (Rostagno 1993).
- En la Estepa Magallánica Seca los estados alternativos por degradación en general se caracterizan por un aumento del estrato de las leñosas tales como *Nardophyllum bryoides*, o *Nassauvia ulicina*, con importantes pérdidas de suelo. Estos cambios han sido estudiados por Faggi (1983, 1985), Roig y Faggi (1985) y Anchorena (1985), Borrelli y col (1984 y 1988), Oliva y Borrelli, (1993) y Roig y Méndez, (1993),.
- En la Estepa Magallánica Húmeda la degradación tendría dos caminos alternativos, de acuerdo al manejo y al material originario del suelo. Una de ellas resulta una excepción a la tendencia general de arbustización, ya que los coironales neutrófilos, en suelos originados en arcillas y lutitas del Mioceno darían lugar a una pradera eutrófica dominada por *Poa pratensis*, una gramínea



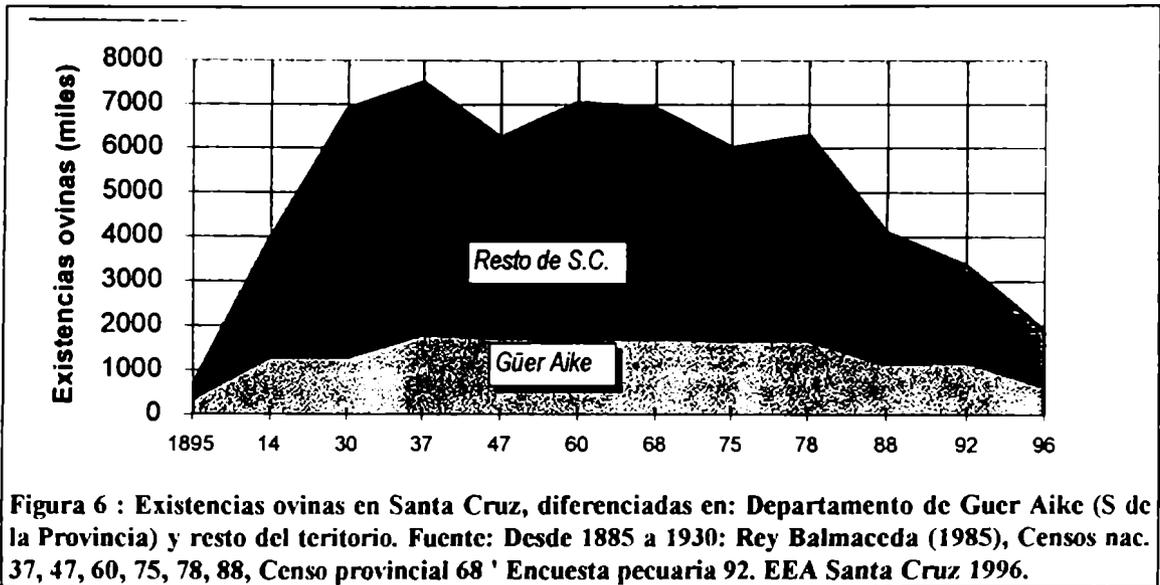
rizomatosa ó *Poa poecila* (Baetti y col 1993). Los coironales acidófilos de suelos originados en depósitos cuaternarios, darían lugar a murtillares oligotróficos, dominados por *Empetrum rubrum* (Collantes y col 1989 y en prensa). El camino hacia las praderas de *Poa pratensis* sería favorecido por altas concentraciones instantáneas de ovinos que compactan el suelo y aportan nutrientes, mientras que cargas moderadas, continuas estimularían la formación de murtillares (Baetti y col 1993).

Soriano y Sala (1983), Soriano y col (1987) y Sala y col (1989) postulan que el aumento general en la cobertura de los subarbustos y arbustos puede deberse a que la desaparición de las gramíneas dominantes crea “lagunas” en el sistema radicular superficial, permitiendo una mayor infiltración hacia las capas inferiores, donde el agua puede ser aprovechada por los sistemas radiculares profundos del estrato arbustivo. Las gramíneas y los arbustos no estarían compitiendo por el mismo recurso, y no debería interpretarse que el efecto del pastoreo es el de inclinar la balanza hacia los arbustos en un esquema competitivo. Simplemente, los coirones se mueren y los arbustos crecen porque se liberan recursos que antes era consumidos por el productivo estrato gramíneo y herbáceo. Parte de este recurso se pierde por infiltración profunda, o bien por escurrimiento superficial, y una proporción menor de la escasa agua disponible pasa por el circuito vegetal, provocando las disminuciones observadas en la productividad general (Soriano 1990).

La desertificación

En las áreas más áridas, la degradación de la vegetación es acompañada invariablemente por la erosión del suelo. Este proceso de desertificación ha sido estudiado con detalle y mapeado a escala 1:250.000 en cinco transectas de Patagonia por el proyecto LUDEPA (del Valle y col 1995). Los resultados para la transecta austral, en Santa Cruz (entre las localidades de Gobernador Gregores y San Julián) indican que en el Distrito Central, la desertificación irreversible, con grados entre medio grave y muy grave, alcanza el 77% de la superficie (Oliva y col 1995a, y 1995b). Este proceso ha afectado la receptividad (Oliva y col 1995a), la biodiversidad (Soriano y col 1995, Golluscio y Mercau 1995), y ha ocasionado pérdidas económicas muy importantes. Existen en la actualidad 420 establecimientos abandonados, que corresponden a un 40% de las empresas agropecuarias de Santa Cruz (EEA Santa Cruz, 1996). Hay dudas muy fundadas sobre la posibilidad de retomar allí la ganadería ovina sustentable, y se considera que alrededor del 50% de la Meseta Central de Santa Cruz debe darse por perdida para el uso ganadero (Oliva y col 1995a, Noy Meir 1995).

La situación mejora hacia el oeste y hacia el sur, en las áreas con precipitaciones de más de 200 mm, aunque la tasa de degradación del área periférica a la Meseta Central de Santa Cruz, particularmente en el Pastizal Subandino, y en la región de la Mata Negra (Cuadra y Oliva, 1996) podría ser en la actualidad mayor que la de las abandonadas región es centrales (EEA Santa Cruz, 1996).



La desertificación, unida a factores de mercado y climáticos coyunturales ha provocado una disminución drástica de las existencias ovinas, que en la actualidad son más bajas que las que se registraban a principios de siglo. A medida que va desapareciendo la ganadería ovina en las áreas más degradadas aumenta la importancia relativa de las estepas gramíneas, concentradas en la franja subandina, en el extremo austral del continente y la Isla de Tierra del Fuego, que podrían mantener un número importante de ovinos en un esquema sustentable. No resultaría aceptable que las técnicas de manejo sugeridas en la actualidad repitan los errores del pasado, y que permitan que la desertificación avance hacia las áreas más productivas y resilientes.

Métodos de evaluación de receptividad de los pastizales

Desde hace unos 10 años se han desarrollado en Patagonia una serie de métodos prácticos de relevamiento de pastizales que pueden estimar la biomasa forrajera. Existen dos metodologías principales:

(1) La de "condición de pastizales" (Dyksterhius, 1949), que es la metodología clásica de la escuela de "Range Management" de los EEUU, para la cual se han desarrollado en Patagonia claves de condiciones por sitio (Ej: Bonvisutto y Somlo, 1995, Borrelli y col, 1984 y 1988). Recientemente se ha reformulado este enfoque, reemplazándolo por el esquema de "estados y transiciones" (Westoby y col, 1989), y se ha realizado un esfuerzo regional importante por plantear los modelos de cambio bajo pastoreo en este esquema conceptual (Paruelo y col, 1993).

(2) Métodos que se basan en la estimación de la disponibilidad forrajera, ya sea por valor pastoril (Ej: Somlo y col, 1995) o por cortes y estimación de la utilización de especies claves, muy consumidas (Borrelli 1990, Borrelli y col 1990, Cibils 1993). Ambos calculan una receptividad en relación a la oferta de forraje. El ajuste de cargas animales se hace para asegurar una adecuada nutrición, dejando una determinada proporción (generalmente un 50%) de la productividad aérea sin consumir para asegurar la subsistencia de las especies



En el estado actual de los conocimientos no puede asegurarse que la introducción de cargas moderadas de un herbívoro que consume una porción considerable de la biomasa, aumenta los procesos de ciclado de nutrientes, altera el suelo por compactación y modifica la estructura vertical de los pastizales, no afectará los procesos de regeneración de sus poblaciones.

Modelos del comportamiento de la Estepa Magallánica Seca frente al pastoreo: "condición del pastizales"

En los primeros noventa años de explotación de la Estepa Magallánica no se formalizaron modelos de funcionamiento de pastizales, ni se desarrolló una metodología que permitiera evaluar el efecto de las cargas animales sobre el pastizal en la práctica. En este período los signos de degradación eran ya evidentes, como lo muestran las observaciones de Morrison (1917), Auer (1951), Soriano (1952, 1956a, 1956b).

A partir de 1970 comenzó en el área el estudio de Land Systems del proyecto FAO- INTA (Story y col 1970). Estos fueron una base para las exploraciones de la Transecta Botánica de la Patagonia Austral (Boelcke y col 1985a y 1985b), que se iniciaron en 1975. Dentro de este proyecto se estudió también la relación de la vegetación con el pastoreo (Roig y col 1985, Faggi 1983 y 1985) y se desarrollaron cartas de uso aplicables a la Estepa Magallánica Seca: "Cabo Buen Tiempo" (Faggi, 1985) y "La Leona" (Anchorena, 1985). Al mismo tiempo, Borrelli y col (1984) estudiaron la degradación de las terrazas fluvio-glaciares del Río Gallegos y, posteriormente (Borrelli y col, 1988), la de las mesetas sedimentarias definidas como sitio "Santacruzense" por Wihnjoud y Sourrouile (1972). Estos estudios se basaron en las ideas de la escuela de Range Management (Stoddart y Smith 1955, Dyksterhuis 1949), que tuvieron una gran influencia en la incipiente profesión del manejo de pastizales en la Argentina. Son los primeros modelos explícitos aplicables a estas comunidades.

Las comunidades "climax"

El concepto sucesional que subyacía en estos primeros modelos requería de la definición de la "comunidad climax", un concepto que deriva de las ideas de Clements (1916), definido como un único estado persistente en la ausencia del pastoreo que estaría en equilibrio con el suelo y el clima del sitio. Faggi (1983, 1985), Roig y Faggi (1985), Roig y col (1985) y Anchorena (1985), definieron a la estepa de *F. gracillima* como comunidad climax para la "meseta". Las características de esta comunidad tienen matices entre los distintos autores:

- Anchorena (1985) considera que esta estepa tendría unas 30-35 especies, con cobertura de entre 70 y 85%.
- Faggi, (1983) la describió en forma similar, con 23 especies con cobertura promedio del 82 %
- Borrelli y col (1984 y 1988) aclararon que la ausencia de clausuras en el área dificultaban la definición de "climax", pero coincidieron en su definición de "condición excelente" como una estepa de *F. gracillima* con 80% de cobertura vegetal, 17 o más especies, menos del 3% de subarbustos y abundancia de especies palatables como *Deschampsia flexuosa* o *Lathyrus magellanicus*.



Estados de degradación o "condición".

El modelo requería también la definición de estados de degradación del pastizal, que eran típicamente ubicados en un gradiente lineal de retrogresión, con los extremos en las condiciones "excelente" y "mala", y una serie de estados intermedios. También se clasificaba el comportamiento de las especies frente al disturbio como "crecientes", "decrecientes" e "invasoras" (Stoddart y Smith 1955). En este aspecto existen marcadas diferencias entre los autores:

- Anchorena (1985) señala que la degradación por pastoreo de los pastizales de *F. gracillima* sobre suelos de meseta (Sitio Santacrucense) lleva a un pastizal de *F. gracillima* con baja cobertura (hasta un 40%), pastos cortos y abundancia del subarbusto *Nardophyllum brioides*. Describe un camino de degradación alternativo, hacia una estepa de *Stipa chrysophylla* y *Nassauvia ulicina*, pero lo circunscribe a terrazas y laderas de solana, con suelos gravillosos. Considera especies crecientes a *N. brioides*, *Carex andina* y *Poa dusenii*, y especies decrecientes a *Vicia bijuga*, *Trisetum cummigii* y *Silene magellanica*.
- Faggi (1983) estudió tres comunidades que considera de reemplazo de la estepa climax de *F. gracillima*. (1) Estepas de *Stipa chrysophylla*, con 70% de cobertura en sitios de acumulación eólica de arenas. (2) Pastizales bajos de *Bromus catharticus*, con 58% de cobertura y muy baja diversidad, en áreas extremadamente erosionadas, comidas y pisoteadas, con signos de eutrofismo por el aporte de nutrientes de las heces. (3) Estepas subarbusivas de *Nassauvia ulicina* y *Stipa chrysophylla*, con 85% de cobertura. Del estudio de estas comunidades de reemplazo concluye que la estepa de *F. gracillima* es la de mayor diversidad, altura de la vegetación, biomasa aérea y productividad. En un trabajo posterior (1985), registró incrementos de cobertura de *F. gracillima*, y los subarbuscos *Satureja darwinii* y *Anartrophyllum desideratum*, en condiciones de clausura que serían, por un razonamiento inverso, especies decrecientes bajo pastoreo, mientras que *N. brioides*, *Microsteris gracilis* y *Brachyclados caespitosus* serían crecientes.
- Para Roig y Faggi (1985) la degradación de la estepa climax puede evaluarse por la abundancia de plantas leñosas. Aunque no definen claramente los estados de degradación intermedios, señalan que en algunos casos se producen intrusiones de fascies de *Stipo-Nassauvion ulicinae* en la comunidad. Indican que el pastoreo promueve a las caméfitas como *N. brioides*, *Satureja darwinii*, *Brachyclados caespitosus* y *Anartrophyllum desideratum*, y algunas hierbas como *Armeria maritima*. Las especies decrecientes serían pastos como *Agropyron fuegianum*, *Bromus setifolius*, *Deschampsia patula* y *Poa dusenii*. A pesar de que esta interpretación, coincide con la idea de una tendencia general a la arbustización, se contradice parcialmente con las observaciones de Faggi (1985), con respecto al aumento de *Satureja darwinii* y *Anartrophyllum desideratum* en condiciones de clausura.
- Borrelli y col (1988) indican como último estado de la degradación de la estepa (condición "mala") del sitio Santacrucense a una estepa con subarbuscos y pastos cortos con un 25% de *Nassauvia ulicina* y 42% de *Poa dusenii*. Una condición intermedia sería una estepa subarbuscivo-graminosa con 18% de *F. gracillima* y 27% de *N. brioides* y 20% de *Poa dusenii* (condición "regular



mala"). Las condiciones "buena" y "regular buena" serian estepas de *F.gracillima* con distintas proporciones de gramíneas bajas y subarbustos. Señalan como principales especies decrecientes a *F.gracillima*, *Deschampsia flexuosa* y *Hordeum comosum*. *Nardophyllum brioides* sería la principal especie creciente, mientras que *Nassauvia ulicina* fue considerada como invasora.

Modelos alternativos: Estados y Transiciones

El modelo sucesional ha sido criticado por diversos autores (Westoby 1980, Ellis y Swift 1988, Laycock 1991 y 1994, Friedel 1994). Muchas de las irregularidades que señalan estos trabajos son evidentes en el estudio de la Estepa Magallánica: Todos los autores coinciden en señalar a un coironal cerrado como comunidad climax, y que la degradación lleva a un aumento de la cobertura de leñosas, con *Nardophyllum brioides* como la principal especie creciente bajo pastoreo. Sin embargo no existe tanta coincidencia en la definición de los estados finales de la degradación de esta estepa. En parte esta falta de acuerdo se debe a la consideración de hábitats particulares dentro del Sitio Santacruzense, y en parte a la rigidez del esquema teórico utilizado.

Irregularidades de la teoría sucesional aplicada a la Estepa Magallánica:

(1) Cual es el estado final de la degradación?

- Las comunidades de *Stipa chrysophylla* y los pastizales de *Bromus catharticus* que reconocen Faggi (1983) y Roig y Faggi (1985) no se pueden incluir fácilmente en un gradiente único de degradación. Las opciones son: (1) Aceptar la existencia de estados múltiples de degradación o (2) Descartar estas comunidades en el esquema general, por ser productos de disturbios muy fuertes y de extensión limitada (dormideros, corrales de encierre, banquinas y excavaciones en la estepa).

No queda claro si el estado final de degradación es el de la estepa de *Nassauvia ulicina* con *Stipa* (Borrelli y col 1988, Faggi 1983) o bien una estepa subarbusciva de *N. brioides* como lo propone Anchorena (1985). En particular, en el esquema de Borrelli y col (1988) no se explica fácilmente la última transición, que implica el pasaje desde la condición "mala", con un 28 % de cobertura de *N. brioides* a una condición "muy mala", en una estepa con 25% de cobertura de *N. ulicina*, ya que una vez establecido un subarbuscivo como *Nardophyllum brioides*, su reemplazo sería muy difícil. Es posible que la inclusión de todas los estados degradados en un continuo, que es una característica del modelo sucesional aplicado, haya forzado a estos autores a incluir esta comunidad en el mismo gradiente, cuando probablemente sean resultado de diferentes caminos de degradación por la variabilidad interna del paisaje.

•

(2) Cuales son las especies "crecientes", "decrecientes" e "invasoras"?

- Borrelli (1984) señala que *Festuca gracillima*, la principal especie "decreciente", no es la preferida por el ganado, como lo predice el modelo. Por el contrario, es consumida por los ovinos solamente en invierno y cuando no existe otro forraje de mayor calidad (Posse y col 1996)



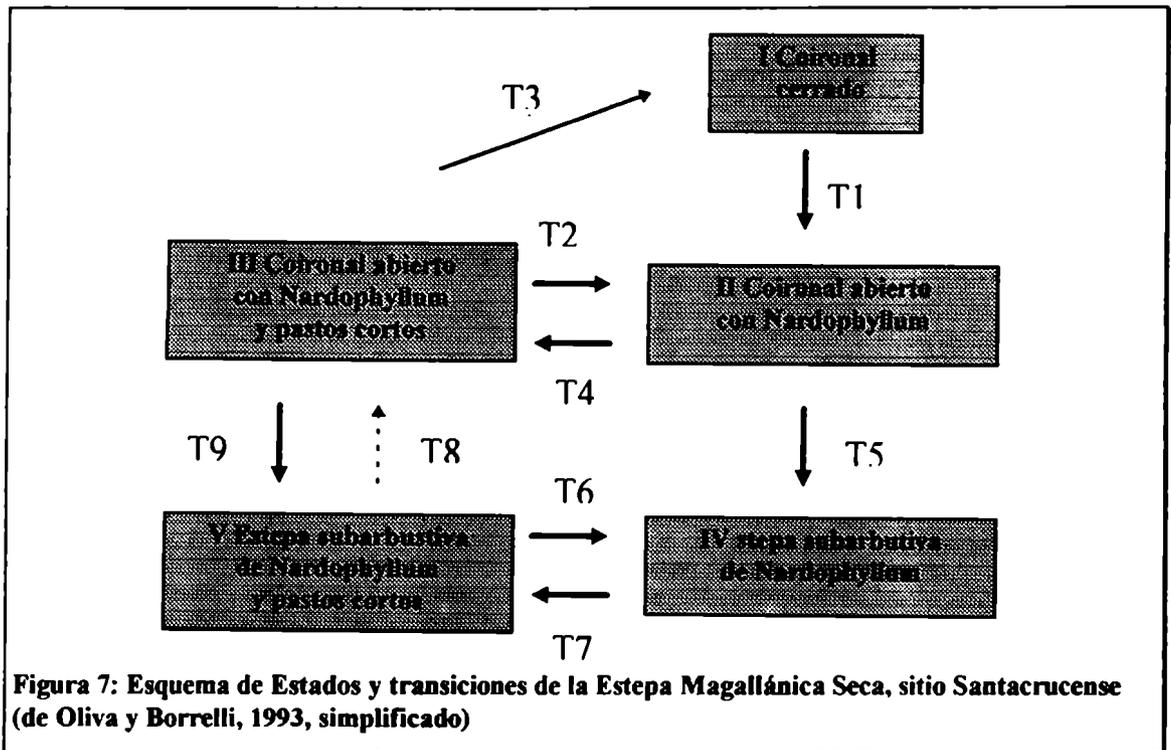
Más extraño resulta el comportamiento de *Poa duseinii*, la principal forrajera, que es activamente seleccionada (Manero y Alegre, datos inéditos, Borrelli 1994, Posse y col 1996, Giussani y col 1996) por su palatabilidad y calidad nutritiva. Esta especie es señalada como "creciente" por Anchorena (1985) y Borrelli (1984 y 1988). En los estados de degradación terminal y condición "mala" hay coberturas de entre 41,4% y 42,1% (Borrelli y col 1984) de esta especie. No se explica fácilmente cómo se produciría un aumento tan importante en la cobertura de una especie muy consumida. Es posible que los estados descritos sean en realidad estepas subarbuscivas originadas por un disturbio intenso y luego descansadas, que recuperaron cobertura de pastos cortos pero que no mejoran su "condición" por el camino sucesional

- Todos los autores coinciden en que la recuperación del pastizal en el sentido de la sucesión desde estados muy degradados (pasaje de estepas subarbuscivas a estepas gramíneas) sería poco probable, por la desaparición de la capa superficial, arenosa de estos suelos de tipo duplex, que tienen un horizonte b arcilloso, con gravas abundantes y calcáreo (Anchorena 1985, Borrelli 1984 y 1988).

En 1989, Westoby y col presentaron un modelo alternativo al sucesional, en el cual se definen "estados" estables del sistema y "transiciones" entre ellos, que se producen por decisiones de manejo o eventos naturales. La explicitación de las causas de las transiciones permite ahondar en el conocimiento de la estructura y el funcionamiento de los pastizales, sin depender de una supuesta fuerza sucesional poco comprendida o explicada. Este modelo permite también la postulación de múltiples estados estables, o de caminos alternativos de transformación de las comunidades. En el marco del proyecto LUDEPA (INTA - GTZ) se hizo un esfuerzo regional por convertir los antiguos esquemas al modelo propuesto por Westoby y col (1989). Este trabajo fue compilado por Páruelo y col (1993), e incluyó dos esquemas de Estados y transiciones para el sitio Santacruceño (Oliva y Borrelli 1993 y Roig y Méndez 1993).

El esquema de Roig y Méndez para los pastizales xéricos típicos de *F. gracillima* resuelve alguna de las contradicciones planteadas, al incorporar cinco estados de degradación alternativos de la estepa: (1) Las estepas subarbuscivas de *N. brioides*. Las dos comunidades de reemplazo mencionadas por Faggi (1983): (2) El coironal con "islas" de *Stipa chrysophylla* y (3) la pradera de *Bromus catharticus*, y dos estados que habían sido mencionados en Roig y Faggi (1985): (4) El coironal con "islas" de *Stipa ibari* y (5) Las estepas subarbuscivas dominadas por *Anartrophyllum desideratum*, una caméfito pulvinada. Estas cinco comunidades de reemplazo no incluyen a la estepa subarbusciva dominada por *Nassauvia ulicina*, que se consideran producto de la degradación de pastizales de *Festuca gracillima* más xéricos

En el esquema de Oliva y Borrelli (1993), las transiciones hacia estepas de *Nassauvia ulicina* se tratan como un camino de degradación separado, bajo condiciones drásticas. En la Figura 7 se muestran las transiciones que involucran a *Nardophyllum*. Las transiciones en líneas de poco grosor se consideran difíciles o lentas, mientras que las de líneas punteadas serían muy improbables (Westoby y col 1989). En este esquema los cambios producidos por el pastoreo (T1 y T5, pasaje de estepas gramíneas a estepas subarbuscivas) son irreversibles. El descanso de los estados degradados II y IV produce transiciones hacia estados con codominancia de pastos cortos: III y V. La recuperación de la fisonomía original (coironal cerrado) a partir de una estepa subarbusciva implicaría dos transiciones que se consideran muy improbables (T8 y T3).





INTRODUCCIÓN: PARTE EXPERIMENTAL

(1) Estudio de la dinámica de las comunidades dominadas por *F.gracillima*

Los modelos de Condición o Estados y Transiciones propuestos por Faggi (1983, 1985), Roig y col (1985a y b) y Anchorena (1985), Borrelli y col (1984 y 1988), Oliva y Borrelli, (1993) y Roig y Méndez, (1993). han sido desarrollados en forma teórica por reconstrucción a partir de contrastes de alambrado y de observaciones de los autores en áreas muy impactadas por el pastoreo. Harper (1980) señala que para entender un sistema biológico estable no basta con correlacionar su distribución con factores físicos o bióticos. Es necesario perturbarlo para entender qué fuerzas lo mantienen en equilibrio. La instalación en 1986 de un ensayo de intensidad de pastoreo, que tuvo como principal objetivo poner a prueba las hipótesis sobre tendencia de los pastizales (Borrelli 1985), permitió por primera vez perturbar en forma controlada y con distintas intensidades, uno de estos estados y analizar experimentalmente las predicciones de los distintos modelos. En el presente trabajo se analizan los datos de los monitores fijos a la luz del modelo de la Figura 7. Se escogieron áreas representativas del estado II (Coironal abierto con *Nardophyllum*) y se los sometió a distintas intensidades de pastoreo, con la hipótesis de que el pastizal recorrería el camino marcado por T5, con una tendencia a la desaparición de pastos y el aumento de subarbustos.

(2) Estudio de la dinámica de las poblaciones de *F.gracillima*

La estimación del número de plantas existentes, junto con las tasas de mortalidad y natalidad permite detectar tendencias, y extrapolar la dinámica observada en el tiempo. Por tratarse *F.gracillima* de una especie dominante, que estructura los pastizales de la Estepa Magallánica, estas tendencias podrían explicar los cambios a largo plazo en el ecosistema.

Un estudio de poblaciones requiere de una base teórica adaptada a una escala espacial y temporal diferente. La teoría demográfica brinda un marco útil en tal sentido. Se basa en que las comunidades de organismos son poblaciones (y por lo tanto pueden ser contadas), y que su comportamiento se debe, por lo menos en parte, a las consecuencias de sus tasas de nacimiento y muerte (Harper 1980). Para que una población subsista, cada individuo debe dejar al menos un descendiente. La aplicación de la teoría al estudio de la degradación por pastoreo de la estepa Magallánica puede centrarse en las poblaciones de *F.gracillima*, ya que si existe una tendencia al reemplazo de pastos por arbustos, debe haber mayores tasas de mortalidad de pastos, menores tasas de nacimiento o una combinación de ambos.

Definición de "individuo"

Para comenzar un estudio demográfico hay que definir qué individuos se van a contar. Esto es sencillo en poblaciones animales, pero presenta complicaciones en las gramíneas perennes, organismos de conformación modular que pueden crecer vegetativamente y dividirse. Harper (1977) en el prefacio de su libro "Biología de

poblaciones de plantas” presentó la situación: “Hay problemas en el estudio de poblaciones de plantas que han desalentado a los botánicos interesados en sus números. Es frustrante en particular que sea tan difícil decidir exactamente que hay que contar en una población vegetal: ¿Es el producto de una semilla, el tallo enraizado, la rama o algún modulo más pequeño del crecimiento?”

En la Foto 5 se muestra un “coironal” típico de *F. gracillima*.



Cada uno de los “coirones” que se observan en la Foto 5 podría provenir de una semilla, o bien de la desintegración e independización de porciones de un único genotipo que creció en diámetro. Las semillas en estos organismos modulares generan un conjunto de macollos, que crecen en forma apretada, con la típica conformación de un “coirón”. Estos conjuntos pueden aumentar en diámetro por activación de los meristemas basales, que generan nuevas unidades, genéticamente idénticas. Puede existir alguna integración fisiológica entre macollos, ya que en otras especies se ha demostrado el traspaso de nutrientes (Welker y col 1987, 1991, Welker y Briske 1992) y productos de síntesis (Welker y col 1985), sin embargo estas conexiones vasculares estarían limitadas a unas pocas generaciones sucesivas. Estas poblaciones están constituidas, entonces, por “coirones”, que a su vez incluyen un apretado conjunto de unidades más o menos independientes (Welker y col

1991, Olson y Richards 1988). Cuál sería entonces el “individuo” en los coironales?.

En estudios de poblaciones similares algunos autores han considerado a los macollos como individuos (Caldwell y col 1981, Olson y Richards 1988a y 1988b). Este enfoque lleva al estudio de plantas individuales, de la misma manera que un árbol puede ser analizado como una población de yemas, ya que el crecimiento de estos organismos es un proceso demográfico en sí mismo (Harper 1980). Sin embargo, era importante para nosotros mantener nuestro monitoreo a una escala relevante para el manejo (Brown y Allen 1989, Friedel 1994), y un estudio de partes de organismos enfocaría una escala demasiado pequeña. Es por ello que se decidió contar “coirones”, definidos como un



macollo o conjunto de macollos visualmente separados. Estas unidades tienen algunas propiedades importantes:

- Son potencialmente inmortales. Esto los diferencia de los macollos, que tienen una vida limitada.
- Sus macollos pueden proceder de la misma semilla (pertenecer al mismo "genet") o bien de distintos individuos que crecen a la par o entremezclados, y no pueden ser individualizados (se han "fusionado").
- Mueren en el momento que el último macollo desaparece sin activar sus meristemas basales, pero pueden desaparecer también cuando por crecimiento se integran a otra "planta".
- Pueden dejar descendencia por dos procesos: a partir de las semillas o bien por subdivisión de "plantas" mayores.

Los individuos así definidos coinciden con la percepción habitual que se tiene al observar un pastizal. Son fácilmente identificables en las fotografías, y no requieren de ningún supuesto sobre el origen de los macollos que lo componen. En pastizales con coberturas muy elevadas es probable que esta metodología no sea útil, ya que en un caso extremo, una población con 100% de cobertura tendría un solo individuo por parcela, cualquiera sea su dimensión. Sin embargo, en pastizales de coberturas bajas puede brindar información valiosa.

Por qué mueren los coirones?:

Una vez definidos los individuos, podemos hacer hipótesis acerca de los procesos que pueden controlar su mortalidad y natalidad. Stoddart y Smith (1955) presentan un buen resumen de las ideas clásicas acerca de la mortalidad de las especies decrecientes de comunidades "climax":

"Bajo el stress de pastoreo fuerte las plantas más preferidas pierden vigor, reducen su crecimiento anual y reducen o pierden completamente su actividad reproductiva. La muerte y desaparición puede resultar de inanición por reducción de la fotosíntesis, competencia de otras plantas menos debilitadas por el pastoreo, envejecimiento natural acompañado por falta de reproducción, o sequía agravada por un sistema radicular debilitado".

Estos autores enfatizan la importancia de las reservas de carbohidratos que las gramíneas acumularían en los periodos favorables, y serían la base del crecimiento de primavera temprana. Señalan que:

"Si el crecimiento debe llevarse a cabo con reservas radiculares insuficientes, la declinación de la salud de la planta es inevitable".

Este mecanismo de "muerte por agotamiento" se cita repetidas veces en la bibliografía para explicar la degradación de la vegetación bajo pastoreo, y por ejemplo, se utilizó para explicar la desaparición de plantas pastoreadas de *Festuca pallescens* en el distrito subandino (Bertiller y Deffossé 1993, Paruelo y Golluscio 1993), de *Poa*



ligularis en el área de Sierras y mesetas occidentales (Bonvissuto y col 1993), y de *Stipa temis* en el Monte austral del Chubut (Nakamatsu y col 1993b).

El pastoreo continuo podría estimular el consumo repetido de las mismas plantas para aprovechar el forraje de mejor calidad del rebrote (Paruelo y Golluscio 1993 y Soriano y Paruelo 1990). En estas condiciones, se podría producir la muerte de plantas de *F.gracillima* por agotamiento, a pesar de que esta especie es poco palatable, y sus niveles generales de utilización no serían altos (Posse y col 1996, Alegre y Manero, datos inéditos). Bajo esta visión, esperaríamos observar que las plantas que se mueren son las más severamente defoliadas.

El pastoreo podría también reducir el tamaño de las plantas: Sala (1988) observó que una población de pocos individuos grandes era reemplazada bajo pastoreo por una, más numerosa, de individuos pequeños sin modificar los valores totales de cobertura. No queda claro el por qué los macollos, que son estructuras autónomas capaces de desarrollarse independientemente, se agrupan en coirones. A primera vista, una formación tan apretada parece poco eficiente, ya que los macollos deberían competir por luz y nutrientes. Además, como lo demostraron Bleak y Keller (1973), las condiciones de humedad y la abundancia de materia en descomposición dentro de los pastos pueden favorecer el desarrollo de hongos que atacan a los nuevos macollos. Sin embargo, este arreglo espacial debe tener ventajas, ya que esta forma de vida de los coirones esta ampliamente distribuida en el mundo (Walter 1979). Es posible que las matas en sí sean parches enriquecidos en nutrientes (Jackson y Caldwell 1992) y brinden protección frente al viento. En todo caso, la disminución del tamaño de los arreglos de macollos podría afectar sus probabilidades de supervivencia.

Como nace un coirón?: El papel de las semillas

En general se ha descripto en Patagonia la degradación por sobrepastoreo como un proceso simultáneo de muerte de individuos adultos y de disminución de la tasa de establecimiento de plántulas por semillas. Esto supone, por supuesto, que el establecimiento por semillas es un proceso continuo, o por lo menos frecuente. Soriano (1956a) señaló que la ausencia de plantas de diversas edades y de germinación reciente en las estepas de *F.gracillima* sería un indicador de degradación, y que

“Un campo en buen estado debe tener plantas de distintas edades, producto de la aparición de nuevas plantas año tras año”.

Manifestó con preocupación que en los campos del Distrito Fueguino no observaba plantas jóvenes de coirón, ni plántulas de reciente germinación de ninguna especie. Consideró que esto era un signo de que los campos estaban en vías de degradación, y que para evitarlo se debería permitir el reestablecimiento por semilla. Discutió con cierto detalle la secuencia que debe cumplirse para asegurar este proceso:

1. Las plantas pastoreadas deben tener un estado fisiológico apto para la floración.
2. Las condiciones ambientales del año deben ser favorables.
3. Las condiciones del invierno y primavera deben permitir la germinación.



4. Las plántulas deben sobrevivir la sequía estival, el pastoreo de ovejas y el ataque de roedores.

Dada la baja probabilidad de que todos los pasos se cumplieran en un año, sugirió un manejo oportunista, con descansos en años en que la "germinación" fuera abundante, para permitir el establecimiento de las plántulas. Bertiller (1994), por su lado, explicó la disminución de *F.pallescens* como una combinación de muerte de plantas adultas unida a la menor producción de diseminulos, y a una disminución de los "sitios seguros" para la germinación.

La reproducción vegetativa.

F.gracillima carece de estructuras especializadas para la reproducción vegetativa, como rizomas o estolones, y que el desarrollo intravaginal de los macollos genera individuos compactos. Bertiller y col (1992) observaron características similares en *F.pallescens*, y pusieron en duda que la reproducción vegetativa tuviera alguna importancia en su regeneración. Defossé (en prensa), en un estudio sobre las semillas de esta especie, afirma que la especie se reproduce "estrictamente por semillas". Sin embargo, el crecimiento típico de estas plantas perennes incluye una tasa de multiplicación mayor de los macollos periféricos en relación con los centrales, lo cual produce en el largo plazo una expansión seguida de la desintegración del "coirón" (Olson y Richards 1988b). Un estudio clásico de los resultados de esta dinámica fue el que realizó Harbered (1962) sobre *Festuca ovina*. Utilizó marcadores morfológicos, fenológicos y pruebas de fecundación cruzada para determinar la posible extensión de los genotipos. Encontró macollos del mismo genotipo creciendo entremezclados con los de otros genets en un radio de 10 m, y calculó que la semilla original podría haberse establecido hace cientos de años en el lugar. Por otro lado, estudios de invernadero y de campo de diversas especies que se multiplican por macollos han demostrado que, independientemente de la densidad inicial de genotipos (semillas establecidas), se llega eventualmente a una densidad máxima de macollos en distintos ambientes (Kays y Harper 1974, Noble y col 1979). El proceso de reproducción clonal es lento, pero seguro, y muy importante en el largo plazo.

Modelos demográficos

El número de individuos en un pastizal brinda muy poca información, si no se le asocia como variable de estado al tamaño de la planta, medido en peso, cobertura, número de módulos. El tamaño influye en las tasas de fecundidad, mortalidad, etc. La edad, una variable muy utilizada en demografía animal, no tiene sentido en estas formas de vida que son potencialmente inmortales por crecimiento de tejidos meristemáticos (Harper 1977).

La demografía de una población dividida en clases de tamaños puede analizarse utilizando modelos matriciales, que resultan de una extensión de la Matriz de Leslie (1945), ampliamente utilizada en poblaciones animales (Sarukhán y Gadgil 1974, Caswell 1989).



Objetivos.

1. A escala de comunidades

Determinar experimentalmente las transiciones que provocan distintas cargas animales continuas sobre coironales abiertos (Estado II Oliva y Borrelli, 1994).

2. A escala de poblaciones

Estimar las tasas de crecimiento y mortalidad de plantas adultas, y las tasas y limitantes del establecimiento por semilla en poblaciones de *F.gracillima* bajo distintas intensidades de pastoreo. Proyectar estos resultados en el tiempo, para evaluar la sustentabilidad de distintos tipos de manejo propuestos en la Estepa Magallánica.

Hipótesis

1. A escala de comunidades, el pastoreo intenso provoca:

1. Disminución de la cobertura de *F.gracillima* (estrato coironal).
2. Aumento de leñosas, en especial del subarbusto *Nardophyllum brioides*
3. Disminución de hierbas y pastos cortos.
4. Disminución de la cobertura vegetal, aumento del suelo desnudo y del pavimento de erosión.

2. A escala de poblaciones

2.1 Semillas y plántulas

- El establecimiento de nuevas plantas por semillas es un evento raro debido a la elevada mortalidad pre y post dispersión, y a las condiciones críticas de sequía primaveral típicas de la Estepa Magallánica Este.
- El banco de semillas del suelo es poco duradero, y la regeneración de poblaciones depende de una fuente externa constante de semillas.
- Los animales consumen directamente las cañas florales, influyendo significativamente en la entrada de semillas al suelo.
- Las plántulas mueren por pisoteo en condiciones de alta carga animal.
- La reducción de la presión de pastoreo en etapas críticas de la reproducción sexual (floración, germinación, establecimiento) puede aumentar la probabilidad de regeneración.

2.2. Plantas adultas

- Dentro del pastizal, algunas plantas de *F.gracillima* son pastoreadas repetidas veces, y desaparecen por agotamiento de las reservas.



- En los tratamientos de mayor intensidad de pastoreo se reduce el tamaño de los arreglos de macollos (los coirones).
- Los coirones pequeños son más susceptibles a la mortalidad, dado que la estructura agrupada de macollos protege meristemas internos de la desecación, del impacto de las partículas de arrastre eólico y constituye un microambiente rico en nutrientes.



MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio:

El estudio se llevó a cabo en el ensayo experimental de intensidad de pastoreo que mantiene el Convenio INTA - Provincia de Santa Cruz - Universidad Nacional de la Patagonia Austral desde el año 1985 en Moy Aike Chico (Dto. de Güer Aike). Este ensayo fue diseñado por Borrelli y col (1985)

Tratamientos:

Las parcelas experimentales para analizar la dinámica poblacional de *F. gracillima* se instalaron a principios de 1989 en potreros sujetos a distintas cargas:

- a) Alta intensidad de pastoreo: Carga fija, elegida por ser el extremo superior del rango de cargas animales que se usan habitualmente en la Estepa Magallánica Seca (Oliva y Borrelli 1993).
- b) Media intensidad de pastoreo: La carga fue variable, para mantener la altura remanente de *Poa duseinii* en 20 mm (Borrelli 1994)
- c) Baja intensidad de pastoreo: Carga igualmente variable, para mantener la altura de la especie clave por sobre los 20 mm.
- d) Clausura

Los tratamientos de alta, media y baja carga se establecieron en 1986, en potreros de 40 ha. La clausura se instaló en 1988, e incluyó una superficie de aproximadamente 2 ha, todos ellos sobre la comunidad zonal de *F. gracillima*.

Tabla 2 : Cargas animales utilizadas a lo largo del ensayo de pastoreo. En EO/ha. Fuente: Cibils y col, inédito.

	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994
ALTA	0.62	0.62	0.62	0.62	0.62	0.62	0.62	0.75	0.75
MEDIA	0.48	0.45	0.42	0.42	0.37	0.34	0.45	0.34	0.34
BAJA	0.26	0.23	0.22	0.20	0.15	0.15	0.26	0.20	0.20
CLAU	0.48	0.45	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

Monitores de tendencia de la comunidad

En cada uno de los tratamientos de pastoreo: Alta, Baja y Media carga animal, se dispusieron tres líneas permanentes de 50 m, en dirección E-O. Una de ellas se encontraba en el extremo Oeste del potrero, otra en el centro, y una última hacia el Este. El pastizal está compuesto por un mosaico de estados, con predominancia de el E II (coironal abierto con *Nardophyllum*), sin embargo, la longitud de estas líneas



permanentes era mayor que el patrón de la comunidad, por lo cual atravesaban parches en estado IV (degradados, dominados por estepas de *Nardophyllum*).

Los extremos de las líneas se fijaron mediante estacas fijas. Una aguja vertical se hizo descender a lo largo de una cuerda de nylon graduada cada 10 cm (Levy y Maden 1933). En los casos en que la aguja descendía sobre material vegetal verde, se anotó la especie. También se registró el material muerto en pie, el mantillo, y suelo desnudo ó pavimento de erosión. Un total de 500 puntos fueron registrados en cada línea, con 1500 puntos por tratamiento en forma bianual, entre 1987 y 1995.

En el caso de la clausura, que se construyó luego de finalizados los potreros y establecidos los tratamientos, se registró la tendencia por medio de una sola línea de 50 m, en los años 1989, 1993 y 1995. Dada las pequeñas dimensiones de la clausura, no se realizaron repeticiones de las líneas de tendencia, y no se incluyeron estos datos en las comparaciones anuales entre tratamientos.

Se realizó un Análisis de Componentes Principales para observar la tendencia de los monitores en un espacio multivariado definido por la composición florística de todos los censos de acuerdo a la metodología propuesta por Friedel (1994). Se construyó una matriz de correlación entre valores de cobertura por especie, considerando a los censos anuales de cada monitor como individuos. El cálculo de autovalores y autovectores se realizó mediante el programa PRINCOMP (SAS/STAT Institute 1988). Se incluyó en este análisis a las observaciones en clausura, ya que indican la tendencia del pastizal en ausencia del pastoreo.

Dinámica de las poblaciones de semillas

La estimación del número de semillas (denominaremos así a los propágulos formados por lemma y pálea rodeando un cariopse) que ingresaron anualmente al suelo se realizó por conteo de espiguillas producidas en cada planta en las parcelas permanentes instaladas para el estudio de cobertura de plantas adultas. La observación se realizó en los tratamientos de Alta, Baja y Clausura, entre los años 1989 y 1994..

El número de flores por espiguilla se estimó por conteo directo de 100 espiguillas por tratamiento en 1989 y 1990. Al no encontrarse diferencias significativas entre tratamientos o entre años, se tomó el promedio logrado como un estimador válido en todos los casos.

Se ponderó esta estimación por el número de flores por espiguilla y el porcentaje de antecios vanos (con ovarios que abortan, y no desarrollan cariopses) o dañados por insectos. El cálculo del % de antecios vanos se realizó independientemente para cada tratamiento en 1989, pero al no registrarse diferencias se decidió realizar una estimación anual común a partir de una población independiente, cerca del ensayo.

El esfuerzo reproductivo ha sido tradicionalmente estimado como la biomasa de las estructuras reproductivas en relación a la biomasa total. Nuestras estimaciones no destructivas no permiten el pesaje directo de ambas fracciones, pero podemos hacer estimaciones de el peso individual (a partir de la cobertura) y el número de flores producidas (a partir del conteo de espiguillas). Con esta información se analizaron distintos modelos de la relación peso de la planta- esfuerzo reproductivo mediante métodos de máxima verosimilitud (Klinkhamer y col 1992).



Banco de semillas del suelo

Se establecieron tres parcelas de 990 x 75 cm. Mediante una grilla metálica desmontable se dividió el área en 330 cuadrantes de 15x15 cm. Para cada muestreo se escogieron al azar las coordenadas de 20 cuadrantes por tratamiento. En el centro de cada uno de ellos se extrajo una muestra de suelo mediante un cilindro de 5 cm de diámetro introducido a unos 10 cm de profundidad. El muestreo se realizó trimestralmente durante 1990. En el resto de los años se obtuvieron muestras en primavera tardía (octubre-noviembre).

Las muestras de suelo fueron tamizadas, y los propágulos (pares de glumas que rodean cariopses ú ovarios inmaduros abortados) de *F.gracillima* se identificaron visualmente, y fueron sometidos a pruebas de germinación en las condiciones consideradas óptimas para la especie: 20 C y en la oscuridad (Soriano 1960). En el caso de que no germinaran, se los clasificó en: vanos (que no contienen cariopse) o dañados (que tienen cariopse pero han sido afectados por herbivoría o dañados por efecto mecánico) por un lado, y por otro aquellos que contenía cariopses que aparentemente estaban en buenas condiciones. A esta última porción se la sometió a pruebas de viabilidad con cloruro de 2-3-5 trifenil tetrazolio (Smith 1952), de modo de separar los cariopses muertos de aquellos que se encontraban en dormición inducida (Harper 1957).

Dinámica de las poblaciones de plántulas

Para el estudio de las plántulas se recurrió a una siembra experimental. Se cosecharon propágulos en poblaciones cercanas. Se separaron visualmente aquellos que tenían semillas (cariopses) bien formados.

Durante 1989, 1990, 1991 y 1992, se sembraron y monitorearon 450 propágulos en cada tratamiento. La metodología utilizada fue similar a la que describieron Soriano y Sala (1986) en su estudio de establecimiento de *Bromus setifolius*. Los lotes de 10 semillas bien formadas se incluyeron en bolsas de malla de nylon de 5x5 cm de tamaño, con 7 hilos/cm, y un diámetro del hilo de unos 0.25 mm. Las bolsas se llenaron de suelo del lugar de la siembra, y se cerraron, para evitar que el viento arrastrara a las semillas. Cada bolsa fue enterrada a una profundidad de 2 cm, cubierta con suelo y apisonada. Dos de los extremos de la bolsa se fijaron firmemente al suelo mediante clavos de 5 cm de longitud, completamente enterrados. El diseño de la siembra fue sistemático: a lo largo de tres transectas paralelas de 15m se enterraron las bolsas a intervalos regulares de 10 cm. En cada sitio de siembra sobresalía un cable de cobre forrado en plástico de colores, para ayudar a su localización precisa.

Las bolsas fueron observadas detenidamente "in situ" con una frecuencia mensual, y se registró el número de plántulas vivas en superficie, y el número de hojas vivas que mostraban. Al primer año se eliminaron los restos de las bolsas con una pequeña tijera, de modo de evitar interferencias con el crecimiento de las plántulas.

Para evaluar la evolución de la población de semillas en el suelo, y la existencia de plántulas que no llegaban a emerger en la superficie, se sembraron 30 lotes de 10 semillas en bolsas de malla de nylon en cada tratamiento. Cuatro bolsas se fueron retirando bimensualmente por tratamiento, se llevaron al laboratorio, y se analizó el estado de las semillas. Al final del año se retiraron todas las bolsas remanentes. En primer lugar se



estableció visualmente el porcentaje que había sido dañado por predación o por ataque de hongos ú otros agentes, y la porción que se había perdido por germinación. La porción restante fue incubada para establecer su potencial germinativo, y sometida a la prueba de Tetrazolio (Smith 1952), para evaluar la viabilidad del embrión.

Dinámica de las poblaciones de plantas adultas

Dentro de cada tratamiento se escogieron parches con coironales abiertos, con cobertura de entre el 15 y el 20% de *F.gracillima*. Se registró la cobertura de todas las especies mediante una línea de 50 m, con 500 puntos en cada caso. Se calculó el índice de similaridad con los censos de referencia de las distintas condiciones, publicados por Borrelli y col (1988), para comprobar que todos se podían considerar como condición "regular buena" en estas claves, un estado equivalente al Coironal Abierto de Oliva y Borrelli (1993). En cada uno de los sitios escogidos se ubicaron al azar 3 transectas de 4 x 1.20 m. mediante caños de metal que fueron enterrados en los vértices, de modo de que no sobresaliera del suelo objeto alguno que pudiera afectar el comportamiento de los animales.

Cada parcela fue fotografiada en 5 partes, utilizando un soporte a una altura de 2 m, utilizando un lente de 50mm y un flash. Las parcelas permanentes tenían clavos fijos, sobre los cuales se extendieron hilos que subdividían 4 cuadrantes por fotograma, para facilitar la identificación de las plantas. Se formaron mosaicos fotográficos de cada parcela, y se trazaron sobre ellos los contornos de las "plantas" de *F.gracillima*, descontando las porciones muertas. Se verificaron estos contornos por medio de la observación de campo, y cada "planta" se marcó por medio de clavos numerados. El cálculo de superficies se realizó mediante la digitalización de estos contornos y la obtención de estadísticas por poligonos mediante el programa ERDAS 7.5.

La relación entre la cobertura estimada y la biomasa se estudió en una parcela independiente, que fue fotografiada de un modo similar. Se delimitaron en ella 100 "plantas" para después cosecharlas. Se separó de este material la biomasa verde, que se secó y pesó. Los datos de peso y cobertura fueron normalizados mediante la transformación logarítmica.

Los contornos de las "plantas" fueron trazados independientemente en cada año, registrándose eventos de separación de grupos de macollos, o de fusión de grupos adyacentes. Para cada "planta" se realizó un conteo visual del número de cañas florales y de espiguillas producidas a fines de diciembre, registrando aquellas que visualmente aparentaban haber sido dañadas por el pastoreo.

El pastoreo de *F.gracillima* fue evaluado luego de las nevadas de 1994, mediante una escala visual que tenía cuatro clases: 1 (sin signos de pastoreo) 2 (pastoreo de algunos macollos por debajo de 1/4 de la altura de la planta), 3 (pastoreo de algunos o todos los macollos entre 1/4 y 1/2 de la altura de la planta) y 4 (consumo intenso que dejaba un remanente por debajo de 1/2 de la altura original de la planta). Se registraron 100 plantas por potrero. Los resultados se analizaron mediante una prueba de chi-cuadrado. Además se evaluó la presencia de macollos muertos en el suelo mediante un marco circular de 1 m de diámetro que se arrojó diez veces en cada potrero. Las diferencias en las densidades de macollos fueron analizadas mediante la prueba de Wilcoxon (SAS/STAT 1988).



Modelo matricial

Las plantas presentes se dividieron en cuatro clases de tamaños. Dado que la definición del intervalo de clases afecta las predicciones del modelo (Caswell, 1989), se tabularon los tamaños de todos los individuos presentes en los tres tratamientos y en los cinco años, y se calcularon los tamaños correspondientes a los cuartiles de esta muestra. Estos tamaños fueron utilizados como límites de los intervalos de clases.

Para obtener los coeficientes de la matriz de transición se tabuló el comportamiento de los individuos en el tiempo t y en el tiempo $t+1$. Los individuos pueden mantenerse en el intervalo de su clase de un año a otro, pueden crecer, o decrecer cambiando de clase. También pueden desaparecer por muerte o fusión.

En las tablas a1, a2 y a3 del apéndice se detalla la distribución de individuos entre las clases de tamaños. También se muestran el método de construcción de las matrices de transición anuales para cada tratamiento. Las matrices finales corresponden al periodo 89-94, y se calcularon por multiplicación sucesiva de las cinco matrices interanuales.

Se evaluó cada matriz de transición para determinar si se era aplicable el Teorema Ergódico Fuerte (Cohen 1979), que describe las propiedades de los autovalores de las matrices no negativas, irreducibles y primitivas. (Caswell 1989). Para ello se utilizó el programa SAS IML (SAS/STAT Institute 1988).

Las matrices finales 89-94 resultaron irreducibles y primitivas, por lo cual se procedió a calcular sus autovalores y autovectores dominantes por el método de la potenciación (Caswell 1989). Dado el vector de carga $x(0)$ de la población, se calculó $x(t)=A^t x(0)$ para valores elevados de t . Luego se calculó la relación de cada término de $x(t)$ con el correspondiente en $x(t+1)$, que según el Teorema de Perron-Fornebius converge hacia el autovalor dominante. El vector $x(t)$ resulta según el mismo teorema proporcional al autovector dominante derecho (w). El autovector dominante izquierdo (v) se calculó de modo similar, pero partiendo de la matriz de transición traspuesta. Se monitorearon los resultados de las interacciones hasta que el quinto decimal de los términos estimados (autovalores y autovectores) se hubiera estabilizado.

Tratamiento numérico de los datos.

Los resultados de cobertura (y su transformación a biomasa aérea), número de plantas, tamaño individual de plantas y producción de espiguillas (fecundidad) fueron analizados para determinar normalidad. Las variables tamaño individual y la fecundidad fueron normalizadas mediante la transformación logaritmo. Los datos fueron analizados por medio de un ANOVA de mediciones repetidas, que separa a la variabilidad interna de los individuos de la variabilidad debida a los factores climáticos y a los tratamientos, utilizando el programa GLM de SAS (SAS/STAT Institute Inc. 1988). Se consideró a las parcelas como individuos. Se analizaron los efectos del tiempo y la interacción tiempo * tratamiento en los individuos (within subjects). En el caso en que la interacción (y el efecto del pastoreo) fuese significativa, se realizaron ANOVAS de mediciones repetidas por tratamiento, realizando contrastes entre la primera y la última observación, y análisis de perfiles, para determinar la significación de los cambios interanuales.



Se realizó un Análisis de componentes principales (PCA) de los datos de cobertura, de acuerdo a la metodología propuesta por Friedel (1991). Se tomaron como variables las especies que superaban el 1% de cobertura media, y se agregaron los datos de suelo desnudo, mantillo, material muerto en pie, musgos y líquenes. Se calcularon los autovectores y autovalores de la matriz de correlación mediante el programa PRINCOMP (SAS/ STAT Institute, 1988). Los datos para cada tratamiento se graficaron por separado en el espacio definido por los dos primeros componentes principales

La evolución temporal de la supervivencia de las plántulas (transformada logarítmicamente) se analizó mediante un modelo exponencial negativo. Los parámetros se ajustaron numéricamente mediante minimización de cuadrados utilizando el método Marquardt incluido en el programa NLIN (SAS/STAT Institute 1988).



RESULTADOS

El clima durante el ensayo

Tabla 3: Precipitaciones en Moy Aike (mm)

PERIODO	Lluvias anuales (mayo-abril)	Lluvias de primavera (oct -nov)
1987-1988	163	6.5
1988-1989	149	36
1989-1990	108.3	10.4
1990-1991	293.8	21.5
1991-1992	192.2	22.3
1992-1993	178.3	13.3
1993-1994	196	1.8
1994-1995	174.8	60.5
MEDIA	182	21.5
Coef. Variación %	29.2	88.4

En la Tabla 3 se muestra la distribución de la precipitación durante el ensayo. Se toman los periodos anuales a partir de mayo, época en que se realizó el fotografiado de las parcelas.

El estudio demográfico comenzó en el año más seco, 1989-90. Apenas se registraron 108.3 mm en ese período, en el que finaliza un ciclo de tres años de precipitaciones por

debajo de la media. El segundo año resultó, por el contrario, el más lluvioso: entre 1990-91 se produjeron fuertes lluvias otoñales, y en el verano, el mayor registro de precipitación mensual (cerca de 80 mm en diciembre de 1990), totalizando 293.8 mm. Los registros de los períodos subsiguientes no difieren mucho de la media.



La lluvia se distribuye sin una estacionalidad marcada, sin embargo en la Figura 8 se observa que los meses de mayor precipitación corresponden al verano o en el otoño, mientras que los mínimos se producen en primavera y en invierno.

A pesar de que la precipitación anual fue relativamente constante, con un coeficiente de variación de alrededor del 30%, la precipitación de los meses críticos de octubre-noviembre fue muy variable, y osciló entre los 1.8 y 60.5 mm (Figura 8 y Tabla 3), con un coeficiente de variación del 88%.

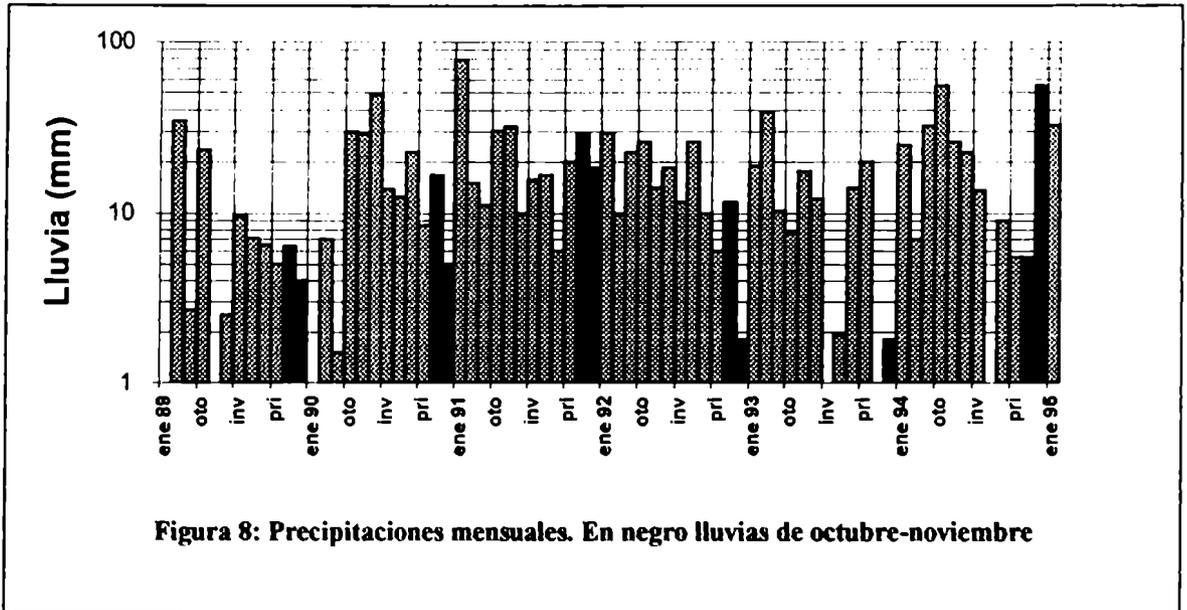


Figura 8: Precipitaciones mensuales. En negro lluvias de octubre-noviembre



Dinámica de la comunidad

Composición florística

La Tabla 4 resume las observaciones de cobertura obtenidas en todos los tratamientos. Cerca del 50% del suelo está expuesto, y la cobertura de *F. gracillima* es en promedio baja (11%). La distribución de los coirones es agrupada, y hay parches de alrededor del 2% de cobertura, intercalados con áreas degradadas cubiertas de estepas subarborescentes de *Nardophyllum brioides*.

La riqueza de especies de la comunidad es elevada, con un total de 36 especies, sin contar las criptógamas. La cobertura se reparte en forma más o menos equitativa entre los estratos de gramíneas: coironal y pastos cortos y el estrato subarborescente. Las hierbas constituyen un estrato diverso con poca participación en la cobertura. La dominancia es elevada: tres especies (*F. gracillima*, *Poa dusenii* y *Nardophyllum brioides*) constituyen un 72% de la cobertura vegetal total.

Evolución de la cobertura

La cobertura vegetal total no disminuyó en los tratamientos pastoreados. Por el contrario, se registró una vigorosa recuperación a lo largo de los años, que llevó el promedio general, que era de alrededor de 37% al inicio de la experiencia, a alrededor del 50% en el último año (Figura 9).

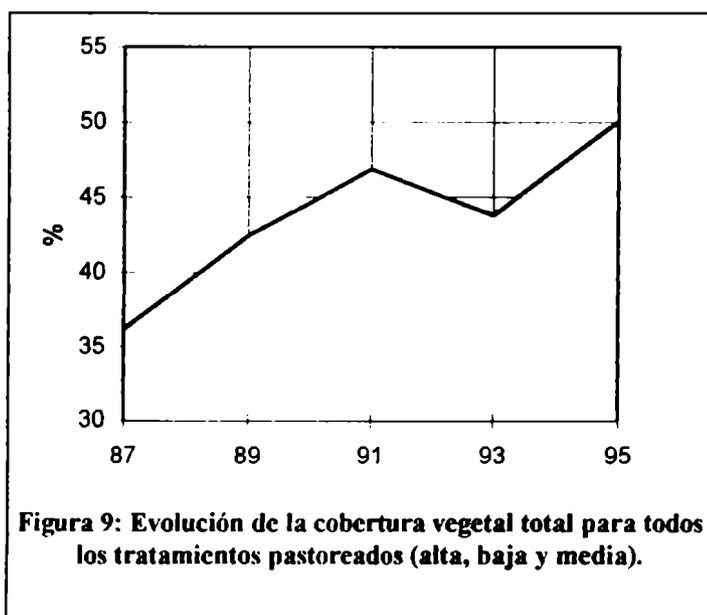


Figura 9: Evolución de la cobertura vegetal total para todos los tratamientos pastoreados (alta, baja y media).

En la Figura 10 se observa que el aumento de cobertura fue más marcado en el tratamiento de baja carga. El de alta, por su lado, comenzó incorporando cobertura a la misma tasa que el anterior, sin embargo entre el 91 y el 95 se detuvo su crecimiento. El tratamiento de carga media, que tenía una cobertura inicial mayor (42%), creció levemente entre el 87 y el 93, mientras que en los últimos dos años su crecimiento fue mayor, y coincidente con el de baja carga. Ambos tratamientos

llegaron a tener en 1995 más de la mitad de su superficie cubierta con material vegetal vivo.



Tabla 4 : Medias para la cobertura de cada especie.

Estrato	Especie	Cobertura
Gramineas medianas (coirones)	1. <i>Festuca gracillima</i>	11.28
	2. <i>Stipa chrysophylla</i>	0.08
	Total	11.36
Hierbas	3. <i>Acaena sp.</i>	0.69
	4. <i>Adesmia lotoides</i>	0.07
	5. <i>Arjona tuberosa</i>	0.01
	6. <i>Armeria maritima</i>	0.06
	7. <i>Calceolaria uniflora</i>	0.23
	8. <i>Cerastium arvensis</i>	1.49
	9. <i>Galium sp.</i>	0.02
	10. <i>Hypochoeris incana</i>	0.04
	11. <i>Leuceria purpurea</i>	0.04
	12. <i>Myosotis arvensis</i>	0.02
	13. <i>Silene magellanica</i>	0.001
	Total	2.78
	Gramineas bajas y graminoides	14. <i>Agrostis inconspicua</i>
15. <i>Bromus setifolius</i>		0.65
16. <i>Carex andina</i>		1.13
17. <i>Carex argentina</i>		0.19
18. <i>Deschampsia flexuosa</i>		0.03
19. <i>Festuca pyrogea</i>		1.80
20. <i>Hordeum comosum</i>		0.34
21. <i>Luzula chilensis</i>		0.13
22. <i>Poa dusenii</i>		11.21
23. <i>Rytidosperma virescens</i>		0.83
24. <i>Stipa ibari</i>		0.09
25. <i>Trisetum cumigii</i>	0.27	
Total	16.85	
Subarborescentes y plantas en cojín	26. <i>Azorella monantha</i>	0.05
	27. <i>Azorella filamentosa</i>	0.13
	28. <i>Colobanthus lycopodioides</i>	0.30
	29. <i>Ephedra frustillata</i>	0.33
	30. <i>Nardophyllum brioides</i>	9.53
	31. <i>Nassauvia aculeata</i>	0.72
	32. <i>Nassauvia darwinii</i>	0.57
	33. <i>Perezia recurvata</i>	0.06
	34. <i>Satureja darwinii</i>	0.17
	35. <i>Senecio sp.</i>	0.26
36. <i>Junielia sp.</i>	0.28	
Total	12.42	
Cobertura vegetal total		44.66

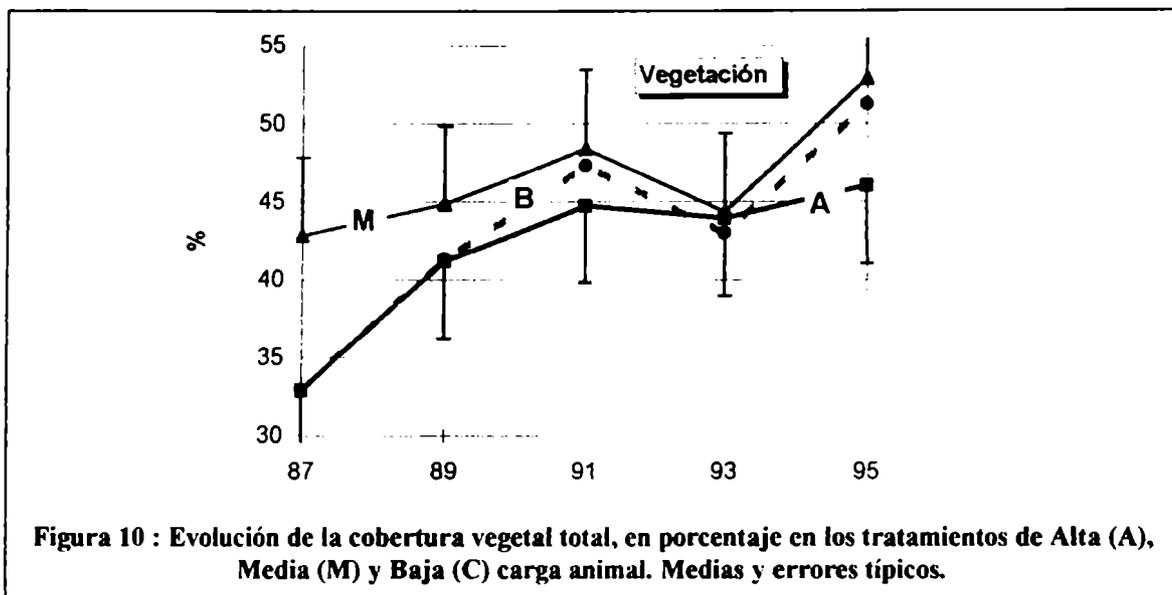


Figura 10 : Evolución de la cobertura vegetal total, en porcentaje en los tratamientos de Alta (A), Media (M) y Baja (C) carga animal. Medias y errores típicos.

Evolución de los estratos de la vegetación

En la Tabla 5 se muestran los resultados estadísticos de los cambios en cobertura entre los años 1987 y 1995. Se han agrupado a las especies en los estratos más importantes.

El único tratamiento en el que la cobertura aumenta significativamente es el de baja carga. En estas condiciones se produce también una disminución de la cobertura el suelo desnudo y el pavimento de erosión. Hay aumentos significativos también del estrato coironal, hierbas y pastos cortos.

Tabla 5: Resultado del ANOVA de mediciones repetidas para el contraste de la cobertura de cada estrato de la vegetación entre 1987 y 1995. Entre paréntesis se indica si la cobertura creció o disminuyó.

	ALTA	BAJA	MEDIA
Cobertura vegetal	ns	* (+)	ns
Suelo y pavimento erosión	* (-)	** (-)	ns
Coironal	* (+)	** (+)	ns
Hierbas y pastos cortos	ns	* (+)	ns
Subarbustos	ns	ns	ns

El tratamiento más estable en cuanto a cobertura ha sido el de Media, ya que ninguno de los indicadores cambió significativamente en los nueve años de la experiencia.

El de Alta carga, por el contrario, redujo el suelo y pavimento de erosión, e incorporó cobertura de coirones,

aunque el estrato de pastos cortos y hierbas no aumentó significativamente.

En la Figura 11 se puede ver la evolución de la cobertura en los principales estratos de la vegetación. *F. gracillima*, siguió un patrón similar al descrito para la vegetación total. En ocho años se duplicó el espacio cubierto este estrato en el tratamiento de baja carga, que había partido de una cobertura del 5%. En el tratamiento de media hubo un



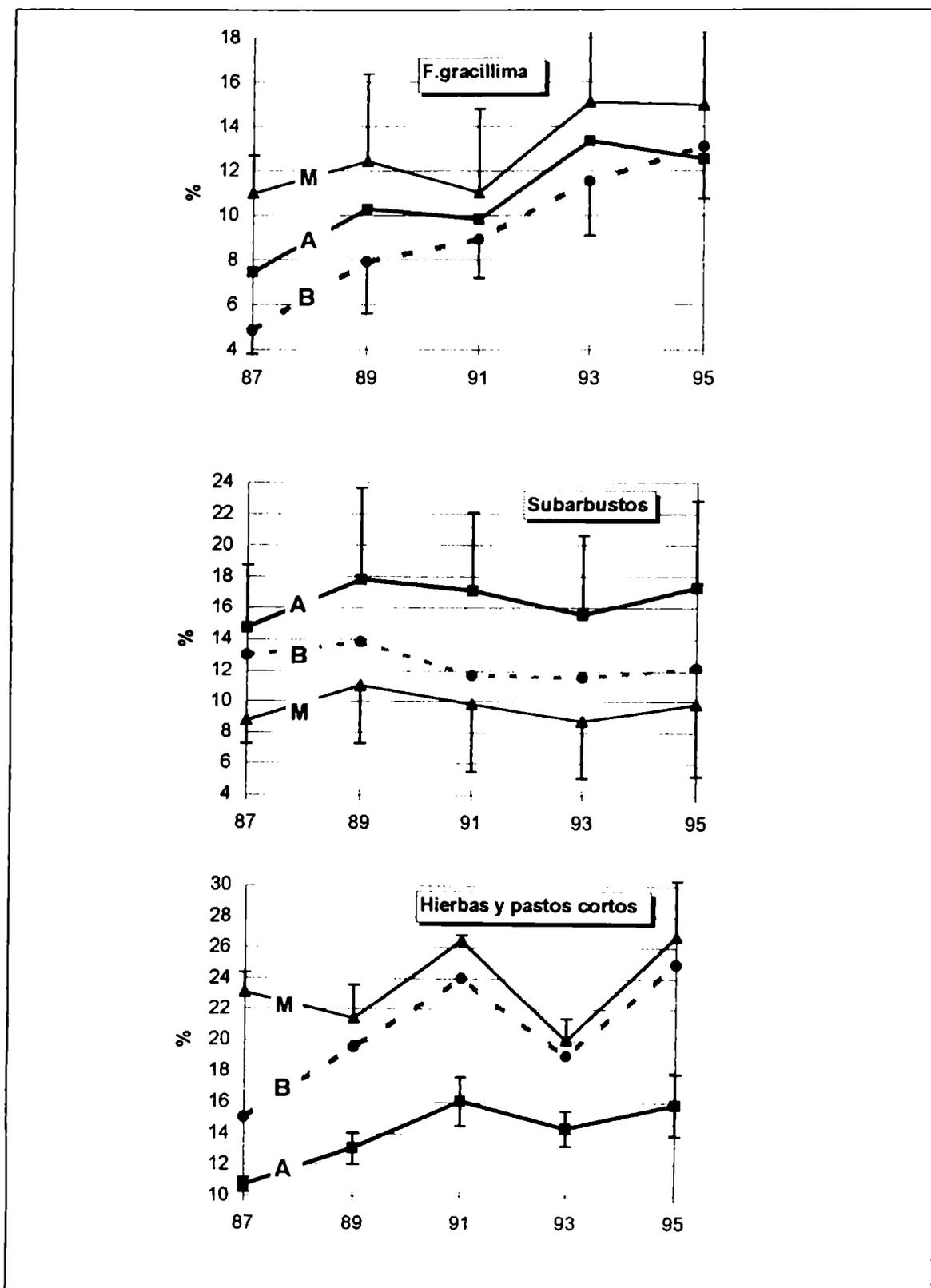
crecimiento menor, pero constante, mientras que bajo altas cargas animales el crecimiento inicial fue interrumpido entre 1993- y 1995, período en el cual se registró una disminución.

La cobertura de leñosas, que incluye a arbustos enanos como *Nardophyllum bryoides*, *Colobanthus lycopodioides* y *Nassauvia aculeata*, y plantas en cojín como *Junielia sp* y *Azorella caespitosa*, no cambió en forma tan marcada. Se registró una tendencia a la disminución en el tratamiento de baja carga, mientras que el de alta creció levemente. Ninguno de los cambios en este estrato fue significativo (Tabla 5)

En cuanto a las hierbas y pastos cortos, que son muy preferidos por los ovinos (Posse y col, 1996), la recuperación fue notable en el tratamiento de baja carga que, partiendo de 14% llegó al 25% en 1995. En el de alta carga la cobertura creció hasta alcanzar su máximo en 1993, y luego osciló entre el 14 y 15%. En el de media la cobertura de este estrato se mantuvo sin grandes cambios.



Figura 11 :Evolución de la cobertura por estratos en los tratamientos de Alta (A), Media (M) y Baja (B) carga animal. medias y errores típicos



Comportamiento de las especies

Tabla 6: Comportamiento de las especies frente al pastoreo (CRE=crecientes DEC=decrecientes INV= invasoras). Las observaciones de distintos autores se extrajeron de Borrelli y col (1988). La variación de la cobertura se calculó entre 1987 y 1995 para los tratamientos de baja y alta y entre 1989 y 1995 para la clausura

SITIO	Faggi 1985	Ancho- rena 1985	Borrelli y col 1984	Borrelli y col 1988	ESTE TRABAJO Variación (%):			
	Estepa mag.	Santa- crucen- ce	Terraza	Santa- crucen- ce	Alta	Baja	Clau	Com- port.
<i>Deschampsia flexuosa</i>	DEC	*	*	DEC	*	*	*	
<i>Lathyrus magellanicus</i>	DEC	*	*	DEC	*	*	*	
<i>Hordeum comosum</i>	*	*	DEC	DEC	*	-92	15	?
<i>Festuca gracilima</i>	DEC	DEC	DEC	DEC	70	169	-36	?
<i>Carex andina</i>	*	CRE	*	DEC	146	295	422	DEC
<i>Rytidosperma virescens</i>	*	*	DEC	DEC	-57	-19	66	DEC
<i>Luzula chilensis</i>	*	*	*	DEC	-100	-42	101	DEC
<i>Bromus setifolius</i>	DEC	*	CRE	CRE	-90	83	225	DEC
<i>Armeria maritima</i>	CRE	*	*	CRE	*	*	*	
<i>Festuca pyrogea</i>	DEC	*	CRE	CRE	278	184	-60	CRE
<i>Azorella monantha</i>	*	CRE	*	CRE	*	-26	-100	CRE
<i>Nardophyllum brioides</i>	CRE	CRE	CRE	CRE	22	2	87	?
<i>Colobanthus lycopodioides</i>	*	CRE	CRE	CRE	244	36	-82	CRE
<i>Poa duseii</i>	DEC	CRE	CRE	CRE	38	69	60	DEC
<i>Stipa ibari</i>	*	INV	INV	INV	*	*	*	
<i>Nassauvia ulicina</i>	*	INV	INV	INV	*	*	*	
<i>Nardophyllum obtusifolium</i>	*	INV	*	INV	*	*	*	

En la Tabla 6 se muestran las variaciones de cobertura registradas para cada especie, y el comportamiento (creciente, decreciente o invasor, Stoddart and Smith, 1955) que poseen frente al pastoreo para distintos autores. En la última columna, nuestra interpretación del comportamiento en base a la dinámica en los distintos tratamientos. Esto se hizo teniendo en cuenta que existe una tendencia general de la vegetación a aumentar su cobertura, que en promedio es del 27% para todas las especies y tratamientos a lo largo de los ocho años.

Las especies claramente crecientes son *Festuca pyrogea*, una gramínea baja, y *Colobanthus lycopodioides*, un subarbusto pequeño. Ambas tienen una gran capacidad de colonización de parches de suelo desnudo. *Azorella monanthos*, una caméfito, podría pertenecer también a este grupo, aunque su ausencia en los monitores de alta carga dificultan la interpretación.

Las gramíneas bajas, *Rytidosperma virescens* y *Bromus setifolius*, la ciperácea *Carex andina* y la juncácea *Luzula chilensis* tienen un comportamiento decreciente bajo pastoreo, y se recuperan en clausura. Todas ellas son especies del estrato bajo, y muy palatables.

Poa duseii, la especie de mayor cobertura del estrato de gramíneas bajas, tuvo una recuperación vigorosa en la parcela protegida del pastoreo. Aún en condiciones de



altas cargas animales aumentó levemente, pero lo hizo en una proporción similar a la tendencia general de aumento de cobertura. Se la interpretó como una decreciente.

El comportamiento del subarbusto *Nardophyllum brioides* no es consistente, ya que aumenta en clausura y en alta carga.

Por último, es interesante notar que, contrariamente a lo esperado, *F.gracillima* aumentó en todos los tratamientos, pero especialmente en cargas moderadas. La clausura no constituyó un tratamiento apto para recuperar su cobertura.

Análisis de componentes principales

En la Tabla 7 se pueden ver los caracteres de contribución más importante al primer eje del Análisis de Componentes Principales, que absorbe un 16% de la variación total. Se relaciona en su parte positiva con gramíneas y subarbutos palatables como *D.flexuosa*, *P.dusenii*, *R.virescens* o *F.frustillata*. También se asocia a este eje la cobertura de *F.gracillima*, musgos en general y material muerto en pie. En el extremo negativo contribuyen: Suelo desnudo, subarbutos como *N.brioides* o *P.darwiniana* y gramínoideas como *Carex argentina*.

Tabla 7: Autovectores del análisis de componentes principales: Los diez caracteres con mayor aporte a los extremos positivo y negativo del primer CP

Especie (Extremo positivo)	Contribución	Especie (Extremo negativo)	Contribución
<i>Ephedra frustillata</i>	0.340	Suelo des.y pav. erosión	-0.355
<i>Deschampsia flexuosa</i>	0.318	<i>Nardophyllum brioides</i>	-0.252
<i>Poa dusenii</i>	0.314	<i>Carex argentina</i>	-0.156
Musgos	0.297	<i>Armeria maritima</i>	-0.111
<i>Calceolaria uniflora</i>	0.278	<i>Polygala darwiniana</i>	-0.100
<i>Acaena sp</i>	0.271	<i>Carex andina</i>	-0.082
<i>Festuca gracillima</i>	0.260	<i>Adesmia lotoides</i>	-0.073
<i>Rytidosperma virescens</i>	0.290	<i>Nassauvia darwinii</i>	-0.056
Mat. muerto en pie	0.206	Mantillo	-0.046
<i>Cerastium arvensis</i>	0.185	<i>Verbena sp</i>	-0.037

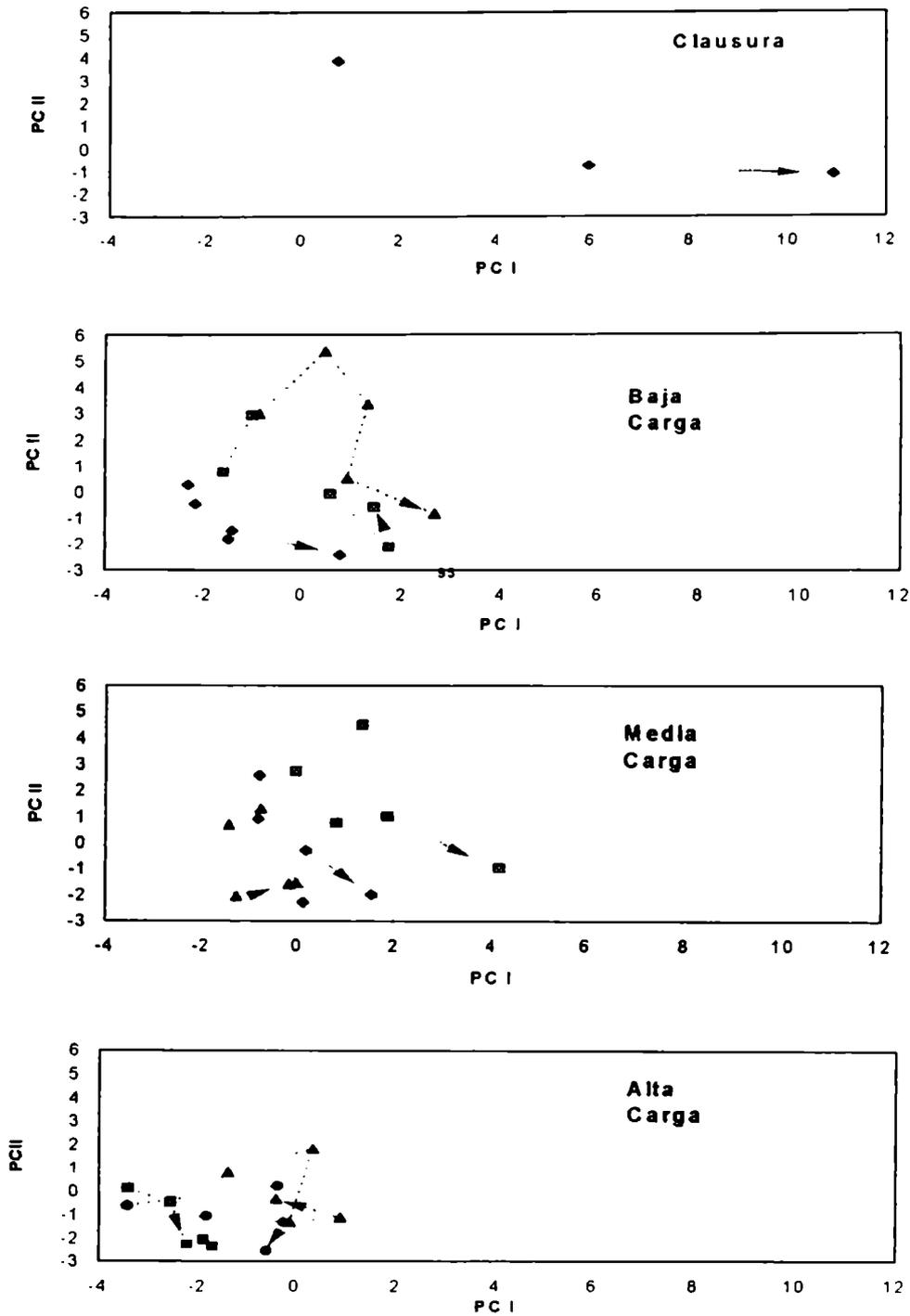
El segundo componente principal, con un 10% de la varianza total no tiene una interpretación tan directa. Los caracteres que más contribuyen en su extremo negativo son las gramíneas *T. cumigii* y *F. pyrogea* y el subarbusto *N. brioides* (Tabla 8). En el extremo positivo contribuyen fuertemente dos subarbustos: *N. darwinii* y *A. monanthos*, junto con una gramínea palatable: *H. comosum*.

Tabla 8: Autovectores del análisis de componentes principales: Los diez caracteres con mayor aporte a los extremos positivo y negativo del segundo CP

Especie (Extremo positivo)	Contribución	Especie (Extremo negativo)	Contribución
<i>Nassauvia darwinii</i>	0.365	<i>Triseum cumigii</i>	-0.263
<i>Azorella monanthos</i>	0.356	<i>Nardophyllum brioides</i>	-0.233
<i>Hordeum comosum</i>	0.322	<i>Festuca pyrogea</i>	-0.167
<i>Hypochoeris incana</i>	0.274	<i>Calceolaria uniflora</i>	-0.155
<i>Rytidosperma virescens</i>	0.245	Musgos	-0.154
Mantillo	0.232	<i>Nassauvia aculeata</i>	-0.143
<i>Luzula chilensis</i>	0.191	<i>Carex argentina</i>	-0.130
<i>Cerastium arvensis</i>	0.191	<i>Polygala darwiniana</i>	-0.121
<i>Ephedra frustillata</i>	0.177	Liquenes	-0.109
<i>Stipa chrysophylla</i>	0.110	Muerto en pie	-0.096



Figura 12: Movimiento de los monitores de tendencia en el espacio definido por los dos primeros componentes principales entre 1987 y 1995. Las líneas unen las posiciones de los tres monitores :E (cuadrados), O (triángulos) y Centro(círculos) de cada tratamiento. La flecha indica la dirección hacia la última observación (1995).





La tendencia de los monitores a lo largo del tiempo puede observarse en la Figura 12. Los mayores cambios en el espacio de los dos primeros CP se verificaron en el monitor de la clausura, que se desplazó hacia la parte positiva del CP I. Lo mismo pasó, pero en menor magnitud en los monitores de los tratamientos bajo pastoreo leve y moderado. Estos desplazamientos se explican por el aumento de especies palatables tales como *Poa duseinii*, *Deschampsia flexuosa*, *Rytidosperma virescens* y también de *F. gracillima*.

Los de alta carga animal se mantuvieron en el cuadrante inferior izquierdo de este espacio, desplazándose alrededor de un centro de atracción. En este tratamiento no hubo incremento en las hierbas y pastos cortos palatables, y el aumento de cobertura de *F. gracillima*, si bien es significativo, no fue de gran magnitud.



Reproducción sexual

Producción de flores.

La población produjo entre 10 y 400 espiguillas/m² (Figura 13). Cada espiguilla tiene en promedio 2.84 antecios (flores), y no se registraron diferencias entre tratamientos o entre años para el número.

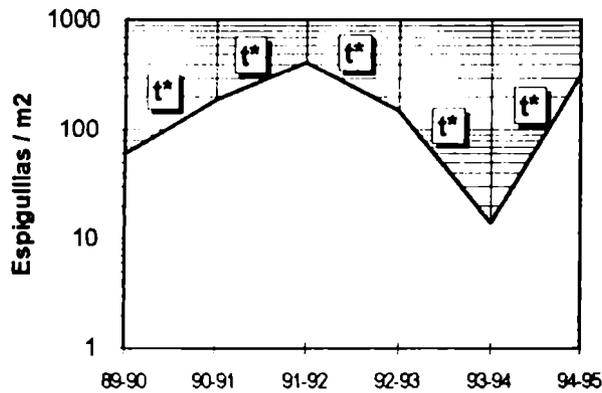


Figura 13: Evolución del número de espiguillas producidas (media anual para todos los tratamientos)
t* = cambio significativo entre años.

El análisis de varianza de la Tabla 9 indica que las diferencias en fecundidad entre años son altamente significativas. El pastoreo afectó también la producción de espiguillas, a juzgar por el término de interacción significativo.

En los perfiles anuales de la figura puede verse que todas las diferencias entre años fueron significativas.

Durante los primeros cuatro años el pastoreo no afectó la producción de espiguillas (Figura 14). Por el contrario, el tratamiento de alta carga mostró una mayor fecundidad que los demás en los años favorables (1991-92 y 92-93), a pesar de que los animales consumieron entre un 10 y un 20% de las cañas florales antes del recuento (Figura 33).

Tabla 9: ANOVA de mediciones repetidas para el número de espiguillas producidas/m²

Factor	F	P
Tiempo	79.33	0.0001
Tiempo * pastoreo	2.86	0.0127

Sin embargo, en los dos últimos años a partir de la sequía del período 93-94, el tratamiento de baja carga produjo más espiguillas. Estas diferencias resultan significativas para contrastes de Duncan.

En clausura se produjeron inicialmente más espiguillas que en los tratamientos pastoreados, sin embargo la fecundidad en estas condiciones comienza a decaer, y en el último año es significativamente más baja que bajo pastoreo leve. El tratamiento de clausura es el único que no produjo significativamente más espiguillas en el último año de en el primero (Figura 14).

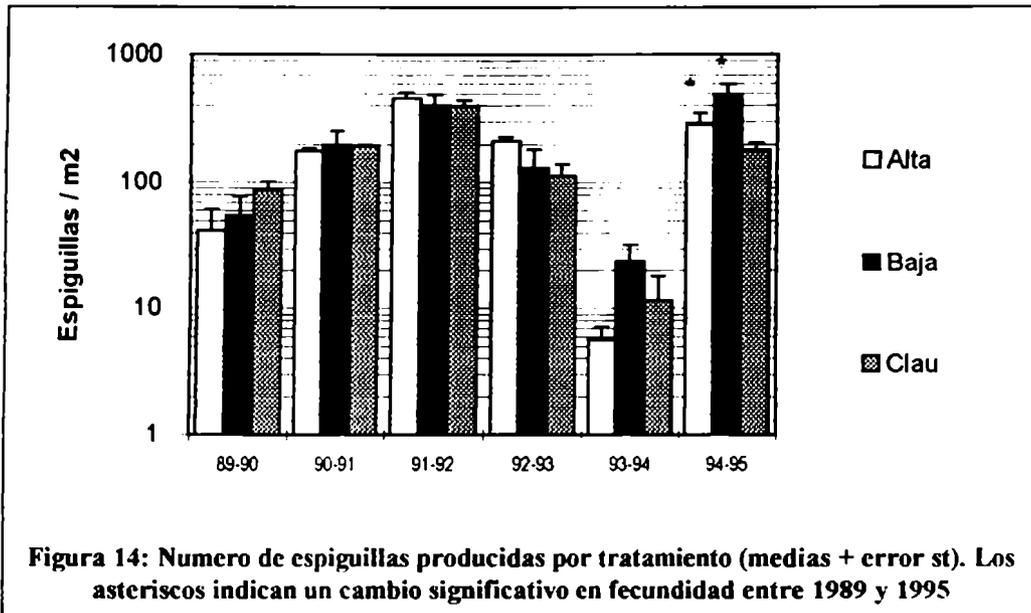


Figura 14: Numero de espiguillas producidas por tratamiento (medias + error st). Los asteriscos indican un cambio significativo en fecundidad entre 1989 y 1995

En la comparación 89 vs 94 del ANOVA de mediciones repetidas (Tabla 10) se observan diferencias significativas para los tratamientos de alta y baja. Ambos produjeron más espiguillas en 1994 que en el 89. En la clausura, sin embargo, no existieron diferencias. Este tratamiento, que resultó el más productivo al principio, fue el de menor fecundidad al final de la experiencia.

Tabla 10: ANOVA de mediciones repetidas por tratamiento para el número de espiguillas/m2 producidas todos los años.

	General		89 vs 90	
	F	P	F	P
Alta	60.67	0.0001	29.62	0.0321
Baja	51.91	0.0001	55.08	0.0177
Clau	13.87	0.0003	15.41	0.0592

Una parte de la diferencia en fecundidad entre tratamientos se debió al consumo directo de cañas florales. En la Figura 33 se observa que en el tratamiento de alta carga entre el 10 y el 20% de las cañas son consumidas antes de la dispersión. Estos porcentajes son muy inferiores en el tratamiento de baja (4 - 0.9 %) y en la clausura (en la cual se registró únicamente un 3% de pérdida por consumo de herbívoros silvestres en 1994). El consumo parece incrementarse en los años de mayor fecundidad. En 1993 la producción de cañas florales fue muy baja, y el consumo fue nulo.

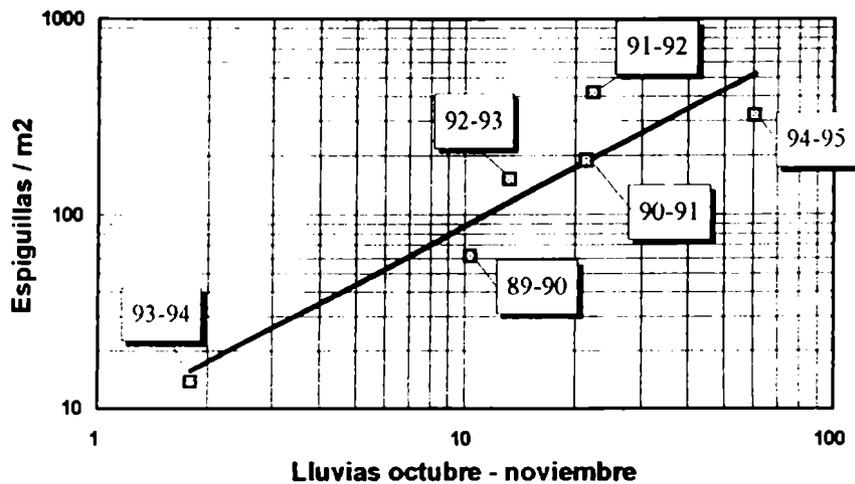


Figura 15 : Producción de flores en relación a las lluvias de octubre-noviembre.

$R^2=0.86, P<0.01$

$$\ln(\text{espiguillas}) = \ln(\text{lluvias o-n}) * 0.999 + 2.169$$

El factor ambiental determinante de la producción de espiguillas parece ser la lluvia de octubre y noviembre. Ambos factores correlacionan significativamente (Figura 15) Las precipitaciones caídas en otros períodos del año no correlacionaron significativamente con este factor, ni con otros componentes de la fecundidad.

Esfuerzo reproductivo

Tabla 11 : Estimación de parámetros, sumatoria de cuadrados residuales y N (número de plantas que florecieron) para los distintos modelos de fecundidad vs peso plantas en el análisis de máxima verosimilitud.

AÑO	N	Modelo que ajusta significativamente	a	b	c	S2
89-*90	164	Exponencial.	0.003		1.404	246
90- 91	220	Lineal s/intercepción	0.0123		725	725
91- 92	259	Exponencial.	0.757		0.840	2363
92- 93	195	Lineal s/intercepción	0.082			1005
94 - 95	265	Exponencial.	1.461		0.687	1689

En la Tabla 11 se muestran las estimaciones de los parámetros de cada modelo, y la sumatoria de cuadrados residual. La incorporación de nuevos parámetros reduce siempre la sumatoria de cuadrados residual, pero la metodología empleada permite establecer si esta

reducción es significativa. De esta manera, partiendo del modelo más sencillo (el lineal sin intercepción) se pudo evaluar la significación de la incorporación de términos no lineales (el exponencial) o bien un factor constante b que puede interpretarse como un tamaño mínimo para la reproducción.

La relación no resultó ser constante en el tiempo. En los años más favorables (1991-92 y 1994-95), la incorporación de términos exponenciales menores que la unidad redujo significativamente el error residual. En la Figura 16 puede verse que en estos años "lluviosos" las plantas más pequeñas lograron más flores en relación a su peso que las



plantas grandes. En estas condiciones se produjo alrededor de una flor por cada gramo de biomasa. Teniendo en cuenta el peso medio de una semilla con lemma y pálea (20 mg), podría estimarse el esfuerzo reproductivo en el 2% de la biomasa total, aunque la incorporación de las estructuras reproductivas anexas (caña, panoja, glumas) podría aumentar este valor considerablemente.

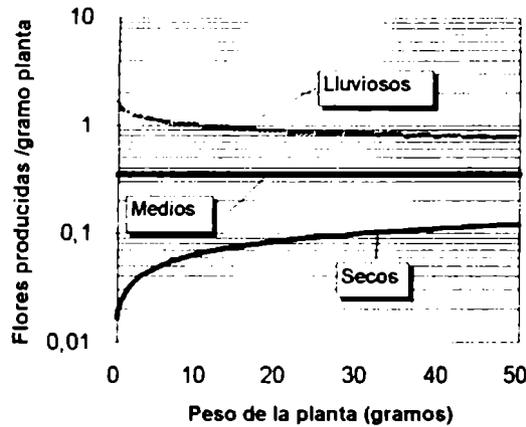


Figura 16 : Esfuerzo reproductivo (numero de flores/g de planta) en función del tamaño de las plantas: Se muestran modelos ajustados para años secos (89-90), Medios (90-91) y lluviosos (91-92).

En los años de lluvias intermedias (1990-91 y 1992-93) la relación resultó lineal. Las plantas invirtieron una proporción constante de su biomasa en la reproducción, independientemente de su tamaño. Un gramo de biomasa vegetativa produjo en estos casos alrededor de 0,3 flores, con un esfuerzo reproductivo de alrededor del 0.6%.

En los años secos, como en 1989-90 resultó significativa la incorporación de un término exponencial mayor que uno. Esto implica que las plantas más pequeñas lograron menos flores en relación a su peso. Plantas de cerca de 5 gramos de peso vegetativo produjeron alrededor de 0.05 flores/g, mientras que plantas de 30 gramos produjeron alrededor de 0.1 flores/g. En ambos casos el esfuerzo reproductivo es bajo, de entre el 0.2 y el 0.1%. En el año 1993-94, no se realizó el análisis porque las semillas obtenidas fueron inviables.

En el análisis de máxima verosimilitud ningún término de intercepción b resultó significativo. Algunos de ellos resultaron incluso negativos (lo cual no tiene significado biológico). De acuerdo a la metodología empleada debería concluirse que no existe un tamaño mínimo para la reproducción. Sin embargo, este análisis deja de lado a los individuos que no florecen. Estas plantas son una proporción importante de la población, especialmente en los años más secos (Tabla 12).

En los años húmedos (91-92), cerca de las dos terceras partes de la población florece, y el peso medio de las plantas que no lo hacen es muy pequeño: alrededor de 2g. Por el contrario, en los años secos (93-94 es el ejemplo más extremo), apenas un 21% de las plantas florecen. El peso medio de la fracción que se mantiene en estado vegetativo es de 10g.

Tabla 12: Porcentaje de plantas que produjeron al menos una espiguilla en cada año.

Año	89-90	90-91	91-92	92-93	93-94	94-95
Plantas que florecen (% de la población)	49.8	63.9	76.4	60.0	21.3	74.2
Peso medio de las plantas que no florecen	6.04	3.36	2.60	6.91	9.61	1.60

De la misma manera que con la fecundidad, las lluvias determinantes en el peso medio de las plantas que no florecen parecen ser las de primavera tardía, y una función logarítmica correlaciona significativamente ambas variables con un R2 de 0.81, (P<0.05).

Calidad de la semilla producida

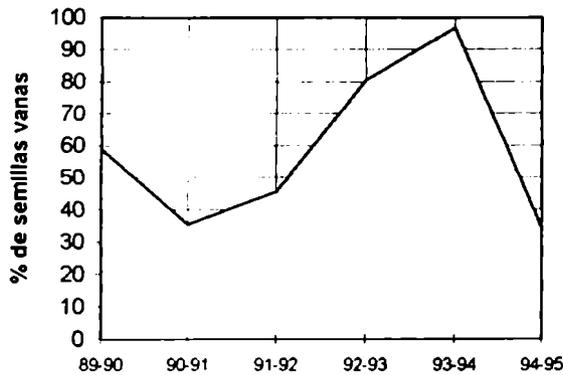
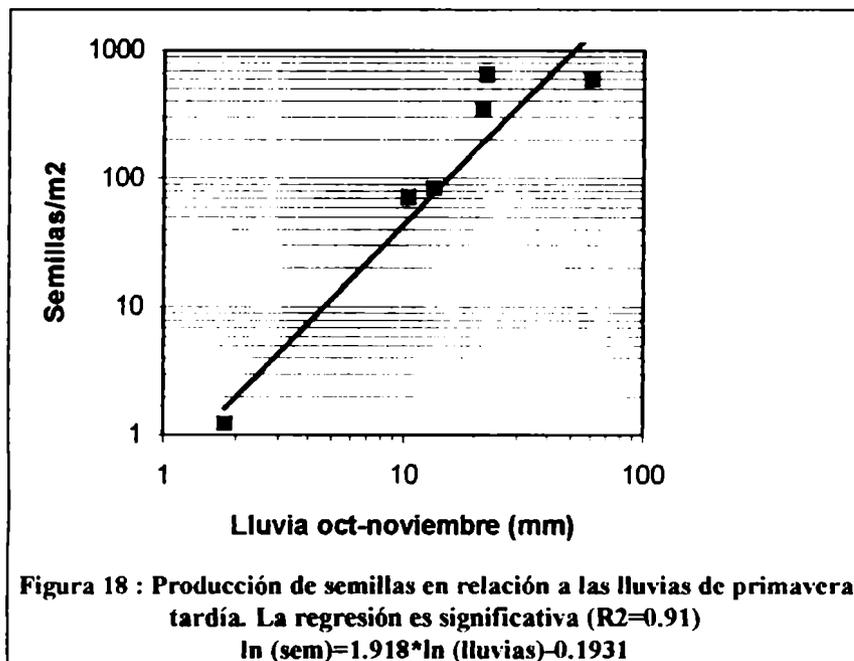
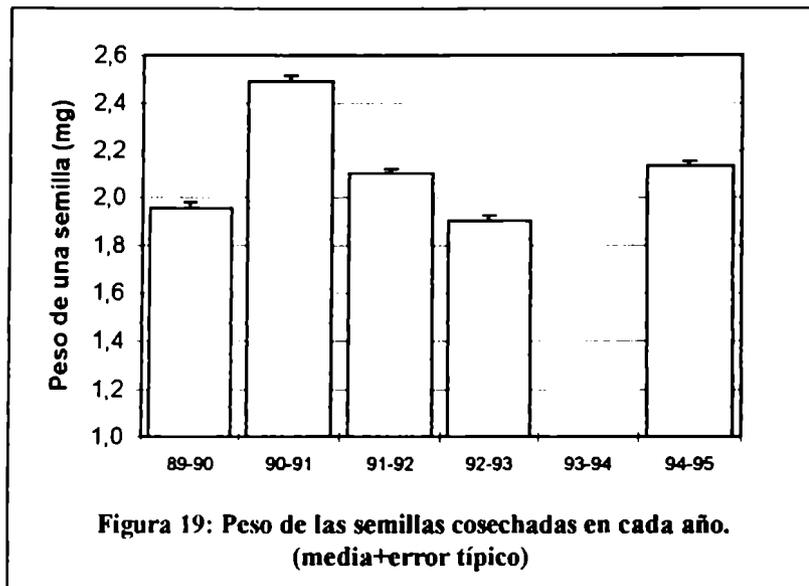


Figura 17: Porcentaje medio de semilla vana (lemmas y páleas que no contienen un cariopse bien formado) en cada año

En los años secos no solamente se produjeron menos espiguillas, sino que una proporción menor de las flores lograron producir cariopses llenos, y aumentó el porcentaje de flores "vanas". En el periodo 93-94, el 95% de ovarios abortaron, y se registraron casos de muerte de cañas florales completas por desecación. Aún en las mejores condiciones ambientales (las primaveras lluviosas del 90-91 y el 94-95), alrededor de una tercera parte de las flores no produjeron semillas.

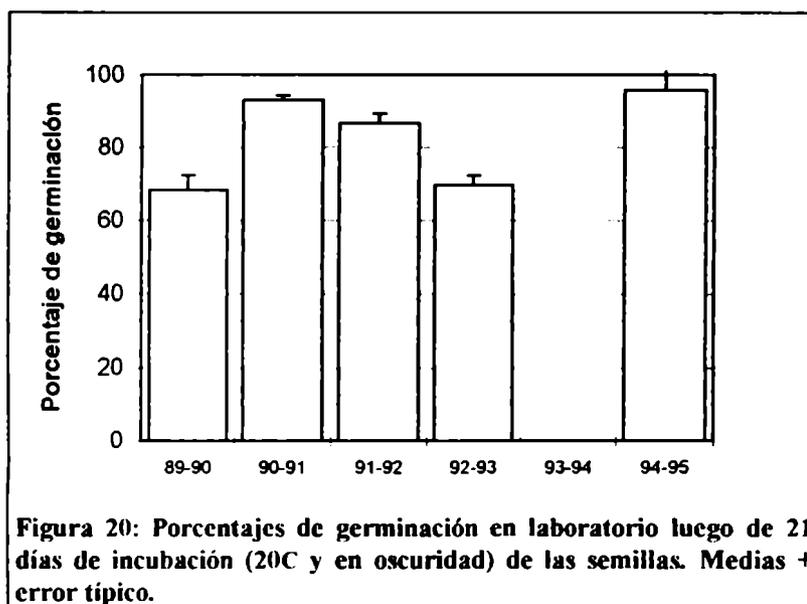


Tanto la producción inicial de flores como el porcentaje de éstas que llegan a producir semilla aumentan con las precipitaciones de primavera. Como resultado, la producción final de semillas varía entre 1 y 700 semillas/m2, y se ajusta a las lluvias de este periodo con un R2 de 0.91 (Figura 18).



El peso de las semillas, un carácter que se considera muy poco plástico en las plantas, osciló marcadamente, entre 1,5 y 2,5 mg/cariopse, con un máximo en la cosecha 90-91. En el año 93-94 se recogieron algunos cariopses visualmente bien formados, pero que pesaban apenas 1,1 mg. Ninguno respondió a las experiencias de germinación, por lo cual no fueron considerados como semilla viable.

Los porcentajes de germinación obtenidos fueron de entre 64 y 96% (Figura 20). El peso de las semillas producidas se correlaciona significativamente con estos porcentajes ($R^2=0.57$)





Germinación en condiciones de campo

En la Figura 21 se muestran los resultados del análisis de la población de semillas sembradas en grupos de a 10, en pequeñas bolsas de malla de nylon en el campo durante 1990.

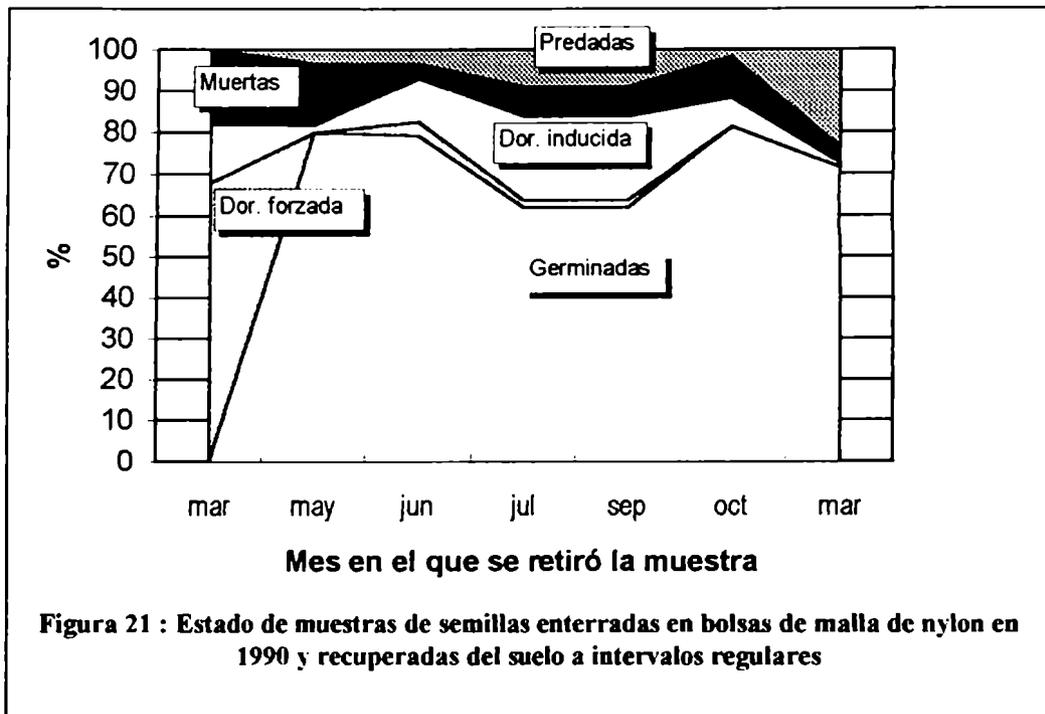


Figura 21 : Estado de muestras de semillas enterradas en bolsas de malla de nylon en 1990 y recuperadas del suelo a intervalos regulares

La fracción en dormición forzada (que inicialmente era un 68% de las semillas) se mantuvo mientras no se dieron las condiciones apropiadas para la germinación, pero desapareció rápidamente en los primeros meses del otoño. Los porcentajes de germinación obtenidos a campo fueron del 80%, mayores aún que los que se habían estimado en el laboratorio (Figura 20).

La fracción en dormición inducida (que se mantiene viva a juzgar por la reacción positiva a la prueba de tetrazolio pero no germina), constituyó inicialmente un 14% de la población y se mantuvo con niveles variables durante el invierno, disminuyendo hacia la primavera.

La fracción de semillas muertas (que no parecen dañadas en inspección visual, pero que no germinan ni responden a la prueba de tetrazolio) fue inicialmente un 18% del total. Fue desapareciendo a lo largo del año para dar lugar a las semillas predadas, que sufrieron ataques visibles de hongos o insectos.

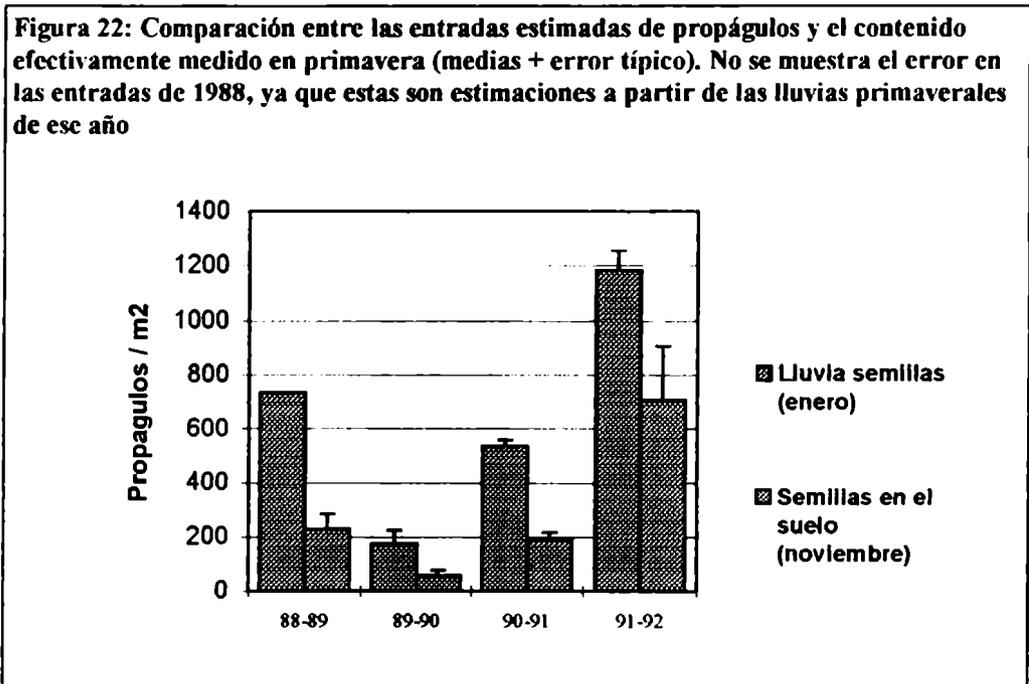
Al cabo de un año casi dos terceras partes de las semillas se habían perdido por germinación. De la tercera parte restante la mayoría había sido predada de alguna manera. Ninguna de las semillas germinó en incubadora, y apenas un 1 % de ellas permanecía viva y en dormición. Debe tenerse en cuenta que las pérdidas por predación fueron subestimadas en este ensayo, ya que las semillas estaban incluidas en bolsas de malla de nylon enterradas en el sustrato y protegidas de pájaros y roedores.



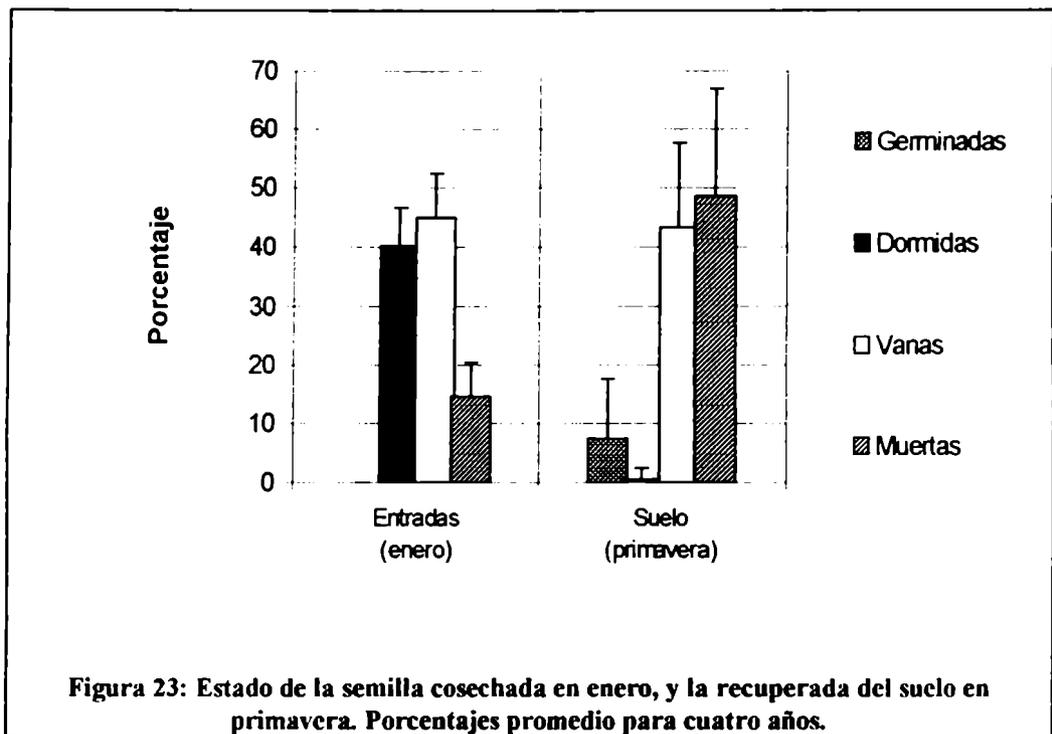
La evolución de la población de semillas correspondiente a los años 91 y 92 fue similar a la de 1990. En 1989, un año seco, la germinación se retrasó hasta el momento de descongelamiento del suelo, en primavera. Los porcentajes de germinación a campo fueron en todos los casos mayores que los que se obtuvieron en condiciones de laboratorio. Ninguna de las muestras que habían permanecido un año en el suelo tenían semillas capaces de germinar en incubadora.

Banco de semillas del suelo

Como puede verse en la Figura 22, el 60% de las semillas producidas desaparecieron del suelo entre enero y noviembre, cuando se evaluó el banco de semillas de primavera. Esta pérdida puede atribuirse a una serie de predadores en superficie (pájaros, insectos, roedores), y en el suelo (insectos, lombrices) y fue relativamente constante entre años. El contenido de semillas del suelo parece estar controlado por la magnitud de la lluvia de semillas que se produce en enero ($R^2=0.89$).

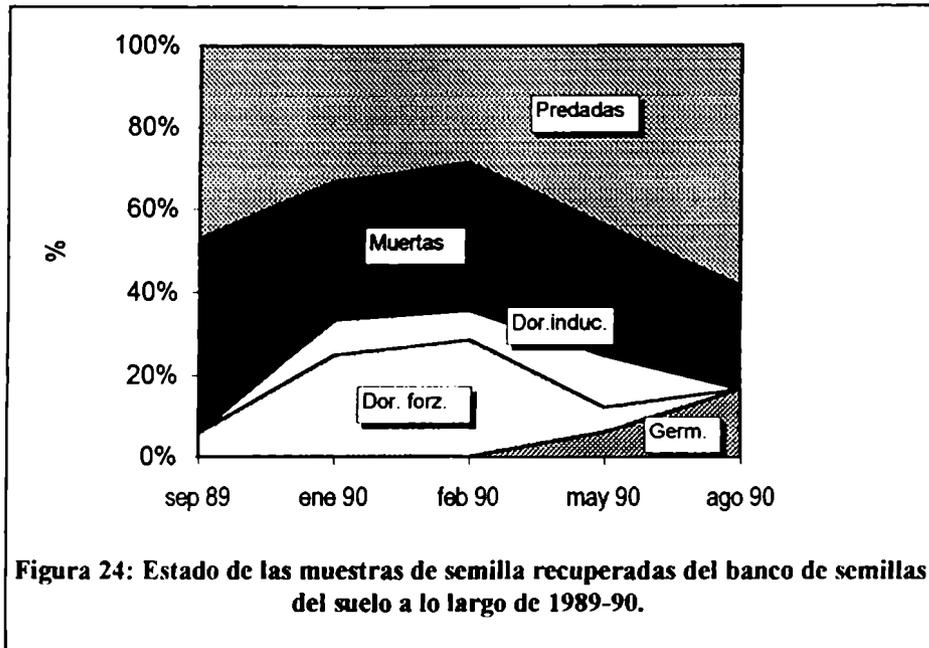


La Figura 22 resume las observaciones de la calidad de las semillas que ingresan al suelo en la dispersión estival (cosechadas a mano directamente de las panojas), y aquellas que se recuperaron de muestras de suelo en primavera (entre los meses de septiembre - noviembre), antes de la nueva lluvia de semillas. La fracción en dormición forzada desaparece casi completamente luego de unos meses en el suelo, en los cuales se dan dos períodos favorables para la germinación (el otoño y la primavera). En promedio, apenas el 1% de la semilla recuperada del suelo en septiembre- octubre es capaz de germinar. Este valor está sesgado por las observaciones de 1989. En este año el otoño fue muy seco y el invierno temprano pospuso la germinación. Las muestras de suelo de esa primavera contenían un 6% de semilla en dormición forzada. Sin embargo, los tres otoños subsiguientes fueron húmedos y templados, muy favorables para la germinación. En estos casos el porcentaje de semilla viable que permanecía en el suelo en primavera fue nulo.



Los predadores del suelo atacaron preferentemente a las semillas que contenían cariopses bien formados. En la Figura 23 se puede comprobar que, mientras que la proporción de semillas vanas (que consisten en lemmas y páleas rodeando un ovario con desarrollo incompleto) que ingresa al suelo se mantiene constante, la de semilla viable (que ingresa en dormición forzada) se reduce del 40 al 1%. Cerca de un 7% de estos propágulos se recuperaron con restos de radículas y coleoptiles. Esta porción había germinado en condiciones de campo. Puede suponerse que el resto de las semillas viables, cerca del 32% pasó a engrosar la categoría de “muertas”, que creció de un 15% del total inicial a cerca del 50% en primavera. Algunas de estas semillas estaban dañadas físicamente, o atacadas por hongos, otras parecían intactas, pero en todo los casos fueron incapaces de germinar o de reaccionar positivamente a la prueba de tetrazolio.

En la Figura 24 se observa el análisis de las semillas bien formadas (no se consideran las vanas), separadas de las muestras de suelo a lo largo del periodo 89-90. En la primavera de 1989 la mayor parte de las semillas que se recuperaron estaban muertas (dañadas por la predación o bien fisiológicamente inactivas). Un 6%, sin embargo, se conservaba en dormición, y reaccionó positivamente a las pruebas de germinación.



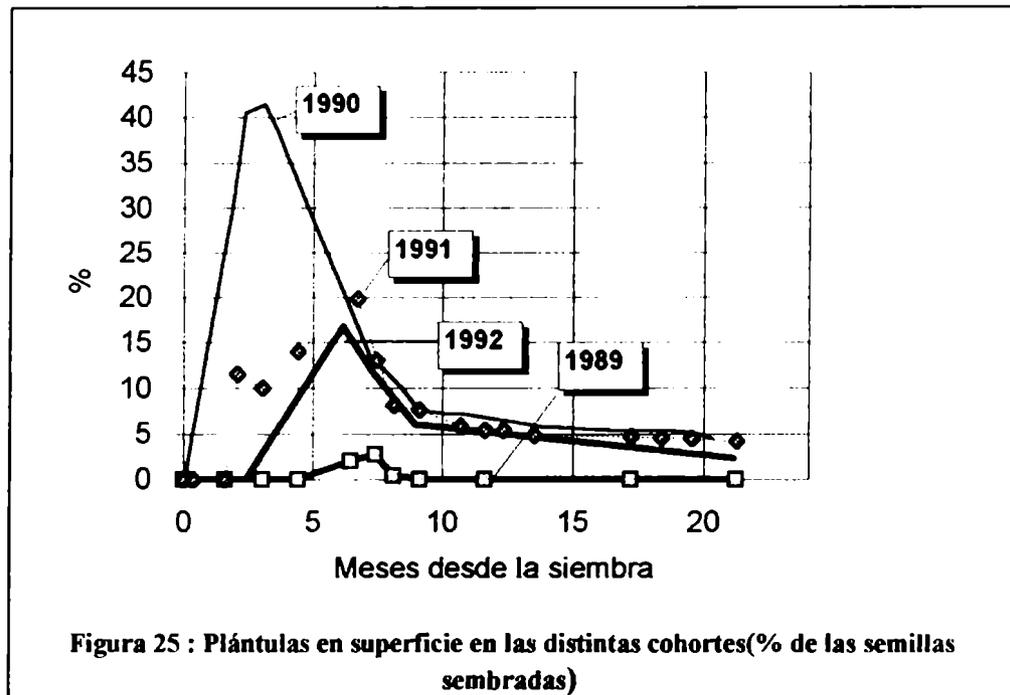
La lluvia de semillas de enero de 1990 rejuveneció el banco. En enero -febrero de este año las muestras de suelo contenían hasta un 20% de semillas en dormición forzada, y aptas para germinar en condiciones favorables. También apareció una pequeña fracción en dormición inducida, que a pesar de no germinar, reaccionaba ante la prueba de tetrazolio.

Para el otoño de 1990 la predación había consumido una parte importante de las semillas. Otra parte había germinado, reduciendo la fracción en dormición al 9%.

En las muestras de fines del invierno de ese año, no se obtuvo más semilla en dormición. Cerca de un 16% del total había germinado y las plántulas se mantenían en letargo, esperando el descongelamiento del suelo. El 84% restante consistía en semillas dañadas por la predación o fisiológicamente inactivas.

Supervivencia de las plántulas

A pesar de que los porcentajes de germinación no difirieron marcadamente entre años, el establecimiento inicial de plántulas en los ensayos de siembra en bolsas de malla de nylon fue variable. El porcentaje más alto se obtuvo en 1990, con un 40% de la semilla que logró establecerse. En los años 91 y 92 este porcentaje se acerca al 20%. En 1989, sin embargo, apenas un 3% de los coleoptiles llegaron a la superficie.

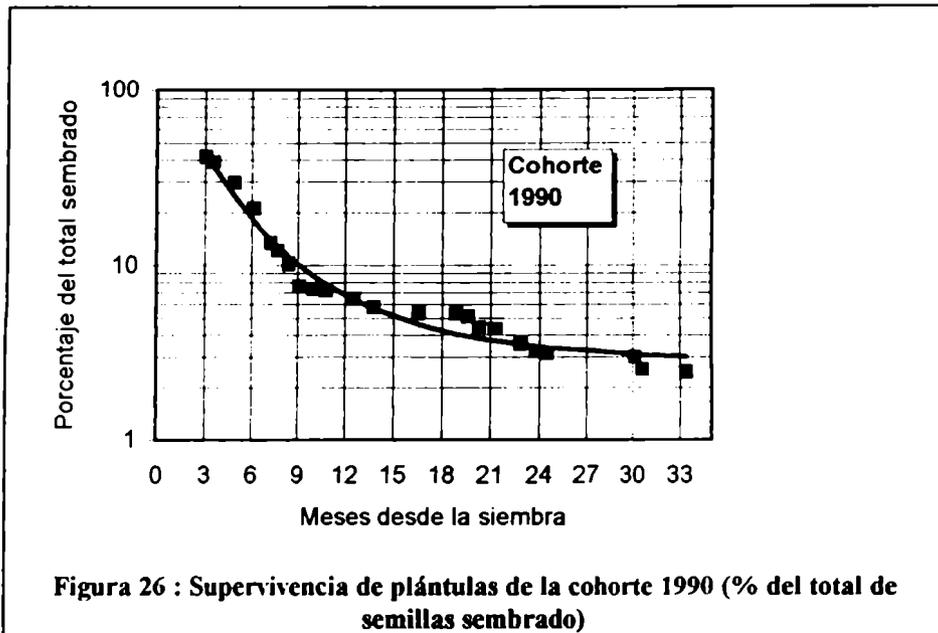


La supervivencia de las plántulas establecidas fue también variable. En 1989 el otoño muy seco retrasó la germinación, y las plántulas aparecieron luego del descongelamiento del suelo en primavera. Entre octubre- noviembre de este año llovió apenas 10 mm (Tabla 3), y ninguna de las plántulas sobrevivió más de 45 días.

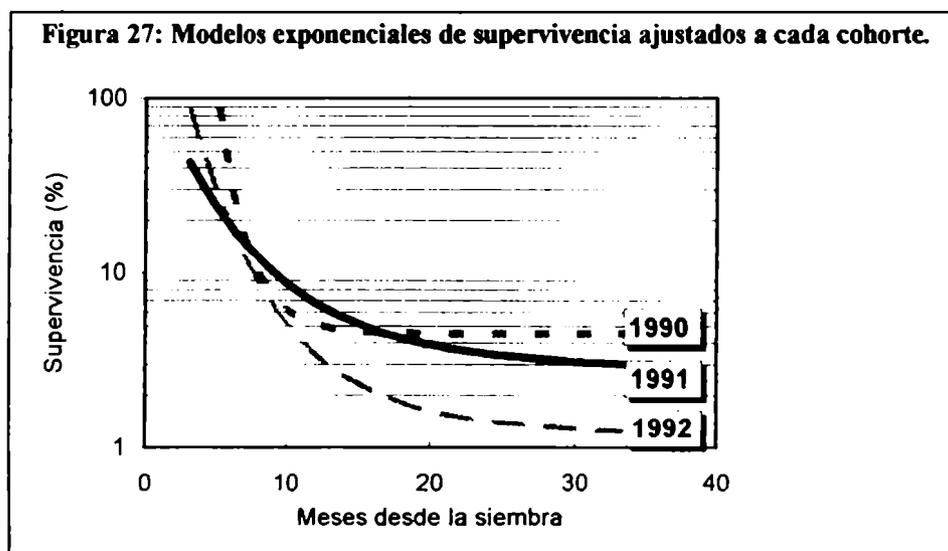
En el otoño de 1990 las plántulas se establecieron vigorosamente. A pesar de los 21 mm de lluvia de primavera tardía, la desecación del suelo provocó una marcada mortalidad, y un porcentaje bajo de las plantas sobrevivieron en el largo plazo.

En 1991 las lluvias primaverales fueron comparables a las de 1990 (22 mm). El patrón de plántulas en superficie fue similar, pero probablemente debido a las tempranas heladas y las bajas temperaturas invernales no se alcanzó un máximo de establecimiento sino hasta el mes de octubre. El porcentaje alcanzado fue inferior, aunque la curva de supervivencia se estabilizó en diciembre - enero, en valores comparables a los de la cohorte 1990 (alrededor del 7%), y desciende después en forma muy gradual y constante.

En 1992 el patrón general de supervivencia fue similar al de 1990, sin embargo las plántulas establecidas en esta primavera de precipitaciones escasas (13 mm), no sobrevivieron en el largo plazo.



En la Figura 26 se observa la supervivencia de la cohorte 1990. Cuando se la muestra en escala logarítmica en función del tiempo toma la forma de una exponencial negativa. El modelo implica una tasa de mortalidad que no es constante (como lo sería en el caso de ajustarse a un modelo lineal), sino que disminuye con la edad de las plántulas. A pesar de esta tendencia general, existen notables oscilaciones de la mortalidad, con tres periodos de máxima, a los 6, 18 y 30 meses, que corresponden a la primavera de los años 90, 91 y 92.



Los modelos de supervivencia (Figura 27) reflejan que las primeras etapas de la vida de las plántulas constituyen un periodo de marcada mortalidad, que se mantiene hasta el tercer año de vida en el caso de las dos primeras cohortes, con porcentajes de supervivencia de entre el 3 y el 4,5 %. En el caso de la cohorte 1992 la población se extingue en el mediano plazo.

El pastoreo, ya sea por pisoteo o por consumo directo de plántulas, no parece ser un factor de mortalidad temprana relevante en el ciclo de vida de *F.gracillima*. En la Figura 28 se muestran las curvas de supervivencia discriminadas por tratamiento para la cohorte sembrada en 1990, y la Figura 29 hace lo propio con la cohorte sembrada en 1991. En 1990 las mayores tasas de supervivencia se registraron a altas cargas animales. En 1991 presentó una mayor supervivencia la población de la clausura. En el caso de la cohorte 1992 (no se muestra en el gráfico), fue tratamiento de baja carga el que mayor porcentaje En ningún caso estas diferencias fueron significativas, excepto en los estadios más tempranos del establecimiento.

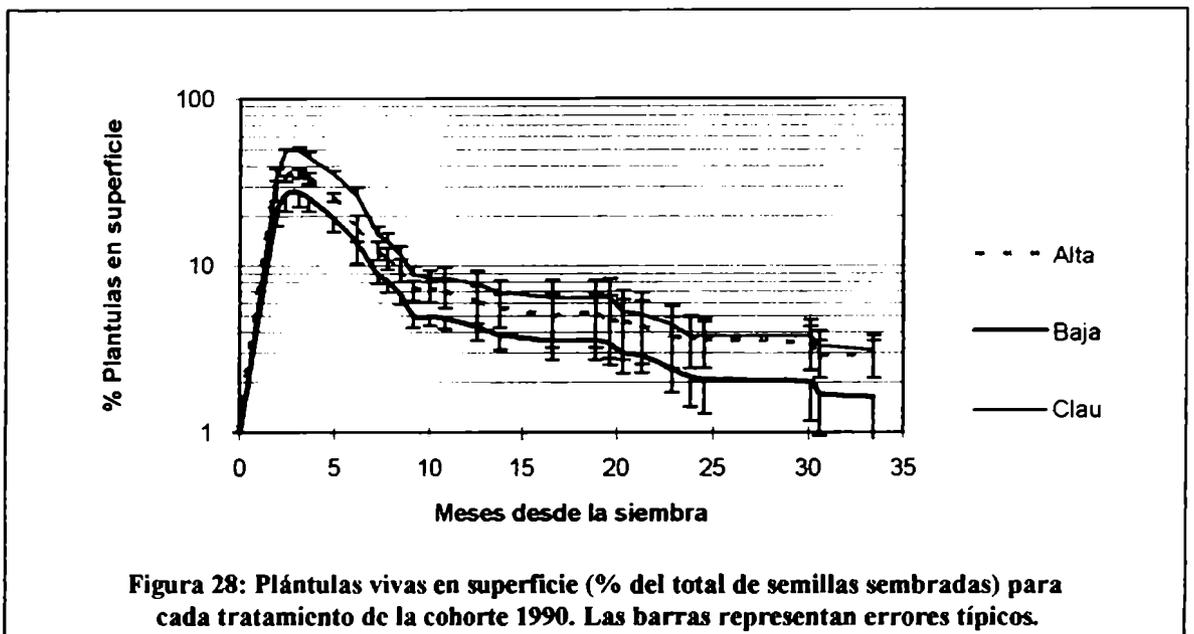


Figura 28: Plántulas vivas en superficie (% del total de semillas sembradas) para cada tratamiento de la cohorte 1990. Las barras representan errores típicos.

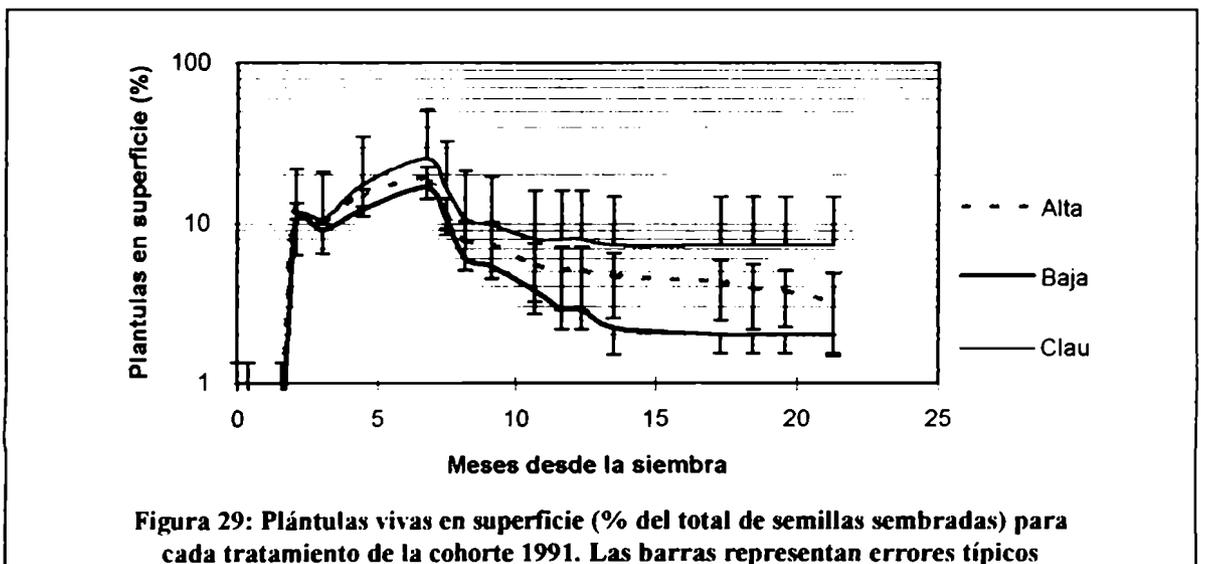
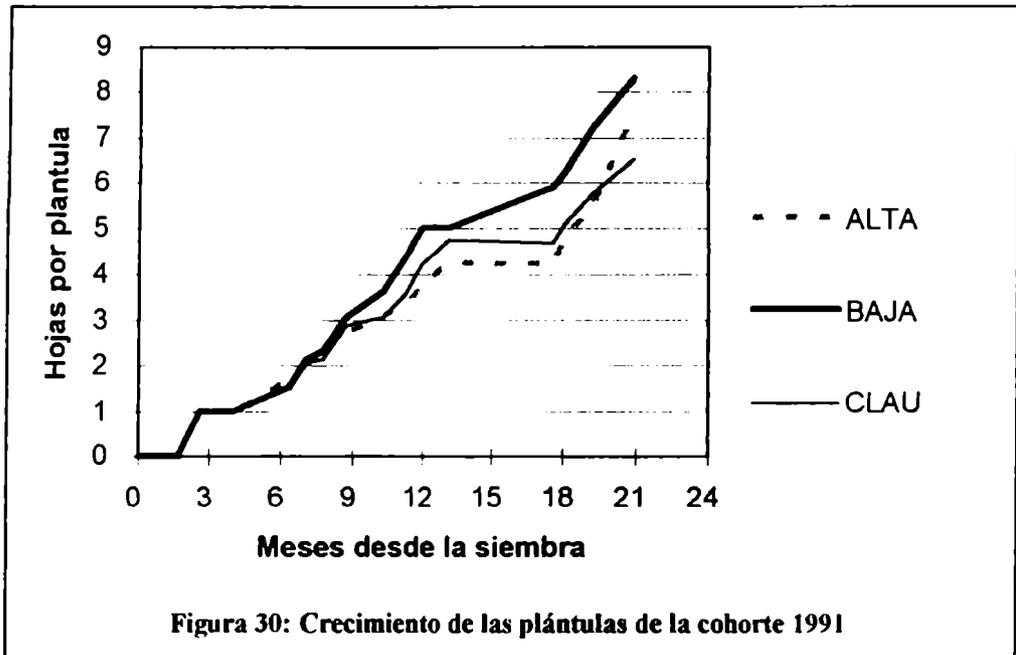


Figura 29: Plántulas vivas en superficie (% del total de semillas sembradas) para cada tratamiento de la cohorte 1991. Las barras representan errores típicos

Una vez establecidas, las plántulas comienzan un período de crecimiento muy lento. En la Figura 30 se muestra el tamaño de las plántulas en los primeros dos años de



vida. La incorporación de hojas se da en una forma lineal, a una tasa de una hoja cada 3 meses, y no se observa un período de crecimiento exponencial.



En la Figura 31 se muestran simultáneamente las tasas instantáneas de mortalidad y crecimiento observadas para la cohorte 1991. La mortalidad se expresa en % mensual de plántulas que desaparecen, mientras que el crecimiento se expresa como tasa de incorporación de hojas nuevas a las plántulas existentes. Los primeros meses de la vida de la plántula constituyen el período de máxima mortalidad y crecimiento.

No se pudo seguir con las estimaciones de crecimiento más allá del segundo año por contar con muy pocas repeticiones, pero aún así las plántulas remanentes fueron monitoreadas hasta el quinto año de vida. Ninguna de ellas logró florecer en este período.

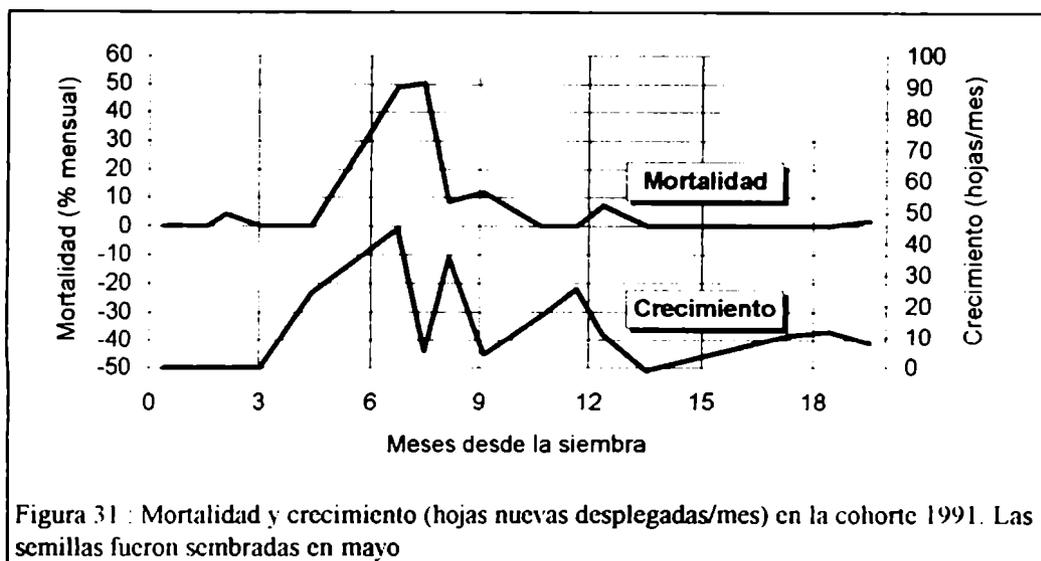


Foto 6 : Aspecto de una plántula de 30 meses de vida sembrada en su ambiente natural



En la Foto 6 se observa el aspecto de una plántula de 30 meses de vida de *F. gracillima*, sembrada en Moy Aike.

La escasa tasa de crecimiento se debe probablemente a la intensa competencia radicular de los individuos ya establecidos.

Foto 7 : Aspecto de una plántula de 61 meses de vida sembrada en su ambiente natural



En la Foto 7 se observa una plántula sembrada en forma similar, a los 61 meses de la siembra. Ya en el quinto año de vida, estas plántulas siguen siendo muy pequeñas, poco vigorosas, y ninguna de ellas produjo flores.

- La producción de flores inicial (Figura 13), y el éxito que tuvieron los óvulos en la producción de semillas respondieron al nivel de lluvias de octubre noviembre, de modo que las densidades iniciales de carposes difieren en un factor de 10.
 - Luego de la dispersión un porcentaje importante de semillas desapareció, ya que las existencias observadas en el suelo fueron sistemáticamente menores que las entradas estimadas por la lluvia de semillas (Figura 22). Este porcentaje se tomó como una estimación de la predación aérea.
 - Las semillas que se recuperaron del suelo no habían germinado en los porcentajes observados en pruebas de laboratorio y de campo, porque una porción importante había sido dañada por predadores, hongos y agentes patógenos del suelo. Tomamos como estimación en este caso el porcentaje de germinación del año 1990, que fue del 16% (Figura 24)
 - La estimación de la probabilidad de supervivencia en la siguiente etapa se realizó a partir de los resultados de las semillas sembradas en bolsas de malla de nylon, y fue nula en el primer año, y de alrededor del 6% en los restantes.
 - Una vez establecidas las plántulas, la mortalidad bajó en dos de las cohortes, mientras que la última desapareció por completo. Las estimaciones en este caso fueron tomadas de los modelos exponenciales de supervivencia (Figura 27)
- En la Tabla 13 se han resumido los procesos sucesionales que determinan la reproducción sexual, para estimar las densidades esperadas de plántulas en cuatro cohortes al primer y tercer año de vida.

Resumen de los procesos de reproducción por semilla

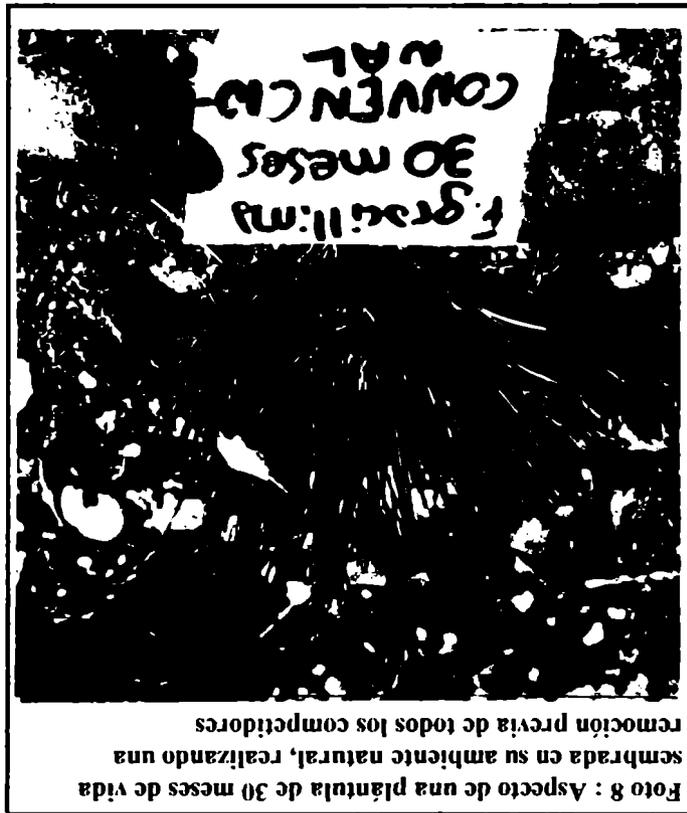


Foto 8 : Aspecto de una plántula de 30 meses de vida sembrada en su ambiente natural, realizando una remoción previa de todos los competidores

En la Foto 8 se muestra una plántula de Figacillima de 30 meses sembrada en su ambiente natural, pero con una remoción previa de todos los competidores (Humano y col 1993 y 1995). Las plántulas están bien arraigadas, vigorosas, y una proporción importante de ellas produjo cañas florales.





- El resultado final esperado es de una densidad muy baja (0,7 y 1,25 plantas/m²) de plantas pequeñas establecidas en dos de las cohortes, y la desaparición total en las otras dos.
- De acuerdo a las observaciones de crecimiento (Figura 30), y al monitoreo de las pocas plántulas sobrevivientes, a los tres años los individuos tendrían apenas unas 15 hojas, y no estarían aún en condiciones de florecer (Ver Foto 7).

Tabla 13: Densidades (plántulas por m²) esperadas a los 3 años de vida en cada cohorte, de acuerdo a los porcentajes de supervivencia en cada etapa de la reproducción sexual

AÑO	1989-90	1990-91	1991-92	1992-93
Lluvia primavera tardía (mm)	10.4	21.5	22.3	13.3

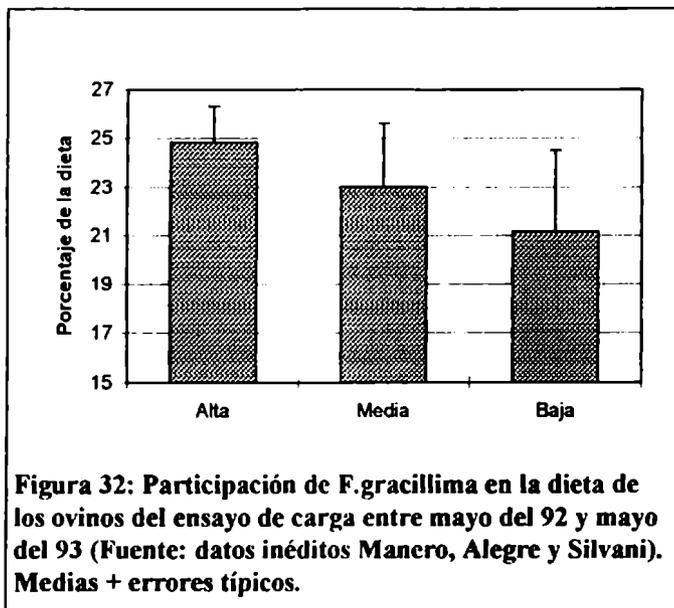
FLORES	179.93	541.01	1184.93	428.47
% que logra producir semilla (1)	40.95	64.80	54.70	14.60
CARIOPSES	71.22	350.36	647.57	62.56
% que sobrevive la predación (2)	32.50	35.20	59.90	32.50
SEMILLAS EN EL SUELO	23.18	123.33	387.70	20.33
% que logra germinar(3)	16.20	16.20	16.20	16.20
PLANTULAS (1er primavera)	3.75	19.94	62.69	3.29
% que sobrevive 1er año(4)	0.00	5.40	6.40	6.00
PLANTULAS (1 año)	0.00	1.08	4.04	0.20
% que sobrevive hasta 3er año(5)	0.00	0.035	0.02	0.00
PLANTULAS (3 años)	0.00	0.70	1.25	0.00



Dinámica de las poblaciones de plantas adultas

Consumo de *F.gracillima*

La participación de *F.gracillima* en la dieta de los ovinos del ensayo de carga, evaluada por medio de análisis microhistológicos de heces, se presenta en la Figura 32 por gentileza de las autoras, ya que estos datos permanecen inéditos.



La utilización, definida como el grado en que los animales consumen la producción forrajera disponible (Stoddart y Smith, 1955), es un parámetro básico para evaluar el impacto del pastoreo sobre cada especie. En la Tabla 14 se la ha estimado para *F.gracillima*, y para la principal especie del estrato de pastos cortos y hierbas, *Poa duseñii* en función de la carga animal, el consumo estimado por animal, la participación en la dieta, y la disponibilidad aérea (tomadas de datos inéditos de Borrelli y col).

Tabla 14: Estimación del % de utilización de *F.gracillima* en cada tratamiento para 1992.

<i>Festuca gracillima</i>	Alta	Media	Baja
Participación en dieta (%)	24.84	23.01	21.15
Disponibilidad en 1992 (kg ms/ha)	1665	1600	1590
Carga animal (EO/ha) en 1992	0.62	0.34	0.20
Consumo ovino total estimado (kg ms/año)	226.3	124.1	73
Porcentaje de utilización (%)	13.6	7.7	4.6

<i>Poa duseñii</i>	Alta	Media	Baja
Participación en dieta (%)	18.84	22.33	22.83
Disponibilidad en 1992 (kg ms/ha)	112.7	159.39	196.6
Carga animal (EO/ha) en 1992	0.62	0.34	0.20
Consumo ovino total estimado (kg ms/año)	68.7	81.5	83.3
Porcentaje de utilización (%)	61.0	51.1	42.4

A pesar de el bajo nivel de utilización promedio del abundante forraje que ofrece *F.gracillima*, existen dos periodos en los cuales podría aumentar el consumo: en los



inviernos en que la nieve cubre los estratos bajos de la vegetación, y durante la floración, ya que las cañas florales jóvenes son muy perseguidas. En la Figura 33 se puede observar que, aún en condiciones de alta carga, el consumo de estructuras reproductivas fue escaso, de entre el 10 y el 20%. El nivel de utilización aumentó en los años de mayor fecundidad, como en el período 91-92. En la primavera extremadamente seca del 93 -94, se produjeron muy pocas cañas, y el consumo fue nulo. En los tratamientos de pastoreo leve el consumo oscila entre el 2 y el 4%.

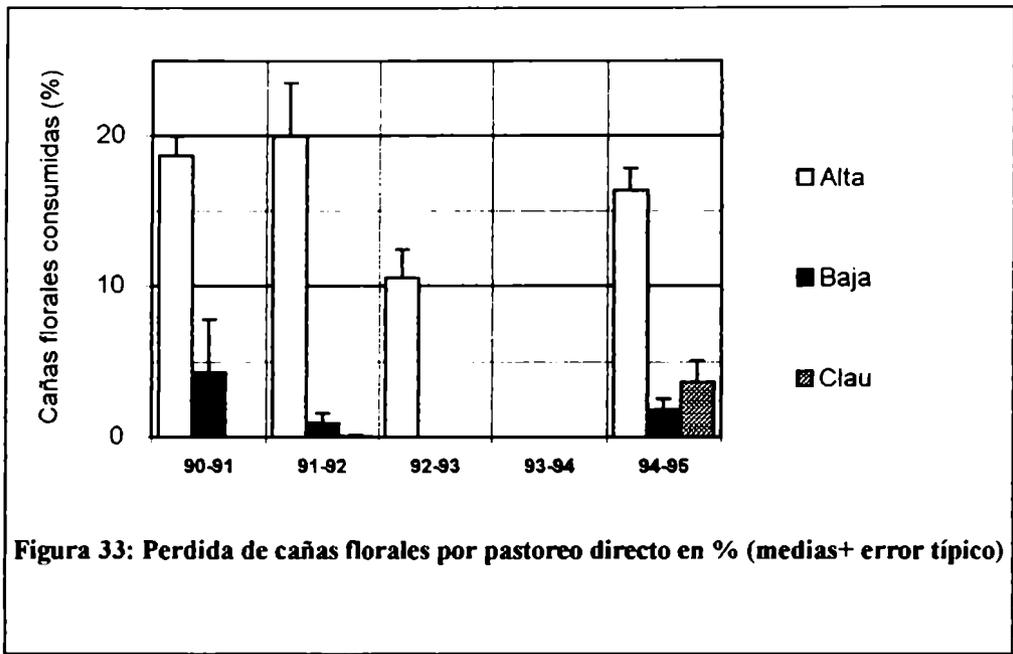


Figura 33: Perdida de cañas florales por pastoreo directo en % (medias+ error típico)

En el invierno de 1994 se produjo un largo período de restricción al consumo de gramíneas bajas y hierbas, por nieve. Al descongelarse el suelo se estimó visualmente el consumo para evaluar la utilización de *F. gracillima*.

Tabla 15: Porcentaje de las plantas de *F. gracillima* en los distintos grados de utilización de biomasa aérea estimados visualmente en septiembre 1994. Los tratamientos difieren significativamente ($P < 0.01$, prueba de Chi-cuadrado).

	0%	1-25%	26-50%	50-100%
Alta	2.1	33.3	58.33	6.3
Media	72.3	27.6	0	4.2
Baja	87.8	8.1	0	0
Total	54.1	22.9	19.4	3.4

En la Tabla 15 puede verse que con altas cargas animales prácticamente todos los coirones son consumidos en el invierno, y apenas el 2% de la población escapa a este ramoneo. Sin embargo, muy pocas plantas (6%) pierden más de la mitad de su biomasa por pastoreo. En los tratamientos de pastoreo moderado y leve la mayor parte de las plantas permanecen intactas.

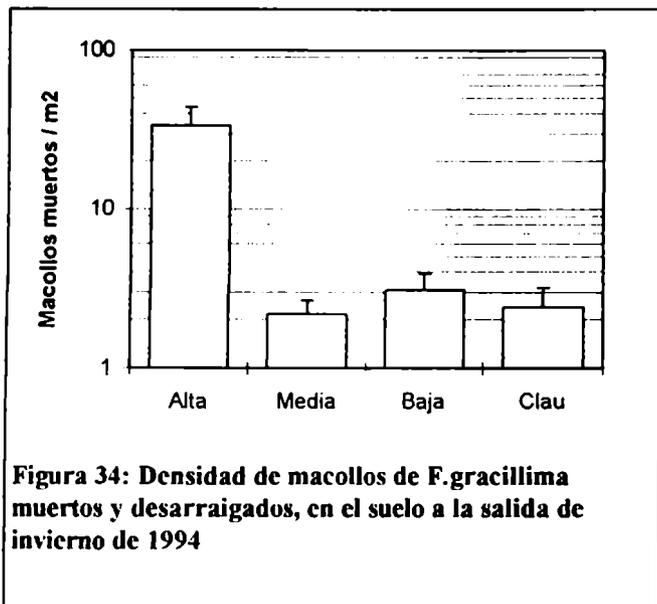


Figura 34: Densidad de macollos de *F.gracillima* muertos y desarraigados, en el suelo a la salida de invierno de 1994

Los resultados de la estimación de densidad de macollos muertos pero no pastoreados se muestran en la Figura 34. En los tratamientos de clausura, baja y media carga la densidad fue de entre 2 y 3 /m². Bajo alta carga animal, sin embargo, las densidades fueron significativamente mayores ($P < 0.001$, Prueba de Wilcoxon), del orden de 35 macollos/m². Este resultado indica que la remoción de los coirones, que constituyen el único forraje accesible cuando la nieve cubre el suelo, tanto para consumo directo de *F.gracillima* como de otras especies más

palatables que se encuentran en su interior desarraiga los módulos recientemente muertos y senescentes

Biomasa

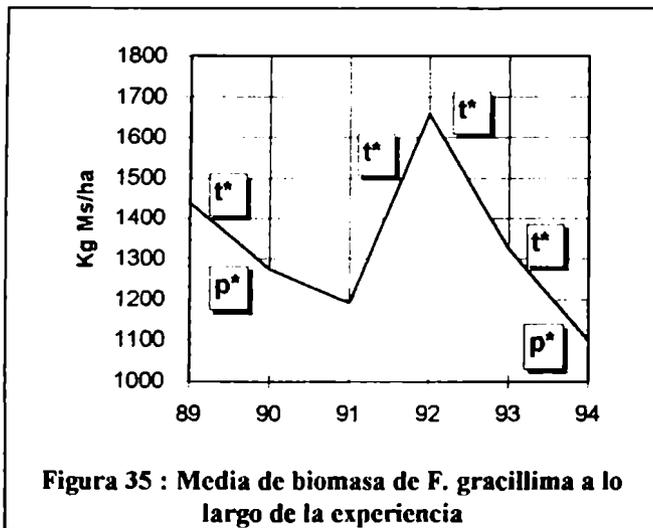


Figura 35 : Media de biomasa de F. gracillima a lo largo de la experiencia

La regresión lineal, entre las estimaciones de cobertura y biomasa por planta resultó altamente significativa ($R^2 = 0.85$, $P < 0.001$). Los resultados del análisis de las parcelas permanentes se expresan en consiguiente en biomasa.

La biomasa viva de F. gracillima osciló entre los 1200 y los 1650 kg ms/ha durante la experiencia (Figura 35). El máximo se alcanzó en 1992, luego de dos

años de precipitación por sobre la media. Los contrastes de análisis de varianza demuestran que la biomasa cambia significativamente con el tiempo. El término de interacción indica que el efecto del pastoreo es también significativo en algunos años, aunque menor en magnitud.

Tabla 16: ANOVA de mediciones repetidas para biomasa.

Factor	F	P
Tiempo	36.01	0.0001
Tiempo * pastoreo	3.04	0.0090

En la Figura 35 se observa que en el período 89-90, luego de años de sequía, la biomasa viva se redujo significativamente. Al año siguiente, a pesar de los 293 mm de lluvia, la tendencia fue también negativa, aunque no significativa. Entre 1991 y 92 se produjo un fuerte incremento, del orden de los 450 kg ms /ha. Sin embargo en los dos

últimos años hubo nuevamente reducciones significativas. Al cabo de cinco años de monitoreo hubo una pérdida neta de biomasa total, aunque ésta parece acumularse rápidamente en un año favorable. La productividad de un año como 1991-92 equivale a un tercio de la biomasa en pie.

El pastoreo interactuó significativamente en el primer y último año. El análisis detallado de este comportamiento puede realizarse sobre la Figura 36, en la cual se ha discriminado el nivel de biomasa por tratamiento. Entre los años 89-90, se registró una pérdida en los tratamientos de alta y baja carga, mientras que en la clausura el nivel de biomasa se mantuvo. El efecto resultó también significativo en la última transición (93-94), pero el comportamiento fue distinto, ya que la biomasa en clausura y el tratamiento de alta carga disminuyó, mientras que el de baja carga se mantuvo.

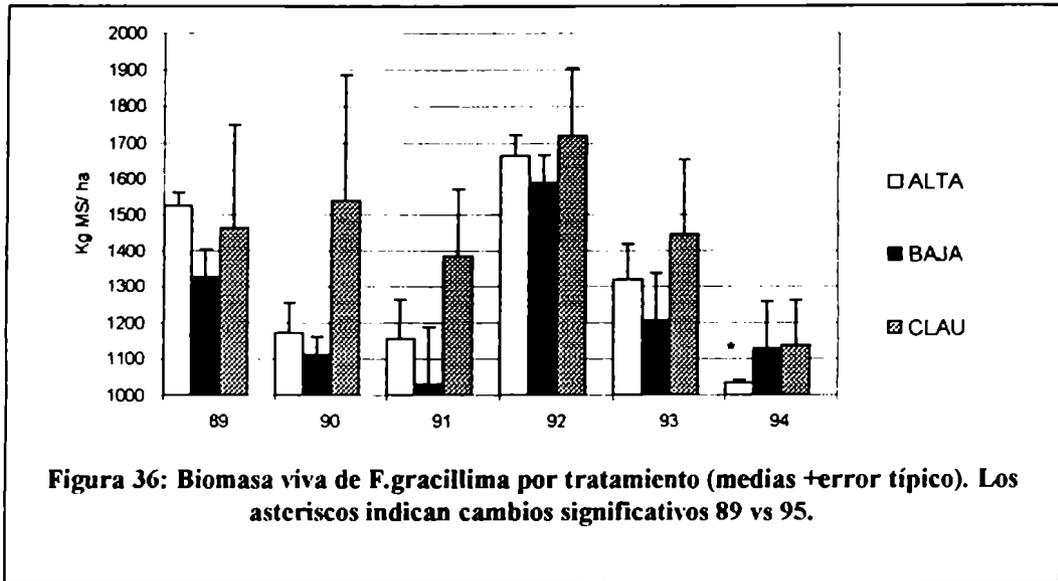


Figura 36: Biomasa viva de *F. gracillima* por tratamiento (medias + error típico). Los asteriscos indican cambios significativos 89 vs 95.

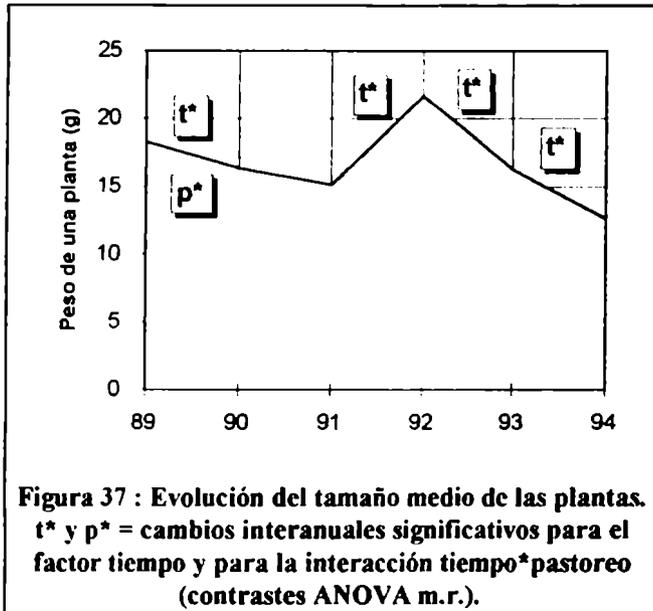
Tabla 17: ANOVA de mediciones repetidas de biomasa por tratamiento para todos los años (general) y contraste de los valores iniciales (89) y finales (90)

	General		89 vs 90	
	F	P	F	P
Alta	25.91	0.0001	472.34	0.0021
Baja	11.02	0.0008	12.37	ns
Clau	9.67	0.0014	10.31	ns

Existe una gran variabilidad en el nivel de biomasa entre parcelas de un mismo tratamiento, que responde probablemente al patrón agrupado de las plantas en la comunidad. Sin embargo el ANOVA de la Tabla 17, que aísla el efecto de los individuos (las parcelas, en este caso), demuestra que las oscilaciones interanuales fueron significativas para todos los tratamientos. Estas oscilaciones se

compensan en los tratamientos de baja carga y clausura, de modo que el contraste 89 vs 94 no es significativo. En el de alta carga, por el contrario, hubo una caída neta a lo largo de los cinco años. Este tratamiento mostró en 1994 la menor biomasa aérea, habiendo partido en 1989 con niveles mayores que en el resto de los tratamientos. Las oscilaciones anuales del nivel de biomasa fueron mayores en este tratamiento, con altas productividades en años buenos y caídas en años secos.

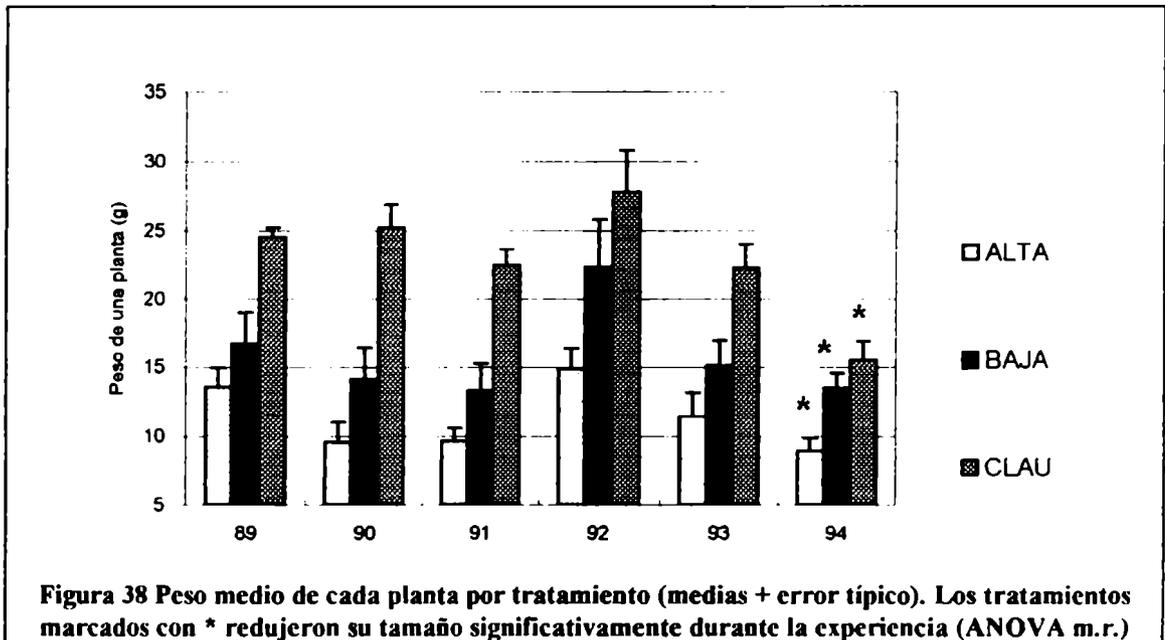
Tamaño de las plantas



La tendencia general del tamaño de las plantas fue similar a la que se registró para la biomasa total (Figura 37). El tamaño de los arreglos cambió significativamente de año en año, salvo en la transición 90-91. Las plantas fueron reduciendo su tamaño, excepto en el período 91-92., en el que se registró un incremento general.

La distribución espacial de la biomasa no fue uniforme entre los tratamientos (Figura 38). El tamaño de las plantas fue menor bajo pastoreo, mientras que en la clausura la biomasa se agrupó en

unas pocas plantas grandes. El tratamiento de baja carga se ubicó en una posición intermedia. Estas diferencias iniciales se mantuvieron aunque el tamaño de los individuos en todos los tratamientos disminuyó a lo largo de la experiencia.



En el ANOVA de la Tabla 18 se demuestra que, además de las variaciones del peso de las plantas por diferencias climáticas anuales a lo largo de la experiencia, hubo un efecto significativo del pastoreo en el tamaño de los individuos.

Tabla 18 : ANOVA de med. repetidas para el peso individual de las plantas.

Factor	F	P
Tiempo	35.84	0.0001
Tiempo * pastoreo	3.87	0.0019

En los contrastes anuales la interacción tiempo * pastoreo resultó significativa únicamente en la transición 89-90 (Figura 37). En este período disminuyó el tamaño de los individuos de los tratamientos pastoreados, mientras que se mantuvo el de la clausura (Figura 38). A pesar de que la interacción no resultó significativa en el contraste 93-94, se produjo en este período una notable reducción de tamaño en el tratamiento no pastoreado. Este efecto podría explicarse por crecimiento de otras especies, que forman habitualmente un césped corto bajo pastoreo, pero que en condiciones de clausura tomaron un porte mediano, compitiendo con los grupos de macollos de *F. gracillima*.

Tabla 19: ANOVA de mediciones repetidas para el peso individual de las plantas por tratamiento para todos los años (general) y contraste de los valores iniciales (89) y finales (90)

	General		89 vs 90	
	F	P	F	P
Alta	17.91	0.0001	119.02	0.0083
Baja	16.73	0.0001	20.80	0.0449
Clau	10.94	0.0008	24.23	0.0389

En el contraste 1989 vs 1994 se observan disminuciones significativas en todos los tratamientos. La mayor reducción se registra sobre el de alta carga, en segundo lugar se ubica la clausura, siendo el de baja carga el de menor variación cuantitativa (Tabla 19).

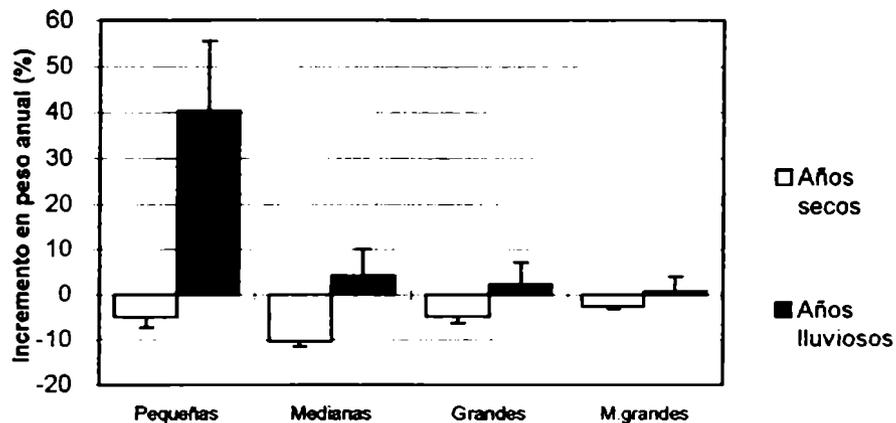


Figura 39 : Tasas de crecimiento de las plantas divididas por clases de tamaño

El tamaño de los individuos afecta su productividad. En Figura 39 se analiza el crecimiento anual por clase de tamaño. En los años lluviosos (1990 y 1991), con precipitaciones primaverales de 20 mm, los individuos pequeños alcanzaron una tasa de crecimiento del orden del 40%, significativamente más alta que la de los individuos grandes, que apenas crecen un 0,75% anual en esas condiciones. En los años secos (89,



92 y 93), con precipitaciones primaverales de entre 1,8 y 10 mm (y una media de 8,5 mm) todas las clases disminuyeron su tamaño, con un máximo del 10% para los individuos medianos y un mínimo de 2,75% en los individuos muy grandes.

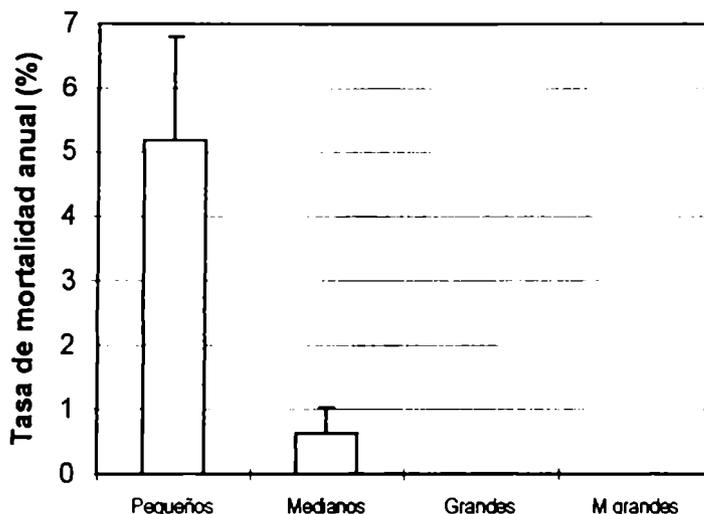


Figura 40 : Tasas de mortalidad por tamaño de planta

En la Figura 40 se puede observar que las tasas de mortalidad se concentran en las clases de tamaño menores. Alrededor de un 5% de estas plantas mueren. La mortalidad aumenta en años secos, pero la diferencia no es significativa (no se muestran los datos separados por años en esta figura).

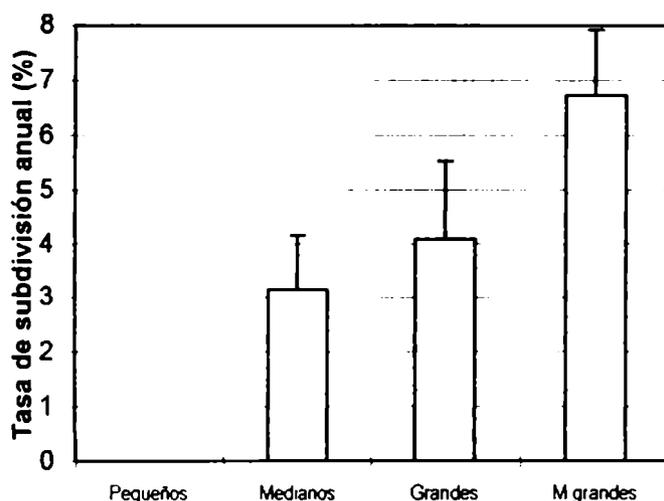


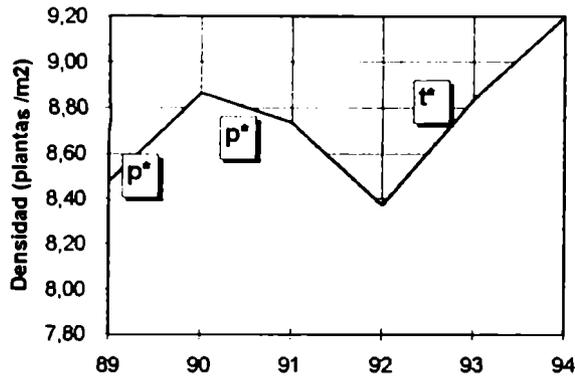
Figura 41 : Tasas de subdivisión, en porcentaje, para los distintos tamaños de plantas

La tasa de subdivisión aumenta con el tamaño de las plantas (Figura 41). Las plantas pequeñas no producen nuevos individuos por este proceso de reproducción

asexual. Por el contrario, hasta el 8% de las plantas grandes se subdividen, generando al menos una (o a veces más) plantas adicionales. Este proceso se acentúa en años secos.

Número de plantas.

Figura 42 Evolución del número de individuos (plantas/m²) en el ensayo



El número de plantas en el ensayo no cambia marcadamente. En la Figura 42 se observa que el número medio sigue un patrón inverso al de la biomasa, con una tendencia a crecer en años secos, y a decrecer en 1992, año en el cual se registró la mayor productividad. En los perfiles de ANOVA se observa que el único cambio significativo anual fue el aumento en el número de individuos registrado entre 1992 y 1993. La interacción con el pastoreo resultó significativa en los períodos

89-90 y 90-91. En el primero se produjo un aumento en el N poblacional por subdivisión únicamente en el tratamiento de alta carga, y en el segundo, una fusión de plantas en el mismo tratamiento (ver también la Figura 43 y la Tabla 8). En ambos casos los tratamientos de baja y clausura se mantuvieron con pocos cambios.

Tabla 20: ANOVA de mediciones repetidas para el número de plantas

Factor	F	P
Tiempo	3.86	0.0081
Tiempo * pastoreo	2.65	0.0191

A pesar de que el número de individuos no cambió mucho a lo largo de la experiencia, el ANOVA de la Tabla 20 indica que hubo un cambio significativo a lo largo del tiempo, y que el pastoreo interaccionó significativamente también. En la Tabla 22 se detallan los procesos demográficos que explican estas variaciones.

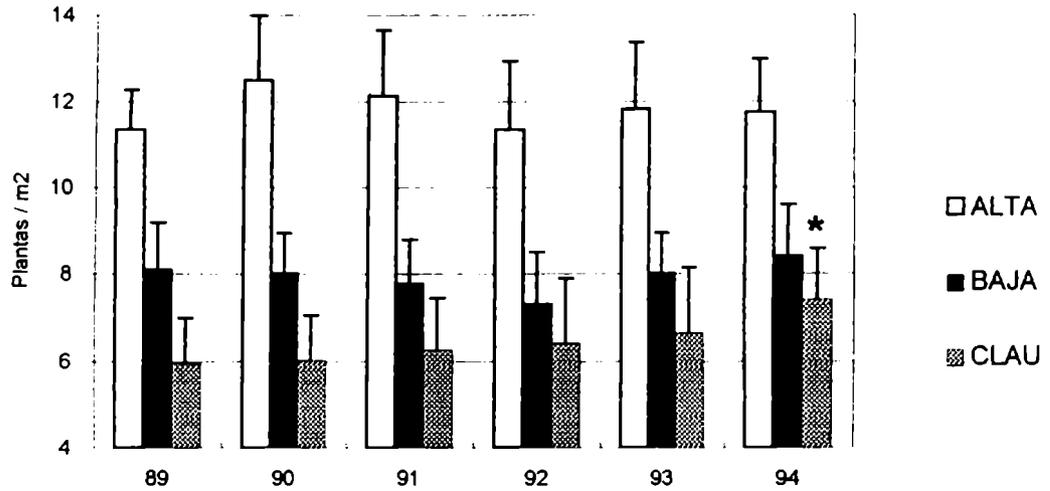


Figura 43: Numero de plantas (medias + error típico). El asterisco indica que en el tratamiento de clausura el número de individuos aumentó significativamente entre 1989 y 1994

La densidad de individuos fue diferente entre los tratamientos. Se registraron más plantas en las parcelas sometidas a altas cargas, un número intermedio en las que reciben baja carga y un mínimo en condiciones de clausura.

Tabla 21: ANOVA de mediciones repetidas para el número de individuos por tratamiento para todos los años (general) y contraste de los valores iniciales (89) y finales (90)

	General		89 vs 90	
	F	P	F	P
Alta	1.47	0.2815	0.89	0.444
Baja	7.1	0.0045	1.23	0.3828
Clau	6.04	0.0079	19.00	0.0488

En el contraste de los números poblacionales iniciales y finales por tratamiento (Tabla 21) se observaron cambios significativos únicamente en la clausura. En este tratamiento se incrementó el número de individuos presentes. Como ya se discutió en el caso del tamaño de las plantas, este efecto se debió probablemente a la subdivisión de grandes individuos de *F. gracillima* por competencia de otras especies



Resumen de los procesos demográficos

Tabla 22: Análisis de los procesos demográficos

a) Numero de individuos por tratamiento

Tratamiento.	89	90	91	92	93	94	Media trat.
Alta	147	162	157	147	153	152	153
Baja	105	104	101	95	104	109	103
Clausura	77	78	81	83	86	96	83,5
Media anual	104,5	108,5	107,5	104,25	109	112,75	113,17

b) Variación en el número

Tratamiento.	89-90	90-91	91-92	92-93	93-94	Tasa anual
Alta	10.20	-3.09	-6.37	4.08	-0.65	0.653
Baja	-0.95	-2.88	-5.94	9.47	4.81	0.786
Clausura	1.30	3.85	2.47	3.61	11.63	4.691
Media anual	4.559	-1.453	-4.130	5.538	4.082	1.717

c) Numero de plantas que mueren (%)

Tratamiento.	89-90	90-91	91-92	92-93	93-94	Tasa anual
Alta	0.68	1.23	0	2.04	4.58	1.697
Baja	0.95	2.88	0	1.05	0	0.982
Clausura	0	2.56	1.23	1.20	2.33	1.481
Media anual	0.608	2.035	0.295	1.538	2.624	1.166

d) Numero de plantas que se incorporan por subdivisión (%)

Tratamiento.	89-90	90-91	91-92	92-93	93-94	Tasa anual
Alta	10.88	0.62	0.64	6.12	3.92	4.308
Baja	0.95	0.96	0	10.53	4.81	3.340
Clausura	1.30	6.41	6.17	13.95	13.95	6.667
Media anual	5.471	2.035	1.77	7.077	6.706	4.010

e) Número de plantas que desaparecen por fusión (%)

Tratamiento.	89-90	90-91	91-92	92-93	93-94	Tasa anual
Alta	0	2.47	7.01	0		1.958
Baja	0.95	0.96	5.94		0	1.572
Clausura	0	0	2.47	0	0	0.494
Media anual	0.304	1.453	5.605	0.000	0.000	1.127

f) Número de plantas que se incorporan por semilla (%)

Tratamiento.	89-90	90-91	91-92	92-93	93-94	Tasa anual
Alta	0	0	0	0	0	0.000
Baja	0	0	0	0	0	0.000
Clausura	0	0	0	0	0	0.000
Media anual	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000



Modelo matricial

Tabla 23: Autovalores dominantes y R poblacionales asociados para cada tratamiento

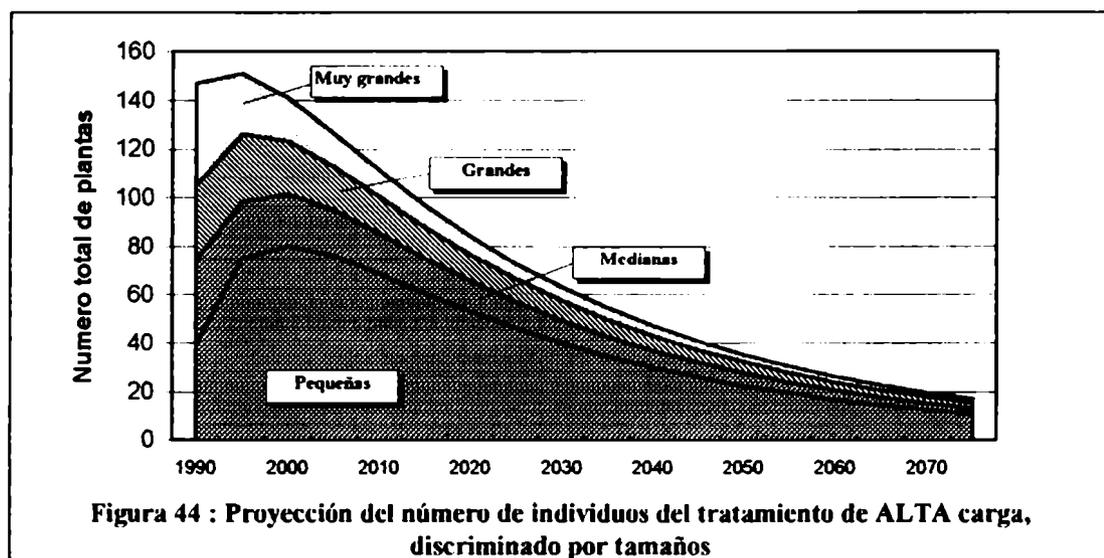
	ALTA	BAJA	CLAU
Autovalor derecho	-0.136	-0.026	0.027
R poblacional	0.873	0.974	1.027

Dado que no se observó establecimiento de semillas en ningún caso, se dejó de lado la primer fila de la Matriz de Leslie, que corresponde en los casos en que existe la reproducción sexual a

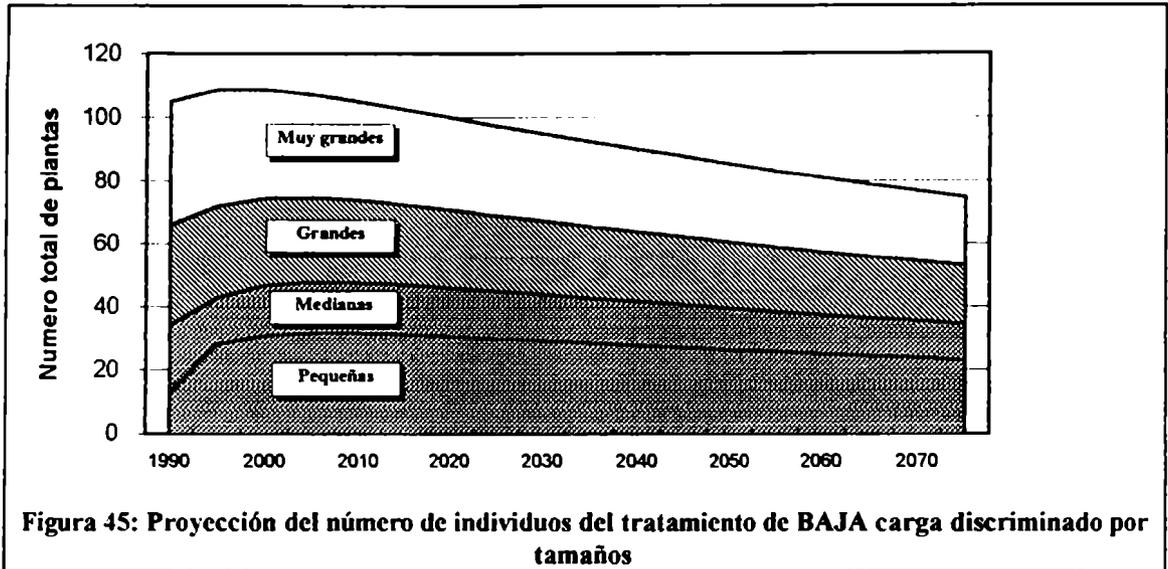
los niveles de semillas en el suelo y las fecundidades de cada clase de tamaño. La matriz resultante describe el comportamiento de los procesos de crecimiento vegetativo exclusivamente

La Tabla 23 muestra los autovalores dominantes y los R poblacionales asociados para las matrices combinadas (1989-1994).

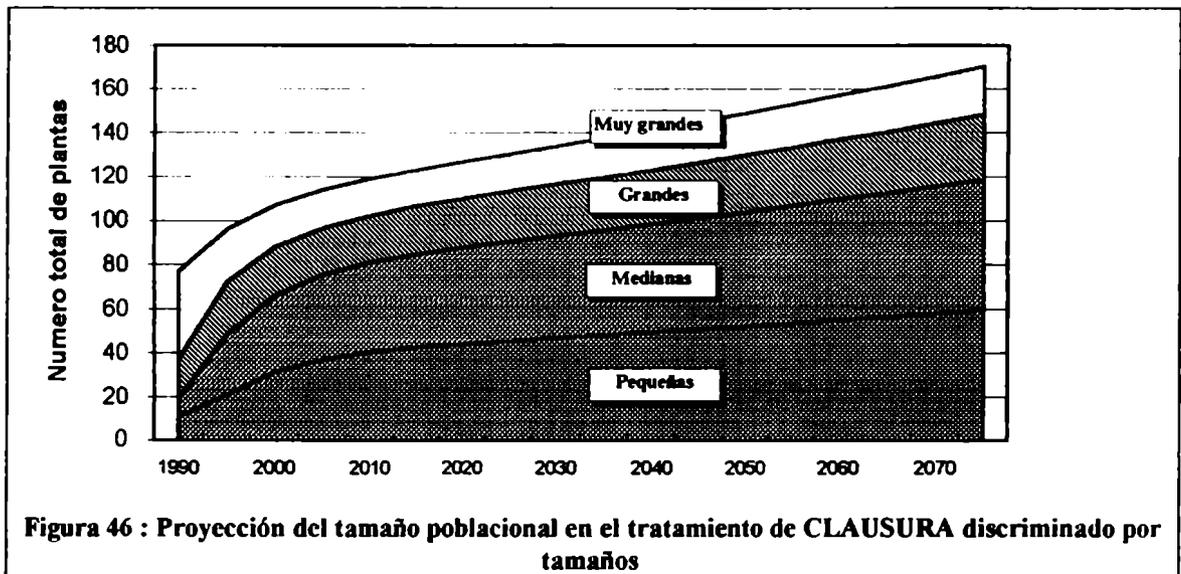
En el tratamiento de Alta carga el autovalor es negativo, con un R poblacional menor a uno. La proyección de esta matriz se muestra en la Figura 44. La breve etapa inicial de crecimiento en el número de individuos se explica por los activos procesos de subdivisión, que se detienen a medida que los individuos grandes desaparecen. Luego, el número poblacional comienza a decaer rápidamente, y en menos de treinta años un 50% de los individuos desaparecen.



En el caso del tratamiento de baja carga, el autovalor dominante es también negativo, aunque su magnitud es menor, y su R poblacional más cercano a la unidad. En el análisis de proyección de la Figura 45 se observa que con estos parámetros la población se mantiene en el largo plazo, con una pérdida de alrededor del 5% en 30 años.



La matriz de transición de la clausura tiene un autovalor dominante positivo (0.027), y un R poblacional de 1.02. La proyección se muestra en la Figura 46. La población tiende a crecer, y el número de individuos se incrementa en un 50% en treinta años.



El análisis del autovector derecho de las matrices permite evaluar la estructura estable de edades de las poblaciones (Caswell, 1989). Como puede verse en la Figura 47, en una población estable en el tratamiento de alta carga, alrededor de un 60% de los individuos serían pequeños. Las proporciones son más equitativas en el tratamiento de baja carga, que conservaría más de la mitad de sus individuos grandes y muy grandes. En la clausura se observa que los procesos de subdivisión de plantas muy grandes observados en los últimos años llevarían en el futuro a una situación intermedia, con dominancia de plantas medianas y pequeñas.

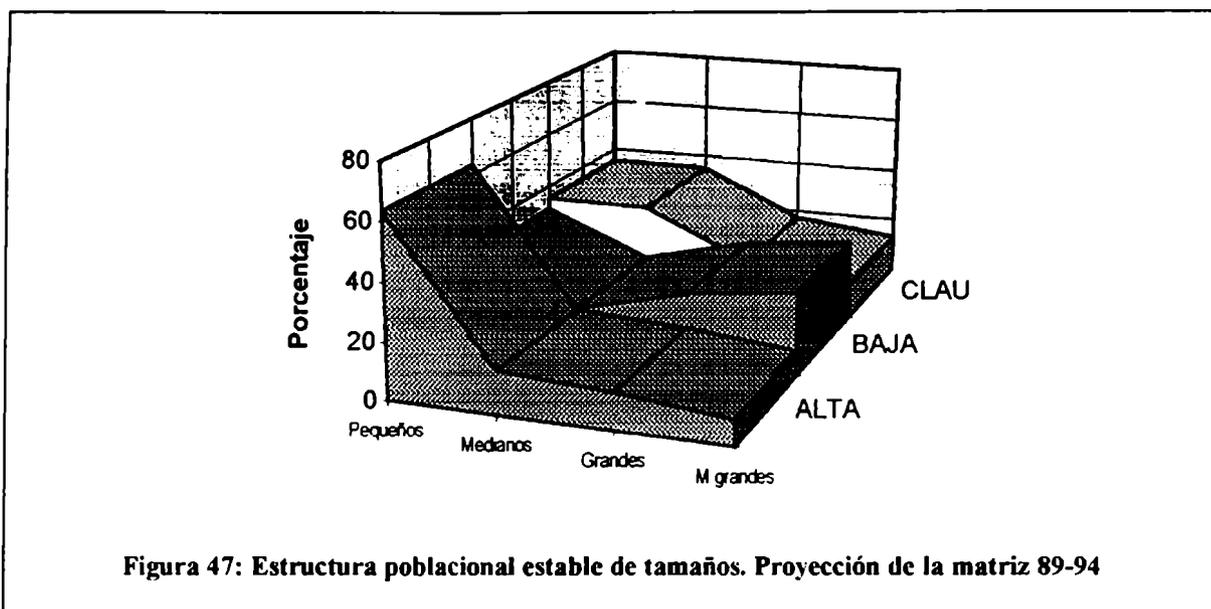


Figura 47: Estructura poblacional estable de tamaños. Proyección de la matriz 89-94

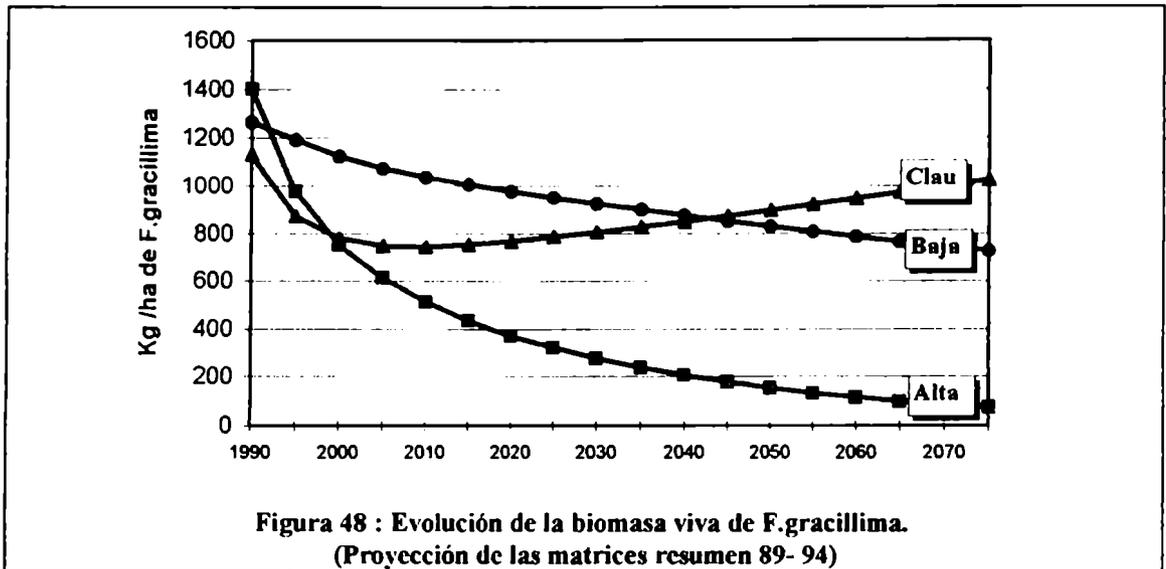
Tabla 24: Autovectores izquierdos (valores reproductivos) de cada clase tamaño de plantas

Tamaño de las plantas	ALTA	BAJA	CLAU
Pequeñas	0.133	0.140	0.142
Medianas	0.171	0.219	0.210
Grandes	0.287	0.275	0.254
Muy grandes	0.408	0.367	0.394

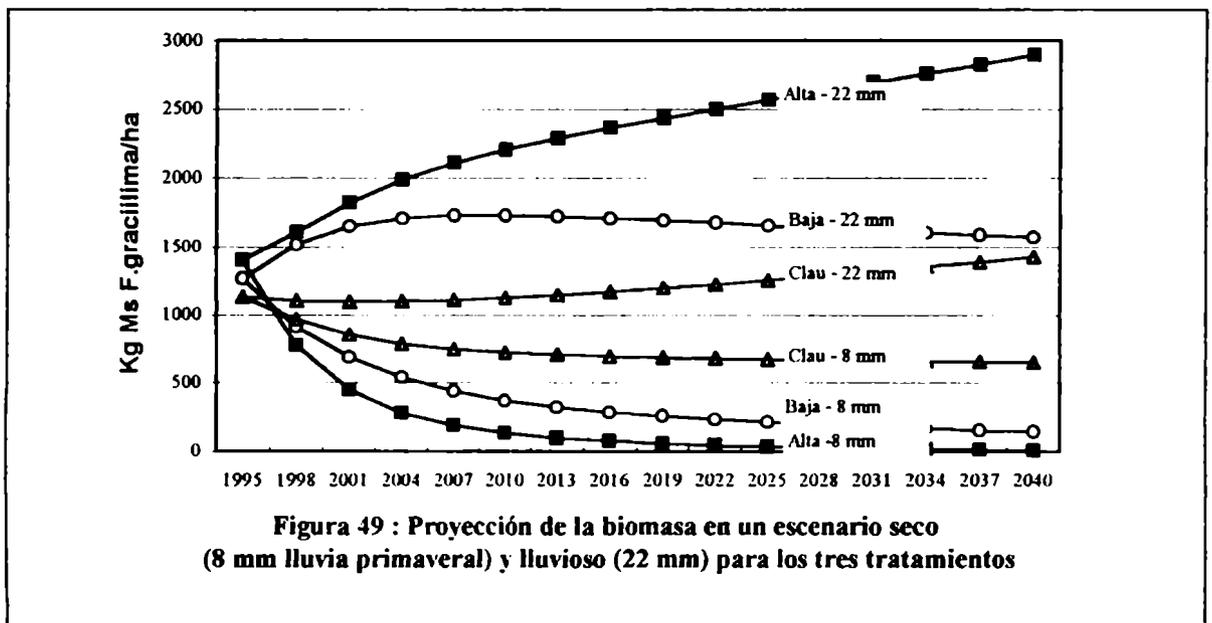
El autovector izquierdo de las matrices se relaciona con el valor reproductivo de cada clase. Se pueden analizar sus valores de los tratamientos no difieren cualitativamente en este aspecto. Como podría esperarse para un modelo basado en la reproducción

vegetativa, el valor reproductivo aumenta linealmente con el tamaño, ya que las clases mayores tienen más posibilidades de subdividirse y sufren tasas de mortalidad menores.

La proyección de la biomasa de *F. gracillima* se realizó a partir del número de individuos por clase y al peso promedio de esas plantas, y se muestra en la Figura 48. Puede verse una acelerada pérdida en el tratamiento de alta carga, que en el término de 30 años desciende a menos de 400 kg/ha. El tratamiento de baja carga pierde biomasa paulatinamente, pero el nivel se mantiene por arriba de los 1000 kg/ha en los primeros 30 años. En la clausura se observa una pérdida inicial, seguida por una recuperación en el largo plazo. Esta proyección indica que, a pesar de que los indicadores a escala de comunidad no permiten suponer una disminución de cobertura bajo cargas altas de pastoreo, en los individuos se acumulan cambios de tipo estructural que en el largo plazo influyen en la posibilidad de subsistencia.



Las matrices de transición que se utilizaron para la proyección de la Figura 48 incluyen la gama de condiciones climáticas imperantes en el ensayo en los cinco años estudiados. Sin embargo, el comportamiento de la población varía drásticamente de un año a otro, de acuerdo a las precipitaciones. En la Figura 49 hemos realizado proyecciones de las matrices correspondientes a los años de primaveras secas (89-90,92-93 y 93-94) y húmedas (90-91 y 91-92) para los tres tratamientos.



Es evidente que la población tendría serias dificultades para mantener su cobertura en escenarios secos. Por el contrario, en años húmedos la cobertura se mantendría o aumentaría. Los resultados de la proyección difieren cualitativamente en los distintos tratamientos.



En hábitats secos los tratamientos con alta carga pierden rápidamente su cobertura de coirones, mientras que en condiciones más húmedas muestran una mayor productividad, y acumulan más biomasa que las parcelas con poco pastoreo.

En la clausura se mantiene la cobertura estable, a pesar de las variaciones climáticas. Este tratamiento no es capaz de responder con pulsos de productividad en años favorables, pero sus poblaciones no desaparecen en condiciones de sequía.

El tratamiento de baja carga tiene una respuesta intermedia. Sus poblaciones no desaparecen completamente, aún luego de varios años secos, y son más productivas en años húmedos.



DISCUSIÓN

El diseño de la experiencia.

El ensayo de pastoreo de Moy Aike Chico, el primer sistema experimental de pastoreo que se ha prolongado por más de diez años en la Patagonia, no incluye verdaderas repeticiones de los tratamientos. Nuestras unidades experimentales (ya sea parcelas, líneas de tendencia, o plantas individuales) constituyen por lo tanto pseudorreplicaciones (Hurlbert 1984). Se realizó por consiguiente un tratamiento especial de los datos: Se eliminaron las pruebas de hipótesis entre tratamientos, y las comparaciones se realizaron mediante métodos descriptivos como lo sugiere Hurlbert (1984). Las evaluaciones de cambios de cobertura dentro de cada tratamiento se hicieron mediante anova de mediciones repetidas, evitando las comparaciones entre tratamientos. Se utilizaron también métodos multivariados descriptivos como el Análisis de Componentes Principales para la evaluación de tendencias.

Existe una tendencia general en la comunidad estudiada a aumentar cobertura.

El cambio florístico observado a nivel de comunidades no corresponde a las hipótesis de degradación por pastoreo. Por el contrario, y sobre todo en los primeros años, se registró en todos los tratamientos un incremento de la cobertura vegetal total. Bajo altas cargas *F.gracillima* aumentó su cobertura, ligera pero significativamente. No se registró tampoco el vigoroso proceso de arbustización que se esperaba.

El análisis de componentes principales permite reinterpretar estas observaciones. El desplazamiento de los censos de clausura hacia la parte positiva del componente I, refleja una tendencia al aumento de la cobertura de gramíneas, la disminución del suelo desnudo, y en general al mejoramiento de la "condición" del pastizal. Este desplazamiento se repitió en los monitores de los tratamientos de cargas bajas y moderadas. En términos del esquema de Estados y transiciones para la Estepa Magallánica Seca (Oliva y Borrelli, 1994), la tendencia sería la esperada en una transición T4, con un aumento en la cobertura de pastos cortos y hierbas, asociado a un aumento moderado de *F.gracillima*, sin disminución de cobertura de subarbustos. Esta tendencia podría explicarse como un cambio sucesional impulsado por la "atracción del climax". Sin embargo, y suponiendo que E I fuera el estado "climax", puede verse que la trayectoria que sigue el pastizal es más bien hacia el estado alternativo E III. Es muy difícil desalojar en estos coironales con subarbustos y pastos cortos a las plantas leñosas ya instaladas.

Podría haber un proceso a escala mayor a nivel espacial o temporal que explique la tendencia general al aumento de cobertura en todos los tratamientos, incluyendo a los de alta carga animal. Senft et al (1987) destacan la estructura jerárquica de los ecosistemas, que hace que la respuesta de un organismo no se limite a procesos de un solo nivel. La incorporación del estudio de patrones de nivel jerárquico superior puede explicar comportamientos anómalos (Friedel, 1994). Una posibilidad sería que la respuesta de la vegetación a un ciclo climático favorable de mediano plazo. Sin embargo, el análisis de los registros de largo plazo del aeropuerto de Río Gallegos permitiría descartar esta



posibilidad. Es más probable que los pastizales del ensayo hayan recibido históricamente una carga animal muy superior a la media regional. El ensayo se instaló en un potrero de 5000 ha que puede considerarse típico para la zona, sin embargo, las 100 hectáreas que abarca estaban en las cercanías de un bebedero para consumo. Es posible que los animales hayan pastoreado más intensamente el área circundante al molino, en un efecto conocido como de "piosefera". La delimitación de los potreros, en 1986 podría haber disminuido la carga efectiva animal, aún en el caso del tratamiento de alta, que tiene una carga 75% superior a la media de la estancia, desatando la tendencia al aumento de la cobertura vegetal.

Con altas cargas animales el pastizal se mantiene en un estado estable.

Contra todo lo esperado, no se observó la esperada transición T5 en el tratamiento de alta carga. Este se mantuvo oscilando alrededor de un estado estable (E II), probablemente porque la carga animal aplicada no fue suficiente para abandonar su dominio de atracción. Es posible también que la transición hacia estados más degradados implique una combinación particularmente desfavorable de pastoreo intenso y años secos que no se produjo en el ensayo. El pastizal dominado por *F.gracillima* no parece ser un sistema frágil, que pueda ser fácilmente modificado y degradado hacia una estepa dominada por subarbustos.

La producción de semillas está controlada por las lluvias de primavera.

La oscilaciones en la cantidad de semillas producidas pueden explicarse por las lluvias en períodos críticos, ya que éstas controlan en forma casi exclusiva la asimilación de carbono en ambientes áridos y semiáridos (Noy Meir, 1973). En la Estepa Magallánica las diferencias entre un año "bueno" y "malo" no obedecen a la lluvia total anual, que incluye la precipitación invernal (que no tiene efecto por encontrarse las plantas en letargo, y probablemente se pierde por percolación profunda en el momento del deshielo) ni a las precipitaciones estivales (que son relativamente constantes), sino a las lluvias de primavera tardía (octubre- noviembre). Estas precipitaciones, que oscilaron en un rango de entre 2-65 mm, con un coeficiente de variación del 88%, controlaron la cantidad y calidad de semillas producidas. La regulación actuó probablemente en dos niveles: en la etapa de activación de primordios florales, y la regulación del porcentaje de los óvulos que maduran para producir semillas. La combinación de ambos mecanismos produjo oscilaciones en la fecundidad de alrededor de tres ordenes de magnitud.

Aún en los años más favorables, una tercera parte de las flores fueron incapaces de producir semillas. Estas pérdidas no son inusuales, ya que Wiens (1984) estimó que aproximadamente la mitad de las flores de plantas perennes de un amplio rango de hábitats son estériles. Existen una serie de factores de mortalidad pre-dispersión que hacen que la etapa que va desde la formación del óvulo hasta la dispersión de la semilla sea una de las más azarosas del ciclo de vida de una planta (Fenner 1985). Una parte de los óvulos podría haber abortado por una polinización incompleta, aunque esto parece a primera vista improbable en una especie anemófila dominante en la comunidad, a menos que una proporción importante de los individuos hayan florecido fuera del período de antesis general. Las causas más probables de la abundancia de flores vanas sería:

- 
- La regulación de número de óvulos que desarrollan acuerdo al nivel de asimilados podría ser el principal proceso de control en *F.gracillima*, de un modo similar al descrito por Stephenson (1980) en *Catalpa speciosa*, una especie que produce sistemáticamente más flores que frutos, y que aborta un número variable de óvulos antes de completar el 10% de su desarrollo, de acuerdo al nivel de nutrientes disponible. Los óvulos que se desarrollan podrían ser aquellos que fueron polinizados primero, actuando tempranamente como “sumideros” para los asimilados. A pesar de que la producción en exceso de estructuras florales parece un proceso poco eficiente, considerando que la señal ambiental (octubre - noviembre) es previa al desarrollo de las flores (que comienza en diciembre), debe tenerse en cuenta que aún las flores que abortan generalmente logran completar la antesis, y podrían participar en la polinización de las que logran desarrollar semillas (Fenner, 1985).
 - La predación de óvulos inmaduros por insectos puede ser otro factor importante. Louda et al, 1989, controlaron los insectos de poblaciones de *Cirsium canescens* y demostraron pérdidas por herbivoría de alrededor del 60%. Los daños producidos por los insectos en *F.gracillima* son fácilmente detectables, ya que perforan las glumelas, y fueron más importantes en los años de mayor fecundidad: alrededor del 33% en el verano 1992-93. Este efecto de concentración de predadores cuando la densidad de frutos es alta es bien conocido (Jansen, 1971).
 - Existe un porcentaje residual de flores que no se desarrollan pero que no muestran signos de predación, y que se encuentran en cañas vigorosas, rodeadas de flores que completaron exitosamente el llenado de cariopses. En este caso podrían existir combinaciones letales de genes tal como lo sugiere Wiens (1984), que interrumpen el desarrollo antes o después de la fertilización.

Las semillas germinan masivamente en otoño .

Los porcentajes de germinación oscilaron entre el 68 y el 96% en laboratorio, con mejores rendimientos aún en condiciones de campo. Deffossé y col (en prensa) estudiaron la germinación de *F.pallescens*, y encontraron los mayores porcentajes (de entre el 97 y el 99%) a 10 C, con suelos de alrededor del 16% de humedad, condiciones típicas del otoño en la mayor parte de la Patagonia, que se repiten en primavera temprana. En este período se podría producir un segundo ciclo de germinación, pero estas plántulas nacidas tendrían menores probabilidades de desarrollar su sistema radicular antes de la sequía de primavera tardía y verano. Soriano (1960) estudió la germinación de las plantas dominantes en la Patagonia, y llegó a la conclusión de que la mayor parte de los “coirones”: *Stipa spp*, *F.pallescens*, *Bromus sp* y *Hordeum sp*. son especies “indiferentes”, que germinan en un amplio rango de temperaturas. *F.gracillima*, junto con *Poa ligularis* y *Agropyron remotifolium* fueron clasificadas en ese estudio como especies “mesotermicas”, ya que no germinan a temperaturas extremas. Observó también que todas estas gramíneas germinarían en masa en las condiciones naturales de la estepa patagónica, incluso en años secos, dando lugar a bancos de semillas temporarios, que serían un inconveniente para la regeneración de áreas degradadas.



Los porcentajes de germinación observados en otoño para las bolsas de malla de nylon en el campo coinciden con los de laboratorio. El año 1989 fue una excepción, ya que la germinación se retrasó, probablemente por un otoño muy seco y un invierno temprano. En todo caso, no hubo evidencias de germinación posterior a este primer evento, y las pocas semillas que aún estaban vivas fueron atacadas paulatinamente por hongos y predadores del suelo, aún en las condiciones protegidas de las bolsas. Al cabo de un año en el suelo, ninguna de las muestras recuperadas contuvo semillas aptas para la germinación. Estos resultados corresponden con un banco transiente de tipo I, típico de hábitats de stress por sequía estacional y predecible (Thompson y Grime, 1979) en los cuales las semillas se pierden rápidamente por germinación en cuanto se producen las condiciones apropiadas, y permanecen viables en el suelo solamente durante el verano y otoño. La ausencia de mecanismos de dormición en *F.gracillima* había sido observada por Soriano (1960), en el género *Festuca* por Thompson (1987), y para las gramíneas perennes en general por varios autores (Fenner, 1985), y resulta un serio limitante para reestablecimiento de áreas degradadas, ya que, en el caso de producirse, la regeneración por semilla dependería de la dispersión de propágulos desde las poblaciones vecinas. Kemp (1983) señala que las plantas perennes de larga vida, tienen una dependencia mínima en los bancos de semilla para su regeneración. Es probable que *F.gracillima* y otras plantas perennes de ambientes áridos estén protegidas de la incertidumbre climática por su larga vida, y no por la acumulación de semillas en dormición (Beatley 1980).

Las diferencias en el tamaño de las semillas cosechadas en distintos años son sorprendentes si tenemos en cuenta que este caracter es usualmente considerado uno de los menos plásticos de las plantas (Harper, 1977), aunque en algunas especies como *Chenopodium rubrum* (Cook, 1975) o la jojoba *Simmondsia chinensis* (Wardlaw y Dunstone, 1984) muestra una mayor variación en relación con las condiciones de crecimiento de los progenitores. El peso podría influir en las posibilidades de establecimiento de las sucesivas cohortes, ya que este caracter se correlacionó significativamente con el % de germinación. Las semillas mas grandes tienen además mejores posibilidades de desarrollar sistemas radiculares apropiados en períodos de crecimiento corto (Black, 1957, 1958) o de germinar de mayores profundidades.

La predación causa importantes pérdidas de semillas.

Una combinación de predadores, probablemente pájaros granívoros, que se instalan a partir de septiembre y hasta fines de marzo, roedores y edentados, eliminó un 60% de la semilla entre la dispersión y la primavera. Un porcentaje adicional de las semillas que se recuperaron del suelo había sufrido el ataque de hongos, insectos, u otros agentes patógenos. La combinación de estos factores hizo que apenas un 10% de la semilla ingresada al banco se observara germinada en los relevamientos de banco de semilla en la primavera temprana. Estos niveles de predación no son inusuales, y coinciden con los que obtuvieron en *Festuca pallezens* Bertiller y Coronato (1994): 20-90% en sitios planos y 5-15% en laderas. En los desiertos de Norte América las pérdidas por roedores y hormigas oscilan entre el 30 y el 95% (Brown et al, 1979, Davidson et al 1985), y son elevadas también en pastizales perennes (Platt 1976) y anuales (Brorchert y Jain 1978). La semilla de *F.gracillima* es grande en comparación con la de otras especies de la comunidad, y



podría ser activamente seleccionada ya que los propágulos de especies dominantes de gran tamaño son susceptibles a la predación. (Louda 1989, Brown y col 1979),

La primera primavera es la etapa crítica de la vida de las plántulas.

Después de la germinación las semillas entraron en una etapa de latencia y pasaron el primer invierno con mortalidad prácticamente nula, a pesar de las temperaturas muy bajas (de hasta -20 C en algunos casos). Las bajas mortalidades invernales, aún en climas rigurosos han sido observadas en especies de *Plantago*, en Ontario, Canadá (Hawthorn 1973, citado por Harper 1977). Al descongelarse el suelo, generalmente a mediados de agosto, comenzó una etapa en la cual se registraron simultáneamente las mayores tasas de crecimiento y mortalidad. Esta asociación es común en las plantas de un amplio rango de ambientes, (Sarukhan 1973, Harper 1977, Fenner 1985), y resultaría no solamente de las condiciones ambientales, sino de la liberación de la carga genética y de competencia con las otras plántulas. En los años secos, sin embargo, todas las plántulas murieron en el lapso de dos meses. Humano y col (1995) compararon la supervivencia de especies nativas e introducidas sembradas en surcos en Moy Aike Chico, y observaron también mortalidad total de *F.gracillima* y *Poa dusenii*. Llegaron a la conclusión de que el relativo éxito de especies introducidas tales como Hycrest (híbrido artificial entre *Agropyron cristatum* x *A. desertorum*), que obtuvo porcentajes de establecimiento de hasta el 20% a los dos años, se debió al rápido crecimiento de los sistemas radiculares en la primavera temprana. La desecación del suelo de acuerdo al balance hídrico general del ambiente puede no ser un indicador apropiado del microambiente de las plántulas: Bertiller y col (1996) simularon las condiciones de sequía del pastizal subandino en laboratorio, y encontraron una mortalidad del 35% para las plántulas de *F.pallescens*. Sin embargo, cuando la siembra se realizó en condiciones naturales, la mortalidad fue también total. Atribuyeron estos resultados a la diferencia entre las condiciones de laboratorio y las de los micrositos ocupados por las plántulas. Las semillas tienden a agruparse cerca de los coirones, un microsito en el cual existe competencia local de raíces de gramíneas adultas ya establecidas (Soriano y Sala, 1986). El viento seca rápidamente las capas muy superficiales del suelo que son las que ocupan los incipientes sistemas radiculares de las plántulas (Coronato y Bertiller 1996), y tiene además efectos mecánicos sobre los tejidos por acción directa, por impacto de partículas en suspensión y saltación, y por su efecto en el aumento de la evapotranspiración.

El crecimiento de las plántulas que sobreviven es muy lento

En años más favorables algunas plántulas lograron sobrevivir hasta que las lluvias del verano les permitieron afianzarse, en porcentajes similares entre las cohortes, de alrededor del 6%. Una vez superada esta etapa, las plántulas comenzaron un período de crecimiento muy lento, incorporando aproximadamente una hoja cada dos meses de vida. La mortalidad fue baja, con ritmos estacionales que produjeron mayores pérdidas en la segunda y tercer primavera. La curva de supervivencia de estas plántulas ajustó a una función exponencial negativa, característica de la fase juvenil de muchas especies, ya que la probabilidad de morir fue disminuyendo a medida que las plantas se desarrollaron (Harper, 1977). Dos de



las cohortes se estabilizaron en una supervivencia de alrededor del 3% en el largo plazo, mientras que la otra sufrió una mortalidad gradual pero constante hasta que desapareció

El tamaño de estas plantas a los tres años era de alrededor de las 15 hojas, y al quinto año ninguno de los pocos sobrevivientes había florecido por primera vez. Estas bajas tasas de crecimiento se comparan con las que Ries y Svejcar (1991) registraron en plántulas de *Agropyron desertorum* y *Bouteloa gracillis* sembradas en las condiciones de campo de Dakota del Norte. Las plántulas se consideraron autotróficas para el día 46 después de la siembra (período en el cual recibieron aproximadamente 76 mm de lluvia), y en ese lapso *A. desertorum* había desarrollado 4 hojas, y *B. gracillis*, 6. Los mayores períodos de crecimiento vegetativo, y la muerte de individuos que nunca florecieron han sido observados repetidamente en estudios de especies herbáceas perennes (Antonovics, 1972), y para Harper (1977) son evidencias del stress que sufren en su medio natural. Con estas tasas de crecimiento es muy poco probable que una planta de porte se afiance a partir de semillas.

El pastoreo no interfiere directamente en la reproducción sexual.

La única etapa de la reproducción sexual que parece sensible al pastoreo es la producción de cañas florales. En los dos últimos años de la experiencia la fecundidad máxima se obtuvo bajo pastoreo leve, mientras que la clausura y el tratamiento de alta carga mostraron una reducción de entre el 70 y un 40%. Este efecto podría deberse en parte al pastoreo directo de las estructuras reproductivas, unido al menor vigor de las plantas del tratamiento de alta carga, que disminuyeron su tamaño significativamente en los últimos años. Sorprendentemente, en los procesos subsiguientes: maduración de los óvulos, dispersión, predación de semillas aérea y subterránea, germinación, establecimiento, supervivencia y crecimiento de plántulas, no se registraron diferencias significativas entre los tratamientos. Las cargas utilizadas, en condiciones de pastoreo continuo no produjeron un daño importante de las flores ni disturbios a nivel de micrositio (pisoteo, remoción) para las plántulas. Con cargas instantáneas más altas es posible que se produzca mortalidad de plántulas por pisoteo, como las observadas por Salihi y Norton (1987).

La reproducción por semilla es un proceso lento e improbable en este ambiente.

Las importantes pérdidas en las etapas sucesivas desde el óvulo hasta la plántula, y en especial, la gran mortalidad de las plántulas en las etapas críticas de sequía de primavera, hacen que la reproducción sexual sea muy azarosa. Nuestras estimaciones indican que en el caso de primaveras con más de 20 mm de precipitación (ocurren en la mitad de los años), podría esperarse un reclutamiento de alrededor 1 - 4 plántulas de 5 hojas /m² al primer año, que se reducen a 0,7 a 1,25 plántulas de 15 hojas/ m² a los tres años.

¿Porque produce *F. gracillima* año a año una lluvia de semillas que puede superar los 1000 propágulos por m², y que están destinadas, en su mayor parte, a morir?. El proceso aparece como un esfuerzo que consume una parte importante de la productividad anual con resultados muy aleatorios. La improbable dinámica de la reproducción sexual contrasta con los activos procesos demográficos relacionados con el crecimiento y la subdivisión, que son los que regularon en última instancia el número de individuos en la población. Sin



embargo, el mantenimiento de los números poblacionales es solamente una de las funciones de la semilla. Estas pueden además actuar como agentes de dispersión, para colonizar áreas nuevas, o recolonizar áreas degradadas., y mantener la diversidad genética, una cualidad importante en una población que aparentemente basa su persistencia en forma casi exclusiva en la reproducción clonal. Tamm (1972) monitoreó una población de *Primula veris*, una hierba perenne que se reproduce vegetativamente, en parcelas permanentes desde 1943 hasta 1971, y encontró que había perdido cerca del 18% del total de su diversidad genética por muerte de individuos, mientras que había ganado un 6% por incorporaciones por semilla. Llegó a la conclusión de que desde un punto de vista genético la población se estaba empobreciendo, a pesar de su vida media muy larga. A pesar de que la capacidad de dispersión y recolonización del espacio de las semillas de *F.gracillima* parece muy reducida, un reclutamiento ocasional por semilla podría resultar una importante inyección de variabilidad genética a la población.

Por otro lado, *F.gracillima* es una especie que muestra poca diversidad fenotípica en general (Oliva y col, 1988), y en particular, no modifica el número de espiguillas por panoja, o de antecios por espiguilla en todo su rango de distribución, que abarca ambientes como las costas del Canal de Beagle, con más de 500 mm de precipitación, hasta las áridas estepas de la región de la Mata Negra (Borrelli, 1988), que reciben cerca de 150 mm anuales. Las poblaciones estudiadas en Moy Aike Chico, con 170 mm de precipitación, corresponden sin duda a un ambiente marginal para la especie Burgos (1985) realizó una clasificación de la vegetación esperada por los tipos bioclimáticos en el sur de Santa Cruz. Según la clasificación de Budyco (1956) el clima del sitio Santacrucense daría lugar a una vegetación de transición entre "Estepa" y "Semidesierto". Utilizando el método de Thornthwaite- Hare (1955), estaría en la norma del "Desierto", y con el método Burgos (1959) el clima correspondería a un "Desierto arbustivo". En todos los casos, queda claro que las condiciones climáticas actuales en el sitio Santacrucense son marginales para el desarrollo de estepas gramíneas. Considerando que la vida de los individuos de gramíneas perennes podría superar los cientos de años (Harbered 1962), estas comunidades podrían ser relictos establecidos en condiciones más favorables, que se mantienen por los eficientes procesos de reproducción vegetativa (Harbered, 1961), realizando año a año un esfuerzo reproductivo establecido genéticamente en áreas en donde la reproducción de semillas sea un proceso más exitoso.

En las parcelas permanentes no se establecieron nuevas plantas por semilla

Ninguna plántula proveniente de semilla colonizó los espacios vacíos entre los coirones establecidos en las parcelas permanentes, y tampoco se observaron plántulas de *F.gracillima* dentro de los coirones adultos. Los individuos al comienzo de la experiencia fueron marcados, para distinguirlos de las nuevas generaciones, que esperábamos fueran estableciéndose en cada primavera. Sin embargo, todos los individuos que se observaron en el último año tenían un clavo marcador numerado, o bien provenían de la subdivisión de plantas mayores, un proceso que se comprobó fácilmente en el estudio de fotos seriadas.

La ausencia de plántulas, luego de cinco años de observaciones, ni siquiera a las bajas densidades esperadas de acuerdo a nuestras estimaciones, y la falta de colonización de *F.gracillima* otros ambientes más favorables, como pasturas abandonadas en Tierra del



Fuego (Collantes y Boffin Lissin 1993), hacen pensar en factores de mortalidad adicionales que no fueron contemplados en esta reconstrucción del ciclo de reproducción sexual. En particular, parecen problemáticas las estimaciones de supervivencia, que se realizaron en base a las semillas sembradas en bolsas de malla de nylon. La distribución al azar determinó que muchas de ellas se localizaran en parches de suelo desnudo, un sitio que resulta muy improbable para una semilla en la realidad, debido a la intensa redistribución que realiza el viento. Estos "sitios seguros" artificiales, alejados, resultaron los de mejor supervivencia para las plántulas de *Bromus setifolius* (Soriano y Sala, 1986), porque a pesar de presentar mayores intensidades de viento y evaporación, no sufrieron de competencia radicular con pastos adultos ya establecidos.

El número de plantas es controlado por el crecimiento vegetativo.

A pesar de que no se pudo observar la incorporación de plantas por semilla, el desarrollo de activos procesos demográficos por crecimiento vegetativo y los procesos de fragmentación o fusión asociados modificaron el número poblacional. Como promedio, un 4% de las plantas se subdividieron anualmente para producir nuevos grupos de macollos por vía vegetativa. Al mismo tiempo, un 1.1% de las plantas crecieron y perdieron individualidad por fusión con los individuos vecinos. La mortalidad de coirones establecidos fue escasa: un 1%, concentrado entre las plantas más pequeñas.

Las tasas de subdivisión y la mortalidad aumentaron en los períodos secos. Esto se produjo seguramente porque la tasa de macollaje no pudo compensar las pérdidas por senescencia. Un macollo rara vez vive más de un año, y debe ser reemplazado (generalmente en el otoño, luego del período reproductivo) para mantener la biomasa viva total de la planta. En estas condiciones, la senescencia fue mayor que el crecimiento, y el coironal se fue fragmentando, creando una población de muchos individuos pequeños.

En los períodos favorables se produjo un fuerte crecimiento. Entre 1991 y 1992 la población reemplazó todo el material senescente, e incorporó en promedio 450 kg MS/ha adicionales. Esta productividad es comparable a la estimada por Bertiller y Deffossé (1993) en pastizales degradados de *F. pallescens*, que producen entre 360 y 1095 kg MS/ha anuales, y la que correspondió al estrato gramíneo de *Stipa spp.* y *Poa ligularis* en Río Mayo, que con 191 mm de precipitación produjo 530 kg MS/ha/año (Fernández y col, 1991).

El pastoreo directo no mata a las plantas

Los coirones que no mueren por pérdida de superficie fotosintética luego de defoliaciones repetidas. En los períodos de mayor consumo, en el invierno, una cuarta parte de la dieta de los ovinos en Moy Aike consistió de *F. gracillima* (Manero y Alegre, datos inéditos), un valor que coincide con los que se registran en Tierra del Fuego (Posse, 1996). Sin embargo, la gran disponibilidad de biomasa de esta especie lleva a una estimación de la utilización de alrededor del 14% en el tratamiento de alta carga. Un cálculo similar para el caso de *Poa dusenii* arroja un porcentaje de alrededor del 61%. Stodart y Smith (1955) consideran que un grado de utilización de entre el 60 y el 50% asegura la subsistencia de las plantas bajo pastoreo. Aún en el momento del despliegue de las estructuras florales, que parecen ser las partes más apetecidas por los ovinos, no más del



20% de las cañas totales se perdieron por pastoreo (Figura 33), y en los casos extremos en que el acceso de los ovinos a los estratos más bajos del pastizal es imposible, la mayor parte de las plantas perdieron entre un 25 y un 50% de la biomasa por herbivoría, en un período de latencia en el que las plantas son poco susceptibles a la defoliación (Olson y Richards 1988). Este bajo nivel de consumo de *F.gracillima* unido posiblemente a mecanismos de crecimiento compensatorio como los propuestos por Mc. Naughton (1983) ú Oosterheld (1992) explican que la biomasa aérea se haya mantenido a niveles comparables entre tratamientos. No se observaron efectos de consumo repetido que pudieran impactar fuertemente unas pocas plantas como lo sugieren Soriano y Paruelo (1990). En este contexto, la muerte de coirones por “inanición por reducción de la fotosíntesis”, o “agotamiento de las reservas de carbohidratos”, (Stoddart y Smith 1955) no parece razonable. Caldwell y col (1981) en un estudio comparativo de herbivoría en dos especies de *Agropyron*, llegaron a la conclusión de que la menor tolerancia de *A.spicatum*, una especie nativa de N. América se explicaba por su incapacidad de activar meristemas y macollar en respuesta a la herbivoría, y no a diferencias en su nivel de acumulación de reservas para responder a la herbivoría..

Las plantas de los tratamientos pastoreados son más numerosas y pequeñas

Hemos observado que el pastoreo, por una combinación de subdivisión y disminución de cobertura basal, crea un sistema con la biomasa distribuida en forma fragmentada. Desde el principio de la experiencia, los tratamientos pastoreados mostraron un mayor número de individuos más pequeños. Nuestro diseño experimental sin verdaderas repeticiones no nos permite asegurar que las diferencias iniciales de tamaño entre tratamientos no sean debidas a las condiciones iniciales (Hurlbert, 1984), pero esta diferencia inicial se mantuvo en el tiempo. Además hubo una significativa tendencia a la reducción de tamaño en todos los tratamientos, pero en especial bajo altas cargas animales (Tabla 19).

Las menores tasas de subdivisión se observaron en condiciones de pastoreo leve, mientras que las mayores correspondieron al tratamiento de alta carga al comienzo de la experiencia, y antes de que se activara la subdivisión de las plantas de la clausura. En *Agropyron desertorum*, una especie de hábito similar, Olson y Richards (1988) encontraron una tasa de reemplazo de macollos mayor en la periferia en relación al centro de las plantas, y que el pastoreo redujo la tasa de reemplazo de macollos en todas las posiciones. Llegaron a la conclusión de que estos procesos podrían llevar a la desintegración de los coirones, dada la imposibilidad de mantener la densidad de macollos centrales. En una comparación de esta especie con *Agropyron cristatum*, una forrajera nativa de EEUU que es menos tolerante al pastoreo, Caldwell y col (1981) encontraron que esta mayor susceptibilidad se podría explicar por una reducida capacidad de activar meristemas basales en respuesta a la herbivoría, que llevaría a la disminución del tamaño de las matas. Estos estudios, sin embargo, se realizaron sobre especies más palatables y con pastoreo bovino, un herbívoro generalista. La subdivisión en *F.gracillima* bajo el pastoreo ovino, que es altamente selectivo (Schwartz y Ellis, 1981) podría también responder al pisoteo y al ramoneo de especies palatables, que suelen encontrarse en el interior de los coirones bajo condiciones de pastoreo intenso. Este efecto mecánico podría desorganizar las porciones



centrales de los coirones, ricas en material muerto en pie, y de macollos senescentes, poco arraigados, explicando la gran densidad de macollos senescentes no pastoreados que se encontraron en la cercanía de los coirones en bajo altas cargas animales a la salida del invierno .

En los coironales abiertos sin pastoreo hay una intensa competencia.

Los coirones no crecen indefinidamente de tamaño. En la clausura alcanzaron probablemente el tamaño máximo hacia el quinto año, acumulando mucho material muerto en pie en el centro. El crecimiento de *Bromus setifolius* o *Rytidosperma virescens* y otras especies palatables, que normalmente son muy perseguidas por el ganado, activaron un intenso proceso de fragmentación. Castro (1983), describió un proceso similar en campos subpastoreados. Observó que la invasión de las porciones centrales por especies como *Mulinum spinosum* pueden llevar a la muerte de individuos de *F.pallescens*, y concluye que “el correcto manejo del *Festuetum* sería aquel que impida la formación de grandes matas de *Festuca*, sin caer en el extremo de permitir un pastoreo excesivo”. Esta observación explica también la menor productividad y fecundidad que se observó en las poblaciones de la clausura, y contradicen la teoría sucesional. En ausencia del pastoreo, como ya se observó en el estudio a escala de comunidades, la tendencia no es la de regenerar un coironal cerrado, sino la de aumentar la cobertura, la biomasa y la diversidad de un estado alternativo, el coironal abierto con pastos cortos.

Plantas más pequeñas: mas productividad con mayores riesgos de mortalidad.

Si la cobertura total se mantiene, la disminución del tamaño de las plantas no es siempre negativa para la población. En los años lluviosos los coirones pequeños crecieron a una tasa del 40%, mientras que los grandes lo hicieron al 2% anual. La mayor parte de estos macollos disponían probablemente de abundante luz (Caldwell y col 1983), y acceso al agua y nutrientes en el suelo de la periferia de las plantas. Ryel y col (1994) han estimado que la ganancia de carbono potencial de una población de macollos aislados, formando un césped, es en un 50% superior a la correspondiente al mismo número de macollos agrupados en un coirón, por efectos de la cosecha más eficiente de la radiación fotosintética. La composición espectral de la luz que recibían en la base las plantas pequeñas de los tratamientos pastoreados, que tienen escasa interceptación del follaje, tenía probablemente una relación rojo: rojo lejano elevada (Sala, 1988 y Willems 1983), y Deregibus y col (1985) han demostrado que un enriquecimiento en luz roja en la base de plantas aumenta la tasa de macollaje y retrasa la senescencia de los macollos más viejos, aumentando la productividad. El esfuerzo reproductivo varía siguiendo un patrón similar al observado para la productividad: las plantas pequeñas no florecen o producen una cantidad de semillas proporcionalmente menor en relación a su peso en los años secos. En los años húmedos, sin embargo, florecieron plantas muy pequeñas, que produjeron proporcionalmente más semillas que sus congéneres de mayor tamaño. De esta manera, el pastoreo podría influir en el largo plazo por su efecto de subdivisión y reducción del tamaño de las plantas.

En los años secos la senescencia fue mayor que la producción de tejidos verdes, y se produjo una caída neta de biomasa aérea en todas las plantas, aunque las más grandes



registraron disminuciones netas de apenas 2,7%. Los tamaños intermedios fueron los más perjudicados, con pérdidas de alrededor de un 10%. La pérdida de un porcentaje apreciable de la biomasa en los individuos pequeños significa que algunos de sus macollos no activaron los meristemas basales para el reemplazo. Estos meristemas son los órganos que aseguran la supervivencia de las plantas, en vista de las dificultades observadas en el reclutamiento y crecimiento por reproducción sexual (Westoby, 1980). Los macollos mueren luego de la floración, y aún en los casos en que se mantienen en estado vegetativo tienen un tiempo de vida limitado. El riesgo de desaparecer en estas plantas pequeñas, con un número de módulos escaso (2-3), es alto. La mortalidad, que puede llegar al 5 - 6% de las plantas de ese tamaño que dejaron de reemplazar el tejido senescente, y murieron.

Las ventajas de ser grande.

En las primaveras secas se agotaron rápidamente las reservas invernales de agua en el suelo, y las plantas entraron en latencia. En estas condiciones la fotosíntesis se suspende (Smith y Nobel, 1986), y las ventajas relativas de las plantas pequeñas desaparecen. Para que la planta sobreviva es indispensable mantener la continuidad de las columnas de agua del xilema que alimentan a los meristemas, para asegurar su hidratación (Westoby, 1980), y esto podría ser difícil para los macollos periféricos, o que pertenecen a plantas pequeñas, ya que están más expuestos, y que sufren un stress hídrico mayor. En primaveras secas se observaron también intensos procesos de arrastre de partículas del suelo, que son comunes en Patagonia (Castro, 1983) y algunas plantas pequeñas fueron descalzadas (las coronas fueron desenterradas por la erosión y los macollos permanecieron apenas unidos al suelo por las raíces) y murieron. Los macollos rodeados de tejido muerto, más protegidos podrían haber enfrentado un largo período de latencia hasta las lluvias otoñales en mejores condiciones.

Existen posibles ventajas adicionales para los macollos asociados a coirones grandes. En el interior de las plantas se puede producir una concentración importante de nutrientes. Es común en Patagonia la formación de montículos de origen eólico asociados a la presencia de arbustos. Rostagno y col, (1991) encontraron mayores concentraciones de N, Carbono orgánico, P, K y Mg en estos montículos en Chubut. Los espacios de suelo desnudo presentaron también menores tasas de infiltración y porosidad, así como pH más alcalinos. El efecto de protección de los arbustos es, a escala menor, comparable al que producen los coirones, que podrían mantener la heterogeneidad ambiental, con parches enriquecidos en nutrientes y de mejores condiciones edáficas, y parches de suelo desnudo, que sufren la acción del viento hasta estabilizarse en forma de pavimentos de erosión. Se han encontrado mayores concentraciones de nitrógeno y carbono debajo de los coirones de *Bouteloua gracilis* (Hook et al, 1991), y mayores niveles de materia orgánica, fósforo y potasio en el suelo inmediatamente abajo de matas de *Pseudoroegneria*. (Jackson y Caldwell 1992). El sombreado de las porciones centrales de los coirones, que sería de entre un 80 y un 93% de la radiación incidente parece muy ineficiente para la fotosíntesis, pero podría ser un mecanismo para impedir la entrada de semillas de plantas competidoras que utilicen la reserva de nutrientes secuestrados debajo de la mata (Ryel y col 1994),. Además, como señalan Welker y col (1991), los macollos jóvenes podrían tomar los nutrientes



directamente de los tejidos senescentes, y evitar el paso por los procesos de reciclado del suelo.

Conclusiones:

Los modelos demográficos indican que los mecanismos de reproducción vegetativa de *F.gracillima* serían capaces de mantener en el largo plazo la cobertura y biomasa de las poblaciones en condiciones de clausura, y también bajo cargas moderadas (Figura 48).

Las experiencias de siembra en sitios seguros artificiales, muestran que el establecimiento por semilla es posible. A pesar de esto, en un 50% de los años las pérdidas fueron totales (Tabla 13), y las densidades y el crecimiento (Figura 30) de las plántulas fueron escasos. La incorporación neta de biomasa en años favorables fue de hasta 450 kg de MS/ha , y los resultados indicarían que la mayor parte de ella fue generada por macollos que surgieron por crecimiento vegetativo.

El pastoreo no afectaría a las poblaciones por consumo directo, provocando muertes por agotamiento de las reservas de nutrientes, sino por una alteración de la estructura de tamaños (Figura 38). La fragmentación y la reducción del tamaño de los individuos modificaría la respuesta de la población a los ciclos climáticos, ya que las plantas pequeñas serían más productivas en períodos (Figura 39), probablemente porque una mayor proporción de sus meristemas basales tienen acceso a los recursos de luz, agua y nutrientes. En contraposición, estarían sujetas a una mayor tasa de mortalidad (Figura 40). De esta manera, es la interacción entre el pastoreo y los ciclos climáticos lo que determinaría la estabilidad de un coironal.

Los mecanismos de reproducción vegetativa proporcionan estabilidad a estas poblaciones, que serían capaces de soportar disturbios relacionados con el pastoreo, mientras éste sea moderado y no interactúe con prolongados períodos de sequía. Los resultados indican también que la regeneración de poblaciones de coirones sería muy lenta. Harbered (1962) estimó que para lograr una expansión de 9 m. en *Festuca ovina* se requieren “cientos de años”, mientras que Olson y Richards (1988) llegaron a la conclusión de que un crecimiento radial de 10 cm en *Agropyron desertorum* insumiría unos 33 años. La dinámica de este proceso, unida a la inexistencia de bancos de semilla perdurables en el suelo, y las dificultades observadas en el establecimiento de plántulas implican que la regeneración de áreas degradadas sea muy improbable.



BIBLIOGRAFÍA

- Alexeev, E. 1984. On the New taxa and typification of some taxa of the genus *Festuca* (Poaceae) from South America. Bot. Zh. SSSR, 69(3): 346-353.
- Allen, T. y T. Starr. 1982. Hierarchy: Perspectives for Ecological Compleity. University of Chicago Press, Chicago.
- Anchorena, J. 1985. Recursos naturales y aptitud de uso ganadero. Dos cartas a escala 1:40.000 para la región magallánica. En: Boelcke, O, D. Moore y F. Roig. 1985. Transecta Botánica de la Patagonia Austral. CONICET, Instituto de la Patagonia y Royal Society. Buenos Aires: 695-733.
- Antonovics, J. 1972. Population dynamics of the grass *Anthoxanthum odoratum* on a zinc mine. J. Ecol. 60: 351-366.
- Auer, V. 1951. Consideraciones científicas sobre la conservación de los recursos naturales de la Patagonia. IDIA 40-41: 36 pp.
- Baetti, C., P. Borrelli y M. Collantes. 1993. Sitios glaciares y fluvio-glaciares del N de Tierra del Fuego. En: Secuencias de deterioro en distintos ambientes patagónicos. Su caracterización mediante el modelo de Estados y Transiciones. Paruelo, J, M. Bertiller, T. Schlichter y F. Coronato Eds. Ludepa SME. Bariloche. p 103-109.
- Barbería, E. 1994. La estancia patagónica: Caracterización de los establecimientos ganaderos del territorio de Santa Cruz en 1920. Ruralia 27-41.
- Barbería, E. 1995. Los dueños de la tierra en la Patagonia Austral: 1880-1920. Universidad Federal de la Patagonia Austral. 475 pp.
- Bertiller, M y G. Defossé 1993. Estepas gramíneas de *Festuca pallescens* en el SW del Chubut. En: Secuencias de deterioro en distintos ambientes patagónicos. Su caracterización mediante el modelo de Estados y Transiciones. Paruelo, J, M. Bertiller, T. Schlichter y F. Coronato Eds. Ludepa SME. Bariloche. p 14-22.
- Bertiller, M. 1992. Seasonal variation in the seed bank of a Patagonian grassland in relation to grazing and topography. Journal of Vegetation Science 3:47-54.
- Bertiller, M. 1993. Estepas arbustivo-herbáceas de *Nassauvia glomerulosa* y *Poa dusenii* en el centro-sur del Chubut. En: Secuencias de deterioro en distintos ambientes patagónicos. Su caracterización mediante el modelo de Estados y Transiciones. Paruelo, J, M. Bertiller, T. Schlichter y F. Coronato Eds. Ludepa SME. Bariloche. p 52-56.
- Bertiller, M. 1994. Modelos ecológicos alternativos de la dinámica de la vegetación en ecosistemas de pastizales: Un caso de estudio en la Patagonia. Rev. Arg. Prod. An. 14 (1-2): 15-23.

- 
- Bertiller, M. y F. Coronato. 1994. Seed bank patterns of *Festuca pallescens* in semiarid Patagonia: a possible limit to bunch reestablishment. *Biodiversity and Conservation*. 3:57-67.
- Bertiller, M., P. Zaixso, M. Irisarri y E. Bredant. 1996. The establishment of *Festuca pallescens* in arid grasslands in Patagonia (Argentina): the effect of soil water stress. *Enviado a Journal of Arid Environments* 31.
- Black, N. J. 1957. Seed size as a factor in the growth of subterranean clover (*Trifolium subterraneum*, L.) under spaced and sward conditions. *Aust. Agric. Res.* 8: 335-351.
- Black, N. J. 1958. Competition between plants of different initial seed sizes in swards of subterranean clover (*T. subterraneum*, L.), with special reference to leaf area and light microclimate. *Aust. J. Agric. Res.* 9: 299-318
- Bleak, a. y W. Keller. 1973. Differential tolerance of some arid range wheatgrasses to snow mold. *J. Range Manage.* 26:434-435.
- Boelcke, O, D. Moore y F. Roig. 1985a. *Transecta Botánica de la Patagonia Austral*. CONICET, Instituto de la Patagonia y Royal Society. Buenos Aires. 733 pp.
- Boelcke, O., M. Correa, D. Moore y F. Roig. 1985b. *Catalogo de las plantas vasculares*. En: Boelcke, O, D. Moore y F. Roig Eds. *Transecta Botánica de la Patagonia Austral*. CONICET, Instituto de la Patagonia y Royal Society. Buenos Aires. 129-255.
- Bonvissuto, G y R. Somlo. 1995. *Guias de condición para los principales tipos de campo de dos áreas ecológicas de Patagonia - Argentina*. En: Somlo, R. y G. Becker. Eds. *Seminario Taller sobre Producción, Nutrición y Utilización de Pastizales*. Grupo Regional Patagónico de Ecosistemas de Pastoreo. FAO - UNESCO / MAB - INTA. p 95-96.
- Bonvissuto G., G. Siffredi, J. Ayesa, D. Bran, R. Somlo y G. Becker. 1993. *Estepas subarbustivo-graminosas del *Mulinum spinosum* y *Poa ligularis* de las Sierras y meseta Occidentales del NO de la Patagonia*. En: *Secuencias de deterioro en distintos ambientes patagónicos. Su caracterización mediante el modelo de Estados y Transiciones*. Paruelo, J, M. Bertiller, T. Schlichter y F. Coronato Eds. *Ludepa SME*. Bariloche. p 23-30.
- Borrelli, 1985 *Ensayo de Intensidad de pastoreo Plan de Moy Aike*
- Borrelli, P., C. Cheppi, M. Iacomini, A. Ramstrom. 1984. *Condición de pastizales en el sitio terraza de Río Gallegos*. *Rev. Arg. Prod. An.* 4 (9): 879-897.
- Borrelli, P., M. Iacomini, C. Baetti y F. Anglesio. 1987. *Areas ecológicas de Santa Cruz y Norte de Tierra del Fuego*. Informe interno EEA Santa Cruz. Manuscrito.
- Borrelli, P., F. Anglesio, C. Baetti, M. Iacomini y A. Ramstrom. 1988. *Condición de pastizales en el sudeste de Santa Cruz (Patagonia) II: Sitio "Santacruzense"*. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 3(8):201-213.

- 
- Borrelli, P. 1990. Manejo racional de pastizales: Una cuestión de supervivencia. En: Desertificación patagónica y contaminación delanar. Actas de las Sextas Jornadas Cooperativas de Lanar. FECOLAN. Chubut. p 77-87.
- Borrelli, P., C. Baetti, C. Cheppi, y M. Iacomini. 1990. Metodología para la evaluación de pastizales en el sur de la Patagonia (Argentina). Resúmenes AAPA.
- Borrelli, P. 1994. Apuntes para un día de campo en la Estepa Magallánica. Resúmenes entregados en el Taller Internacional sobre recursos fitogenéticos, desertificación y manejo sustentable. Río Gallegos. 26 pp.
- Brochert, M y S. Jain. 1978. The effect of rodent seed predation on four species of California annual grasses. *Oecologia* 33: 101-113.
- Brown, J., O. Reichman, and D. Davidson. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10: 201-227.
- Brown, B. y T. Allen. 1989. The importance of scale in evaluating herbivory impacts *Oikos* 54:189-94.
- Brown, J. y Smith, D. 1993. using soil survey information for site description: a landscape approach. En: Utilization of soil survey information for sustainable land use (Ed. J. Kimble). Proceedings of the 8th International Soil Management Workshop. p. 77-82. USDA Soil Conservation Service. National Soil Survey Center. Lincoln NE.
- Budyko, M. 1956. Tieplovi balans semnoi poverchnosti (Balance térmico de la superficie terrestre). Gidrometeoizdat, Moscú, Leningrado.
- Budyko, M. 1963. Atlas tieplobogo balanza zemnogo shara (Atlas del balance calórico del globo terrestre). Gidrometeoizdat, Moscú, Leningrado.
- Burgos, J. 1959. El régimen hídrico de Sudamérica y su vegetación natural. Simp. Bases para la programación del Desarrollo Hidráulico Integral de las Regiones Áridas y Semiáridas Argentinas. Univ. Nac. de Cuyo, p. 73-78. Mendoza, Argentina.
- Burgos, J. 1985. Clima en el extremo sur de Sudamérica. En: Boelcke, O, D. Moore y F. Roig Eds. Transecta Botánica de la Patagonia Austral. CONICET, Instituto de la Patagonia y Royal Society. Buenos Aires. p 10-40.
- Burmeister, Carlos. 1901. Memoria sobre el territorio de Santa Cruz. Memoria del Ministerio de Agricultura. Imprenta de la Nación. Buenos Aires.
- Caldenius, C. 1932. Las Glaciaciones Cuaternarias en la Patagonia y Tierra del Fuego. Dirección General de Minas y Geología. Buenos Aires.
- Caldwell, M., J. Richards, D. Johnson, R. Nowak y R. Dzurec. 1981. Coping with herbivory: Photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid *Agropyron* bunchgrasses. *Oecologia*. (Berl) 50: 14-24.
- Caldwell, M., T. Dean, R. Nowak, R. Dzurec and J. Richards. 1983. Bunchgrass architectures, light interception and water-use efficiency: assessment by fiber optic quadrats and gas exchange. *Oecologia* 59:178-184.

- 
- Castro, J. 1983. Manual para la recuperación de áreas erosionadas en la Patagonia. INTA - Puerto Madryn. 101 pp.
- Caswell, H. 1989. Matrix population models. Construction, analysis and interpretation. Sinauer Ass. Ing. Publishers. Massachusetts. 328 pp.
- Cibils, A. 1993. Manejo de pastizales. En: Catálogo de prácticas. Tecnología disponible. Cambio rural -EEA Santa Cruz. Rio Gallegos. Manuscrito.
- Clements, F. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst. Washington Pub. 242:1-512.
- Codignitto, J. y N. Malumian. 1981. Geología de la región al norte del paralelo 54 S de la Isla Grande de Tierra del Fuego. Asoc. Geol. Arg. Rev. Tomo XXVI (1): 44-88.
- Coffin, D. y W. Lauenroth. 1989. Spatial and temporal variation in the seed bank of a semiarid grassland. Amer. J. Bot. 76(1):53-58.
- Coffin, D. y W. Lauenroth. 1994. Successional dynamics of a semiarid grassland: effect of soil texture and disturbance size. Vegetatio 110:67-82.
- Cohen, J.E. Ergodic theorems in demography. Bulletin of the American Mathematical Society. 1:275-295
- Collantes, M. y J. Anchorena. En prensa. La estepa magallánica. En: F. Garcia Nova, J. Puigdefabregas, A. Vila, J. Rucabado y J. Frangi. Resultados preliminares del Subantarctis. Estructura y dinámica de los pastizales de Tierra del Fuego, Relación con el ambiente y el pastoreo ovino. CONICET - CSIC. .
- Collantes, M., F. Garcia Novo y G. Koremblit. En prensa. Efecto de la exclusión del pastoreo sobre la biomasa y riqueza florística de pastizales fueguinos. En: F. Garcia Nova, J. Puigdefabregas, A. Vila, J. Rucabado y J. Frangi. Resultados preliminares del Subantarctis. Estructura y dinámica de los pastizales de Tierra del Fuego, Relación con el ambiente y el pastoreo ovino. CONICET - CSIC. .
- Collantes, M., F. Garcia Novo, A. Cavaneiro y G. Koremblit. En prensa. Gradientes de vegetación y suelos en los pastizales de Tierra del Fuego. En: F. Garcia Nova, J. Puigdefabregas, A. Vila, J. Rucabado y J. Frangi. Resultados preliminares del Subantarctis. Estructura y dinámica de los pastizales de Tierra del Fuego, Relación con el ambiente y el pastoreo ovino. CONICET - CSIC. .
- Collantes, M., J. Anchorena y G. Koremblit. 1989. A soil nutrient gradient in Magellanic *Empetrum* heathlands. Vegetatio 80:183-193.
- Collantes, M. y L. Boffi Lissin. 1993. Colonización por especies nativas de una pastura implantada sobre suelo de murtilar. Parodiana 8(2):205-212.
- Cook, R. (1975). The photoinductive control of seed weight in *Chenopodium rubrum*. L. Am. J. Bot. 62: 427-431.
- Coronato, F. y M. Bertiller. 1996. Precipitation and landscape related effects on soil moisture in semiarid rangelands of Patagonia. Journal of Arid Environments. En prensa.

- 
- Coughenour, M. 1991. Invited synthesis paper: spatial components of plant-herbivore interactions in pastoral, ranching and native ungulate ecosystems. *J. Range Manage.* 44: 530-42.
- Davidson, D., D. Samson and R. Inouye. 1985. Granivory in the Chihuahuan Desert.: Interactions within and between trophic levels.
- De Fina, A., A. Garbosky, F. Gianetto y L. Sabella. 1968. Difusión geográfica de cultivos índices en la provincia de Santa Cruz y sus causas. Instituto de Suelos y Agrotécnica. Publicación 111. INTA. Buenos Aires.
- Defossé, G., M. Bertiller y R. Robberecht. 1996. Germination characteristics of *Festuca pallescens*, a Patagonian bunchgrass with reclamation potential. *Enviado a Seed Sci. and Technol.* 23.
- del Valle, H.M. Bertiller y N. Elissalde. 1995. Evaluación del estado actual de la desertificación en el Segmento Suroeste de la Provincia del hubut. En: En: del Valle, H. , G. Eiden, H. Mensching y J. Goergen. Eds. Lucha contra la desertificación en la Patagonia. Cooperación técnica argentino alemana. Proyecto INTA- GTZ. Buenos Aires. p:141-152.
- del Valle, y col, 1996. Mapa de desertificación de la Patagonia.
- del Valle, H. , G. Eiden, H. Mensching y J. Goergen. Eds. Lucha contra la desertificación en la Patagonia. Cooperación técnica argentino alemana. Proyecto INTA- GTZ. Buenos Aires.
- Deregibus, V., R. Sanchez, J. Casal y M. Trlica. 1985. Tillering responses to enrichment of red light beneath the canopy in humid natural grassland. *Jour.App. Ecol.* 22:199-206.
- Dubcovsky, J. y A. Martínez. 1987. Cariotipos y comportamiento meiótico de los cromosomas de *Festuca pallescens* (Poaceae). *Darwiniana* 28(4): 153-161.
- Dubcovsky, J. y A. Martínez. 1988. Phenetic relationships in the *Festuca spp.* from Patagonia. *Can. J. Bot.* 66: 468-478.
- Dubcovsky, J. 1989. Estudios citogenéticos y evolutivos de las especies patagónicas del género *Festuca* (Poaceae). Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires.
- Dubcovsky , J. y A. Martínez. 1991a. Chromosome complement and nucleoli in the *Festuca pallescens* alliance from South America. *Can J. Bot.* 69:2756-2761.
- Dubcovsky , J. y A. Martínez. 1991b. Cytotaxonomy of the *Festuca spp* from Patagonia. *Can J. Bot.* 70:1134-1140.
- Dubcovsky, J. y A. Martínez. 1992. Distribución geográfica de los niveles de ploidía en *Festuca*. *Parodiana* 7(1-2): 91:99.
- Dyksterhius, E. 1949. Condition and management of rangeland based on quantitative ecology. *J. Range Manage.* 2:104-115.

- 
- EEA Santa Cruz. 1996. Grupo de trabajo para Sistema de soporte de decisiones. Río Gallegos.
- Faggi, A. 1983a. Características estructurales y nutricionales de comunidades vegetales del sur de Santa Cruz. *Parodiana* 2(2): 277-296.
- Faggi, A. 1983b. Cartas de la vegetación real y potencial de la Ea. Cabo Buen Tiempo. *Parodiana* 3(2): 341-364.
- Faggi, A. 1985. Carta fitosociológica Río Gallegos. Provincia de Santa Cruz. República Argentina. En: Boelcke, O, D. Moore y F. Roig. 1985. Transecta Botánica de la Patagonia Austral. CONICET, Instituto de la Patagonia y Royal Society. Buenos Aires.
- FAO - UNESCO. 1971. Mapa de suelos de Sudamérica, IV-1, escala 1:5.000.000. Anexo del Soil Map of the World, IV. South America. París.
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman and Hall. London. 151 pp.
- Fernández, R., O. Sala y R. Golluscio. 1991. Woody and herbaceous aboveground production of a Patagonian steppe. *Jour. Range. Manage.* 44(5):434-437.
- Fernandez, R. y J. Paruelo 1993. Estepas arbustivo-graminosas de *Stipa spp* del centro-oeste del Chubut. En: Secuencias de deterioro en distintos ambientes patagónicos. Su caracterización mediante el modelo de Estados y Transiciones. Paruelo, J, M. Bertiller, T. Schlichter y F. Coronato Eds. Ludepa SME. Bariloche. p 40-46.
- Frederiksen 1988. Soils of Tierra del Fuego. A satellite- based land survey approach. *Folia Geographica Danica*, Vol 18:1-159
- Friedel, M. 1991. Range condition assessment and the concept of thresholds: A viewpoint. *Jour. Range. Manage.* 44(5):422-426.
- Friedel, M. 1994. How spatial and temporal scale affect the perception of change in rangelands. *Aust. Rangel. Jour.* 16(1) 16-25.
- Giussani, L., A. Martinez, y M. Collantes. 1996. Morphological variation associated with the environment in four dioecious Patagonian *Poa* species: The *Poa rigidifolia* complex. *Can. Jour. Bot.* En prensa.
- Golluscio, R. y J. Mercau. 1995. Cambios en la biodiversidad ante distintos grados de desertificación provocada por el pastoreo. En: Actas del Taller Internacional sobre recursos fitogenéticos, desertificación y uso sustentable. Río Gallegos: 60-71.
- Graetz, R. 1980. The influence by sheep and cattle on the population dynamics of bladder saltbush (*Atriplex vesicaria*) and whitetop (*Danthonia caespitosa*). *Australian Rangeland Journal* 2: 208-213.
- Harberd, D. 1961. Observations on population structure and longevity of *Festuca rubra*. L. *New Phytol.* 60: 180-206.
- Harberd, D. 1962. Some observations on natural clones in *Festuca ovina*. *New Phytol.* 61: 85-100.

- 
- Harper, J. 1957. The ecological significance of dormancy and its importance in weed control. *Int. Cong. Pl. Prot.* 4:415-420.
- Harper, J. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press. London. 892 pp.
- Harper, J. 1980. Plant demography and ecological theory. *OIKOS* 35:244-253.
- Hodgkinson, K. 1992. Elements of grazing strategies for perennial grass management in rangelands. En: *Desertified grasslands: Their biology and management*. Linnean Society. London: 77-94.
- Humano, G., L. Montes y G. Oliva. 1993. Revegetación de pastizales naturales degradados en la estepa semiárida patagónica. Res. del a XVI Reunión Argentina de Ecología. P. Madryn, Chubut.
- Humano, G., L. Montes y G. Oliva. 1995. Indigenous vs introduced grasses in degraded rangeland restoration of Southern Patagonia, Argentina. *Proceedings of the Fifth International Rangeland Congress*. Salt Lake City. Utah: 253-254.
- Hurlbert, S. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54(2) 187-211.
- Jackson, R. y M. Caldwell 1992. Shading and the capture of localized soil nutrients: nutrient contents, carbohydrates and root uptake kinetics of a perennial tussock grass. *Oecologia* 91:457-462.
- Janzen, D. 1971. Seed predation by animals. *Annu.Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- Kays, S. y J. Harper. 1974. The regulation of planta and tiller density in a grass sward. *J. Ecol* 62:97-105.
- Kemp, P. 1983. Phenological patterns of Chihuahuan desert plants in relation to the timing of water availability. *J. Ecol.* 71:427-436.
- Klinkhamer, P., E. Meelis, T. de Jong y J. Weiner. 1992. On the analysis of size-dependent reproductive output in plants. *Functional Ecology.* 6:308-316.
- Kotliar, N. y J. Wiens. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchica framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59:253-60.
- Laycock, W. 1991. Stable states and thresholds of range condition on North American rangelands: A viewpoint. *Jour. Range Manage.* 44: 427-433.
- Laycock, W. 1994. New perspectives on ecological condition of rangelands: Can state and transition or other models better define condition and diversity?. En: *Actas del Taller Internacional sobre recursos fitogenéticos, desertificación y uso sustentable*. Río Gallegos: 140-163.
- Leslie, P.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33: 183-212.
- Levy, E, y D. Madden, 1933. The point method of pasture analysis. *N.Z. Jour. Agric.* 46:267-269.

- 
- Mack, R, y J. Thompson. 1982. Evolution in steppe with few, large, hooved mammals. *The Amer. Natur.* 119:757-773.
- Marcolin A. y J. Valerini. 1983. Soils. Una contribución a: Soriano, A. Deserts and Semideserts of Patagonia pp 435-438. En: N. West (Editor). *Temperate deserts and Semideserts. Ecosystems of the World.* p 423-460. Elsevier, Amsterdam.
- Markgraf, V. 1985. Late Pleistocene faunal extinctions in southern Patagonia. *Science* 228:1110-1112.
- Mc. Naughton, S. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *OIKOS* 40: 329-336.
- Milchunas, D., O. Sala y W.Lauenroth. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The Am. Naturalist.* 132: 87-106.
- Moore, D. 1983. *Flora of Tierra del Fuego.* Anthony Nelson. London.369 pp.
- Morrison, J.J. 1917. La ganadería en la región de las mesetas australes del territorio de Santa Cruz. Tesis. Facultad de Agronomía y Veterinaria. Universidad de Buenos Aires. No 55, 172 pp.
- Movia, C. 1978. Cartografía de procesos dinámicos: La erosión eólica en la Patagonia. *Actas del 1er congreso de Cart. Temática.* Ed. IGM Buenos Aires. 134-147.
- Movia, C., A. Soriano y R.J.C. León. 1987. La vegetación de la Cuenca del Río Santa Cruz (Provincia de Santa Cruz, Argentina). *Darwiniana* 28 (1-4):9-78.
- Nakamatsu, V., N. Elissalde, J. Pappalardo y J. Escobar. 1993. Estepas arbustivas del centro-este del Chubut. En: *Secuencias de deterioro en distintos ambientes patagónicos. Su caracterización mediante el modelo de Estados y Transiciones.* Paruelo, J, M. Bertiller, T. Schlichter y F. Coronato Eds. Ludepa SME. Bariloche. p 65-72.
- Nakamatsu, V., N. Elissalde, J. Pappalardo y J. Escobar. 1993. Matorrales del Monte Austral del Chubut. En: *Secuencias de deterioro en distintos ambientes patagónicos. Su caracterización mediante el modelo de Estados y Transiciones.* Paruelo, J, M. Bertiller, T. Schlichter y F. Coronato Eds. Ludepa SME. Bariloche. p 57-64.
- Nicora, E. 1978. Gramíneas. En: M. Correa Ed. *Flora Patagónica.* Tomo III. Colección Científica del INTA. Buenos Aires.
- Noble, J. A.Bell y J. Harper. 1979. The population biology of plants with clonal growth. I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. *J. Ecol.* 67:983-1008.
- Noy Meir, I. 1973. Desert ecosystems: Environment and producers. *Ann Rev. Ecol Syst.* 4: 25-51.
- Noy Meir I. 1995. Sustentabilidad y manejo de los recursos naturales de la Patagonia. Conclusiones y Recomendaciones. Informe de la Comisión 3. En: *Actas del Taller*



- Internacional sobre recursos fitogenéticos, desertificación y uso sustentable. Río Gallegos: 203-205.
- Obregon, E. 1975. Estudio de situación del área de influencia de la Agencia de Extensión Rural Río Gallegos. INTA EERA Bariloche. Inf. Tec. N°1.
- Oosterheld, M. 1992. Effect of defoliation intensity on aboveground and belowground relative growth rates. *Oecologia*. 92:313-316.
- Oliva, G., A. Martínez, M. Collantes y J. Dubcovsky. 1988. Sistema reproductivo de *F. gracillima* y *F. pallescens*. Resúmenes Cong. Soc. Arg. Gen. Jujuy 1988.
- Oliva, G., P. Rial, L. Gonzalez y D. Cuadra. 1994a. Ludepa: a joint project to fight against desertification in Patagonia. Proc. 2nd. Euro-Latin American Space Days. Buenos Aires: 45-50
- Oliva, G., A. Martínez, M. Collantes y J. Dubcovsky. 1992. Phenotypic plasticity and contrasting habitat colonization in *Festuca pallescens*. *Can. Jour. Bot.* 71: 970-977.
- Oliva, G. y P. Borrelli. 1993. Estepas del sudeste de Santa Cruz. En: Secuencias de deterioro en distintos ambientes patagónicos. Su caracterización mediante el modelo de Estados y Transiciones. Paruelo, J, M. Bertiller, T. Schlichter y F. Coronato Eds. Ludepa SME. Bariloche. P 73-83.
- Oliva, G., P. Rial y P. Borrelli. 1995a. Desertificación y posibilidades de uso sustentable en la Provincia de Santa Cruz. En: Actas del Taller Internacional sobre recursos fitogenéticos, desertificación y uso sustentable. Río Gallegos: 48-57.
- Oliva, G., P. Rial, L. Gonzalez y E. Mazzoni. 1995b. Evaluación del estado actual de la desertificación en la Transecta Santa Cruz. Capítulo IV.1. En: del Valle, H. , G. Eiden, H. Mensching y J. Goergen. Eds. Lucha contra la desertificación en la Patagonia. Cooperación técnica argentino alemana. Proyecto INTA- GTZ. Buenos Aires. p. 65-68.
- Olson, B. y J. Richards. 1988a. Annual replacement of the tillers of *Agropyron desertorum* following grazing. *Oecologia* 76: 1-6.
- Olson, B. y J. Richards. 1988b. Spatial arrangement of tiller replacement in *Agropyron desertorum* following grazing. *Oecologia* 76: 7-10
- Orr, D. y W. Holmes. 1984. Vithell grasslands. En: G. Harrington, A. Wilson y M. Young Eds. Management of Australia's Rangelands, 241-254. Melbourne: C.S.I.R.O.
- Paruelo, J. y R. Golluscio, 1993. Estepas gramíneo-arbustivas del NW del Chubut. En: Secuencias de deterioro en distintos ambientes patagónicos. Su caracterización mediante el modelo de Estados y Transiciones. Paruelo, J, M. Bertiller, T. Schlichter y F. Coronato Eds. Ludepa SME. Bariloche. P 5-13.
- Paruelo, J, M. Bertiller, T. Schlichter y F. Coronato 1993. Secuencias de deterioro en distintos ambientes patagónicos. Su caracterización mediante el modelo de Estados y Transiciones. Eds. Ludepa SME. Bariloche. 109 pp.



- Pisano, E. 1977. Fitogeografía de Fuego-Patagonia chilena. I. Comunidades vegetales entre las latitudes 52° y 56° S. *Ans. Inst. Pat* 8: 121-250.
- Platt, W. 1976. The natural history of a fugitive prairie plant (*Mirabilis hirsuta* (Pursh.) Mac.M). *Oecologia*. 22: 399-409.
- Posse, G., J. Anchorena y M. Collantes. 1996. Seasonal diets of sheep in the steppe region of Tierra del Fuego, Argentina. *J. Range Manage.* 49:24-30.
- Raven, P. y D. Axelrod. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 61: 539-673.
- Rey Balmaceda, R. 1985. La modificación del paisaje y su apreciación científica. En: Boelcke, O, D. Moore y F. Roig Eds. *Transecta Botánica de la Patagonia Austral*. CONICET, Instituto de la Patagonia y Royal Society. Buenos Aires. p 95-104.
- Ries, R. y T. Svejcar. 1991. The grass seedling: when is it established?. *Jour. Range Manage.* 44(6) 574-576.
- Risser, P. 1987. Landscape ecology: State of the art. En: Monica Turner Ed. *Landscape heterogeneity and disturbance*. Ecological studies 64. Springer Verlag. New York: 3-14.
- Roig, F., Anchorena, J., Dollenz, O., Faggi, A., y Mendez, E. 1985. Las comunidades vegetales en la Transecta Botánica de la Patagonia Austral. Buenos Aires. 733 pp.
- Roig, F. y A. Faggi. 1985. *Transecta Botánica de la Patagonia Austral*. Análisis geobotánico de la vegetación. CONICET - Instituto de la Patagonia y Royal Society. Buenos Aires. 189 pp.
- Roig, F. y E. Mendez. 1994. Estepas magallánicas de *Festuca gracillima* de Santa Cruz. En: *Secuencias de deterioro en distintos ambientes patagónicos. Su caracterización mediante el modelo de Estados y Transiciones*. Paruelo, J, M. Bertiller, T. Schlichter y F. Coronato Eds. Ludepa SME. Bariloche: 84-102.
- Rostagno, C., H. del Valle y L. Videla. 1991. The influence of shrubs on some chemical and physical properties of an aridic soil in north-eastern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Env.* 20:179-188.
- Rostagno, C. 1993. Estepas arbustivo-herbáceas del área central de la Península de Valdés el Istmo Ameghino. Chubut. En: *Secuencias de deterioro en distintos ambientes patagónicos. Su caracterización mediante el modelo de Estados y Transiciones*. Paruelo, J, M. Bertiller, T. Schlichter y F. Coronato Eds. Ludepa SME. Bariloche. p 47-56.
- Ryel, R, W. Beyschlag, M. Caldwell. 1994. Light field heterogeneity among tussock grasses: Theoretical considerations of light harvesting and seedling establishment in tussocks and uniform tiller distributions. *Oecologia* 98:241-246.
- Sala, O. The effect of herbivory on vegetation structure. 1988. En: M. Werger, P. van der Aart, H. During and J. Verhoeven. Eds. *Plant form and vegetation structure*. Academic Publishing. The Hague: 317-330.

- 
- Sala, O., A. Golluscio, W. Lauenroth y A. Soriano. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia*. 81:501-505.
- Salazar Lea Plaza, J. y R. Godagnone. 1990. Provincia de Santa Cruz escala 1:1.000.000. Atlas de Suelo de la República Argentina. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca. INTA. Buenos Aires.
- Salihi, D. y B. Norton. 1987. Survival of perennial grass seedlings under intensive grazing in semi - arid rangelands. *Journal of App. Ecol.* 24: 145-151.
- Sarukhán, J. y J. Harper. 1973. Studies in plant demography: *Ranunculus repens*, *L.*, *Ranunculus bulbosus*, *L.* and *Ranunculus acris*, *L.* I: Population flux and survivorship. *J. Ecol.* 61: 675-716.
- Sarukhán, J. 1974. Studies in plant demography: *Ranunculus repens*, *L.*, *Ranunculus bulbosus*, *L.* and *Ranunculus acris*, *L.* II: Reproductive strategies and seed population dynamics. *J. Ecol.* 62:151-177.
- Sarukhán, J. and Gadgil, M. 1974. Studies in plant demography: *Ranunculus repens*, *L.*, *Ranunculus bulbosus*, *L.* and *Ranunculus acris*, *L.* III: A mathematical model incorporating multiple modes of reproduction. *J. Ecol.* 62: 921-936.
- SAS/STAT Institute Inc. 1988. SAS/STAT User's Guide, Release 6.03 Edition. Cary, NC: SAS Institute Inc. 1028 pp.
- Scalabrini, J., J. Spikermann y F. Medina. Geología y geomorfología de Santa Cruz entre los paralelos 51° y 52° de Lat.Sur. En: Boelcke, O, D. Moore y F. Roig Eds. Transecta Botánica de la Patagonia Austral. CONICET, Instituto de la Patagonia y Royal Society. Buenos Aires. p 41-48.
- Schwartz, Ch. y J.Ellis. 1981. Feeding ecology and niche separation in some native domestic ungulates on the shortgrass prairie. *J. Appl. Ecol.* 18:343-353.
- Senft, R., M. Coughenour, D. Bailey, L. Rittenhouse, O. Sala y D. Swift. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *Bioscience* 37:789-799.
- Smith, F. 1952. The mechanism of the tetrazolium reaction in corn embryos. *Pl. Physiol.* Lancaster, 27: 445-456.
- Smith, S. y P. Nobel. 1986. Deserts. En: Baker, N, S. Long Eds. *Photosynthesis in contrasting environments*. Elsevier: 13-62.
- Somlo, R, G. Becker, G. Siffredi. 1995. Ajuste del método de valor pastoral para determinar la carga animal en el área ecológica de Precordillera. En: Somlo, R. y G. Becker. Eds. Seminario Taller sobre Producción, Nutrición y Utilización de Pastizales. Grupo Regional Patagónico de Ecosistemas de Pastoreo. FAO - UNESCO / MAB - INTA. p 93-94.
- Soriano, A. 1952. El pastoreo en el territorio del Chubut. *Rev. Arg. Agron.* 19(1):1-20.
- Soriano, A. 1956. Aspectos ecológicos y pasturales de la vegetación patagónica relacionados con su estado y capacidad de recuperación. *Rev. Inv. Agr.* 10(4): 349-372.

- 
- Soriano, A. 1956. Los distritos florísticos de la Provincia Patagónica. Rev. Arg. de Investigaciones Agrícolas . Buenos Aires. 10(4):323-347.
- Soriano, A. 1960. Germination of twenty dominant plants in Patagonia in relation to regeneration of the vegetation. Proceedings of the 8th Int. Grassland Congress: 154-158.
- Soriano, A. y Sala, O. 1983. Ecological strategies in a Patagonian arid steppe. Vegetatio 56: 9-15.
- Soriano, A. y O. Sala. 1986. Emergence and survival of *Bromus setifolius* seedlings in different microsites of a Patagonian arid steppe. Israel Journal of Botany 35: 91-100.
- Soriano, A. Golluscio, R. y Satorre, E. 1987. Spatial heterogeneity of the root system of grasses in the Patagonian arid steppe. Bull of the Torrey Bot. Club. 114(2) 103-108.
- Soriano, A. 1990. Missing strategies for water capture in the patagonian semidesert. Acad. Nac. Cs. Ex. Fis. Nat. Buenos Aires. Monografía 5: 135-139.
- Soriano, A. y Paruelo, J. 1990. El pastoreo ovino. Principios ecológicos para el manejo de los campos. Ciencia Hoy 7(2):44-53.
- Soriano, A., M. Nogués Loza y S. Burkart. 1995. Plant biodiversity in the extra-andean Patagonia: Comparisons with neighbouring and related vegetation units. En: Actas del Taller Internacional sobre recursos fitogenéticos, desertificación y uso sustentable. Río Gallegos: 36-45.
- Stephenson, A.. 1980. Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa*, (Bignoniaceae). Ecology 61: 57-64
- Stoddart, L. y A. Smith. 1955. Range management. Mc. Graw-Hill Book Company. London. 433 pp.
- Story, R., S. Wijnhoud, E. Sourrouile, A. Vega, J. menéndez y D. Molina Sánchez. 1970. Tierras del área Río Gallegos Río Turbio. INTA. Informe inédito.
- Tamm, C. 1972. Survival and flowering of perennial herbs. III. The behaviour of *Primula veris* on permanent plots. Oikos. 23: 23-28.
- Thompson, K. 1987. Seeds and seed banks. New Phytol. 106: (suppl) 23-34.
- Thompson, K. y J. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. Journal of Ecology. 67: 893-921.
- Thornthwaite, C. y F. Hare. 1955. Climate classification in forestry. UNASYLVA, Vol 9 (2), Publ. FAO. Roma.
- Walter, H. 1979. Vegetation of the Earth and ecological systems of the geobiosphere. Springer, New York.
- Walters , C. 1986 Adaptative Management of Renewable Resources. Mac Millan Pub Co. New York.

- 
- Warldlaw, I. y R. Kunstone. 1984. Effecto of temperature on seed development in jojoba (*Simmondsia chinensis*(Link) Schneider). 1. Dry matter changes. Aust. J. Agric. Res. 35: 685-691.
- Watt, A. 1947. Pattern and Process in the plant community. J. Ecol. 35: 1-22.
- Welker, J., E. Rykiel, D. Briske y J. Goeschl. 1985. Carbon import among vegetative tillers within two bunchgrasses: Assessment with carbon-11 labeling. Oecologia 65:209-212.
- Welker, J., D. Briske y R. Weaver. 1987. Nitrogen-15 partitioning within a three generation tiller sequence of the bunchgrass *Shizachyrium scoparium*: response to selective defoliation. Oecologia 24:330-334.
- Welker, J., D. Briske y R. Weaver. 1991. Intraclonal nitrogen allocation in the bunchgrass *Schizachyrium scoparium* Hubb: an assessment of the physiological individual. Funct. Ecol 5:433-440.,
- Welker, J. y D. Briske, 1992. Clonal biology of the temperate, caespitose, graminoid *Schizachyrium scoparium*: a synthesis with reference to climate change. Oikos 63:357-365.
- Westoby, M. 1980. Elements of a theory of vegetation dynamics in arid rangelands. Is. Jour. Bot. 28:169-194.
- Westoby, M., B. Walker y I.Noy Meir. 1989. Opportunistic mangement of rangelands not at equilibrium. Jour. Range Manage. 42(2): 266-274.
- Wiens, D. 1984. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems and reproductive success in plants. Oecologia 64: 47-53.
- Wijnhoud, S. y E.A. Sourrouile. 1972. Suelos del área Río Gallegos - Río Turbio. Proyecto FAO - INTA. Informe inédito.
- Wilson, A. y K. Thompson. 1989. A comparative study of reproductive allocation in 40 British grasses. Functional Ecology 3: 297-302.
- Willems, J. 1983. Species composition and above ground phytomass in chalk grassland with different management. Vegetatio 52:171-180.
- Williams, O. y R. Roe. 1975. Mangement of arid grasslands for sheep:plant demography of six grasses in relation to climate and grazing. Proceedings of The Ecological Society of Australia, 9: 142-156.