

Efectos de la herbivoría doméstica sobre el enriquecimiento leñoso de las sabanas abiertas del centro sur de la provincia de Corrientes

Tesis presentada para optar al título de Magíster de la Universidad de Buenos Aires, Área Recursos Naturales

Daniel Edgardo Macías

Ingeniero Agrónomo - Universidad Nacional de La Plata - 1996

Lugar de trabajo: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (I.N.T.A.)



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



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Cristina Noemí Mazía

Ingeniera Agrónoma (U.B.A)

(Doctor – U.B.A)

Consejero de Estudios

Elizabeth Juliana Jacobo

Ingeniera Agrónoma (U.B.A)

(MSc – U.B.A)

Consejero de Estudios

Rafael Mario Pizzio

Ingeniero Agrónomo (U.N.E)

JURADO DE TESIS

Director de tesis
Cristina Noemí Mazía
Ingeniera Agrónoma (U.B.A.)
(Doctor – U.B.A)

JURADO
María Semmartin
Ingeniera Agrónoma (U.B.A.)
(Doctor – U.B.A)

JURADO
Ignacio Martín Barberis
Ingeniero Agrónomo (U.N.R)
(PhD – University of Cambridge)

Fecha de defensa de la tesis: 18 de Agosto de 2011

Dedicatoria

Este trabajo está especialmente dedicado a Marimé mi esposa, quien postergó parte de sus proyectos personales para brindarme su constante apoyo, amor y compañía durante todos estos años.

A Zulma y Agustín, mis padres, a quienes debo todo lo que soy y lo que he logrado, el esfuerzo de ustedes valió la pena.

Agradecimientos.

A Noemí Mazía, por su tiempo y dedicación, por sus invaluable aportes hechos a este trabajo, por su amabilidad y amistad, gracias Noemí

A Elizabeth Jacobo y Rafael Pizzio, por todo el tiempo dedicado, sus aportes y sus sugerencias.

A Jacques Kraemer por su buena predisposición facilitando los medios y el tiempo necesario en la última etapa de mi trabajo.

A mis compañeros de la Agencia de Extensión Rural del INTA Mercedes Víctor, Félix, Julio y Marcelo quienes me acompañaron en el desarrollo del trabajo de campo y cubrieron durante mi ausencia.

A Luciano Gómez con quien compartimos largas jornadas de campo durante el veranito correntino mientras registrábamos los datos de campo.

A mis compañeros de la Cátedra de Dasonomía de la Facultad de Agronomía, agradezco su compañía y atención con la que me trataron durante mi estadía en la facultad.

Al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, EEA INTA, Mercedes por su apoyo incondicional y financiamiento de mi carrera de Maestría.

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.

Ing. Agr. Daniel Edgardo Macías

ÍNDICE GENERAL

Índices de tablas	viii
Índices de figuras	ix
Resumen	x
Abstract	xi

Capítulo I

Introducción general	1
----------------------	---

Capítulo II

COMPETENCIA ENTRE PASTOS Y LEÑOSAS: Su importancia en el enriquecimiento leñoso de las sabanas abiertas del centro sur de la provincia de Corrientes

Introducción	6
Materiales y Métodos	8
Descripción del sitio de estudio	8
Condiciones climáticas durante el período de estudio	9
Diseño experimental	10
Determinación del contenido de humedad y nutrientes del suelo	12
Determinación de la profundidad de raíces de los pastos y las leñosas	13
Patrones naturales de reclutamiento de plantas de <i>Acacia caven</i>	13
Análisis estadístico	14
Resultados	15
Discusión	23

Capítulo III

EFFECTO DE LAS RELACIONES DE VECINDAD SOBRE EL CONSUMO DE PLANTAS DE *ACACIA CAVEN*

Introducción	27
Materiales y Métodos	30
Descripción del sitio de estudio	30
Diseño experimental	30

Análisis estadístico	30
Resultados	32
Discusión	39
<u>Capítulo IV</u>	
Discusión final	42
Bibliografía	46

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Precipitaciones, temperatura media máxima, y evaporación potencial.

Tabla 2: Porcentaje de materia orgánica, nitrógeno total y fósforo.

Tabla 3: ANOVA factorial para el porcentaje de germinación de dos cohortes de *Acacia caven*.

Tabla 4: Análisis log- linear para la supervivencia final de trasplantes (dos estaciones de crecimiento, en situación de clausura).

Tabla 5: Análisis log- linear para la supervivencia de los trasplantes de las cohortes 1 y 2 (primera temporada de crecimiento, en situación de clausura).

Tabla 6: ANOVA factorial medidas repetidas Tasa de Crecimiento Relativo en altura de trasplantes

Tabla 7: ANOVA factorial medidas repetidas Tasa de Crecimiento Relativo del diámetro basal de trasplantes.

Tabla 8: ANOVA factorial para la relación de biomasa tallo / raíz de trasplantes

Tabla 9: Análisis ANOVA con parcelas divididas para emergencia de plántulas de *Acacia caven* de las cohortes 1 y 2

Tabla 10: Análisis log- linear para la supervivencia final de trasplantes (dos estaciones de crecimiento, en situación de herbivoría).

Tabla 11: Análisis log- linear para la supervivencia de los trasplantes de las cohortes 1 y 2 (primera temporada de crecimiento, en situación de Herbivoría).

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1:** Representación del calendario de siembra (cohorte) y trasplantes de plantas de *Acacia caven*.
- Figura 2:** Profundidad efectiva de raíces de pastos cortos y altos y de las plantas de *Acacia*.
- Figura 3:** Emergencia (%) de plántulas de *Acacia caven* según los tratamientos de corte aplicados sobre la vegetación residente.
- Figura 4:** Porcentaje de emergencia de plántulas de *Acacia caven* de las cohortes 1 y 2 en parches de pastos altos y cortos.
- Figura 5:** Tasa de crecimiento relativo en altura de los trasplantes de *Acacia caven* al final del experimento.
- Figura 6:** Tasa de crecimiento relativo en altura de los trasplantes de *Acacia caven* en función del tipo de parche de vegetación y fecha de muestreo.
- Figura 7:** Tasa de crecimiento relativo del diámetro basal del tallo de plantas de *Acacia caven* según el tratamiento de corte aplicado.
- Figura 8:** Emergencia de plántulas de *A. caven* de las cohortes 1 y 2 en parches de pastos altos y cortos bajo pastoreo.
- Figura 9:** Emergencia de plántulas de *A. caven* según los tratamientos de cortes aplicados.
- Figura 10:** Supervivencia de trasplantes al finalizar la primera estación de crecimiento del año 1 y año 2 en condiciones de pastoreo y clausura.
- Figura 11:** Mortalidad de trasplantes en micrositios con presencia (T1) y ausencia (T3) de vecinos, en parches de pastos altos y cortos.
- Figura 12:** Causas de mortandad (herbivoría o sequía) de trasplantes.
- Figura 13:** Tamaño del efecto pastoreo para los trasplantes del año 1 y 2 en la primera temporada de crecimiento.

Resumen

Los ecosistemas de sabanas se caracterizan por la co-dominancia de un estrato herbáceo continuo y otro leñoso discontinuo. En la región Centro-sur de la Provincia de Corrientes, la creciente lignificación de las sabanas se ha convertido en el principal obstáculo para el desarrollo de la actividad ganadera. En este trabajo examiné algunos de los factores que podrían controlar el establecimiento de plantas leñosas, específicamente evalué: 1- El efecto de la competencia de la vegetación herbácea sobre el reclutamiento de *Acacia caven* en diferentes parches de vegetación (pastos cortos y matas de pastos altos). 2- El papel de la vegetación residente sobre la susceptibilidad o resistencia a la herbivoría doméstica de *Acacia caven*.

Una planta de *A. caven* y cuatro semillas, fueron asignadas a cada tipo de parche y tratamiento (control: sin corte de la vegetación, corte cada 40 y 20 días, y remoción total de la biomasa aérea y subterránea), el experimento se llevó a cabo durante dos estaciones de crecimiento (2007-2008, 2008-2009). En ausencia de pastoreo, la remoción total de la vegetación herbácea aumentó la emergencia y supervivencia de *Acacia caven* mientras que el pastoreo doméstico tuvo el efecto contrario. A escala de micrositio, existió una tendencia a resistencia por asociación cuando las leñosas se reclutaron en la vecindad de una mata de pastos altos mientras que existió una tendencia a susceptibilidad por asociación en la vecindad de los pastos cortos. Los patrones naturales de reclutamiento de leñosas mostraron la misma tendencia.

Se concluye que el pastoreo doméstico manejando la carga animal de manera que no lleve al deterioro del recurso forrajero sería una herramienta apropiada para disminuir las probabilidades de reclutamiento de las plantas leñosas jóvenes. Contrariamente, el sobrepastoreo al eliminar la competencia de la vegetación favorecería el establecimiento exitoso de leñosas.

Abstract

Savanna ecosystems are characterized by the co-dominance of grasses and woody plants. Woody encroachment of southern savannas of Corrientes (Argentina) is one of the principal obstacles for husbandry development in this region. In this study I focus on some of the factors that could act in limiting woody encroachment, specifically I evaluated: 1- The role of grass competition and livestock grazing in different patches (prostrate and tussock grasses) on *Acacia caven* recruitment and 2- The role of the resident vegetation (postrate and tussock grasses) on woody susceptibility or resistance to livestock grazing.

One seedling and four seeds of *Acacia caven* were randomly assigned to each grass patch and treatment (Control: intact vegetation, clipped every 20 and 40 days and total removal of above and belowground herbaceous biomass). The experiment ran during two growing seasons (2007- 2008, 2008-2009). Total removal of above and belowground grass biomass facilitated woody recruitment while livestock grazing had the opposite effect. At microsite scale, there was a tendency to association resistance in the neighborhood of tussock grasses and to association susceptibility in the neighborhood of prostrate grasses. Natural patterns of woody recruitment showed the same tendency.

I conclude that rational grazing livestock should be one of the principal management tools in order to avoid woody encroachment, whereas the overgrazing that eliminates grass competition would act as a trigger of successful woody establishment.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

1. Introducción general

Los ecosistemas de sabanas se caracterizan por la codominancia de dos formas de vida, árboles y pastos. Aunque las proporciones relativas de estas formas de vida varían considerablemente a través de los distintos tipos de sabanas, ellas comprenden comunidades con un estrato herbáceo continuo y un estrato discontinuo de arbustos y árboles (Archer 1990). Durante las últimas décadas, la creciente presión antrópica ha modificado el régimen natural de disturbios y por lo tanto las proporciones de especies herbáceas y leñosas. Es así que la supresión del fuego, la erradicación de la fauna silvestre y la introducción del ganado doméstico son algunos de los factores que han provocado un aumento en la densidad y cobertura de leñosas constituyendo una seria amenaza para la sustentabilidad y la conservación de la biodiversidad de estos ecosistemas (Archer *et al.* 1995, Archer *et al.* 2000, House *et al.* 2003, Asner *et al.* 2004).

Los mecanismos que permiten la coexistencia entre especies leñosas y herbáceas así como los factores que determinan la proporción relativa de ambos componentes aún no están claros y son motivo de intenso debate (Scholes y Archer 1997). Los modelos clásicos denominados de equilibrio o estabilizantes intentan explicar la coexistencia de ambas formas de vida a través de la separación de nichos (Walter 1971, Walker y Noy-Meir 1982). Estos modelos asumen que las leñosas exploran más profundamente el perfil del suelo mientras que los pastos obtienen agua y nutrientes de los horizontes superficiales, de esta manera la competencia interespecífica no sería un mecanismo de exclusión de pastos o de leñosas. Asimismo, los modelos de equilibrio proponen que la coexistencia sería posible debido a que la magnitud de la competencia interespecífica sería menor que la intraespecífica debido a la separación de nichos de especies que presentan diferentes formas de vida (Chesson 2000, Van Langevelde *et al.* 2003). Actualmente, estos modelos son muy discutidos ya que la profundidad de exploración de las raíces de pastos y leñosas varía con el desarrollo ontogénico así como con las características texturales del suelo que podrían impedir la profundización del sistema radical de ambas formas de vida (Seghieri 1995, Casper y Jackson 1997). Por lo tanto, la separación de nichos no podría ser la única explicación posible para entender la coexistencia entre árboles y pastos en los sistemas de sabanas.

Los modelos de no equilibrio asumen que las sabanas no alcanzan un estado de equilibrio permanente debido a la presencia de disturbios (fuego y pastoreo) que

modifican de manera continua las proporciones de ambas formas de vida (Archer 1989, Scheiter y Higgins 2007). Es así, que la abundancia relativa de pastos y leñosas en las sabanas estaría controlada por complejas y dinámicas interacciones entre clima, topografía, suelos, geomorfología, y régimen de disturbios (Higgins *et al.* 2000, House *et al.* 2003). Actualmente se propone que ambos modelos no son antagónicos ni excluyentes, sino complementarios. Esta nueva concepción plantea que las interacciones de competencia, la variabilidad climática interanual y la presencia de disturbios pueden actuar conjuntamente en las diferentes etapas demográficas que marcan la probabilidad de transición desde semillas hasta árboles adultos (Sankaran *et al.* 2004).

La disponibilidad de agua es considerada un factor determinante en la estructura de las sabanas al establecer límites a la cobertura de leñosas para un sitio determinado (Sankaran *et al.* 2005, Bond 2008, Sankaran *et al.* 2008). En sabanas africanas, Sankaran *et al.* (2005) documentaron que dentro del rango de 150 a 650 mm de precipitación media anual (PMA) la cobertura de leñosas aumentaría linealmente con el aumento de las precipitaciones. Estos autores no encontraron ninguna relación con otros factores como la herbivoría, régimen de fuego, textura o nutrientes del suelo. Si bien no se descarta que estas últimas variables sean capaces de reducir la biomasa de leñosas, la disponibilidad de agua parece ser la principal restricción para el reclutamiento de leñosas en sabanas áridas o semiáridas (Sankaran *et al.* 2005). En cambio en las sabanas méxicas (> 650 mm PMA), la disponibilidad de humedad sería suficiente para mantener una alta cobertura de leñosas aunque los disturbios (fuego y herbivoría) reducirían la probabilidad de lignificación de estos sistemas (Sankaran *et al.* 2005, Sankaran *et al.* 2008). Particularmente, el rol del fuego en la reducción de la cobertura leñosa ha sido bien documentado en sabanas méxicas donde la acumulación de biomasa herbácea determinaría la intensidad y frecuencia de los fuegos y por lo tanto, de manera indirecta, la cobertura de leñosas (Scholes y Walker 1993, Scholes y Archer 1997, Higgins *et al.* 2000, Sankaran *et al.* 2008). En resumen y de acuerdo a este marco teórico, el aumento de la lignificación de las sabanas méxicas se podría producir bajo dos escenarios: *i*- años con precipitaciones cercanas o superiores al promedio histórico (si la disponibilidad de propágulos no es limitante) y *ii*- modificación del régimen natural de disturbios (ej: exclusión del fuego).

El pastoreo por grandes herbívoros ungulados es otro de los factores determinantes de la estructura y dinámica de las comunidades vegetales debido a sus

múltiples y potencialmente contrastantes efectos sobre la vegetación (Milchunas y Lauenroth 1993). En las sabanas africanas el pastoreo por el ganado doméstico facilita el reclutamiento de árboles debido a la disminución de la cobertura herbácea que relaja la competencia (Roques *et al.* 2001, Riginos y Young 2007). Contrariamente, la presencia de ungulados nativos podría tener un efecto opuesto, por ejemplo a través del volteo de árboles por elefantes que provoca la apertura del estrato arbóreo y facilita la recuperación del estrato herbáceo (Dublin *et. al* 1990). Del mismo modo, los ramoneadores nativos reducen la tasa de crecimiento y la biomasa foliar de pequeños árboles y arbustos teniendo un efecto positivo sobre la cobertura herbácea (Augustine y McNaughton 2004). Actualmente en grandes regiones de África los herbívoros nativos coexisten con el ganado doméstico, es así que la fauna nativa compensa el efecto positivo del ganado doméstico sobre el reclutamiento de árboles manteniendo las proporciones de leñosas y herbáceas en estos sistemas (Augustine y McNaughton 2004). Es por ello que el efecto que tendría el pastoreo sobre la proporción de leñosas y pastos es controvertido, ya que varía con el tipo de herbívoro (Sankaran *et al.* 2008). Es así que, en algunos ecosistemas el aumento de especies leñosas ha sido una consecuencia del pastoreo (Archer 1995, Roques *et al.* 2001), en tanto que en otros es atribuido a la exclusión del pastoreo (Lenzi-Grillini *et al.* 1996). Por otro lado, la variación en la carga animal también tiene el potencial de modificar el efecto del pastoreo sobre el reclutamiento de leñosas. Recientemente se ha demostrado que el pastoreo bovino deprime la cobertura leñosa cuando la carga animal es moderada, pero la cobertura leñosa aumenta cuando la biomasa de herbívoros supera un cierto umbral (Sankaran *et al.* 2008). Estos resultados muestran que tanto el aumento como la disminución de la carga animal podrían provocar cambios en la cobertura de leñosas.

A escala de micrositio, las relaciones de vecindad entre plantas pueden afectar la tasa de consumo o de rechazo de una misma especie. Es así que la asociación espacial con una planta palatable podrá conducir a un aumento de la tasa de consumo (consumo incidental), mientras que estar espacialmente asociado a una planta no palatable podrá conducir a que la misma planta sea rechazada de la dieta de un herbívoro (Hjälten *et al.* 1993, Milchunas y Noy-Meir 2002). El efecto positivo de estos refugios bióticos puede superar el efecto negativo de la competencia entre plantas vecinas y por lo tanto favorecer el reclutamiento en estos micrositios (Oesterheld y Oyarzabal 2004). Aunque este tipo de interacciones ha sido estudiada ampliamente en diversos sistemas acuáticos

y terrestres, ha sido menos explorada para explicar los cambios en el balance entre pastos y leñosas en sistemas de sabanas (Rolhauser *et al.* 2011).

La región Centro-sur de la Provincia de Corrientes ocupa una superficie de 1.768.244 ha, fisiográficamente forma parte de la provincia del Espinal (Cabrera 1976) y es localmente conocida como Monte de Ñandubay, Cuchillas mesopotámicas o formaciones correntino-entrerrianas (Ligier *et al.* 1987, Carnevali 1994). La vegetación leñosa se presenta como un componente común del paisaje formando sabanas abiertas caracterizadas por un monte bajo (cobertura menor al 50 %) o una estructura de monte más cerrado (cobertura mayor al 50 %). Las sabanas abiertas se caracterizan por la presencia de diferentes especies arbóreas (*Prosopis affinis*, *Acacia caven*, *Prosopis nigra*, *Prosopis alba*) distribuidas sobre un tapiz herbáceo continuo formado por diferentes especies de pastos (*Paspalum notatum*, *Andropogon lateralis*, *Axonopus argentinus*, *Aristida venustula*, *Schizachyrium intermedium*, *S. paniculatum*, *Bothriochloa laguroides*, *Piptochaetium stipoides*, y *Stipa neesiana*). Estos pastizales se presentan como un mosaico de vegetación caracterizado por la presencia de una matriz de parches de pastos altos de baja palatabilidad dominados por *Andropogon lateralis* y otra matriz de parches de pastos cortos de alta palatabilidad donde coexisten varias especies herbáceas rastreras (*Paspalum notatum*, *Axonopus argentinus*, *Aristida venustula*, *Sporobolus indicus*, *Schizachyrium intemedium*, *Bothriochloa laguroides*, *Coelorhachis selloana*) (Carnevali 1994).

La principal actividad económica de la región es la ganadería de cría extensiva, los pastizales naturales constituyen el principal recurso forrajero. La creciente lignificación de las sabanas, se ha convertido en el principal obstáculo para el desarrollo de la actividad ganadera ya que afecta el manejo y disminuye la receptividad de los campos (Sabattini *et al.* 1999, Casermeiro *et al.* 2001). A pesar que el proceso de lignificación de las sabanas correntinas afecta la estructura y la composición del pastizal y por lo tanto su receptividad ganadera, no se conoce aún qué factores o procesos desencadenan el aumento en la densidad de árboles en las áreas de sabanas abiertas.

En este trabajo me propongo evaluar algunos de los factores que podrían controlar el establecimiento de plantas leñosas en las sabanas abiertas del centro sur de la provincia de Corrientes. Específicamente evalué:

1- En ausencia de pastoreo, el efecto de la competencia de la vegetación herbácea sobre el reclutamiento de *Acacia caven* en parches de pastizal dominados por pastos cortos y matas de pastos altos (Capítulo II).

2- El papel que desempeña el pastoreo doméstico sobre el reclutamiento de plantas leñosas.

3- Bajo pastoreo, el papel que desempeña el porte de las plantas vecinas (pastos altos vs. pastos cortos) sobre la susceptibilidad o resistencia a la herbivoría doméstica de las plántulas de *Acacia caven* (Capítulo III).

CAPÍTULO II

COMPETENCIA ENTRE PASTOS Y LEÑOSAS:

Su importancia en el enriquecimiento leñoso de las sabanas
abiertas del centro sur de la provincia de Corrientes

1. Introducción

Diversos estudios experimentales han destacado que las relaciones de vecindad entre plantas representan una compleja combinación de interacciones positivas y negativas (Dickie *et al.* 2005, Maestre *et al.* 2005, Chaneton *et al.* 2010). La fuerza y la dirección de estas interacciones depende de factores bióticos y abióticos tales como la variabilidad en las condiciones climáticas, la ocurrencia de disturbios, los rasgos particulares de cada especie, el estado fenológico de las plantas y la actividad de los herbívoros (Bertness y Callaway 1994, Rousset y Lepart 2000, Tewksbury y Lloyd 2001, Rebollo *et al.* 2002, Riginos *et al.* 2005). Históricamente se ha puesto gran énfasis en el papel que desempeña la competencia interespecífica en la estructura y composición de las comunidades naturales. Esta interacción ocurre cuando el consumo de recursos por una especie afecta negativamente el establecimiento, crecimiento y/o supervivencia de otra especie vecina (Begon *et al.* 1996). Sin embargo, bajo determinadas condiciones ambientales y/o bióticas (por ej. frío extremo, sequía, altas temperaturas, pastoreo intenso) la presencia de vecinos puede tener un efecto positivo mayor que el efecto negativo generado por la competencia (Callaway 1995, Callaway y Walker 1997).

Los modelos clásicos de funcionamiento de sabanas asumen que la coexistencia entre herbáceas y leñosas es posible debido a que explotan diferentes nichos. Mientras el sistema radical de las herbáceas es superficial, las raíces de los árboles llegan a mayor profundidad (Walter 1971, Seghieri 1995, Daly *et al.* 2000). Sin embargo, la estructura de las raíces de las plantas leñosas varía a través de las diferentes etapas de crecimiento (desde plántula a individuos adultos). De esta manera, bajo una misma condición climática, la profundidad de suelo explorada por las raíces de árboles y pastos puede ser la misma o no (Seghieri 1995). En general, en el estado de plántula las leñosas compiten directamente por los recursos del suelo con los pastos (Daly *et al.* 2000, Bond 2008). Aunque algunos autores proponen que los pastos no limitarían el crecimiento y desarrollo de los árboles mas allá de dos años o del estado de planta joven (Scholes y Archer 1997, Weltzin y McPherson 1997), recientemente se ha demostrado que la remoción del pastizal en los alrededores de plantas de tres clases de tamaño (mayores a dos años) de *Acacia drepanolobium* duplicó el crecimiento y la probabilidad de transición a clases de mayor tamaño (Riginos 2009). Por otro lado, en los suelos de texturas más finas o aún en suelos degradados, el agua no infiltra profundamente y las raíces de ambos componentes de las sabanas están limitadas a compartir la capa superior del perfil (Seghieri 1995, Bond 2005). Por lo tanto, aún es

muy controvertido el papel que podría desempeñar la competencia interespecífica en la estructura de los sistemas de sabanas.

A escala de micrositio, la magnitud de las relaciones de competencia entre las especies que habitan un parche de vegetación puede cambiar según la identidad de las plantas vecinas. Por ejemplo, las variaciones en la relación tallo/raíz de diferentes especies puede cambiar el signo de las interacciones entre vecinos desde competencia a facilitación (Messenger 1976, Casper y Jackson 1997). En otras palabras, el balance final entre efectos positivos (facilitación) y negativos (competencia) dependerá del porte de la planta vecina (Callaway y Walker 1997, Sans *et al.* 1998, Rousset y Lepart 2000, Tielbörger y Kadmon 2000). Estudiar las relaciones de vecindad (a escala de micrositio) en los sistemas de sabanas es de gran relevancia ya que ayudaría en la comprensión de los mecanismos que permiten (o no) la coexistencia entre diferentes formas de vida.

La estructura de la matriz de pastos de las sabanas correntinas, caracterizada por la presencia de pastos de diferente porte y hábito de crecimiento (pastos cortos y matas de pastos altos), representa un escenario ideal para evaluar la influencia de la identidad de las plantas vecinas sobre el reclutamiento de árboles. En este capítulo me concentraré en evaluar el efecto de la vegetación residente sobre el establecimiento de *Acacia caven* en ausencia de pastoreo. El **objetivo** general es evaluar mediante experimentos manipulativos la existencia de interacciones de competencia entre pastos de diferente porte (rastreros y matas) y plántulas de *Acacia caven*. La hipótesis general que pondré a prueba es que el porte de la planta vecina determina las probabilidades de establecimiento de *Acacia caven*.

Específicamente me propongo:

- 1- Evaluar el efecto del porte de las plantas vecinas sobre la emergencia, supervivencia y crecimiento de plantas de *Acacia caven*.
- 2- Evaluar la influencia de diferentes frecuencias e intensidades de remoción de la cobertura herbácea sobre el establecimiento (germinación, supervivencia y crecimiento) de *Acacia caven*.

2. Materiales y Métodos

2.1 Descripción del sitio de estudio

El trabajo se desarrolló en la zona Centro sur de la provincia de Corrientes, en el departamento de Mercedes (29°10´ S; 58° 01´ W). El clima de la región es subtropical húmedo sin estación seca, las precipitaciones medias anuales alcanzan los 1485 mm y la temperatura media anual es de 19,7 °C (registro histórico de los últimos 40 años, observatorio agrometeorológico de la Estación Experimental de INTA Mercedes).

Se seleccionaron dos sitios de estudio situados a cuatro y ocho kilómetros al norte de la ciudad de Mercedes, sobre la ruta provincial 119 y 123 respectivamente. Ambos sitios desarrollan como actividad principal la cría extensiva de ganado vacuno con un manejo tradicional para la zona (utilización del pastizal natural como recurso forrajero principal, pastoreo continuo durante la mayor parte del año, servicio estacionado en primavera, destete otoñal de terneros y recría de hembras para reposición propia).

Los suelos de ambos sitios pertenecen a la serie María Isabel (Escobar *et. al.* 1996) caracterizada por la presencia de un horizonte mólico de 14 cm, franco arcilloso a franco limoso dispuesto sobre un horizonte Bt argílico de 25 cm fuertemente estructurado. El drenaje es imperfecto a moderado con escurrimiento lento a medio y lenta permeabilidad susceptible a los anegamientos de corta duración (Escobar *et. al.* 1996). El paisaje tiene un aspecto de sabana abierta sobre una planicie suavemente ondulada. La comunidad vegetal está compuesta por gramíneas C4 con una contribución de gramíneas tipo C3 que no supera el 5 % en peso de la materia seca total (Benítez y Fernández 1977). Por esta razón, las gramíneas que componen el pastizal concentran su crecimiento durante las estaciones cálidas del año con picos de producción de Materia Seca en primavera y otoño. Las especies leñosas dominantes son *Acacia caven* y *Prosopis affinis*.

La matriz herbácea está formada por parches de pastos altos y parches de pastos cortos pluriespecíficos. Los pastos altos están dominados por *Andropogon lateralis* (Paja colorada), especie que forma matas con cañas floríferas de hasta 2 metros de altura. Las matas de *A. lateralis* se encuentran asociadas a un reticulado de pastos cortos de tipo rastrero compuesto por especies como *Paspalum notatum*, *Axonopus argentinus*, *Aristida venustula*, *Schizachyrium intermedium*, *S. paniculatum*, *Bothriocloa*

laguroides, *Piptochaetium stipoides*, y *Stipa neesiana*. Las praderas o parches de pastos cortos están compuestas por las mismas especies que forman parte del reticulado pero formando un único manto continuo sin matas de *A. lateralis*. Cuando el pajonal es sometido a sobrepastoreo en ciclos reiterados, las matas de *Andropogon lateralis* disminuyen o desaparecen dando lugar a la formación de una matriz continua de pastos cortos (Benítez *et al.* 2004, Pizzio 2006).

2.2 Condiciones climáticas durante el período de estudio

En cada período de crecimiento (noviembre – abril) se registró la temperatura media máxima, la evaporación potencial en tanque de agua y las precipitaciones (Tabla 1). Estos registros fueron provistos por el observatorio meteorológico de la E.E.A.–INTA, Mercedes, ubicada 10 kilómetros al sur de los sitios de estudio.

Temperatura (°C)	Nov.	Dic.	En.	Feb.	Mz.	Ab.
Temp. Máx. Media (2007/08)	28,8	33,8	34,6	32,5	30,9	28,9
Temp. Máx. Media (2008/09)	31,3	34,4	35,0	34,4	31,9	30,1
Diferencia entre años	2,5	0,6	0,4	1,9	1,0	1,2
Media Histórica (40 años)	28,0	31,2	32,8	31,2	29	25,4
Evaporación en tanque (mm)						
Evaporación (2007/08)	138,3	179,8	267,6	177,9	208,5	138,2
Evaporación (2008/09)	147,7	277,5	248,1	220,3	205,0	190,7
Diferencia	9,4	97,7	-19,5	42,4	-3,5	52,5
Media Histórica (40 años)	138,3	184,4	180,9	140,1	121,4	89,9
Precipitaciones (mm)						
Precipitaciones (2007/08)	104,0	59,2	128,0	76,7	40,5	66,0
Eventos de precipitación	6	4	5	6	6	3
Precipitaciones (2008/09)	40,5	26,0	59,5	115,0	112,9	28,2
Eventos de precipitación	3	2	5	5	3	4
Diferencia	-63,5	-33,2	-68,5	46	72,4	-37,8
Media Histórica (40 años)	132,4	132,0	131,4	147,4	171,9	169,3

Tabla 1. Precipitaciones, temperatura media máxima, y evaporación potencial registrada durante el periodo de crecimiento de la cohorte 1 (primer año) y cohorte 2 (segundo año)

Las temperaturas medias máximas registradas en las dos estaciones de crecimiento estuvieron por encima del promedio histórico para la zona (40 años). Durante la estación de crecimiento 2007/08 la media máxima fue un 6,39 % más alta

que el promedio histórico, mientras que en el período 2008/09 fue 11,23 % mayor que el promedio histórico. Las precipitaciones registradas en las dos estaciones de crecimiento analizadas estuvieron muy por debajo del promedio histórico de la zona. Durante la estación de crecimiento 2007/08 la precipitación registrada fue 47,1 % inferior al promedio mientras que en la estación 2008/09 fue 56,7 % inferior al mismo. Asimismo, durante el segundo año de estudio la temperatura y la evaporación en tanque aumentaron (Tabla 1).

2.3 Diseño experimental

En ambos sitios de estudio se estableció una clausura al pastoreo doméstico de 400 m² (20 × 20 m), que incluyó una matriz de pastos altos y otra dominada por pastos cortos. En cada una de ellas se identificaron parches de pastos altos y parches de pastos cortos, en los que se asignaron los distintos tratamientos de corte (n= 3). Cada parche seleccionado fue sometido a un tratamiento de corte de la vegetación, asignado al azar. Estos tratamientos simulaban un grado creciente de disturbio de la vegetación herbácea: sin corte (control), dos intensidades de corte de la biomasa aérea que simulaban dos intensidades de pastoreo (corte cada 40 días y corte cada 20 días) y la remoción total de la biomasa aérea y subterránea. Los parches de remoción total permanecieron libres de vegetación durante el tiempo que duró el experimento. En los parches de pastos cortos la vegetación fue removida con tijera a 5 cm del suelo formando un círculo de 50 cm de diámetro. En los parches de pastos altos se cortaron las cañas y el follaje de todo el perímetro y superficie de la mata. El tratamiento de remoción total se realizó removiendo con pala y escardillo toda la vegetación herbácea (biomasa aérea y subterránea) de un círculo de 50 cm de diámetro. Se realizaron 3 réplicas por tratamiento en cada sitio de estudio.

Para evaluar los posibles filtros bióticos y abióticos a la emergencia y establecimiento, cuatro semillas previamente escarificadas y una planta de *Acacia caven* (7,5 cm de altura), fueron asignadas a cada tipo de parche y tratamiento. Las plantas fueron producidas en invernáculo en macetas de polietileno negro (10 cm de diámetro y 15 cm de altura). El sustrato fue preparado en base a un 50 % de tierra negra del lugar, 30 % de arena y 20 % de estiércol vacuno estacionado. Las semillas empleadas fueron recolectadas en la temporada anterior (enero, febrero y marzo de 2006) de distintas plantas adultas en los montes de la zona. La siembra en las macetas se realizó a mediados del mes de septiembre y se llevaron a campo a principio del mes de

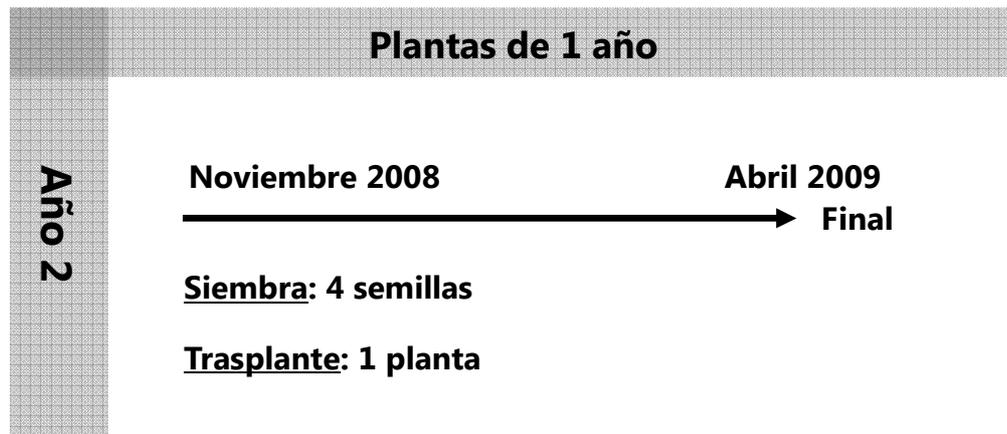


Fig. 1: Representación del calendario de siembra (cohorte) y trasplantes de plantas de *Acacia caven*. Se evaluó emergencia de semillas al inicio de cada año (cohorte 1 y 2) mientras que para el seguimiento de la supervivencia de los trasplantes del año 1 se consideran dos temporadas de crecimiento consecutivas, en tanto que solo una temporada de crecimiento fue considerada para las plantas trasplantadas en año 2.

Todos los tratamientos fueron monitoreados cada veinte días en cada una de las temporadas de crecimiento. En cada censo (12 para las plantas establecidas en el primer año y 8 para las plantas establecidas durante el segundo año) se registró el porcentaje de emergencia de las semillas sembradas cada año, hasta no registrar emergencias por espacio de dos meses después de emergida la última planta. Se tomó en cuenta la cantidad de plantas vivas al finalizar cada estación de crecimiento para estimar la supervivencia de las plantas trasplantadas. El crecimiento se estimó únicamente sobre los trasplantes del primer año, a través del cálculo de la tasa de crecimiento relativa (altura y diámetro basal) y de la relación de la biomasa tallo / raíz (R.T/R).

2.4 Determinación del contenido de humedad y nutrientes del suelo

A comienzos del primer año (Noviembre de 2007), se tomaron muestras de suelo en parches de vegetación de pastos altos y cortos para determinar el contenido de humedad (gravimétrico), materia orgánica (Walkley y Black), nitrógeno total (método Kjeldahl) y contenido de fósforo (Bray y Kurtz N° 1). A comienzos del segundo año se determinó únicamente el contenido de humedad (gravimétrico). Se tomaron 24 muestras de suelo por sitio de estudio con una profundidad total de 20 cm.

El contenido de humedad en el suelo fue muy bajo durante todo el experimento, esta deficiencia fue mayor durante el segundo año de estudio (Porcentaje de humedad,

Media \pm DS. Año 1: $9,59 \pm 0,39$; Año 2: $8,21 \pm 0,48$ $F_{(1,28)} = 6,86$; $P < 0,01$). El porcentaje de humedad de los parches de pastos altos fue superior a la humedad registrada en los pastos cortos (Media \pm DS, pastos altos: $9,93 \pm 0,44$, pastos cortos: $7,87 \pm 0,35$ $F_{(1,28)} = 14,11$; $P < 0,0008$). El contenido de materia orgánica ($F_{(1,14)} = 2,70$; $P < 0,121$), nitrógeno total ($F_{(1,14)} = 1,51$; $P < 0,24$) y fósforo ($F_{(1,14)} = 1,00$; $P < 0,33$) no varió de manera significativa entre parches de vegetación (Tabla 2).

	MO (%)	N total (ppm)	P (ppm)
<u>Pastos cortos</u>	2,77 a $\pm 0,08$	2,17 a $\pm 0,005$	4,80 a $\pm 0,37$
<u>Pastos altos</u>	2,93 a $\pm 0,27$	2,23 a $\pm 0,004$	4,28 a $\pm 0,39$

Tabla 2. Porcentaje de materia orgánica, nitrógeno total y fósforo en parches de pastos altos y cortos. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas entre parches de vegetación.

2.5 Determinación de la profundidad de raíces de los pastos y las leñosas

Se determinó la profundidad efectiva de las raíces y la biomasa de una especie de pasto alto (*A. lateralis*) y dos especies de pastos cortos (*Sporobolus indicus* y *Paspalum notatum*). Para ello se seleccionaron y se extrajeron con pala 10 plantas de cada especie, se lavaron las raíces y se secaron a estufa (60 °C) hasta peso constante. Asimismo, se midió la longitud de las raíces de las plantas de *Acacia* que se habían registrado como muertas (secas) durante el primer y segundo año del experimento.

2.6 Patrones naturales de reclutamiento de plantas de *Acacia caven*

En tres sitios diferentes se relevó el patrón natural de reclutamiento de plántulas de *Acacia caven*. En cada sitio se localizaron 10 transectas (100 metros de largo y 4 de ancho) en la matriz de pastos altos y otras 10 en la matriz de pastos cortos. En cada una de ellas se censaron todas las plantas con una altura menor a 50 centímetros (mayor altura alcanzada por las plantas transplantadas en nuestro experimento al finalizar el mismo). Los datos se analizaron estadísticamente a través de modelos lineares generalizados asumiendo distribución Poisson.

2.7 Análisis Estadístico

Para evaluar el porcentaje de germinación se realizó un ANOVA factorial con el año de estudio, tipo de parche y tratamiento de corte como factores principales. Los sitios de estudio fueron considerados como bloques. El porcentaje de germinación fue transformado a arcoseno para cumplir con los supuestos del análisis de varianza (Sokal y Rohlf 1995). La supervivencia de plantas fue analizada con modelos log-lineal, se evaluó la dependencia del destino de las plantas (viva o muerta) respecto del año de estudio, el parche de vegetación y el tratamiento de corte. La tasa de crecimiento relativo ($T.C.R. = (Ln \text{ final} - Ln \text{ inicial}) / \text{tiempo}$) en altura y en diámetro basal medida al final de la primera y segunda estación de crecimiento (173 y 360 días respectivamente) se analizó a través de un ANOVA de medidas repetidas (Statística 1999). Dado que el diseño original quedó desbalanceado debido a la mortandad de plantas se analizó cada sitio de manera separada. Al final del experimento se evaluó la relación de biomasa tallo / raíz (R.T/R) mediante un ANOVA factorial.

3. Resultados

3.1 Patrones naturales de reclutamiento de plantas de *Acacia caven*

El número de plantas de *Acacia* que se reclutaron naturalmente fue significativamente mayor en los parches de pastos altos (media del N° de plantas \pm DS. Pastos altos: $2,9 \pm 0,34$, Pastos cortos: $1,56 \pm 0,34$. $\chi^2_{(2)} = 12,28$, $P < 0,0004$).

3.2 Profundidad efectiva de las raíces de pastos y leñosas

La profundidad efectiva de las raíces de *A. lateralis* (pasto alto) alcanzó 26 cm, el 80 % de la biomasa radical se concentró en los primeros 17 cm del perfil del suelo. *S. indicus* y *P. notatum* (pastos cortos) alcanzaron una profundidad efectiva de 16 y 14 cm respectivamente, el 70 y 75 % de la biomasa de raíces se concentró en los primeros 8 cm del suelo. Las raíces de las plantas de *Acacia* alcanzaron una profundidad efectiva de 10 y 26 cm durante el primer y segundo año, respectivamente (Fig. 2).

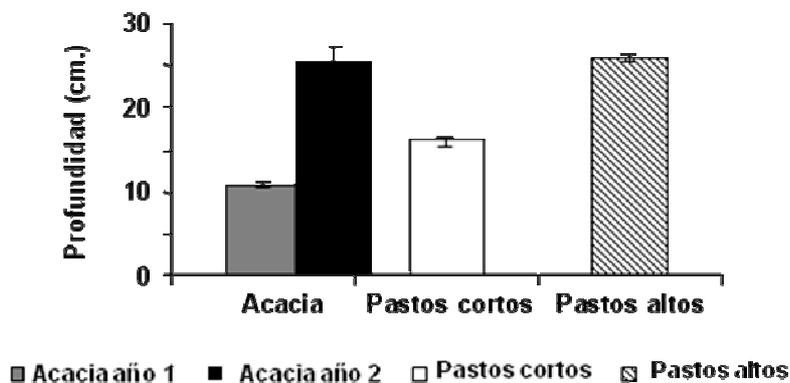


Fig. 2: Profundidad efectiva (\pm DS) de las raíces de pastos cortos y altos y de las plantas de *Acacia* (1° y 2° temporada de crecimiento).

3.3 Emergencia de plántulas de ambas cohortes

La tasa de emergencia de plántulas fue variable y afectada en forma significativa por el año de estudio (Tabla 3): sobre un total de 192 semillas sembradas cada año, 127 plántulas emergieron en el primer año ($66,14\% \pm 4,67$) y 85 plantas en el segundo ($44,27\% \pm 4,67$). El tratamiento de remoción total aumento de manera significativa la emergencia de plántulas respecto de los tratamientos de corte cada 40 y 20 días (Media

\pm DS. Remoción total: 33,01(b) % \pm 5,29; Corte cada 40 días: media \pm DS: 21,69 % (a) \pm 6,57; Corte cada 20 días 21,22 (a) % \pm 5,76). Sin embargo, no existieron diferencias entre el tratamiento de remoción total y el control sin remoción (Media \pm DS: Control: 24,05(ab) % \pm 6,95) ni entre este último y los tratamientos de corte cada 40 y 20 días (Test de Tukey, $P > 0,05$; Fig- 3).

El año de siembra interactuó en forma marginal con los parches de vegetación (Tabla 3, Fig. 4). Durante el primer año de estudio los parches de pastos cortos ofrecieron un micrositio más seguro para la germinación y emergencia que los parches de pastos altos (72 vs. 55 plantas respectivamente). Este patrón se borró durante el segundo año del experimento, cuando la emergencia disminuyó en ambos parches, y los parches altos tuvieron una mayor emergencia, aunque no fue significativa (Pastos cortos: 39 plantas, Pastos altos: 46 plantas, Fig. 4).

	<i>gl</i>	C.M. Trat	C.M Error	F	P
Sitio (S)	1	1225,00	602,58	2,21	0,141
Año (A)	1	6583,59	602,58	10,93	0,001
Parche (P)	1	396,09	602,58	0,66	0,420
Tratamiento (T)	3	2683,59	602,58	4,45	0,006
A \times P	1	1971,09	602,58	3,27	0,074
A \times T	3	277,34	602,58	0,46	0,711
P \times T	3	5274	602,58	0,88	0,458
A \times P \times T	3	177,34	602,58	0,29	0,829

Tabla 3: ANOVA factorial para el porcentaje de germinación de dos cohortes de *Acacia caven*. Los datos fueron transformados a raíz de arco seno.

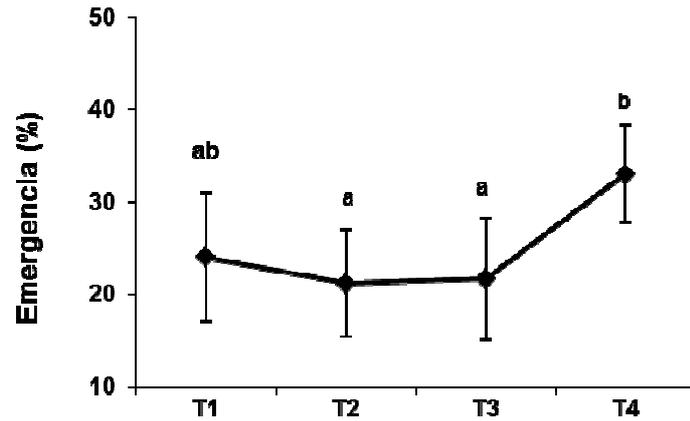


Fig. 3: Emergencia (%) de plántulas de *Acacia caven* según los tratamientos de corte aplicados sobre la vegetación residente. T1: control, T2: corte de la vegetación c/ 40 días; T3: corte de la vegetación c/ 20 días; T4: remoción total. Letras distintas indican diferencias significativas (Test de Tukey, $P < 0,05$).

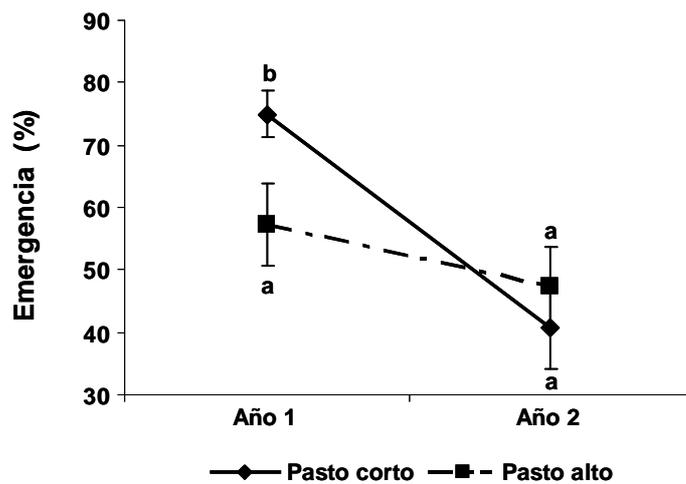


Fig. 4: Emergencia (%) de plántulas de *Acacia caven* de las cohortes 1 y 2 en parches de pastos altos y cortos.

3.4 Supervivencia de los trasplantes

3.4.a Análisis de la supervivencia final de los trasplantes realizados durante el 1° año del experimento

La supervivencia final de los trasplantes realizados el primer año (desde 07/11/07 hasta el 24/04/09) no fue afectada ni por el parche de vegetación, ni por los tratamientos de

corte (Tabla 4). Sobre un total de 48 plantas trasplantadas sobrevivieron 35 plantas (72,91 % \pm 8,05). Aunque no se registró un efecto significativo de los parches de vegetación sobre la supervivencia de los trasplantes (Tabla 4), en los parches de pastos altos la supervivencia fue superior a la de los parches de pastos cortos (83,33 vs. 62,5 %, respectivamente). La mayor cantidad de plantas perdidas se registró entre el trasplante y el fin de la primera estación de crecimiento (9 plantas sobre un total de 48 trasplantadas), de aquí y hasta finalizar el recuento de la segunda estación de crecimiento la mortandad de plantas de la cohorte 1 fue muy baja (4 plantas).

	<i>gl</i>	χ^2	<i>P</i>
Sitio (S)	1	1,12	0,28
Parche (P)	1	1,32	0,34
Tratamiento (T)	3	3,73	0,29
S \times P	1	0,325	0,3568
S \times T	3	2,47	0,479
P \times T	3	2,58	0,459
S \times P \times T	3	2,93	0,40

Tabla 4: Análisis log- linear para la supervivencia final (dos estaciones de crecimiento) de los trasplantes de plantas de *A. caven* realizados durante el primer año del experimento

3.4.b Análisis de la supervivencia de los trasplantes (año 1 y 2) al finalizar la primera estación de crecimiento:

El año de estudio afectó la supervivencia de los trasplantes. Al finalizar la primera estación de crecimiento la supervivencia de las plantas trasplantadas durante el año 1 fue mayor que la registrada para los trasplantes realizados durante el segundo año (Tabla 5). La mortandad de los trasplantes fue cercana al 20 % durante el primer año del experimento, mientras que durante el segundo año ascendió a 75 %. El tratamiento de corte también afectó la supervivencia de los trasplantes, la remoción total de la vegetación aumentó la supervivencia de manera independiente al tipo de parche de vegetación (Tabla 5).

	<i>gl</i>	χ^2	<i>P</i>
Sitio (S)	1	1,04	0,305
Año (A)	1	25,99	0,0000003
Parche (P)	1	0,04	0,83
Tratamiento (T)	3	12,03	0,007
A × S	1	1,76	0,184
A × P	1	1,03	0,308
A × T	3	4,15	0,245
S × P	1	0,03	0,859
S × T	3	2,70	0,439
P × T	3	0,08	0,993
A × S × P	1	0,05	0,821
A × S × T	3	0,126	0,988
A × P × T	3	2,50	0,474
S × P × T	3	0,427	0,934
A × S × P × T	3	0,965	0,809

Tabla 5: Análisis log- lineal para la supervivencia de los trasplantes de un año al finalizar la primera temporada de crecimiento (noviembre 2008 y 2009 para los trasplantes del 1° y 2° año, respectivamente).

3.5 Crecimiento de los trasplantes

3.5.a Tasa de Crecimiento Relativo (altura)

En general la tasa de crecimiento en altura fue mayor en los parches de pastos altos y el efecto de los tratamientos cambió según el parche de vegetación (Parche × Tratamiento $P < 0,04$, Tabla 6; Fig. 5). Mantener el dosel herbáceo en forma intacta o cortar la vegetación cada 40 días tuvo un efecto negativo en los parches de pastos cortos, mientras que en los pastos altos no modificó el crecimiento en altura. Por otro lado, el efecto del corte realizado cada 20 días o la remoción total de la vegetación no varió según el tipo de parche (Fig. 5).

	<i>gl</i>	C.M. Trat.	C.M. Error	F	<i>P</i>
Parche (P)	1	26015,40	695,74	37,39	0,00003
Tratamiento (T)	3	3774,91	695,74	5,42	0,01
Fecha (F)	10	2626,90	127,47	20,60	0,0000
P × T	3	2568,50	695,74	3,69	0,04
P × F	10	933,82	127,47	7,32	0,000
T × F	30	576,12	127,47	4,51	0,000
P × T × F	30	177,95	127,47	1,39	0,10

Tabla 6: ANOVA factorial de medidas repetidas para la Tasa de Crecimiento Relativo en altura de los transplantes de *Acacia caven*.

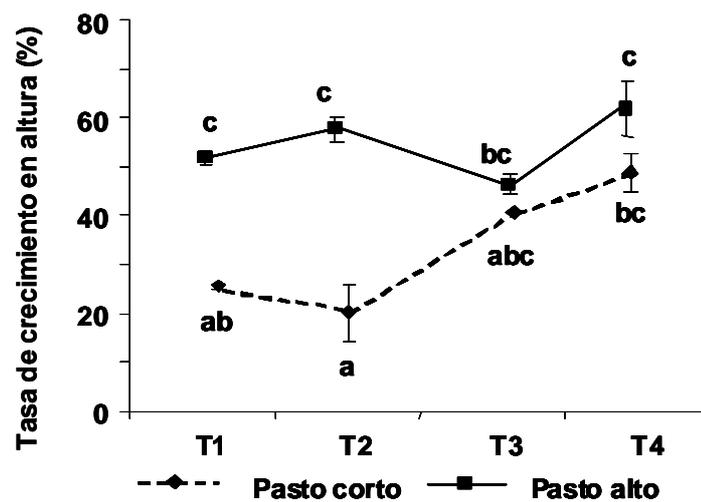


Fig. 5: Tasa de crecimiento relativo en altura de los transplantes de *Acacia caven* al final del experimento (4/ 2009) de acuerdo al tipo de parche de vegetación y tratamiento de corte. T1: control, T2: corte de la vegetación c/ 40 días; T3: corte de la vegetación c / 20 días; T4: remoción total. Letras distintas indican diferencias significativas (Test de Tukey, $P < 0,05$).

Los parches de vegetación y los tratamientos de corte interactuaron de manera significativa con las fechas de muestreo (Tabla 6). En general, el crecimiento en altura de los parches de pastos altos fue mayor a lo largo de todo el experimento, aunque esta diferencia fue significativa solo al final de la primera temporada de crecimiento (marzo-abril de 2008, Tabla 6; Fig. 6).

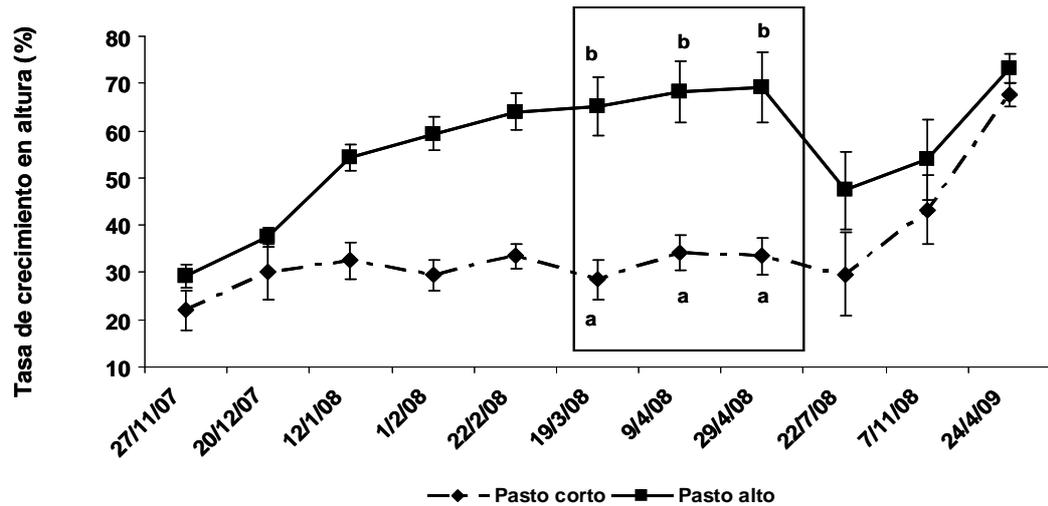


Fig. 6: Tasa de crecimiento relativo en altura de los transplantes de *Acacia caven* al final del experimento (4/2009) en función del tipo de parche de vegetación y fecha de muestreo. En el recuadro se muestra solo el período donde existieron diferencias significativas. Letras distintas indican diferencias significativas (Test de Tukey, $P < 0,05$).

3.5.b Tasa de Crecimiento Relativo (diámetro basal)

El crecimiento del diámetro basal del tallo fue afectado en forma marginal por el tratamiento de corte de manera independiente al tipo de parche de vegetación (Tabla 7). La remoción total de la vegetación incrementó el crecimiento en diámetro mientras que el corte cada 40 días tuvo el efecto contrario (Test de Tukey, $P > 0.05$, Fig. 7).

	<i>gl</i>	C.M. Trat.	C.M Error	F	<i>P</i>
Parche (P)	1	7033,31	2265,29	3,10	0,101
Tratamiento (T)	3	7407,32	2265,29	3,26	0,055
Fecha (F)	9	4501,75	81,1702	55,46	0,000
P × T	3	27,6646	2265,29	0,01	0,998
P × F	9	187,891	81,17	2,31	0,0196
T × F	27	159,828	81,17	1,96	0,007
P × T × F	27	37,8013	81,17	0,46	0,988

Tabla 7: ANOVA factorial de medidas repetidas de la tasa de crecimiento relativo del diámetro basal de los transplantes.

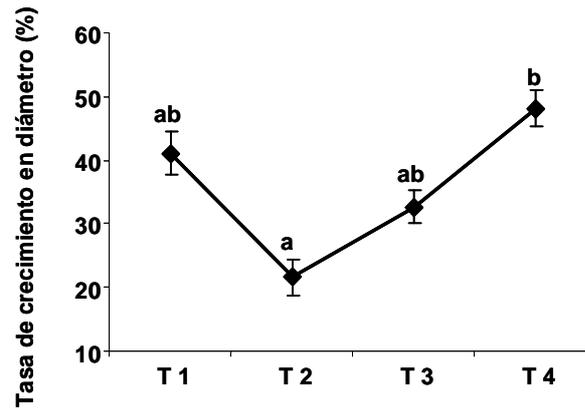


Fig. 7: Tasa de crecimiento relativo del diámetro basal del tallo de plantas de *Acacia caven* al final del experimento (4-2009) según el tratamiento de corte aplicado. Ver leyenda Fig. 4 Letras distintas indican diferencias significativas (Test de Tukey, $P < 0,05$).

3.6 Relación tallo / raíz (biomasa)

Al finalizar el experimento (2 años), la relación de biomasa T / R de los transplantes varió de manera marginal con el parche de vegetación (Tabla 8). En general, los parches de pastos cortos tuvieron una relación biomasa T / R menor (Media \pm DS: Pastos cortos: $0,33 \pm 0,01$. Pastos altos: $0,39 \pm 0,02$), mientras que los tratamientos de corte no afectaron dicha relación (Tabla 8).

	<i>gl</i>	C.M. Trat.	C.M Error	F	P
Parche (P)	1	0,025	0,006	4,10	0,06
Tratamiento (T)	3	0,003	0,0061	0,61	0,61
P \times T	3	0,004	0,006	0,72	0,55

Tabla 8: ANOVA factorial para la relación de biomasa tallo / raíz de los transplantes de *Acacia caven* al finalizar el experimento (Abril de 2009).

4. Discusión

El objetivo de este capítulo fue evaluar mediante experimentos manipulativos el efecto de la vegetación residente sobre el establecimiento de *Acacia caven* en ausencia de pastoreo. Los resultados que presento demuestran que el porte de las plantas vecinas, el manejo de la vegetación residente y la variabilidad climática interanual afectaron el establecimiento y el crecimiento de las plantas de *Acacia*.

Durante la etapa de emergencia el efecto del porte de la planta vecina dependió del año de estudio. La cercanía a una mata de pastos cortos aumentó marginalmente la emergencia durante el primer año del experimento, este efecto se borró durante el segundo año de estudio. Considerando que la semilla de *Acacia* está dentro del grupo de especies leñosas que germinan a través de un amplio rango de temperaturas y condiciones lumínicas (Funes *et. al* 2009), el cambio en las condiciones hídricas del suelo sería el factor abiótico más importante a considerar en las variaciones interanuales en los procesos de germinación y emergencia de estos árboles (Wilson y Witkowski 1998). Dado que la variabilidad entre años en el reclutamiento de plantas de *Acacia* fue mayor en los parches de pastos cortos que en los de pastos altos (Fig. 3), estos micrositios serían los más sensibles a los cambios en los niveles de reclutamiento de leñosas bajo un escenario de variabilidad climática. Esto quedó parcialmente demostrado al segundo año del experimento, cuando los niveles de emergencia disminuyeron sensiblemente en los micrositios de pastos cortos. Si bien no se ha explorado en los mecanismos que podrían determinar este resultado, es posible que en un año caracterizado por severas condiciones de sequía, la disminución en el contenido de humedad en los primeros centímetros del suelo debido a la presencia de las raíces superficiales de los pastos rastreros (Fig. 2) haya impedido la imbibición de las semillas de *Acacia*, un proceso físico necesario para que se desencadene la germinación y emergencia de plántulas. La alta dependencia del contenido hídrico del suelo para que se desencadene el proceso de germinación y emergencia ha sido probada a través de un experimento que demostró que las semillas del género *Acacia* requieren un nivel crítico de humedad del suelo durante 10 a 14 días previos a la emergencia, mientras que los requerimientos de agua son mínimos en las dos semanas posteriores a la misma (Wilson y Witkowski 1998). Por otro lado estos mismos autores encontraron que la frecuencia de los eventos de precipitación es más importante que la cantidad total de agua para iniciar la germinación.

De manera independiente al año de estudio y al tipo de parche de vegetación, la remoción total de la vegetación tuvo un efecto positivo sobre la emergencia de las plántulas de *Acacia* respecto al tratamiento control sin remoción y a los tratamientos de corte de la vegetación. Este resultado coincide con otros trabajos que demostraron que la competencia con la vegetación residente afecta negativamente el reclutamiento y los primeros estadios de la vida de las plántulas de leñosas en sistemas de sabanas y pastizales (De Steven 1991, Berkowitz *et al.* 1995, Davis *et al.* 1998, Mazía *et al.* 2001). De acuerdo a los resultados que presento, mantener la cobertura herbácea sería un aspecto del manejo a considerar que contribuiría a disminuir los niveles de reclutamiento de especies leñosas.

Al igual que la emergencia, la supervivencia fue afectada por las variaciones climáticas interanuales. La tasa de supervivencia de la cohorte 1 fue significativamente mayor a la registrada para las plantas que se establecieron durante el segundo año de estudio (cohorte 2). Por lo tanto, la severa sequía registrada durante el segundo año del experimento, cuando las precipitaciones estuvieron 57 % por debajo de la media histórica, afectó drásticamente las probabilidades de supervivencia de las plantas que se establecieron bajo esa condición ambiental. Contrariamente, bajo esas condiciones de estrés ambiental las plantas de la cohorte 1 (establecidas el primer año) registraron una alta tasa de supervivencia (82%). Estos resultados indicarían que el primer año de vida sería el más vulnerable para estas plantas, ya que una vez alcanzado un determinado tamaño la probabilidad de mortandad disminuiría. Particularmente, las plantas de *Acacia* de dos años de edad (cohorte 1) podrían presentar mayor resistencia frente a una disminución en las condiciones de humedad debido a que poseen un sistema radical más profundo (Fig. 1). En resumen, las condiciones ambientales que se registran en etapas tempranas pueden afectar la probabilidad de reclutamiento (semilla a plántula establecida) así como la probabilidad de sobrevivir y pasar a un estadio de vida posterior (plántula a individuos juveniles) (Gordon y Rice 2000, Sankaran *et al.* 2004).

En forma contraria a lo ocurrido en la etapa de emergencia, los parches de pastos altos facilitaron la supervivencia de las plantas de *Acacia* independientemente del año en que se establecieron las plantas. Es posible que el mayor contenido de humedad que se registró en esos micrositos, así como un posible efecto de amortiguación del estrés abiótico a través de la protección por sombreado hayan contribuido a disminuir los niveles de mortalidad de plántulas (Kitzberger *et al.* 2000). Los patrones naturales de reclutamiento de las plantas de *Acacia* coinciden con estos resultados. Otros autores

también encontraron que la supervivencia de plantas de leñosas aumenta bajo sombra artificial debido a la disminución de la evaporación del suelo durante un año en el cual las precipitaciones estuvieron por debajo del promedio histórico (O'Connor 1995, Kitzberger *et al.* 2000, Chaneton *et al.* 2010). En resumen los resultados que presento demuestran que los micrositios favorables o seguros para el establecimiento de leñosas son diferentes de acuerdo a la etapa del ciclo de vida considerada (O'Connor 1995, Schupp, E. W. 1995, Barnes y Archer 1999, Gordon y Rice 2000).

Mientras la supervivencia de las plantas de la cohorte 1 al finalizar el experimento (plantas de dos años de edad), fueron diferencialmente afectadas por el tipo de parche de vegetación y por el tratamiento de corte, la supervivencia final de los trasplantes de dos años no fue afectada por ninguno de los tratamientos aplicados. Mis observaciones indican que los trasplantes alcanzaron un 18,3 % más de altura y un 20 % más en longitud de la raíz que las plantas provenientes de semillas. Mientras que la biomasa de los trasplantes (peso seco) fue un 50,5 y 45 % más que las plantas de semillas para parte aérea y raíz respectivamente. Entonces, es posible inferir que podría haber un tamaño crítico por encima del cual el establecimiento de los árboles estaría asegurado, independientemente de la identidad de los vecinos y del manejo de la vegetación residente. Contrariamente, plantas más pequeñas (trasplantes de 1 año de edad) o que no alcanzaron un determinado tamaño crítico respondieron positivamente al tratamiento de remoción de la vegetación residente.

En resumen, los resultados que presento destacan la importancia de la identidad de las plantas vecinas y del manejo de la vegetación residente en el establecimiento de los árboles, pero sólo durante los estadios tempranos en la vida de un árbol. Otro aspecto a destacar, es que si bien la competencia generada por la vegetación residente disminuyó el reclutamiento de las plantas de *Acacia*, no anuló totalmente las probabilidades de establecimiento de árboles. Si bien algunos autores han sugerido que la reducción de la biomasa de pastos en sabanas áridas no afectaría el crecimiento y supervivencia de árboles de *Prosopis granulosa* (Brown y Archer 1999). Otros autores destacan que el efecto que la vegetación herbácea sobre las plántulas de leñosas puede ser variable, pero rara vez excluirlas completamente (Gordon *et al.* 1989, Martínez y Fuentes 1993). El crecimiento de las plantas reclutadas fue, en general, favorecido en los micrositios generados por las matas de pastos altos. Contrariamente, la presencia de pastos cortos tuvo un efecto negativo sobre las tasas de crecimiento en altura de las plantas de *Acacia*. Sin embargo, el manejo de estos pastos podría ser un aspecto clave a

considerar ya que eliminar totalmente su cobertura o una alta frecuencia de corte tuvo un efecto positivo sobre el crecimiento (Fig. 5). En consecuencia, la competencia que ejercen estos pastos demostró ser un aspecto clave para la supervivencia y crecimiento de las plantas leñosas en el sistema estudiado.

CAPÍTULO III

EFECTO DE LA HERBIVORÍA DOMÉSTICA Y DE LAS RELACIONES DE VECINDAD SOBRE EL CONSUMO DE PLANTAS DE ACACIA CAVEN

1. Introducción

La importancia de las relaciones de vecindad entre diferentes especies de plantas constituye un aspecto de gran importancia en la estructura de las comunidades vegetales. Es así que durante las últimas dos décadas diferentes estudios experimentales realizados a escala de parche de vegetación han revelado una gran cantidad de interacciones que no sería posible encontrarlas a mayores escalas de análisis (Holmes y Jepson-Innes 1989). Mientras esta aproximación ha sido más empleada para entender las relaciones de competencia o facilitación entre plantas vecinas, ha sido menos empleada para explicar cómo las relaciones de vecindad pueden afectar la tasa de consumo por herbívoros. Las relaciones de vecindad entre plantas vecinas pueden conducir a un aumento en la susceptibilidad al consumo si están espacialmente asociadas a plantas palatables (susceptibilidad por asociación) mientras que estas relaciones de vecindad podrían significar una disminución en el consumo si se encuentran espacialmente asociadas a plantas poco palatables (resistencia por asociación). La resistencia y la susceptibilidad por asociación han sido documentadas en sistemas terrestres y acuáticos (McNaughton 1978, Hay 1986, Hjalten *et al.* 1993.), aunque la susceptibilidad por asociación ha sido más frecuentemente documentada en sistemas boscosos y con insectos (Hambäck *et al.* 2000, White y Witham 2000), mientras que ha sido menos documentada con consumidores mamíferos (Barbosa *et al.* 2009). El resultado de estas interacciones indirectas se mide como cambios en la tasa de consumo o en la abundancia de herbívoros. El experimento crítico necesario para determinar la magnitud de estas interacciones es cuantificar el consumo o la abundancia de herbívoros en presencia y ausencia de vecinos.

En general, las interacciones positivas entre plantas vecinas han sido frecuentemente estudiadas bajo un contexto de estrés abiótico, es así que la facilitación ha sido ampliamente documentada en comunidades áridas y semiáridas (Callaway 1995). Sin embargo, muchos estudios experimentales de facilitación entre plantas, son indirectos a través de brindar protección o refugio contra herbívoros (Callaway 1995, Callaway *et al.* 2002). Es así que una planta palatable asociada espacialmente a una de baja palatabilidad, de alta complejidad estructural o con gran producción de defensas físicas (espinas) o químicas (sustancias tóxicas) será menos consumida (Tahvanainen y Root 1972, Rausher 1981, McAuliffe 1984, Cooper y Owen-Smith 1986, Pfister y Hay 1988, Callaway 1995, Callaway *et al.* 2002, Riginos y Young 2007). En general, la

protección se manifiesta con más claridad cuando el tamaño de la planta “nodriza” es lo suficientemente grande como para rodear completamente a la especie protegida, dificultando el acceso del herbívoro. Asimismo, la protección que ejerce la planta nodriza es más efectiva durante los primeros estadios de la planta susceptible a ser consumida, ya que en estados ontogénicos avanzados la palatabilidad de la especie protegida disminuye (Chaneton *et al.* 2010).

La *susceptibilidad por asociación* ocurre cuando una planta no palatable o de bajo valor nutritivo es más dañada o consumida cuando se encuentra espacialmente asociada a una planta de alto valor nutritivo que en ausencia de vecinos (Root 1972, Thomas 1986, Karban 1997). Este tipo de interacción puede ser simétrica o asimétrica, en el primer caso la presión de herbivoría es similar para ambas especies involucradas. Mientras que en el caso de las interacciones asimétricas la tasa de consumo o de ataque sobre el hospedante preferido (alto valor nutritivo) es mayor. En ambos casos el patrón que se visualiza es similar al de la competencia directa por recursos pero en este caso la competencia es aparente, ya que la interacción está mediada por la presencia de un consumidor compartido. En general, las interacciones de naturaleza asimétrica son más comunes en la naturaleza ya que la especie menos preferida será incidentalmente consumida (Chaneton y Bonsall 2000).

El patrón espacial de forrajeo del ganado vacunos sigue un esquema jerárquico (Senft *et al.* 1987). A escala de comunidad un *parche* es definido como una unidad de forraje o una agregación espacial de bocados en la cual el movimiento permanece constante por un corto período de tiempo (Bailey *et al.* 1996). La primera “decisión” de forrajeo comienza con la selección del parche de alimentación, esta primera decisión restringe las futuras ya que los parches alejados del primero no entrarán en las futuras decisiones dentro del mismo pulso de pastoreo. La segunda “decisión” de forrajeo es la selección del *micrositio de consumo* dentro del parche de alimentación, los animales cambiarán de estación de forrajeo dentro del parche cuando las plantas remanentes sean rechazadas de su dieta. Finalmente, la tercera “decisión” de forrajeo es a nivel de *bocado de alimentación* que está definido por la aprensión del alimento y los movimientos de la cabeza, mandíbula y lengua asociados a la ingesta. El tiempo de permanencia del animal en cada nivel jerárquico disminuye desde parche (1 a 30 min), a sitio de alimentación (5-100 seg) a bocado (1 a 2 seg).

La abundancia de forraje y la calidad nutritiva del parche de alimentación determinarán la selección del parche de forrajeo y del micrositio dentro del parche (Bailey *et al.* 1996, García *et al.* 2000, Baraza y Hódar 2006). Estas decisiones de forrajeo podrán variar con las variaciones en el ambiente abiótico, por ejemplo mientras un parche que presenta alta disponibilidad de forraje en un año húmedo será seleccionado, podrá ser rechazado si la disponibilidad de alimento disminuyera marcadamente en un año seco. Asimismo, los parches de alimentación rechazados durante un año climáticamente benigno, podrán ser los seleccionados en un año con baja disponibilidad de forraje.

Los pastizales del sur de Corrientes al conformar un mosaico de parches de matas de pastos altos espacialmente separadas de los parches de pastos cortos rastreros (de mayor calidad nutritiva que los pastos altos) representan un escenario ideal para evaluar cómo las relaciones de vecindad que se manifiestan a escala de parche afectan la probabilidad de consumo de *A. caven* por el ganado doméstico.

El objetivo general de este capítulo es evaluar el efecto del pastoreo sobre el reclutamiento de plantas de *A. caven*.

La hipótesis de trabajo que me planteo es:

1- La susceptibilidad o resistencia a la herbivoría por el ganado doméstico de las plantas de *Acacia* depende de la identidad de las plantas vecinas.

Se predice que el consumo de plántulas aumentará cuando se encuentren espacialmente asociadas a pastos de alta palatabilidad (matas rastreras de pastos cortos) o cuando se encuentren más expuestas debido a una menor cobertura herbácea. Contrariamente el consumo de plántulas disminuirá cuando se encuentren espacialmente asociadas a pastos de baja palatabilidad y alto porte (matas de pastos altos).

2. Materiales y Métodos

2.1 Descripción del sitio de estudio

Los sitios de estudio fueron los mismos que los descritos en el capítulo II.

2.2 Diseño experimental

Se siguió el mismo diseño experimental descrito en el capítulo II, se instaló además un experimento simétrico en condiciones de pastoreo. Los tratamientos de corte de la vegetación residente fueron: T1= control, T2= Corte cada 20 días y T3= Remoción total de la vegetación aérea y subterránea. Las semillas y las plantas empleadas para los trasplantes fueron obtenidas del mismo conjunto usado para el experimento de competencia. Durante los dos años que duró el experimento, el pastoreo fue realizado por vaquillas de recría (8 -20 meses). La carga animal varió entre 0,90 y 1,19 EV/ha a lo largo de todo el período. Otros herbívoros presentes fueron los equinos aunque la carga fue cercana a 0,07 EV/Ha.

La duración y los períodos de crecimiento de las plantas de *Acacia* considerados como así también todos los monitoreos y censos de plantas fueron efectuados simultáneamente al experimento de competencia. Se midió la emergencia, supervivencia y causas de mortalidad de las plantas trasplantadas.

2.3 Análisis estadístico

El análisis estadístico siguió el mismo protocolo que el descrito en el capítulo II. La emergencia de plántulas se analizó con un diseño de parcelas divididas donde el efecto del pastoreo se lo considero como parcela principal (sitio) y el efecto del tipo de parche (pastos cortos vs. pastos altos) y del tratamiento de corte (T1= control, T2= Corte cada 20 días y T3= Remoción total de la vegetación aérea y subterránea) a nivel de subparcelas (parches).

La supervivencia de las plantas trasplantadas se analizó con modelos log-lineares. La incidencia de las características del micrositio (pastos cortos y pastos altos) y de la presencia o no de vecinos (tratamiento con vecinos y remoción total de la vegetación) sobre el consumo de plantas fue evaluada a través de contrastes planeados.

Además, en transplantes de un año evalué las causas de mortalidad (sequía o consumo) bajo condiciones de pastoreo a través de comparaciones apareadas (t de student), este análisis se hizo separadamente para cada año de estudio. Finalmente, para obtener una medida cuantitativa del efecto del pastoreo sobre la mortalidad de plantas obtuve la magnitud de dicho efecto (\ln plantas muertas bajo pastoreo – \ln plantas muertas en clausura; Hedges *et al.* 1999). Esta medida la obtuve para los transplantes de 1 año realizados durante el primer y segundo año del experimento.

3. Resultados

3.1 Emergencia de plántulas de las cohortes 1 y 2

La presencia de herbívoros no tubo ningún efecto sobre la germinación de semillas, no registrándose diferencias significativas al comparar con los lotes en clausura (Tabla 9). Por otro lado, durante el primer año de estudio los parches de pastos cortos ofrecieron un micrositio más seguro para la germinación y emergencia que los parches de pastos altos (Año \times Parche $P < 0,01$). Este efecto se borró durante el segundo año del experimento, ya que no se registraron diferencias significativas entre parches de vegetación. Asimismo, la variabilidad entre años en los niveles de emergencia fue significativa solo para los parches cortos mientras que en los parches de pastos altos la variabilidad fue menor, sin presentar diferencias (Tabla 9, Fig. 8). Finalmente (Tabla 9, Fig 9), la remoción total de la vegetación mejoró significativamente la tasa de emergencia en relación al resto de los tratamientos (Media \pm DS, Control: 45,31 % (a) \pm 4,81; Corte c/20 días: 44,79 % (a) \pm 4,35; Remoción total: 59,40 % (b) \pm 4,63).

	<i>gl</i>	C.M. Trat.	C.M Error	F	<i>P</i>
Sitio (S)	1	1225	573,16	2,13	0,14
Pastoreo (Pt)	1	6400	17,29	3,7	0,15
Año (A)	1	8556,25	17,29	4,95	0,11
Pt \times A	1	56,25	17,29	0,033	0,87
Parche (P)	1	1056,25	573,16	1,84	0,17
Tratamiento (T)	2	2504,68	573,16	4,36	0,01
Pt \times P	1	6,25	573,16	0,01	0,91
A \times P	1	3600	573,16	6,28	0,01
Pt \times T	2	1276,56	573,16	2,22	0,11
A \times T	2	1276,56	573,16	2,22	0,11
P \times T	2	639,06	573,16	1,11	0,33
Pt \times A \times P	1	225	573,16	0,39	0,53
Pt \times A \times T	2	267,18	573,16	0,46	0,62
Pt \times P \times T	2	160,93	573,16	0,28	0,75
A \times P \times T	2	285,93	573,16	0,49	0,60
A \times Pt \times P \times T	2	14,06	573,16	0,02	0,97

Tabla 9: Análisis ANOVA con parcelas divididas para emergencia de plántulas de *Acacia caven* de las cohortes 1 y 2 (Años 2007 y 2008 respectivamente).

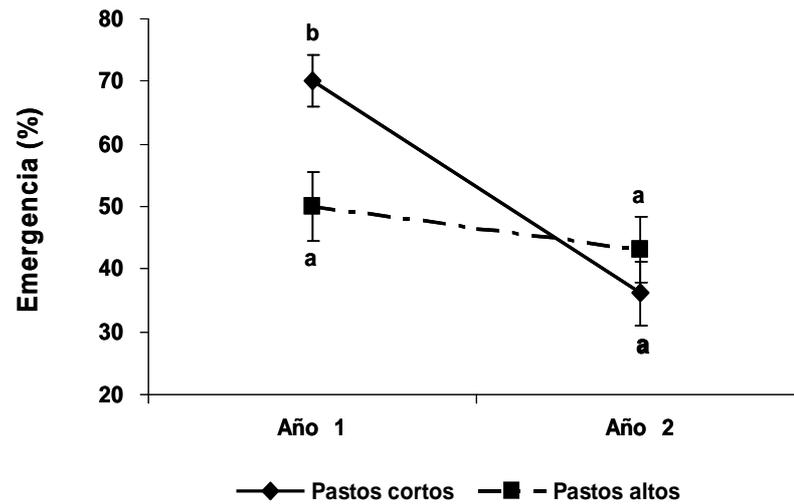


Fig. 8: Emergencia de plántulas de *A. caven* (% emergencia, media \pm DS, cohorte 1 y 2) en parches de pastos altos y cortos bajo pastoreo. Letras distintas indican diferencias significativas (Test de Tukey, $P < 0,05$).

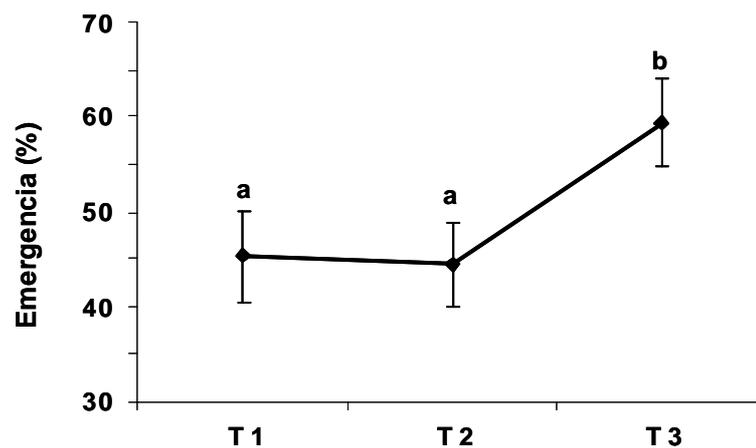


Fig. 9: Emergencia de plántulas de *A. caven* (% emergencia, media \pm DS, cohorte 1 y 2) según los tratamientos de cortes aplicados (T1= control, sin corte; T2=corte de la vegetación c/20 días; T3= Remoción total de la vegetación) Letras distintas indican diferencias significativas (Test de Tukey, $P < 0,05$).

3.2 Supervivencia de Plantas

3.2.a Supervivencia final de los trasplantes realizados durante el 1° año del experimento (plantas de 2 años).

De manera independiente al parche de vegetación y al tratamiento de corte aplicado, el pastoreo afectó en forma negativa la supervivencia final de las plantas

trasplantadas el primer año del experimento (% supervivencia: Media \pm DS, Clausura: $69,44 \pm 8,28$; Pastoreo $38,88 \pm 9,48$; Tabla 10). Aunque el corte de la vegetación tuvo un efecto marginal (Tabla 10), la mayor proporción de plantas vivas al final del experimento (plantas de 2 años) se encontraron en los tratamientos de remoción total (% Supervivencia: Media \pm DS, Remoción total: $75 \pm 11,02$; Corte: $41,66 \pm 5,89$; Control: $45,83 \pm 8,33$).

	<i>gl</i>	χ^2	<i>P</i>
Sitio (S)	1	0,05	0,829
Pastoreo (Pt)	1	5,41	0,020
Parche (P)	1	0,42	0,517
Tratamiento (T)	2	5,17	0,076
S \times P	1	0,96	0,327
S \times P	1	0,02	0,888
S \times T	2	1,03	0,598
P \times P	1	0,80	0,371
P \times T	2	0,16	0,922
P \times T	2	1,99	0,369
S \times P \times P	1	0,10	0,747
S \times P \times T	2	2,04	0,361
S \times P \times T	2	0,07	0,967
Pt \times P \times T	2	4,79	0,091
S \times Pt \times P \times T	2	4,81	0,094

Tabla 10: Análisis log-lineal para la supervivencia final de los trasplantes del primer año al finalizar la segunda temporada de crecimiento. Periodo analizado (07/11/07 hasta el 24/04/09).

3.2.b Supervivencia de los trasplantes del año 1 y 2 durante la primera estación de crecimiento (plantas de 1 año)

La supervivencia de los trasplantes de 1 año de edad dependió del año de estudio y de la presencia de herbívoros. Durante el primer año de estudio, la proporción de plantas sobrevivientes disminuyó en presencia de pastoreo (Tabla 11; Fig. 10).

Por otro lado, la remoción de la vegetación herbácea aumentó la supervivencia de plantas en ambos tipo de parches (% de supervivencia: Media \pm DS, Control: 37,5 % \pm 9,71; Corte: 29,16 % \pm 6,50; Remoción total: 77,08 % \pm 7,04; Tabla 15).

	<i>gl</i>	χ^2	<i>P</i>
Sitio (S)	1	0,63	0,43
Año (A)	1	14,93	0,0001
Pastoreo (Pt)	1	2,04	0,15
Parche (P)	1	0,03	0,87
Tratamiento (T)	2	21,14	0,00002
S \times A	1	0,13	0,72
S \times Pt	1	0,08	0,78
S \times P	1	0,07	0,79
S \times T	2	3,35	0,19
A \times Pt	1	3,78	0,05
A \times P	1	0,06	0,81
A \times T	2	5,06	0,08
Pt \times P	1	0,19	0,66
Pt \times T	2	0,19	0,91
Pt \times T	2	1,08	0,58
S \times A \times P	1	0,89	0,35
S \times A \times T	2	0,28	0,87
S \times Pt \times P	1	0,22	0,64
S \times Pt \times T	2	1,22	0,54
S \times P \times T	2	4,06	0,13
A \times Pt \times P	1	0,33	0,56
A \times Pt \times T	2	0,82	0,66
A \times P \times T	2	1,51	0,47
Pt \times P \times T	2	0,80	0,67
S \times A \times Pt \times P	1	0,03	0,86
S \times A \times Pt \times T	2	0,00	1,00
S \times A \times P \times T	2	0,05	0,98
S \times Pt \times P \times T	2	2,62	0,27
A \times Pt \times P \times T	2	3,92	0,14
S \times A \times Pt \times P \times T	2	0,56	0,75

Tabla 11: Análisis log-lineal para la supervivencia de trasplantes del año 1 y 2 al finalizar la primera temporada de crecimiento. Periodo analizado, Año 1: 07/11/07 hasta el 29/04/08 y Año 2: 07/11/08 hasta el 24/04/09).

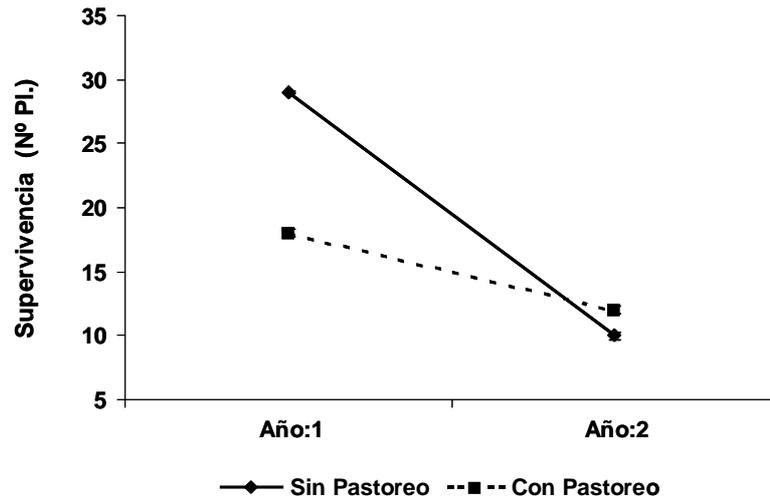


Fig. 10: Supervivencia de trasplantes (Nº de plantas) al finalizar la primera estación de crecimiento del año 1 (07/11/07 – 29/04/08) y del año 2 (07/11/08 – 29/04/09) en condiciones de pastoreo y sin pastoreo.

3.3 Efecto del micrositio sobre la proporción de plantas consumidas durante la primera temporada de crecimiento

La presencia de vecinos no afectó significativamente el consumo de plantas por los herbívoros ($dg = 1$; $F = 2,06$; $P < 0,176$). Sin embargo, existiría una tendencia a que la presencia de vecinos aumente la mortalidad de los trasplantes en parches de pastos cortos (% Mortalidad: Media \pm DS, con vecinos: $54,16 \pm 18,04$, sin vecinos: $25 \pm 21,6$. Fig.11). Este patrón se invierte en los parches de pastos altos (con vecinos: $41,16 \pm 12,4$, sin vecinos: $75 \pm 21,6$. Fig.11).

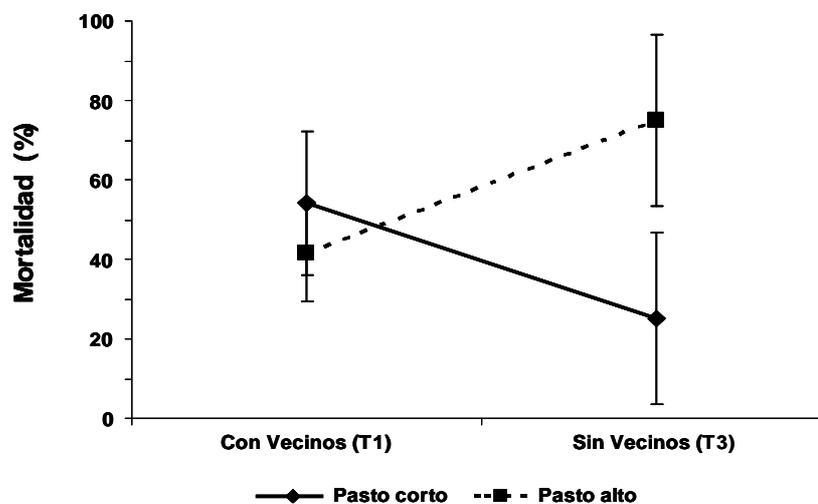


Fig. 11: Mortalidad de trasplantes (% Mortalidad: Media \pm DS) en micrositios con presencia (T1) y ausencia (T3) de vecinos, en parches de pastos altos y cortos. T1= sin corte de la vegetación herbácea (menor disturbio) y T3= remoción total de la vegetación (mayor disturbio).

3.4 Causas de Mortalidad

La herbivoría fue la principal causa de mortalidad bajo condiciones de pastoreo, aunque este resultado varió con el año de estudio (Fig. 12). Cuando se consideró la mortalidad de plantas en su primera temporada de crecimiento, los trasplantes del año 1 (Fig. 12-b) sufrieron mayor daño por herbivoría que por sequía (% de Mortalidad, Media \pm DS, Herbivoría: 83,33 \pm 12,9; Sequía: 16,17 \pm 9; $P < 0,01$). Durante el segundo año del experimento la mortalidad por sequía aumentó considerablemente, por lo tanto no se registraron diferencias en las causas de mortandad (Fig. 12-c. % de Mortalidad Media \pm DS: Herbivoría: 58,33 \pm 10,45; Sequía: 41,66 \pm 9,78; $P < 0,25$). El patrón de mortalidad de los trasplantes de dos años de edad (Fig. 12-a) fue similar al registrado en la primera temporada de crecimiento (% de Mortalidad Media \pm DS, Herbivoría: 86,36 \pm 12,26; Sequía: 13,64 \pm 9; $P < 0,004$). En conjunto, estos resultados muestran que más del 80 % de las plantas transplantadas fueron consumidas antes de terminar la primera temporada de crecimiento (abril de 2008).

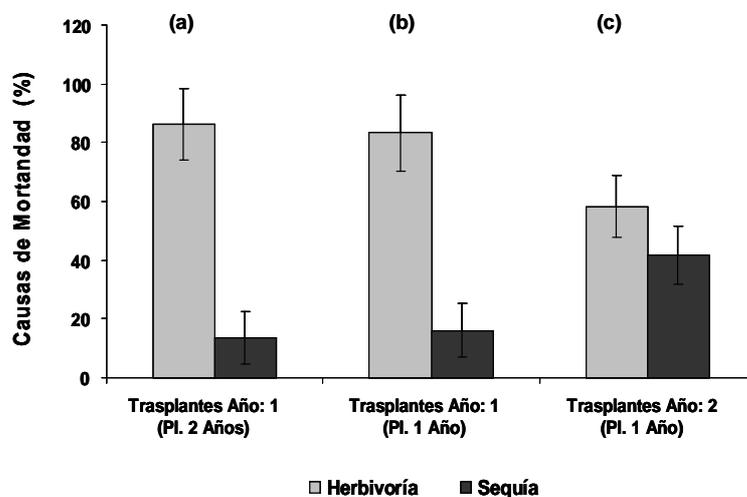


Fig. 12: Causas de mortandad (herbivoría o sequía) de trasplantes (media \pm DS). Sobre el total de plantas muertas: (a) trasplantes de dos años (07/11/07 – 24/04/09); (b) trasplantes de 1 año (07/11/07 – 29/04/08); (c) trasplantes realizados durante el segundo año del experimento (07/11/08 – 29/04/08).

3.5 Efecto del pastoreo sobre el número de plantas de *A. caven*

El efecto negativo del pastoreo sobre la supervivencia de plantas de *A. caven* se manifestó a través del tamaño del efecto del pastoreo (ln de mortalidad en clausura – ln de mortalidad bajo pastoreo). Durante el primer año de estudio, cuando la mortalidad de plantas por sequía fue menor que durante el segundo año, el pastoreo por herbívoros

disminuyó el número final de plantas sobrevivientes en relación a la clausura donde sólo se verificó mortandad por sequía (Fig. 13). Sin embargo, durante el segundo año del experimento este efecto se borró debido al aumento de la mortalidad por sequía (Tamaño del efecto, Año: 1= 0,47, Año: 2= -0,18. Fig.12).

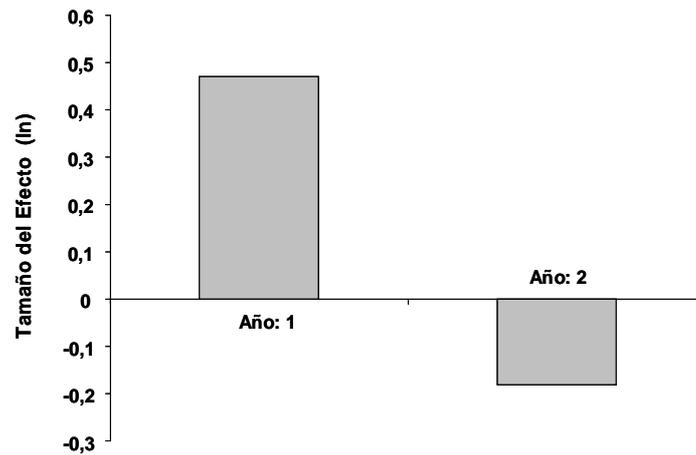


Fig. 13: Tamaño del efecto pastoreo para los trasplantes del año 1 y 2 en la primera temporada de crecimiento. Tamaño del efecto = $(\ln \text{ mortalidad en clausura}) - (\ln \text{ mortalidad en pastoreo})$. El tamaño del efecto negativo observado para el año 2 indica que la mortalidad por sequía fue mayor que la registrada por herbivoría.

Discusión

El objetivo de este capítulo fue evaluar mediante experimentos manipulativos el efecto del pastoreo y de la identidad de los vecinos sobre el establecimiento de *Acacia caven*. Los resultados que presento muestran tres aspectos de relevancia para la dinámica del reclutamiento de leñosas en sistemas de sabanas: 1- El pastoreo disminuyó el establecimiento de *A. caven*. 2- La magnitud del efecto del pastoreo disminuyó cuando las condiciones de sequía fueron extremadamente severas y 3- Existió una tendencia que sugiere que la identidad de las plantas vecinas podría afectar el consumo de las plantas leñosas.

La presencia de herbívoros domésticos como factor adicional, no afectó los niveles de emergencia de *A. caven* en comparación con los lotes clausurados. La respuesta del suelo al tránsito por animales depende del contenido hídrico que posee cuando es pastoreado. Este efecto es de tipo físico-mecánico afectando el estado de compactación de los primeros centímetros, aumentando la susceptibilidad a medida que crece el contenido de humedad en el suelo (Taboada 2007). Aquí particularmente por efecto de la sequía sufrida, las condiciones de humedad del suelo fueron bajas, y las posibilidades de sufrir daños estructurales por compactación del suelo fueron menores, no afectando la emergencia.

Como ocurrió con la emergencia de plántulas, la supervivencia final de las plantas también disminuyó bajo condiciones de pastoreo, siendo el efecto negativo del pastoreo sobre el reclutamiento de plántulas más marcado durante el primer año del experimento. Durante el segundo año del experimento, cuando las condiciones de sequía fueron más severas, la mortandad por estrés hídrico aumentó marcadamente y el efecto fue menos evidente. Estas diferencias entre años según las causas de mortandad resultaron en que el tamaño del efecto pastoreo fue marcadamente mayor durante el primer año de estudio (0,47 vs. -0,2; Fig 15). Estos resultados coinciden con otros estudios que sugieren que el pastoreo actúa como una barrera para el reclutamiento de leñosas en años climáticamente cercanos al promedio (Vandenberghe *et al.* 2006). Por lo tanto el manejo racional del pastoreo sería un aspecto clave en el control del reclutamiento de especies leñosas, especialmente cuando las precipitaciones son adecuadas para la recarga profunda del perfil del suelo y por lo tanto para el reclutamiento exitoso de leñosas (Asner *et al.* 2004). En resumen, los resultados que presento demuestran que el pastoreo

disminuiría el reclutamiento de leñosas de manera directa a través del consumo o indirecta a través de cambios en el ambiente abiótico que inhibirían el establecimiento de árboles.

La lignificación de las sabanas es un tema muy discutido en la literatura ecológica. Mientras algunos trabajos han documentado un aumento en el reclutamiento de leñosas en condiciones de pastoreo (Archer 1989, Tobler *et al.* 2003, Van Auken 2000), otros han demostrado que el pastoreo disminuye la supervivencia de plantas leñosas (Allison 2000, Clarke 2000). Si bien no hay controversias respecto a la importancia de la disponibilidad de recursos (agua y nutrientes) así como del régimen de disturbio (fuego y herbivoría) como reguladores de la densidad de leñosas, el peso de cada uno de estos factores es contexto dependiente. La importancia de considerar el contexto local en el proceso de lignificación de las sabanas reside en que estos sistemas están distribuidos a través de un amplio rango de condiciones bioclimáticas (House *et al.* 2003).

La disponibilidad de agua en el suelo es considerado como uno de los principales conductores de la estructura de las sabanas (Bond *et al.* 2005, Sankaran *et al.* 2005) estableciendo límites al aumento de cobertura leñosa que puede ser soportada por un sitio determinado (Sankaran *et al.* 2005). Es así, que para las sabanas áridas y semi-áridas la cobertura leñosa se manifiesta en aumento creciente en un rango entre los 150 hasta los 650 mm de precipitación media anual, siendo éste el límite superior. Si bien dentro de este rango la cobertura leñosa aumenta linealmente con la precipitación, no se observa relación con otros factores como por ejemplo la herbivoría o fuego (Sankaran *et al.* 2005). Aunque esas variables serán más tarde las responsables de reducir la cobertura de leñosas, aquí es la variabilidad en el régimen de precipitaciones la restricción principal para la máxima cobertura de leñosas (Sankaran *et al.* 2008). Por encima de los 650 – 700 mm de precipitación media anual, la disponibilidad de agua parece ser suficiente como para una dominación total de leñosas, entonces los disturbios como herbivoría y fuego son necesarios para mantener un balance entre pastos y leñosas. Esto sugiere que la estructura puede cambiar, de sabanas dependientes del clima (precipitaciones) a sabanas dependientes de los disturbios a través de un gradiente de precipitaciones (Sankaran *et al.* 2005).

Los resultados de mi trabajo revelan que en el sistema de estudio, caracterizado por un promedio anual de precipitaciones de 1485 mm, el manejo del pastoreo sería un aspecto clave en el control de la lignificación de este sistema, especialmente

considerando que la intensificación de la actividad antrópica ha excluido el fuego como herramienta de manejo en el sistema de estudio (Carnevali 1994). La exclusión del fuego en el manejo de estas sabanas podría favorecer la lignificación de este sistema ya que el pastoreo a través del consumo directo, sólo puede actuar como una barrera al establecimiento de árboles durante las etapas iniciales de la vida de las plantas (Scholes y Archer 1997). Raramente en etapas avanzadas del desarrollo de los árboles el ramoneo producido por el ganado vacuno sea causa de mortandad, mientras que el fuego actuaría como el gran “consumidor” de árboles adultos.

El efecto de identidad de plantas vecinas (parches de pastos altos o parches de pastos cortos) sobre la supervivencia de plantas de *A. caven* también mostró una tendencia a cambiar según el parche de vegetación. Los micrositios dominados por matas de pastos altos disminuyeron la mortalidad de plantas leñosas o, en otras palabras, existió un patrón que podría sugerir “resistencia por asociación” (Tahvanainen y Root 1972, Hay 1986, Huntly 1991), mientras que en los parches de pastos cortos la aumentaron, presentando un patrón que sugeriría “susceptibilidad por asociación” (Tahvanainen y Root 1972, Hay 1986, Huntly 1991). Si bien los resultados que presento no fueron estadísticamente significativos, la magnitud de las diferencias en el porcentaje de mortalidad con y sin vecinos sugiere que la potencia del experimento (número de réplicas) no fue suficiente para cubrir la amplia variabilidad observada. Sin embargo un patrón similar fue registrado en condiciones naturales donde el reclutamiento de plantas de *Acacia* (< 2 años de edad) para el mismo período de estudio, resultó significativamente superior en los parches de pastos altos. Otros autores también han encontrado que en presencia de herbívoros los micrositios dominados por pastos altos y de baja calidad nutritiva facilitan el desarrollo y establecimiento de plantas leñosas (Pietrzykowski *et al.* 2003). En resumen, la existencia de matas de *Andropogon* encañadas sería un estado que aumentaría el riesgo de lignificación de este sistema. Próximos experimentos deberían ser planificados teniendo en cuenta la alta variabilidad observada (Fig. 10) y entonces aumentar el número de réplicas.

CAPÍTULO IV

DISCUSIÓN FINAL

En los sistemas de sabanas las características del clima, suelo, disturbios (ej. pastoreo y fuego) y sus interacciones son factores que regulan el balance entre herbáceas y leñosas a través del tiempo. Las alteraciones de uno o más de estos factores pueden romper con la estabilidad del mismo haciendo que una de las dos formas de vida contrastantes aumente su densidad y la otra disminuya (Archer 1990, Archer 1995, Scholes y Archer 1997).

La región Centro-sur de la Provincia de Corrientes, provincia fitogeográfica del espinal (Cabrera 1976), representa una importante fuente de recursos forrajeros. La creciente lignificación de este sistema es uno de los principales problemas a resolver, ya que disminuye marcadamente la receptividad ganadera (Sabattini *et al.* 1999, Casermeiro *et al.* 2001). Si bien no existen estudios locales que hayan sido diseñados para desentrañar los factores que contribuyen a la lignificación o arbustización de estos sistemas, diversas observaciones realizadas *in situ* proponen que los lotes sobrepastoreados serían más susceptible a la lignificación (Sabattini *et al.* 1999). Dado que en la región ha habido una mayor concentración de ganado bovino por el desplazamiento de la actividad ganadera hacia zonas que se consideran marginales para la agricultura (Calvi 2010), la presión antrópica sobre las sabanas correntinas ha aumentado marcadamente. El aumento en la carga ganadera unido al pastoreo continuo podrían ser algunos de los disparadores que resulten en la lignificación progresiva de este sistema. De esta manera, la superficie efectiva de pastoreo disminuye, hay pérdida de productividad y de especies y aumenta la dificultad del tránsito y manejo animal en de los lotes invadidos (Ovalle *et al.* 1990, Archer 1995, Scholes y Archer 1997, Sabattini *et al.* 1999, Casermeiro *et al.* 2001, Ward 2005, Dalle *et al.* 2006,). Bajo esta motivación, me propuse evaluar algunos de los factores que podrían contribuir al enriquecimiento leñoso de este sistema. En este capítulo final me concentraré en resaltar los principales resultados de mi trabajo y sus principales aportes dentro del contexto del conocimiento general. Finalmente, discutiré la posible contribución de este estudio en el diseño de sistemas de manejo de pastoreo apropiados para la zona.

Los principales resultados de mi trabajo demuestran que: 1- La variabilidad climática interanual modificó las probabilidades de reclutamiento de leñosas, 2- El pastoreo doméstico disminuyó, a través del consumo de plantas jóvenes, el reclutamiento de plantas de *Acacia*. 3- Las plantas jóvenes (< 1 año) presentan mayores niveles de mortandad, ya sea por consumo o por la competencia generada por la

vegetación herbácea, 4- Bajo pastoreo, la identidad de las plantas vecinas modificaría los niveles de supervivencia de las plantas de *Acacia*.

Las variaciones interanuales en las precipitaciones constituyen uno de los factores abióticos que pueden acelerar o retrasar el reclutamiento de árboles en las sabanas. Esto implica que el control sobre la estructura de la vegetación desciende desde arriba hacia abajo (Bond 2008). Los resultados de mi estudio concuerdan con este marco teórico ya que de manera independiente al pastoreo, la sequía que se produjo durante el segundo año del experimento disminuyó el reclutamiento de plantas de *Acacia caven*. En general, eventos de precipitaciones cercanos o superiores al promedio serían los necesarios para una alta tasa de reclutamiento de plantas leñosas debido a que la alta disponibilidad de agua en el suelo reduciría la competencia entre herbáceas y leñosas (Scholes y Archer 1997, Kraaij y Ward 2006). Un aspecto no abordado en mi trabajo es el que está relacionado a la influencia que podría tener el suelo sobre la cobertura de leñosas. Recientemente se ha demostrado que tanto en las sabanas africanas como en las australianas los suelos que presentan un alto contenido de arcilla poseen menor cobertura de leñosas, bajo un mismo nivel de precipitaciones (Sankaran *et al.* 2005, Bond 2008). Este aspecto podría ser importante en las sabanas correntinas ya que hay una amplia variación en el contenido de arcilla de los suelos (Ligier *et al.* 1987, Escobar *et al.* 1996). Entonces, sería interesante evaluar si la cobertura de leñosas varía a través de un gradiente de contenido de arcilla. Esta evaluación permitiría comprender cómo los controles abióticos que ascienden (desde el suelo hacia la vegetación) interactúan con los controles abióticos que descienden (desde el nivel de precipitaciones hacia la vegetación).

El régimen de disturbio tiene una gran influencia sobre la estructura de las sabanas, particularmente los grandes herbívoros nativos en las sabanas africanas (elefantes) son un agente de “control” de la lignificación de estos sistemas especialmente de árboles adultos (Bond 2008). Sin embargo, actualmente la mayoría de las sabanas es pastoreada por herbívoros domésticos que a través del consumo eliminan o reducen la tasa de crecimiento de las pequeñas plantas leñosas, retrasando el pasaje de plántula a renoval a individuo adulto (Sankaran *et al.* 2005, Bond 2008). Mis resultados coinciden, al menos parcialmente con este marco teórico ya que el pastoreo de manera indirecta (a través del pisoteo y/o compactación del suelo) o directamente, por consumo afectaron negativamente el reclutamiento de plantas leñosas. Asimismo, los resultados de mi estudio sugieren que las plantas leñosas serían más susceptibles a

sufrir mortandad durante la primera estación de crecimiento. En otras palabras, existiría una ventana temporal de susceptibilidad, una vez que las plantas pasaron ese período la mortandad disminuye marcadamente. Es posible que el **'aumento'** en la mortalidad por consumo de las plantas en la segunda temporada de crecimiento esté asociado a una marcada disminución en la palatabilidad debido a la presencia de espinas y a la lignificación del tallo. En ausencia de pastoreo también existió una ventana temporal de susceptibilidad ya que la mortandad de plantas disminuyó durante el segundo año del experimento. En este caso, la competencia generada por los pastos fue el mecanismo que provocó la muerte de las plantas de *Acacia* de un año de edad. Una vez que las plantas leñosas alcanzan determinado tamaño "crítico", asociado a una mayor profundización del sistema radical, la competencia con la vegetación residente no sería causa de mortandad. Este resultado implica que la generación de espacios de suelo desnudo o de menor cobertura relajaría la competencia creando oportunidades para el establecimiento de las plantas leñosas. Por lo tanto, mantener la cobertura herbácea sería una herramienta de manejo apropiada para disminuir las probabilidades de reclutamiento de leñosas ya que inhibiría, al menos parcialmente, la emergencia y supervivencia de plantas jóvenes (< 1 año).

A escala de micrositio, las interacciones con los vecinos pueden redundar en resistencia o susceptibilidad por asociación. En general la resistencia por asociación está relacionada a vertebrados mientras que la susceptibilidad por asociación se asocia a invertebrados (Barbosa *et al.* 2009). Los resultados de mi estudio muestran que existiría una tendencia a resistencia por asociación cuando las plantas de *Acacia* se reclutan en la vecindad de las matas de pastos altos y se observó la tendencia inversa cuando las plantas leñosas se encuentran en la vecindad de las matas de pastos cortos. Este último resultado indicaría que, a diferencia de lo encontrado por Barbosa *et al.* (2009) la susceptibilidad por asociación también podría ser un patrón frecuente cuando los herbívoros dominantes son vertebrados. El modelo sintético de Bertnes y Callaway (1994) propone que bajo alta presión de consumo y bajo estrés abiótico la frecuencia de interacciones positivas del tipo resistencia por asociación aumentaría. Bajo este modelo, las matas de pastos altos podrían actuar como "refugios bióticos" de las leñosas (Owens *et al.* 1995), si se mantienen en estado de mata alta o sea no consumida, mientras que los pastos cortos serían "micrositios no favorables o de riesgo" para el establecimiento de leñosas. Sin embargo, este modelo no se ajustaría totalmente al sistema de estudio debido a que uno de los supuestos implícitos de este modelo es que existen plantas

palatables o altamente consumidas y plantas no palatables o no consumidas. Si bien las matas de pastos altos son menos palatables que los pastos cortos están dentro del nicho nutricional del ganado bovino, especialmente cuando la presión de pastoreo aumenta. En este caso las interacciones de vecindad entre las leñosas cercanas a una mata de *Andropogon* consumida podría cambiar de resistencia por asociación a susceptibilidad por asociación, por lo tanto a mayor presión de consumo la frecuencia de interacciones del tipo resistencia por asociación disminuiría, un escenario no previsto por el modelo de Bertness y Callaway (1994).

¿Cuál podría ser el aporte de mis resultados en la elaboración de una propuesta de manejo? El manejo de la vegetación a través del pastoreo podría ser una herramienta interesante para controlar parcialmente la invasión de leñosas, especialmente en sitios donde la disponibilidad de propágulos no es limitante. Si asumimos que las matas de pastos altos (menos palatables) actuarían como refugios bióticos cuando no están consumidas, disminuir la biomasa de pastos altos sin llegar a degradar el pastizal ayudaría relajar la tasa de establecimiento de las plantas de *Acacia*. Desde mi punto de vista, la alternativa de manejo sería ajustar la carga animal a los picos de mayor productividad del pastizal (Diciembre a Abril: 1 a 1,05 EV/ha). De esta manera, durante el período de mayor productividad del pastizal, que además coincide con el período de establecimiento de las plantas de *Acacia* (6-7 cm de altura, sin espinas y tallos no lignificados), el empleo de altas cargas instantáneas sería la herramienta de manejo a emplear para disminuir el riesgo de establecimiento de plantas leñosas. Estas cargas deberían ser ajustadas según la disponibilidad de biomasa, es por ello que mantener altas cargas más allá del pico de productividad podría relajar la competencia de los pastos y favorecer el reclutamiento de las plantas de *Acacia*. Futuras investigaciones deberán abordar el tema, haciendo hincapié en experimentos que manipulen la carga animal con el objetivo de establecer la carga adecuada según la dinámica del crecimiento del pastizal. Este ajuste en la presión de pastoreo permitiría mantener el balance entre pastos y leñosas en estas sabanas.

Bibliografía citada.

- Allison, J. 2000. Effects of cattle grazing on North American arid ecosystems: a quantitative review. *Western North American Naturalist* 60(2), pp. 155–164.
- Archer, S. 1989. Have southern Texas savannas been converted to woodlands in recent history ? *Am. Nat.* 134:545–61.
- Archer, S. 1990. Development and stability of the grass/woody mosaics in a subtropical savannas parkland, Texas, U.S.A. *Journal biogeography* (1990) 17, 453-462.
- Archer, S. 1995. Harry Stobbs Memorial lecture 1993. Herbivore mediation of grass-woody plants interactions. *Tropical grassland* vol 29, 218 -235.
- Archer, S., D. S. Schimel, E. A. Holland. 1995. Mechanisms of shrubland expansion: land use, climate or CO₂. *Climatic change* 29: 91 -99.
- Archer, S., T. W. Boutton y K. A. Hibbard. 2000. Trees in grasslands: biogeochemical consequences of woody plant expansion. In: *Global Biogeochemical Cycles in the Climate System* (E-D Schulze, SP Harrison, M. Heimann, EA Holland, J Lloyd, IC Prentice, D Schimel, eds.). Academic Press, San Diego.
- Asner, G. P., A. J. Elmore, L. P. Olander, R. E. Martin, y A.T. Harris. 2004. Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 29:261-299.
- Augustine, D. J. y S. J. McNaughton. 2004. Regulation of shrub dynamics by native browsing ungulates on East African rangeland. *Journal of Applied Ecology* 41: 45-58.
- Bailey, D. W., J. E. Gross, E. A. Laca, L. R. Rittenhouse, M. B. Coughenour, D. M. Swift, y P. L. Sims. 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distributions patterns. *Journal of Range Management.* 49:386-400.
- Baraza, E., R. Zamora y J. A. Hódar. 2006. Conditional outcomes in plant /herbivore interactions: neighbours matter. *OIKOS* 113: 148/156.
- Barbosa, P., J. Hines, I. Kaplan, H. Martinson, A. Szczepaniec, y Z. Szendrei. 2009. Associational resistance and associational susceptibility: having right or wrong neighbors. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2009 40:1–20
- Barnes, P. W., S. Archer. 1999. Tree-shrub interactions in a subtropical savannas parkland: competitions o facilitations? *Journal vegetations science* 10: 525-536.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1996. *Ecology: individuals, populations and communities.* Blackwell Science 3a. Ed. Cambridge, Massachusetts.

- Benítez, C. A. y J. G. Fernández. 1977. Especies forrajeras de la pradera natural. Fenología y respuesta a la frecuencia y severidad de corte. Serie Técnica N° 10. EEA INTA Mercedes, Corrientes.
- Benítez, C. A., J. G. Fernández, R. M. Pizzio y O. Royo Pallarés. 2004. Mejoramiento y carga animal de un campo natural de la provincia de Corrientes. Serie técnica N° 33. Estación Experimental Agropecuaria Mercedes, Corrientes, Argentina.
- Berkowitz, A. R., C. D. Canham y V. R. Kelly. 1995. Competition vs. facilitation of tree seedling growth and survival in early successional communities. *Ecology* 76(4) pp. 1156- 1168.
- Bertness, M. D. y Callaway R. M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends Ecol Evol* 5: 191-93.
- Bond, W. J., F. I. Woodward, y G. F. Midgley. 2005. The global distribution of ecosystems in a World without fire. *New Phytologist* 165 : 525–538.
- Bond, W. J. 2008. What Limits Trees in C4 Grasslands and Savannas?. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2008. 39:641–59.
- Brown, J. R., y S. Archer. 1999. Shrub invasion of grassland: recruitment is continuous and not regulated by herbaceous biomass or density. *Ecology* 80(7), pp 2385 -2396.
- Cabrera, A. 1976. Regiones Fitogeográficas argentinas. Enciclopedia de Agr. y Jardinería. Fasc. 1. Ed. Acme. Buenos Aires.
- Calvi, M. 2010. Evolución de la ganadería correntina. Serie técnica N° 47. E.E.A. INTA, Mercedes, Corrientes. Pag. 1 – 22. Ediciones INTA.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *Bot Rev* 61: 306–49.
- Callaway, R. M. y L. R. Walker. 1997. Competition and Facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1997, pp. 1958-1965.
- Callaway, R. M., Brooker R.W., Choler P. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417:844–48.
- Carnevali, R. 1994. Fitogeografía de la provincia de Corrientes. INTA. pags. 92- 97.
- Casermeiro, J., A. A. De Petre, E. Spahn, y R. Valenti. 2001. Efectos del desmonte sobre la vegetación y el suelo. *Invest. Agr.: Sist. Recur. For.* Vol. 10 (2) pags. 233-244.
- Casper, B. B., y R. B., Jackson 1997. Plant competitions underground. *Annual review of ecology and systematics.* Vol, 28 (1997) 545-570.
- Chaneton E. J. and M. B. Bonsall. 2000. Enemy-mediated apparent competition: empirical patterns and the evidence. *OIKOS* 88: 380–394.

- Chaneton, E. J., C. Noemi Mazía y T. Kitzberger. 2010. Facilitation vs. apparent competition: insect herbivory alters tree seedling recruitment under nurse shrubs in a steppe-woodland ecotone. *Journal of Ecology*. 98: 488 – 497.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 31, 343–366.
- Clarke, P. J., 2000. Experiments on tree and shrub establishment in temperate grassy woodlands: seedling survival. *Austral Ecology* (2002) 27, 606–615.
- Cooper, S. M. y N. Owen-Smith. 1986. Effects of plant spinescence on large mammalian herbivores. *Oecologia* (Berlin) 68:446- 455.
- Dalle, G., B. L. Maass y J. Isselstein. 2006. Encroachment of woody plants and its impact on pastoral livestock production in the Borana lowlands, southern Oromia, Ethiopia. *Afr. J. Ecol.*, 44, 237–246.
- Daly, Ch., D. Bachelet, J. M. Lenihan, R. P. Neilson, W. Parton, D. Ojima. 2000. Dynamics simulations of tree – grass interactions for global change studies. *Ecological Applications*, 10 (2), 2000 pp. 449 – 469.
- Davis, M. A., Wragge K. J., y Reich, P. B. 1998. Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation support for a theory of resource supply and demand. *Journal of Ecology* 86, 652 – 661.
- De Steven, D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in oldfield succession: seedling emergence. *Ecology* 72:1066-75.
- Dickie, I. A., S. A. Schnitzer, P. B. Reich y S. E. Hobbie. 2005. Spatially disjunct effects of co-occurring competition and facilitation. *Ecol Lett* 8:1191-1200.
- Doran, J. C., D. J. Boland, J. W. Turnbull y B. V. Gunn. 1983. Manual sobre las semillas de acacias de zonas secas. División de investigaciones forestales, CSIRO P. O. Box 4008 Canberra ACT 2600 – Australia.
- Dublin, H. T., A. R. E. Sinclair, y J. Mc Glade. 1990. Elephants and fire as causes of multiple stable states in the Serengeti-Mara woodlands. *Journal of animal ecology* 59: 1147-1164.
- Escobar, E. H., H. D. Ligier, R. Melgar, H. Matteio, O. Vallejos. 1996. Mapa de Suelos de la Provincia de Corrientes. Área de producción vegetal y recursos naturales, E.E.A. INTA, Corrientes.
- Funes, G., S. Díaz, y P. Venier. 2009. La temperatura como principal determinante de la germinación en especies del Chaco seco de Argentina. *Ecología Austral* 19:129-138.

- García, D., R. Zamora, J. A. Hódar, J. M. Gómez y J. Castro. 2000. Yew (*Taxus baccata* L.) Regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. *Biological Conservation* 95:31-38.
- Gordon, D. R., J. M. Welker, J. W. Menke, y K. J. Rice. 1989. Competition for soil water between annual plants and blue oak (*Quercus douglasii*) seedlings. *Oecologia* 79: 533–541.
- Gordon, D. R., y J. R. Rice. 2000. Competitive suppression of *Quercus douglasii* (Fagaceae) seedling emergence and growth. *American Journal of Botany* 87(7): 986–994.
- Hambäck, P. A., J. Agren, L. Ericson. 2000. Associational resistance: insect damage to purple loosestrife reduced in thickets of sweet gale. *Ecology* 81:1784– 1794.
- Hay, M. E. 1986. Associational plant defenses and the maintenance of species diversity: turning competitors into accomplices. *Am. Nat.* 128: 617-641.
- Hedges, L. V., J. Gurevitch y P. S. Curtis. 1999. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology* 80, 1150–6.
- Higgins, S. I., W. J. Bond, and W. S. Trollope. 2000. Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology* 88:213–229.
- Hjälten, J., K. Daneil y P. Lundberg. 1993. Herbivore avoidance by association: Vole and hare utilization of woody plants. *Oikos* 68:125-131.
- Holmes, R. D., y K. Jepson-Innes. 1989. A neighborhood analysis of herbivory in *Bouteloua gracilis*. *Ecology* 70(1), 1989, pp 971-976
- House, J. I., S. Archer, D. Bresehears, R. J. Scholes. 2003. Conundrums in mixed woody-herbaceous plant systems. *Journal of Biogeography* 30: 1763-1777.
- Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:477-503.
- INTA - EEA Mercedes. 2008. Información meteorológica.
<http://www.inta.gov.ar/mercedes/info/met/meteor.htm>
- Karban, R. 1997. Neighbourhood affects a plant's risk of herbivory and subsequent success. *Ecological Entomology* 22: 433-439.
- Kitzberger, T., Steinaker, D. F. y Veblen, T. T. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology*, 81, 1914–1924.
- Kraaij, T. y D. Ward. 2006. Effects of rain, nitrogen, fire and grazing on tree recruitment and early survival in bush-encroached savanna, South Africa. *Plant Ecology* (2006) 186:235 –246.

- Lenzi-Grillini, C. R., P. Viskanic, y M. Mapesa. 1996. Effects of 20 years of grazing exclusion in an area of the Queen Elizabeth National Park, Uganda. *African Journal of Ecology*, 34, 333–341.
- Ligier, H., E. Escobar, R. Carnevalli, R. Pizzio, J. Fernández y A. Benítez. 1987. Suelos y Vegetación del sector occidental de los departamentos de Mercedes y Curuzú-Cuatiá. Provincia de Corrientes. Ed. Recursos Naturales. E.E.A. INTA- Corrientes.
- Maestre, F. T., F. Valladares y J. F. Reynolds. 2005. 'Is the change of plant–plant interactions with abiotic stress predictable? A meta - analysis of field results in arid environments'. *J. Ecol* 93: 748- 757.
- Martínez, E., y E. Fuentes. 1993. Can we extrapolate the California model of grassland–shrubland ecotone ?. *Ecological Applications*. 3: 417–423.
- Mazía, C. N., E. J. Chaneton, C. Ghersa y R. J. León. 2001. Limits to tree species invasion in pampean grassland and forest plant communities. *Oecologia* 128: 594-602.
- McAuliffe, J. R. 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia* 64: 319-321.
- McNaughton, S. J. 1978. Serengeti ungulates: feeding selectivity influences the effectiveness of plant defense guilds. *Science*. 199 : 806 – 7.
- Messenger, A. S. 1976. Root competition: grass effects on trees. *Journal of arboriculture*, pág. 229 – 230.
- Milchunas, D. G., y W. K. Lauenroth. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63: 327-66.
- Milchunas, D. G. y I. Noy-Meir. 2002. Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos* 99:113-130.
- O'Connor, T. G. 1995. *Acacia karroo* invasion of grassland: environmental and biotic effects influencing seedling emergence and establishment. *Oecologia* (1995) 103:214-223.
- Oesterheld, M. y M. Oyarzábal. 2004. Grass-to-grass protection from grazing in a semi-arid steppe. Facilitation, competition, and mass effect. *Oikos* 107:576-582.
- Ovalle, C., J. Aronson, A. Del Pozo y J. Avendano. 1990. The espinal: Agroforestry systems of the mediterranean - type climate region of Chile. *Agroforestry Systems* 10, 213-239.

- Owens, M. K., R. B. Wallace y S. R. Archer. 1995. Landscape and microsite influences on shrub recruitment in a disturbed semi-arid *Quercus-Juniperus* woodland. *Oikos* 74: 493-502.
- Pfister, C. A. y M. E. Hay. 1988. Associational plant refuges: Convergent patterns in marine and terrestrial communities result from differing mechanisms. *Oecologia* 77:118-129.
- Pietrzykowski, E., C. McArthur, H. Fitzgerald y A. N. Goodwin. 2003. Influence of patch characteristics on browsing of tree seedlings by mammalian herbivores. *Journal of Applied Ecology* 2003 40, 458–469.
- Pizzio, M., M. Oesterheld y R. Pizzio. 2006. Efecto de la carga animal sobre la estructura de un pastizal en el Centro-Sur de la Provincia de Corrientes. Tesis de Grado. UBA.
- Rausher, M. D. 1981. The effect of native vegetation on the susceptibility of *Aristolochia reticulata* to herbivore attack. – *Ecology* 62: 1187–1195.
- Rebollo, S., D. G. Milchunas, I. Noy-Meir y P. L. Chapman. 2002. The role of a spiny plants refuge in structuring grazed shortgrass steppe plant communities. *Oikos* 98: 53-64.
- Riginos, C., S. J. Milton y T. Wiegand. 2005. Context- dependent interactions between adult shrubs and seedlings in a semi- arid shrubland. *J.Veg. Sci* 16: 331- 340.
- Riginos, C. y T. P. Young. 2007. Positive and negative effects of grass, cattle, and wild herbivores on *Acacia* saplings in an East African savanna. *Oecologia*: 153: 958-995.
- Riginos, C. 2009. Grass competition suppresses savanna tree growth across multiple demographic stages. *Ecology*, 90(2), 2009, pp. 335–340.
- Rolhauser, G., E. J. Chaneton y W. B. Batista. Influence of conspecific and heterospecific adults on riparian tree species establishment during encroachment of a humid palm savanna. *Oecologia* (en prensa).
- Root, R. B. 1972. The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia* 10: 321-346.
- Roques, K. G., T. G. O`Connors y A. R. Watkinson. 2001. Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. *J. Appl Ecol* 38: 268-280.
- Rousset, O., y J. Lepart. 2000. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species. *J Ecol* 88: 401- 412.

- Sabattini, R. A., M. G. Wilson, N. Muzzuachiodi y A. F. Dorsch. 1999. Guía para la Caracterización de Agroecosistemas del Centro – Norte de Entre Ríos. *Revista Científica Agropecuaria* 3: 7-19.
- Sankaran, M., J. Ratnam, y N. P. Hanan. 2004. Tree-grass coexistence in savannas revisited-insights from an examination of assumptions and mechanisms in existing models. *Ecol. Letters* 7:480-490.
- Sankaran, M., N. P. Hanan, R. J. Scholes, J. Ratnam, D. J. Augustine, B. S. Cade, J. Gignoux, S. I. Higgins, X. Le Roux, F. Ludwig, J. Ardo, F. Banyikwa, A. Bronn, G. Bucini, K. K. Caylor, M. B. Coughenour, A. Diouf, W. Ekaya, C. J. Feral, E. C. February, P. G. H. Frost, P. Hiernaux, H. Hrabar, K. L. Metzger, H. H. T. Prins, S. Ringrose, W. Sea, J. Tews, J. Worden y N. Zambatis. 2005. Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438, 846-849.
- Sankaran, M., J. Ratnam, y N. Hanan. 2008. Woody cover in African savannas: the role of resources, fire and herbivory. *Global Ecology and Biogeography, (Global Ecol. Biogeogr.)*(2008)17, 236–245.
- Sans, F. X., V. Escarré, V. Gorse, y J. Lepart. 1998. Persistence of *Picris hieracioides* populations in old field: an example of facilitation. *Oikos* 3:283- 292.
- Scheiter, S. y S. I. Higgins. 2007. Partitioning of Root and Shoot Competition and the Stability of Savannas. *The American Naturalist*. Vol. 170, pp. 587–601.
- Scholes, R. J., B.H. Walker. 1993. *An African Savanna: Synthesis of the Nylsvley Study*. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press
- Scholes, R. J. y S. R. Archer. 1997. Tree and grass Interactions in Savannas. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28:517–44.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82:399-409.
- Seghier, J. 1995. The rooting patterns of woody and herbaceous plants in a savanna; are they complementary or in competition ?. *Af. J. Ecol.* 1995, Volume 33, pages 358-365.
- Senft, R.L., M.B. Coughenour, D.W. Bailey, L.R. Rittenhouse, O.E. Sala, and D.M. Swift. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience* 37:789–799.
- Sokal, R. y J. Rohlf. 1995. *Biometry the principles and practice of statistics in biological research*. 3d Ed. Freeman & Compani. N.Y.
- StatSoft Inc. (1999). *STATISTICA for Windows. Computer Program Manual**.

StatSoft, Tulsa.

- Taboada, M. 2007. Efectos del pisoteo y pastoreo animal sobre suelos en siembra directa. 4° Simposio de Ganadería en Siembra Directa, Aapresid, Potrero de los Funes, San Luis, 71-83.
- Tahvanainen, J. O. y R. B. Root. 1972. The influence of vegetation diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia* 10:321-346.
- Tewksbury, J. J. y J. D. Lloyd. 2001. Positive interactions under nurse plants: spatial scale, stress gradients, and benefactor size. *Oecologia* 127: 401-405.
- Thomas, C. D. 1986. Butterfly larvae reduce host plant survival in vicinity of alternative host species. *Oecologia* 70: 113-117.
- Tielbörger, K., y R. Kadmon. 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81:1544- 1553.
- Tobler, M. W., R. Cochard y P. J. Edwards. 2003. The impact of cattle ranching on large-scale vegetation patterns in a coastal savanna in Tanzania. *Journal of Applied Ecology* 40, 430–444.
- Van Auken, O.W. 2000. Shrub invasions of North American semiarid grasslands. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31:197 –215.
- Vandenbergh, C., F. Freléchoux, F. Gadallah, y A. Buttler. 2006. Competitive effects of herbaceous vegetation on tree seedling emergence, growth and survival: Does gap size matter ?. *Journal of Vegetation Science* 17: 481-488, 2006.
- Van Langevelde, F., C. A. D. M. Van De Vijver, L. Kumar, J. Van De Koppel, N. De Ridder, J. Van Andel, A. K. Skidmore, J. W. Hearne, L. Stroosnijder, W. J. Bond, H. H. T. Prins, y M. rietkerk. 2003. Effects of fire and herbivory on the stability of savanna ecosystems. *Ecology*, 84(2), 2003, pp. 337–350.
- Walker, B. H. y Noy-Meir, I. (1982). Aspects of stability and resilience of savanna ecosystems. In: *Ecology of Tropical Savannas* (eds Walker, B.J. & Huntley, B.H.). Springer-Verlag, Berlin, pp. 556–590.
- Walter H. 1971. *Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation*. Edinburgh, UK: Oliver & Boyd.
- Ward D., 2005. Do we understand the causes of bush encroachment in African savannas ? *African Journal of Range & Forage Science* 2005, 22(2): 101–105

- Weltzin, J. F., y G. R. McPherson, 1997. Spatial and temporal soil moisture resource partitioning by trees and grasses in a temperate savanna, Arizona, USA. *Oecologia*. 112:156-164.
- Wilson, T. B. y E. T. F. Witkowski. 1998. Water requirements for germination and early seedling establishment in four African savanna woody plant species. *Journal of Arid Environments* (1998) 38: 541–550.
- White, J. y Whitham, T. 2000. Associational susceptibility of cotton wood to a box elder herbivore. *Ecology* 81:1795-1803.