



Universidad de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**LA INVASIÓN DE PASTIZALES POR ESPECIES EXÓTICAS:
EL PAPEL DE DISTURBIOS DE DIFERENTE
ESCALA ESPACIAL**

**Tesis presentada para optar al título de Doctor de la
Universidad de Buenos Aires en el área de Ciencias Biológicas**

Marina Machera
Licenciada en Ciencias Biológicas

Director de la tesis: Dr. Enrique J. Chaneton (PhD)
Consejero de estudios: Dra. Marta Collantes

Instituto de Investigaciones Fisiológicas y Ecológicas Vinculadas a la
Agricultura (IFEVA) - CONICET
Facultad de Agronomía - Universidad de Buenos Aires

**LA INVASIÓN DE PASTIZALES POR ESPECIES EXÓTICAS:
EL PAPEL DE DISTURBIOS DE DIFERENTE
ESCALA ESPACIAL**

Nombre de Jurados

Firmas

Calificación

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

Fecha de aprobación de la tesis:

LA INVASIÓN DE PASTIZALES POR ESPECIES EXÓTICAS: EL PAPEL DE DISTURBIOS DE DIFERENTE ESCALA ESPACIAL

Resumen

Las comunidades vegetales son generalmente más invadibles cuando están sujetas a alguna forma de disturbio. Los disturbios pueden jugar un papel “dual”. Por un lado ayudan al mantenimiento de las especies nativas menos competitivas, mientras que por otro lado facilitan la invasión de especies exóticas. El objetivo de esta tesis es determinar en qué medida disturbios de diferente frecuencia y extensión espacial promueven la invasión de plantas exóticas y contribuyen a la estructuración de la comunidad vegetal en pastizales de la Pampa Interior. Mediante experimentos manipulativos, evalué el efecto del fuego y de los disturbios de armadillos sobre la dinámica de la vegetación en un pastizal relictual y en un pastizal post-agrícola. Mediante un estudio mensurativo, estudié el papel de la actividad natural de armadillos sobre la estructura de pastizales sucesionales post-agrícolas. En el pastizal relicto el fuego promovió cambios más dramáticos y persistentes que los disturbios de armadillos, ya que produjo un aumento de las dicotiledóneas nativas y facilitó la invasión de especies anuales exóticas. Al mismo tiempo, el fuego disminuyó la abundancia de *Paspalum quadrifarium*, la gramínea nativa dominante y aumentó la riqueza de especies en el largo plazo. La simulación de los disturbios de armadillos causó la invasión transitoria de dicotiledóneas anuales exóticas. La composición del pastizal post-agrícola luego de 4 años de sucesión post-fuego, no mostró cambios importantes debidos a la acción de los disturbios. En el pastizal sucesional, los disturbios naturales de armadillos proporcionaron sitios seguros para la persistencia de dicotiledóneas nativas, aunque también favorecieron a las especies exóticas bajo ciertas condiciones ambientales. Este trabajo aporta evidencia sobre la importancia de disturbios de diferente escala en la dinámica de estos pastizales y demuestran que el impacto de los disturbios depende de la estructura de la comunidad residente. Mis resultados señalan el papel fundamental de los disturbios en el mantenimiento de especies nativas subordinadas. La invasión de plantas exóticas en pastizales relictos solo aparece como una amenaza tangible cuando éstos son afectados por disturbios de gran escala.

Palabras clave: invasiones biológicas, disturbios, fuego, armadillos, pastizales, Pampa Interior, *Paspalum quadrifarium*.

EXOTIC SPECIES INVASION IN GRASSLANDS: THE ROLE OF DISTURBANCES OF DIFFERENT SCALE

Abstract

Plant communities are generally more invasible when affected by some form of disturbance. Disturbances may play a “dual” role. On the one hand, they help to the maintenance of least competitive native species, while on the other hand they facilitate exotic species invasions. The aim of this thesis was to determine the extent to which disturbance agents of different frequency and spatial extent promote plant invasions and contribute to structuring plant communities of Inland Pampa grasslands, eastern Argentina. I used large-scale, manipulative experiments to evaluate the effects of burning and armadillo activity on the vegetation dynamics of native relict and old-field grasslands. I studied the role of natural armadillo activity on the spatial structure of old-field successional grasslands. In relict grassland, fire promoted more dramatic and persistent changes than those produced by simulated armadillo diggings. Fire increased native forbs cover and facilitated invasion by annual exotic plants. Moreover, fire decreased the abundance of *Paspalum quadrifarium*, the dominant native tussock grass species and increased plant richness in the long term. Simulation of armadillo disturbance promoted invasion by exotic annual forbs, but this effect disappeared after one year. After four years of post-fire succession, the species composition of old-field grasslands showed no substantial change due to either type of disturbance. In old-field successional communities, natural armadillo disturbances created favourable conditions for the persistence of native forb species. However, they also facilitated exotic annuals under environmental conditions. This work provides evidence on the importance of disturbances of different scale and frequency on the dynamics of these grasslands, and demonstrates that disturbance impacts depend strongly on the structure of the resident plant community. In particular, my results highlight the primary role of disturbances in the persistence of subordinate native species. Exotic plant invasions into relict native grasslands may represent a considerable threat when remnant fragments are subjected to large-scale disturbances.

Key words: biological invasions, disturbance, fire, armadillos, grasslands, Inland Pampa, *Paspalum quadrifarium*.

Agradecimientos

A Enrique Chaneton por todo el apoyo y dedicación brindado durante el transcurso de la tesis.

A Rolando León, Marina Omacini, Fernanda Menvielle y a Hernán Trebino por acompañarme y guiarme en las primeras etapas de esta tesis.

A Pablo Cipriotti, quien participó activamente en esta tesis y me brindó ayuda con los análisis estadísticos.

A todos aquellos que me acompañaron en los viajes de campo y me ayudaron con el reconocimiento de las especies: Nicolás Trillo, Pedro Gundel, Pedro Tognetti, Erica, Andrea Uchitel, Carlitos Villardi y Lucia Vivanco. A Walter por su colaboración con los ensayos en invernáculo.

A mis compañeros y amigos de oficina: Mariano Oyarzabal, Pablo Cipriotti, Laura Luccioni, Irene Fabricante, Santiago Verón y Guadalupe Galíndez con quienes compartimos hermosos e inolvidables momentos.

A todos los del Ifeva que me brindaron apoyo y aliento en distintas etapas de esta tesis: Ire Montoya, Roxi, Pame, Alfon, Isabel, Anita, Noemí, Laura (Yadjian), Martín Vila, Eli y Verónica Herrera.

A mis amigas, que muchas sin entender demasiado, se preocuparon e interesaron por mi trabajo: María, Mechi, Selene, Tere y Rosa.

A toda mi gran familia por el continuo apoyo y amor que me brindaron a cada paso de este largo camino.

Esta tesis se la dedico a Diego por su paciencia, ayuda y por ser el más fiel compañero y a Emi por hacerme plenamente feliz!

INDICE GENERAL

Capítulo I.....	1
Introducción general.....	1
1.1 Problemática general de las invasiones biológicas.....	1
1.2 El papel ecológico de los disturbios.....	4
1.3 Invasiones y disturbios en los pastizales Pampeanos	8
1.4 Objetivos de la Tesis.....	13
1.5 Descripción del sistema.....	14
1.6 Organización de la Tesis.....	16
Capítulo II.....	18
Efecto de los disturbios de armadillos sobre la colonización de especies.....	18
2.1 Introducción	18
2.2 Materiales y Métodos.....	19
2.2.1 Experimentos manipulativos	19
2.2.2 Análisis de datos.....	22
2.2.3 Monitoreo de disturbios naturales.....	24
2.2.4 Estudio del banco de semillas.....	25
2.3 Resultados.....	25
2.3.1 Efectos sobre la cobertura y la comunidad de plántulas.....	25
2.3.2 Efectos sobre la comunidad establecida	31
2.3.3 Cambios en la riqueza de especies.....	35
2.3.4 Estructura final de la biomasa aérea	37
2.3.5 Caracterización de los disturbios naturales.....	40
2.4 Discusión	42
Capítulo III.....	49
El impacto de diferentes regímenes de disturbio sobre la invasibilidad y dinámica de la comunidad.....	49
3.1 Introducción	49
3.2 Materiales y Métodos.....	53

3.2.1	Diseño experimental.....	53
3.2.2	Análisis de datos.....	55
3.3	Resultados	57
3.3.1	Efectos sobre la comunidad de plántulas (corto plazo).....	57
3.3.2	Efectos sobre la comunidad establecida (corto plazo).....	65
3.3.3	Dinámica de la vegetación post-disturbio (largo plazo).....	67
3.3.4	Cambios en la estructura de la vegetación debidos al fuego (largo plazo)	74
3.4	Discusión	76
3.4.1.	Efectos de corto plazo.....	76
3.4.2.	Efectos de largo plazo.....	78
Capítulo IV.....		84
Relaciones espaciales entre la vegetación y los disturbios de armadillos en una sucesión post-agrícola.....		84
4.1	Introducción.....	84
4.2	Materiales y Métodos.....	88
4.2.1	Sitio de estudio.....	88
4.2.2	Mediciones de campo.....	89
4.2.3	Análisis de datos.....	89
4.3	Resultados.....	93
4.3.1	Dinámica del nivel de disturbio y de los grupos funcionales.....	93
4.3.2	Relaciones espaciales entre la vegetación y los disturbios de armadillos.....	96
4.3.4	Contribución relativa de los disturbios a la determinación de la diversidad y composición florística.....	101
4.4	Discusión.....	105
Capítulo V.....		111
Discusión General.....		111
5.1	Implicancias para la dinámica de los pastizales pampeanos.....	112
5.2	Contribución de esta tesis al conocimiento ecológico de las invasiones.....	117
5.3	Implicancias para el manejo y conservación de pastizales pampeanos.....	118
Apéndice.....		121

Estudio del banco de semillas del pastizal.....	121
Objetivo.....	121
Materiales y Métodos.....	121
Resultados y Discusión.....	122
Referencias.....	124

ÍNDICE DE TABLAS

INDICE DE FIGURAS

Figura 2.1 Dinámica de la cobertura total (a, c, e y g) y reclutamiento de plántulas (b, d, f y h) en los tratamientos control y disturbio en el pastizal relicto. Los datos representan la media de la cobertura total (\pm error estándar) y del número de plántulas para los disturbios realizados en invierno, primavera, verano y otoño. *P<0.05, ** P<0.01, *** P< 0.001.....	27
Figura 2.2 Dinámica de la cobertura total (a, c, e y g) y reclutamiento de plántulas (b, d, f y h) en los tratamientos control y disturbio en el pastizal post-agrícola. Los datos representan la media de la cobertura total (\pm error estándar) y del número de plántulas para los disturbios realizados en invierno, primavera, verano y otoño. *P<0.05, ** P<0.01, *** P< 0.001.....	28
Figura 2.3 Número de plántulas emergidas de los diferentes grupos funcionales en el pastizal relicto (a, b, c) y en el post-agrícola (d, e, f). Las barras muestran la media del número de plántulas emergidas por cada estación de disturbio. Las diferentes letras indican las diferencias (p<0.05) entre tratamientos del número de plántulas emergidas (prueba de LSD).....	31
Figura 2.4 Porcentaje de la cobertura de plantas en los diferentes grupos funcionales en el pastizal relicto (a, b, c) y en el post-agrícola (d, e, f). Las barras muestran la media de la cobertura de plantas por cada estación de disturbio. Las diferentes letras indican las diferencias (p<0.05) entre tratamientos de la cobertura de plantas (prueba de LSD).....	32
Figura 2.5 Escalamiento no-métrico multidimensional basado en los datos de cobertura de las especies en el pastizal relicto y en el post-agrícola. Cada punto representa el centroide del tratamiento en esa fecha.....	34
Figura 2.6 Dinámica del número de especies de plántulas y de la comunidad establecida en los tratamientos control y disturbios, en el pastizal relicto (a, c, e, g) y en el post-agrícola (b, d, f, h). Los datos representan el número de especies promedio (\pm error estándar) para los disturbios de invierno, primavera, verano y otoño. ANOVA de parcelas divididas: estación (E) y disturbio (D). # P<0.1, *P<0.05, ** P<0.01, *** P< 0.001.....	36
Figura 2.7 Diferencias entre la biomasa (a, b) y la riqueza de especies (c, d) entre los tratamientos control y disturbio en el pastizal relicto (a, c) y el post-agrícola (b, d). Las barras muestran la biomasa media (\pm error estándar) y el número de especies medio (\pm error estándar). ANOVA de parcelas divididas: estación (E), disturbio (D) y estación x disturbio (E x D). # P<0.1, *P<0.05, ** P<0.01, *** P< 0.001.....	40

Figura 2.8 (a) Número de plántulas y cobertura total de especies exóticas y nativas y (b) riqueza de plántulas y de la comunidad establecida en los disturbios naturales de armadillos. Los datos representan la media (\pm error estándar) en el canopeo intacto (C) y en los disturbios de armadillos (D). #P < 0.10, *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001. n=34.....42

"Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original, producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución."

Capítulo I

Introducción general

1.1 Problemática general de las invasiones biológicas

El estudio de las invasiones biológicas es uno de los problemas centrales de la ecología y han influenciado profundamente las formas de la biota del planeta a lo largo de los tiempos (Darwin 1860; Elton 1958; Drake *et al.* 1989). Las especies invasoras son aquellas que se establecen en nuevas áreas, distantes a las de su origen, en las cuáles proliferan y persisten en detrimento de especies y ecosistemas nativos (Mack 1995; Richardson *et al.* 2000). Las actividades humanas trasladan las especies de un lugar a otro accidental o deliberadamente, causando la ruptura del aislamiento geográfico entre las biotas de diferentes regiones del globo (D'Antonio & Vitousek 1992). En particular, las invasiones de plantas causadas por el transporte antrópico han determinado que, aún en regiones aisladas del globo, la flora actual esté compuesta por un 26-40% de especies exóticas. Las invasiones que ocurren como consecuencia del transporte humano han llevado a la creación de un “supercontinente” donde la similitud de la composición específica se ha incrementado a través de todo el mundo (Lövei 1997). La agricultura y el manejo deliberado de los bosques simplifican la vegetación creando condiciones ambientales que homogenizan el ambiente, generalmente reemplazando las biotas locales por especies exóticas (Vitousek *et al.* 1996; Mack *et. al* 2000; Mooney & Hobbs 2000; Mack & Lonsdale 2001).

Las consecuencias adversas de las invasiones biológicas son diversas y están interrelacionadas. Las especies invasoras pueden alterar el funcionamiento y la dinámica del ecosistema (Vitousek & Walker 1989; D'Antonio & Vitousek 1992) causando cambios que afectan a las especies dominantes de la comunidad, las propiedades físicas del ecosistema, los ciclos de nutrientes, la productividad primaria y secundaria y la diversidad de plantas y animales (Mack *et al.* 2000; Hobbs & Huenneke 1992). Las invasiones biológicas son un componente importante del cambio global y se espera que tengan un gran efecto sobre la biodiversidad de ciertos ecosistemas del mundo (Sala *et al.* 2000). Los efectos combinados de las invasiones promovidas por los seres humanos amenazan los esfuerzos por conservar la

biodiversidad, mantener la productividad de los agroecosistemas, sustentar el funcionamiento de los ecosistemas naturales y también proteger la salud humana (Mack 1995). Por estas razones, la comprensión de los mecanismos que subyacen a los procesos de invasión por especies exóticas es de fundamental importancia para el manejo sustentable de ecosistemas naturales y cultivados.

Un aspecto importante en el estudio de las invasiones de plantas exóticas involucra las características funcionales de una invasora exitosa, tales como la tasa de propagación, la forma de dispersión y el tamaño del banco de semillas (Burke & Grime 1996). Se ha tratado por mucho tiempo de confeccionar una lista de caracteres que compartirían las invasoras exitosas y si bien algunas parecen tener rasgos en común, hasta ahora tales listas sólo comprenden un grupo reducido de especies y las excepciones abundan (Mack 1995). Muchas invasoras exitosas suelen tener un modo efectivo de dispersión (viento, fauna, etc.), alta producción de semillas y es común encontrar que este grupo de especies invasoras presenten semillas pequeñas (O'Connor 1991). Por ejemplo, las especies anuales que crecen en las etapas pioneras de la sucesión secundaria suelen tener caracteres que les permiten explotar sitios erráticos y efímeros (Fenner 1987) y son tradicionalmente consideradas las peores malezas en los sistemas agrícolas (Rejmánek 1989).

Por otro lado, el estudio de las invasiones biológicas está íntimamente asociado al análisis de las características que determinan la susceptibilidad a la invasión de una comunidad. Se ha propuesto que todas las comunidades en mayor o menor medida son invadibles (Usher *et al.* 1988) dada una presión de propágulos suficiente de especies exóticas (Williamson 1996). De hecho, la dificultad para predecir la vulnerabilidad de las comunidades a la invasión se incrementa por el sesgo que genera la “presión de propágulos” y el tamaño del pool regional de exóticas, ya que existe una enorme diferencia entre las comunidades respecto de la oportunidad que tienen de recibir inmigrantes con diferentes caracteres adaptativos. En general, para que una comunidad sea invadida, debe existir una elevada disponibilidad de propágulos de potenciales especies invasoras, la cual depende de la presencia de fuentes de dispersión cercanas (Eriksson 1993; Zobel 1997; Smith & Knapp 2001). Por esta razón, la configuración del paisaje es un factor exógeno importante que influye sobre la probabilidad de invasión de una comunidad local.

La susceptibilidad de un sitio a la invasión por nuevas especies es una propiedad emergente que resulta de una serie de factores locales como el clima, el régimen de disturbios, la habilidad competitiva de la vegetación residente (Connell & Slatyer 1977; Crawley 1987; Lonsdale 1999; Davis *et al.* 2000), la presencia (ó ausencia) de herbívoros, patógenos (Crawley 1992; Ostfeld *et al.* 1997; D'Antonio 1993; Lonsdale 1999), mutualistas (Crawley 1987; Marler *et al.* 1999), la limitación al reclutamiento de plántulas impuesta por la acumulación de material muerto (Facelli & Pickett 1991, Tilman 1997) y los efectos facilitadores de la vegetación residente (Maron & Connors 1996). La “teoría de los recursos fluctuantes” (Davis *et al.* 2000) plantea que una comunidad es más susceptible a la invasión cuando ocurre un aumento en la cantidad de recursos no utilizados. Esta teoría plantea que la disponibilidad de recursos aumenta a medida que decrece su utilización por la comunidad residente, por ejemplo debido a la destrucción de la vegetación por un disturbio, o a medida que la provisión de recursos aumenta a una tasa mayor que su secuestro por la vegetación, por ejemplo el aumento en el suministro de agua durante un año muy húmedo o la adición de nutrientes por fertilización (Davis *et al.* 2000). La susceptibilidad del ambiente a la invasión, no es un atributo estático de la comunidad, sino que es una condición que fluctúa a través del tiempo, de manera que puede cambiar de un año a otro y aún estacionalmente, dentro de un mismo año, dependiendo de cual es la cantidad de recursos no utilizados.

En este sentido, la productividad primaria y la diversidad de especies son factores endógenos que pueden modificar la susceptibilidad de una comunidad a la invasión. Algunos trabajos sugieren que las comunidades con una alta productividad de biomasa y gran acumulación de broza son particularmente eficientes en interferir con el establecimiento de plántulas y por lo tanto son resistentes a la invasión de exóticas (Rejmánek 1989; Tilman & Pacala 1993, Tilman & Downing 1994; Huston 1994). Otros estudios han encontrado que las comunidades más diversas son más resistentes a la invasión ya que usan los recursos más eficientemente y por lo tanto tienen menos nichos “vacantes” (Elton 1958; Crawley 1987; Symstad 2000; Levine 2000; Naeem *et al.* 2000; Shea & Chesson 2002; Levine *et al.* 2004). Sin embargo, muchos trabajos han encontrado una relación positiva entre la diversidad y la invasibilidad (Robinson *et al.* 1995; Palmer & Maurer 1997; Levine & D'Antonio 1999; Shea & Chesson 2002) especialmente a escala de paisaje (Stohlgren *et al.* 1999). Esto ocurre

porque frecuentemente los factores que controlan la diversidad de especies nativas también ejercen un control similar sobre las especies exóticas (Rejmanek 1989; McIntyre & Lavorel 1994; Chanton *et al.* 2002). Así, Levine *et al.* (2004) concluyen que si bien la diversidad de la comunidad residente puede reducir la invasibilidad, no es suficiente para prevenirla totalmente. Otros estudios han encontrado que en comunidades terrestres la resistencia a las invasiones de plantas se correlaciona más con la arquitectura y composición funcional de la comunidad vegetal, que con el número de especies de la comunidad (Priour-Richard *et al.* 2000; Mack *et al.* 2000). Sin embargo, las comunidades más diversas contienen una mayor micro-heterogeneidad en la altura del canopy, la profundidad de raíces, la distribución espacial de las especies, etc., lo cual las podría hacer más invadibles (Aarssen 1983; Palmer & Maurer 1997).

Existe abundante evidencia que avala la afirmación de que las comunidades de plantas son generalmente más invadibles cuando están sujetas a alguna forma de disturbios, ya sean éstos de origen natural ó antrópico (Crawley 1987; Rejmanek 1989; Hobbs & Huenneke 1992; Burke & Grime 1996; Kotanen 1997; Davis *et al.* 2000; Mazia *et al.* 2001). En paisajes disturbados por la actividad agropecuaria, muchas especies adquieren la condición de “maleza” cuyo foco de invasión y dispersión se encuentra muy cercano a comunidades prístinas o poco disturbadas (Crawley 1987; Ghera *et al.* 1996). Hobbs y Huenneke (1992) plantean el problema de que los disturbios pueden jugar un papel “dual”. Por un lado, ayudan al mantenimiento de las especies nativas menos competitivas, mientras que por otro lado, facilitan la invasión de especies exóticas. Curiosamente pocos estudios han investigado esta idea (Kotanen 1997). El propósito general de esta tesis es determinar en qué medida la ocurrencia de disturbios de diferente origen, frecuencia y extensión espacial promueven la invasión de plantas exóticas y contribuyen a la estructuración de la comunidad vegetal en pastizales de la Pampa Interior.

1.2 El papel ecológico de los disturbios

Los disturbios juegan un papel importante en la dinámica de las comunidades vegetales. Se considera un *disturbio* a todo evento discreto que causa la muerte o el daño de un individuo o más de la comunidad, y de este modo crea de forma directa o indirecta la

oportunidad para el establecimiento de nuevos individuos (Sousa 1984). Asimismo, según Grime (1979), un disturbio es un factor que causa la destrucción parcial o total de la biomasa de la comunidad. White y Picket (1985) definen a los disturbios como un evento discreto en el tiempo y en el espacio que altera la estructura de la comunidad, o de una población, y así cambia la disponibilidad de los recursos, el sustrato o el ambiente físico.

La acción de un disturbio genera heterogeneidad espacial al crear claros en el canopeo vegetal y sitios seguros para el establecimiento de especies oportunistas (Harper 1977; Grubb 1977; Grime 1979; Huston 1994). La velocidad y trayectoria de recuperación del sistema luego de un disturbio depende de las características del mismo (Huston 1994). La *frecuencia* de disturbios determina cuanto tiempo tiene la vegetación para recuperarse de un disturbio a otro; la *intensidad* del disturbio determinará el punto de inicio de recuperación, mientras que el *área* abarcada por el disturbio influirá sobre la recuperación ya que determinará en qué medida la comunidad se recuperará a partir de propágulos exógenos o endógenos (Connell 1977; Huston 1994). Generalmente existe una relación inversa entre la frecuencia e intensidad de los disturbios. Por un lado, hay disturbios infrecuentes y masivos (ej. glaciaciones) que afectan grandes áreas y matan o desplazan a la totalidad de los organismos, causando cambios visibles en la estructura y composición de la comunidad. Por otro lado, los disturbios pueden ser frecuentes y menos severos (ej. herbivoría), de manera que la composición y diversidad en el paisaje permanecen relativamente constantes en el tiempo (Huston 1994). Los primeros tienen una clara influencia sobre la composición y diversidad de especies, pero también hay numerosa evidencia de que los segundos son necesarios para la persistencia de muchos ecosistemas (Sousa 1979 a,b). Los efectos de disturbios tales como el fuego, la sequía o la inundación, son fácilmente visualizables por que afectan grandes áreas, mientras que es más difícil visualizar las modificaciones causadas por disturbios bióticos de menor escala como la herbivoría o los micrositios creados por animales cavadores (Desimone 1999). Por otro lado, el momento o la estación en que los disturbios ocurren tiene una influencia sobre las especies que serán más susceptibles al daño o a la mortalidad (Sousa 1984), y determina qué especies tendrán mayor probabilidad de dispersarse dentro del área disturbada, germinar y establecerse (Hartshorn 1978).

Todos los ecosistemas del mundo experimentan la ocurrencia de disturbios de diferente escala espacial y temporal que pueden promover las invasiones biológicas (Egler 1954; Forcella & Harvey 1983; Pickard 1984; Ewel 1986; Hobbs 1986). Los disturbios antrópicos o la intensificación de los naturales como el fuego, han tenido un rol significativo en algunas de las más grandes invasiones biológicas conocidas (D'Antonio & Vitousek 1992; Mack *et al.* 2000; Money & Hobbs 2000; Rossman 2001; Mack & Lonsdale 2001). Los disturbios alteran los mecanismos naturales de resistencia a la invasión que describimos en la sección anterior (competencia entre las plantas residentes y colonizadoras, limitación al reclutamiento de plántulas por acumulación de broza, depredación de semillas y plántulas por herbívoros residentes, etc.). La acción de los disturbios puede por un lado introducir recursos adicionales (e.g. nutrientes provenientes de una inundación) y por el otro, disminuir la utilización de los recursos por la vegetación residente. El resultado de esta acción será en ambos casos el aumento de la disponibilidad de recursos, la cual determinaría un aumento en la susceptibilidad a la invasión (Davis *et al.* 2000). La capacidad de predecir y evitar procesos de invasión podría depender del conocimiento disponible sobre los mecanismos directos e indirectos que median el impacto de los disturbios en las comunidades vegetales (Hobbs & Huenneke 1992; Davis *et al.* 2000). Por lo tanto, es importante comprender de qué manera disturbios que actúan con distinta frecuencia y a diferente escala espacial, influyen sobre la inmigración y persistencia de plantas invasoras (Collins 1987, Chaneton & Facelli 1991, Belsky 1992). Muchos estudios han examinado el efecto de un tipo de disturbio en particular, tomado en forma aislada. Esta tesis considera las consecuencias de los efectos individuales y de la interacción de dos tipos de disturbio diferentes, uno infrecuente y de gran escala espacial (fuego) y otro frecuente pero de pequeña extensión espacial (animales cavadores).

Numerosos estudios han demostrado que los disturbios de pequeña escala juegan un papel importante en la dinámica de las poblaciones y la estructuración de las comunidades de pastizal (Pickett & White 1985; Hobbs & Hobbs 1987; Reichman *et al.* 1993). La actividad de mamíferos cavadores es un factor de disturbio en muchos pastizales (Platt 1975; Hobbs & Mooney 1991; Kotanen 1997; Bartha 2001). A través de la formación de cuevas y acumulación de tierra, estos animales pueden ser considerados como especies “ingenieras”

(Jones *et al.* 1994), ya que con su actividad cambian el estado físico del sistema y así modulan la disponibilidad de recursos y de hábitat para otras especies, directa o indirectamente (Tilman 1982; Black *et al.* 1991; Jones *et al.* 1994). Dentro de este grupo pueden ubicarse a mamíferos pequeños y roedores que alteran el ambiente formando pequeñas acumulaciones de tierra y cuevas. A través de su actividad pueden originar parches dentro de la matriz de un pastizal (Whicker & Detling 1988). En pastizales de América del Norte, pequeños roedores (“prairie dogs”: *Cynomys spp*) mezclan entre 200-225 Kg. de suelo por el sistema de madrigueras (Archer *et al.* 1987). En estos sistemas la acción de estos roedores altera la fisonomía del pastizal creando parches de vegetación alterada. El efecto de la actividad de los animales cavadores sobre la vegetación ha sido ampliamente estudiado en pastizales y bosques de América del Norte (Hobbs & Money 1985; Martinsen *et al.* 1990; Huntly & Reichman 1994). En América del Sur, se han realizado estudios en la costa semiárida de Chile (Contreras & Gutiérrez 1991) y en las zonas semidesérticas de las regiones del Monte y el Espinal en Argentina (Branch *et al.* 1996; Campos 1997; Campos *et al.* 2001). Estos trabajos manifiestan la importancia de diferentes especies de roedores (Tuco-tuco: *Ctenomys sp.* y vizcacha: *Lagostomus maximus*) sobre la estructura, composición y dinámica de plantas. Sin embargo, no hay estudios sobre la actividad y consecuencias ecológicas de la actividad de los animales cavadores en pastizales pampeanos húmedos. Los armadillos han estado presentes en los pastizales pampeanos desde el período Cuaternario y se cree que junto con la actividad de hormigas megatérmicas, fueron factores importantes en los procesos de génesis de los suelos y de los pastizales (Naveh *et al.* 2001). A pesar del potencial significado ecológico de su papel como agentes naturales de perturbación y también como plagas de la agricultura (Nowak 1999), la acción de estos pequeños animales ha sido escasamente documentada en las investigaciones sobre la dinámica de parches e invasiones de plantas (Pickett & White 1985; D’Antonio 2001). Las actividades humanas suelen aumentar la frecuencia de incendios en ecosistemas nativos. El fuego y la manipulación del mismo se utiliza como herramienta para el control de especies exóticas en pastizales templados y como práctica para prevenir incendios catastróficos en muchos pastizales del mundo (Vogl 1974; Stuwe & Parsons 1977). El fuego juega un papel fundamental en el funcionamiento y la estructura de los pastizales (Oesterheld *et al.* 1999;

D'Antonio 2001). Este tipo de disturbio puede actuar en forma directa aumentando la tasa de germinación de semillas enterradas (Keely & Fotheringham 1997), aunque también puede aumentar la mortalidad de semillas y plántulas (San José & Farinas 1983; Hassan & West 1986; Hoffman 1996). Por otro lado, el fuego puede actuar en forma indirecta sobre el reclutamiento, crecimiento y supervivencia de las plantas, disminuyendo la biomasa verde y la broza y por lo tanto aumentando la luz que llega a la superficie del suelo (Frost & Robertson 1985; Morgan 2001). El fuego determina el patrón de biomasa removida en un pastizal y la volatilización de nutrientes (Daubenmire 1968; Hobbs *et al.* 1991). En particular en los pastizales donde las precipitaciones son mayores a 700 mm anuales el fuego juega un papel fundamental en la productividad del sistema, produciendo un aumento de ésta hasta cinco veces más que la productividad media (Oesterheld *et al.* 1999). El fuego juega un papel importante en el mantenimiento de muchas especies (Pickett & White 1985; Petraitis *et al.* 1989; Huston 1994; Mackey & Currie 2000), aunque en la mayoría de los estudios se ha encontrado que también promueve la invasión por especies exóticas (D'Antonio *et al.* 1999; D'Antonio 2000). A pesar de que las especies nativas pueden responder positivamente al fuego, las especies exóticas parecen tener un modo de producción de semillas más prolifero, así como un modo de regeneración más rápido (D'Antonio 2000). La excepción a esto parecería ser los ecosistemas que han tenido una larga historia de evolución con incendios frecuentes (Collins 1987; D'Antonio 2000). Algunos estudios han demostrado el papel importante de la diversidad de las comunidades como factor “buffer” a las invasiones frente a la acción del fuego (MacDougall 2005). Por otro lado, las consecuencias de un incendio dependerán del momento, la intensidad, y las condiciones climáticas asociadas al mismo. Estos factores sin duda complican la predicción de los efectos del fuego sobre la invasibilidad de las comunidades.

1.3 Invasiones y disturbios en los pastizales Pampeanos

Los pastizales son uno de los tipos de vegetación más extensos del planeta con una cobertura potencial estimada en 39×10^6 km² (Bilenca & Miñarro 2004). Estos sistemas proporcionan una alta gama de bienes y servicios ambientales, solo unos pocos tienen valor de mercado (Sala & Paruelo 1997). La producción de carne, leche, lana y cuero son las

actividades más reconocidas. Sin embargo, los pastizales proporcionan también una serie de servicios ecosistémicos, como evitar la erosión del suelo, mejorar el clima, mantener la composición de gases de la atmósfera mediante el secuestro de CO₂ y representar una importante fuente de diversidad genética (Sala & Paruelo 1997; Constanza *et al.* 1997). Los pastizales nativos representan un reservorio importante de biodiversidad el cual se agota rápidamente por la presión de pastoreo y prácticas agrícolas. Los pastizales templados del mundo se encuentran reducidos y amenazados en su extensión y son altamente vulnerables a las invasiones debido al avance del desarrollo agrícola y urbano. En particular, los pastizales que han evolucionado en ausencia de una alta presión de pastoreo, como es el caso de los pastizales templados de América del Sur, han sido muy vulnerables a los procesos de invasión (Mack 1989).

Sólo el 0.7% de la superficie de los pastizales templados del mundo se encuentra incluido dentro de un sistema de áreas con algún estatus de protección. El panorama es aún más grave en los pastizales templados de América del Sur, donde en algunas regiones el porcentaje cubierto por áreas protegidas es inferior al 0.3% (Bilenca & Miñarro 2004). En la Argentina, apenas el 2% de la superficie de las regiones Pampeana y Mesopotámica permanece sin haber sido utilizada por actividades agropecuarias (Hannah *et al.* 1995), mientras que solo el 0.1% corresponde a áreas protegidas (Garbulsky & Paruelo 2004). Los pastizales naturales de la región Pampeana han sido profundamente transformados por el uso agrícola y el pastoreo doméstico, lo que ha permitido la invasión masiva de especies exóticas y presumiblemente, la extinción local de especies nativas (León *et al.* 1984; Rapaport 1996; Ghersa & León 1999; Chaneton *et al.* 2001, 2002). El resultado de este proceso de invasión ha sido que en áreas con precipitaciones superiores a 550 mm, es difícil encontrar en la actualidad pastizales cuyas características florísticas y estructurales representen las de la vegetación original (Ghersa & León 1999). La invasión y dominancia de especies exóticas en las comunidades nativas y semi-naturales de la región ha sido ciertamente estimulada por la elevada frecuencia y magnitud de disturbios de origen antrópico (León *et al.* 1984; Sala *et al.* 1986; Facelli *et al.* 1988, 1989; Omacini *et al.* 1995; Chaneton *et al.* 2001). Se ha demostrado que la presencia de plantas exóticas puede modificar la composición de grupos funcionales, reducir la productividad forrajera y alterar los patrones de diversidad y

heterogeneidad de los pastizales pampeanos a varias escalas (por ej. Sala *et al.* 1986; Chaneton *et al.* 1996, 2002; Oesterheld & Rusch 1997).

Hasta el presente, la mayoría de los estudios relacionados con la invasión de especies exóticas en ecosistemas de la Pampa Húmeda han sido llevados a cabo en ambientes agrícolas de la Pampa Ondulada y en los pastizales naturales de la Pampa Deprimida. Los primeros han considerado los mecanismos de invasión y persistencia de malezas en sitios arados y el impacto de las poblaciones invasoras sobre el rendimiento de diferentes cultivos (Ghersa *et al.* 1994; Ghersa & León 1999b). En cambio, los trabajos realizados en la Pampa Deprimida tienen especial relevancia para el proyecto aquí propuesto, ya que han considerado específicamente los factores que promueven o retardan la invasión de especies en comunidades de pastizal, incluyendo la ocurrencia de disturbios naturales y antrópicos, la competencia por recursos y la herbívora.

En pastizales del centro de la Pampa Deprimida, el pastoreo doméstico promueve la invasión de comunidades por dicotiledóneas exóticas y la disminución o extinción local de pastos nativos (Sala *et al.* 1986; Facelli 1988; Facelli *et al.* 1989; Chaneton *et al.* 2001, 2002). Los cambios en la composición florística del pastizal aparecen asociados a cambios importantes en la estructura vertical de la vegetación y la miniaturización de matas de pastos generados por la herbívora (Sala *et al.* 1986). El disturbio del canopeo y la reducción de la cobertura del suelo favorecen la instalación de plántulas de especies exóticas mediante la remoción de barreras que limitan la germinación y emergencia (Oesterheld & Sala 1990; Deregibus *et al.* 1994; Insausti *et al.* 1995). En sitios no disturbados por el pastoreo, la competencia por luz sería el principal factor que determina la exclusión de especies exóticas (Sala *et al.* 1986; Oesterheld & Sala 1990), aunque la inhibición de la germinación por la acumulación de broza jugaría también un papel fundamental (Insausti *et al.* 1995). En sitios pastoreados, el reclutamiento de algunas especies exóticas estaría sobre todo controlado por la depredación de plántulas (Oesterheld & Sala 1990) y el estrés causado por las fluctuaciones en el ambiente hídrico (Insausti *et al.* 1995). Específicamente, se ha demostrado que la ocurrencia de inundaciones prolongadas contribuye a la resistencia de estos pastizales a la invasión (Chaneton *et al.* 2002), ya que disminuye la cobertura de las

dicotiledóneas exóticas, mientras que aumenta el crecimiento y la biomasa de gramíneas nativas (Insausti & Soriano 1987; Chaneton *et al.* 1988; Insausti *et al.* 1999).

En cambio, en pastizales meridionales de la Pampa Deprimida, la interacción entre los disturbios por fuego y pastoreo ejerce una influencia fundamental sobre la dinámica de las invasiones en las comunidades de *Paspalum quadrifarium* (“paja colorada”). Esta es una de las especies dominantes en los pastizales nativos relictuales de la Pampa Interior. Esta gramínea posee un estado maduro de muy baja calidad nutricional y es rechazada por el ganado. Por esta razón, se ha utilizado el fuego como herramienta de manejo y se cree que éste ha sido un factor importante en la historia evolutiva de los pastizales pampeanos (Soriano 1992; Cahuépe & Littera 1998). Estos pastizales ó pajonales, están asociados a una baja presencia de especies exóticas (Perelman *et al.* 2003). Littera *et al.* (1994) observaron que la supervivencia de plántulas de *P. quadrifarium*, aumenta con la combinación de fuego y pastoreo debido a la mayor disponibilidad de luz. Esto sugiere que en ese tipo de comunidades, el disturbio del canopy causado por el fuego generaría condiciones que permiten el mantenimiento de la estructura del ecosistema, siempre que la frecuencia de incendios permita la formación de bancos de semillas de *P. Quadrifarium* (Littera *et al.* 1994). Sin embargo, una alta frecuencia de fuegos, reduce la dominancia de este pasto favoreciendo la de otras gramíneas perennes y la de *Lotus glaber*, mientras que una baja frecuencia de fuegos aumenta la cobertura de cardos (Littera *et al.* 2003). La potente regeneración vegetativa de este pasto dominante genera una barrera biótica que determinaría la resistencia del sistema a la invasión (Chaneton *et al.* 2004).

La información disponible para la Pampa Interior es mucho más limitada y se haya casi exclusivamente referida a la dinámica de especies exóticas en comunidades sucesionales post-agrícolas (Chaneton *et al.* 2001). Existen muy pocos estudios que documenten el posible efecto de diferentes tipos de disturbio, o de diferentes factores bióticos (por ej. disponibilidad de micrositios, herbivoría, etc), sobre la invasibilidad de estas comunidades herbáceas (Facelli *et al.* 1987, 1988; Mazía *et al.* 2001). La sucesión secundaria que se inicia en parcelas donde se interrumpe el disturbio por agricultura, se caracteriza por un marcado reemplazo de formas de vida (D’Angela *et al.* 1986; Omacini *et al.* 1995). Sin embargo, estas comunidades sucesionales son dominadas por especies exóticas, en especial pastos y

latifoliadas anuales y bi-anuales, entre las que se destaca *Lolium multiflorum* (Facelli *et al.* 1987). Chaneton *et al.* (1992) demostraron que la broza producida por esa gramínea inhibe la regeneración de otras especies, reduciendo drásticamente la diversidad de especies (Facelli *et al.* 1987). Tanto la abundancia como la diversidad de gramíneas nativas del pastizal son muy reducidas en estas comunidades (Omacini *et al.* 1995). Su persistencia parece estar limitada por la escasez de semillas en el banco del suelo, el aislamiento de las fuentes de propágulos remanentes y su baja capacidad de dispersión (D'Angela *et al.* 1988). Muchas de las dicotiledóneas exóticas son capaces de persistir en etapas serales avanzadas, aunque los mecanismos que permiten su regeneración no han sido aún dilucidados (Omacini *et al.* 1995). En estos pastizales semi-naturales, la regeneración de diferentes especies parece estar limitada por la disponibilidad de micrositios para la instalación de plántulas. Sin embargo, no está claro cuáles son los mecanismos específicos que subyacen a esa limitación.

Estudios de largo plazo han permitido detectar el impacto de períodos climáticos húmedos de baja frecuencia sobre la dinámica de estas comunidades sucesionales. Los resultados de esos trabajos indican que tales eventos determinan condiciones favorables para la colonización por pastos perennes nativos, los cuales desplazan transitoriamente a las especies exóticas reduciendo su diversidad local (Omacini *et al.* 1995; Trebino *et al.* 1996). Otra fuente de disturbio en este sistema es la actividad de los armadillos peludos (*Chaetophractus villosus*). Esta especie de armadillo habita áreas abiertas y se adapta bien a condiciones semidesérticas (Nowak 1991). Es la especie más común de Dasypodidae en las planicies de la Argentina (Cabrera & Yepes 1940) y se la encuentra frecuentemente causando daños en lotes agrícolas (Yepes 1928; Galliari *et al.* 1991; Bolkovic *et al.* 1999; Nowak 1999; Abba *et al.* 2005). Suelen cavar para escapar de los predadores, para buscar comida y para disminuir la temperatura corporal en días calurosos (Casanave 1995), y construyen estructuras complejas de túneles para utilizarlas como madrigueras (Abba *et al.* 2005). Se desconoce aún el papel ecológico que tienen en relación a la vegetación y la sucesión post-agrícola (Chaneton *et al.* 2001).

El estudio de los disturbios realizados por los armadillos (principalmente *C. villosus*) son de vital importancia ya que la población de estos mamíferos aumentó durante los últimos 10 años y causa importantes daños en lotes agrícolas. Esta tesis es la primera que

investiga su posible impacto sobre la dinámica de los pastizales y su relación con las invasiones de plantas exóticas en diferentes comunidades de pastizal. Por otro lado, se cree que el fuego ha influido en la historia reciente de los pastizales pampeanos (ver Darwin 1898), contribuyendo a modelar sus características estructurales y funcionales (Latterra 1997; Latterra *et al.* 2003). Sin embargo, el papel de este tipo de disturbio en los pastizales de la Pampa Interior es prácticamente desconocido. La necesidad de comprender los mecanismos que subyacen a su uso y sus consecuencias sobre los pastizales inmersos en una matriz agrícola son de vital importancia para su manejo sustentable y para su conservación.

1.4 Objetivos de la Tesis

El presente trabajo examina el papel ecológico de los disturbios en el establecimiento, la regeneración y la persistencia de especies exóticas y nativas en fragmentos remanentes de pastizal natural y en comunidades herbáceas sucesionales de la Pampa Interior (Oeste de la Prov. de Buenos Aires). Dado que en la Pampa Interior tanto los fragmentos de vegetación natural, como los pastizales en estado avanzado de sucesión post-agrícola son escasos y de tamaño reducido, el análisis de los factores que controlan la invasión en estas comunidades aparece como un objetivo de vital importancia para su conservación y manejo. Además, el estudio de la influencia de distintos tipos de disturbios sobre la dinámica de la vegetación, permitirá comprender las estrategias de invasión de las especies en agroecosistemas y la relevancia de los distintos factores que operan durante la sucesión secundaria.

El objetivo general de esta tesis fue determinar en qué medida la ocurrencia de disturbios naturales de diferente frecuencia y extensión espacial alteran la estructura de la comunidad y promueven la invasión de especies exóticas en pastizales de la Pampa Interior.

El primer objetivo parcial de la tesis consistió en evaluar los efectos individuales e interactivos del fuego y los disturbios por armadillos sobre la dinámica del reclutamiento de plántulas, la diversidad de especies y la composición florística de la comunidad en sitios con diferente grado de dominancia por especies nativas y exóticas (pastizales relictuales y sucesionales).

Para el cumplimiento de este objetivo se realizaron dos experimentos manipulativos: (i) en un pastizal relicto dominado por gramíneas nativas y (ii) en un pastizal post-agrícola principalmente dominado por especies exóticas. Al principio de cada ensayo se realizó una única quema inicial y luego se simularon los disturbios de los peludos en las distintas estaciones del año. En relación a este primer objetivo, se evaluó la siguiente hipótesis:

Hipótesis 1. La susceptibilidad de una comunidad vegetal a la invasión depende de la escala del disturbio espacial y de su tasa de recuperación luego del disturbio. Disturbios de escala espacial relativamente grande promoverán cambios más dramáticos y persistentes en la composición y diversidad de la comunidad vegetal, especialmente en sistemas dominados por especies perennes cuya regeneración es más lenta. En cambio, disturbios de escala pequeña no conducirán al establecimiento de una comunidad alternativa como resultado de la invasión de especies y su impacto sobre la comunidad será reducido, sobre todo en comunidades de especies anuales.

El segundo objetivo parcial de esta tesis, fue esclarecer el efecto de los disturbios producidos por los mamíferos cavadores sobre la dinámica de la vegetación sucesional post-agrícola. Se buscó determinar el impacto de los disturbios causados por animales cavadores sobre la estructura de la vegetación mediante el análisis de las relaciones espaciales entre el régimen natural de estos disturbios y la composición y diversidad de la comunidad sucesional.

Para el cumplimiento de este objetivo, se realizó un estudio mensurativo el cual permitió examinar las correlaciones entre los disturbios y la vegetación a varias escalas. En relación con este objetivo, se puso a prueba la siguiente hipótesis:

Hipótesis 2. Los disturbios de escala pequeña alteran la cobertura vegetal y relajan la competencia en comunidades sucesionales maduras, facilitando la persistencia de especies pioneras (exóticas y nativas), lo cual aumenta la diversidad “local” de especies de la comunidad sucesional.

1.5 Descripción del sistema

Los estudios que integran esta tesis se llevaron a cabo en distintos pastizales de la sección oriental de la Pampa Interior o Pampa Arenosa, la cuál se ubica hacia el oeste de la

Provincia de Buenos Aires. La Pampa Interior se divide en dos subunidades denominadas Pampa Plana o Central al este y Pampa Occidental (Soriano 1992). El presente trabajo se realizó en un área de la Pampa Plana. La región carece de una red fluvial desarrollada y por lo tanto de una cuenca exorreica. La textura arenosa le confiere a los suelos un excesivo drenaje, aunque en períodos húmedos suelen producirse inundaciones que afectan las áreas de relieve cóncavo. El paisaje general posee una pendiente muy suave y estratos impermeables a cierta profundidad, lo que se traduce en la formación de un sistema con numerosas lagunas y cañadas. Los suelos dominantes son los Hapludoles típicos desarrollados sobre depósitos eólicos. El clima de la región es húmedo a subhúmedo; la precipitación media anual es de 1009 mm (1976-2001) y la temperatura media mensual es de 23.8° C en enero y de 7.2° C en julio.

El tipo de vegetación original de esta región corresponde a una estepa gramínea con un período de reposo al final de verano y habría comprendido un arreglo diverso de gramíneas cespitosas perennes. Históricamente las especies dominantes habrían sido gramíneas de gran porte como *Paspalum quadrifarium*, *Sorghastrum pellitum*, *Elionurus muticus*, y varias especies de *Stipa* (Parodi 1942; Soriano 1992). En la actualidad, los fragmentos remanentes de pastizal se desarrollan en los alambrados, las banquinas, los terraplenes y los márgenes de los cursos de agua y conservan una función muy importante, ya que suelen actuar como corredores que conectan los fragmentos de pastizales y montes naturales que aún se encuentran en el paisaje (Bilenca & Miñarro 2004). Las áreas occidentales no agrícolas de la Pampa Interior concentran aún una elevada proporción de la cobertura del suelo bajo la forma de pastizales seminaturales y estepas gramíneas (Baldi 2002). *Paspalum quadrifarium* Lam. es una gramínea perenne, mesotérmica, cuyos individuos adultos forman matas compactas y erectas de hasta 1.8 m de altura. Forma pajonales en terrenos húmedos desde el este de Uruguay hasta las serranías de Córdoba y San Luis en el centro-oeste de Argentina. En la actualidad es frecuente en algunas llanuras de las provincias de Entre Ríos y Buenos Aires, como así también en las laderas húmedas de las sierras bonaerenses (Quarín & Lombardo 1986). Desde la colonización de estos territorios, la actividad agropecuaria ha determinado una sustitución progresiva de pajonales por pastizales de pastos cortos y cultivos (Sala *et al.* 1986; Chaneton *et al.* 2005). Desde

entonces la superficie ocupada por pajonales de paja colorada se ha reducido notablemente, aunque su extensión actual es desconocida. La escasa palatabilidad de la paja colorada, su alto porte y su capacidad de retener grandes cantidades de biomasa muerta en pie, determinan reducciones en la calidad y accesibilidad del forraje que contribuyen al mantenimiento de su dominancia (Cauhepé & Laterra 1998). La resultante de este proceso consiste en típicos pajonales de composición prácticamente monoespecífica y de muy baja receptividad (Laterra *et al.* 1994, 1998). La quema invernal de pajonales de *P. quadrifarium* es una práctica de manejo difundida en las Pampa Deprimida e Interior.

Actualmente el paisaje de la Pampa Interior combina pasturas implantadas y pastizales semi-naturales sujetos al pastoreo doméstico, con extensas áreas cultivadas que abarcan el 25-50% del área total (León *et al.* 1984; Soriano 1992). La mayoría de las especies exóticas invasoras de esta región son herbáceas originarias de Eurasia que presumiblemente fueron introducidas en el Río de la Plata desde de la llegada de los Españoles (Cabrera 1963; Söyrinki 1991; Rapaport 1996). Las actividades humanas han reducido dramáticamente el área cubierta por pastizales naturales determinando que hayan quedado confinados a pequeños remanentes inmersos en el mosaico de cultivos, pasturas y bosques implantados (ver Bilenca y Miñarro 2004). Por esta razón el análisis de los mecanismos que controlan la invasión en las comunidades remanentes de pastizal en distinto estado de degradación aparece como un objetivo importante. En particular, los estudios aquí descritos se llevaron a cabo en los alrededores de un establecimiento agropecuario administrado por la Universidad de Buenos Aires (Estancia San Claudio, 36° S; 61°5' W) localizado cerca de Ordoqui, Partido de Carlos Casares, unos 400 km al oeste de la ciudad de Buenos Aires.

1.6 Organización de la Tesis

Esta tesis contiene tres capítulos con la descripción de los experimentos realizados, un capítulo de conclusiones generales y un apéndice. El *Capítulo II* describe, por un lado, los resultados del efecto de los disturbios por mamíferos cavadores sobre los patrones de colonización en distintas estaciones del año. En el *Capítulo III* se describe la interacción entre disturbios de diferente escala, el fuego y los armadillos, estudiándose sus efectos en el

corto plazo sobre el reclutamiento de plántulas y en el largo plazo sobre la dinámica de la vegetación post-disturbio. El *Apéndice* describe los resultados de un estudio realizado sobre el banco de semillas germinables en los sitios utilizados para los experimentos descritos en los capítulos II y III. El *Capítulo IV* considera el papel de los disturbios de armadillos como fuerza estructuradora de la sucesión post-agrícola, mediante una descripción del régimen de disturbios naturales de armadillo y de la vegetación asociada a los mismos. Además, en ese capítulo se evalúa el impacto relativo de los armadillos en el contexto de otras variables ambientales que afectan la dinámica de la vegetación sucesional. Finalmente, el *Capítulo V* contiene una discusión general de la relevancia de los resultados aportados por esta tesis y se destacan los aportes más significativos al conocimiento del papel de los disturbios en la invasibilidad de pastizales.

Capítulo II

Efecto de los disturbios de armadillos sobre la colonización de especies

2.1 Introducción

Estudios realizados en diversos pastizales han demostrado que los disturbios causados por mamíferos cavadores crean oportunidades para el establecimiento de especies anuales (Platt 1975; Gross & Werner 1982; Hobbs & Mooney 1985, 1991; Golberg & Gross 1988; Kotanen 1995; Burke & Grime 1996). Los disturbios creados por estos animales pueden permitir la persistencia de especies “oportunistas” que usualmente dominan las comunidades sucesionales tempranas (Tilman 1983; Inouye *et al.* 1987; Kotanen 1997). Contrariamente, estos disturbios pueden reducir el establecimiento de especies perennes, las cuales tienden a mostrar una tasa menor de recuperación (Kotanen 1997). Por otro lado, los disturbios de escala pequeña pueden facilitar la invasión de nuevas especies presentes en el reservorio regional (Hobbs *et al.* 1988; D’Antonio 1993).

Algunos trabajos han encontrado que estos disturbios tienen efectos comparables sobre la probabilidad de establecimiento de especies exóticas en comunidades con distinto grado de invasión (Williamson & Harrison 2002). En otros casos, se ha observado que el establecimiento de especies exóticas depende del contexto determinado por cada comunidad (D’Antonio 1993). La invasión por especies exóticas como consecuencia de disturbios de escala pequeña puede extenderse a las áreas circundantes de la comunidad (D’Antonio 1993), aumentando así la riqueza de especies (Gutterman & Herr 1981; Boeken *et al.* 1995), o bien puede quedar limitada a los parches disturbados (Platt & Weis 1977; Hoobs & Money 1991; Hoobs *et al.* 1998). Por lo tanto, es posible postular que los disturbios causados por animales cavadores tendrían un papel importante en los procesos de invasión, pero que la magnitud y extensión de sus efectos dependerán de la comunidad específica y de la flora circundante presente en el paisaje.

El *objetivo* de este capítulo es caracterizar la dinámica de la colonización sobre disturbios de pequeña escala generados por mamíferos cavadores (armadillos) en dos

pastizales con estructura contrastante. Se describirá la dinámica de plántulas y de recuperación de la vegetación durante el primer año post-disturbio en dos comunidades con diferente grado de dominancia por especies nativas y exóticas. Este objetivo está vinculado con las *Hipótesis 1* de esta tesis (pag. 14). La *Hipótesis 1* plantea que la recuperación de un sistema después de un disturbio está relacionada con la extensión espacial del mismo y con las características de las especies residentes. En el contexto de las dos comunidades aquí estudiadas, un pastizal relicto y otro pastizal post-agrícola, se enunciaron las siguientes predicciones:

(1) La recuperación post-disturbio de la cobertura vegetal será más lenta en la comunidad relicto, dominada por gramíneas perennes de crecimiento lento, que en la comunidad sucesional, dominada por especies perennes y anuales de crecimiento rápido.

(2) Los disturbios producirán un aumento más evidente en la densidad y diversidad de plántulas en el pastizal relicto que en el post-agrícola.

(3) El pastizal relicto nativo sufrirá transformaciones florísticas más marcadas por la invasión de exóticas desde la matriz agrícola luego del disturbio, que la comunidad sucesional co-dominada por plantas exóticas y nativas, cuya composición es similar a la de la matriz que la rodea (cultivos, rastrojos, pasturas).

2.2 Materiales y Métodos

2.2.1 Experimentos manipulativos

En Agosto de 1999 se instalaron dos experimentos manipulativos en dos sitios donde la estructura y composición de la vegetación establecida representan diferentes grados de degradación del pastizal natural. Ambos sitios fueron clausurados al pastoreo de grandes herbívoros y de armadillos por medio de un alambrado de 1.2 m de altura, enterrado 0.2 m bajo el suelo. Los sitios estudiados fueron los siguientes:

(i) Una clausura de 500 x 40 m establecida en un área ‘relicto’ de pajonal nativo que nunca fue arado y está dominado por gramíneas nativas, principalmente *Paspalum quadrifarium*. El mismo se localiza a lo largo del terraplén de una antigua línea de ferrocarril abandonada formando un corredor de varios km de largo.

(ii) Una clausura de 4 ha en estado avanzado de sucesión post-agrícola. La clausura fue instalada en 1979 en un potrero que estuvo sometido a pastoreo intenso pero que no había sido arado durante 35 años. Esta comunidad se encuentra dominada por un grupo diverso de gramíneas y dicotiledóneas exóticas (Facelli *et al* 1988; Omacini *et al* 1995).

En la Tabla 2.1 se presentan las diferencias más sobresalientes entre ambas comunidades. En el pastizal nativo, la especie dominante es *P. quadrifarium*, la cual constituye una población densa. En los espacios entre matas crecen un grupo reducido de dicotiledóneas y pastos nativos. Esto se refleja en el bajo índice de diversidad a escala de m²; la diversidad aumenta a medida que se incrementa la escala de observación (Tabla 2.1). Esta comunidad contiene un gran número de especies de baja frecuencia (raras). En cambio, la comunidad post-agrícola se encuentra dominada por especies exóticas anuales, lo cual se refleja en un alto índice de diversidad a escala pequeña, aunque la riqueza total de especies es menor que en el pastizal relicto.

En cada sitio se establecieron 20 parcelas experimentales de 11 x 8 m, separadas por corredores de 10 m de ancho. Cada una de las 20 parcelas se subdividió en dos subparcelas de 6 x 3 m. Para el objetivo de este capítulo solo se utilizó una de estas subparcelas, en 8 parcelas del pastizal post-agrícola y 10 del relicto. Las parcelas completas fueron asignadas al azar a los tratamientos (1) control y (2) quema invernal, con 4 (post-agrícola) y 5 (relicto) repeticiones cada uno. La quema se realizó en el mes de mayo de 1999 para el pastizal relicto y en agosto de 1999 para el pastizal sucesional. El fuego removió la mayor parte de la biomasa aérea dejando solo distintas cantidades de broza y las grandes matas de pastos, principalmente en el pastizal relicto (Chaneton *et al.* 2004). Los resultados del estudio de las parcelas quemadas serán descriptos en el capítulo III de esta tesis. En este capítulo me concentraré en los efectos de los disturbios de armadillos simulados en parcelas no quemadas durante las cuatro estaciones del año. En cuatro fechas distintas (agosto, noviembre, enero y abril) se delimitaron al azar dentro de cada sub-parcela (18 m²), 3 microparcelas de 60 x 30 cm, en las cuales se realizaron disturbios simulando la actividad de los armadillos (*C. villosus*). Los disturbios consistieron en el cavado de pozos (con pala) de ~20 cm de diámetro y 20 cm de profundidad.

Tabla 2.1 Características de las comunidades vegetales del pastizal relicto y sucesional. Los valores fueron calculados sobre 20 marcos de 1 m² (\pm error estándar). *Especies exóticas.

Variable	Relicto	Post-agrícola
Riqueza total (no. especies)	24	9
Densidad de especies (no./m ²)	3.7 \pm 0.4	5.6 \pm 0.3
Diversidad (exp H' /m ²)	2.1 \pm 0.3	4.5 \pm 0.6
Formas de vida (relación de coberturas)		
Nativas/exóticas	18.5 \pm 5.2	0.2 \pm 0.06
Pastos/dicots	12.9 \pm 10.2	1.4 \pm 6.2
Anuales/perennes	0.1 \pm 0.06	1.8 \pm 0.4
Cobertura de especies (%)		
<i>Paspalum quadrifarium</i>	81.9 \pm 5.4	--
<i>Stipa filiculmis</i>	8.0 \pm 3.2	--
<i>Hirschfeldia incana</i> *	2.6 \pm 0.9	4.1 \pm 2.1
<i>Festuca arundinacea</i> *	2.5 \pm 2.5	--
<i>Carduus acanthoides</i> *	1.5 \pm 0.9	24.8 \pm 9.5
<i>Ammi majus</i> *	0.5 \pm 0.3	10.3 \pm 7.1
<i>Lolium multiflorum</i> *	--	28.4 \pm 10.9
<i>Sorghum halepense</i> *	--	16.9 \pm 3.6
<i>Bromus catharticus</i>	--	14.1 \pm 2.2

Los pozos se hicieron entre las matas de *P. quadrifarium* en el caso del pastizal relicto. El suelo removido fue colocado en el borde del hoyo formando un montículo de tierra de unos 25 cm de diámetro. De este modo, el área ocupada por un disturbio simulado fue de aproximadamente 0.10 m². Los disturbios se realizaron en las cuatro estaciones del año; dentro de cada parcela se tomaron al azar otras tres microparcels como controles sin disturbar. De este modo cada subparcela constituyó un bloque completo. Las microparcels fueron consideradas como subreplicas dentro de cada subparcela y promediadas para su análisis. De esta manera, se estableció un diseño factorial con 2 factores principales: disturbio armadillo x fecha de disturbio. La vegetación se monitoreó antes de la realización de los disturbios y luego cada aproximadamente 60 días en cada una de las microparcels disturbadas y en sus correspondientes controles. Las mediciones se realizaron en un área de 50 x 20 cm (0.1m²).

En cada fecha se determinó el número de plántulas y la identidad de las mismas. Además se determinó visualmente la cobertura de las especies establecidas y con este dato sumado al de la composición de plántulas se determinó la riqueza florística. La cobertura de

la vegetación permitió evaluar el impacto del disturbio sobre el establecimiento de cada especie en el parche disturbado. La biomasa de las microparcels disturbadas se cosechó 3-5 meses después del disturbio para evaluar el aporte de cada especie a la comunidad en las distintas estaciones del año. El criterio que se utilizó para determinar el momento de cosecha fue el de estudiar la dinámica de los disturbios hasta el final de la estación de crecimiento (primavera ó verano) según el momento de aplicación del disturbio. De este modo se logró evaluar la respuesta de reclutamiento de plántulas en diferentes estaciones y su posible contribución a la composición y diversidad de la comunidad establecida. La biomasa verde cosechada se separó por especies y junto con la biomasa muerta se llevo a estufa de 70-80° C por 48 hs.

2.2.2 Análisis de datos

Los datos de número de plántulas, cobertura y biomasa final se agruparon de acuerdo al ciclo de vida (anual y perenne), la forma de vida (pastos y dicotiledóneas) y el origen de las especies (nativas y exóticas). El término ‘exótica’ se refiere a las especies de plantas que se encuentran en una determinada área debido a que fueron introducidas intencional o accidentalmente por las actividades humanas (Chaneton *et al.* 2002). En este caso, la mayoría de las especies exóticas son hierbas dicotiledóneas originarias de Eurasia que probablemente se introdujeron en la región del Río de la Plata luego de la llegada de los españoles a Sud América en el siglo XVI (Cabrera 1963-1970; Söyrinki 1991).

Se realizó un análisis de varianza (ANOVA) con diseño de parcelas divididas con bloques completos. Las estaciones (verano, otoño, invierno, primavera) representaron a las parcelas completas, mientras que el tratamiento de disturbio quedó incluido como subparcela dentro de cada fecha (Steel & Torrie 1980). Se utilizó este diseño para analizar el número de plántulas, la cobertura total y la riqueza de especies de plántulas y de la vegetación establecida. Los datos obtenidos a través del tiempo para cada microparcels fueron promediados para cada estación de inicio del disturbio dentro de cada bloque. Para evaluar las diferencias entre estaciones se realizaron comparaciones mediante el método de la menor diferencia significativa (LSD, $P < 0.05$).

Se realizaron ANOVAs con bloques para evaluar el efecto de los disturbios sobre el número de plántulas y la cobertura de los diferentes grupos de especies según forma de vida e historia de vida. Para realizar esta prueba, se utilizaron los datos promediados de todo el período de estudio para cada parcela (promedio de todas las fechas de medición). Se utilizó una prueba LSD para examinar las diferencias entre las parcelas control y los disturbios realizados en distintas estaciones.

Para describir el efecto de los disturbios sobre la dinámica de la composición de la comunidad se realizó un análisis de ordenamiento de Escalamiento Multidimensional No-métrico (NMS) basado en los datos de cobertura de las especies vegetales. Para este análisis se promediaron los valores de las 5 (relicto) y 4 (post-agrícola) repeticiones por tratamiento por fecha de las coberturas de las especies. También se realizaron correlaciones entre la cobertura de las especies y los dos ejes del ordenamiento. Se utilizó el ordenamiento cuya configuración presento el menor valor de stress (McCune & Mefford 1999). Se realizó el ordenamiento con las dos comunidades juntas, relicto y post-agrícola, con el fin de explorar su similitud ya que se presumía que la invasión del pastizal relicto aumentaría su similitud respecto del pastizal post-agrícola.

Por otro lado, se calculó el Índice de disimilitud de Jaccard (Greig & Smith 1988) para cuantificar las diferencias florísticas entre la comunidad de plántulas y la vegetación establecida para los distintos tratamientos (disturbios de verano, otoño, invierno, primavera y control) en cada pastizal. Se utilizó el valor de presencia-ausencia de las especies en cada bloque (n=5) para cada tratamiento. Luego se realizó un ANOVA con bloques con los valores del Índice de Jaccard para evaluar en que medida los disturbios modificaron la similitud entre la composición de plántulas y la comunidad establecida en el pastizal.

La riqueza total de especies fue evaluada en el momento de la cosecha. Los datos fueron analizados mediante ANOVA para parcelas divididas con bloques completos (Steel & Torrie 1992). La riqueza fue calculada mediante la suma del número de especies de las tres microparcels a partir del material cosechado. De esta manera se obtuvo el impacto de los disturbios sobre la riqueza a una escala más representativa de la comunidad, incluyendo las diferencias puntuales y la heterogeneidad espacial entre subreplicas (Chaneton & Facelli 1991). El mismo diseño de ANOVA se utilizó para estudiar las diferencias entre la

estructura de la biomasa (biomasa total verde y muerta, biomasa de distintas formas e historias de vida) en el momento de la cosecha. Estos datos de biomasa representan la estructura de la comunidad al final de cada estación el año.

Antes de realizar los análisis, se examinaron los datos para confirmar los supuestos de homogeneidad de varianzas y normalidad y se realizaron la transformación logarítmica y angular (arcoseno) cuando fueron necesarias. Todos los análisis paramétricos se realizaron con el paquete STATISTICA para windows (StatSoft 1999). Para los análisis multivariados se usó el programa PC-ORD (McCune & Mefford 1999).

2.2.3 Monitoreo de disturbios naturales

En ambos pastizales, durante la primavera y el verano de 2002 se realizó un monitoreo de la vegetación y las condiciones microambientales en disturbios naturales de armadillos. Se eligieron parches disturbados donde las cuevas parecían haber sido abandonadas recientemente y presentaban un alto porcentaje de suelo desnudo pero con plántulas visibles en el terraplén de tierra. Esto permitió la comparación con los disturbios simulados para el momento inicial de la dinámica post-disturbio, es decir cuando los disturbios se encontraban principalmente ocupados por plántulas. El muestreo abarcó el hueco de la cueva creada por el armadillo y el montículo de tierra acumulado al costado del mismo. Para la descripción de las características abióticas se utilizaron 17 disturbios con sus controles en cada pastizal y se promediaron los datos entre pastizales. Para la descripción de la composición vegetal se utilizaron 34 disturbios con sus respectivos controles en cada pastizal, pero no se promediaron los datos de ambos pastizales. Los controles fueron parches de pastizal de igual tamaño al disturbio, apareados a las cuevas de armadillos seleccionadas para el muestreo.

En cada micrositio de los disturbios naturales se midió el área y la profundidad vertical de la entrada a la cueva, la intensidad de radiación incidente, la humedad del suelo y la temperatura del suelo y del aire. Estas mediciones fueron repetidas en parches apareados a cada disturbio en áreas de tamaño similar pero no disturbadas (controles). La radiación incidente (PAR) se midió al mediodía en días despejados con un radiómetro (Licor 188B). Se calculó el porcentaje de radiación incidente en los distintos micrositios estudiados

(montículo de tierra, hueco y bajo el canopeo intacto sin disturbar), dividiendo la radiación incidente de cada uno de los mismos sobre el total de radiación incidente sobre el canopeo. Para medir el contenido de humedad en el suelo se usó un sensor del tipo Time Domain Reflectometry (TDR). Por otro lado, se midió el número de plántulas y la riqueza de especies, la cobertura total y la cobertura de broza y suelo desnudo en cada micrositio disturbado y en su control apareado.

Para analizar los datos de los disturbios naturales se realizaron ANOVAs con bloques para evaluar diferencias entre los micrositios apareados de disturbio y control de las variables medidas. Cuando no se verificó normalidad se realizó una prueba no paramétrica de Friedman. Se realizaron correlaciones simples entre las variables ambientales medidas (temperatura del suelo y del aire, humedad del suelo y radiación) y las características de la vegetación (número de plántulas, riqueza de especies, cobertura verde, cobertura de la broza y cobertura total).

2.2.4 Estudio del banco de semillas

En cada pastizal se realizó un ensayo con el fin de estudiar el banco de semillas germinable. En diciembre de 2003, se extrajeron 20 muestras de suelo, de 6 cm de diámetro y 15 cm de profundidad en cada uno de los pastizales. Las muestras se incubaron en un invernáculo bajo con condiciones constantes de humedad (capacidad de campo) pero sin controlar la temperatura. El monitoreo de la emergencia de plántulas finalizó en agosto de 2004, momento en el cual no se registraron nuevas plántulas del banco de semillas germinable bajo las condiciones de estudio. La descripción detallada del método y los resultados de este estudio se presentan en el Apéndice de esta tesis y son utilizados para la interpretación de los patrones documentados en los capítulos II y III.

2.3 Resultados

2.3.1 Efectos sobre la cobertura y la comunidad de plántulas

Los disturbios simulados provocaron una disminución significativa de la cobertura total en el pastizal relicto y en el post-agrícola (Fig. 2.1 y 2.2). Para la comunidad relicto, la

cobertura no mostró diferencias significativas entre las estaciones, mientras que para la comunidad sucesional si las hubo (Tabla 2.2).

Tabla 2.2 Resultado del ANOVA de parcelas divididas para la cobertura total en el pastizal relicto y en el post-agrícola. Los grados de libertad del error para la estación (bloque x estación) son 12 (relicto) y 9 (post-agrícola). Los grados de libertad del error residual para el disturbio y el disturbio x estación son 16 (relicto) y 12 (post-agrícola).

Fuente de Variación	Relicto			Post-agrícola		
	gl	F	P	Gl	F	p
Estación	3	1.64	0.23	3	15.49	0.006
Disturbio	1	67.4	<0.001	1	24.38	0.01
E x D	3	0.41	0.75	3	1.1	0.38
Bloque	4	5.29	0.01	3	7.02	0.009

La interacción disturbio x estación no tuvo efectos significativos. En la comunidad post-agrícola el invierno y el otoño mostraron diferencias significativas con la primavera y el verano (LSD: primavera vs. invierno $p < 0.05$, resto de los contrastes $p < 0.01$), siendo que en promedio, fue mayor la cobertura en invierno y otoño (Fig. 2.2). En el pastizal relicto solo el disturbio de otoño se recuperó al momento de la cosecha luego del impacto inicial de remoción de cobertura aérea (LSD control vs. disturbio: $p = 0.18$). El resto de los disturbios continuaban con una proporción significativa de suelo desnudo al momento de la cosecha (LSD: invierno y primavera $p < 0.05$; verano $p < 0.01$). Todos los disturbios del pastizal post-agrícola recuperaron su cobertura, relativa al control, al momento de la cosecha (LSD: invierno, primavera y otoño $p > 0.2$), excepto los disturbios de verano (LSD: $p < 0.05$).

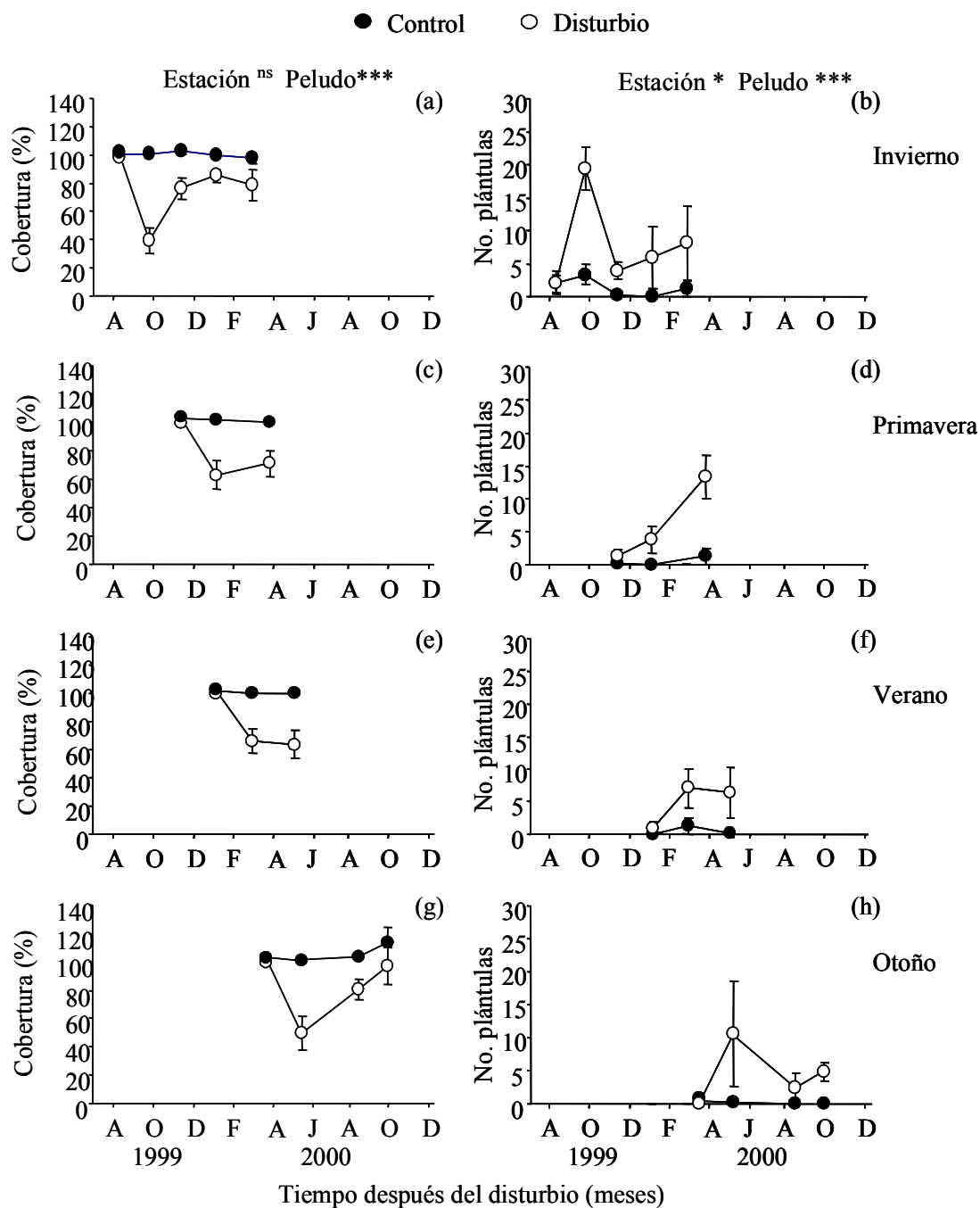


Figura 2.1 Dinámica de la cobertura total (a, c, e y g) y reclutamiento de plántulas (b, d, f y h) en los tratamientos control y disturbio en el pastizal relicto. Los datos representan la media de la cobertura total (\pm error estándar) y del número de plántulas para los disturbios realizados en invierno, primavera, verano y otoño. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

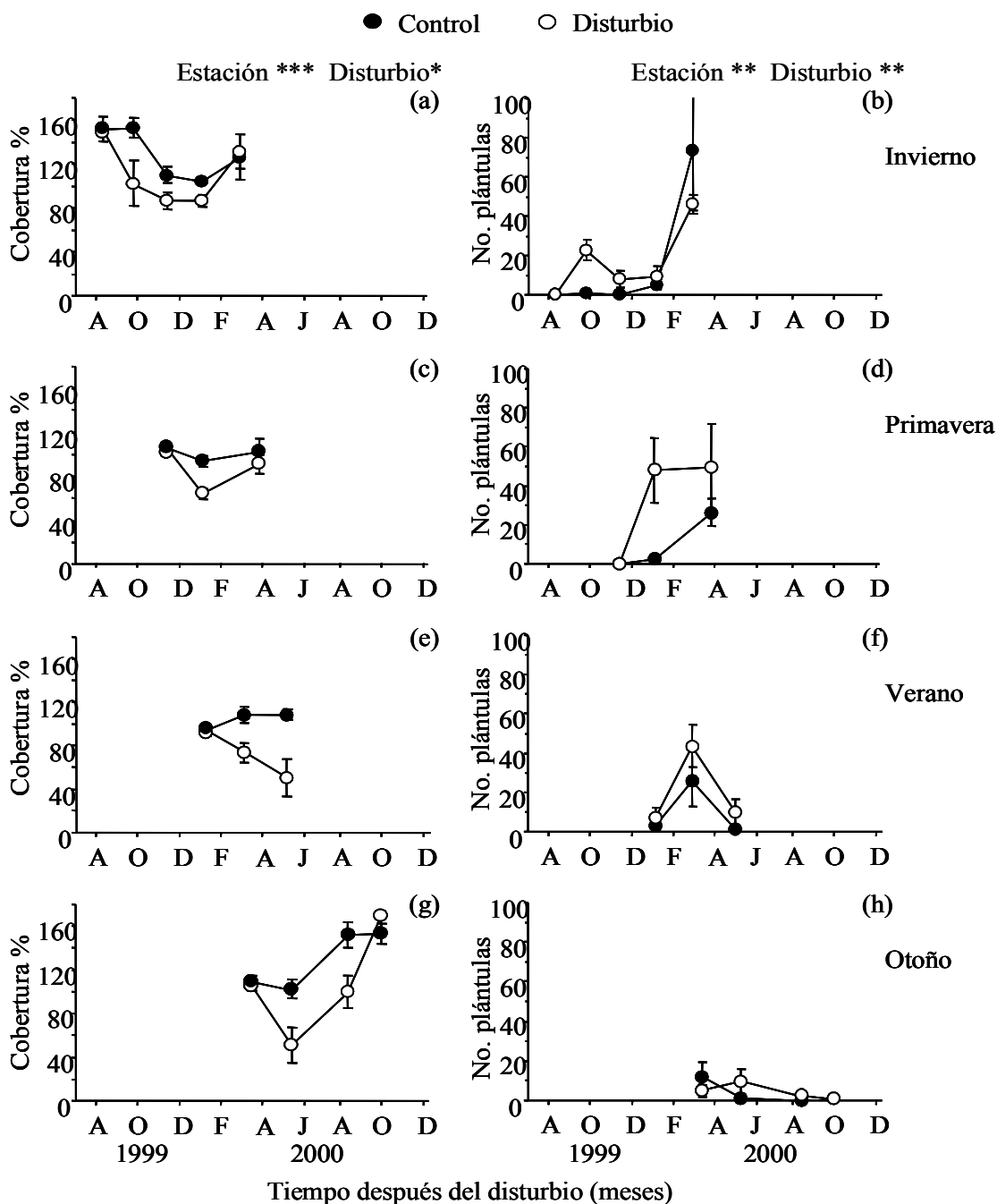


Figura 2.2 Dinámica de la cobertura total (a, c, e y g) y reclutamiento de plántulas (b, d, f y h) en los tratamientos control y disturbio en el pastizal post-agrícola. Los datos representan la media de la cobertura total (\pm error estándar) y del número de plántulas para los disturbios realizados en invierno, primavera, verano y otoño. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

Tabla 2. 3 Resultado del ANOVA de parcelas divididas para el número total de plántulas en el pastizal relicto y en el post-agrícola. Los grados de libertad del error para la estación (bloque x estación) son 12 (relicto) y 9 (post-agrícola). Los grados de libertad del error para el disturbio y el disturbio x estación (residual) son 16 (relicto) y 12 (post-agrícola).

Fuente de Variación	Relicto			Post-agrícola		
	Gl	F	P	Gl	F	P
Estación	3	4.28	0.02	3	8.05	0.007
Disturbio	1	107.6	0.0001	1	11.05	0.006
E x D	3	0.38	0.77	3	0.66	0.58
Bloque	4	15.47	0.0001	3	1.41	0.30

El número de plántulas fue inicialmente afectado por los disturbios en ambos pastizales, aunque en el pastizal relicto el impacto sobre el reclutamiento de plántulas se mantuvo a través del tiempo. Los disturbios causaron un aumento significativo en el número de plántulas en todas las estaciones para ambas comunidades (Tabla 2.3). Estos efectos fueron independientes de las estaciones en las que se creó el disturbio (Tabla 2.3). En general, la emergencia fue mayor en el pastizal post-agrícola que en el relicto. En el pastizal relicto la emergencia natural fue muy baja y el número de plántulas aumentó notablemente en los micrositios disturbados (Fig. 2.1). En el pastizal post-agrícola, la emergencia también aumentó en los micrositios disturbados, aunque la dinámica de la emergencia fue similar a los sitios controles en la mayoría de los casos (Fig. 2.2). En ambos pastizales se encontraron diferencias significativas en cuanto al número de plántulas emergidas en las diferentes estaciones (Tabla 2.3). El número de plántulas emergidas en los disturbios de otoño fue levemente menor que las emergidas por los disturbios realizados en el invierno (LSD: $p < 0.1$), mientras que en el pastizal post-agrícola la emergencia en el otoño fue significativamente menor que en el resto de las estaciones (LSD: $p < 0.01$ en todos los casos). Al momento de la cosecha, el número de plántulas en el pastizal relicto continuaba siendo mayor en los micrositios disturbados que en los testigos para todas las estaciones (LSD: invierno y verano $p < 0.05$; primavera y otoño $p < 0.01$). En cambio, en el pastizal post-

agrícola no se hallaron diferencias significativas al momento de la cosecha en ninguno de los disturbios (LSD: $p > 0.1$, ver Fig. 2.2).

Tabla 2.4 Resultado del ANOVA de dos vías para el efecto de los disturbios sobre la composición de plántulas y de la comunidad establecida. Ir a las figuras 2.3 y 2.4 para ver diferencias entre tratamientos. Los valores corresponden al estadístico F de cada prueba con sus respectivos grados de libertad (g.l.). # $P < 0.1$, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

Fuente de Variación	Pastizal relicto			Pastizal post-agrícola		
	g.l.	Plántulas	Cobertura	g.l.	Plántulas	Cobertura
Anuales	4, 16	5.21**	8.62***	4, 12	7.47**	5.31*
Perennes	4, 16	0.59	35.08***	4, 12	1.11	2.96#
Gramíneas nativas	4, 16	n/a	35.91***	4, 12	1.24	5.48**
Gramíneas exóticas	4, 16	n/a	0.44	4, 12	2.55#	2.34
Dicotiledóneas nativas	4, 16	1.54	1.37	4, 12	n/a	0.48
Dicotiledóneas exóticas	4, 16	9.32***	8.94***	4, 12	4.91*	2.33

Los ANOVA realizados con el número de plántulas de diferentes grupos de especies revelaron que los disturbios modificaron la composición de la comunidad de plántulas en el pastizal relicto (Tabla 2.4). La mayoría de las plántulas en los sitios disturbados fueron dicotiledóneas exóticas (80%) y correspondieron a especies anuales. Este incremento en la emergencia se reflejó principalmente en los disturbios de invierno, primavera y verano (Fig. 2.3b, c). *Cardus acanthoides* y *Ammi majus* fueron las dos especies exóticas que más contribuyeron a la emergencia en los micrositos disturbados. Las plántulas de dicotiledóneas nativas mostraron un pequeño aumento en los disturbios de invierno y otoño (Fig. 2.3b) pero no presentaron diferencias significativas (Tabla 2.4). Las especies nativas que aumentaron su emergencia fueron *Coniza bonariensis* y *Eryngium sp.* En el pastizal post-agrícola, los ANOVA revelaron efectos similares de los disturbios sobre la composición de la comunidad de plántulas (Tabla 2.4). La mayoría de las plántulas en los disturbios eran dicotiledóneas (65%) y pastos exóticos (29%) y la mayoría de ellas eran anuales (94%). La composición de los disturbios de primavera y verano fue diferente de la

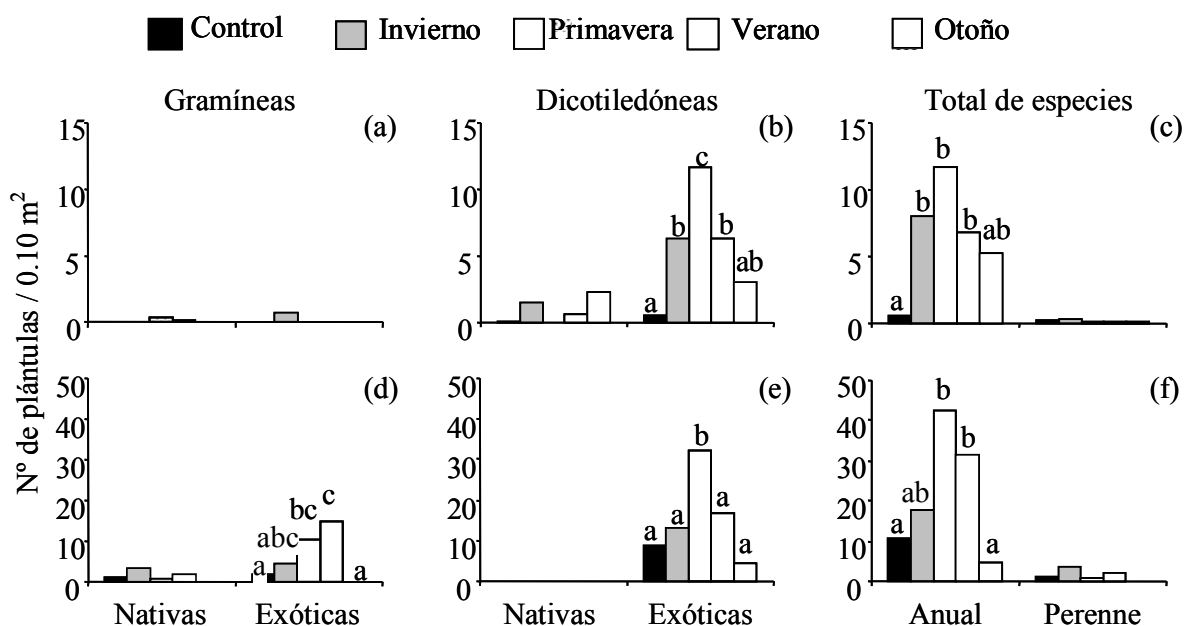


Figura 2.3 Número de plántulas emergidas de los diferentes grupos funcionales en el pastizal relicto (a, b, c) y en el post-agrícola (d, e, f). Las barras muestran la media del número de plántulas emergidas por cada estación de disturbio. Las diferentes letras indican las diferencias ($p < 0.05$) entre tratamientos del número de plántulas emergidas (prueba de LSD).

de los controles sin disturbar. Los disturbios de primavera aumentaron el número de plántulas de dicotiledóneas exóticas anuales, especialmente de *C. acanthoides* y *H. incana* (Fig. 2.3 e, f) y de pastos exóticos anuales como *Lolium multiflorum* (Fig. 2.3d). En cambio, los disturbios de verano solo aumentaron el número de plántulas de *L. multiflorum* (Fig. 2.3d, f).

2.3.2 Efectos sobre la comunidad establecida

Los disturbios realizados en las diferentes estaciones causaron una disminución significativa de la cobertura de pastos nativos y de especies perennes en el pastizal relicto (Fig. 2.4a, Tabla 2.4). Los disturbios de invierno presentaron un aumento significativo en la cobertura de dicotiledóneas exóticas anuales (Fig. 2.4b, c, Tabla 2.4). Esto se debió principalmente a la invasión de cardos (*C. acanthoides* y *Cirsium vulgare*) y de *H. incana*.

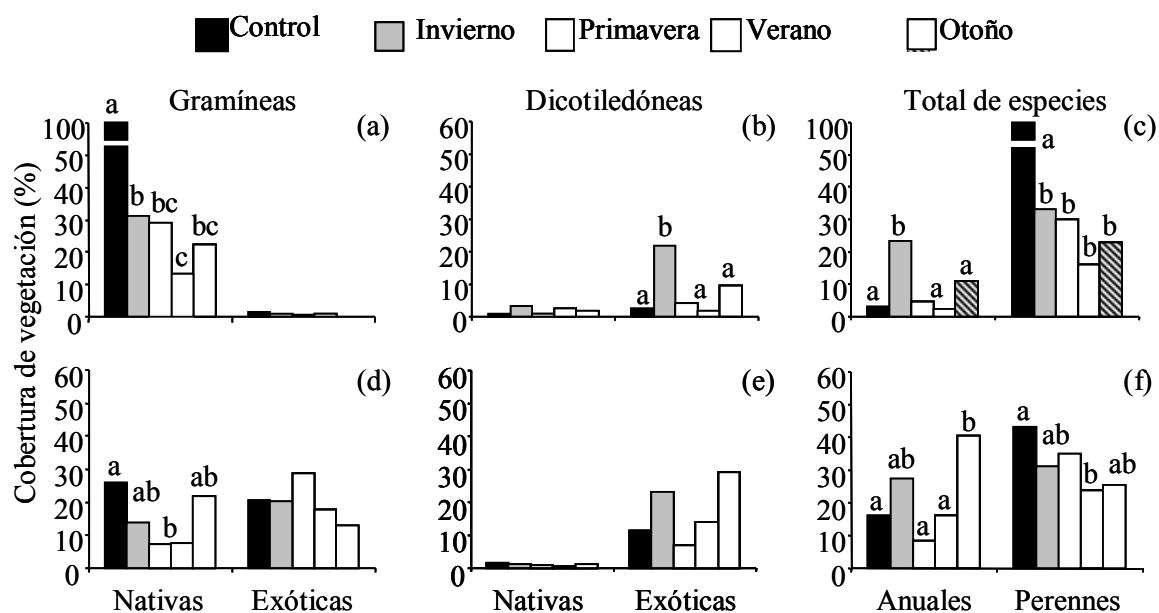


Figura 2.4 Porcentaje de la cobertura de plantas en los diferentes grupos funcionales en el pastizal relicto (a, b, c) y en el post-agrícola (d, e, f). Las barras muestran la media de la cobertura de plantas por cada estación de disturbio. Las diferentes letras indican las diferencias ($p < 0.05$) entre tratamientos de la cobertura de plantas (prueba de LSD).

Algunas especies nativas también presentaron un aumento significativo de su cobertura con los disturbios, por ejemplo, *Eryngium eburneum* en los disturbios de invierno ($p = 0.01$). Sin embargo, esto no se tradujo en un aumento significativo de la cobertura total de las especies nativas (Fig. 2.4b). El índice de Jaccard mostró que, en el pastizal relicto, la similitud entre la comunidad de plántulas y la establecida cambió según la fecha del disturbio. La similitud fue generalmente baja (50%) pero aumentó significativamente para el disturbio de invierno (Tabla 2.5) respecto al control. Esto indica que una proporción de las especies de plántulas promovida por los disturbios de invierno pasaron a integrar la comunidad establecida durante el período experimental. En el pastizal post-agrícola, la cobertura de las especies anuales aumentó con los disturbios de otoño, mientras que los disturbios de primavera y verano produjeron una disminución de la cobertura de pastos nativos (Fig. 2.4, Tabla 2.4). Los disturbios no modificaron la cobertura de dicotiledóneas exóticas en este pastizal. En la comunidad post-agrícola, el índice de Jaccard presentó valores de disimilitud florística intermedios para los disturbios realizados en las cuatro

estaciones y para el tratamiento control y no hubo diferencias significativas entre ellos (Tabla 2.5).

Table 2.5 ANOVA con bloques del Índice de Jaccard de disimilitud entre la composición de la comunidad de plántulas y de plantas establecidas para las distintas fechas de disturbio. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de un pastizal.

Fuente de Variación	Relicto	Post-agrícola
Control	0.9 ^a	0.52
Invierno	0.58 ^b	0.52
Primavera	0.79 ^a	0.56
Verano	0.81 ^a	0.46
Otoño	0.77 ^{ab}	0.65
F	3.72	0.68
P	0.02	0.61

Esto sugiere que en todos los disturbios así como en el control, una parte importante de las especies presentes en la comunidad de plántulas estuvo presente también en la comunidad establecida. Es notable que en general los valores de disimilitud fueran más bajos que en el pastizal relicto (Tabla 2.5). El resultado del análisis multivariado (NMS) mostró que los ejes 1 y 2 separaron las parcelas controles de las disturbadas en el pastizal relicto, mientras que no ocurrió lo mismo en el pastizal post-agrícola (Fig. 2.5). A partir de las correlaciones entre los ejes del ordenamiento y la cobertura de las especies se encontró que *Bromus catharticus*, *A. majus* y *L. multiflorum* (todas más abundantes en el pastizal post-agrícola) explicaron la principal variación florística sobre el eje 1, mientras que el eje 2 fue explicado por *P. quadrifarium*, *Stipa filiculmis* (más abundantes en el relicto) y *Sorghum halepense* (que codominó en el post-agrícola).

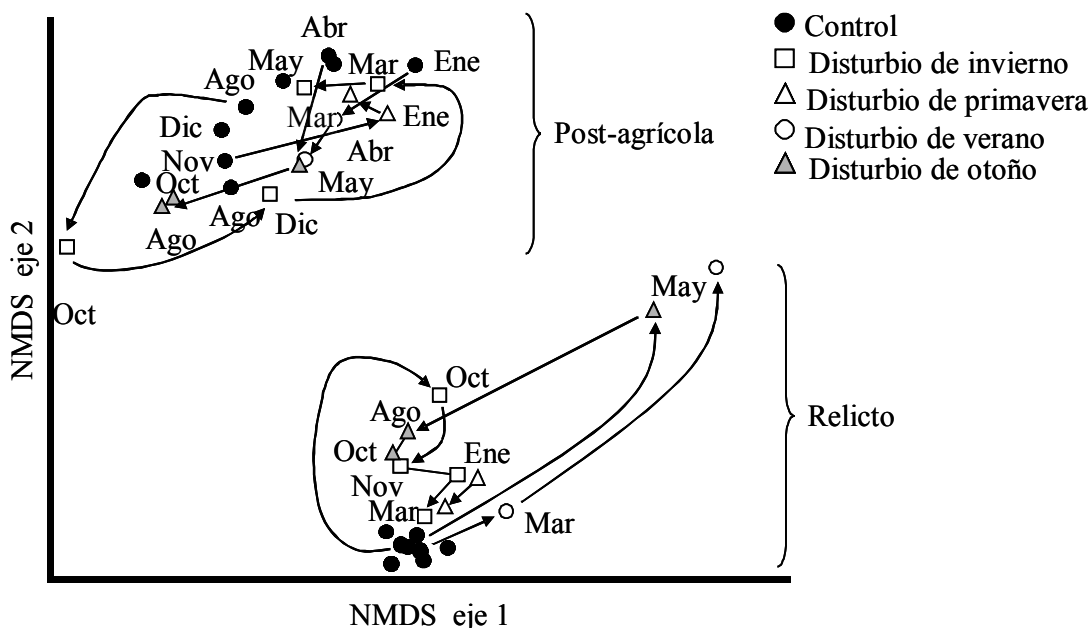


Figura 2.5 Escalamiento no-métrico multidimensional basado en los datos de cobertura de las especies en el pastizal relicto y en el post-agrícola. Cada punto representa el centroide del tratamiento en esa fecha.

Para el pastizal relicto las parcelas control quedaron agrupadas, indicando una gran similitud en su composición florística. Por otro lado, las parcelas disturbadas ocuparon mayor espacio que las controles en el ordenamiento, pero tendieron a parecerse a ellas a medida que pasaron los meses luego del disturbio. La trayectoria de los sitios disturbados dependió de la estación en que se realizó el disturbio (ver Fig. 2.5). Los sitios controles se caracterizaron por una alta cobertura de *P. quadrifarium* (93%), mientras que la cobertura de esta especie en las parcelas disturbadas fue, en promedio, solo de 39.6%. A diferencia del pastizal relicto, el análisis multivariado (NMS) en la comunidad post-agrícola mostró pocas diferencias entre los tratamientos control y los diferentes disturbios (Fig. 2.5). El diagrama de ordenamiento muestra que los censos se ubican sobre los ejes 1 y 2 de acuerdo con la fecha del muestreo. Así, los muestreos hechos en la misma estación se encuentran cercanos entre sí independientemente de la fecha de disturbio. *A. majus*, *B. catharticus* y *L. multiflorum* fueron las especies más abundantes durante los meses de invierno/otoño, mientras que *S. halepense* y *Paspalum distichum* lo fueron durante los meses más cálidos.

2.3.3 Cambios en la riqueza de especies

El número total de especies de plántulas aumentó en los sitios disturbados tanto en el pastizal relicto como en el post-agrícola (Tabla 2.6, Fig. 2.6). Sin embargo, el número de especies establecidas aumentó solo en forma marginal en los disturbios del pastizal relicto y no mostró diferencias significativas en la comunidad post-agrícola (Tabla 2.6, Fig. 2.6).

Tabla 2.6 Resultado del ANOVA de parcelas divididas de las diferencias entre el número de especies de plántulas y de especies, a escala de 0.1 m² en el pastizal relicto y en el post-agrícola. Los grados de libertad del error para la estación (bloque x estación) son 12 (relicto) y 9 (post-agrícola). Los grados de libertad del error residual para el disturbio y el disturbio x estación son 16 (relicto) y 12 (post-agrícola).

Variable respuesta	Fuente de Variación	Relicto			Post-agrícola		
		gl	F	P	gl	F	P
Plántulas	Estación	3	13.47	0.0003	3	7.86	0.006
	Disturbio	1	51.19	0.0000	1	25.85	0.0002
	E x D	3	1.36	0.28	3	0.37	0.81
	Bloque	4	14.43	0.0001	3	0.57	0.64
Adultos	Estación	3	7.39	0.045	3	0.06	0.98
	Disturbio	1	3.29	0.09	1	2.16	0.17
	E x D	3	1.35	0.29	3	0.21	0.88
	Bloque	4	9.46	0.001	3	3.01	0.09

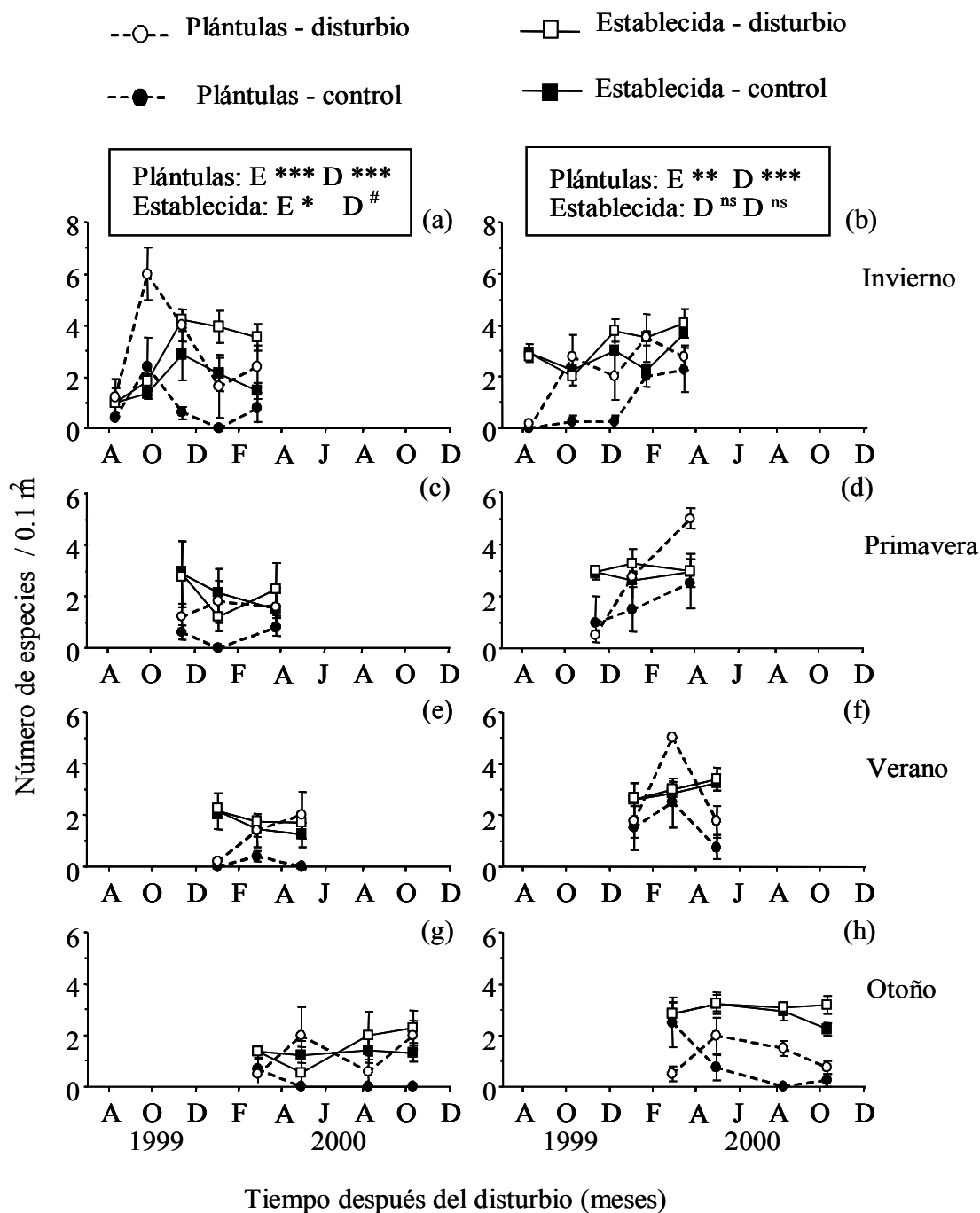


Figura 2.6 Dinámica del número de especies de plántulas y de la comunidad establecida en los tratamientos control y disturbios, en el pastizal relicto (a, c, e, g) y en el post-agrícola (b, d, f, h). Los datos representan el número de especies promedio (\pm error estándar) para los disturbios de invierno, primavera, verano y otoño. ANOVA de parcelas divididas: estación (E) y disturbio (D). # $P < 0.1$, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

En la comunidad relicto se encontraron diferencias significativas entre las estaciones para la riqueza de plántulas (Tabla 2.6) y para la riqueza de la vegetación establecida (Tabla 2.6). El invierno fue la estación que presentó el número más alto de riqueza de plántulas (LSD: invierno vs. verano y otoño $p < 0.05$; invierno vs. primavera $p < 0.1$) y de la vegetación establecida (LSD: invierno vs. verano y otoño $p < 0.05$; invierno vs. primavera $p < 0.1$). El aumento en el número de especies se debió principalmente a un aumento en el número de especies exóticas. Se encontraron siete especies que solo aparecieron en los sitios disturbados; cinco de ellas fueron exóticas (ej. *Raphanus sativus*, *Cardamine hirsuta* y *Viola arvensis*) y dos nativas (*Bowlesia incana* y *Baccharis coridifolia*). En la comunidad post-agrícola, se encontraron diferencias significativas entre las estaciones en el número de especies de plántulas, esto se debió a que el número de especies en otoño fue menor al del verano y primavera (LSD: otoño vs. verano y primavera $p < 0.01$).

2.3.4 Estructura final de la biomasa aérea

En el pastizal relicto la biomasa total (verde + broza) disminuyó por efecto del disturbio (Tabla 2.7; Fig. 2.7a). Si bien el impacto del disturbio pareció variar entre las estaciones, la interacción disturbio x estación no fue significativa. En cambio, en el pastizal post-agrícola la interacción entre el disturbio y la estación fue altamente significativa (Tabla 2.7; Fig. 2.7b), encontrándose solo una disminución de la biomasa total en los disturbios de verano (LSD: $p < 0.0001$).

En el pastizal relicto, el disturbio modificó la biomasa verde de la comunidad causando una disminución significativa del 95% al 77% en la biomasa de los pastos nativos para todas las fechas de disturbio y un aumento en la biomasa de las dicotiledóneas exóticas del 1.4% al 17.3% para los disturbios creados en invierno (Tabla 2.8). Como consecuencia de esto, la biomasa verde total disminuyó y aumentó la proporción de biomasa muerta por parche (aproximadamente 79%, ver Tabla 2.8). En el pastizal post-agrícola se observó una interacción significativa del disturbio por estación para la biomasa de los pastos nativos y exóticos (Tabla 2.8). La biomasa de los pastos nativos disminuyó en los disturbios de primavera y verano siendo las especies más afectadas *B. catharticus* y *P. distichum*. La biomasa de los pastos exóticos también disminuyó significativamente en los disturbios de

verano, mientras que aumentó en los de invierno (Tabla 2.8). *S. halepense* fue la especie que mostró estas respuestas estacionales al disturbio. En consecuencia aumentó la biomasa verde total del disturbio de invierno pero se redujo en los de verano (Tabla 2.8).

Tabla 2.7 Resultado del ANOVA de parcelas divididas de las diferencias entre la biomasa total (verde + broza) y el número de especies (0.3m²) en el pastizal relicto y en el post-agrícola. Los grados de libertad del error para la estación (bloque x estación) son 12 (relicto) y 9 (post-agrícola). Los grados de libertad del error residual para el disturbio y el disturbio x estación (residual) son 16 (relicto) y 12 (post-agrícola).

Variable	Fuente de Variación	Relicto			Post-agrícola		
		Gl	F	P	Gl	F	P
Biomasa Total	Estación	3	3.33	0.056	3	12.49	0.001
	Disturbio	1	22.41	0.0002	1	6.15	0.03
	E x D	3	1.26	0.32	3	7.72	0.004
Número de especies	Bloque	4	1.5	0.26	3	2.29	0.15
	Estación	3	0.55	0.66	3	3.18	0.08
	Disturbio	1	28.94	0.00006	1	0.76	0.39
	E x D	3	1.86	0.18	3	0.31	0.82
	Bloque	4	3.08	0.058	3	4.27	0.03

En promedio, la biomasa de pastos exóticos aumentó de 45% en el control al 79% en los micrositios disturbados. La riqueza total en el momento de la cosecha (0.3 m²) mostró un aumento significativo en los sitios disturbados para el pastizal relicto (Fig. 2.7c; Tabla 2.7) y no mostró diferencias significativas para el post-agrícola (Fig. 2.7d; Tabla 2.7). Estos resultados coinciden con los resultados obtenidos a una escala menor (0.1m²) en cuanto a la riqueza de la vegetación establecida (Fig. 2.6).

Tabla 2.8 Efecto de los disturbios sobre la biomasa vegetal (g 0.10 m⁻², media ± error estándar) y la riqueza total (0.3m²) en el pastizal relicto y en el post-agrícola. La estación indica el momento de la

Variable	Estación	Pastizal relicto			Pastizal post-agrícola		
		Control	Disturbio	<i>P</i>	Control	Disturbio	<i>P</i>
GN		D: 0.0002			D × E: 0.0004		
	Invierno	80.7 ± 20.8	26.9 ± 10.2	*	1.6 ± 0.6	2.4 ± 1.1	
	Primavera	80.7 ± 20.8	8.6 ± 6.9	**	34.1 ± 6.6	3.8 ± 1.5	***
	Verano	90.3 ± 23.8	7.1 ± 5.3	**	34.1 ± 6.6	2.3 ± 0.5	***
	Otoño	68.2 ± 32.4	12.4 ± 6.7	*	15.0 ± 6.5	7.0 ± 2.2	
GE		D: 0.80			D × E: 0.001		
	Invierno	0 ± 0	0 ± 0		11.9 ± 3.8	29.9 ± 5.5	*
	Primavera	0 ± 0	0 ± 0		31.1 ± 8.0	40.7 ± 8.1	
	Verano	0.08 ± 0.07	0.05 ± 0.04		31.1 ± 8.0	10.1 ± 1.7	*
	Otoño	0.12 ± 0.11	0.01 ± 0.01		4.8 ± 2.0	4.9 ± 0.4	
DN		D: 0.90			D: 0.20		
	Invierno	1.9 ± 1.2	1.7 ± 0.8		0.3 ± 0.2	0.4 ± 0.4	
	Primavera	1.9 ± 1.2	0.7 ± 0.4		0.4 ± 0.3	0.3 ± 0.3	
	Verano	0.1 ± 0.1	0.2 ± 0.1		0.4 ± 0.3	0.2 ± 0.2	
	Otoño	0.3 ± 0.2	0.9 ± 0.3		0 ± 0	0.01 ± 0.01	
DE		D: 0.005			D: 0.77		
	Invierno	0.3 ± 0.29	4.5 ± 3.0	*	3.4 ± 3.0	1.1 ± 0.5	
	Primavera	0.3 ± 0.29	0.7 ± 0.4		1.0 ± 1.0	0.2 ± 0.1	
	Verano	0 ± 0	2.3 ± 2.1		1.0 ± 1.0	0.7 ± 0.5	
	Otoño	3.04 ± 2.37	4.8 ± 2.9		2.0 ± 1.5	4.2 ± 1.9	
BV		D: 0.0002			D × E: 0.0003		
	Invierno	83.0 ± 20.6	33.2 ± 11.9	#	17.2 ± 6.0	33.7 ± 5.3	#
	Primavera	83.0 ± 20.6	10.1 ± 7.1	**	66.6 ± 13.9	45.1 ± 6.6	
	Verano	90.4 ± 23.9	9.6 ± 4.9	**	66.6 ± 13.9	13.3 ± 1.9	***
	Otoño	71.7 ± 34.4	18.2 ± 8.2	*	21.8 ± 4.1	16.2 ± 3.0	
BM		D: 0.87			D: 0.29		
	Invierno	54.5 ± 14.0	75.5 ± 19.6		39.3 ± 2.2	45.8 ± 5.3	
	Primavera	54.5 ± 14.0	25.4 ± 4.7		51.8 ± 7.2	31.1 ± 6.8	39
	Verano	75.4 ± 21.2	77.3 ± 15.6		51.8 ± 7.2	37.8 ± 7.9	
	Otoño	117.8 ± 51.2	99.9 ± 22.3		23.0 ± 6.8	17.0 ± 2.1	

creación del disturbio. ANOVA de parcelas divididas: disturbio (D) y disturbio × estación (D × E). $P = \# < 0.10$, $* < 0.05$, $** < 0.01$, $*** < 0.001$ (prueba de LSD). Variables = GN: Gramíneas nativas; GE: Gramíneas exóticas; DN: Dicotiledóneas Nativas; DE: Dicotiledones exóticas; BV: Biomasa verde; BM: Biomasa muerta.

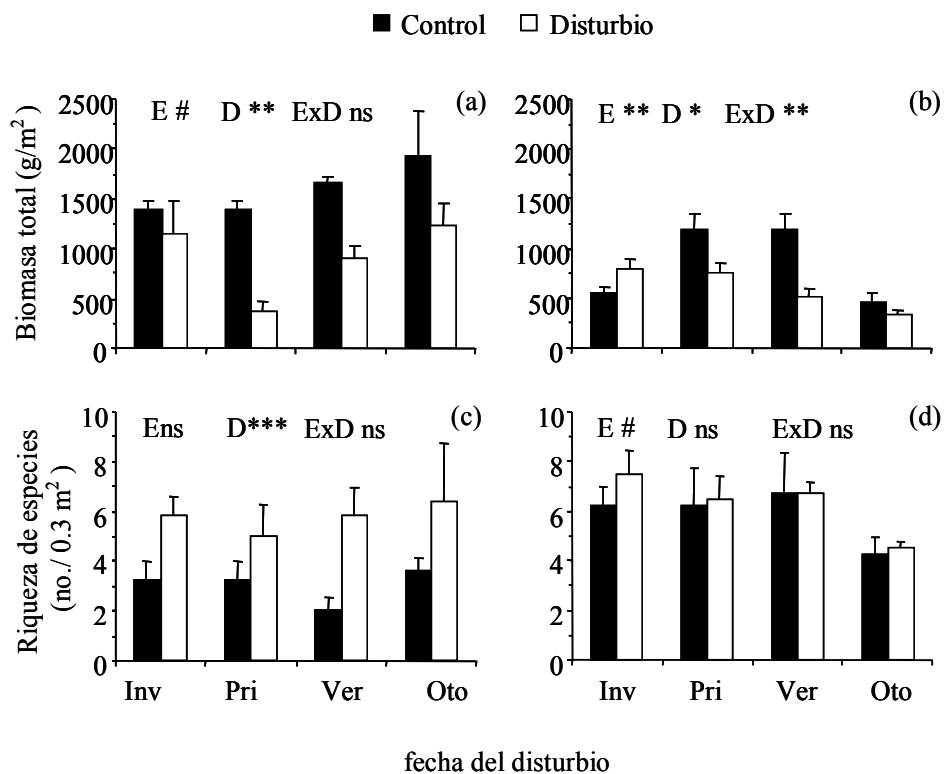


Figura 2.7 Diferencias entre la biomasa (a, b) y la riqueza de especies (c, d) entre los tratamientos control y disturbio en el pastizal relicto (a, c) y el post-agrícola (b, d). Las barras muestran la biomasa media (\pm error estándar) y el número de especies medio (\pm error estándar). ANOVA de parcelas divididas: estación (E), disturbio (D) y estación x disturbio (E x D). # $P < 0.1$, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

2.3.5 Caracterización de los disturbios naturales

La Tabla 2.9 muestra las características abióticas de los micrositios de disturbios naturales. Los datos de la tabla 2.9 son el promedio de los disturbios monitoreados en el pastizal relicto y el post-agrícola ya que ambos pastizales mostraron las mismas tendencias. El tamaño promedio de los disturbios fue en total (hueco + montículo) de 0.13 m^2 . En

promedio, el tamaño de estos disturbios fue similar al de los realizados artificialmente (0.10 m²). La radiación incidente en los montículos y en los huecos fue significativamente mayor que en los micrositos control cubiertos por vegetación intacta (Tabla 2.9). Como consecuencia, la temperatura del suelo aumentó y la humedad disminuyó en los montículos de tierra creados por los armadillos. En cambio, en los huecos de las cuevas, la humedad y la temperatura no mostraron diferencia significativas respecto del pastizal intacto.

Table 2.9 Características abióticas de los disturbios naturales. Los valores con letras diferentes muestran diferencias significativas al $P < 0.05$. Los datos del área y profundidad representan las medias (\pm error estándar). $n = 17$.

Variable	Micrositio		
	Montículo	Hueco	Canopeo intacto
Área (m ²)	0.09 \pm 0.06	0.06 \pm 0.04	_____
Profundidad (cm)	_____	19.7 \pm 7.1	_____
Radiación Incidente (% umoles/m ² seg)	63.20 ^a	50.01 ^b	8.34 ^c
Temperatura suelo (°C)	23.3 ^a	19.8 ^b	18.3 ^b
Humedad (% H ₂ O vol)	5.98 ^a	13.41 ^b	14.11 ^b

La Figura 2.8 muestra las características de la vegetación en los disturbios naturales monitoreados durante la primavera y el verano de 2002. Al momento del muestreo la recuperación de los disturbios era incompleta. En ambos pastizales la densidad de plántulas fue mayor en los micrositos disturbados que en los intactos (relictos: $p < 0.001$ y post-agrícola: $p < 0.001$) donde la densidad natural de plántulas fue muy baja (Fig. 2.8). En el pastizal relictos aumentó el número de plántulas exóticas ($p < 0.006$) y nativas ($p < 0.004$). En los micrositos disturbados, se registró una menor cobertura de pastos nativos ($p < 0.004$) y un aumento en el número de especies de plántulas ($p < 0.001$) y en el de la vegetación establecida ($p < 0.05$). En el pastizal post-agrícola, la densidad natural de plántulas en los micrositos intactos también fue baja en general (Fig. 2.8a). En los micrositos disturbados hubo mayor densidad de plántulas exóticas ($p < 0.001$) y una menor cobertura de pastos exóticos ($p < 0.002$). El número de especies de plántulas aumentó en los sitios disturbados ($p < 0.001$), mientras que la riqueza de la vegetación establecida disminuyó ($p < 0.001$).

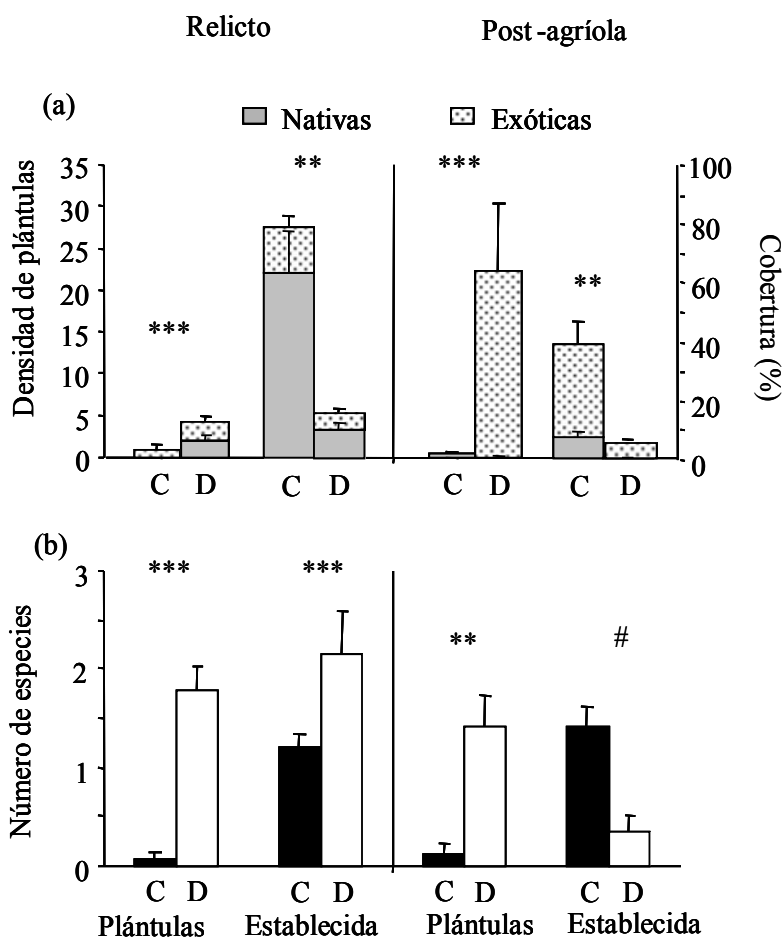


Figura 2.8 (a) Número de plántulas y cobertura total de especies exóticas y nativas y (b) riqueza de plántulas y de la comunidad establecida en los disturbios naturales de armadillos. Los datos representan la media (\pm error estándar) en el canopeo intacto (C) y en los disturbios de armadillos (D). # $P < 0.10$, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$. $n=34$.

Se encontró una correlación significativa negativa entre la cobertura total y el porcentaje de radiación incidente en los micrositios disturbados ($r = -0.61$, $P < 0.05$, $n=17$). El resto de las correlaciones entre variables microambientales y de vegetación presentaron resultados no significativos.

2.4 Discusión

Los disturbios de pequeña escala pueden jugar un papel importante en el mantenimiento de la diversidad de la comunidad (Tilman 1983; Inouye *et al.* 1987; Whicker

& Detling 1988; Kotanen 1997; Boeken *et al.* 1998; Bartha 2001; Jutila & Grace 2002). Sin embargo, el proceso de invasión y la recuperación de un ecosistema tras un disturbio serían específicos de cada comunidad y dependerían de las características de la misma (D' Antonio 1993; Huston 1994). En este trabajo se consideraron dos aspectos relacionados con la resistencia de una comunidad a la invasión. Por un lado, la interferencia dada por la vegetación preexistente puede suprimir o inhibir el establecimiento y la invasión de nuevas especies (Platt 1975; Van der Meijden & Van Waals-Kooi 1979; Gross & Werner 1982; Goldberg & Werner 1983). Por otro lado, la resistencia a las invasiones de plantas se correlaciona con la arquitectura de la comunidad vegetal (Mack *et al.* 2000). La gran cantidad de biomasa y la gran homogeneidad ambiental que caracteriza al pastizal relicto le darían a este sitio mayor resistencia a la invasión de nuevas especies que el pastizal post-agrícola caracterizado por una menor acumulación de biomasa. Los resultados de este capítulo muestran, entonces, que los disturbios de armadillos en el pastizal relicto remueven a la especie nativa dominante, favoreciendo la invasión de especies exóticas que aprovecharían la liberación de recursos causada por la destrucción de biomasa en pie. En cambio, en el pastizal post-agrícola los disturbios pequeños no producen grandes cambios en la composición de la comunidad y ciertamente no aumentan su invasibilidad. Al igual que en otros sistemas (Connell & Sousa 1983), se observó para ambos pastizales una recuperación demográfica lenta para las gramíneas nativas perennes.

Los disturbios pequeños generados por animales cavadores suelen permitir el establecimiento de nuevas especies en los pastizales (Gross & Werner 1982; Goldberg & Werner 1984; Hobbs & Mooney 1991). Sin embargo, la identificación de las especies que colonizan los micrositios disturbados es muchas veces obviada y los estudios no siempre distinguen si las especies que colonizan los micrositios disturbados son exóticas ó nativas (D' Antonio *et al.* 1999). Los disturbios pequeños pueden jugar un papel dual, ya que por un lado, pueden ayudar a la persistencia de especies nativas dependientes de disturbios (“fugitivas”) (Platt 1975; Kotanen 1997) y por el otro pueden facilitar la invasión de especies exóticas (Hobbs & Mooney 1991; Hobbs & Huenneke 1992). Los resultados muestran que en la comunidad relicto, si bien los disturbios de armadillos simulados beneficiaron a algunas especies nativas, en su mayoría fueron colonizados por

dicotiledóneas anuales exóticas. Se observó que la densidad de plántulas, cobertura y biomasa final de dicotiledóneas exóticas aumentó en los micrositios disturbados. Este incremento en la abundancia local de especies exóticas ocurrió a expensas de la gramínea nativa dominante y resultó en un aumento de la riqueza total de especies. *P. quadrifarium* mostró una dinámica de recuperación lenta. A pesar de que los micrositios disturbados con el tiempo tendieron a asemejarse a los controles, pasado un año del disturbio, ésta gramínea no se recuperó en su totalidad. Este patrón concuerda con otros encontrados para pastizales templados donde los pastos nativos se encuentran amenazados por invasoras anuales (Mack 1989; D'Antonio & Vitousek 1992). En cambio, en la comunidad post-agrícola, los efectos de los disturbios fueron más variables y los sitios disturbados fueron colonizados por especies exóticas anuales que ya estaban presentes en la comunidad local. Los micrositios disturbados no fueron colonizados por especies nativas, probablemente debido a la falta de propágulos en esta comunidad (Facelli *et al.* 1988; D'Angela *et al.* 1988; Omacini *et al.* 1995).

Los patrones de reclutamiento de especies y la trayectoria de sucesión pueden variar según el momento en el que ocurre el disturbio (Sousa 1984; Picket & White 1985; Kim & DeWreede 1996; Desimone 1999). Se sabe muy poco acerca del comportamiento de los armadillos y el momento en el cual su actividad es más intensa en estos sistemas. Por esta razón, se estudió su impacto sobre la comunidad vegetal en las diferentes estaciones del año. Es de esperar que las especies presentes en los alrededores de la comunidad, o dentro de la misma, se vean beneficiadas por los disturbios sobre todo en los momentos donde la disponibilidad de propágulos es alta. Los resultados muestran que todos los disturbios realizados en la comunidad relicto produjeron cambios iniciales en la composición de especies a través de un incremento en la emergencia de plántulas, pero hubo una tendencia general a converger al arreglo original de especies a través del tiempo. Los disturbios de invierno fueron los únicos que presentaron un aumento persistente en la abundancia de especies exóticas (e.g. *C. acanthoides*, *C. vulgare*, *H. incana*). El invierno es el período de dormición de *P. quadrifarium* y seguramente esto facilitó la colonización de especies con estrategia ruderal (Grime 1977). La comunidad post-agrícola presentó cambios iniciales en los disturbios de primavera y verano ya que se produjo un aumento en la emergencia de

plántulas exóticas. Sin embargo, este aumento no se manifestó en la comunidad establecida, probablemente debido a una alta mortalidad de plántulas en los micrositios disturbados. En cambio, se registró un aumento en la biomasa de pastos exóticos para los disturbios de invierno, mientras que los pastos nativos fueron muy susceptibles a los disturbios de primavera y verano. En el pastizal post-agrícola el momento del disturbio estaría afectando principalmente a los pastos, de manera negativa a los nativos y de manera positiva a los exóticos. En conjunto, estos resultados sugieren que los disturbios de invierno producen un aumento en la abundancia de exóticas, mientras que los disturbios en períodos más cálidos hacia el final de la estación de crecimiento son perjudiciales para las gramíneas nativas en ambos pastizales.

Ambas comunidades mostraron un aumento en la riqueza de especies de plántulas aunque este efecto no se tradujo en un aumento en la diversidad florística de la comunidad establecida. Sin embargo, ocurrió un aumento de la diversidad florística a una escala mayor que la del disturbio individual en el pastizal relicto (Fig. 2.7), lo cual implica un incremento en la heterogeneidad espacial de la comunidad. Los resultados indican que la radiación incidente y la temperatura del suelo fueron mayor en los sitios disturbados por armadillos que debajo de la vegetación intacta. La reducción de broza puede alterar las condiciones microambientales en la superficie del suelo (Thompson *et al.* 1977) y por lo tanto tiene una importante influencia sobre la germinación y el establecimiento (Facelli & Pickett 1991; Foster & Gross 1998). En la comunidad relicto, la reducción de broza y los cambios en los factores abióticos generarían las condiciones favorables para el reclutamiento de especies. En especial esto se vio en el hueco del micrositio disturbado, donde la humedad se mantiene elevada y la radiación incidente aumenta significativamente con respecto al micrositio control. La gran cantidad de material muerto en pie de la gramínea dominante (*P. quadrifarium*) en este sistema impide el establecimiento de nuevos individuos a partir de semillas, ya sea de ésta como de otras especies (Latterra *et al.* 1994). Los disturbios fueron principalmente invadidos por dicotiledóneas exóticas anuales, especialmente *C. acanthoides*. Esta especie suele beneficiarse con la apertura de claros en canopeos cerrados (Fieldman *et al.* 1994). La reducción de la broza probablemente resulte en una reducción de la intensidad de la competencia (Grime 1973; Tilman 1993; Foster & Gross 1998; Wilby &

Brown 2001; Ortega & Laterra 2003) lo que permite el establecimiento de especies oportunistas con gran capacidad de dispersión, una alta tasa de crecimiento poblacional, ciclos de vida cortos y bancos de semillas permanentes (Golberg & Gross 1988; Gibson 1989).

Los resultados de este capítulo muestran que los procesos de colonización observados fueron dependientes de la comunidad establecida. Mientras que en la comunidad relicto los micrositios disturbados fueron colonizados por especies pioneras exóticas ausentes en la matriz original, en la comunidad post-agrícola la recolonización fue realizada por las mismas especies que dominaron la matriz original de la vegetación. Esto se puede explicar por las diferencias en la flora y la fisonomía de ambas comunidades. El pastizal relicto se caracterizó por presentar una fisonomía de pastos altos y estar dominado por una gramínea perenne que cubrió el 82% del total de la superficie y acumuló gran cantidad de biomasa muerta. Esto implica que este pastizal contiene pocos micrositios disponibles para el establecimiento de nuevas especies. De hecho esto se vió en los controles sin disturbar donde el reclutamiento fue casi nulo. Los disturbios de pequeña escala, como los generados por los armadillos rompen la estructura de la biomasa acumulada, disminuyendo la competencia y permitiendo la colonización por las especies presentes en los alrededores o en el banco de semillas (Hobbs & Money 1995; Gomez-García *et al.* 1999; Bartha 2001). En contraste, el pastizal post-agrícola se caracterizó por poseer una alta equitatividad, una menor acumulación de biomasa viva y muerta, y estar dominada por un grupo de especies anuales y exóticas. Estas características harían que esta comunidad haya sido menos alterada por los disturbios de escala pequeña, los cuáles fueron más rápidamente recolonizados por las mismas especies de pastos y dicotiledóneas y anuales que ya dominaban el sistema. En este sentido, el pastizal post-agrícola mostró mayor resiliencia frente a los disturbios por armadillos.

Muchas de las características estructurales observadas en los disturbios artificiales también se presentaron en los naturales. Los resultados obtenidos en los disturbios naturales fueron coincidentes con los artificiales para ambos pastizales en las etapas iniciales de colonización. Los resultados del muestreo de ambos tipos de disturbios, naturales y artificiales, mostraron que el reclutamiento y la riqueza de especies de plántulas aumentó en

los dos pastizales y que éste aumento se debió principalmente a las especies exóticas. En el pastizal relictos, tanto para los disturbios artificiales como para los naturales, se produjo un aumento en el número de especies establecidas y una disminución de los pastos nativos. En cambio, los resultados no fueron coincidentes en su totalidad en estas etapas tardías en el pastizal post-agrícola, en donde ni la diversidad florística, ni la cobertura de especies exóticas se modificaron en los disturbios artificiales mientras que sí disminuyeron en los disturbios naturales. Esta diferencia probablemente se haya debido a que los disturbios naturales que fueron evaluados se encontraban en reciente estado de abandono y todavía tenían una proporción evidente de suelo desnudo. Por lo tanto, no había transcurrido el tiempo suficiente para el establecimiento de las invasoras y/o la recuperación de la vegetación local. La realización de disturbios artificiales permitió, por un lado su seguimiento desde las etapas iniciales de colonización hasta las tardías de establecimiento de las especies y por otro lado, conocer su fecha de inicio y así poder comparar disturbios realizados en diferentes estaciones. El análisis de la dinámica de disturbios naturales de armadillos será descrito en mayor detalle en el capítulo IV para un pastizal sucesional.

Muchos modelos han asumido que la competencia es el principal factor que controla la invasión y el número de especies en un sistema (Mac Arthur & Wilson 1963, 1967; Levine 2000, Levine *et al.* 2004). Sin embargo, otros estudios evidencian la importancia de los disturbios como estructuradores de las comunidades, reforzando la teoría de que la invasibilidad es una propiedad específica de cada sistema (D'Antonio 1993; Huston 1994). Huston (1979, 1994) propone un modelo en el cual la diversidad de especies local y regional no solo esta dada por la competencia, si no que esta fuertemente influenciada por el grado de disturbio y la tasa de crecimiento de la vegetación. Los resultados encontrados en el pastizal relictos avalan este modelo. Éste pastizal está dominado por una especie de gran producción de biomasa y alta capacidad de acaparar recursos y se caracteriza por poseer una baja diversidad local de especies. La mortalidad causada por los disturbios de armadillos en este sistema produjo un aumento en la diversidad local, dada por la colonización de especies de rápido crecimiento y características de estadios de sucesión temprana. Esto reflejaría la relativa lentitud de las especies dominantes perennes para recuperarse luego del disturbio (Huston 1994). En cambio, el pastizal post-agrícola, que se caracterizó por poseer especies

de menor producción de biomasa, presentó una mayor diversidad de especies a escala local. Muchas de estas especies tienen tasas de crecimiento altas y se comportan como malezas en cultivos (Facelli et al. 1988; D'Angela *et al.* 1988). Los disturbios no produjeron cambios importantes en la diversidad de especies, sino que se observó una reorganización de las especies presentes en el sistema, como predice el modelo de Huston para sistemas con alta tasas de crecimiento relativa (e.g. dominados por anuales y malezas). Esto puede deberse además a la falta de propágulos de especies nativas en el sistema (D'Angela *et al.* 1988; Omacini *et al.* 1995). Sin embargo, tampoco se observó un aumento en la diversidad de especies exóticas "r" estrategias o malezas, las cuales se encontraban presentes en el pool local de especies, en el regional y en el banco de semillas germinables (ver Apéndice). Es probable que la intensidad del disturbio causado por los armadillos no haya sido suficiente para permitir la entrada de nuevos propágulos en el sistema, ya que las especies presentes en el mismo recolonizaron los micrositios disturbados rápidamente. En conclusión, los resultados de este capítulo evidencian que el impacto del disturbio de armadillos sobre la invasibilidad fue muy diferente en los dos pastizales estudiados, aunque en ambos sistemas produjeron un deterioro transitorio de las gramíneas nativas dominantes, características de diferentes estadios sucesionales.

Capítulo III

El impacto de diferentes regímenes de disturbio sobre la invasibilidad y dinámica de la comunidad

3.1 Introducción

La dinámica de la comunidad vegetal luego de un disturbio varía en función de la intensidad, la frecuencia del evento y del tamaño del área afectada (Connell & Slatyer 1977; Sousa 1984; Pickett & White 1985). La *intensidad* del disturbio determina el estado inicial de recuperación del sistema. Si un disturbio daña pero no mata a los individuos residentes, gran parte de la recuperación del mismo será a partir del rebrote o crecimiento de los sobrevivientes. En cambio, si un disturbio mata a la mayoría de los individuos, la recuperación dependerá mayormente de la emergencia o del arribo de nuevos individuos, su establecimiento y posterior crecimiento, lo cuál determinará un proceso mucho más lento (Connell *et al.* 1997). El *área* afectada por el disturbio influye sobre la tasa y secuencia de la sucesión dependiendo de si la vegetación se regenera partir de la lluvia “externa” de propágulos o del banco de semillas remanente (Connell & Slatyer 1977; Huston 1994). A medida que aumenta el área de un disturbio, mayor será el tiempo de recuperación y aumentará el área alejada del borde permitiendo así la llegada de nuevas especies (Sousa 1984; Petraitis & Latham 1999). Por otro lado, la *frecuencia* determina cuanto tiempo tiene la comunidad para recuperarse antes de que ocurra otro disturbio. Disturbios frecuentes pueden mantener la comunidad en un estado sucesional temprano, mientras que disturbios poco frecuentes favorecen la recuperación, pero también pueden generar un estado estable alternativo según la identidad de las especies que colonizan durante la sucesión post-disturbio (Huston 1994; Petraitis & Latham 1999; Kotanen 2004).

Las características descritas definen el régimen de disturbio y suelen estar correlacionadas, de manera que disturbios de gran escala e intensidad son menos frecuentes que aquellos menos intensos y de escala pequeña (Sousa 1980, 1984; Paine & Levin 1981). Estas características influyen sobre la tasa y la trayectoria de recuperación de la comunidad

(Sousa 1984; Pickett & White 1985) y pueden ser de gran relevancia para comprender los patrones de invasión en ambientes disturbados (Petraitis & Latham 1999). Sin embargo, muy pocos estudios han evaluado el efecto de diferentes tipos de disturbio sobre la invasibilidad de una misma comunidad y comparado las consecuencias de esos disturbios para sistemas en diferente estado de sucesión (Hurd *et al.* 1971; Kotanen 2004). Los disturbios de pequeña escala, como los generados por la actividad de animales cavadores y la herbivoría de insectos, pueden facilitar la invasión de especies exóticas (Hobbs & Money 1991; D'Antonio 1993; Maron & Connors 1996; Kotanen 1997). Ese proceso fue analizado en el capítulo II de esta tesis, donde también se demostró que el nivel de invasión depende de las características de la comunidad residente. Cabe preguntarse cómo responderán esas mismas comunidades de pastizal a la ocurrencia de disturbios de mayor escala.

En los ecosistemas de pastizal uno de los disturbios de gran escala más importantes es el fuego (Collins 1987; Collins *et al.* 1998; Oesterheld *et al.* 1999). El fuego puede facilitar temporalmente la entrada y establecimiento de nuevas especies, manteniendo reservorios de potenciales invasoras (Trabaud 1990), mientras que en otros casos puede aumentar o promover significativamente la tasa de invasión (Richardson *et al.* 1987). En la mayoría de los casos se ha encontrado que el fuego promueve la invasión por especies exóticas y solo en un 20% de los casos el fuego reduce o elimina a las especies invasoras (Richardson *et al.* 1990, 1996; D'Antonio *et al.* 1999; D'Antonio 2000; Chaneton *et al.* 2004). La simulación de fuegos “naturales” no es siempre una herramienta efectiva para reducir la cobertura de especies exóticas (Parsons & Stohlgren 1989; Howe 1995). Sin embargo, en los ecosistemas que han evolucionado con el fuego como un disturbio natural recurrente, muchas especies nativas responden positivamente a través de un aumento en la emergencia de plántulas o del rebrote de propágulos vegetativos (McIntyre *et al.* 1995; Morgan 1998a). En estos sistemas, el fuego puede mantener la estructura y composición de la comunidad del pastizal (Hester & Hobbs 1992; Collins 1987; Collins & Steinauer 1998). Por ejemplo, en las praderas de pastos altos de Kansas, los incendios frecuentes favorecen la regeneración de la gramínea C4 dominante, manteniendo una diversidad baja ya que solo unas pocas especies son tolerantes al fuego (Collins 1987; Collins *et al.* 1998). En ese sistema, la disminución de la frecuencia de incendios aumenta la diversidad florística, pero

favorece la invasión de exóticas (Leach & Givnish 1996). Numerosos estudios demuestran que el fuego favorece la dominancia de gramíneas frente a las leñosas (D'Antonio & Vitousek 1992) y en muchos casos controla la invasión del pastizal por especies leñosas (Daubenmire 1968; Bruce *et al.* 1995). No obstante, existen excepciones donde a pesar de ser el fuego un disturbio natural para el ecosistema, las especies exóticas presentes en el paisaje o en la misma comunidad responden positivamente. En particular, el fuego puede proveer una ventana de invasión para especies ruderales con alta producción de semillas y rápido crecimiento (D'Antonio 2000).

D'Antonio y colaboradores (1999) encontraron que, en más del 75% de los casos estudiados, los disturbios de pequeña escala y el fuego promovieron un proceso de invasión y que la persistencia de las especies invasoras fue dependiente del hábitat considerado. Las comunidades pueden responder de manera diferente a los disturbios dependiendo del contexto ecológico (D'Antonio 1993). En este sentido es importante tener en cuenta la historia del sitio incluyendo el tiempo pasado desde el último disturbio y las condiciones iniciales del sitio (Chaneton & Facelli 1991), incluyendo el grado de invasión de la comunidad (Williamson *et al.* 2002). Algunas comunidades son más susceptibles a la invasión que otras. Un amplio rango de factores pueden explicar estas diferencias (D'Antonio *et al.* 1999; Alpert *et al.* 2000; Richardson *et al.* 2000a), incluyendo el régimen de disturbio, la disponibilidad de recursos, la presión de propágulos y las interacciones “locales” como la depredación, el mutualismo y la competencia (Crawley 1987; Rejmánek 1989; Levine & D'Antonio 1999; Davis *et al.* 2000). Estos factores interactúan entre sí y con las características de las especies invasoras (Richardson *et al.* 2000b), haciendo más difícil dilucidar las causas de la invasibilidad (Kolb *et al.* 2002).

Muchos estudios empíricos y modelos teóricos (Horn & MacArthur 1972; Grenney *et al.* 1973; Levin & Paine 1974; Abrams 1988) han examinado el rol individual que tienen los disturbios, la productividad y la heterogeneidad espacial sobre la diversidad de especies, mientras que han ignorado la posible interacción entre distintos tipos de disturbio (Collins & Barber 1985; Chaneton & Facelli 1991; Laterra *et al.* 1994; Pollock & Dething 1998). Disturbios de diferente intensidad y mecanismo de acción pueden conducir a cambios diferentes en la estructura y organización de las comunidades (Kolasa 1989; Chaneton &

Facelli 1991; Huston 1994; Baldwin & Mendelssohn 1998). Sin embargo, muchas veces la respuesta de la comunidad a los disturbios y a su interacción depende de la escala espacial de observación (Collins & Barber 1985; Chaneton & Facelli 1991). Por lo tanto, es esperable que la acción de diferentes disturbios tenga distintas consecuencias para la probabilidad de invasión de una comunidad.

El objetivo principal de este capítulo es evaluar de qué manera la ocurrencia de disturbios de diferente frecuencia y extensión espacial determina la invasión de especies exóticas en dos pastizales de estructura y composición contrastantes. Se estudió la interacción entre dos tipos de disturbio, uno de gran extensión espacial y baja frecuencia (fuego) y otro de pequeña extensión y alta frecuencia (actividad de armadillos). Se estudiaron sus efectos sobre la colonización y el establecimiento de especies en un pastizal dominado por gramíneas nativas perennes (relictos) y en otro caracterizado por una mezcla diversa de especies exóticas y nativas (post-agrícola). Estos dos sistemas presentan condiciones opuestas de un gradiente sucesional para el pastizal de la Pampa Interior (Facelli *et al* 1988; Omacini *et al* 1995). Específicamente, se buscó determinar en qué medida estos disturbios, y su interacción, facilitan la invasión de la comunidad y modifican la estructura del pastizal en el corto y en el largo plazo.

En el contexto de las dos comunidades estudiadas (ver capítulo II), se enunciaron las siguientes hipótesis:

- 1- Disturbios de escala espacial relativamente grande (fuego) promoverán cambios más dramáticos y persistentes en la composición y diversidad de la comunidad vegetal, que disturbios de escala pequeña (armadillos). Los resultados del capítulo II de esta Tesis indican que, por sí solos, los disturbios por armadillos generaron cambios transitorios en la composición y diversidad local de especies. Aún no está claro si esos cambios persisten en el largo plazo en la escala de la comunidad y en qué medida dependen del “contexto” generado por disturbios de mayor escala, como el fuego.
- 2- En este sentido, se postuló que el efecto de los disturbios de los armadillos será mayor y más persistente en combinación con el fuego, debido a que la acción del fuego reduciría las chances de que la comunidad original se recupere a partir de propágulos vegetativos

desplazando a las especies oportunistas que invaden los micrositios disturbados por armadillos.

3- La recuperación después de un disturbio de pastizales relictuales, dominados por gramíneas perennes, será más lenta que la de pastizales sucesionales, co-dominados por especies anuales y perennes. Asimismo, pastizales relictuales, típicamente inmersos en una matriz agrícola, sufrirán transformaciones florísticas más marcadas que pastizales post-agrícolas cuya composición se asemeja más a la del paisaje que las rodea.

En este capítulo se describirán procesos en dos escalas de tiempo: (i) los efectos inmediatos de ambos tipos de disturbio (armadillo y fuego) sobre la comunidad vegetal durante la etapa de colonización post-disturbio (meses) y (ii) el papel de ambos disturbios en la invasión de especies exóticas y la trayectoria de la sucesión a largo plazo (años). En el capítulo II se describió la respuesta de corto plazo a disturbios frecuentes y de escala pequeña, examinando si existían diferencias dadas por el momento de ocurrencia de los disturbios. En este capítulo, se hará hincapié en la interacción entre disturbios de diferente escala, estudiando solo un evento de cada tipo de disturbio y siguiendo la invasibilidad y dinámica post-disturbio de la comunidad a largo plazo (cuatro años).

3.2 Materiales y Métodos

3.2.1 Diseño experimental

Los experimentos manipulativos que se describirán a continuación, se realizaron en los mismos sitios que fueron descritos en el capítulo II para los pastizales relicto y post-agrícola. En cada pastizal se establecieron 20 parcelas experimentales de 11 x 8 m, separadas por corredores de 10 m de ancho. Los tratamientos de disturbio se aplicaron según la combinación factorial 2×2 de fuego (quema controlada vs. testigo intacto) y simulación de actividad de armadillos (tres cuevas nuevas/60 días/parcela vs. testigo intacto). El diseño comprendió 5 repeticiones en cada pastizal (40 parcelas en total). El disturbio por fuego se aplicó una sola vez y afectó a toda la parcela. La quema se realizó en el mes de mayo de 1999 para el pastizal relicto y en agosto de 1999 para el pastizal sucesional (como se describió en el capítulo II). En cada parcela se delimitaron 2 cuadrantes de 6 x 3 m cada uno

(diseño descrito en el capítulo II) y se utilizó uno de ellos para este experimento. Las ‘cuevas’ artificiales se crearon cada 2 meses, desde mayo de 1999 hasta octubre de 2000 en el pastizal relicto (8 fechas) y desde octubre de 1999 hasta octubre de 2000 en el pastizal post-agrícola (6 fechas). Se crearon 6 disturbios por fecha por cada parcela de 6 x 3 m². Cada disturbio afectó un área de 0.10 m², de manera que en el pastizal relicto el área total disturbada por parcela fue del 26.6 % y en el post-agrícola fue del 20 %. En el mes de Diciembre, desde 1999 a 2002, se realizaron 4 censos de vegetación en cuadrados de 1 m² en todas las parcelas de ambos pastizales. En cada muestra, se estimó visualmente la cobertura aérea de todas las especies utilizando la escala de Braun-Blanquet modificada para incrementos porcentuales de 5% (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974). Estas mediciones se utilizaron para caracterizar los cambios ocurridos a la escala de la comunidad a través de los años.

Para estudiar el efecto de los disturbios sobre la etapa de colonización, se estableció un diseño experimental utilizando 8 y 10 de las parcelas establecidas en el pastizal post-agrícola y relicto, respectivamente. En cada pastizal se utilizaron las parcelas libres de disturbios simulados de armadillos (la mitad quemadas y la otra mitad no quemadas). Dentro de cada parcela principal, se delimitó un área de 3 x 6 m y se tomaron al azar 3 subparcelas de 60 x 30 cm en las cuales se realizaron disturbios de pequeña escala simulando la actividad de los armadillos como se describió en el capítulo II de esta tesis. En este diseño, se utilizaron los disturbios de armadillos realizados en una sola estación del año. En el pastizal relicto se analizó la dinámica de los disturbios de armadillo generados en invierno, ya que ésta fue la fecha más cercana al momento de la quema experimental, lo que permitió estudiar la interacción entre ambos tipos de disturbio. Por la misma razón, en el pastizal post-agrícola se estudiaron los disturbios de armadillo realizados en primavera. Se analizó el efecto de ambos tipos de disturbio sobre la comunidad de plántulas y sobre la vegetación establecida durante el primer año post-disturbio a la escala del micrositio disturbado artificialmente (0.1 m²) cada ~60 días. Se cuantificó el número de plántulas y la identidad de las mismas. Además se determinó visualmente la cobertura de las especies establecidas y con este dato sumado al de la composición de plántulas se determinó la riqueza florística total en cada micrositio.

En marzo de 2000 se realizaron cosechas de biomasa en los micrositios de 0.1m² para evaluar los cambios en la estructura de la vegetación inducidos por los tratamientos individuales de disturbio y su interacción. En marzo de 2002, se realizaron nuevas cosechas de biomasa (0.1 m²) pero solo en los tratamientos fuego y control. No se repitieron las cosechas en las parcelas con cuevas de armadillos ya que los resultados obtenidos hasta ese momento indicaron que esos disturbios solo generaron cambios transitorios en la estructura de la vegetación. De hecho, en 2002 no se observaban rastros de los disturbios artificiales creados en 1999-2000 (observación personal; ver también capítulo II: Resultados).

3.2.2 Análisis de datos

Colonización inicial de especies.- Los datos de número de plántulas, cobertura y biomasa se agruparon de acuerdo al ciclo de vida (anual y perenne), forma de vida (gramíneas y dicotiledóneas) y origen de las especies (nativas y exóticas). Para estudiar el efecto del fuego y de los armadillos sobre la densidad de plántulas y el número de especies (vegetación establecida y plántulas) se realizó un ANOVA de medidas repetidas en el tiempo y parcelas divididas (sin bloques), donde el factor fuego representó a las parcelas completas y el factor armadillo quedó incluido como subparcela dentro del tratamiento fuego (Steel & Torrie 1980). Las tres subréplicas de 0.1 m² fueron promediadas dentro de cada parcela. Para evaluar las diferencias entre los distintos niveles de los factores se realizaron comparaciones múltiples mediante el método de Tukey.

Para evaluar la cobertura y el número de plántulas de los diferentes grupos florísticos y la biomasa cosechada en Marzo de 2000. Se realizaron ANOVAs de parcelas divididas (sin bloques) donde el fuego representó a las parcelas completas y el disturbio por armadillo a las subparcelas. Para los casos del número de plántulas y de cobertura se utilizaron los datos de todo el período de estudio promediados para cada parcela (promedio de todas las fechas de medición). Se utilizó una prueba de Tukey para examinar las diferencias entre tratamientos. Con el mismo diseño se analizó el número total de especies en la escala de 0.3 m². La variable de respuesta fue el número total de las especies encontrado en las 3 muestras de biomasa por parcela (ver capítulo II). Para estos análisis se utilizó el paquete estadístico SAS para Windows (SAS 1996).

Sucesión de la vegetación post-disturbio.- Se realizó un ANOVA 2 x 2 con los factores fuego (con, sin) y armadillos (con, sin) para los datos de cobertura de los diferentes grupos florísticos y el número de especies en los censos realizados en diciembre 2000, 2001 y 2002. En diciembre 1999 se muestrearon solamente las parcelas quemadas y los testigos sin quema para evaluar el impacto inmediato del fuego sobre la comunidad vegetal. Para ese año, se realizó un ANOVA con el fuego como único factor. Los datos de biomasa de la cosecha final (marzo 2002) también se analizaron mediante ANOVA para cada pastizal por separado. En estos casos las tres subparcelas cosechadas en cada parcela fueron promediadas antes del análisis. Estos análisis se realizaron con STATISTICA para Windows (Stat Soft. Inc1999).

Para resumir el efecto de los disturbios sobre la composición de la comunidad y la trayectoria de la vegetación luego de los disturbios se realizó un ordenamiento por el método de Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMS) basado en los datos de cobertura de las especies en los censos realizados en diciembre. El ordenamiento se basó en los valores de cobertura promedio de las cuatro repeticiones (1 m²) por parcela. Utilizando los “scores” de las muestras en los dos primeros ejes de ordenamiento, se calcularon los centroides (promedio por tratamiento-año) para describir la trayectoria temporal de cada tratamiento en el plano del ordenamiento NMDS. Los pastizales relicto y post-agrícola fueron analizados en forma separada. Esta técnica de ordenamiento presenta la ventaja de graficar las distancias relativas entre los censos. El NMS no parte del supuesto de que las especies deben seguir una distribución Gaussiana como lo hacen otras técnicas (por ej. el DCA) y se considera más adecuado para la descripción de trayectorias de sucesión (Clarke 1993; Kenkel *et al.* 2002). Para mejorar la resolución del mismo se utilizó como configuración inicial el resultado en dos dimensiones de un ordenamiento por Detrended Correspondence Analysis (DCA) del mismo conjunto de datos (Kruskal & Wish 1978). Los ordenamientos fueron realizados con el paquete PC-ORD (McCune & Mefford 1999).

Se calculó el Índice de disimilitud de Bray Curtis para cuantificar las distancias florísticas entre los sitios quemados y los controles por un lado, y los sitios con armadillos y los controles por otro. También se calculó el índice de disimilitud entre todas las parcelas control sin disturbio para cada año de estudio. Estos índices se calcularon a partir de los datos de cobertura obtenidos en los censos de 1m² realizados en diciembre. Se promediaron

los 4 censos realizados en cada parcela en cada fecha de observación. Se calcularon estos índices a través de los cuatro años de estudio de sucesión post-fuego para ambas comunidades. Con estos datos se realizaron ANOVAs con medidas repetidas para evaluar las diferencias entre los distintos pares de comparación (Control vs Control, Armadillo vs Control y Fuego vs Control).

Para todos los análisis paramétricos se chequearon los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. En los casos que éstos no se cumplieran se realizaron las transformaciones correspondientes; en la mayoría de los casos se usó la transformación logarítmica para los números de plántulas y biomasa cosechadas.

3.3 Resultados

3.3.1 Efectos sobre la comunidad de plántulas (corto plazo).

En general, el número total de plántulas registrado fue mucho mayor en el pastizal post-agrícola que en el relicto. En el pastizal relicto el número de plántulas mostró diferencias significativas para los disturbios por armadillos y fuego y sus respectivas interacciones con el tiempo (Tabla 3.1). El número de plántulas aumentó inicialmente en las parcelas quemadas (prueba de Tukey $p < 0.05$ en Agosto), pero luego este efecto se perdió a lo largo del tiempo (Fig. 3.1a). El disturbio por armadillo produjo un aumento en el número de plántulas en los meses de octubre, enero y marzo (prueba de Tukey: $p < 0.05$ en Octubre y $p < 0.01$ en enero y marzo). En el pastizal post-agrícola la interacción de ambos disturbios con el tiempo también produjo diferencias significativas para el número de plántulas (Tabla 3.1). El fuego aumentó inicialmente el número de plántulas (prueba de Tukey: $p < 0.05$ en noviembre), pero luego esas diferencias se borraron con el tiempo (Fig. 3.1c). El disturbio por armadillo aumentó el número de plántulas en las parcelas testigo (prueba de Tukey $p < 0.01$ en enero), pero no tuvo efecto en las parcelas quemadas (armadillo x fuego: $p < 0.05$, Fig. 3.1c).

En el pastizal relicto, la riqueza de especies de plántulas mostró diferencias significativas para la interacción fuego x tiempo y fuego x armadillo (Tabla 3.1, Fig. 3.1b), aumentando inicialmente en las parcelas quemadas (agosto y octubre, prueba de Tukey:

$p < 0.001$) y en las parcelas con disturbios de armadillos no quemadas (octubre y noviembre, prueba de Tukey: $p < 0.001$) (Fig. 3.1b). Estos efectos desaparecieron hacia el final de la estación de crecimiento. En cambio, en el pastizal post-agrícola, solo se observó un aumento transitorio (prueba de Tukey, noviembre: $p < 0.001$) en la riqueza de especies de plántulas por efecto del fuego (Fig. 3.1d).

La riqueza total de especies (plántulas + establecidas) en el pastizal relicto mostró diferencias significativas para la interacción fuego x armadillo x tiempo (Tabla 3.1). El efecto combinado fuego x armadillo fue sinérgico pero solo en el corto plazo (Fig. 3.2 a, prueba de Tukey para octubre: $p < 0.01$). En cambio, el disturbio de armadillo aumentó la riqueza total durante todo el período posterior a la aplicación del disturbio en agosto (Fig. 3.2a). En el pastizal post-agrícola, la diversidad total fue significativamente afectada por la interacción armadillo x tiempo, debiéndose este efecto a un aumento en los sitios con disturbios de armadillos en abril (prueba de Tukey: $p < 0.05$) (Tabla 3.1 y Fig. 3.2b). El número de plántulas anuales aumentó a causa del fuego, del armadillo y de la combinación de ambos disturbios, mientras que las especies perennes lo hicieron solo por efecto del fuego (Fig. 3.3a). El número de plántulas de gramíneas nativas aumentó con el fuego, mientras que no se observaron cambios en las gramíneas exóticas (Fig. 3.3b).

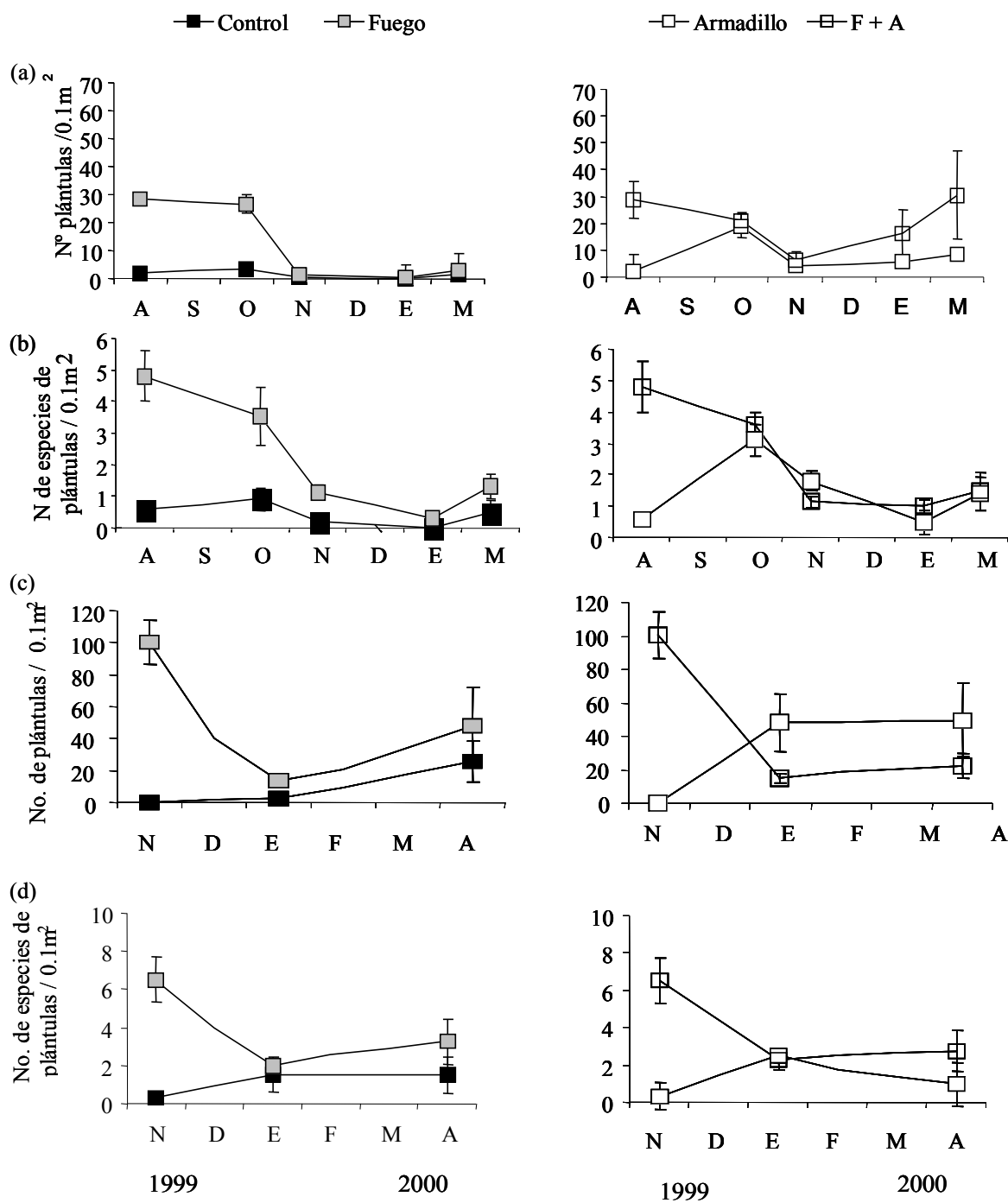


Figura 3.32 Dinámica del reclutamiento de plántulas y del número de especies de plántulas en el pastizal relicto (a, b) y en el pastizal post-agrícola (c, d) en los distintos tratamientos. Los datos representan la media (\pm error estándar) en los meses de observación

Tabla 3. 1 Resultados del ANOVA de parcelas divididas con mediadas repetidas para el número de plántulas, el número de especies de plántulas y el número de especies establecidas en el pastizal relicto y el post-agrícola. Variables = PL: Numero de plántulas; SpPL: Numero de especies de plántulas; SpES: Numero de especies establecidas. glt: Grados de libertad tratamiento; gle: Grados de libertad error.

Variable respuesta	Fuente de Variación	Relicto				Post-agrícola			
		glt	Gle	F	P	Glt	gle	F	P
PL	Fuego	1	8	15.00	0.005	1	6	24.86	0.002
	Armadillo	1	8	38.88	0.000	1	6	5.22	0.062
	F + A	1	8	1.73	0.224	1	6	6.87	0.040
	Tiempo	4	32	12.83	0.000	2	12	4.15	0.043
	F x T	4	32	3.58	0.016	2	12	31.60	0.000
	A x T	4	32	2.81	0.042	2	12	6.67	0.011
	F x A x T	4	32	1.96	0.125	2	12	5.3	0.022
SpPL	Fuego	1	8	9.94	0.014	1	6	17.82	0.006
	Armadillo	1	8	57.79	0.000	1	6	0.87	0.387
	F + A	1	8	26.35	0.001	1	6	1.30	0.297
	Tiempo	4	24	17.79	0.000	2	12	1.15	0.350
	F x T	4	24	8.24	0.000	2	12	7.51	0.008
	A x T	4	24	1.71	0.172	2	12	0.68	0.526
	F x A x T	4	24	2.51	0.061	2	12	1.58	0.246
SpES	Fuego	1	8	21.28	0.002	1	6	3.22	0.123
	Armadillo	1	8	11.5	0.009	1	6	4.93	0.068
	F + A	1	8	8.21	0.021	1	6	0.24	0.639
	Tiempo	4	32	14.86	0.000	2	12	6.06	0.015
	F x T	4	32	9.86	0.000	2	12	2.5	0.123
	A x T	4	32	4.07	0.009	2	12	4.4	0.037
	F x A x T	4	32	3.79	0.012	2	12	0.53	0.602

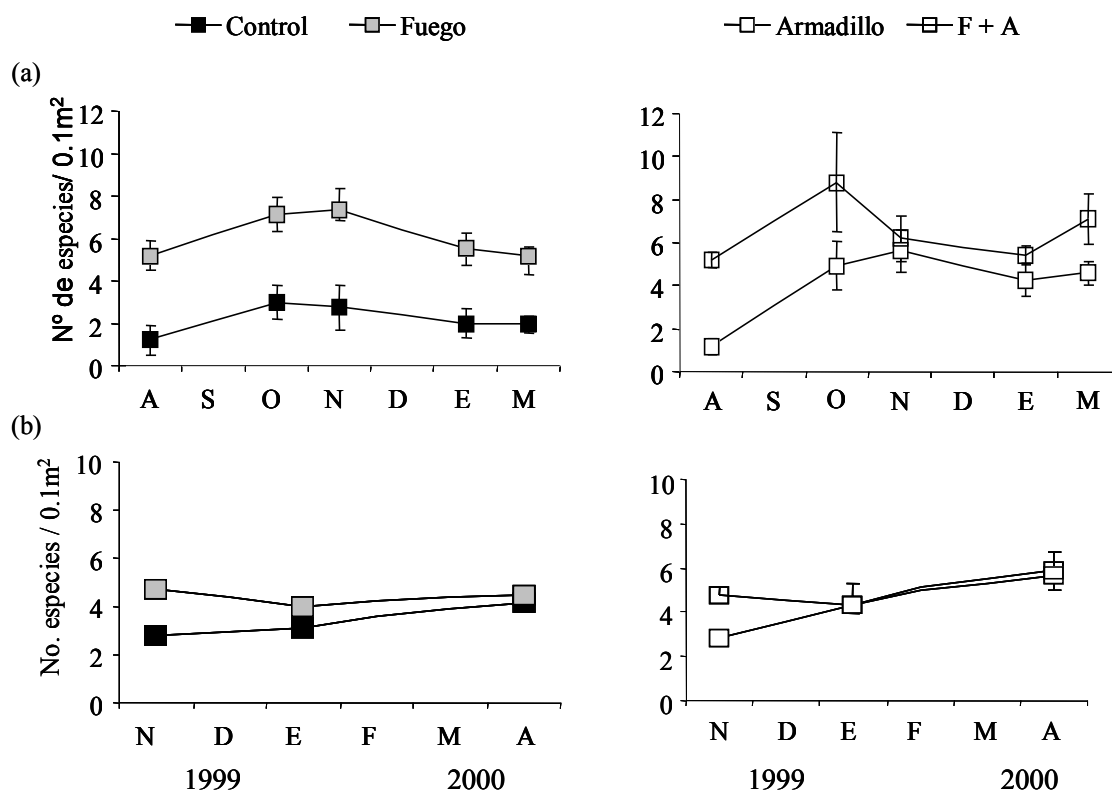


Figura 3.32 Dinámica del número de especies en el pastizal relictivo (a) y en el pastizal post-agrícola (b) en los distintos tratamientos. Los datos representan la media (\pm error estándar) en los meses de observación.

Ambos tipos de disturbio y su interacción modificaron significativamente la composición de la comunidad de plántulas en el pastizal relictivo (Tabla 3.2). La emergencia de plántulas de *P. quadrifarium*, especie dominante en el pastizal relictivo, fue baja en la matriz intacta (10.3 pl/m^2) y disminuyó aún más en los micrositios quemados (3.3 pl/m^2), siendo nula en los otros dos tratamientos. Tampoco se encontraron propágulos de esta especie en el banco de semillas germinable (ver Apéndice I). El número de plántulas de dicotiledóneas nativas y especialmente el de exóticas aumentó en los micrositios disturbados (Fig. 3.3c). Los disturbios por armadillo y fuego mostraron una interacción significativa, de modo que la máxima emergencia de dicotiledóneas exóticas ocurrió en las parcelas con ambos disturbios, mientras que la máxima emergencia de dicotiledóneas nativas ocurrió con el fuego solamente (Tabla 3.2).

Tabla 3.2. ANOVA de parcelas divididas para los distintos grupos funcionales y variables registradas en el pastizal relicto y en el post-agrícola. Los datos de número de plántulas y de cobertura fueron promediados a través del tiempo para simplificar el análisis. Los grados de libertad del error para el pastizal relicto son 8 y para el pastizal post-agrícola son 6. F=Fuego; A= Armadillo.

Grupo Funcional	Relicto					Post-agrícola			
		Plántulas		Cobertura		Plántulas		Cobertura	
		F	P	F	P	F	P	F	P
Anuales	F	10.9	0.011	14.0	0.005	15.7	0.007	0.91	0.376
	A	43.7	0.0002	8.62	0.018	5.97	0.050	10.2	0.018
	A x F	52.9	0.0001	18.1	0.002	1.66	0.245	11.8	0.013
Perennes	F	6.38	0.035	28.5	0.000	0.07	0.798	2.69	0.152
	A	0.0002	0.961	23.4	0.001	0.0002	0.988	8.79	0.025
	A x F	0.1	0.756	1.64	0.230	0.88	0.389	0.57	0.479
Gramíneas nativas	F	15.9	0.004	25.13	0.001	0.10	0.758	8.49	0.026
	A	0.51	0.495	15.01	0.004	0.01	0.941	1.20	0.315
	A x F	0.47	0.510	0.13	0.720	1.42	0.278	0.03	0.860
Gramíneas exóticas	F	0.3	0.579	4.00	0.080	0.49	0.511	3.31	0.118
	A	2.56	0.149	0.0001	0.997	1.41	0.279	2.05	0.202
	A x F	0.05	0.825	0.03	0.860	3.89	0.096	8.55	0.026
Dicotiledóneas nativas	F	10.8	0.011	6.22	0.037	0.08	0.788	83.3	0.000
	A	0.18	0.685	0.83	0.389	4.06	0.090	0.03	0.867
	A x F	11.2	0.010	1.56	0.246	0.56	0.482	2.03	0.204
Dicotiledóneas exóticas	F	14.8	0.005	13.9	0.005	9.53	0.021	0.00	0.971
	A	14.8	0.005	8.53	0.019	11.6	0.014	3.56	0.108
	A x F	8.54	0.019	18.7	0.002	0.04	0.845	3.97	0.093

En total, la densidad de plántulas de dicotiledóneas exóticas fue tres veces mayor que la de nativas (Fig. 3.3c). En el pastizal post-agrícola, ambos disturbios también afectaron la composición de plántulas, aunque en menor medida que en el pastizal relicto (Tabla 3.2). La densidad de gramíneas nativas y exóticas y de dicotiledóneas nativas no fue afectada significativamente por los disturbios (Tabla 3.2, Fig. 3.3c, f). En cambio, la densidad de dicotiledóneas exóticas (Fig. 3.3f) y de especies anuales (Fig. 3.3d) aumentó por los efectos individuales de cada tipo de disturbio, pero no hubo interacción entre ambos.

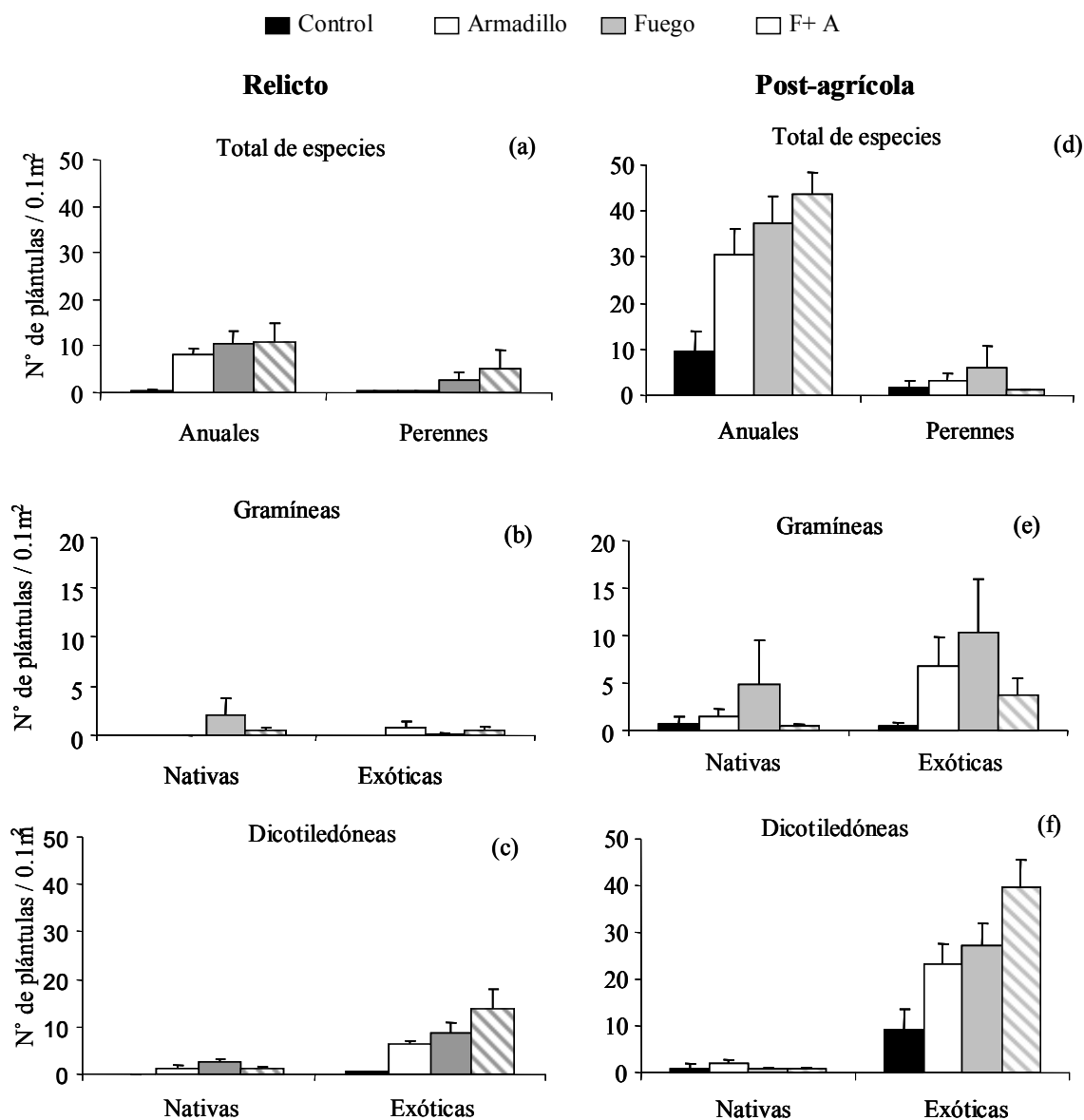


Figura 3.32 Número de plántulas emergidas de los diferentes grupos funcionales en el pastizal relicto (a, b, c) y en el post-agrícola (d, e, f). Las barras muestran la media del número de plántulas.

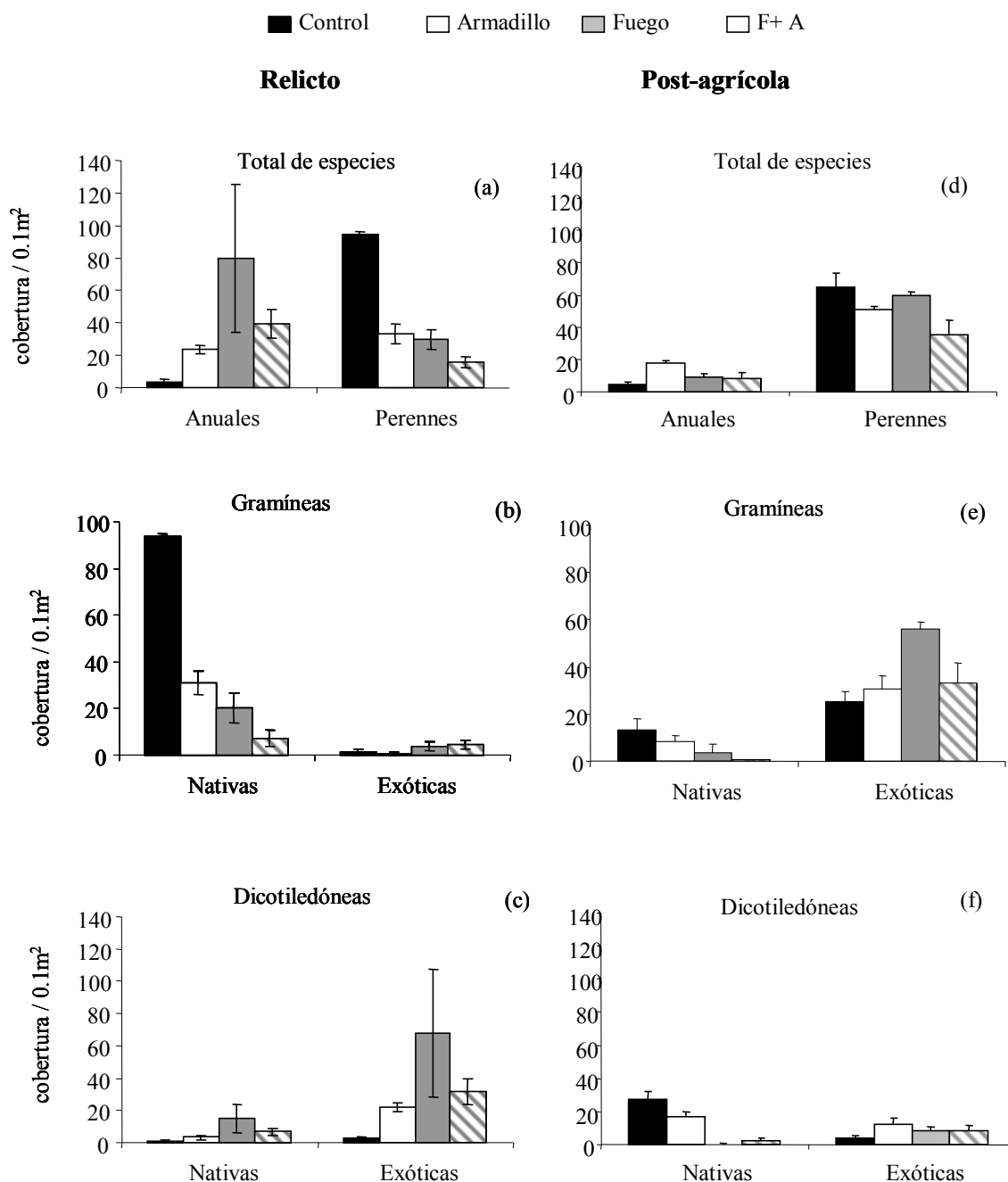


Figura 3.32 Porcentaje de cobertura de plantas en los diferentes grupos funcionales en el pastizal relicto (a, b, c) y en el post-agrícola (d, e, f). Las barras muestran la media del número de plántulas.

3.3.2 Efectos sobre la comunidad establecida (corto plazo)

En el pastizal relicto, ambos tipos de disturbio por separado aumentaron la cobertura de especies anuales (Tabla 3.2); sin embargo, cuando fueron combinados, el disturbio de armadillo pareció anular en parte el efecto del fuego (Fig. 3.4a). Las especies perennes disminuyeron su cobertura tanto por el fuego como por la aplicación de disturbios de armadillo, pero no hubo interacción entre disturbios (Tabla 3.2, Fig. 3.4a). Ambos tipos de disturbio causaron una disminución significativa de la cobertura de gramíneas nativas mientras que no afectaron la cobertura de pastos exóticos (Tabla 3.2, Fig. 3.4b). El fuego por si solo aumentó la cobertura de dicotiledóneas nativas, mientras que ambos tipos de disturbio por separado aumentaron la cobertura de las dicotiledóneas exóticas (Tabla 3.2, Fig. 3.4c). Es interesante notar nuevamente que el disturbio por armadillo pareció anular en parte el efecto positivo del fuego sobre la invasión de dicotiledóneas exóticas ($F \times A$ $p=0.002$, ver Fig. 3.4c). En el pastizal post-agrícola la cobertura de especies anuales y perennes se vio afectada por el disturbio de armadillo (Tabla 3.2, Fig. 3.4d). La cobertura de especies anuales aumentó por la aplicación de este disturbio en las parcelas no quemadas ($F \times A$ $p<0.013$). Por otro lado, el disturbio de armadillo redujo la cobertura de las especies perennes (Fig. 3.4d). El disturbio de armadillo produjo una leve disminución en la cobertura de gramíneas nativas (Tabla 3.2, Fig. 3.4e). En cambio, para el grupo de las gramíneas exóticas, se encontró una interacción significativa entre ambos disturbios, donde el disturbio de armadillo pareció anular el efecto positivo del fuego (Tabla 3.2, Fig. 3.4e). En el pastizal post-agrícola, el fuego produjo una fuerte disminución de la cobertura de dicotiledóneas nativas (Tabla 3.2, Fig. 3.4f).

Los resultados de los ANOVA con los datos de la cosecha realizada en marzo de 2000, al final de las mediciones de cobertura, revelaron importantes efectos de corto plazo sobre la estructura de ambos pastizales (Fig. 3.5).

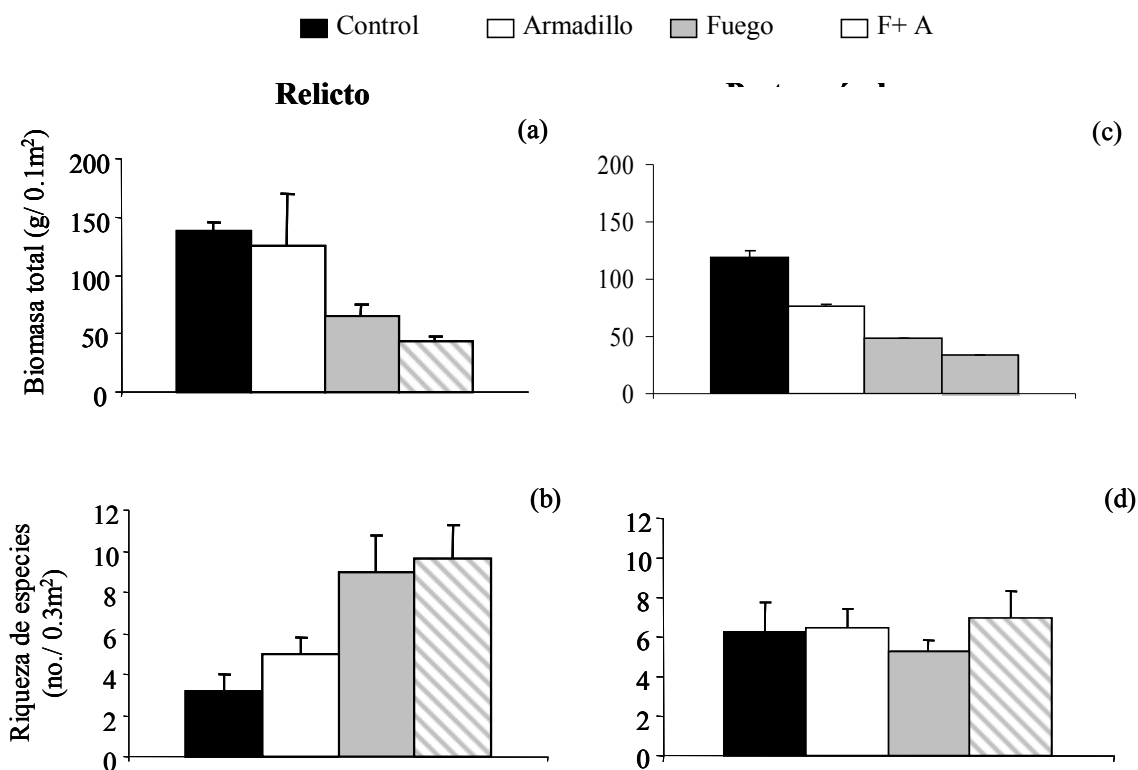


Figura 3.32 Diferencias de biomasa total (a, c) y la riqueza de especies (c, d) entre los distintos tratamientos en el pastizal relicto (a, b) y en el post-agrícola (c, d) para la cosecha de marzo de 2000. Las barras muestran la biomasa promedio (\pm error estándar)

En el pastizal relicto, la biomasa aérea total (verde + broza) disminuyó por efecto del fuego ($F_{1,8}=20.2$, $p<0.01$) (Fig. 3.5a). Esta disminución se debió a la caída de las gramíneas nativas, las cuales también disminuyeron a causa de los armadillos (Armadillo: $F_{1,8}=42.1$, $p<0.001$; Fuego: $F_{1,8}=13.01$, $p<0.01$). La biomasa total en los sitios con disturbio de armadillos, no disminuyó, si bien cayó notablemente la biomasa de las gramíneas nativas. Esto se debió a que los sitios con disturbios de armadillos fueron ocupados por una importante cantidad de broza (91.6 g/0.1m² vs. 16 g/0.1m² en los sitios quemados). Al mismo tiempo, el fuego produjo un aumento en la riqueza total de especies del pastizal relicto ($F_{1,8}=10.7$, $p<0.05$) (Fig. 3.5b). En el pastizal post-agrícola, tanto el disturbio de armadillo como el fuego redujeron significativamente la biomasa aérea total (Armadillo: $F_{1,6}=6.8$, $p<0.05$; Fuego: $F_{1,6}=29.5$, $p<0.01$) (Fig. 3.5c), pero no modificaron el número total de especies (Armadillo: $p=0.8$; Fuego: $p=0.96$) (Fig. 3.5d). La disminución de la biomasa se

debió principalmente a la reducción de las gramíneas nativas (Armadillo: $F_{1,6}=28.6$, $p<0.01$; Fuego: $F_{1,6}=30.9$, $p<0.01$).

3.3.3 Dinámica de la vegetación post-disturbio (largo plazo)

Los resultados de los ANOVAS realizados para cuatro años durante la sucesión post-fuego, reflejaron importantes cambios en la composición vegetal del pastizal relicto por efecto del fuego (Fig. 3.6). Sin embargo, esos efectos tendieron a desaparecer al cabo de tres años de sucesión. La cobertura de gramíneas nativas disminuyó por el fuego en 1999 ($F_{1,8}=90.6$, $p<0.000$) y en 2000 ($F_{1,16}=22.8$, $p<0.000$), mientras que en 2001 hubo una interacción significativa entre fuego y armadillo ($F_{1,16}=4.8$, $p<0.05$), ya que solo el fuego en forma aislada mantuvo baja la cobertura de este grupo (Fig. 3.6a). En 2002 las gramíneas nativas en las parcelas quemadas tuvieron la misma cobertura que en los testigos sin quemar (Fig. 3.6a). Si bien *Paspalum quadrifarium* determinó la dinámica de las gramíneas nativas (Fig. 3.7), en el año 2002 su cobertura en las parcelas quemadas aún no se había recuperado totalmente ($F_{1,16}=5.9$, $p<0.05$). En cambio, *Stipa filiculmis*, otra gramínea nativa importante en esta comunidad, aumentó su cobertura en las parcelas quemadas (Fig. 3.7a) (2001: $F_{1,16}=4.8$, $p<0.05$; 2002, $F_{1,16}=5.9$, $p<0.05$). Las gramíneas exóticas aumentaron su cobertura luego de la quema para el año 2000 ($F_{1,16}=4.7$, $p<0.05$) y 2001 ($F_{1,16}=4.2$, $p=0.05$), pero estas diferencias se borraron hacia el 2002 (Fig. 3.6b). En el pastizal relicto, las dicotiledóneas nativas tuvieron una respuesta positiva al fuego (Fig. 3.6c), aumentando su cobertura durante los cuatro años estudiados (1999: $F_{1,8}=19.4$, $p<0.01$; 2000: $F_{1,16}=19.7$, $p<0.001$; 2001: $F_{1,16}=5.1$, $p<0.05$; 2002: $F_{1,16}=6.2$, $p<0.05$). Ambos tipos de disturbio causaron cambios significativos, aunque transitorios, en las dicotiledóneas exóticas (Fig. 3.6d). Durante 1999 y 2000 el fuego aumentó la cobertura de este grupo (1999: $F_{1,8}=87.1$, $p<0.0001$; 2000: $F_{1,16}=19.4$, $p<0.001$), mientras que el armadillo produjo un aumento en 2000 ($F_{1,16}=6.3$, $p<0.05$) y 2001 ($F_{1,16}=7.7$, $p<0.05$). Los cardos, en particular *C. acanthoides* y *C. vulgare*, fueron las principales determinantes de este patrón (Fig. 3.7a), aumentando durante los primeros años en las parcelas quemadas (1999: $F_{1,8}=15.3$, $p<0.01$; 2000: $F_{1,16}=18.3$, $p<0.001$) y en las parcelas con disturbio de armadillo (2000: $F_{1,16}=9.3$, $p<0.01$).

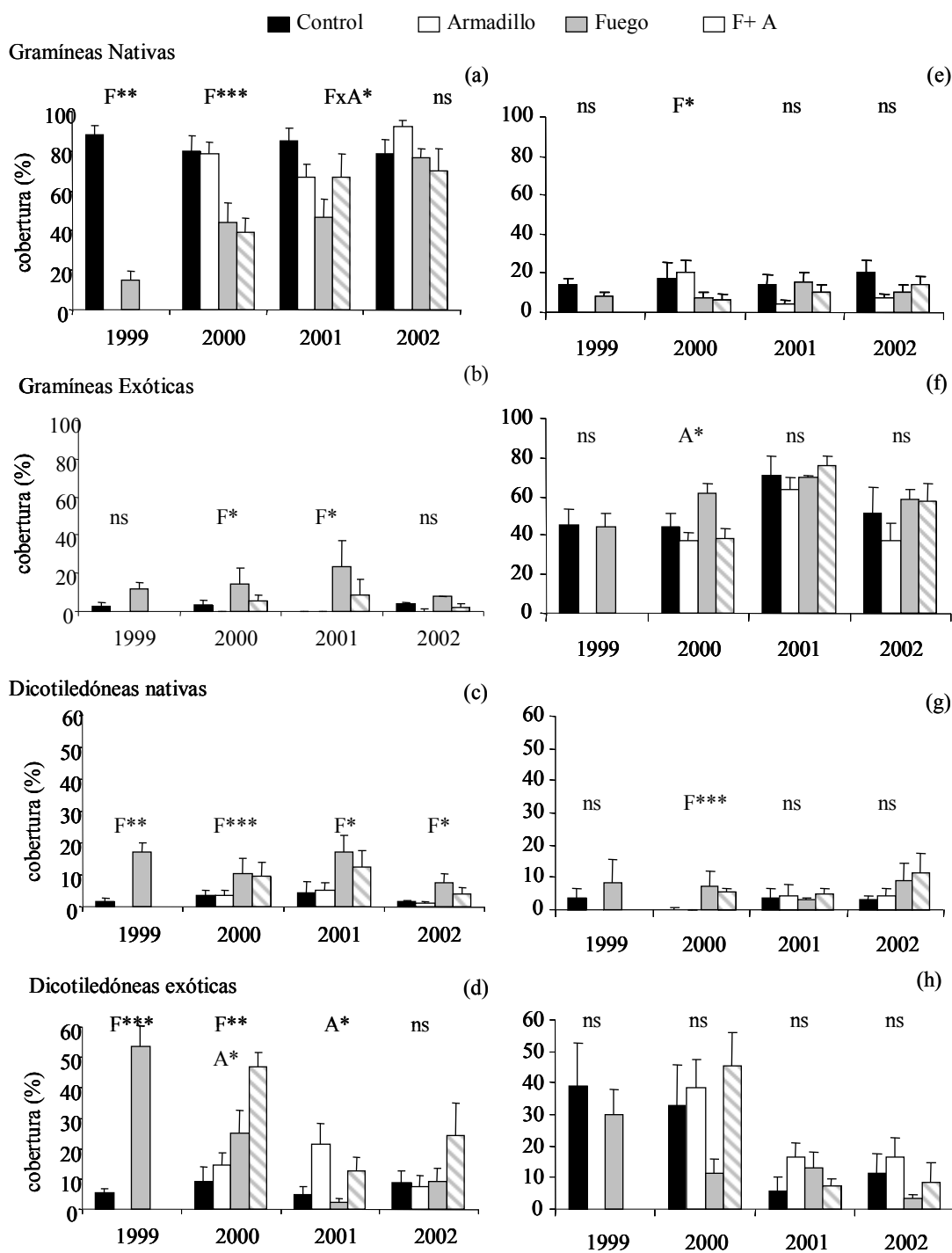


Figura 3.32 Porcentaje de la cobertura de plantas en los diferentes grupos funcionales en el pastizal relicto (a, b, c, d) y en el post-agricola (e, f, g, h). Las barras muestran la media (\pm error estándar) de la cobertura de plantas en diciembre de cada año. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

El efecto combinado de los disturbios sobre la cobertura promedio de las dicotiledóneas exóticas aún se percibía en 2002, aunque las diferencias no fueron estadísticamente significativas (Fig. 3.6d). En el pastizal post-agrícola, la composición de especies fue débilmente afectada por los disturbios en el largo plazo. Los efectos principales se observaron en el año 2000 (Fig. 3.6). En ese año las gramíneas nativas disminuyeron significativamente su cobertura en las parcelas quemadas ($F_{1,16}=5.2$, $p<0.05$), mientras que las dicotiledóneas nativas aumentaron por efecto del fuego ($F_{1,16}=19.9$, $p<0.001$). Estos efectos desaparecieron con el tiempo (Fig. 3.6e, g). Las gramíneas exóticas disminuyeron levemente en el 2000 por el disturbio de armadillo ($F_{1,16}=6.6$, $p<0.05$), pero esta diferencia también se borró con el tiempo (Fig. 3.6f). Finalmente, las dicotiledóneas exóticas mostraron una tendencia general a disminuir su cobertura en todos los tratamientos a través del tiempo (Fig. 3.6h). En este pastizal algunas de las gramíneas dominantes de la comunidad respondieron individualmente y de manera idiosincrática a los disturbios (Fig. 3.7b). *Bromus catharticus*, una gramínea nativa, disminuyó inicialmente por efecto del fuego (1999: $F_{1,6}=12.3$, $p<0.05$). *Dactylis glomerata*, una gramínea exótica perenne, aumentó significativamente su cobertura en los años 2001 ($F_{1,16}=4.2$, $p=0.05$) y 2002 ($F_{1,16}=14.7$, $p<0.001$) en las parcelas quemadas, mientras que disminuyó en las parcelas con disturbio de armadillo (2001: $F_{1,16}=7.8$, $p<0.05$; 2002: $F_{1,16}=4.6$, $p<0.05$). *Sorghum halepensis*, otra gramínea exótica, fue afectada por el fuego, inicialmente en forma positiva (1999: $F_{1,6}=19.01$, $p<0.01$) y luego en forma negativa (2001: $F_{1,16}=5.3$, $p<0.05$; 2002: $F_{1,16}=6.9$, $p<0.05$)

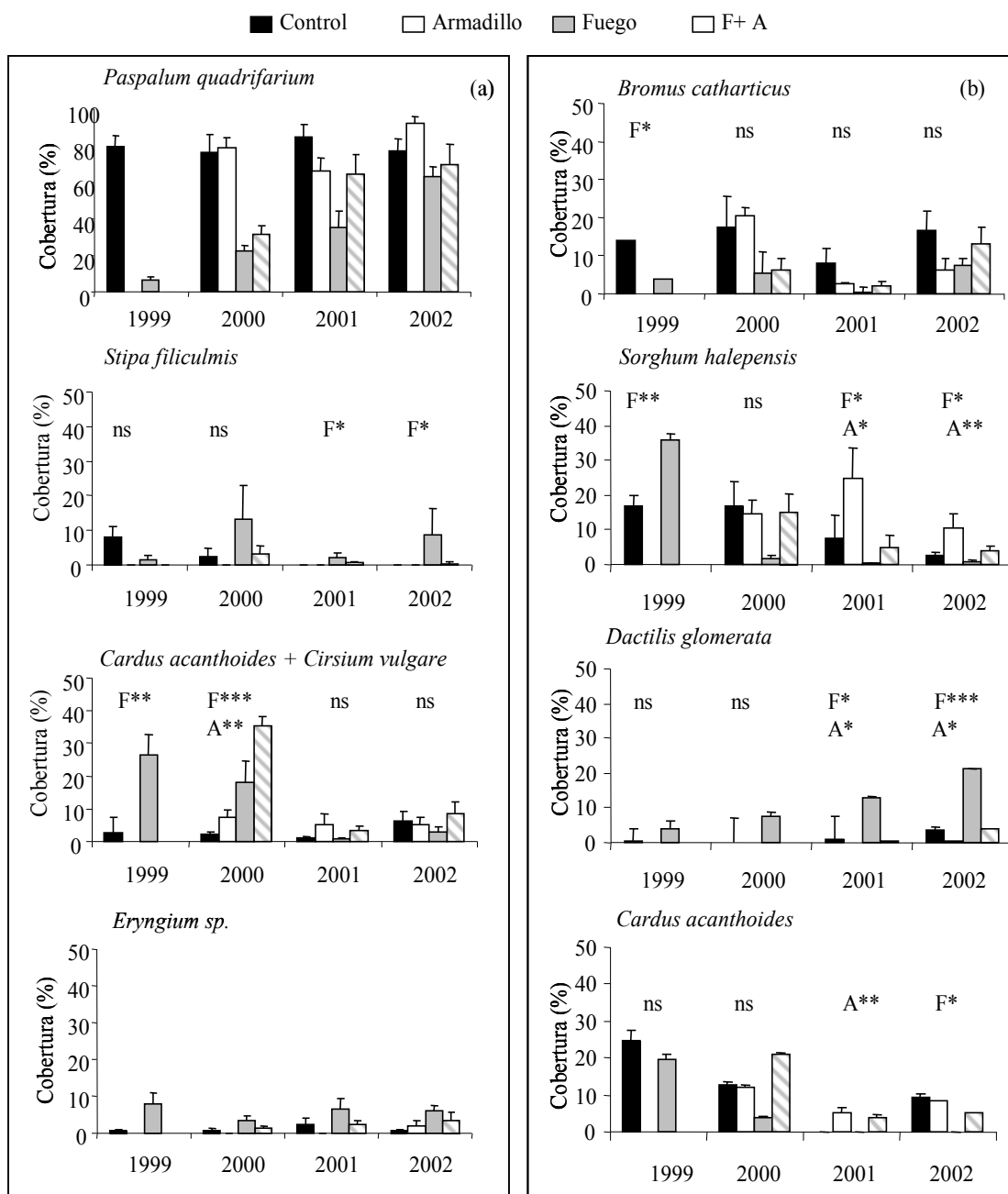


Figura 3.32 Porcentaje de la cobertura de un grupo de especies en el pastizal relicto (a) y en el pastizal post-agrícolas (b). Las barras muestran la media (\pm error estándar) de la cobertura media en diciembre de cada año. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

Sorghum halepensis también fue afectada por el disturbio de armadillo, aumentando su cobertura en las parcelas con armadillos en 2001 ($F_{1,16}=6.5$, $p<0.05$) y 2002 ($F_{1,16}=13.7$,

$p < 0.01$). *C. acanthoides*, una maleza invasora se vio afectada en forma negativa por el fuego en 2002 ($F_{1,6}=6.263$, $p < 0.05$) y en forma positiva por el armadillo en 2001 ($F_{1,6}=11.92$, $p < 0.01$).

Los ANOVA para la riqueza de especies durante la sucesión post-fuego mostraron que el fuego aumentó la diversidad de la comunidad establecida durante los cuatro años de estudio en el pastizal relicto (1999: $F_{1,6}=45.7$, $p < 0.001$; 2000: $F_{1,6}=95.7$, $p < 0.000$; 2001: $F_{1,6}=10.3$, $p < 0.01$; 2002: $F_{1,6}=9.3$, $p < 0.01$) (Fig. 3.8a). Sin embargo, es evidente que la magnitud del efecto se redujo a través del tiempo. En el pastizal post-agrícola el fuego inicialmente redujo la diversidad (1999: $F_{1,6}=6$, $p < 0.05$), pero en los dos años siguientes la aumentó significativamente (2000: $F_{1,6}=23.2$, $p < 0.001$; 2001: $F_{1,6}=7.9$, $p < 0.05$). El disturbio de armadillo también produjo un aumento de la diversidad en 2000 ($F_{1,6}=9.6$, $p < 0.01$) y 2002 ($F_{1,6}=8.4$, $p < 0.05$) (Fig. 3.8b). En este pastizal, los efectos sobre la diversidad fueron más duraderos que aquellos observados para la composición de grupos funcionales.

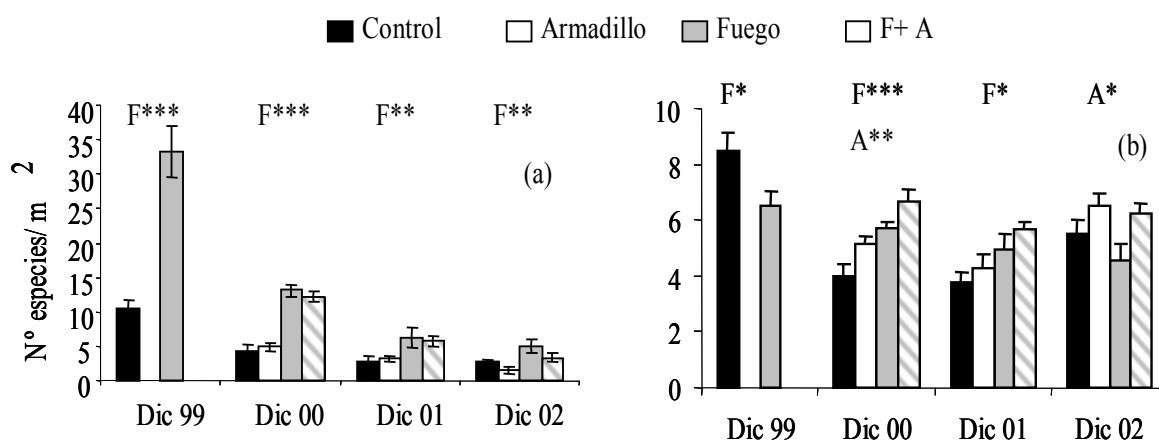


Figura 3.32 Número de especies en la comunidad establecida en el pastizal relicto (a) y en el post-agrícola (b). * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

El ordenamiento de los sitios durante cuatro años de sucesión post-fuego permitió sintetizar las tendencias temporales en cada comunidad vegetal por acción de los disturbios.

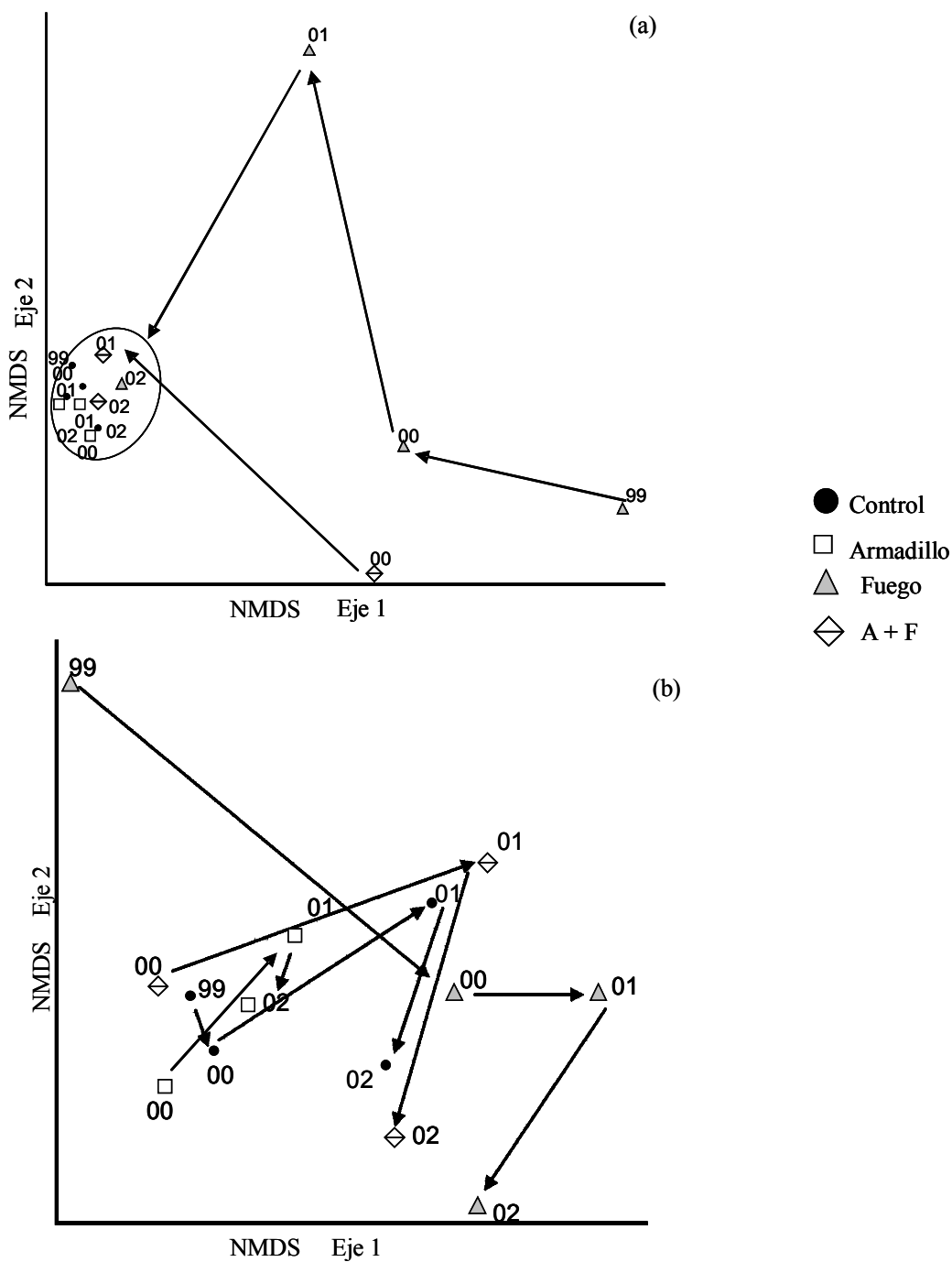


Figura 3.32 Escalamiento no-métrico multidimensional basado en los datos de cobertura de vegetación en el pastizal relicto (a) y en el post-agrícola (b). Cada punto es el centroide, obtenido a partir de la media de los scores de los diferentes tratamientos para cada año.

En el pastizal relicto, las parcelas testigo quedaron estrechamente agrupadas entre sí, (Fig. 3.9a), lo que también se reflejó en un índice de disimilitud florística muy bajo y constante a través del tiempo (Fig. 3.10a). La composición del pastizal relicto quemado se diferencio a la del pastizal intacto durante los primeros dos años post-fuego (1999, 2000 y 2001), aunque esas diferencias tendieron a reducirse, con el tiempo de sucesión (2002). Este patrón se comprobó por el ANOVA de los índices de disimilitud (quemado vs. no quemado y control vs. control), encontrándose diferencias durante los primeros años sucesión (1999, 2000 y 2001) que desaparecieron en 2002 (interacción índice x tiempo: $F_{3,90}=36.9$, $p<0.0001$; Fig. 3.10a). En cambio la simulación de disturbios de armadillo no produjo cambios sustanciales en la composición del pastizal relicto, respecto de la del testigo intacto. Las distancias florísticas entre los controles y las parcelas disturbadas por armadillos fue baja en general, no superando el 30% de disimilitud florística (Fig. 3.10a). Solo hubo una interacción entre los índices (armadillo vs. control y control vs. control) y el tiempo ($F_{3,90}=5.1$, $p<0.01$), debida a diferencias significativas, aunque transitoria, en el año 2001.

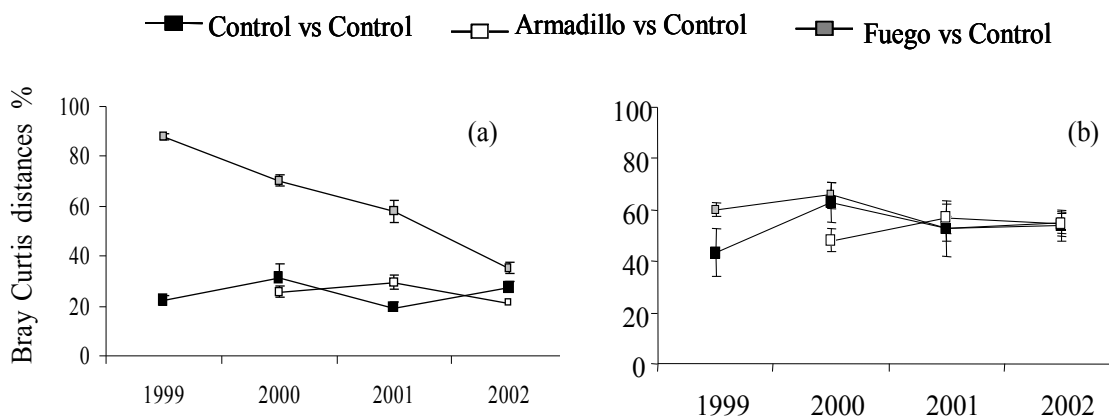


Figura 3.32 Disimilitud de la composición florística (Índice de Bray Curtis) de los sitios controles vs los sitios quemados, los sitios con armadillos y los mismos controles en el pastizal relicto (a) y en el post-agrícola (b). Las barras muestran el índice de Bray Curtis promedio (\pm error estándar) entre todos los pares de parcelas de los tratamientos comparados.

A diferencia de la comunidad relicto, el ordenamiento del pastizal post-agrícola mostró pocas diferencias entre las parcelas testigo sin disturbar y las parcelas disturbadas (Fig. 3.9b). El ordenamiento dispuso a las parcelas sobre los ejes 1 y 2 de acuerdo con el

año del muestreo. Los índices Bray Curtis mostraron una disimilitud intermedia de 60% entre las parcelas quemadas y no quemadas, la que se asemejó a la disimilitud promedio entre las parcelas testigo a lo largo de toda la sucesión post-fuego (Fig. 3.10b). No se encontraron diferencias significativas entre ambos índices ($F_{1,33}=0.4$, $p=0.53$), ni a través del tiempo ($F_{3,66}=1.3$, $p=0.28$). Un patrón similar se observa para los sitios con disturbios de armadillos ya que no hubo diferencias significativas entre los índices de Bray Curtis para las parcelas control vs control y control vs armadillo ($F_{1,33}=0.47$, $p=0.49$).

3.3.4 Cambios en la estructura de la vegetación debidos al fuego (largo plazo)

Los datos de la cosecha final (marzo 2002) en el pastizal relicto reflejaron importantes cambios en la estructura de la vegetación debidos al fuego, mientras que no fue así en el pastizal post-agrícola (Fig. 3.11). En el pastizal relicto, el fuego redujo la biomasa total ($F_{1,8}=6.5$, $p<0.05$) y aumentó la riqueza florística ($F_{1,8}=13.5$, $p<0.01$) al cabo de tres años de experimento (Fig. 3.11a, b).

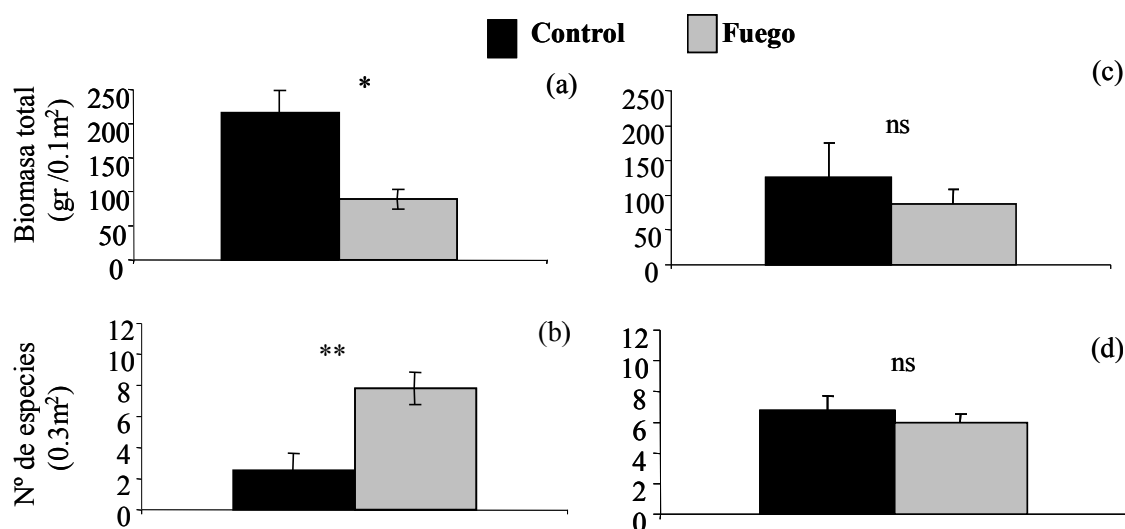


Figura 3.32 Diferencias de biomasa total (a, c) y la riqueza de especies (c, d) entre los distintos tratamientos en el pastizal relicto (a, b) y en el post-agrícola (c, d) para la cosecha de marzo de 2002. Las barras muestran la biomasa media (\pm error estándar). * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

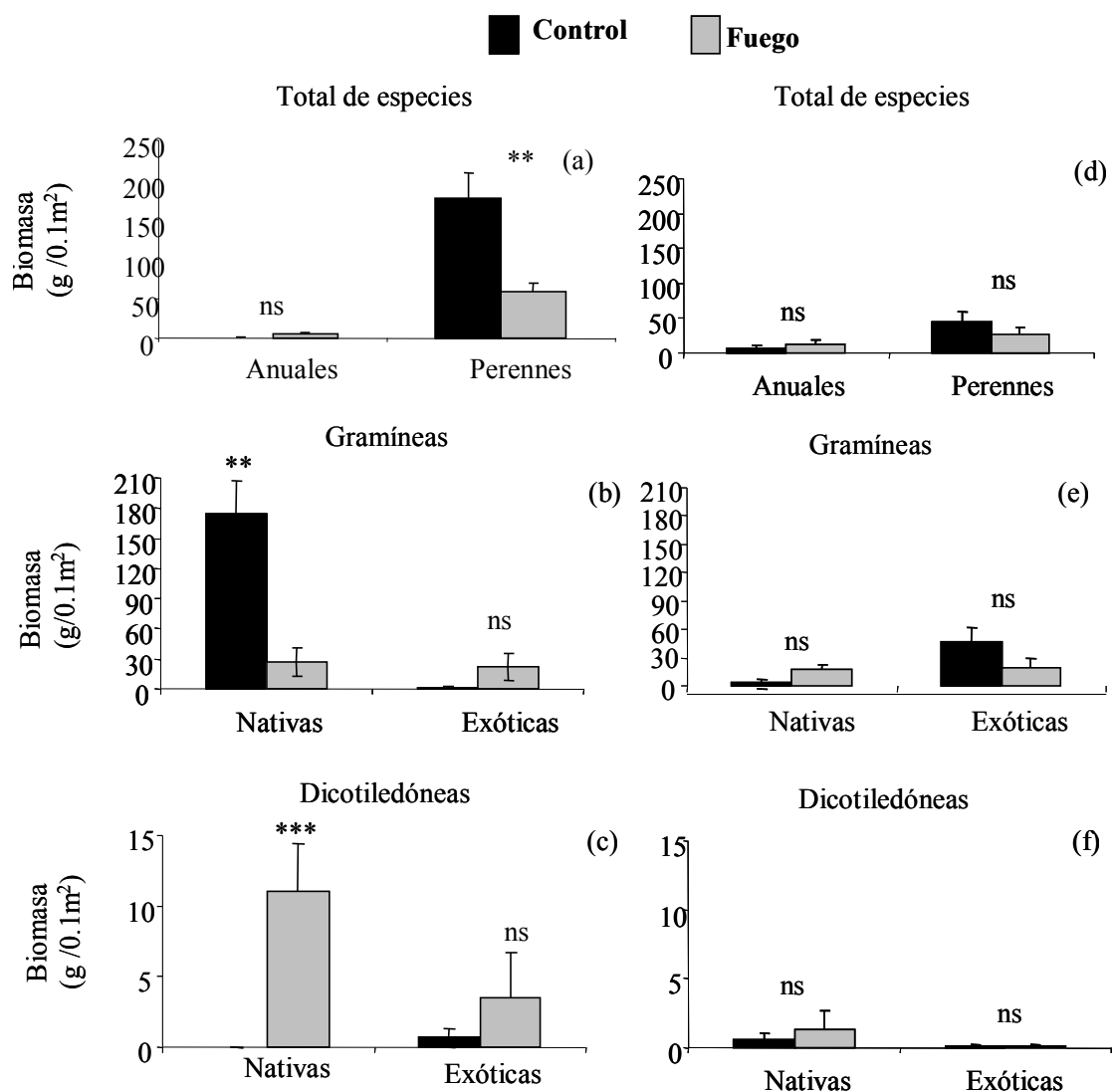


Figura 3.32 Diferencias de biomasa de los diferentes grupos funcionales entre el tratamiento control y el fuego en el pastizal relicto (a, b, c) y en el post-agrícola (d, e, f) para la cosecha de marzo de 2002. Las barras muestran la biomasa media (\pm error estándar). * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

En cambio, en el pastizal post-agrícola no se encontraron diferencias ni en la biomasa total ($F_{1,5}=0.4$, $p=0.57$), ni en la riqueza de especies ($F_{1,5}=0.8$, $p=0.42$) al momento de la cosecha final (Fig. 3.11c, d). En el pastizal relicto, el fuego causó la reducción a largo plazo de la biomasa de especies perennes ($F_{1,8}=20.4$, $p<0.01$), pero no afectó la biomasa final de las anuales ($F_{1,8}=1.8$, $p=0.22$) (Fig. 3.12a). La biomasa de gramíneas nativas fue

significativamente menor en las parcelas quemadas ($F_{1,8}=17.6$, $p<0.01$), mientras que al cabo de tres años de sucesión post-fuego, la biomasa de dicotiledóneas nativas resultó significativamente mayor en el pastizal quemado ($F_{1,8}=56.6$, $p<0.0001$). Por otro lado, no se observaron efectos significativos de largo plazo en la biomasa final de plantas exóticas (gramíneas: $F_{1,8}=2.6$, $p=0.14$, dicotiledóneas: $F_{1,8}=0.28$, $p=0.6$) (Fig. 3.12b, c). En 2002, la biomasa de la gramínea dominante en el pastizal relicto, *Paspalum quadrifarium*, mostró una disminución de casi tres veces por efecto del fuego aplicado en 1999 ($F_{1,8}=14.4$, $p<0.01$). En el pastizal post-agrícola, no se observaron diferencias significativas para ninguno de los grupos funcionales estudiados (gramíneas nativas: $F_{1,5}=5.35$, $p=0.06$; gramíneas exóticas: $F_{1,5}=1.8$, $p=0.24$; dicotiledóneas nativas: $F_{1,5}=0.16$, $p=0.7$; dicotiledóneas exóticas: $F_{1,5}=0.03$, $p=0.87$; anuales: $F_{1,5}=0.9$, $p=0.38$; perennes: $F_{1,5}=0.84$, $p=0.4$) (Fig. 3.12 d, e, f). Estos resultados confirman los valores de cobertura de la vegetación estimados en diciembre 2002 (ver Fig. 3.6).

3.4 Discusión

3.4.1. Efectos de corto plazo

Los resultados a corto plazo del experimento indican que tanto los disturbios de gran escala como los de pequeña escala, aumentaron individualmente el reclutamiento de plántulas en ambos pastizales, aunque la magnitud de este efecto fue mayor por la acción del fuego. El pastizal relicto, al poseer un canopeo cerrado con gran acumulación de broza ofreció gran resistencia a la colonización de nuevas especies en los sitios no disturbados (Lunt 1990; Levine *et al.* 2004) pero fue susceptible a la colonización a causa de los disturbios. Estos resultados son consistentes con otros estudios que muestran que los disturbios favorecen el reclutamiento de plántulas en los pastizales templados (Platt 1975; Goldberg 1988; Rusch 1988; Hobbs & Money 1991; Roser 1993). Sin embargo, también permiten visualizar que las consecuencias asociadas al reclutamiento de nuevas plántulas depende del “contexto” creado por la comunidad considerada.

Se produjeron cambios importantes en la composición de la comunidad de plántulas en el pastizal relicto. En este pastizal, la respuesta de la emergencia fue diferente de acuerdo

al tamaño del disturbio, ya que el fuego afectó a un mayor número de grupos funcionales (Fig. 3.3). Otros estudios (Bullock *et al.* 1995) han mostrado que el área afectada por el disturbio se encuentra en estrecha relación con la identidad de las especies colonizadoras. En el pastizal post-agrícola, tanto el fuego como el disturbio simulado de armadillos afectaron un reducido número de grupos funcionales de plántulas (Tabla 3.2). Para ambos pastizales, la emergencia de dicotiledóneas anuales exóticas presentó la mayor respuesta positiva a los disturbios. Si se considera la composición de la vegetación establecida en el corto plazo, se observa que el pastizal relicto sufrió cambios en la mayoría de los grupos funcionales a causa de ambos tipos de disturbio (Tabla 3.2). El aumento de las dicotiledóneas en el reclutamiento de plántulas se tradujo en un aumento en su cobertura establecida. Por lo contrario, tanto el fuego como los armadillos afectaron de manera negativa a las gramíneas nativas perennes a pesar del aumento observado en el número de plántulas. Esto reflejaría la alta mortalidad de plántulas de este grupo posiblemente asociada a la competencia generada por especies colonizadoras anuales con mayor tasa de crecimiento y capacidad de ocupar el espacio en el corto plazo. En el pastizal post-agrícola, a pesar de que la comunidad de plántulas no presentó importantes cambios, sí lo hizo la comunidad de la vegetación establecida (Tabla 3.2). Se observó un aumento de las anuales como había ocurrido con la emergencia de este grupo. Las perennes, las gramíneas y dicotiledóneas nativas presentaron una disminución de su cobertura, lo que sugiere un aumento en la mortalidad de estos grupos por efecto directo de la remoción de biomasa por los disturbios. A pesar del aumento en el reclutamiento de las dicotiledóneas exóticas observado, estas no promovieron un cambio significativo en la comunidad establecida. Esto pudo deberse a una alta mortalidad de las plántulas debido a la competencia intra- o interespecifica. Por otro lado, en los sitios sin disturbar, la emergencia de este grupo fue considerable, lo que podría significar que finalmente, no hubiera diferencias significativas en la vegetación establecida en este grupo.

Se encontraron algunas interacciones significativas entre ambos tipos de disturbios durante la etapa de colonización (Tabla 3.1 y 3.2). En el pastizal relicto se observó para algunos grupos funcionales que los disturbios de armadillo contrarrestaron parte del efecto positivo del fuego (ya sea sobre la cobertura o emergencia). Esto podría darse en parte a que la liberación inicial de recursos dada por el fuego, que favorecería a algunas especies

oportunistas, se vio interrumpida o retrasada por los disturbios de armadillos. Si bien éstos disturbios produjeron una disminución de la biomasa verde, también aumentaron la biomasa muerta en pie (ver Tabla 3.8, Capítulo II), lo que podría interferir en la cantidad de luz interceptada por la vegetación. Por otro lado, es posible que el disturbio de remover el suelo haya provocado el enterramiento de semillas o plántulas recién emergidas por la acción del fuego. En cambio, en los micrositios solo disturbados por armadillo se observaron efectos positivos, pero que solo se visualizaron al cabo de unos meses y en un elenco de especies particular, especialmente dicotiledóneas anuales.

Es interesante notar que, por otro lado, la combinación de disturbios solo tuvo un efecto sinérgico sobre la riqueza de especies en el pastizal relicto. Este resultado apoya la hipótesis de que la diversidad de especies se ve maximizada por la ocurrencia conjunta de disturbios de diferente intensidad y extensión (Denslow 1985; Collins & Barber 1985; Chaneton & Facelli 1991). En el pastizal post-agrícola, la interacción positiva entre ambos disturbios a corto plazo se dio particularmente para las plantas anuales, donde el fuego contrarrestó en parte la respuesta positiva del armadillo; y para las gramíneas exóticas, donde el armadillo contrarrestó el efecto positivo del fuego. En conjunto, estos resultados muestran que el efecto combinado de ambos tipos de disturbio juega un papel importante en la colonización e instalación de nuevas especies. No obstante, la hipótesis propuesta inicialmente, que el efecto de la combinación de disturbios sobre la invasibilidad del sistema sería mayor que el efecto de cada uno en forma aislada, no fue apoyada por los resultados, con excepción de los cambios observados en la riqueza de especies del pastizal relicto.

3.4.2. Efectos de largo plazo

Los resultados del seguimiento de la vegetación a largo plazo revelaron que solo el fuego tuvo un impacto persistente en la comunidad del pastizal relicto. Si bien los disturbios de armadillo produjeron cambios iniciales, los sitios fueron rápidamente reocupados por *P. quadrifarium*. Este tipo de disturbio aumentó las dicotiledóneas exóticas durante los primeros años de sucesión, pero finalmente este efecto se perdió. Esto podría deberse a la gran cantidad de broza que rápidamente recolonizó estos sitios (Ver tabla 2.8, capítulo II), la cual suele reducir el establecimiento de individuos ya que puede ejercer una barrera mecánica en

los sistemas húmedo y sub-húmedos (Grime 1979; Facelli & Pickett 1991). El fuego aumentó la riqueza total de especies durante todos los años, mientras que el armadillo no. A pesar de que los cambios en composición fueron disminuyendo, la estructura de la comunidad en los sitios quemados no retornó a su estado inicial a lo largo del tiempo de estudio ya que la gramínea nativa dominante, *P. quadrifarium*, al final del estudio no recuperó su biomasa en los sitios quemados. Sin embargo, la composición de la comunidad quemada final no difirió significativamente de los sitios controles (Fig. 3.10). Los sitios liberados por *P. quadrifarium* fueron ocupados transitoriamente por gramíneas y dicotiledóneas exóticas y, en forma permanente, por dicotiledóneas nativas (Fig. 3.6 y 3.12). El pastizal relicto posee un banco de semillas rico en dicotiledóneas nativas (ver Apéndice), lo cual produjo un aumento en el reclutamiento de este grupo. Las plántulas de estas especies nativas no solo se instalaron exitosamente, sino que generaron poblaciones persistentes en la comunidad luego de cuatro años de sucesión post-fuego. La apertura del canopy vegetal dado por el fuego habría permitido la colonización de ciertas especies subordinadas, como *Conyza bonariensis* y *Eryngium elegans*, desde el banco local de semillas, proceso seguramente suprimido por la gran acumulación de biomasa de *P. quadrifarium* en ausencia de perturbaciones como ocurre en otros pastizales dominados por esta especie (Juan *et al.* 2000; Laterra *et al.* 2003).

En general, los efectos de los disturbios a largo plazo no presentaron interacciones significativas. Como era de esperar, el efecto de un evento único y de gran escala como un incendio del pastizal tuvo un impacto mayor sobre la estructura de la comunidad vegetal que un régimen de disturbios frecuentes y de pequeña escala como el asociado a la actividad de los armadillos (Sousa 1984; Petraitis & Latham 1999). El diferente modo de acción e intensidad de estos dos disturbios, condujo a cambios diferentes en la organización y estructura de la comunidad como se vio en otros estudios (Kolasa 1989; Chaneton & Facelli 1991; Baldwin & Mendelssohn 1998; Huston 1994). Es importante notar que este trabajo solo contempló el efecto de un solo evento de fuego. En algunos pastizales, los fuegos frecuentes tienden a reducir la diversidad aumentando la dominancia de pastos C4 (Knapp & Seastedt 1998), mientras que la disminución en la frecuencia de los mismos aumenta la diversidad pero favorece la invasión de exóticas (Leach & Givnish 1996). En el pastizal

relicto aquí estudiado, se observó que si bien un solo evento de fuego disminuyó la dominancia de la gramínea C4 dominante, por otro lado aumentó el establecimiento de algunos pastos nativos subordinados. Esta respuesta se ha observado en otros ecosistemas que evolucionaron con fuego como un disturbio natural recurrente (McIntyre *et al.* 1995, Morgan 1998a). Otros trabajos realizados en pastizales de la Pampa Deprimida dominados por *P. quadrifarium*, encontraron que un solo evento de fuego invernal disminuyó la dominancia de ésta especie y aumentó la de exóticas (cardos) luego de la primera estación de crecimiento post-fuego (Latterra *et al.* 2003). Este resultado se asemeja al hallado en este capítulo durante el primer año de sucesión post-fuego. Los resultados aquí hallados se asemejan a estos estudios, en cuanto a la ausencia de un banco de semillas de *P. quadrifarium*, aunque los estudios realizados en la Pampa Deprimida reflejan que el reclutamiento de esta especie depende básicamente de la disponibilidad de micrositios generados por el fuego, aunque su expansión es baja debido probablemente a la alta tasa de mortalidad de las matas generadas a partir de plántulas (Latterra *et al.* 1994, 2003). Por lo contrario, en el presente estudio, el reclutamiento de esta gramínea fue muy bajo en todos los sitios en general.

La composición de la vegetación en el pastizal post-agrícola, luego de cuatro de años de sucesión, no manifestó cambios importantes debido a los disturbios. Algunos grupos sufrieron modificaciones en los primeros años de sucesión pero luego estas diferencias se borraron (Fig. 3.6). Ambos disturbios aumentaron la riqueza de especies hacia el segundo año de sucesión post-disturbio, pero este aumento solo se mantuvo en los disturbios de armadillos hacia el final del estudio (Fig. 3.8). A pesar de no encontrarse importantes cambios en la composición, hubo una reorganización en cuanto a la abundancia relativa de las especies (Fig. 3.7). Por ejemplo, algunas gramíneas respondieron positivamente al fuego y negativamente a los armadillos (e.g. *D. glomerata*, una gramínea exótica perenne de estación fría), mientras que otras los hicieron de manera inversa (e.g. *S. halepense*, una gramínea exótica perenne de estación cálida). La presencia de ambos tipos de disturbios no favoreció la reinvasión por dicotiledóneas nativas en estos pastizales sucesionales dominados por exóticas (Facelli 1987), si bien se observó un aumento de este grupo durante en primer año de sucesión post-fuego. Las observaciones del banco de semillas realizadas en

este trabajo (ver Apéndice) reflejan que el mismo contiene un considerable número de propágulos de dicotiledóneas, tanto nativas (477 semillas germinables/ m²) como exóticas (504 semillas germinables/ m²). Sin embargo estos grupos no prosperaron en los sitios disturbados, los cuales fueron ocupados principalmente por gramíneas exóticas. Esto sugiere que, en parte, el filtro para la recuperación de las dicotiledóneas nativas, está dado en la etapa de establecimiento y expansión poblacional. Estos estudios son consistentes con la información disponible de la sucesión en estos pastizales, en la cual se observa una transición de las dicotiledóneas nativas hacia las gramíneas (Omacini *et al.* 1995). Por otro lado, los resultados de esta tesis muestran una baja abundancia de gramíneas nativas así como un bajo número de semillas germinables y plántulas de este grupo. Los estudios realizados en estos pastizales sugieren que la persistencia de las gramíneas nativas está limitada por la escasez de semillas en el banco del suelo, el aislamiento de las fuentes de propágulos remanentes y su baja capacidad de dispersión (D'Angela *et al.* 1988; Omacini *et al.* 1995), así como por la competencia generada dada por las gramíneas exóticas (Tognetti *et al.* 2003).

Las dos comunidades estudiadas se diferenciaron en su respuesta a los disturbios. En el pastizal relicto se corroboró la primera hipótesis planteada en este capítulo, ya que los disturbios de escala espacial relativamente grande promovieron cambios más dramáticos y persistentes que los pequeños. Esto no ocurrió en el pastizal post-agrícola donde ambos disturbios solo generaron cambios transitorios. El pastizal relicto sufrió importantes modificaciones en cuanto a la riqueza y estructura de la vegetación a causa del fuego (Fig. 3.5, 3.8 y 3.11). La disminución en la biomasa de las gramíneas nativas habría implicado una importante liberación de recursos, los que habrían sido aprovechados principalmente por las dicotiledóneas nativas y, en menor medida, por algunos pastos subdominantes. Este trabajo, pone de manifiesto el papel fundamental de los disturbios naturales en el mantenimiento de las especies nativas en el sistema, demostrando que la liberación de recursos dada por los disturbios no siempre es aprovechada por especies exóticas (Hobbs & Huenneke 1992). Muchos trabajos enfatizan la importancia de la disponibilidad de propágulos en la invasión (Williamson 1996; Lonsdale 1999). Los resultados del pastizal relicto reflejan que, dada una alta presión de propágulos de dicotiledóneas nativas, éstas

pueden aprovechar los espacios liberados por los disturbios. En este pastizal el banco de semillas de dicotiledóneas exóticas es la mitad del tamaño de las nativas, y esto seguramente está relacionado con el éxito de este grupo y no de las exóticas (ver Apéndice). En el pastizal post-agrícola, los disturbios no generaron cambios permanentes en cuanto a la estructura y composición de la comunidad. La reducción de biomasa debida a la acción de ambos tipos de disturbio fue solo transitoria (Fig. 3.5 y 3.11), lo que generó una “ventana” limitada para la recolonización de dicotiledóneas exóticas y el establecimiento de dicotiledóneas nativas en los sitios quemados. Sin embargo, la rápida recuperación de las gramíneas dominantes, la mayoría exóticas que estaban presentes en el sistema antes de iniciar el experimento, seguramente promovió el desplazamiento competitivo de dicotiledóneas oportunistas (Omacini et al. 1995; Tognetti et al. 2003). A diferencia de los numerosos estudios que han demostrado el papel fundamental de los disturbios en la invasión de especies exóticas (Crawley 1987; Lodge 1993; Burke & Gimé 1996; Hobbs & Atkins 1998), los resultados aquí presentados realzan la importancia de los mismos en el mantenimiento del “pool” local de las especies nativas. Como se vio en otras comunidades (Kotanen 2004), este trabajo muestra que a pesar de existir una colonización inicial por especies exóticas, su persistencia puede fallar en el largo plazo.

Estos resultados se pueden explicar, en parte, por la teoría de los recursos fluctuantes (Davis *et al.* 2000), la cuál propone que la susceptibilidad de una comunidad a ser invadida será mayor a medida que aumente el intervalo entre el momento de aporte de recursos al sistema (disminución de biomasa a causa de los disturbios) y la eventual captura de los mismos por la vegetación residente. La recuperación lenta de la estructura del pastizal relicto luego de la quema conduce a que este período de relajamiento de la competencia sea más amplio y así permite el establecimiento de especies subordinadas, en su mayoría nativas. Por lo contrario, la recuperación de la vegetación en el pastizal post-agrícola fue mucho más rápida, no permitiendo el establecimiento a largo plazo de las especies que colonizaron los disturbios. Estos resultados confirman la tercera hipótesis de este capítulo que planteó que la recuperación del pastizal relicto sería más lenta que la del pastizal post-agrícola y que, por lo tanto, experimentaría cambios más drásticos y persistentes en su estructura y composición florística.

En ambos pastizales, el fuego no fue un herramienta efectiva en reducir la abundancia de exóticas, al igual que plantean Parsons & Stohlgren (1989) y Howe (1995), pero tampoco promueve la invasión de estas, como se observó en la mayoría de los estudios (D'Antonio *et al.* 1999). En los ecosistemas que han evolucionado con fuego como un disturbio natural recurrente, muchas especies nativas responden positivamente a él (Collins 1987; McIntyre *et al.* 1995; Collins *et al.* 1998; Morgan 1998a). Este parecería ser el caso del pastizal relictó, mientras que en el pastizal sucesional, el fuego solo genera cambios transitorios, sin modificar la estructura y composición de la comunidad. En este sentido, la cuarta hipótesis planteada en este capítulo fue corroborada, ya que el pastizal relictó sufrió transformaciones florísticas marcadas, aunque la principal componente de estos cambios fueron algunas especies nativas típicas de ambientes disturbados, como sitios pastoreados, bordes de caminos y parcelas cultivadas, en lugar de malezas exóticas características de la matriz agrícola circundante.

Capitulo IV

Relaciones espaciales entre la vegetaci n y los disturbios de armadillos en una sucesi n post-agr cola

4.1 Introducci n

La sucesi n secundaria resulta de una variedad de procesos, incluyendo la inmigraci n, el establecimiento y el crecimiento de poblaciones vegetales y animales, la competencia y los cambios ambientales causados por los mismos organismos o por fuerzas externas a la comunidad (Huston 1994). Los modelos te ricos de mayor generalidad (Grime 1979; Tilman 1988; Pacala & Rees 1998) otorgan un papel principal a los rasgos morfol gicos y fisiol gicos de las plantas que determinan su capacidad de colonizaci n y habilidad competitiva. Sin embargo, los mecanismos que regulan el cambio sucesional en una comunidad y determinan su heterogeneidad espacial y temporal no han sido a n totalmente dilucidados. En particular, a n se conoce relativamente poco sobre el papel que juegan los animales en la sucesi n vegetal (Bartha 2001).

Algunas especies est n adaptadas a regimenes de disturbios regulares y pueden incluso requerir de los disturbios para su persistencia (Denslow 1980; Pickett 1980; Watt 1981; Sousa 1984; Lesica & Cooper 1999). Los disturbios creados por mam feros peque os son uno de los factores m s importantes que influyen sobre la estructura y din mica de las comunidades herb ceas (Platt 1975; Hobbs & Mooney 1991; Kotanen 1997; Bartha 2001). Estos disturbios crean espacios abiertos en el canopy y pueden alterar el ambiente f sico y qu mico, modificando la probabilidad de germinaci n y establecimiento, as  como otros procesos demogr ficos de la comunidad (Grime 1979; Facelli & Pickett 1991). En particular, pueden afectar la estructura de la comunidad removiendo a los competidores dominantes y promoviendo el aumento de las especies subordinadas y de especies oportunistas (Bartha 2001). Muchos estudios en pastizales de Norteam rica han demostrado que estos disturbios aumentan la diversidad al disminuir la dominancia de especies perennes (Hobbs & Mooney 1991; 1994; Bartha 2001; ver Cap tulo II). Por esta raz n, los disturbios

de peque a escala pueden ayudar a la persistencia de especies pioneras y as  reducir las tasas de sucesi n.

La creaci n de parches por los disturbios puede afectar el patr n de riqueza de especies y la estructura espacial de la comunidad, aumentando la heterogeneidad del ambiente y permitiendo la coexistencia de especies con diferente habilidad competitiva y de colonizaci n (Horn & MacArthur 1972; Denslow 1985; Huston 1994; Pickett *et al.* 1999). Los disturbios por animales crean heterogeneidad espacial dentro de la comunidad, porque promueven la coexistencia de parches de vegetaci n en diferentes estados de sucesi n (Huntley & Inouye 1988; Whicker & Detling 1988; Hansell 1993). El estatus sucesional de los parches, y el de sus vecinos, puede determinar su susceptibilidad a los disturbios (Pickett *et al.* 1999). Por ejemplo, la proximidad de los parches a las fuentes de potenciales colonizadores influyen el modo y la tasa de colonizaci n luego de un disturbio (Sousa 1984).

Los mam feros peque os que habitan los ambientes sucesionales pueden ser afectados tanto por las caracter sticas del canopy, como por cambios sucesionales en la composici n vegetal (Foster & Gaines 1991). Esto lleva a que la presencia de animales influya sobre la colonizaci n y el reemplazo de especies. Bartha (2001) encontr , por ejemplo, que peque os mam feros cavadores (*gophers*) prefer an parches con gram neas en estadios tempranos de sucesi n y que la abundancia de este tipo de disturbios disminu a en los estadios tard os de la sucesi n. Numerosos experimentos a campo con dise os manipulativos (e.g. Armesto & Pickett 1985; Lavorel *et al.* 1994; Foster & Gross 1997, 1998; Suding & Goldberg 1999) han revelado el efecto de los disturbios de animales cavadores usando una  nica escala arbitraria (e.g. Tilman 1983; Intuye *et al.* 1987a). Muy pocos estudios han informado sobre la contribuci n de estos disturbios bajo condiciones naturales, considerando diferentes escalas de an lisis (Bartha 2001).

Por otro lado, los patrones de la comunidad vegetal suelen ser el resultado de diversas causas, incluyendo la respuesta de las plantas al ambiente, la competencia y los disturbios (Hobbs & Mooney 1991). Algunas veces la causa del patr n resultante es obvia y puede ser el resultado de un solo factor determinante, como por ejemplo un gradiente de humedad o el r gimen de disturbios. Sin embargo, otras veces, diferentes factores pueden interactuar entre s , de modo que no existe una relaci n simple entre el patr n y un factor

determinado. En este capítulo se estudiará el papel del régimen natural de los disturbios de armadillos como factor estructurador de la vegetación, utilizando una metodología potente para encontrar relaciones espaciales entre los disturbios y la composición florística del pastizal sucesional, en el contexto de otros factores ambientales de mayor escala que pueden incidir sobre la dinámica de la sucesión.

La información “in situ” de la magnitud y contribución relativa de los disturbios a la estructuración de la comunidad vegetal en diferentes estadios de sucesión es esencial para el manejo de sistemas naturales (Xiong & Nilsson 1999). Los armadillos y en especial el “peludo” (*ChaetophRACTUS villosus*) son mamíferos cavadores nativos de la región pampeana, considerados una Plaga Nacional por causar pérdidas importantes de rendimiento agrícola, así como fuente de disturbio en pastizales naturales e implantados utilizados para pastoreo (Massoia 1970). Sin embargo, aún se desconoce su influencia sobre la dinámica de parches durante la sucesión post-agrícola. La comprensión de la dinámica de la vegetación a través del tiempo y su relación con la ocurrencia de disturbios bióticos naturales, permitirá comprender mejor las estrategias de invasión de especies exóticas en agroecosistemas, así como la relevancia de los distintos factores que operan durante la regeneración post-disturbio del ecosistema.

El objetivo principal de este capítulo es evaluar el efecto del régimen de disturbios naturales producido por armadillos, sobre la composición y dinámica de la vegetación post-agrícola en la Pampa Interior. Se plantearon los siguientes objetivos parciales:

- 1- Describir el régimen de disturbios locales generados por los armadillos y la dinámica de la vegetación sucesional asociada.
- 2- Determinar el impacto de los disturbios sobre la composición florística y la diversidad de especies a diferentes escalas espaciales. Se pondrá especial énfasis en dilucidar la respuesta dinámica de especies exóticas y nativas a la aparición de parches disturbados por armadillos. Con este fin, se estudiaron las relaciones espaciales entre los distintos grupos funcionales de plantas y los disturbios creados por armadillos durante siete años de sucesión post-agrícola. Se utilizaron técnicas geoestadísticas (Walter *et al.* 2002; Ettema & Wardle 2002) con el fin de estudiar las relaciones espaciales entre (i) las áreas disturbadas por peludos y la cobertura previa de diferentes grupos funcionales de plantas y (ii) la cobertura de diferentes grupos

funcionales de plantas y las  reas previamente disturbadas por peludos. De este modo, se pretendi  distinguir los componentes de un modelo simple de interacci n entre la vegetaci n y los animales cavadores (Fig. 4.1).

3- Evaluar el efecto de los disturbios en el contexto de otras variables que inciden sobre la composici n de la vegetaci n post-agr cola. Espec ficamente, se determinar  la contribuci n relativa de la edad de sucesi n, la intensidad de disturbio de armadillos y la fluctuaci n anual de las precipitaciones sobre la diversidad y abundancia de diferentes grupos funcionales de la comunidad.

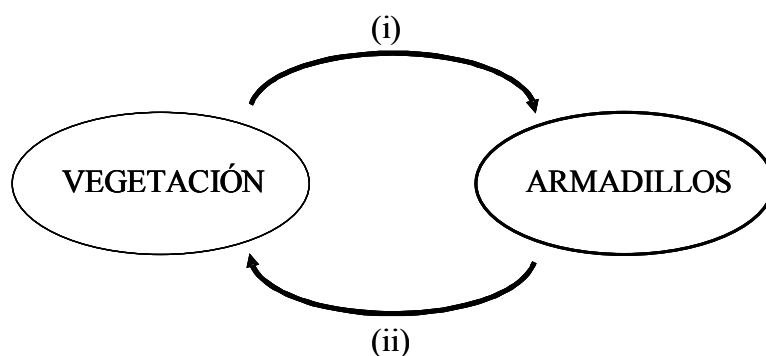


Figura 4. 5 Efectos rec procos entre la composici n de la comunidad vegetal y los disturbios de armadillos. La flecha (i) se refiere al impacto de la composici n sobre la magnitud del disturbio a la escala de parche debido a la selecci n de los armadillos. La flecha (ii) se refiere al efecto del disturbio sobre la heterogeneidad espacial y din mica de parches de la comunidad vegetal.

Los objetivos planteados est n vinculados con las *Hip tesis 2* de esta tesis (ver Cap tulo I). En este contexto, se predijo que la actividad de los armadillos proporcionar  sitios potenciales para la reinstalaci n de especies anuales pioneras de la sucesi n, determinando un incremento de la diversidad espec fica en estas comunidades. Este aumento de la diversidad puede implicar un mayor n mero de especies invasoras ex ticas en la comunidad sucesional, como lo sugieren los resultados del Cap tulo II. Alternativamente, algunas especies nativas oportunistas podr an beneficiarse por la reducci n de la competencia asociada a los disturbios de armadillos (Chaneton *et al.* 2001).

4.2 Materiales y M todos

4.2.1 Sitio de estudio

El estudio se realiz  en dos parcelas experimentales de 40 x 100 m, localizadas en el centro de un campo agr cola de 290 ha. Las parcelas (E y F) fueron cerradas a la agricultura y al pastoreo luego de la cosecha de verano en 1982 y 1983, respectivamente (Omacini *et al.* 1995). Por lo tanto, cuando se inici  el presente estudio en 1994, las parcelas ten an 12 y 13 a os de sucesi n post-agr cola. Estas parcelas forman parte de un estudio de largo plazo iniciado por investigadores del IFEVA en 1978 y que ha continuado sin interrupciones hasta el presente (D'Angela *et al.* 1986; Facelli *et al.* 1987; Omacini *et al.* 1995; Trebino *et al.* 1996; Chaneton *et al.* 2001).

Los estadios tempranos de esta sucesi n se caracterizan por la dominancia de dicotiled neas anuales y perennes, en su mayor a ex ticas, que luego son remplazadas por gram neas anuales y perennes, tambi n ex ticas, entre las que se destacan *Lolium multiflorum*, *Cynodon dactylon*, *Sorghum halepense* y *Festuca arundinacea* (Facelli *et al.* 1987; Omacini *et al.* 1995; Tognetti *et al.* 2003). Solo dos gram neas nativas, *Bromus catharticus* y *Deyeuxia viridiflavenscens*, son componentes importantes de estas comunidades sucesionales. Las etapas m s avanzadas de la sucesi n tienen una baja riqueza flor stica (Chaneton *et al.* 2001). Estudios anteriores han permitido detectar el impacto de per odos clim ticos h medos de baja frecuencia sobre la din mica de estas comunidades sucesionales. Esos trabajos indican que tales eventos determinan condiciones favorables para la colonizaci n de pastos perennes nativos (Omacini *et al.* 1995), los cuales desplazan transitoriamente a las especies ex ticas reduciendo su diversidad local, especialmente en las zonas bajas e inundables del paisaje (Trebino *et al.* 1996). En estas comunidades la actividad de peludos es frecuente (Chaneton *et al.* 2001). El peludo (*ChaetophRACTUS villosus*) es considerada una de las especies de armadillos m s adaptables a los cambios antr picos en su ambiente natural (Abba *et al.* 2005). Esta especie construye diferentes tipos de cuevas y t neles, en relaci n con las diferentes actividades de su comportamiento. Construyen estructuras simples para buscar comida y estructuras m s complejas como madrigueras (Abba *et al.* 2005).

4.2.2 Mediciones de campo

En cada parcela se marc  en forma permanente una grilla de 4 x 4 m, dividida en 16 cuadrados de 1 m² separados por caminos de 0.25 m. A su vez, cada cuadrado fue subdividido en 25 subcuadrados de 0.20 x 0.20 m. Las mediciones fueron iniciadas en 1994 por E. Chaneton y colaboradores. Cada a o, a fines de primavera, se realizaron mediciones detalladas de la cobertura de todas las especies vegetales y del  rea disturbada por armadillos en cada cuadrado de la grilla. La cobertura fue estimada visualmente para cada subcuadrado utilizando una escala categor ca (+: 1-5%, 1: 6-25%, 2: 25-50%, 3: 51-75 y 4: > 75%). Por lo tanto, en cada parcela se midieron 400 (16 x 25) subcuadrados, cada uno mapeado por sus coordenadas dentro de la grilla permanente. Se consider  que un cuadrado estaba disturbado cuando se superpuso con micrositios ocupados por cuevas o mont culos de tierra alrededor de cuevas creadas por armadillos. Estos micrositios reflejan la actividad de estos mam feros derivada de la b squeda de alimento o la construcci n de madrigueras. La Figura 4.2 presenta la variaci n interanual de las precipitaciones para el sitio de estudio. A partir de 1991 las precipitaciones totales fueron mayores a la media hist rica. Asimismo, la precipitaci n anual tendi  a aumentar durante los siete a os que abarc  este estudio (1994-2000).

4.2.3 An lisis de datos

Para el an lisis se agruparon a las especies vegetales de acuerdo al ciclo de vida (anual y perenne), forma de vida (gram neas y dicotiled neas) y origen de las especies (nativas y ex ticas), igual que en los cap tulos anteriores. Para estudiar la din mica temporal del  rea disturbada por armadillos y de los grupos funcionales de plantas, se calcul , para cada parcela sucesional, la cobertura absoluta y la riqueza de especies de cada grupo a escala de m² agregando los 25 subcuadrados dentro de cada cuadrado de la grilla (n=16). Adem s se calcul  el  rea ocupada por disturbios de armadillos.

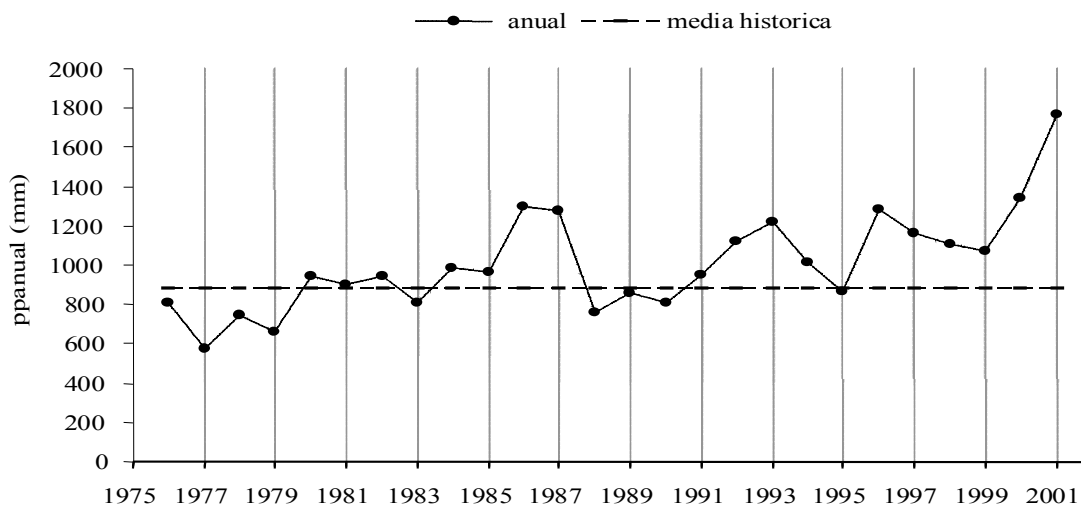


Figura 4.5 Din mica de las precipitaciones anuales registradas en el sitio de estudio (Ea. San Claudio, Carlos Casares) durante el per odo 1975-2002.

Se estudiaron las relaciones espaciales entre los distintos grupos funcionales de plantas y los disturbios producidos por armadillos para los a os de mayor actividad de armadillos (1996 y 1999). Se realizaron semivariogramas cruzados (Walter *et al.* 2002; Ettema & Wardle 2002) correlacionando ambas variables a distintas escalas espaciales de observaci n. El semivariograma provee una medida de la autocorrelaci n espacial de una variable y describe el grado promedio de similitud entre los puntos muestreados, como una funci n de la distancia entre ellos. La codependencia espacial entre dos variables, e.g. cobertura de vegetaci n (u) y cobertura de disturbio (v), puede ser descripta mediante un semivariograma ‘‘cruzado’’ ($\gamma_{uv}(h)$) con el estimador de la semivarianza:

$$\gamma_{uv}(h) = \frac{1}{2N} \sum_{(i,j)|h_{ij}=h} (u_i - u_j) \times (v_i - v_j)$$

donde u_i y v_i son la cobertura de la vegetaci n y del disturbio respectivamente en una localizaci n i ; mientras que u_j y v_j representan el valor de estas variables en un punto j distante al anterior ($j = i + h$); h representa las distintas escalas espaciales (distancias) de observaci n para el conjunto de datos, en este caso $h \leq 5.6m$; $N_{(i,j)}$ es el n mero de pares de puntos para cada distancia (Journel & Huijbregts 1978; Rossi *et al.* 1992). El semivariograma

representa el valor del estimador calculado para cada distancia (escala) considerada entre dos puntos en el espacio.

A partir de los semivariogramas cruzados se realizaron ajustes de los datos observados con los modelos alternativos m s adecuados. Los modelos evaluados fueron:

$$\text{-lineal} = \gamma_{uv}(h) = C_0 + [h (C / A_0)]$$

$$\text{-esf rico} = \gamma_{uv}(h) = C_0 + C [3/2(h / A_0) - 1/2(h / A_0)^3]$$

$$\text{-exponencial} = \gamma_{uv}(h) = C_0 + C [1 - \exp (-h / A_0)]$$

Donde A_0 es el rango de dependencia espacial, indicando la distancia sobre la cual las observaciones no se encuentran espacialmente auto-correlacionadas; C_0 es la variaci n en el origen o "nugget" (la cual surge en parte del error de medici n); C es la variaci n estructural y $C_0 + C$ es la variaci n en la as ntota, que es la m xima varianza a la cual la distancia excede el rango de influencia (Fig. 4.3). El modelo lineal describe una l nea recta y como no presenta una as ntota, el rango A_0 es definido arbitrariamente como la distancia del intervalo de la  ltima clase en el variograma (Rossi *et al.* 1992). De igual manera, la as ntota, $C_0 + C$, es la semivarianza calculada a partir del A_0 definido arbitrariamente. El modelo esf rico es una funci n cuadr tica modificada en la cual, a una distancia A_0 , los pares de puntos no se encuentran m s auto-correlacionados y el semivariograma alcanza una as ntota. Por  ltimo, el modelo exponencial es similar al esf rico ya que se aproxima gradualmente a una as ntota, pero de hecho nunca convergen. A_0 no es el rango efectivo, sino un par metro usado en el modelo para proporcionar un rango. El rango efectivo es com nmente definido como el punto al cual el modelo incluye el 95% de la as ntota ($C + C_0$) y puede ser estimado como $3A_0$ (Webster & Oliver 1990).

Idealmente, la semivarianza de una variable crece con la distancia entre puntos medidos en el espacio, aumentando asint ticamente hasta alcanzar un valor constante (Fig. 4.3). La distancia en que el valor de la semivarianza se hace constante es el "rango de influencia" o "rango de dependencia espacial" (A_0). Los valores medidos en los puntos separados por una distancia mayor al rango de influencia no se encuentran espacialmente correlacionados. T picamente, los puntos de muestreo que se encuentran cercanos entre si son m s similares que los que se encuentran separados por distancias grandes. Los semivariogramas deben pasar por el origen cuando h tiende a cero. Sin embargo,

emp ricamente esto no ocurre as  para todas las escalas de trabajo. A esta varianza distinta de cero en el origen se la denomina varianza “nugget” (C_0) y representa la microvariabilidad que no puede ser detectada a la escala de muestreo utilizada (en este caso es $<20\text{cm}$). Las distribuciones espaciales de dos variables pueden estar relacionadas entre s  de diferentes formas: a medida que una aumenta con la distancia desde un punto determinado, la otra variable tambi n puede ir aumentando (Fig. 4.3a) o, en forma inversa a medida que una aumenta, la otra puede ir disminuyendo. (Fig. 4.3b)

El ajuste de los modelos se evalu  mediante el coeficiente de regresi n (R^2). De este modo se seleccionaron los modelos que mejor ayudaron a explicar la variaci n espacial conjunta del  rea disturbada y diferentes grupos funcionales de plantas. Estos an lisis se implementaron utilizando el programa GS + Demo-versi n 5.0 (Gamma Design Software, 2004) y fueron realizados en colaboraci n con el Dr. Pablo Cipriotti (C tedra de M todos Cuantitativos, Facultad de Agronom a, UBA).

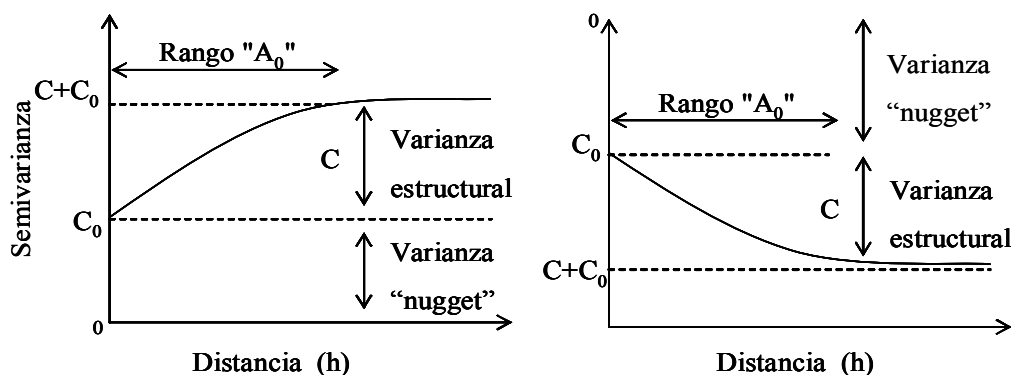


Figura 4. 5 Semivariogramas donde se observan los principales par metros: Rango A_0 , varianza estructural (C) y nugget (C_0) para casos de correlaciones “cruzadas” positivas (a) y negativas (b) entre dos variables medidas en forma apareada

Con el fin de dilucidar la contribuci n relativa de diferentes variables predictoras (precipitaci n, % de disturbio de armadillos y edad sucesional) a la determinaci n de la composici n y la diversidad (variables dependientes) se utilizaron modelos de regresi n m ltiple. Se incluyeron en el an lisis las interacciones de primer orden entre las variables predictoras. La variable ambiental que se utiliz  como predictor fue la precipitaci n acumulada durante cada a o previo a la medici n de diciembre. Se realizaron correlaciones

de Spearman para evaluar si las diferentes variables independientes no estaban correlacionadas entre s . Para este an lisis se utilizaron los promedios de las variables a la escala de m² para ambas clausuras, durante los diferentes a os de estudio (1994-2002). Los datos de ambas clausuras se analizaron conjuntamente en el mismo modelo de regresi n m ltiple. Las variables que no se encontraban distribuidas en forma normal fueron transformadas. Los modelos de regresi n m ltiple se realizaron usando el programa Statistica para Windows (StatSoft, Inc 1987-1999).

4.3 Resultados

4.3.1 Din mica del nivel de disturbio y de los grupos funcionales

La figura 4.4 muestra la variabilidad temporal registrada en los niveles de disturbio. Durante los a os 1996 y 1999 se produjo la mayor actividad de armadillos en ambas parcelas..

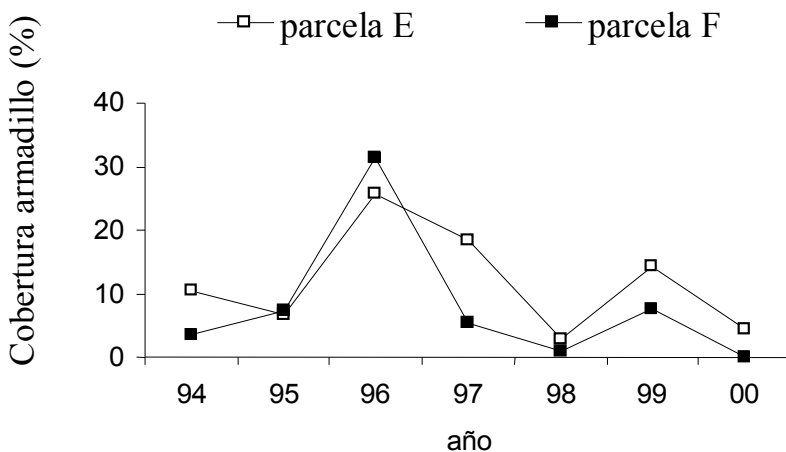


Figura 4. 5 Din mica de la actividad de los armadillos. El gr fico muestra el porcentaje de cobertura media en 1m² (n = 16 cuadrados por parcela).

El m ximo de  rea disturbada fue 31.5% en 1996. El porcentaje promedio (\pm error est ndar) de  rea disturbada por armadillos para todos los a os y en ambas parcelas fue de 10 ± 2.4 %. La din mica de la vegetaci n de ambas parcelas mostr  un patr n similar a lo largo de la sucesi n (Fig. 4.5), a excepci n del a o 2000, donde la parcela F mostr  una marcada dominancia de las gram neas ex ticas perennes (Fig. 4.5 b, d), mientras que en la

parcela E dominaron las dicotiled neas ex ticas (Fig. 4.5 f). En general, hubo una clara dominancia de especies ex ticas durante el per odo estudiado, sin que se observaran

tendencias sucesionales definidas en la composici n de la vegetaci n.

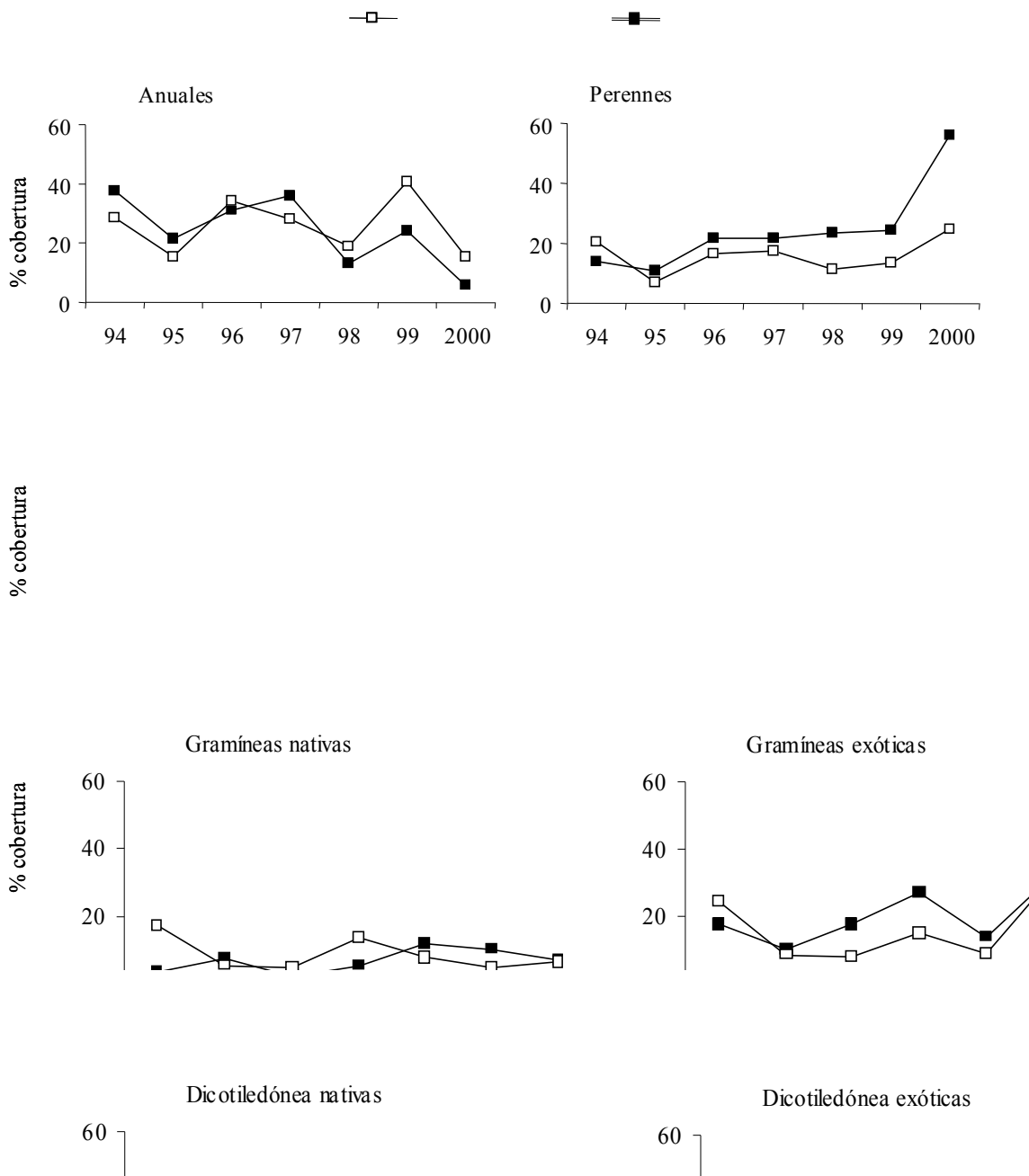


Figura 4. 5 Din mica de los grupos funcionales en la clausura F (a, b) y en la E (c, d). El gr fico muestra el porcentaje de cobertura media en 1m² (n=16).

Las especies anuales fluctuaron a trav s del tiempo, mostrando una marcada disminuci n hacia el a o 2000 (Fig. 4.5 a). En general, la cobertura de las especies anuales fue levemente mayor que la de las perennes (Fig. 4.5 a, c) y la cobertura de gram neas ex ticas fue mayor que la de las gram neas nativas (Fig. 4.5 c, d). La cobertura de las dicotiled neas nativas fue escasa a lo largo de toda la sucesi n, mostrando un leve aumento en 1996 (Fig. 4.5 e). La cobertura de las dicotiled neas ex ticas fluctu  durante el estudio, pero fue siempre mayor que la de las nativas (Fig. 4.5 f). La riqueza total de especies disminuy  a lo largo del tiempo en ambas clausuras (Fig. 4.6), mostrando un descenso m s marcado en 1995. En general, se observ  una disminuci n de los diferentes grupos funcionales y de la riqueza total de especies durante el per odo 1994-95, lo que coincidi  con una fuerte disminuci n de las precipitaciones (ver Fig. 4.2).



Figura 4. 5 Din mica de la riqueza de especies para la clausura F (a) y E (b). El gr fico muestra el porcentaje de cobertura media en 1m² (n=16).

4.3.2 Relaciones espaciales entre la vegetaci n y los disturbios de armadillos

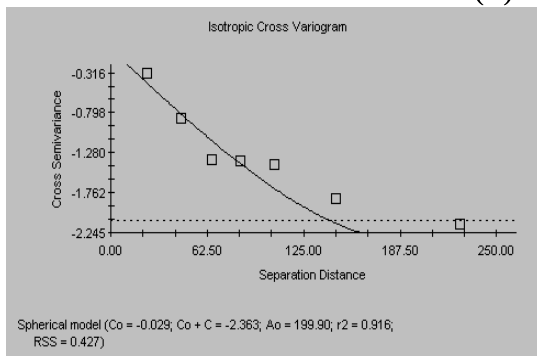
Los disturbios por armadillos presentaron patrones espaciales reflejados por gradientes lineales o esf ricos que, en la mayor a de los casos, estuvieron asociados negativamente con la cobertura de gram neas y especies perennes y con la acumulaci n de broza en el a o

anterior (Tabla 4.1). Los semivariogramas lineales indican la existencia de un gradiente, mientras que los esf ricos un patr n de parches. La escala de esas relaciones espaciales vari  entre ~0.5 y 3 m. La cobertura del disturbio no mostr  un patr n de asociaci n definido con la riqueza de especies. La figura 4.7 muestra los dos semivariogramas cruzados para los modelos con mejor ajuste (mayor r^2).

Tabla 4. 1 Par metros de los modelos de ajuste espacial de la semi-varianza cruzada para describir cambios en el nivel de disturbio por armadillos en respuesta a la composici n de la vegetaci n preexistente (la variable de respuesta fue la cobertura de disturbios de armadillos en 1996 o 1999). Solo se muestran los casos para $r^2 > 0.7$.

Parcela	Variable vegetal	Rango (A0) (cm)	C0	C+C0	r^2	Modelo
F	Perennes 95	55	-1.08	-5.24	0.804	Expon.
E	Perennes 98	209	-0.001	-2.608	0.931	Esf�rico
F	Perennes 98	350	-0.01	-3.745	0.767	Lineal
E	G. Nat. 98	200	-0.03	-2.36	0.92	Esf�rico
E	G. Exot. 95	610	-0.001	-1.89	0.809	Lineal
F	D. Exot. 98	117	-0.001	-1.473	0.771	Esf�rico
F	Riqueza 95	155	-0.0001	-0.2412	0.773	Esf�rico
E	Riqueza 98	190	0.0001	0.2902	0.76	Esf�rico
E	Broza 95	210	-0.01	-4.754	0.814	Esf�rico
F	Broza 95	265	-0.01	-6.029	0.858	Lineal

Armadillo'99-Gram neas nativas'98 (E)



Armadillo'99-Perennes'98 (E)

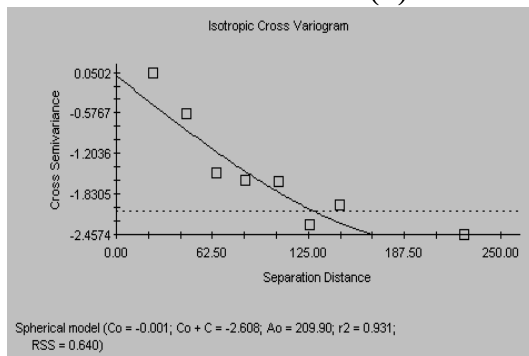


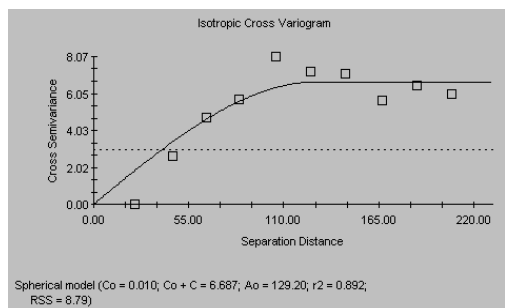
Figura 4. 5 Semivariogramas cruzados entre los disturbios de armadillos (1996 y 1999) y la vegetaci n preexistente (1995 y 1998).

En cuanto a la respuesta de la vegetaci n al disturbio de armadillos, se encontr  que la relaci n espacial predominante estuvo mejor representada por modelos esf ricos con rangos entre 0.6 y 4.2 m, seg n el grupo de plantas considerado (Tabla 4.2). El grupo de las gram neas fue el que present  un patr n de respuesta m s marcado ya que los modelos de semivariogramas fueron significativos en m s casos.

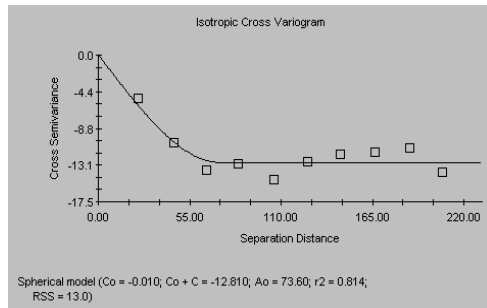
Tabla 4. 2 Par metros del ajuste espacial de la semi-varianza cruzada con  nfasis en la respuesta de la vegetaci n a los disturbios de armadillos (para el mismo a o y para los disturbios del a o anterior) para los casos donde r^2 es mayor a 0.7.

Parcela	Variable vegetal	Rango (A0) cm.	C0	C+Co	r ²	Modelo
E	G Exot. 96-arm 96	77.6	0.01	7.891	0.825	Esf�rico
E	D Exot. 96-arm 96	73.6	-0.01	-12.81	0.814	Esf�rico
E	Riqueza96-arm 96	151	0.001	2.11	0.797	Esf�rico
E	Broza96-arm 96	74.2	-1.32	-27.28	0.989	Esf�rico
F	G Nat. 96-arm 96	217.1	0.001	2.83	0.876	Esf�rico
F	D Nat. 96-arm 96	129	0.01	6.687	0.892	Esf�rico
F	Broza96-arm 96	152	-4.93	-36.07	0.971	Esf�rico
E	G Nat. 99-arm 99	270	-0.93	-7.14	0.933	Esf�rico
E	G Exot.99-arm 99	148.9	-2.37	-7.93	0.788	Expon.
E	Riqueza99-arm 99	477	-0.66	-2.32	0.795	Lineal
E	Broza99-arm 99	72	-3.42	-17.45	0.883	Expon.
F	G Exot. 99-arm 99	149	-0.42	-7.242	0.787	Expon.
F	D Exot. 99-arm 99	365	-0.186	-3.067	0.833	Esf�rico
F	D Nat. 99-arm 99	178	0.001	1.751	0.812	Esf�rico
F	Broza99-arm 99	69	-0.01	-8.424	0.898	Esf�rico
E	G Exot. 97-arm 96	166	0.01	5.779	0.887	Esf�rico
F	Broza97-arm 96	219	-3.5	-8.399	0.795	Esf�rico
F	G Nat. 00-arm 99	153	0.01	5.586	0.952	Esf�rico
F	G Exot. 00-arm99	416	-0.54	-5.089	0.838	Esf�rico
F	Riqueza00-arm 99	384	0.001	2.011	0.949	Lineal

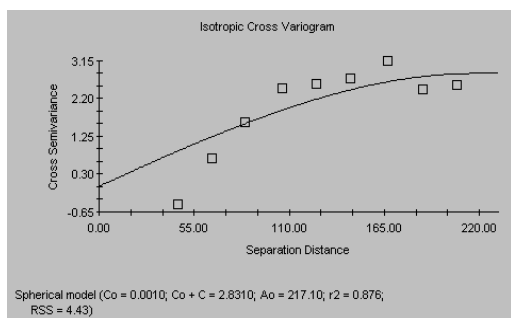
Dicots nativas '96 - Armadillos '96



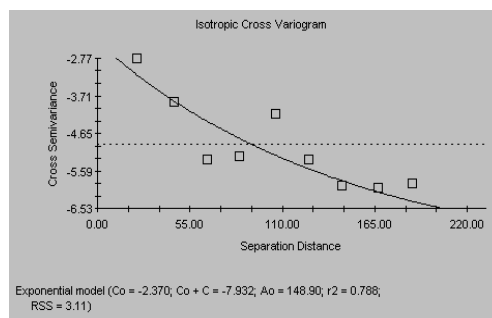
Dicots ex ticas '96 - Armadillos '96



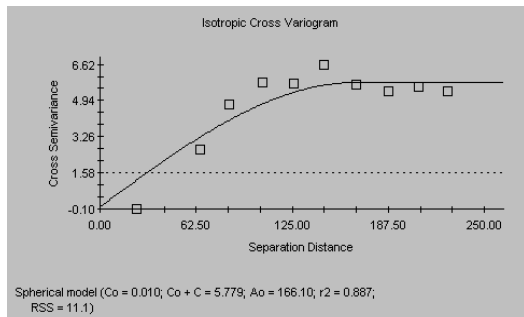
Gram neas nativas '96 - Armadillos '96



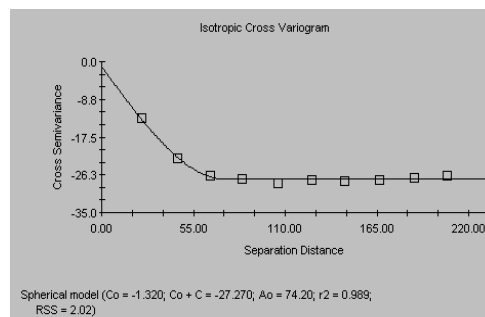
Gram neas ex ticas '99 - Armadillos '99



Gram neas ex ticas '97- Armadillos '96



Broza '96- Armadillos '96



Perennes '99- Armadillos '99

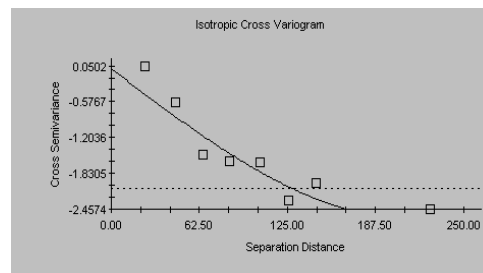


Figura 4. 5 Semivariogramas cruzados entre la cobertura de diferentes componentes de la comunidad y los disturbios de armadillos reflejando la respuesta de la vegetaci n al disturbio.

Los disturbios por armadillos redujeron consistentemente la acumulaci n de broza (semivariograma con pendiente negativa en cinco casos, Tabla 4.2) dentro de un rango espacial de hasta 2.2 m. Los disturbios por armadillos tambi n redujeron la cobertura de dicotiled neas ex ticas en rangos de hasta 3.7 m. Por lo contrario, las dicotiled neas nativas estuvieron asociadas positivamente con los disturbios en rangos de hasta 1.8 m. La respuesta de las gram neas fue dependiente del a o de estudio; en 1996 tanto las gram neas ex ticas como las nativas presentaron relaciones positivas con los disturbios de armadillos, mientras que en 1999 presentaron relaciones negativas. La respuesta de las gram neas nativas en el a o 2000 a los disturbios presentes en 1999 fue tambi n positiva. Los rangos de asociaci n con las gram neas alcanzaron hasta los 4.2 m. La riqueza de especies no mostr  un patr n definido. La Figura 4.8 muestra algunas de las relaciones espaciales m s significativas.

4.3.4 Contribuci n relativa de los disturbios a la determinaci n de la diversidad y composici n flor stica

Las correlaciones de Spearman a escala de m² no presentaron resultados significativos entre el porcentaje del  rea disturbada por armadillos y el resto de las variables predictoras ($p > 0.05$). En cambio, hubo una correlaci n altamente significativa entre la edad de sucesi n y la precipitaci n anual ($p < 0.0005$; $R^2 = 0.61$), por lo que  stas dos variables no se consideraron juntas en un mismo modelo, sino que se evaluaron por separado. El an lisis de regresi n m ltiple mostr  resultados significativos para la riqueza de especies y para la mayor a de los grupos funcionales definidos (Tabla 4.3). La riqueza de especies disminuy  a trav s del tiempo de sucesi n (Tabla 4.3a y Fig. 4.9a), no encontr ndose una relaci n significativa con el disturbio de armadillos.

La cobertura de anuales aument  con el porcentaje de  rea disturbada (Tabla 4.3b, Fig. 4.9b). Las dicotiled neas nativas aumentaron significativamente con el  rea disturbada y en forma marginal con las precipitaciones anuales (Tabla 4.3c). Los disturbios de armadillos explicaron un 73.5 % de la varianza total del modelo (Fig. 4.9c). Finalmente, para las dicotiled neas y las gram neas ex ticas el modelo de regresi n m ltiple revel  una interacci n significativa entre el  rea disturbada por armadillos y la precipitaci n anual

(Tabla 4.3d, e). Para el caso de las dicotiled neas ex ticas la pendiente de esta interacci n fue positiva, mientras que la pendiente de cada variable por separado fue negativa (Tabla 4.3d y Fig. 4.10a), de manera que la cobertura de dicotiled neas ex ticas fue mayor cuando ambas variables presentaron, en forma conjunta, valores altos   valores bajos, aunque la pendiente de respuesta fue mayor cuando ambas variables presentan valores altos.

Tabla 4. 3 Modelos de regresi n m ltiple para las siguientes variables dependientes: riqueza de especies (a), cobertura de anuales (b), dicotiled neas nativas (c), dicotiled neas ex ticas (d) y gram neas ex ticas (e) a escala de 1m² (n=15). Los valores de R² son ajustados por el n mero de grados de libertad de cada modelo.

Variables explicatorias	Pendiente (B)	t (13)	p
Edad sucesional	-0.52	-2.34	0.035

(a) Riqueza. R²=0.26; F(1,13)= 5.51

Variables explicatorias	Pendiente (B)	t (13)	p
Disturbio	0.715	3.12	0.008

(b) Anuales. R²=0.47 ; F(1,13)=13.21

Variables explicatorias	Pendiente (B)	t (12)	p
Disturbio	0.029	3.23	0.007
Precipitaci�n	0.0007	1.85	0.089

(c) Dicotiled neas nativas. R²=0.41; F(2,12)=5.89; p=0.016

Variables explicatorias	Pendiente (B)	t (11)	p
Disturbio x Pp	0.005	2.83	0.016
Disturbio	-5.641	-2.67	0.02
Precipitaci�n	-0.055	-2.24	0.04

(d) Dicotiled neas ex ticas. R²=0.36 ; F(3,11)=3.59; p=0.049

Variables explicatorias	Pendiente (B)	t (11)	p
Disturbio x Pp	-0.007	-2.75	0.018
Disturbio	8.32	2.61	0.024
Precipitaci�n	0.10	2.75	0.019

(e) Gram neas ex ticas. R²=0.34 ; F(3,11)=3.38; p=0.058

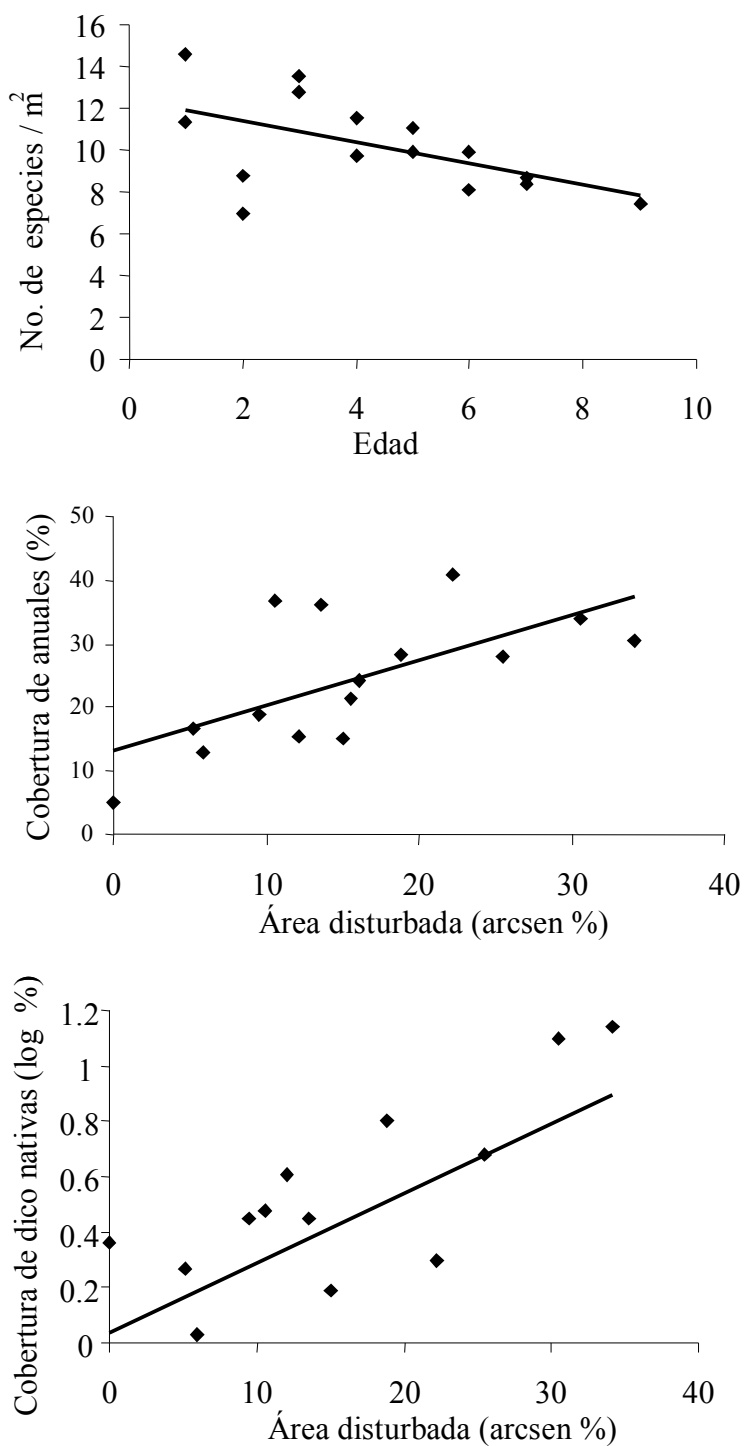


Figura 4. 5 Relaciones lineales de la riqueza de especies (a), la cobertura de anuales (b) y la de dicotiled neas nativas (c) con la edad sucesional y el  rea ocupada por disturbios de armadillos.

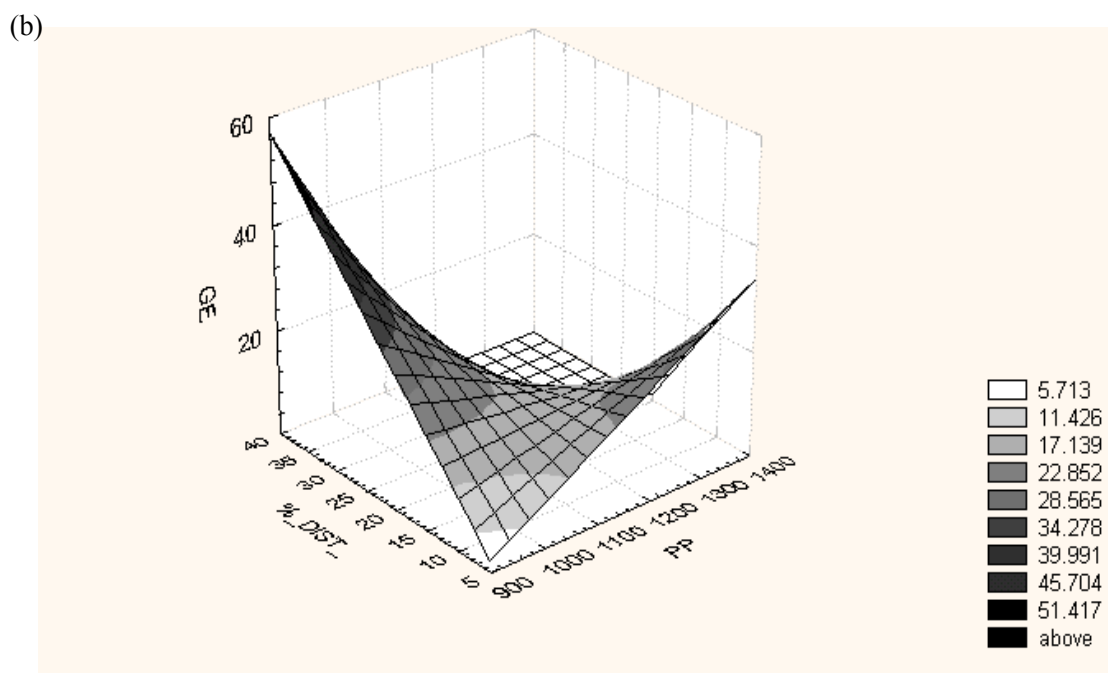
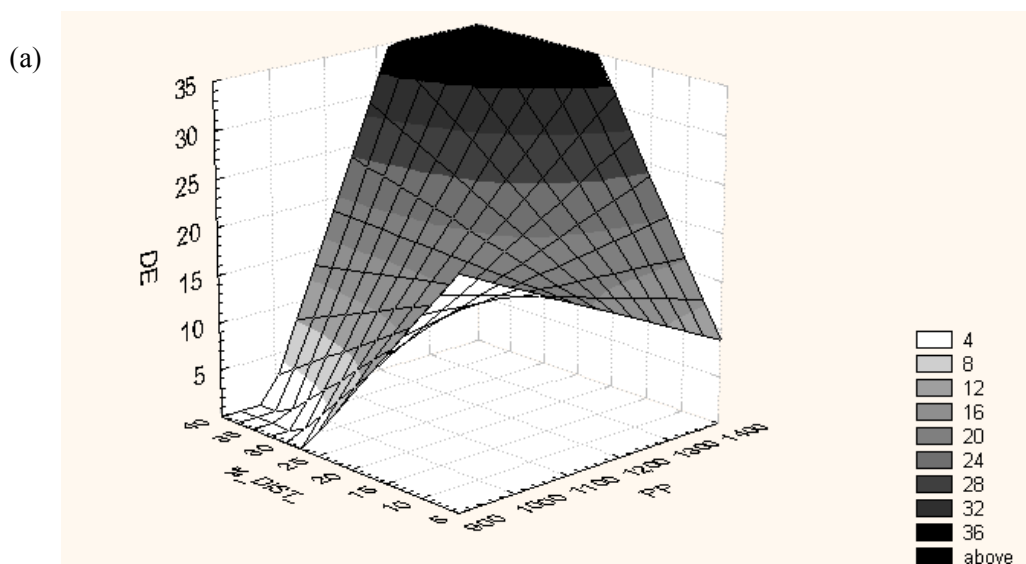


Figura 4.10 Modelos de regresi n m ltiple entre las dicotiled neas ex ticas (a) y las gramineas ex ticas (b) con el  rea ocupada por armadillos y la precipitaci n anual.

Por lo contrario, las gramineas ex ticas mostraron una pendiente negativa para la interacci n entre los disturbios de armadillos y la precipitaci n anual, mientras que la pendiente fue

positiva para cada variable en forma separada (Tabla 4.3e). El porcentaje de disturbio explic  la fracci n mayor de la varianza total del modelo ($R^2=0.17$, cuando se quita del modelo a la precipitaci n y a la interacci n precipitaci n x disturbio). Esto refleja una mayor cobertura de gram neas ex ticas en condiciones de alto porcentaje de disturbio y bajas precipitaciones y, en menor medida, en condiciones de bajo porcentaje de disturbio y altas precipitaciones (Fig. 4.10b). A la escala de este an lisis, no se encontr  una relaci n significativa entre las variables predictoras y la cobertura de las gram neas nativas ($p=0.31$; $F_{(3,11)}=1.35$), ni de las especies perennes ($p=0.54$; $F_{(3,11)}=0.76$). Para todos los casos de modelos significativos se analizaron los residuales, no encontr ndose tendencias definidas.

4.4 Discusi n

Las asociaciones espaciales y las relaciones lineales significativas que se encontraron entre el  rea disturbada y la vegetaci n demuestran que los armadillos est n actuando como un factor importante en el control de la estructura de este pastizal post-agr cola, afectando su heterogeneidad espacial y temporal. La variaci n temporal y espacial de las respuestas de los grupos funcionales a los disturbios de armadillo y su interacci n con las precipitaciones, muestran que la relaci n entre estos disturbios y la vegetaci n es un fen meno dinámico y de alg n modo m s complejo de lo que se esperaba.

En cuanto a la actividad de los armadillos, se encontr  que estos mam feros no prefieren ning n tipo particular de vegetaci n, de manera que no estar n removiendo un grupo particular de especies. Esto es as  ya que los disturbios por armadillos no presentaron patrones positivos con ning n grupo de especies en particular. Sin embargo, presentaron un patr n de gradiente asociado negativamente con las gram neas, las especies perennes y la broza, lo que indica que evitar n sitios dominados por estos tipos de cobertura vegetal. Es posible que esto se deba a que esos parches ofrecen mayor resistencia al cavado de cuevas o para la b squeda de alimento subterr neo por la presencia de matas. Alternativamente, podr a ser que esos parches no hubieran recuperado su cobertura original de pastos perennes por acci n del disturbio, lo que generaría una correlaci n espacial negativa sin que eso implique que los armadillos evitaron un tipo de cobertura particular.

La mayor a de los modelos de los semivariogramas cruzados expusieron una asociaci n esf rica o exponencial entre las variables. Este tipo de asociaci n est  relacionado con un patr n en parches, lo cual sugiere que la respuesta de la vegetaci n a la actividad de los armadillos se dispone en forma de parches m s o menos circulares. La distancia “nugget” en la mayor a de los modelos es muy peque a, salvo para los modelos de la broza, donde esta present  valores considerables, indicando que para esta variable existi  una microvariabilidad que no fue detectada por la escala del muestreo. Los rangos de dependencia espacial fueron variables, abarcando un rango desde 0.5 hasta 4.8 m. En este sentido, esta t cnica es m s potente para encontrar relaciones entre la vegetaci n y los disturbios, que las regresiones realizadas para una escala arbitraria, en este caso 1 m².

El grupo de las plantas anuales se vio afectado por la actividad de los armadillos. Por un lado, las regresiones m ltiples mostraron una tendencia general de este grupo a aumentar con los disturbios (Tabla 4.3, Fig. 4.9). Por otro lado, la respuesta inmediata a los disturbios de este grupo fue negativa como se observa en los semivariogramas cruzados (Tabla 4.2). De esta manera el papel de los disturbios de armadillos sobre las anuales parecer a estar afectado por la escala del an lisis. Las especies perennes, mostraron una respuesta negativa en el mismo a o o a n luego de un a o de ocurrido el disturbio (Tabla 4.2). De esta manera, los disturbios de armadillos modifican la estructura de la comunidad, perjudicando en ocasiones a los competidores dominantes y abriendo as  espacio para las especies subordinadas, como ocurre en otros sistemas herb ceos semi-naturales (Bartha 2001).

Los disturbios de armadillos proporcionan sitios seguros para el crecimiento de las dicotiled neas nativas (Tabla 4.2 y Fig. 4.9). Este grupo de especies es principalmente caracter stico de los estadios tempranos de sucesi n (Omacini *et al.* 1995; Chaneton *et al.* 2001) siendo poco abundante a lo largo de toda la sucesi n. La vegetaci n de los estadios tempranos es un componente importante de la diversidad biol gica (Pickett & Thompson 1978; Bunnell 1995). Estos resultados demuestran el papel de los disturbios de armadillos en el mantenimiento de dicotiled neas nativas en estos pastizales, sugiriendo que este grupo estar a adaptado a utilizar estos disturbios como microh bitat para su persistencia en sitios dominados por gram neas. Se han encontrado muchos ecosistemas donde las especies est n adaptadas a reg menes regulares de disturbios (Denslow 1980; Pickett 1980) y a la vez

muchas de estas especies son caracter sticas de estadios tempranos de la sucesi n (Hardin & White 1989). El an lisis de regresi n m ltiple, por otro lado, reforz  esta idea mostrando que las dicotiled neas nativas respondieron positivamente a los disturbios. Por otro lado, las regresiones mostraron que este grupo tambi n responde en forma positiva a las precipitaciones. Esto sugiere que en alguna medida la disponibilidad de agua puede limitar la respuesta de las dicotiled neas nativas en los micrositios abiertos por disturbios de peque a escala (Hobbs & Monney 1991). En a os secos, los parches disturbados podr an transformarse en microambientes poco favorables para el reclutamiento debido a la mayor p rdida de agua desde el suelo descubierto.

Contrariamente a lo observado para las dicotiled neas nativas, la respuesta inmediata de las dicotiled neas ex ticas a los disturbios de armadillos fue negativa (Tabla 4.2). Sin embargo, su respuesta a los disturbios dependi  de la abundancia de las precipitaciones (Tabla 4.3). En condiciones de baja precipitaci n la cobertura de las dicotiled nea ex ticas disminuy  con el  rea disturbada. De igual manera, cuando el  rea disturbada por armadillos fue baja o nula, la cobertura de  ste grupo disminuy  a medida que aumentaban las precipitaciones (Fig. 4.10a), probablemente como resultado de la competencia con los pastos dominantes de la comunidad sucesional. Sin embargo, a medida que aumentaron tanto los disturbios como las precipitaciones en forma conjunta, las dicotiled neas ex ticas tambi n lo hicieron. Esto sugiere, que la apertura de micrositios dada por la actividad de los armadillos generar  condiciones favorables para la colonizaci n de este grupo solo cuando la disponibilidad de agua es suficiente. Por el contrario, un gran porcentaje de  rea disturbada sin la suficiente disponibilidad de agua, no generar  un ambiente propicio para la colonizaci n de las dicotiled neas ex ticas. Por otro lado, las dicotiled neas ex ticas tambi n aumentaron su cobertura en parches poco disturbados y en a os de bajas precipitaciones, aunque en menor medida que cuando estos factores presentaron valores altos. Este resultado sugiere que durante a os secos la presencia de vegetaci n podr a facilitar la invasi n del pastizal por ex ticas.

Las respuestas inmediatas de las gram neas ex ticas al disturbio fueron positivas en 1996 y durante el per odo 1996-1997, mientras que fueron negativas en 1999 y durante el per odo 1999-2000 (Tabla 4.2). Para este grupo tambi n se encontr  una interacci n

significativa entre el  rea disturbada y las precipitaciones (Tabla 4.3). Bajo condiciones de escasas precipitaciones y gran  rea disturbada las gram neas ex ticas tendieron a aumentar, as  como bajo condiciones de abundantes precipitaciones y baja  rea disturbada, aunque en  ste  ltimo caso el aumento fue en menor medida (Fig. 4.10b). Es posible que esto refleje la respuesta diferencial de las distintas especies que est n agrupadas dentro de las gram neas ex ticas, por ejemplo *Lolium* y *Sorgo* o *Lolium* y *Cynodon*, etc. Esta respuesta dis mil dada por la combinaci n de ambos factores (intensidad de  rea disturbada y precipitaci n), podr a explicar los resultados hallados en los semivariogramas cruzados. En per odos donde la actividad de los armadillos fue extremadamente alta (1996), las gram neas ex ticas respondieron en forma positiva; mientras que en per odos donde la actividad armadillos fue menor (1999), lo hicieron en forma negativa. Las precipitaciones fueron superiores a la media hist rica en estos per odos, oscilando entre los 1060 y 1285 mm aproximadamente. Sin embargo, estos cambios no habr an influenciado la respuesta de las gram neas ex ticas de manera tan trascendental como el porcentaje de  rea disturbada (ver Fig. 4.10b).

El patr n de respuesta de las gram neas ex ticas fue exactamente opuesto al de las dicotiled neas ex ticas. Esto sugiere que estos dos grupos estar an compitiendo por los micrositios abiertos por los armadillos. Frente a la disponibilidad de micrositios abiertos, las gram neas ex ticas desplazar an a las dicotiled neas ex ticas, pero bajo condiciones de abundantes precipitaciones las dicotiled neas ser an m s eficientes en colonizarlos. Por otro lado, en ausencia o escasez de  reas disturbadas, la abundancia de las precipitaciones determinar a qu  grupo dominar a o se ver a favorecido por los disturbios. Este trabajo, en resumen, demuestra que la presencia de parches disturbados por un lado, y la combinaci n de  stos con abundantes precipitaciones por otro, favorecen la persistencia de especies ex ticas. Otros trabajos han encontrado que el aumento de especies invasoras est  asociado en forma conjunta a a os de abundante precipitaci n y a la actividad de mam feros cavadores (Hobbs & Mooney 1994).

Las gram neas nativas no mostraron relaciones significativas con las variables ambientales aqu  estudiadas (Tabla 4.3). Este grupo no present  valores altos de cobertura en general durante toda la sucesi n post-agr cola en estos pastizales pampeanos (Omacini *et al.* 1995; Tognetti *et al.* 2003). La direcci n de la respuesta a corto plazo de este grupo a los

disturbios fue diferente de acuerdo a la clausura estudiada (Tabla 4.2). Esta respuesta diferencial de las gram neas nativas a los disturbios estar a relacionada con las caracter sticas de alg n otro factor como por ejemplo la competencia con las gram neas ex ticas (Tognetti *et al.* 2003), o simplemente por el arreglo aleatorio de las especies en cada parcela. Este  ltimo fen meno aparece determinado por su baja abundancia general en la sucesi n post-agr cola. Otros estudios han demostrado que la ocurrencia de a os excepcionalmente h medos afectan la trayectoria de la sucesi n beneficiando a las gram neas nativas (Trebino *et al.* 1996). Este trabajo, sin embargo, no mostr  un efecto marcado de las precipitaciones sobre este grupo funcional. Esta divergencia podr a reflejar el momento de la sucesi n en el cual ocurri  el per odo h medo.

La riqueza de especies disminuy  con el tiempo sucesional (Tabla 4.3 y Fig. 4.9) como predice la teor a de la sucesi n cl sica, donde se prevee una situaci n final dominada por especies perennes y por ende de baja diversidad (Grime 1979; Huston 1979, 1994; Tilman 1988), mientras que no se observ  una tendencia definida por acci n de los disturbios. Sin embargo, los disturbios de armadillos tuvieron, en ocasiones, un efecto importante sobre la riqueza de especies a corto plazo (Tabla 4.2). En 1996 en la clausura E y en 1999 en la clausura F la respuesta a corto plazo fue la de aumentar la riqueza, mientras que en la clausura E en 1999 la respuesta fue la de disminuirla (Tabla 4.2). Esta diferencia en la respuesta podr a estar relacionada con la variaci n en la composici n de especies (Tilman 1988; Wood & del Moral 1987). El aumento en la riqueza de la clausura F en 1999 podr a estar relacionado con el aumento de las gram neas y dicotiled neas nativas. De la misma manera, la disminuci n en la riqueza de la clausura E en 1999, ser a el reflejo de la disminuci n de las gram neas a causa de los disturbios. Por  ltimo, el aumento de la riqueza en la clausura E en 1996 a causa de los disturbios, podr a tener que ver con el aumento de las gram neas ex ticas en ese sitio. La productividad de cada sitio, podr a tambi n, ser el factor que este modulando la respuesta de la riqueza de especies en los sitios disturbados (Huston 1979, 1999; Grime 1979).

De esta manera, los resultados indican que el patr n de la vegetaci n en estos pastizales es el resultado de al menos dos factores ambientales, la actividad de mam feros cavadores y las precipitaciones. La edad sucesional tambi n afecta a la comunidad, ya que

influye en forma negativa sobre la riqueza de especies, pero a esta altura de la sucesi n no hubo cambios direccionales evidentes en la composici n de especies. Estos resultados avalan los de otros estudios donde se ha observado que el patr n espacial de una comunidad vegetal es determinado por diferentes factores que interact an entre s  (Collins & Barber 1985; Hobbs & Mooney 1991; Chaneton & Facelli 1991). Sin embargo, el presente estudio no es totalmente consistente con la literatura reciente que plantea la generalizaci n de que los disturbios facilitan la invasi n de pastizales h medos por plantas ex ticas (por ej. Kotanen 1997; D'Antonio et al. 2000). M s bien, los resultados de este cap tulo refuerzan la idea de que los disturbios juegan un papel “dual”, facilitando la persistencia de dicotiled neas nativas menos competitivas, adem s de promover la presencia de algunas especies ex ticas (Hobbs & Huenneke 1992). En este caso, los disturbios causados por mam feros cavadores nativos de estos pastizales parecen beneficiar el mantenimiento de dicotiled neas nativas ruderales, propensas a extinguirse en el sistema durante la sucesi n post-agr cola. Existe evidencia que demuestran que algunos disturbios end genos al sistema, como las inundaciones, pueden reducir la probabilidad de invasi n por especies ex ticas en los pastizales pampeanos (Chaneton *et al.* 2001). Los disturbios de armadillos, que son end genos al ecosistema estudiado, no reducen la dominancia de ex ticas; por el contrario, bajo condiciones ambientales favorables, pueden aumentar la abundancia de invasoras ex ticas durante la sucesi n post-agr cola.

Las pr cticas de manejo dada por los humanos suelen alterar la trayectoria de la sucesi n (Lucken 1990) y manipular el estado de los disturbios y el subsecuente estatus sucesional de las tierras disturbadas (Pickett & Rogers 1997). El aumento en el r gimen de los disturbios de los armadillos en los  ltimos a os (Nowak 1999) es un factor fundamental a tener en cuenta para el manejo de estos pastizales. Los esfuerzos por conservar la diversidad y funcionalidad de los ecosistemas deben entonces, considerar la acci n de este tipo de disturbio natural, as  como su interacci n con otros factores que estructuran las comunidades de estos pastizales semi-naturales.

Capitulo V

Discusi n General

Los disturbios han sido se alados entre los principales factores promotores de las invasiones de plantas ex ticas en ecosistemas naturales y semi-naturales (D'Antonio & Vitousek 1992; Lonsdale 1999; Mack *et al.* 2000; Mooney & Hobbs 2000; Rossman 2001). Sin embargo, en muy pocos casos se ha estudiado el impacto de diferentes disturbios sobre la invasibilidad de un mismo sistema, as  como los patrones de invasi n asociados a un tipo de disturbio en comunidades de estructura contrastante. En esta tesis se busc  dilucidar el papel de dos tipos de disturbios naturales, el fuego y la actividad de mam feros cavadores, en la din mica de pastizales de la Pampa Interior en diferente estado de degradaci n por la actividad antr pica. Los resultados aqu  presentados ilustran en qu  medida la ocurrencia de disturbios de diferente frecuencia y extensi n espacial promueve la invasi n de plantas ex ticas y determinan la estructura de la comunidad vegetal, incluyendo cambios en la diversidad y la abundancia de especies nativas del pastizal pampeano.

Los pastizales pampeanos habr an evolucionado con cargas relativamente bajas de pastoreo por grandes mam feros herb voros (Mack 1989). En cambio, evidencias paleontol gicas e hist ricas m s recientes sugieren que lo habr an hecho bajo la influencia de mega-armadillos y de incendios m s o menos frecuentes (Darwin 1898; Soriano 1992; Naveh *et al.* 2001). Por lo tanto, esta tesis se bas  en la premisa de que para lograr predecir, controlar o manejar procesos de invasi n, es necesario mejorar el conocimiento disponible sobre los mecanismos de acci n, directos e indirectos (Hobbs & Huenneke 1992, Davis *et al.* 2000), de estos dos tipos de disturbios en diferentes comunidades de pastizal.

En ese contexto, en esta tesis se evalu  el proceso de colonizaci n a corto plazo de especies inducidos por disturbios de armadillos simulados en diferentes estaciones, en un pastizal relicto (pajonal) dominado por *Paspalum quadrifarium* y en un pastizal post-agr cola integrado por una mezcla de plantas ex ticas y nativas. Asimismo, se estudi  de qu  manera la ocurrencia de disturbios de diferente frecuencia y extensi n espacial (armadillos vs. fuego) determinaron la invasi n de especies ex ticas y persistencia de especies nativas en esos dos pastizales, considerando los procesos de colonizaci n a corto plazo y la

din mica de la sucesi n en el largo plazo. Finalmente, mediante an lisis geoestad sticos se estableci  el impacto de los disturbios naturales de armadillos sobre la composici n flor stica y la diversidad de especies en diferentes escalas espaciales y se evalu  la influencia relativa de diferentes factores activos sobre la din mica de la vegetaci n sucesional post-agr cola.

Esta tesis aborda por primera vez el tema del papel ecol gico de los disturbios de armadillos sobre la din mica y estructura de la vegetaci n, a pesar del potencial significado ecol gico de su papel como agentes naturales de perturbaci n y tambi n como plagas de la agricultura (Nowak 1999).

5.1 Implicancias para la din mica de los pastizales pampeanos

Los resultados obtenidos demostraron que los disturbios de gran escala como el fuego son capaces de dejar una impronta m s permanente y duradera que los disturbios de armadillos en la composici n y diversidad de pastizales relictuales. Por otra parte, ambos tipos de disturbio produjeron solamente cambios transitorios en el pastizal post-agr cola. Por ende, los resultados sugieren enf ticamente que la naturaleza y magnitud de los efectos inducidos por ambos disturbios dependieron de la comunidad vegetal considerada.

El hecho de que, en el pastizal relicto, el fuego permitiera la invasi n m s que la actividad acumulada de los armadillos, apoyar a la teor a de los recursos fluctuantes de Davis *et al.* (2000). El fuego destruye mayor cantidad de biomasa, lo que implicar a una mayor liberaci n de recursos que antes estaban siendo utilizados por la vegetaci n residente. Adem s el fuego gener  parches de disturbio que permanecieron abiertos a la colonizaci n por un intervalo de tiempo m s prolongado que los disturbios de armadillos simulados experimentalmente. La recuperaci n lenta de la estructura del pastizal relicto luego de la quema conducir a a que el per odo de relajamiento de la competencia sea m s amplio, permitiendo la invasi n temprana de ex ticas anuales, as  como el establecimiento de especies nativas subordinadas. Esto pareci  reflejar la relativa lentitud de las gram neas perennes dominantes para recuperarse luego del disturbio (Huston 1994). Por lo contrario, la recuperaci n de la vegetaci n quemada en el pastizal post-agr cola fue mucho m s r pida, no permitiendo el establecimiento a largo plazo de las especies que colonizaron, en el corto

plazo, ambos tipos de disturbios. Este pastizal se encuentra en estado avanzado de sucesi n pero a n as  es dominado por especies ex ticas con altas tasas de crecimiento, incluyendo algunas malezas de cultivos y pastos forrajeros.

Si bien los disturbios de armadillos no afectaron a la estructura de la comunidad de manera tan intensa como el fuego, produjeron cambios de corto plazo en la din mica y estructura de la vegetaci n en ambos pastizales estudiados. Los claros asociados a la actividad de los armadillos aumentaron el reclutamiento de pl ntulas, especialmente de especies anuales con bancos de semillas abundantes. Sin embargo, en la mayor a de los casos, ese aumento no se tradujo en cambios sustanciales en la composici n de especies de la vegetaci n establecida. En el pastizal relicto, los disturbios de armadillos provocaron la invasi n transitoria de dicotiled neas ex ticas y una disminuci n, tambi n transitoria, de la gram nea nativa dominante. En el pastizal post-agr cola, la acci n de los armadillos tambi n disminuy  la abundancia de las gram neas pero en forma mucho m s variable. Esta respuesta diferente de las gram neas dependi  de la estaci n de a o en la que se crearon los disturbios de armadillos.

Los resultados mostraron entonces, que los patrones de reclutamiento de especies y la trayectoria de la sucesi n var an seg n el momento de ocurrencia del disturbio (Sousa 1984; Pickett & White 1985; Desimone 1999). Mientras que los disturbios de armadillos realizados en las distintas estaciones del a o disminuyeron la biomasa de *P. quadrifarium*, los disturbios de invierno fueron los  nicos que aumentaron la abundancia de especies ex ticas. Esta vulnerabilidad del pastizal a los disturbios en invierno podr a estar relacionada con que abarcaron el per odo de dormici n de *P. quadrifarium*. En el pastizal post-agr cola la estaci n en la que se realiz  el disturbio afect  principalmente a los pastos. Los pastos nativos y ex ticos se vieron perjudicados por los disturbios realizados en estaciones c lidas, mientras que los pastos ex ticos se beneficiaron solo con los disturbios de invierno. Esto indica que la estaci n en que los disturbios ocurren tiene una clara influencia no solo sobre la identidad de las especies o grupos funcionales que ser n m s susceptibles al da o, sino tambi n cu les se ver n m s beneficiados por la liberaci n de recursos derivada de la perturbaci n de la vegetaci n establecida (Hartshorn 1978; Hobbs & Mooney 1985)

La actividad natural de los armadillos en un pastizal sucesional afectó sustancialmente la estructura de la vegetación, exponiendo diferentes patrones de colonización de los micrositios disturbados, en parte, de acuerdo al año y a las precipitaciones. El estudio mensurativo reveló que estos disturbios promovieron la invasión bajo ciertas condiciones ambientales. Sin embargo, por otro lado, también contribuyeron a la persistencia de dicotiledóneas nativas poco abundantes en estos pastizales sucesionales. Las respuestas de las gramíneas y dicotiledóneas exóticas difirieron de acuerdo a la abundancia de las precipitaciones. El patrón de respuesta de estos dos grupos fue exactamente opuesto, sugiriendo que estarían compitiendo por los micrositios abiertos por los armadillos. Las gramíneas nativas se vieron afectadas negativamente en los años de mayor actividad de los armadillos, aunque su respuesta fue menos consistente y dependió de la parcela de estudio. Un factor que podría modificar la respuesta de los pastos nativos es el momento en que ocurrió el disturbio, ya que como se advirtió en el Capítulo II, los disturbios realizados en las estaciones cálidas afectaron de manera negativa a las gramíneas nativas.

En conjunto, los resultados de las observaciones de disturbios naturales de armadillos y de los experimentos manipulativos mostraron algunas similitudes importantes, pero también algunas contradicciones. En general, es posible concluir que los disturbios de armadillos reducen la dominancia de gramíneas perennes y promueven la invasión transitoria de especies exóticas, contribuyendo a explicar su persistencia durante la sucesión post-agrícola (Omacini *et al.* 1985; Tognetti 2003). En cambio, estos disturbios parecieron generar nichos favorables para el establecimiento de dicotiledóneas nativas en el pastizal sucesional (capítulo IV), aunque este patrón no coincidió con los resultados del experimento (capítulos II y III), en el que los disturbios simulados de armadillos no afectaron la abundancia de las dicotiledóneas nativas. La razón de esta aparente contradicción podría ser el hecho de que el área disturbada manualmente fue menor que la naturalmente afectada por los armadillos durante la sucesión. Por supuesto, también es posible que esta divergencia se deba a diferencias locales en el banco de semillas y patrones de dispersión entre los sitios de estudio.

Históricamente el fuego ha sido una de las fuerzas selectivas más importantes en los ecosistemas de pastizal (Knapp 1988; Lewis *et al.* 1990b; Collins *et al.* 1998; Oesterheld *et*

al. 1999). N meros estudios han documentado la influencia del fuego en la invasi n de especies, aunque muchos de estos se hicieron en ecosistemas  ridos y semi ridos (D'Antonio *et al.* 1999). En los pastizales se han encontrado algunos ejemplos en los que el fuego promovi  a las especies nativas (Bilbao 1995; Trabaud 1990; Lunt 1990), pero tambi n lo hicieron con algunas ex ticas (D'Antonio 2000). En el pastizal relicto nativo aqu  estudiado, un solo evento de quema invernal tuvo un efecto negativo ya que promovi  la invasi n de especies ex ticas, pero por otro lado promovi  la existencia de dicotiled neas nativas adaptadas al fuego. Con respecto a este punto es probable que las especies invasoras, principalmente dicotiled neas anuales, hayan sido eliminadas por la competencia directa de la vegetaci n nativa, como se vio en otros pastizales templados (Hulbert 1986; Grace *et al.* 2002). Este comportamiento se aplica a muchas especies de sucesi n temprana, que se las suele encontrar en campos agr colas abandonados pero no pueden invadir la comunidad dominada por gram neas nativas. Por otro lado, el fuego afect  de manera negativa a la gram nea dominante, *P. quadrifarium*, aunque su potente regeneraci n vegetativa (Lattera *et al.* 1994, 1998; Chaneton *et al.* 2004) permiti  su lenta, aunque no total, recuperaci n. En el pastizal post-agr cola el fuego benefici  transitoriamente a un grupo de dicotiled neas nativas, pero finalmente este aumento no prosper . Por otro lado, el fuego no fue una herramienta eficaz en reducir a las gram neas ex ticas, principal grupo invasor en estos pastizales. El fuego como una herramienta restauradora de sistemas, no suele ser eficaz en condiciones de un banco de semillas colmado de especies ex ticas o agotado de nativas (Parsons & Stohlgren 1989; Luna 1990) y/o en presencia de especies ex ticas resistentes al fuego (Jonson & Purdie 1981; Doren & Whiteaker 1990; Grice 1997). En particular, en el pastizal post-agr cola, algunas especies invasoras se vieron afectadas negativamente por el fuego en forma individual (e.g. *S. halepensis*). Sin embargo, la escasez de gram neas nativas en el banco de semillas (Omacini *et al.* 1995) o la falta de gram neas nativas adaptadas al fuego o la intensa competencia dada por las gram neas ex ticas (Tognetti 2003) har an que este grupo no prospere en sitios post-agr colas quemados.

Otros estudios realizados en pastizales pampeanos encontraron que el disturbio del canopeo causado por el fuego genera condiciones que permiten el mantenimiento de la estructura del ecosistema, al tener un efecto positivo sobre la producci n de macollos y a la

vez al aumentar el reclutamiento de *P. quadrifarium* (Latterra *et al.* 1994; Latterra *et al.* 2003). El efecto del fuego sobre la estructura del pajonal depende de la historia previa del sistema, en particular la carga de pastoreo y la frecuencia de incendios (Latterra *et al.* 2003). En los pastizales chaque os tambi n se ha encontrado que el fuego es un factor que modela la estructura de la comunidad (Feldman & Lewis 2005). El efecto del mismo produce cambios transitorios, disminuyendo la cobertura de la gram nea dominante (*Spartina argentinensis*) y permitiendo el establecimiento otras especies que se encontraban en el banco de semillas o en las  reas agr colas adyacentes, entre las que se halla un grupo reducido de malezas (e.g. *Cirsium vulgare*).

Para preservar a la diversidad nativa, se debe considerar la inclusi n de ciertos disturbios naturales (Grubb 1977; Sousa 1984; Pickett & White 1985; Hobbs & Huenneke 1992; Huston 1994). Como se ha observado en otros pastizales, la diversidad se vio afectada de manera positiva en los tres pastizales estudiados a causa de los disturbios de gran escala, as  como por los de peque a escala (Guterman & Herr 1981; Boeken *et al.* 1995). En el pastizal relicto el fuego tuvo un fuerte impacto sobre esta, mientras que en el post-agr cola tanto el fuego como los disturbios de armadillos lo tuvieron, aunque en una magnitud mucho menor. Esto estar a relacionado con la teor a de los recursos fluctuantes (Davis *et al.* 2000) como se discuti  anteriormente, donde los recursos liberados luego de la quema en el pastizal relicto permitir a el establecimiento de nuevas especies y esto se traducir a en un aumento de la diversidad. Por lo contrario, la r pida ocupaci n por broza en los sitios disturbados por armadillos impedir a la colonizaci n de nuevas especies en estos sitios. Las diferentes respuestas halladas en cuanto al n mero de especies a causa de los disturbios de armadillos en el pastizal sucesional podr a estar afectada por la productividad intr nseca de cada sitio, lo que implicar a una liberaci n variable de recursos (Wright & Jones 2004).

Ambos estudios realizados en esta tesis revelaron la importancia de estos dos tipos de disturbios en el mantenimiento de especies nativas, pero a la vez demostraron que estos disturbios pueden facilitar la invasi n de especies ex ticas. Estos resultados refuerzan la idea de que los disturbios juegan un papel “dual”, facilitando la persistencia de dicotiled neas nativas menos competitivas y promoviendo la presencia de algunas especies ex ticas (Hobbs & Huenneke 1992; Kotanen 1997).

5.2 Contribuci n de esta tesis al conocimiento ecol gico de las invasiones

D'Antonio y colaboradores (1999) encontraron que en m s del 75% de los casos estudiados los disturbios de peque a escala y el fuego promovieron un proceso de invasi n y que la persistencia de las especies invasoras fue dependiente del h bitat considerado. A pesar de que en la mayor a de los estudios se hall  un efecto positivo de los disturbios sobre la invasi n (D'Antonio *et al.* 1999; Byers 2002), los resultados de esta tesis demuestran que los disturbios, a pesar de generar un proceso de invasi n transitorio (por ejemplo en el pastizal relictivo), a la vez contribuyeron al mantenimiento de las especies nativas. Por otro lado, este trabajo aport  evidencia de que el proceso de invasi n es fuertemente afectado por las propiedades intr secas y el contexto ecol gico de cada comunidad (D'Antonio 1993; Williamson *et al.* 2002). En particular, en esta tesis se observ  que los disturbios generaron estados alternativos de la vegetaci n diferentes de acuerdo a la composici n inicial de especies y a la dominancia de especies ex ticas/nativas y perennes/anuales de cada pastizal. En un extremo el pastizal maduro de *P. quadrifarium* sufri  importantes modificaciones en cuanto a su biomasa y composici n luego de la quema, mientras que el pastizal post-agr cola se recuper  r pidamente. Esto tiene implicancias importantes para el manejo de estos pastizales nativos relictuales, ya que la trayectoria de la comunidad luego de un disturbio puede llevar a estados alternativos diferentes, en los que hay que poner especial  nfasis.

Esta tesis, demostr  por otro lado, que las respuestas de las especies ex ticas a los disturbios de armadillos variaron de acuerdo a las precipitaciones. Esta interacci n de la variaci n de las precipitaciones con los disturbios le confiere a estos pastizales din micas espaciales y temporales m s complejas y dif ciles de predecir. En los pastizales anuales de California, se encontr  que el aumento de una de las gram neas anuales m s abundantes estaba asociado en forma conjunta a a os de abundante precipitaci n y a la actividad de mam feros cavadores (Hobbs & Mooney 1991, 1995).

El proceso de invasi n requiere de dos etapas esenciales: el transporte de los organismos al nuevo sitio (Mack 2000; Williamson 1996) y el establecimiento y crecimiento poblacional de las especies invasoras en el nuevo sitio (Veltman 1996). Los pastizales estudiados en esta tesis se encuentran sumergidos en una matriz agr cola, de manera que existe una elevada presi n de prop gulos de especies ex ticas en todos ellos. Las diferentes

caracter sticas estructurales le conferir an al pastizal relicto una importante resistencia a la invasi n, impidiendo el crecimiento poblacional de las especies ex ticas. Datos de la literatura reciente se alan que la competencia es el factor que m s contribuye a la resistencia bi tica de las comunidades (Levine *et al.* 2004). En este sentido, las caracter sticas de la comunidad del pajonal, dominado por *P. quadrifarium*, tales como la altura del canopeo, la abundante cantidad de biomasa muerta acumulada, etc., le ofrecer an mayor resistencia a la invasi n. La habilidad de *P. quadrifarium*, de mantener un importante crecimiento de macollos j venes en condiciones de muy baja disponibilidad de PAR, como se observ  para otras gram neas C4 dominantes de praderas altas (Svejcar 1990), explicar a la dominancia de esta especie en estos pastizales pampeanos (Laterra *et al.* 2003). Un factor que no fue tenido en cuenta en esta tesis, es la presencia de enemigos naturales en el pastizal relicto, como pat genos y par sitos generalistas, que en algunos sistemas confieren resistencia a la invasi n (Keane & Crawley 2002). Por otro lado, la presi n de prop gulos a partir del banco de semillas en las comunidades estudiadas en esta tesis, no es la misma. Tanto los pastizales sucesionales como el relicto poseen un importante banco de semillas de especies ex ticas, aunque el porcentaje es mayor en los sucesionales (D'Angela *et al.* 1988), mientras que el relicto posee un mayor porcentaje de especies nativas (ver Ap ndice). Esto tambi n ser a una consecuencia de la gran resistencia de este pastizal a ser invadido en forma persistente.

5.3 Implicancias para el manejo y conservaci n de pastizales pampeanos

La preservaci n de las comunidades naturales ha tradicionalmente considerado la protecci n de las mismas frente a los disturbios f sicos. Sin embargo, muchas especies nativas son dependientes de los disturbios para su regeneraci n y/o expansi n (Hobbs & Huenneke 1992; Collins *et al.* 1998; Chaneton 2006). Los estudios realizados en esta tesis demuestran el papel de los armadillos y del fuego en el mantenimiento de un grupo de dicotiled neas nativas y tambi n de algunas gram neas nativas, propensas a desaparecer por efecto de la competencia en pastizales maduros y durante la sucesi n secundaria. La evoluci n de los pastizales pampeanos bajo la presi n de disturbios peque os, frecuentes, pero de baja intensidad, y quiz s de disturbios abi ticos espor dicos pero de alta intensidad (D'Angela *et al.* 1988), ser a consistente con la respuesta de la flora nativa a los disturbios observados en este

trabajo. Es necesario profundizar en el estudio de las interacciones entre los disturbios de armadillos con otros factores para comprender mejor cuales son los mecanismos y factores que desplazan la comunidad hacia un grupo u otro, sobre todo en lo que se refiere a las gram neas.

En muchos pastizales se suele utilizar a las quemas prescriptas como una herramienta de manejo para la restauraci n de las comunidades vegetales (Cowling *et al.* 1986). En particular, para la restauraci n del pastizal post-agr cola, un solo evento de quema invernal, no parecer a ser una herramienta eficaz en promover la abundancia de gram neas nativas. Otros trabajos realizados en pastizales han mostrado que quemas anuales favorecen los pastos perennes de estaci n c lida y reducen a las dicotiled neas (Abrams *et al.* 1986; Knapp *et al.* 1998). C mo afectar a la ocurrencia de quemas frecuentes en estos pastizales post-agr colas, es una pregunta interesante a responder que probablemente dar a mayor informaci n para ser utilizada en proyectos de restauraci n de pastizales semi-naturales.

Los resultados hallados en el pastizal relicto apoyan la idea de considerar al fuego como parte del ambiente de los pastizales (Hester & Hobbs 1992; Collins 1987; Collins & Steinauer 1998), aunque tambi n alertan sobre la lenta recuperaci n de la biomasa de *P. quadrifarium*. Si bien el  rea ocupada por esta especie se recuper  luego de cuatro a os, la gran cantidad de material muerto en pie que produce esta especie no se acumul  en la misma medida que en los controles no quemados. En este sentido habr a que indagar sobre cu l ser a el efecto de otro   varios eventos de quema sobre la persistencia de la estructura de la comunidad a m s largo plazo. Los trabajos realizados en pastizales similares de la Pampa Deprimida (Sakalauskas *et al.* 1996; Laterra *et al.* 2003) encontraron que la alta frecuencia de quemas invernales reduce la dominancia de *P. quadrifarium*, mientras que un solo evento de fuego produce un efecto positivo en la tasa de crecimiento del n mero de macollos. Estos trabajos tambi n determinaron que la alta frecuencia de quemas favorecen a un grupo de gram neas subordinadas (mayormente *Stipa* spp.) y a una leguminosa ex tica, *Lotus glaber*; mientras que las quemas con frecuencia media o baja favorecen a los cardos (*C. vulgare* y *C. acanthoides*). Este punto merece especial atenci n (Laterra *et al.* 2003), ya que mientras que *L. glaber* es una leguminosa con importante valor forrajero (Montes 1998) los cardos son considerados malezas (Forcella & Randall 1994; Feldman & Lewis 1990). Estos diferentes

patrones de colonizaci n de acuerdo a la frecuencias de fuegos invernales-primaverales estar an relacionados con las estrategias de dispersi n y colonizaci n de las especies as  como tambi n con la configuraci n espacial del fuego y el r gimen de pastoreo (Latterra & Solbrig 2001, Latterra *et al.* 2003) y con la competencia inter-espec fica entre *L. glaber* y los cardos (Ortega & Latterra 2003).

La conservaci n de los sistemas naturales depende de nuestra habilidad para comprender el proceso de invasi n y encontrar las v as para prevenirlo. La conservaci n de los ‘pajonales’ de *P. quadrifarium* es de suma importancia por su similaridad con los pastizales originales de la zona y su papel como refugios de aves y peque os mam feros (Comparatore *et al.* 1996). La continua transformaci n antropog nica de estos pajonales puros en un mosaico de dos fases (Latterra *et al.* 1994), conduce a importantes cambios en la comunidad de vertebrados (Comparatore *et al.* 1996; Isaach & Mart nez 2001) y aunque se ha sugerido la necesidad de conservar estos ambientes, hasta el presente no existen  reas protegidas (Bertonatti & Corcuera 2000). Por otro lado, en agroecosistemas como la Pampa Interior, es necesario incorporar la respuesta de pastizales post-agr colas a los disturbios en los modelos conceptuales sobre los que podr an apoyarse los esfuerzos de conservaci n, ya que representan un componente conspicuo de estos paisajes profundamente modificados por la actividad antr pica.

Apéndice

Estudio del banco de semillas del pastizal

Objetivo

Se realizó un análisis del banco de semillas ‘germinable’ en el pastizal relicto y sucesional estudiado en los capítulos II y III de esta tesis. El objetivo de este estudio fue determinar la contribución del banco de semillas germinable en el proceso de recuperación de los disturbios e indagar acerca de la presencia ó ausencia de los distintos grupos funcionales en el mismo.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó en diciembre de 2003, en áreas no disturbadas de cada pastizal, localizadas entre las parcelas experimentales donde se aplicaron los disturbios de fuego y armadillo. En cada pastizal, se extrajeron muestras de suelo en 20 estaciones ubicadas al azar a lo largo de una transección de ~200 m de largo. En cada estación se extrajeron dos muestras de suelo de 6 cm de diámetro x 15 cm de profundidad, las cuales fueron mezcladas en una muestra compuesta. Cada muestra fue dividida en 2 bandejas de plástico de 15 x 20 cm de área x 3 cm de profundidad.

Las muestras se incubaron durante 8 meses en un invernáculo no climatizado, por lo que las mismas estuvieron expuestas a fluctuaciones naturales de luz y temperatura. Las bandejas fueron regadas frecuentemente. Cada 3 ó 4 aproximadamente días se registró el número de plántulas emergidas de cada bandeja y se las identificó a nivel de especie; las plántulas fueron removidas inmediatamente. Cuando la identificación ‘in situ’ no fue posible, las plántulas fueron transplanta a macetas individuales y cultivadas hasta que fueran fácilmente identificables. El proceso de incubación finalizó en agosto de 2004, momento en que se consideró ‘agotado’ el banco de semillas germinable, bajo las condiciones de estudio. Las plántulas emergidas a partir de las dos submuestras (bandejas) de cada estación de muestreo fueron sumadas y el número total promedio ($n = 20$) fue expresado en plántulas por m^2 para cada grupo funcional por separado.

Resultados y Discusión

El pastizal relicto presentó un número elevado de semillas germinables de especies dicotiledóneas nativas. Las especies más importantes de este grupo fueron *Conyza bonariensis*, *Gamochaeta spicata* y *Verbena intermedia*. El tamaño del banco de semillas germinable de dicotiledóneas exóticas fue casi la mitad del estimado para las dicotiledóneas nativas. Las exóticas más abundantes fueron *Carduus acanthoides*, *Hypochaeris radicata*, *Trifolium repens*, *Medicago lupulina* y *Cirsium vulgare*. En general, el tamaño del banco de las gramíneas fue mucho más pequeño y no difirió apreciablemente entre nativas y exóticas. Las gramíneas nativas más importantes fueron *Bromus catharticus* y *Setaria geniculata*; mientras que entre las exóticas dominaron *Festuca arundinacea* y *Digitaria sanguinalis*.

En el pastizal post-agrícola, los grupos mejor representados en el banco germinable fueron las dicotiledóneas exóticas y nativas, en proporciones similares. Las principales dicotiledóneas nativas fueron *C. bonariensis*, *Coronopus didymus* y *Solanum pilcomayense*. Las dicotiledóneas exóticas más abundantes fueron *C. acanthoides*, *Ammi majus*, *Verónica arvensis* y *Hirschfeldia incana*. El banco de semillas germinables de las gramíneas fue escaso al igual que en el pastizal relicto. Las principales gramíneas nativas fueron *B. catharticus* y *S. geniculata* y las principales exóticas fueron *Lolium multiflorum*, *S. halepense* y *D. sanguinalis*. En general, en ambos pastizales el banco germinable estuvo dominado por especies anuales (Fig. A1).

El pastizal relicto presentó un banco de semillas pobre en gramíneas nativas, grupo dominante del mismo. Esto sugiere que la principal estrategia reproductiva de *P. quadrifarium* en este pastizal es de forma vegetativa y no sexual. El gran número de dicotiledóneas nativas presentes en el banco, sugiere que parte de la colonización de las mismas en los sitios quemados observados en el capítulo III proviene del mismo, y que este se encuentra suprimido en ausencia de disturbios. En el pastizal post-agrícola el gran número de plántulas de dicotiledóneas exóticas provenientes del banco de semillas concuerda con el pico de emergencia observado de este grupo en los sitios disturbados. Por ejemplo, *C. acanthoides*, una de las especies que se benefició con los disturbios presentó un importante número de semillas en el banco. Por otro lado, el aumento transitorio de la cobertura de gramíneas exóticas observado en el capítulo III, seguramente provenga del crecimiento

vegetativo de las gramíneas dominantes, aunque parte también, podría provenir del escaso banco de semillas de este grupo. Las especies dominantes en este pastizal, también lo son en el banco de semillas (e.g. *C. acanthoides*, *L. multiflorum*, *S. halepense*), sugiriendo que éste juega un papel importante en la dinámica del mismo.

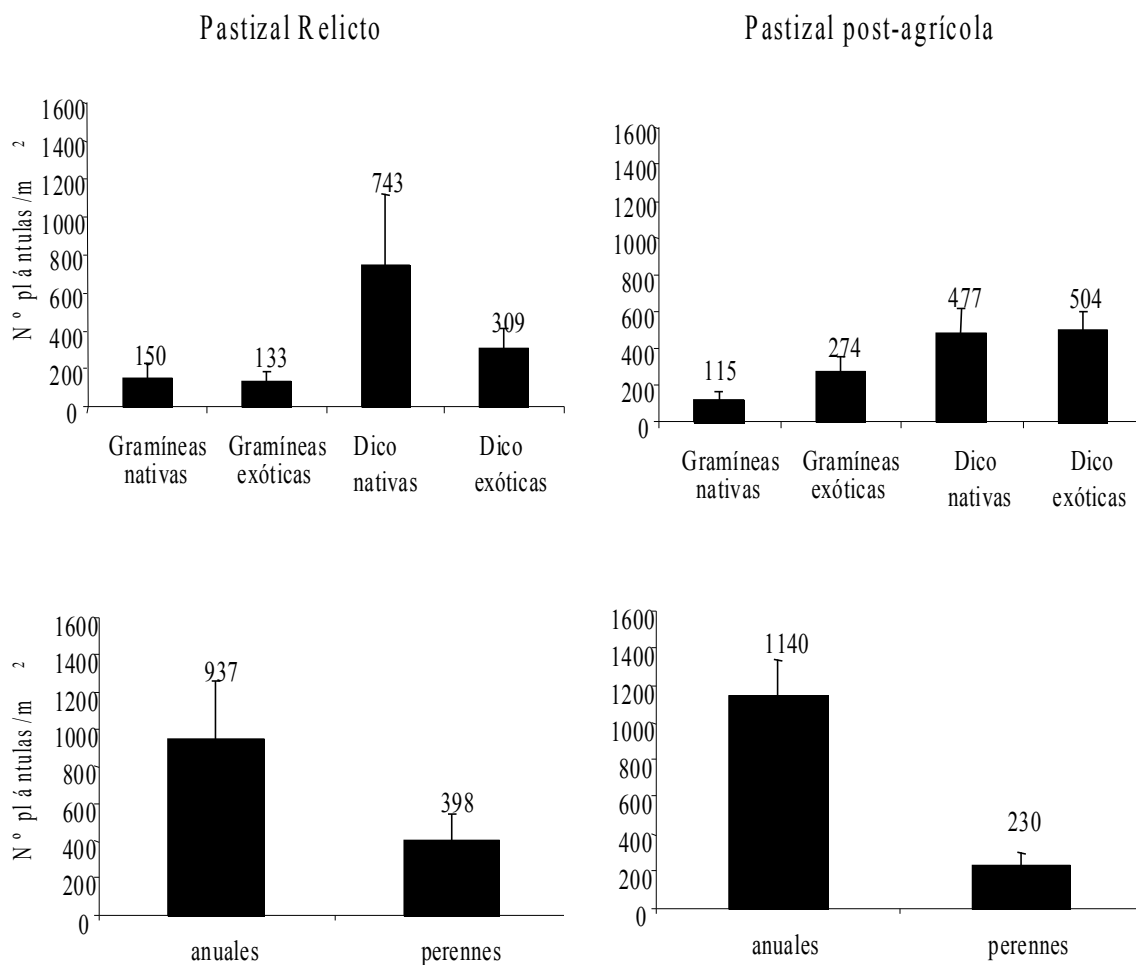


Figura A. 1 Número de plántulas germinadas a partir del banco de semillas del pastizal relicto y del post-agrícola. Los datos representan la media del número de plántulas por muestra (\pm error estándar).

Referencias

- Aarssen, L.W. 1983. Ecological combining ability and competitive combining ability in plants: toward a general evolutionary theory of coexistence in system of competition. *American Naturalist* 122: 707-731.
- Abba, A.M.; Udrizar, D.E. & Vizcaíno, S.F. 2005. Distribution and use of burrows and tunnels of *Chaetrophactus villosus* (Mammalia, Xenarthra) in the eastern Argentinean Pampas. *Acta Theriologica* 50 (1): 115-124.
- Abrams M. D. A. K. Knapp L. C. Hulbert 1986 A ten-year record of aboveground biomass in a Kansas (USA) tallgrass prairie: effects of fire and topographic position. *American Journal of Botany* 73: 1509-1515.
- Abrams, P.A. 1988. Resource productivity-consumer species diversity: simple models of competition in spatially heterogeneous environments. *Ecology* 69: 1418-1433.
- Alpert, P.; Bone, E. & Holzapfel, C. 2000. Invasiveness, invisibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematic* 3: 52-56.
- Archer, S.; Garrett, M. G. & Detling, J. K. 1987. Rates of vegetation change associated with prairie dog (*Cynomys ludovicianus*) grazing in North American mixed-grass prairie. *Vegetatio* 72:159.
- Archer, S. 1989. Have southern Texas savannas been converted to woodlands in recent history? *American Naturalist* 134: 545-61.
- Archer, S. 1995. Tree-grass dynamics in a *Prosopis*-thornscrub savanna parkland: Reconstructing the past and predicting the future. *Ecoscience* 2: 83-99.
- Armesto, J. J. & Pickett, S. T. A. 1985. Experiments on Disturbance in Old-Field Plant Communities: Impact on Species Richness and Abundance. *Ecology* 66: 230-240.
- Baldi, G. 2002. Fragmentación del paisaje en la región de los pastizales del Río de la Plata: una cuantificación espacial mediante el uso de imágenes LANDSAT TM. Tesis. Universidad de Buenos Aires. Argentina. 79 pp.

- Baldwin, A.H. & Mendelssohn, I.A. 1998. Effects of salinity and water level on coastal marshes: an experimental test of disturbances as a catalyst for vegetation change. *Aquatic Botany* 61: 255-268.
- Bartha, S. 2001. Spatial relationships between plant litter, gopher disturbances and vegetation at different stages of old-field succession. *Applied Vegetation Science*, 4: 53-62.
- Bartlett, H. H. 1955. *Fire in Relation to Primitive Agriculture and Grazing in the Tropics*, University of Michigan Botanical Gardens, Ann Arbor, Michigan, 570 pp.
- Belsky, A.J. 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities, *J. Veg. Sci.* 3:187–200.
- Belsky, A.J. 1992. Effects of trees on nutritional quality of understory gramineous forage in tropical savanna, *Trop. Grasslands* 26: 12–20.
- Bertonatti, C. & Corcuera, J. 2000. *Situación ambiental Argentina 2000*.
- Bilbao, B.; Braithwaite, R. W.; Dall'Aglio, C.; Moreira, A.; Oliveira, P.E.; Ribeiro, J.F. & Stott, P.A. 1995. Biodiversity, fire and herbivory in Tropical Savannas. In: *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes. A Global Perspective*, (eds, Solbrig, O.T.; Medina, E. & Silvia, J.F.) pp: 197-203. Springer Verlag, Hardelberg.
- Bilenca, D. & Miñarro, F. 2004. Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal (AVPs) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil. *Fundación Vida Silvestre Argentina*.
- Biswell, H. H. 1972. Fire ecology of the ponderosa grassland. *Proceedings of the 12th Annual Tall Timbers Fire Ecology Conference*, pp. 69-96
- Black, J.M.; Deerenberg C. & Owen, M. 1991. Foraging behaviour and site selection of barnacle geese *Branta leucopsis* in a traditional and newly colonised spring staging habitat, *Ardea* 79.
- Blydenstein, J. 1967. Tropical savanna vegetation of the Llanos of Colombia. *Ecology* 48, 1-15.
- Boeken, B.; Shachak, M.; Gutterman, Y. & Brand, S. 1995. Patchiness and disturbances: plant community responses to porcupine diggings in the central Negev. *Ecography* 18: 410-422.

- Boeken, B.; Lipchin, C.; Gutterman, Y. & Van Rooyen, N. 1998. Annual plant community responses to density of small-scale soil disturbances in the Negev Desert of Israel. *Oecologia* 114: 106-117.
- Bolkovic, M. & Ghera, C. M. 1999. Variables que influyen en la presencia de rastros de peludo (*Chaetophractus villosus*) en lotes agropecuarios de la pampa interior". XIX Reunión Argentina de Ecología, Tucumán.
- Bond, W.J. & van Wilgen, B.W. 1996. Fire and Plants. Population and Community Biology series, Chapman & Hall, London, 263 pp.
- Branch, L.C.; Pessino, M. & Villarreal, D. 1996. Response of pumas to a population decline of the plains vizcacha. *J. Mammal.* 77: 1132–1140.
- Bruce, K.A.; Cameron, G.N.; & Harcombe, P.A. 1995 Initiation of a new woodland type on the Texas coastal prairie by the Chinese tallow tree (*Sapium sebiferum* (L.) Roxb). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 122: 215-225.
- Bullock, J. M.; Franklin, J.; Stevenson, M. J.; Silvertown, J; Coulson. S. J.; Gregory, S. J & Tofts, R. 2001. A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology* 38 Page 253.
- Bunnell, F. 1995. Forest-dwelling fauna and natural fire regimes in British Columbia: patterns and implications for conservation. *Conservation Biology*: 9, 636-644.
- Burke, M. J. W. & Grime, J. P. 1996. An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* 77: 776-790.
- Byers, J. E. 2002. Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos* 97: 449-458.
- Cabrera, A. & Yepes, J. 1940. Mamíferos Sudamericanos, Compañía Argentina de Editores, Buenos Aires.
- Cabrera, A.L. 1963. Flora de la Provincia de Buenos Aires. INTA. Colección científica. Buenos Aires.
- Campos, C.M. 1997. Utilización de recursos alimentarios por mamíferos medianos y pequeños del Desierto del Monte. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, U.N.C., Argentina.

- Campos, C.; Ojeda, R.; Monge, S. & Dacar, M. 2001. Utilization of food resources by small and medium-sized mammals in the Monte desert biome, Argentina. *Australian Ecology* 26: 142–149
- Casanave, E. B.; Garcia Samartino, L. & Affanni, J. M. 1995. Bradycardia in armadillos experimentally covered with soil. *Arch Physiol Biochem.* 103(1):51-53.
- Cauhépé M.A. & Laterra P. 1998. Manejo de pajonales de paja colorada basado en estudios ecológicos. Boletín Técnico N° 145. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Estación Experimental Agropecuaria Balcarce.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariates analyses of changes in community structure. *Austral Journal of Ecology* 18: 117-143.
- Collins, S. L. & Barber, S. C. 1985. Effects of disturbances on diversity in a mixed-grass prairie. *Vegetatio* 64: 87-94.
- Collins, S. L. 1987. Interaction of disturbances in a tallgrass prairie: a field experiment. *Ecology* 68:1243-1250.
- Collins, S.L. & Steinauer, E.M. 1998. Disturbance, diversity, and species interactions in tallgrass prairie. In: Knapp, A.K.; Briggs, J.M.; Hartnett, D.C. & Collins, S.L. 1987, *Grassland dynamics: Long-term ecological research in tallgrass prairie*, New York & Oxford, Oxford University Press, pp. 140-156.
- Collins, S.L.; Knapp, A.K.; Briggs, J.M., Blair, J.M. & Steinauer, E.M. 1998. Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. *Science*, 280, 745–747.
- Comparatore, V. M.; Martínez, M. M.; Vasallo, A. I.; Barg, M. & Isacch, J. P. 1996. Abundancia y relaciones con el hábitat de aves y mamíferos en pastizales de *Paspalum quadrifarium* (paja colorada) manejados con fuego (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Interciencia* 21: 228-237.
- Connell, J. H. & Slatyer, R. O. 1977. Mechanism of Succession in Natural Communities and their Role in Community Stability and Organization. *The American Naturalist* 111(982): 1119-1144.

- Connell, J.H. & Sousa, W.P. 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *American Naturalist* 121, 789-824.
- Connell, J. H.; T. P. Hughes; & C. C. Wallace. 1997. A 30-years study of coral abundance, recruitment, and disturbance at several scales in space and time. *Ecological Monographs* 67:461-488.
- Constanza, R.; d'Arge, R.; de Groot, R.; Farber, S.; Grasso, M.; Hannon, B.; Limburg, K.; Naeem, S.; O'Neill, R.V.; Paruelo, J.M.; Raskin, R.G.; Sutton, & van den Belt, M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253–260.
- Contreras, L.C.; & Gutiérrez, J.R. 1991. Effects of the subterranean herbivorous rodent *Spalacopus cyanus* on the herbaceous vegetation in arid coastal Chile. *Oecologia* 87: 106–109.
- Cowling, K., Stoneman, P. & Cubbin, J. 1986. *Mergers and Economic Performance*, Cambridge University Press: Cambridge.
- Crawley, M.J. 1987. The population biology of invaders. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 314:711-731.
- Crawley, M.J. 1992. Seed predators and plant population dynamics. In: M. Fenner (Ed.), *Seeds, the ecology of regeneration in plant communities*, CAB International, Wallingford, pp. 157–192.
- Chaneton, E. J. & Facelli, J.M. 1988. Floristic changes induced by flooding on grazed and ungrazed grasslands in Argentina. *J. Range Manage* 41: 495-499.
- Chaneton, E.J. & Facelli, J.M. 1991. Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio* 93: 143-55.
- Chaneton, E. J.; Facelli, J. M. & León, R. J. C. 1992. Role of litter accumulation and seed availability in a early succession replacement sequence. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 73: 136.
- Chaneton, E. J. & Lavado, R. S. 1996. Soil nutrients and salinity alter long-term grazing exclusion in a Flooding Pampa grassland. *Journal of Range Management* 49: 182-187.

- Chaneton, E.J.; Omacini, M.; Trebino, H.J. & León, R. J. C. 2001. Disturbios, dominancia y diversidad de especies nativas y exóticas en pastizales pampeanos húmedos. *Anales Acad. Nac. De Cs. Ex., Fís. Y Nat.* 53: 121-140.
- Chaneton, J.E., Perelman, S.B., Omacini, M. & León, R.J.C. 2002. Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions* 4: 7-24.
- Chaneton, E.J., Mazia, C.N., Machera, M., Uchitel, A. & Ghera, C.M. 2004. Establishment of Honey Locusts (*Gleditsia triacanthos*) in Burned Pampean Grasslands. *Weed Technology* 18: 1325-1329.
- Chaneton E. J.; Perelman S. B. & León, R. J. C. 2005. Floristic heterogeneity of flooding Pampa grasslands: a multi-scale analysis. *Plant Biosystems* 39, 3: 245-254.
- D'Angela, E, Facelli, J.M. & Jacobo, E. 1988. The role of the soil seed bank on the early stages of a post agricultural succession in the Inland Pampa, Argentina. *Vegetatio* 74: 39-45.
- D'Antonio, C.M. & Vitousek P.M. 1992 Biological invasion by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematic* 23: 63-87.
- D'Antonio, C.M. 1993. Mechanisms controlling invasion of coastal plant communities by the alien succulent *Carpobrotus edulis*. *Ecology*, 74, 83-95.
- D'Antonio, C. M.; Dudley, T.L. & Mack, M. 1999. Disturbance and biological invasions: direct effects and feedbacks. In: L.R. Walker (ed.), *Ecosystems of the World No. 16: Ecosystems of Disturbed Ground*, Elsevier, Amsterdam, pp. 413-452.
- D'Antonio, C. M . 2000. Fire, plant invasions, and global changes. In: Mooney H.A. & Hobbs R.J. (eds), *Invasive species in a changing world*, Island Press, Washington DC, pp 65-94.
- D'Antonio, C.; Meyerson, L.A. & Denslow, J. 2001. Exotic species and conservation. In: M.E. Soulé and G.H. Orians (editors), *Conservation Biology: Research Priorities for the Next Decade*, Island Press, Washington, DC, pp. 159–180.
- D'Angela, E.; León, R.J.C. & Facelli, J.M. 1986. Pioneer stages in a secondary succession of a Pampean Subhumid grassland.
- Darwin, C. 1859. *Origin of Species*. New American Library, New York.

- Darwin, Francis (editor) 1898. *The Life and Letters of Charles Darwin*. New York: D. Appleton and Co. (2 volumes).
- Daubenmire, R. 1968. The ecology of fire in grasslands. *Advances in Ecology Research* 5: 209-266.
- Davis, M.A.; Grime J.P. & Thompson, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534.
- Denslow J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12 (Suppl.): 47-55.
- Denslow, J.S. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. In: Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds), *The ecology of natural disturbances and patch dynamics*, Academic Press, Orlando, Fl., pp 307-323.
- Deregibus, V.A., Casal, J.J., Jacobo, E.J., Gibson, D., Kauffman, M. & Rodriguez, A.M., 1994. Evidence that heavy grazing may promote the germination of *Lolium multiflorum* seeds via phytochrome-mediated perception of high red/far red ratios. *Functional Ecology*. 8: 536–542.
- Desimone, S.A. 1999. Shrub seedling recruitment in unburned Californian coastal sage scrub and adjacent grassland. *Ecology*, 80, 2018-2032.
- Doren, R. F. & Whiteaker, L. D. 1990. Effects of fire size on different size individuals of *Schinus terebinthifolius*. *Natural Areas Journal* 10: 107-113.
- Drake, J.A.; Mooney, H.A.; di Castri, F.; Groves, R.H.; Kruger, F.J.; Rejmánek, M. & Williamson, M. 1989. *Biological invasions: a global perspective*. J. Wiley & Sons, Chichester, 525 pp.
- Egler, F.E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old field vegetation development. *Vegetatio* 4: 412-417.
- Elton, J. 1958. *The Ecology of Invasions by animals and plant*. Methuen. Londres Drake et al (1989). *Biological Invasions: A Global Perspective*. Drake et. al. Edit Scope 37.
- Eriksson, O. 1993. The species-pool hypothesis and plant species diversity. *Oikos* 68: 371-374.
- Ettema, C.H. & Wardle, D.A. 2002. Spatial soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 17: 177-183.

- Ewel, J.J. 1986. Designing agricultural ecosystems for the humid tropics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 245–271.
- Facelli 1987. Diversity changes during pioneer stages in a subhumid Pampean grassland succession. *Am. Midl. Nat.* 117: 17-25
- Facelli, J.M., Montero, C.M. & Leon, R.J.C. 1988. Effect of different disturbance regimen on seminatural grasslands from the subhumid Pampa. *Flora* 180: 241-249.
- Facelli, J. M.; León, R. J. C. & Deregibus, V. A. 1989. Community structure in grazed and ungrazed grassland sites in the Flooding Pampa, Argentina. *Am. Midl. Nat.* 121: 17-25.
- Facelli, M.A. & Pickett, S.T. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review*, 57, 1-32.
- Feldman, S. R. & Lewis, J. P. 1990. Output and dispersal propagules of *Cardus acanthoides* L. *Weed Research* 30: 161-169.
- Feldman, S.R. & Lewis, J.P. 2005. Effects of fire on the structure and diversity of a *Spartina argentinensis* tall grassland. *Applied Vegetation Science* 8: 77-84.
- Forcella, F. & Harvey, P.J. 1983. Final distribution is related to rate of spread in alien weeds. *Weed. Res* 25:181-91.
- Forcella, F. & Randall, J. M. 1994. Biology of bull thistle, *Cirsium vulgare* (Savi) Tenore. *Rev. Weed Science* 6: 29-50.
- Foster, B.L. & Gross, K.L. 1998. Species richness in a successional grassland: effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology* 79: 2593–2602.
- Foster, J. & Gaines, M. S. 1991. The effects of a successional habitat mosaic on a small mammal community. *Ecology* 72:1358-1373
- Frost, P.G.H. & Robertson, F. 1985. The ecological effects of fire in savannas. In: Walker, B.H. (ed.), *Determinants of Tropical Savannas*, IRL Press, Oxford, pp. 93-140. Fundación Vida Silvestre pg 391. Buenos Aires
- Galliari, C.A.; Berman, W.D.; & Goin, F.J. 1991. Situación ambiental de la provincia de Buenos Aires. Recursos y rasgos naturales en la evaluación ambiental. *Mamíferos CIC*. Año 1, 5: 3-35.

- Garbulsky, M.F. & Paruelo, J.M. 2004. Remote sensing of protected areas to derive baseline vegetation functioning characteristics. *Journal of Vegetation Science* 15:
- Ghersa, C.M. & León, R.J.C. 1999. Successional changes in agroecosystems of the rolling pampa. In: L. R. Walker (Ed.) *Ecosystems of disturbed ground*, Elsevier, pp. 487-502.
- Ghersa, C.M. & León, R.J.C. 1999. Landscape changes induced by human activities in the rolling pampas grassland. *People and Rangelands Building the Future. Proceedings of VI International Rangeland Congress* 2: 624-628.
- Ghersa, C.M.; Martínez-Ghersa, M. A. & Suárez, S. 1996. Spatial and temporal patterns of weeds invasions: Implications for weed management and crop yield, p. 41-47. In: H. Brown, G.W. Cussans, M.D.Devine, S.O. Duke, C.Fernandez-Quintanilla, A. Helweg, R.E.Labrada, M.Landes, P.Kudsk and J.C.Streibig (ed.) *Proceedings. Second International Weed Control Congress. Copenhagen, Denmark.*
- Ghersa, C.M.; de la Fuente, E.; Suarez, S; & León R.J.C. 2001. Woody species invasion in the Rolling Pampa grasslands, Argentina. *Agriculture Ecosystems and Environment* 88: 271-278.
- Gibson, D. J. & Hulbert, L. C. 1987. Effects of fire, topography and year-to-year climatic variation on species composition in tallgrass prairie. *Journal Plant Ecology* 72 (3): 175-185.
- Gibson, D.J. 1989. Effects of animal disturbance on tallgrass prairie vegetation. *Am. Midl. Nat.* 121: 144-154.
- Glover, P.E. 1971. Nature, wildfire, and the habitat whit a discussion on fire and others influences. *Proceedings of 11th Annual Tall Timbers Fire Ecology Conference*, pp. 319-336
- Goldberg, D.E. & Werner, P. 1983. Equivalence of competitors in plant communities: a null hypothesis and a field approach. *Amer. J. Bot.* 70: 1098-1104.
- Goldberg, D.E. & Werner, P. 1984. The effects of size of opening in vegetation and litter cover on seedling establishment of goldenrods (*Solidago* spp.). *Oecologia* 60:149-155.

- Goldberg, D. & Gross, K.L. 1988. Disturbances regimes of midsuccessional old-field. *Ecology*, 69: 1677-1688.
- Gómez-García, D.; Giannoni, S.M.; Reiné, R; & Borghi, C.E. 1999. Movements of seeds by the burrowing activity of mole-voles in the Spanish Pyrenees. *Artic, Antarctic, and Alpine Research*, 31: 407-411.
- Greig-Smith, P. 1988. *Quantitative Plant Ecology*. Third edition. Oxford. Blackwell Scientific Publications, 359 pp.
- Grenney, W.J.; Bella, D.A.; & Curl, C.J. 1973. A theoretical approach to interespecific competition in phytoplankton communities. *American Naturalist* 107: 405-425.
- Grice, A.C. 1997. Post-fire regrowth and survival of the invasive tropical shrubs *Cryptostegia grandiflora* and *Ziziphus mauritiana*. *Australian Journal of Ecology* 22: 49-55.
- Grime, J.P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetatio. *Nature* 242: 344-347.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Nat.* 111: 1169-1195.
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. J. Wiley, New York, USA.
- Gross, K.L. & Werner, P.A. 1982. Colonizing abilities of 'biennial' plant species in relation to ground cover: implication for their distributions in a successional sere. *Ecology* 63: 921-931.
- Grubb, A. 1977. The Maintenance of species-richness in plant communities. The importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52:107-145.
- Gutterman, Y. & Herr, N. 1981. Influences of porcupine (*Hystrix indica*) activity on the slopes of the northern Negev mountains-germination and vegetation renewal in different geomorphological types and slopes directions. *Oecologia* 51: 332-334.
- Hamilton, J.S.; Holzapfel, C.; & Mahall, B.E. 1999. Coexistence and interference between a native perennial grass and non-native annual grass in California. *Oecologia*, 121: 518-526.
- Hannah, L. Carr, J.L. & Lankerani, A. 1995. Human disturbance and natural habitat: a biome level analysis of a global data set. *Biodiversity and Conservation*, 4: 128-55.
- Hansell, M.H. 1993. The ecological impact of animal nests and burrows. *Functional Ecology* 7: 5-12.

- Hardin, E. D., & White, D. L. 1989. Rare vascular plant taxa associated with wiregrass (*Aristida stricta*) in the Southeastern United States. *Natural Areas Journal* 9:234-245
- Hare, R.C. 1961. Heat Effects on Living Plants. USDA, Forest Service, Southern Forest Experiment Station, Occasional paper 183.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plant. Academic Press, London.
- Hartshorn, G. S. 1978. Treefalls and tropical forest dynamics. In PB Tomlinson and MJ Zimmerman (Eds.). *Tropical trees as living systems*, pp. 617-638. Cambridge University Press, London.
- Hassan M. A. & West N.E. 1986. Dynamics of soil seed pools in burned and unburned sagebrush semideserts. *Ecology* 67: 269-272.
- Heady, H.F.; Bartolome, J.W.; Pitt, M.D.; Savelle, G.D.; & Stroud, M.C. 1992. California prairie. In: Coupland R.T. (ed), *Ecosystems of the World 8A, Natural Grasslands*, Elsevier, Amsterdam, pp 313-335.
- Hester, A.J. & Hobbs, R.J., 1992. Influence of fire and soil nutrients on native and non-native annuals at remnant vegetation edge in the Western Australian wheat belt. *Journal of Vegetation Science* 3: 101-108.
- Hobbs, R. J. & Mooney H. A. 1985. Community and population dynamics of serpentine grassland annuals in relation to gopher disturbance. *Oecologia (Berl.)* 67: 342-351.
- Hobbs, J. 1986. Overview of the TACITUS Project. CL, Vol. 12, No. 3.
- Hobbs, R.J. & Hobbs V.J. 1987. Gophers and grassland: a model of vegetation response to patchy soil disturbances. *Vegetatio*, 69, 141-146.
- Hobbs, R.J., & Atkins L. 1988. The effect of disturbance and nutrient addition on native and introduced annuals in the Western Australian wheat belt. *Australian Journal of Ecology* 13:171-179.
- Hobbs, R.J.; Gulmon, S.L.; Hobbs, V.J. & Mooney, H.A. 1988. Effects of fertilizer addition and subsequent gopher disturbances on a serpentine annual grassland community. *Oecologia* 75: 291-295.
- Hobbs, R.J. & Atkins, L. 1990. Fire related dynamics of a *Banksia* woodland in southwestern Western Australia. *Australian Journal of Botany* 38: 97-110.

- Hobbs, N.T.; Schimel, D.S.; Owensby, C.E.; & Ojima, D.S. 1991. Fire and grazing in the tallgrass prairie. Contingent effects on nitrogen budgets. *Ecology* 72: 74-82.
- Hobbs, R.J. & Mooney, H. 1991. Effects of rainfall variability and gopher disturbances on serpentine annual grassland dynamics. *Ecology* 72: 59-68.
- Hobbs, R.F.; Huenneke, L.F. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6: 324-337.
- Hobbs, R. J. & Mooney H. A. 1995. Spatial and temporal variability in California annual grassland: Results from a long-term study. *J. Veg. Sci.* 6(1): 43-56.
- Hoffman, W.A. 1996. The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *Journal of Ecology* 84: 383-393.
- Horn, H.S. & MacArthur, R.H. 1972. Competition among fugitive species in a harlequin environment. *Ecology* 53: 749-752.
- Howe, H. 1995. Succession and fire season in experimental prairie plantings. *Ecology* 76: 1917-25.
- Hulbert, L. C. 1986. Fire effects on tallgrass prairie. The Ninth North American Prairie Conference, North Dakota State University, Fargo, North Dakota, USA.
- Huntley, N. & Inouye, R. 1988. Pocket gophers in ecosystems: patterns and mechanisms. *BioScience* 38: 786-793.
- Huntly, N. & Reichman, O.J. 1994. Effects of subterranean mammalian herbivores on vegetation. *J. Mammal.* 75: 852-859
- Hurd, L. E.; Mellinger, M. V., Wolf, L. L. & McNaughton, S. J. 1971. Stability and diversity at three trophic levels in terrestrial successional ecosystems. *Science* 173:1134-1136.
- Huston, M.A. 1979. A general hypothesis of diversity. *American Naturalist* 113: 81-101.
- Huston, M.A. 1994. Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge, England, 708 pp.
- Inouye, R. S.; Huntly, N.J.; Tilman, D.; Tester, J.R.; Stillwell, M.A. & Zinnel K.C. 1987. Old-field succession on a Minnesota sand plain. *Ecology* 68: 12-26.
- Insausti, P. & Soriano, A. 1987. Efecto del anegamiento prolongado en un pastizal de la Depresión del salado (provincia de Buenos Aires-Argentina): Dinámica del pastizal en conjunto y de *Ambrosia tenuifolia*. *Darwinina* 28: 397-403.

- Insausti, P.; Soriano, A. & Sánchez, R. 1995. Invasión forzada de *Lotus tenuis* en un pastizal de la Pampa Deprimida, favorecida por la aplicación de un disturbio. XVII Reunión Argentina de Ecología. Mar del Plata.
- Insausti, P.; Chaneton, E. J. & Soriano, A. 1999. Flooding reverted grazing effects on plant community structure in mesocosms of lowland grassland. *Oikos* 84: 266- 278.
- Isaach, J. P. & Martínez, M. M. 2001. Estacionalidad y relaciones con la estructura del hábitat de la comunidad de aves de pastizales de paja colorada (*Paspalum quadrifarium*) manejados con fuego en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ornitol. Neotrop.* 12: 345-354.
- Johnson, R. W. & Purdie, R.W. 1981. The role of fire in the establishment and management of agricultural system. In : Gii, A. M.; Groves, R. H. and Noble, J. R., eds. Fire and the Australian biota. Canberra, Australia: Australia Academy of Science, pp. 497-548.
- Jones C.G.; Lawton, J.H. & Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373-386.
- Juan, V. F.; Monterroso, L.; Sacido, M. B. & Cauhépé, M. A. 2000. postburning legume seeding in the Flooding Pampas, Argentina. *Journal of Range Manage.* 53: 300-304.
- Jutila, H.M. & Grace, J.B. 2002. Effect of disturbances on germination and seedlings establishment in a coastal prairie grassland: a test of the competitive release hypothesis. *Journal of Ecology* 90, 291-302.
- Keane, R. M., & Crawley, M. J. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17:164–170.
- Kennedy
- Keely, J.E. & Fotheringham C.J. 1997. Trace gas emissions and smoke-induced seed germination. *Science*, 276, 1248-1250.
- Kenkel, N.C.; Derksen D.A.; Thomas A.G. & Watson P.R. 2002. Multivariate analysis in weed science research. *Weed Science* 50: 281-292.
- Kim, J.H. & DeWreede, R.E. 1996. Effects of size and season of disturbances on algal patch recovery in a rocky intertidal community. *Marine Ecology Progress Series* 133, 217-228.
- Knapp, A.K. & Seastedt, R. 1998. Introduction: grasslands, Kansa Prairie, and long-term ecological research. In: Knapp, A.K, Briggs, J.M., Hartnett, D.C. & Collins, S.L.

- (eds), *Grassland Dynamic: Long-term Ecology Research in Tall grass prairie*, Oxford Univ. Press, New York, USA, pp 3-18.
- Kolasa, J. 1989. Ecological systems in hierarchical perspective: breaks in community structure and others consequences. *Ecology* 70: 36-47.
- Kolb, A. 1999. Patterns of biological invasions in a California coastal grassland - the role of environmental stress. MSc Thesis, University of Massachusetts, Amherst.
- Kolb, A.; Alpert, P.; Enters, D.; & Holzapfel, C. 2002. Patterns of invasion within a grassland community. *Journal of Ecology* 90: 871-881.
- Kotanen, P.M. 1995. Responses of vegetation to a changing regime of disturbances: effects of feral pigs in a Californian coastal prairie. *Ecography* 18: 190-199.
- Kotanen, P.M. 1997. Effects of experimental soil disturbances on revegetation by natives and exotics in coastal Californian meadows. *Journal of Applied Ecology* 24: 631-644.
- Kotanen, P.M. 2004. Revegetation following soil disturbance and invasion in a Californian meadow: a 10-year history of recovery. *Biological Invasions* 6: 245-254.
- Kruskal, J. B. & Wish M. 1978. *Multidimensional Scaling*. Sage Publications, Beverly Hills, California.
- Lattera, P.; Ricci, L.; Vignolio, O.; & Fernandez, O. 1994. Efectos del fuego y del pastoreo sobre la regeneración por semillas de *Paspalum quadrifarium* en la Pampa Deprimida, Argentina. *Ecología Austral* 4: 101-109.
- Lattera, P.; Vignolio, O.R.; Hidalgo, L.G.; Fernandez, O.N.; Cahuépe, M.A. & Maceira N.O. 1998. Dinámica de pajonales de paja colorada (*Paspalum* spp) manejados con fuego y pastoreo en la Pampa Deprimida Argentina. *Ecotrópicos*, 11, 41-149.
- Lattera, P. & Bazzalo, M. 1999. Seed-to-seed allelopathic effects between two invaders of burned Pampa grasslands. *Weed Research* 39: 297-308.
- Lattera, P. & Solbrig, O. T. 2001. Dispersal strategies, spatial heterogeneity and colonization success in fire-managed grasslands. *Ecol.Model.* 139: 17-29.
- Lattera, P.; Vignolio, O.R; Linares, M.P.; Giaquinta, A. & Maceira, N 2003. Cumulative effects of fire on tussock pampas grassland. *Journal of Vegetation Science*, 14, 43-54.

- Lavorel, S.; Lepart, J.; Debussche, M.; Lebreton, J. -D. & Beffy, J. L. 1994. Small-scale disturbances and the maintenance of species diversity in Mediterranean old fields. *Oikos*, 70, 455-473.
- Leach, M.K. & Givnish, T.J. 1996. Ecological determinants of species loss in remnant prairies. *Science* 273:1555-1558
- León, R.J.C.; Rush, G.M. & Oesterheld, M. 1984. Pastizales pampeanos-impacto agropecuario. *Phytocoenologia* 12, 201-218.
- Lesica, P. & Cooper, S.V. 1999. Succession and disturbance in sandhills vegetation: Construction models for managing biological diversity. *Conservation Biology* 13: 293-302.
- Levin, S.A. & Paine, R.T. 1974. Disturbances, path formation, and community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 71: 2744-2747.
- Levine, J.M. & D'Antonio C.M. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invisibility. *Oikos* 87: 15-26.
- Levine, J.M. 2000. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science* 288: 852-854.
- Levine, J.M.; Adler, P.B.; & Yelenik, S.G. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7:975-989.
- Lewis, J.P.; Stofella, S.L.; Prado, D.E.; Pire, E.F.; Franceschi, E.A. & Carnevale, N.J. 1990b. Dynamics and development of floristic richness in the vegetation of a large depressed area of the great Chaco. *Flora* 184: 63-77.
- Lodge, D.M. 1993. Biological invasions: lessons from ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 133-136..
- Lonsdale, W.M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 50:1522-1536.
- Loucks, O.L. 1970. Evolution of diversity, efficiency and community stability. *American Zoologist* 10: 17-25.
- Lövei G.L. 1997. Global Change through invasion. *Nature* 388, 627-628.

- Lunt, I. D. 1990. Impact of an autumn fire on a long-grazed *Themeda triandra* (*Kangaroo grass*) grassland: implication for management of invaded, remnant vegetations. *Vict. Nat.* 107: 45-51.
- MacArthur, R.H. and Wilson, E.O., 1963, An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17, 373-387.
- MacArthur, R. H., Wilson E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MacDougall, A. 2005. Responses of diversity and invasibility to burning in a northern oak savanna. *Ecology* 86: 3354-3363.
- Mack, R.N. 1989. Temperate grasslands vulnerable to plant invasion: characteristics and consequences. *Biological Invasion: A Global perspective (SCOPE 37)* (eds J.A. Drake, H.A. Mooney, F. di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmánek & M. Williamson), pp. 155-179. John Wiley & Sons, Chichester.
- Mack, R.N. 1995. Understanding the processes of weed invasions: The influence of environmental stochasticity. In: Stirton, C. (ed.), *Weeds in a Changing World*. Symposium Proceedings No. 64, Brighton, U.K. British Crop Protection Council, pp 65-74.
- Mack R. N.; Simberloff D.; Lonsdale W.M.; Evans H.; Clout M. & Bazzaz F.A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10: 689–710.
- Mack, R.N. & Lonsdale W.M. 2001. Humans as global plant dispersers: getting more than we bargained for. *BioScience* 51:95-102.
- Mackey, R.L., & Currie, D.J. 2000. A re-examination of the expected effects of disturbance on diversity. *Oikos* 88:483-493.
- Marler, M.J.; Zabinski, C.A. & Callaway, R.M. 1999. Mycorrhizae indirectly enhance competitive effects of an invasive forb on native bunchgrass. *Ecology* 80: 1180–1186.
- Maron, J.L. & Connors, P.G. 1996. A native nitrogen-fixing shrub facilitates weed invasion. *Oecologia* 105: 302-312.

- Martinsen, G.D., Cushman, J.H. & Whitham, T.G. 1993. Impact of pocket gopher disturbance on plant species diversity in a shortgrass prairie community. *Oecologia* 83: 132–138.
- Massoia, E., 1970. Mamíferos que contribuyen a deteriorar suelos y pasturas en la República Argentina. *IDIA* 276: 14-17.
- Mazia, C. N.; Chaneton, E.J.; Ghersa, C. M. & León, R. J. C. 2001. Limits to tree species invasion in pampan grassland and forest plant communities. *Oecologia* 128:
- McCune, B. & Mefford, M.J. 1999. *Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 4.0. MJM Software, Gleneden Beach, Oregon.
- McDougall K.; Barlow, T.; & Appleby, M. 1994. Western basalt plain, Lake Omeo, Murray Valley riverine plains and the Wimmera. In: Mc. Dougall, K.L; & Kirkpatrick, J.B (eds.), *Conservation of Lowland Native Grassland in South-Eastern Australia*, World Wide Fund for Nature, Sydney, pp. 44-112..
- McIntyre, S. & Lavorel, S. 1994. Predicting the richness of native, rare, and exotic plants in response to habitat and disturbance variables across a variegated landscape. *Conservation Biology* 8: 521-531.
- McIntyre, S.; Laval, S. & Tremont, R. M. 1995. Plant lifehistory attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *J. Ecol.* 83: 31–44.
- Montes, L. 1998. *Lotus tenuis*. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 8: 367-376.
- Mooney, H.A., & Hobbs, R.J. 2000. *Invasive species in a changing world*. Island Press, Washington, D.C., 457 pp.
- Moore, C. T. 1972. *Man and fire in the central North American grassland 1535-1890: A documentary historical geography*. Ph.D. Thesis, University of California, Los Angeles.
- Morgan, J.W. 1998. Importance of Canopy Gaps for Recruitment of some Forbs in *Themeda triandra* dominated Grasslands in South-eastern Australia. *Australian Journal of Botany* 46: 609-627
- Morgan, J.W. 2001. Seedlings recruitment patterns over 4 years in an Australian perennial grassland community with different fire histories. *Journal of Ecology* 89:908-919.

- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons, Inc. New York, NY.
- Naeem, S.; Knops, J.M.H.; Tilman, D.; Howe, K.M.; Kennedy, T. & Gale, S. 2000. Plant diversity increases resistant to invasion in the absence of co-varying intrinsic factors. *Oikos* 91: 97-108.
- Naveh, Z. & Lieberman, A. 2001. Ecología de paisajes. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina. 571 pp.
- Nowak, R.M. 1999. Walker's Mammals of the world. 6th edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, M.D. Vol. 1: 1-642.
- O'Connor, T. G. 1991. Local extinction in perennial grassland: a life-history approach. *Am. Nat.* 137: 753-773.
- Oosterheld, M. & Sala, O.E. 1990. Effects of grazing on seedlings establishment: The role of seed and safe-site availability. *Journal of Vegetation Science* 1: 353-358.
- Oosterheld M., Loreti J., Semmartin M., Paruelo, J.M. 1999. Grazing, fire, and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. pp. 287-306. In: "Ecosystems of disturbed ground" L.R. Walker (ed). Series: Ecosystems of the World. Elsevier, Amsterdam, pp. 287-306.
- Omacini, M.; Chaneton, E.J.; León, R.J.C & Batista, W.B. 1995. Old-field successional dynamics on the Inland Pampa, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 6, 309-316.
- Ortega, E. & Laterra, P. 2003. Fire-induced colonization of a Flooding Pampa grassland by thistles. Remnant litter and interference effects. *Applied Vegetation Science* 6: 35-44.
- Ostfeld, R.S., Manson, R.H. & Canham, C.D. 1997. Effects of rodents on survival of tree seeds and seedlings invading old fields. *Ecology* 78: 1531-1542.
- Pacala, S.W. & Rees, M. 1998. Models suggesting field experiments to test two hypotheses explaining successional diversity. *Am. Nat.* 152: 729-737
- Paine, R. T., & S. A. Levin. 1981. Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological Mono-graphs* 51:145-178

- Palmer, M.W. & Maurer, T. 1997. Does diversity beget diversity? A case study of crops and weeds. *Journal of Vegetation Science* 8: 235-240.
- Parodi, L.R. 1942. ¿Por qué no existen bosques naturales en la llanura pampeana si los árboles crecen en ella cuando se los cultiva? *Revista Centro de Estudios Agronómicos* 30: 387-390.
- Parsons D.A. & Stohlgren T.J. 1989. Effects of varying fire regimes on annual grasslands in the Southern Sierra Nevada of California. *Madrono* 36, 154-168.
- Perelman, S.; Burkart, S.E. & León R.J.C. 2003. The role of a native tussock grass (*Paspalum quadrifarium* Lam.) in structuring plant communities in the Flooding Pampa grasslands, Argentina. *Biodiversity and Conservation* 12: 225-238.
- Petraitis, P.; Latham, R.E. & Niesenbaum, R.A. 1989. The maintenance of species diversity by disturbance. *Quarterly Review of Biology* 64: 393-418.
- Petraitis, P. & Latham, R.E. 1999. The importance of scale in testing the origins of alternative community states. *Ecology* 80: 429-442.
- Pickard, J., 1984. Exotic plants on Lord Howe Island: distribution in space and time—1853–1981. *J. Biogeogr.* 11:181–208.
- Pickett, S.T.A. & Thompson, J. M. 1978. Patch Dynamics and the Design of Nature Reserves. *Biological Conservation* 3: 27-37.
- Pickett, S.T.A. & P.S. White. 1985. Patch dynamics: a synthesis. In Pickett S.T.A & White, P.S. (eds.), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, Academic Press, New York, pp.371-384.
- Pickett, S. T. A. & Rogers, K. H.. 1997. Patch Dynamics: the transformation of landscape structure and function. Pages 103-127 in J. A. Bissonette, editor. *Wildlife and Landscape Ecology*. Springer, New York.
- Pickett, S.T.A. & Cadenasso, M.L. 1999. Patch dynamics and the ecology of disturbed ground. In: Walker. L.R. (ed.), *Ecosystems of the World 16: Ecosystems of Disturbed Ground*, Elsevier Science Publishers, Amsterdam, pp. 707-722.
- Platt, W.J. 1975. The colonization and formation of equilibrium plant species association on badger disturbances in a tall-grass prairie. *Ecological Monographs*, 45, 285-305.

- Platt, W.J. & Weis I.M. 1977. Resource partitioning and competition within a guild of fugitive prairie plants. *American Naturalist* 111: 479-513.
- Pollock, M. M. 1998. Plant species richness in riparian wetlands – a test of biodiversity theory. *Ecology* 79:94–105.
- Prieur-Richard, A.H.; Lavorel, S.; Grigulis, K. & Dos Santos, A. 2000. Plant community diversity and invasibility by exotics: the example of *Conyza bonariensis* and *C. canadiensis* invasion in Mediterranean annual old fields. *Ecology Letters* 3: 412-422.
- Quarin, C.L. & Lombardo, E.P. 1986. Niveles de ploidía y distribución geográfica de *Paspalum quadrifarium* (Gramineae). *Mendeliana* 7:101-107.
- Rapaport, E. H. 1996. The flora of Buenos Aires: low richness or mass extinction? *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 22: 217-242.
- Reichman, O.J.; Benedix, J.H. & Seastedt, T.R. 1993. Distinct animal –generated edge effects in a tallgrass prairie community. *Ecology*, 74, 1281-1285.
- Rejmanek, M. 1989. Invasibility of plant communities. In: Drake, J.A.; Di Castri, F. Groves, R.H.; Kruger, F.J.; Mooney, H.A.; Rejmanek, M. & Williamson, M.H. (eds.), *Ecology of Biological Invasion: a Global Perspective*, J. Wiley & Sons, Chichester, pp. 369-388.
- Richardson, D.M., Van Wilgen, B.W. & Mitchell, D.T. 1987. Aspects of the reproductive ecology of four Australian *Hakea* species (Proteaceae) in South Africa. *Oecologia* 71: 345-54
- Richardson, D.M.; Cowling, R.M. & Le Maitre, D.C. 1990. Assessing the risk of success in *Pinus* and *Banksia* in South African mountain fynbos. *Journal of Vegetation Science* 1:629-642.
- Richardson, D.M.; van Wilgen, B.W.; Higgins, S.I.; Trinder-Smith, T.H.; Cowling, R.M. & McKelly, D.H. 1996. Current and future threats to plant biodiversity on the Cape Peninsula, South Africa, *Biodiv. Conserv.* 5: 607–647.
- Richardson, D.M.; Allsopp, N.; D’Antonio, C.M.; Milton, S.J. & Rejmánek, M. 2000b. Plant invasions-the rike of mutualisms. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 75: 65-93.

- Richardson, D.M.; Bond, W.J.; Dean, W.R.J.; Higgins, S.I.; Midgley, G.F.; Milton, S.J.; Powrie, L.W.; Rutherford, M.C.; Samways, M.J. & Schulze, R.E. 2000. Invasive alien species and global changes: a South African perspective. In: Mooney H.A. & Hobbs, R.J. (eds), *Invasive Species in a Changing World*, Island Press, Washington, D.C, pp.303-349.
- Richardson, D.M.; Pysek, P.; Rejmánek, M.; Barbour, M.G.; Panetta, F.D.; West, C.J. & 2000a. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity & Distributions* 6: 93-107.
- Robinson, G.R.; Quinn, J. F. & Stanton, M. L. 1995. Invasibility of experimental habitat island in a California winter annual grassland. *Ecology* 76: 786-794.
- Rossi, R.E.; Mulla, D.J.; Journel, A.G. & Franz, E.H. 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs* 62: 277-314.
- Rossman, A.Y. 2001. A special issue on global movement of invasive plants and fungi. *BioScience* 51:93-94.
- Rusch, G.M. & Oesterheld, M. 1997. Relationship between productivity, species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos* 76: 519-526.
- Sala, O.E.; Oesterheld, M.; León, R.J.C & Soriano, A. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grassland of Argentina. *Vegetatio* 67: 27-32.
- Sala, O.E. & Paruelo, J.M. 1997. Ecosystem services in grasslands. In: G.C. Daily (Ed.). *Natures Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Part III. Services supplied by major biomes, Island Press, Washington, D.C, pp 237-252.
- Sala, O.E.; F.S. Chapin III, J.J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L.F. Huenneke, R.B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D.M. Lodge, H.A. Mooney, M. Oesterheld, N. Le Roy Poff, M.T. Sykes, B.H. Walker, M. Walker & D.H. Wall. 2000. Global bio-diversity scenarios for the year 2100, *Science* 287: 1770-1774.
- San José J.J & Farinas M.R. 1983. Changes in tree density and species composition in a protected *Trachypogon* savanna, Venezuela. *Ecology*, 64, 447-453.

- Shea, K.; & Chesson, P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions, *Trends in Ecology & Evolution* 17: 170–176.
- Sims, P.L. 1998. Grasslands. In: Barbour M.G. & Billings, W.D. (eds). *North American Terrestrial Vegetation*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 265-286.
- Smith, M.D. & Knapp, A. K. 2001. Size of the local species pool determines invisibility of a C₄-dominated grassland. *Oikos* 92: 55-61.
- Soriano, A.; León, R.J.C.; Sala, O.E, Lavado, V.A.; Deregibus, M.A.; Cahuépe, O.A, Scaglia, C.A.; Velázquez, C.A. & Lemcoff, J.H.1992. Río de la Plata Grasslands. In: R. T. Coupland (ed.), *Ecosystem of the world 8A, Natural Grasslands, Introduction and Western Hemisphere*, Elsevier.
- Sousa, W.P. 1979. Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity, *Ecology* 60: 1225–1239.
- Sousa, W.P. 1979. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monogr.* 49: 227–254.
- Sousa, W.P. 1980. The responses of a community to disturbance: the importance of successional age and species' life histories. *Oecologia* 45:72-81.
- Sousa, W.P. 1984. Disturbances and patch dynamics on rocky intertidal shores. In: Pickett, S.T.A. & White P.S. (eds.), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, pp 101-123.
- Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review Ecology and Systematics* 15: 353-391.
- Söyrinki, N. 1991. On the alien flora of the province of Buenos Aires, Argentina. *Annales Botanici Fennici* 28: 56-79.
- Steel, R.G.D. & Torrie, J.H. 1980. *Principles and Procedures of Statistics: A Biometrical Approach* (2nd Ed.). McGraw-Hill Book Co. New York. 633 p.
- Stohlgren, T.J., Binkley, D., Chong, G.W. 1999. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs* 69: 25-46.
- Stuwe, J.; & Parsons, R.F. 1977. Themeda australis grasslands on the Basalt Plains, Victoria. floristics and management effects. *Aust. J. Ecol.* 2: 467–476.

- Suding, K.N. & Goldberg, D.E. 1999. Variation in the effects of vegetation and litter on recruitment and productivity gradients. *Journal of Ecology* 87:436-449.
- Svejkar, T. J. 1990. Response of *Andropogon gerardii* to fire in the tallgrass prairie. In: Collins, S. L. & Wallace, L. L. (eds.). *Fire in North American tallgrass prairies*, pp. 18-27. University of Oklahoma Press. Norman, OK.
- Symstad, A.J. 2000. A test of the effect of functional group richness and composition on grassland invasibility. *Ecology* 81: 99-109.
- Thompson, K.; Grime, J. P. & Mason, G. 1977. Seed germination in response to diurnal fluctuations of temperature. *Nature*, 267, 147-149
- Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Tilman, D. 1983. Plant succession and gopher disturbance along an experimental gradient. *Oecologia*, 60:285-292.
- Tilman, D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structures of plant communities*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Tilman, D. & Pacala, S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. Pp. 13-25 in Ricklefs, R.E. and Schluters, D. eds. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Tilman, D. 1993. Species richness of experimental productivity gradients: how important is colonization limitation? *Ecology* 74, 2179-2191.
- Tilman, D. & Downing J.A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.
- Tilman, D. 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* 78: 81-92.
- Tognetti, P.M.; Chaneton, E.J.; Omacini, M. & León, R.J.C. 2003. Tendencias en la diversidad de plantas nativas y exóticas durante la sucesión post - agrícola en la Pampa Interior. XXIX Jornadas Argentinas de Botánica. XV Reunión Anual de la Sociedad Botánica de Chile. San Luis, Argentina.

- Trabaud, L. 1990. Fire as an agent of plant invasion? A case study in the French Mediterranean vegetation. pp. 417-437. In F. Di Castri, A.J. Hansen, and M. Debussche (editors). Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin. Kluwer Academic Press, Netherlands.
- Trebino, H. J.; Chaneton, E. J. & León R. J. C. 1996. *Can. J. Bot.* 74, 582.
- Tyler, C.M. Relative importance of factors contributing to post fire seedling establishment. *Ecology* 77: 2182-2195.
- Usher, M.B., Kruger, F.J., Macdonald, I.A.W., Loope, L.L. & Brockie, R.E. 1988. The ecology of biological invasions into nature reserves: an introduction. *Biol. Conserv.* 44: 1-8.
- Van der Meijden, E. & Van der Waals-Kooi R.E. 1979. The population ecology of *Senecio jacobaea* in a sand dune system. *Journal of Ecology* 67:131-153.
- Van Rensburg, H. J. 1971. Fire: Its effects on grassland, including swamp-southern, central and eastern Africa. Proceedings of 11th Annual Tall Timbers Fire Ecology Conference, pp. 9-31.
- Veltman, C. J. 1996. Correlates of introduction success in exotic New Zealand birds. *The American Naturalist* 147: 542-557.
- Vervoorst, F. 1967. La vegetación de la República Argentina. VII Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires). Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Instituto de Botánica Agrícola, Cautelar.
- Vitousek, P.M. & Walker, L.R. 1989. Colonization, Succession and Resource availability: Ecosystem. Level Interactions. Colonization, succession and Stability, 1987.
- Vitousek, P.M.; D'Antonio, C.M.; Loope, L.L. & Westbrooks, R., 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84: 468-478.
- Vogl, R.J. 1974. Effects of fire on grassland. In: Kozlowski T.T. & C.E. Ahlgren (Eds.) *Fire and Ecosystems*. Academy Press, New York, pp. 139-194.
- Walter, A.M.; Christensen, S. & Simmelsgaard, S.E. 2002. Spatial correlation between weed species densities and soil properties. *Weed Research* 42: 26-38.
- Watt A. S. 1981. A Comparison of Grazed and Ungrazed Grassland A in East Anglian Breckland . *Journal of Ecology* 69: 499-508.

- Webster, R. & Oliver, M.A. 1990. In: Statistical Methods in Soil and Land Resources Survey. Oxford University Press, Agronomy 38, 45-94.
- Wedin, D. & Tilman, D. 1993. Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition. *Ecological Monographs* 63: 199-229.
- West, O. 1971. Fire, man, and wildfire as interaction factors limiting the development of climax vegetation in Rhodesia. *Proceedings 11th Annual Tall Timbers Fire Ecology Conference*, pp. 121-145.
- Whelan, R.J. 1995. *The Ecology of Fire*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Whicker, A.D. & Detling, J.K. 1988. Ecological consequences of prairie dog disturbances. *BioScience* 38: 778-785.
- White, C.S. & Loftin, S.R. 2000. Response of 2 semiarid grassland to cool-season prescribed fire. *Journal of Range Management* 53: 52-61.
- Wilby, A. & Brown, V.K. 2001. Herbivory, litter and soil disturbance as determinants of vegetation dynamics during early old-field succession under set-aside. *Oecologia* 127: 250-265.
- Williamson, M. 1996. *Biological Invasions*. Chapman & Hall, London.
- Williamson, J. & Harrison, S. 2002. Biotic and abiotic limits to the spread of exotic revegetation species. *Ecological applications* 12: 40-51.
- Williamson, M.; Gaston, K.J. & Lonsdale, W.M. 2002. An asymptote is an asymptote and not found in species–area relationships. *Journal of Biogeography* 29: 1713.
- Wood, D. M. & del Moral, R. 1987. Mechanisms of early primary succession in subalpine habitats on Mount St. Helens. *Ecology* 68: 780-790.
- Wright, J. P. & Jones, C. G. 2004. Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity. *Ecology* 85: 2071-2081.
- Xiong, S. and Nilsson, C. 1999. The effects of plant litter on vegetation: A meta-analysis. *Journal of Ecology* 87(6): 984-994.
- Yepes, J. 1928. Los “Edentata” argentinos: sistemática y distribución. *Revista de la Universidad de Buenos Aires, Series 2, Sec. 5, 1*: 461-515.
- Zobel, M. 1997. The relative role of species pool in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* 12: 26