

ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN Y FUNCIONAMIENTO DE LOS ECOSISTEMAS DEL MONTE CHUBUTENSE

MÓNICA B. BERTILLER¹, ALEJANDRO J. BISIGATO¹, ANALÍA L. CARRERA¹
y HÉCTOR F. DEL VALLE¹

Summary: Structure and functioning of vegetation in ecosystems of the "Monte Chubutense". In this work, the most significant results of studies in recent years on structural and functional aspects of vegetation, soil, and their interrelations in the Monte Chubutense are presented. The dominant plant functional groups of vegetation (perennial grasses and shrubs) exhibit different ability to colonize the soil, and this is related to their functional asynchronism, their capacity to explore the soil depth, and their strategies of nitrogen conservation in the plant. Shrubs may be identified as colonizers or initiators of small plant patches in areas of bare soil while the establishment of grasses is more successful in areas associated with established vegetation. Thus, both functional groups play key roles in the initiation and dynamics of vegetation patches and in the dynamics of soil nitrogen, being these aspects of great importance in the functioning of these ecosystems. Shrubs are important for the conservation and restoration of nitrogen fertility in soil since they have low nitrogen requirements but they contribute with nitrogen-rich litter to the soil. Nitrogen accumulation in the soil of patches dominated by shrubs promotes the establishment of perennial grasses in their periphery. Perennial grasses have high nitrogen requirements and low capacity to return nitrogen to the soil. Degradation of plant patches by grazing use, leads to the decrease of patch cover and the subsequent patch fragmentation and losses of soil resources by wind and water erosion. These changes have effects on germination, emergence, and seedling establishment and consequently on the architecture, floristic composition, and spatial distribution of plant patches. These patch characteristics can be used as indicators of the state of conservation when evaluating alternative managements within the frame of sustainable use.

Keywords: Nitrogen, Plant functional groups, Remote sensing, Sheep grazing, Soil water, Seed banks, Vegetation dynamics.

Resumen: En este trabajo se presentan los avances más significativos alcanzados en los últimos años sobre aspectos estructurales y funcionales de la vegetación, del suelo y sus interrelaciones en el Monte chubutense. Los grupos funcionales dominantes de la vegetación (pastos perennes y arbustos) exhiben diferente aptitud para colonizar el suelo, la que guarda relación con su asincronismo funcional, su capacidad para explorar el perfil del suelo y sus estrategias de conservación de nitrógeno en la planta. Los arbustos pueden señalarse como colonizadores o iniciadores de pequeños parches en las áreas de suelo desnudo mientras que el establecimiento de los pastos es más exitoso en las áreas asociadas a la vegetación establecida. De esta manera, ambos grupos funcionales juegan un rol preponderante en la iniciación y dinámica de los parches de vegetación y en la dinámica del nitrógeno del suelo, aspectos de gran importancia en el funcionamiento de estos ecosistemas. Los arbustos son importantes tanto para la conservación como para la restitución de la fertilidad nitrogenada del suelo ya que tienen bajos requerimientos de nitrógeno pero aportan al suelo mantillo rico en nitrógeno. La acumulación de nitrógeno en el suelo de los parches dominados por arbustos promueve el establecimiento de pastos perennes en su periferia. Los pastos perennes, por su parte, tienen altos requerimientos de N y baja capacidad de retorno de N al suelo. Cuando los parches de vegetación son deteriorados por el uso pasturil, se reduce su cobertura y posteriormente se produce su fragmentación y la pérdida de los recursos del suelo por acción de la erosión eólica e hídrica. Estos cambios tienen efectos sobre la germinación, emergencia y establecimiento de las plántulas y consecuentemente sobre la arquitectura, composición florística y distribución espacial de los parches de vegetación. Estas características de los parches deberían ser usadas como indicadores del estado de conservación cuando se evalúan los efectos de manejos alternativos dentro de un esquema de uso sustentable.

Palabras clave: Agua del suelo, Banco de semillas, Dinámica de la vegetación, Grupos funcionales de plantas, Nitrógeno, Pastoreo ovino, Sensores remotos.

¹ Centro Nacional Patagónico (CONICET). Boulevard Brown s/n. 9120. Puerto Madryn. Chubut. Argentina

INTRODUCCIÓN

El extremo austral de la Provincia Fitogeográfica del Monte penetra en el NE de la Patagonia en forma de una cuña, que se extiende desde el centro y este de Neuquén y Río Negro hasta el NE del Chubut (Figura 1). Se caracteriza por temperaturas medias anuales mayores a los 13° C e inferiores a 15.5 °C y precipitaciones distribuidas a lo largo de todo el año o bien concentradas en invierno y/o primavera en la porción sur donde linda con la Provincia Fitogeográfica Patagónica (Cabrera, 1976). Desde el punto de vista fisiográfico es posible reconocer dos grandes unidades de paisaje: Paisaje de los rodados patagónicos y Paisaje del complejo porfirítico (Beeskow et al., 1987; del Valle et al., 1995; del Valle et al., 1998). Las geofomas y suelos predominantes en estos paisajes condicionan cierta heterogeneidad espacial de la vegetación que puede observarse a través de distintas comunidades vegetales. Éstas van desde los matorrales cerrados hasta las estepas arbustivas, dominados por dos formas biológicas: pastos perennes y arbustos. A una escala de mayor detalle, la vegetación muestra una clara estructura de parches isodiamétricos formados por arbustos altos, arbustos bajos y pastos

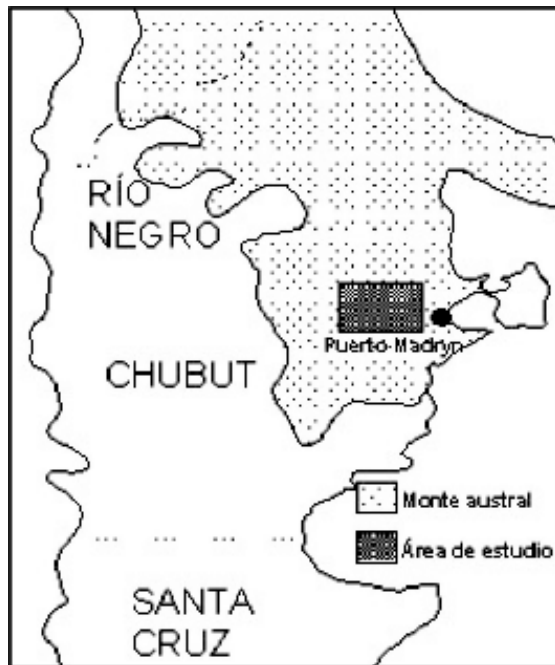


Fig. 1. Ubicación del Monte austral y del área donde se realizaron la mayoría de los estudios en el Monte chubutense.

perennes, que alternan con áreas de tamaño variable que carecen de cobertura vegetal o bien están colonizadas por matas aisladas de pastos perennes, arbustos de bajo porte o subarbustos.

Entre los arbustos altos (1 a 3 m) se encuentran *Larrea divaricata* Cav., *Chuquiraga hystrix* Don., *Lycium chilense* Miers ex Bert., *Junellia alatocarpa* (Tronc.) Mol., *Condalia microphylla* Cav., *Prosopidastrum globosum* (Gilles ex Hook. et Arn.) Burk., *Schinus johnstonii* Bark., *Monttea aphylla* (Miers) Gay., *Boungainvillea spinosa* (Cav.) Heim., *Geoffroea decorticans* (Gilles ex Hook. et Arn.) Burk. y eventualmente *Prosopis flexuosa* DC. en el sector noreste. Entre los arbustos de porte bajo (0.5 a 1.2 m) son frecuentes: *Atriplex lampa* Gill. Ex Moq., *Chuquiraga avellanadae* L., *Prosopis alpataco* Phil., y *Prosopis denudans* Benth.. Por otra parte, los subarbustos (0.2 a 0.5 m) más conspicuos son: *Junellia seriphioides* (Gillies & Hook.) Mold., *Acantholippia seriphioides* (A. Gray) Mold., y *Nassauvia fuegiana* (Speg.) Cabr. El estrato gramíneo (0.1 a 0.5 m) está dominado por pastos perennes y en las áreas más próximas a la Provincia Fitogeográfica Patagónica o del Espinal aparecen especies típicas de éstas. Entre los pastos perennes más frecuentes se encuentran: *Stipa tenuis* Phil., *Poa ligularis* Nees ap. Steud., *Poa lanuginosa* Poir. ap. Lam., *Stipa speciosa* Trin. & Rupr., *Stipa humilis* Cav., *Stipa longiglumis* Phil., *Stipa papposa* Nees von Esenbeck, *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hack. ap. Stuck., *Elymus* spp., *Trichloris crinita* (Lag.) Par., *Aristida* spp., *Setaria* spp. y *Pappophorum* spp. (Cabrera, 1976; Bertiller et al., 1981; Beeskow et al., 1987; Ares et al., 1990; Bertiller et al., 1991; León et al., 1998).

Los parches de vegetación presentan una alta heterogeneidad horizontal y vertical debida a la gran diversidad arquitectural de las especies que los forman. En consecuencia, se generan dentro de ellos y en su entorno una amplia gama de microambientes que contrastan en cuanto a la disponibilidad de recursos y a las condiciones microclimáticas (Rostagno & del Valle, 1988; Rostagno et al., 1991; Bertiller et al., 2002b). Esta heterogeneidad estructural constituye uno de los caracteres distintivos más relevantes de los ecosistemas del Monte austral con respecto a la mayoría de los ecosistemas de la Provincia Fitogeográfica Patagónica. En estos últimos, la heterogeneidad espacial de la vegetación es menor, ya sea por una distribución más homogénea de la vegetación en la escala horizontal

o una menor complejidad y diversidad de estructuras dentro de los parches en la escala vertical (Soriano, 1983; Beeskow *et al.*, 1987; Ares *et al.*, 1990).

La mayoría de los estudios sobre el funcionamiento de los ecosistemas del Monte austral han sido realizados en un área de estudio de aproximadamente 4000 Km² (Figura 1) característica de la comunidad de *Larrea divaricata* y *Stipa* spp., que coloniza el paisaje de los rodados patagónicos en la Provincia del Chubut (Monte chubutense). El objetivo de este trabajo es presentar los avances más significativos alcanzados en los últimos años con respecto al estudio de aspectos estructurales y funcionales de la vegetación y del suelo y sus interrelaciones en esta comunidad vegetal característica del Monte chubutense.

La nomenclatura botánica se basa en Correa (1969, 1971, 1978, 1984, 1988, 1998, 1999).

Dinámica del agua del suelo

En los suelos de los ecosistemas áridos del Monte chubutense se observa un patrón recurrente de alternancia de períodos húmedos y secos relacionados con la ocurrencia de las precipitaciones y con la evolución de las temperaturas. Dada la baja estacionalidad de la precipitación en estos ecosistemas, la temperatura, a través de la regulación de la demanda atmosférica, es un condicionante importante de la disponibilidad de agua del suelo (Coronato & Bertiller, 1997). La variación interanual de la precipitación es alta (cerca al 40%, Barros & Rivero, 1982) y se refleja claramente en la dinámica de la disponibilidad hídrica entre distintos años (Figura 2 y Figura 3). Al igual que en otros ecosistemas de Patagonia (Sala *et al.*, 1982), la va-

riación interanual de la precipitación puede ser explicada por la ocurrencia de eventos de precipitación mayores a 10 mm, siendo estos eventos los que explican las variaciones mensuales de la disponibilidad de agua en la porción del suelo donde se concentran la mayoría de raíces (Bertiller *et al.*, 1991). Sin embargo, la dinámica del agua se diferencia entre las distintas profundidades. En los horizontes superficiales (0-30 cm) fluctúa en concordancia con los eventos de precipitación recientes mayores de 10 mm, mientras que en los más profundos los valores más altos de humedad se alcanzan hasta 4 meses después de ocurrido el evento (Coronato & Bertiller, 1997). Esta oferta hídrica diferencial en el espacio y en el tiempo se relaciona con la coexistencia de los grupos dominantes de la vegetación (pastos y arbustos) que poseen distintos comportamientos fenológicos (Bertiller *et al.*, 1991).

Fenología de los grupos funcionales dominantes

Las especies perennes que componen los matorrales de *Larrea divaricata* y *Stipa* spp. presentan comportamientos fenológicos asociados a su habilidad para explorar el suelo a distintas profundidades (Bertiller *et al.*, 1991). Los arbustos siempreverdes, con raíces profundas, muestran un comportamiento de tipo árido activo ya que la actividad vegetativa y reproductiva se desarrolla sin interrupciones durante el periodo seco (verano), independientemente de la disponibilidad de agua y N-inorgánico del suelo superficial. Entre los componentes del grupo se observa cierta partición en el uso de los recursos en el espacio y en el tiempo dada por la diferencia en la profundidad de los sistemas radicales (Figura 4) y por cierta

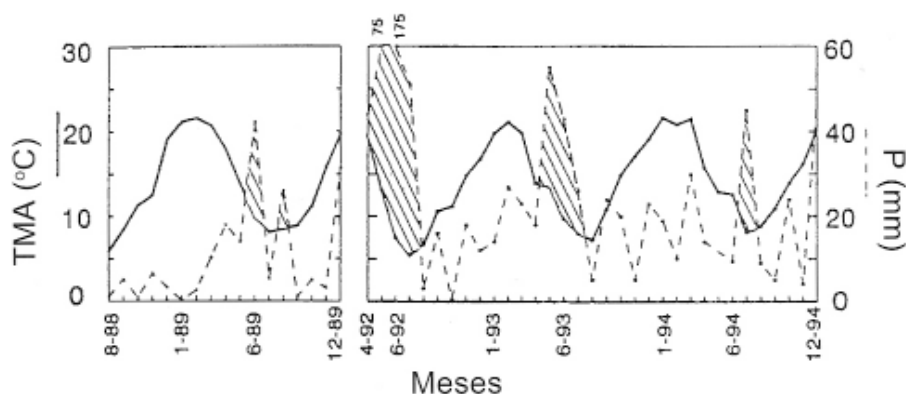


Fig. 2. Dinámica anual de la precipitación mensual (P) y de la temperatura media mensual del aire (TMA). Las áreas rayadas indican los periodos en que P>TMA. Tomado de Coronato & Bertiller (1997).

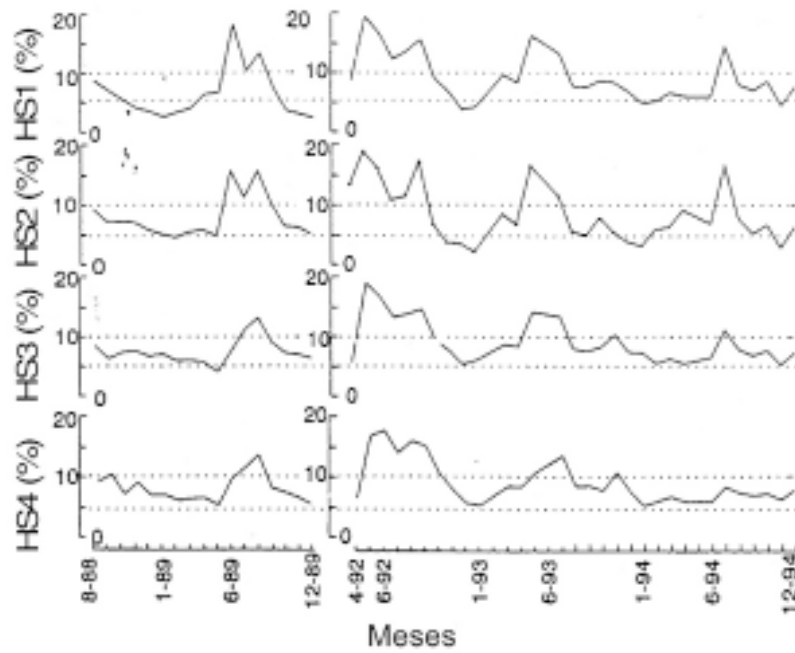


Fig. 3. Dinámica anual de la humedad del suelo (HS) a diferentes profundidades (cm): HS1: 0-15 cm, HS2: 15-30 cm, HS3: 30-45 cm, y HS4: 45-60 cm. Tomado de Coronato & Bertiller (1997).

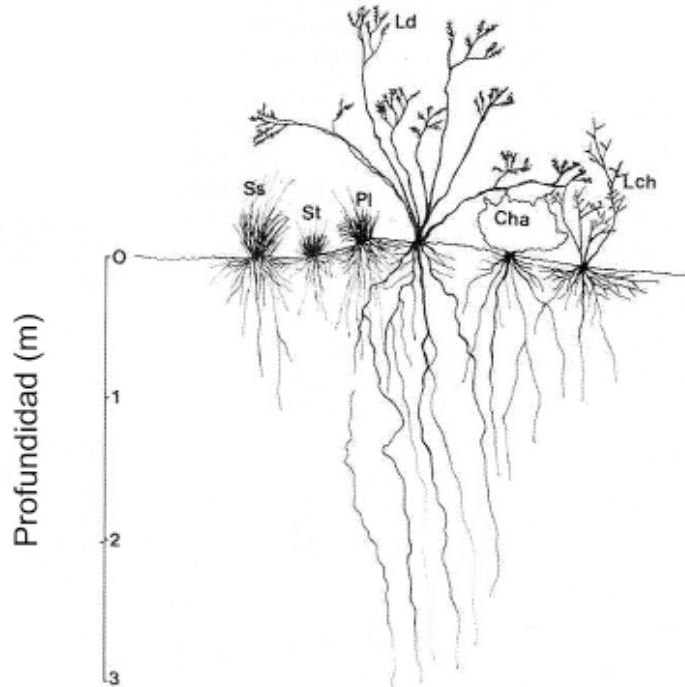


Fig. 4. Representación esquemática de los sistemas de raíces de: *Stipa speciosa* (Ss), *Stipa tenuis* (St), *Poa ligularis* (Pl), *Larrea divaricata* (Ld), *Chuquiraga avellanadae* (Cha), y *Lycium chilense* (Lch). Tomado de Bertiller et al. (1991).

compartimentación temporal en su actividad. Por ejemplo, *Larrea divaricata*, que presenta las raíces más profundas, permanece activa durante casi todo el año mientras que *Chiquiraga avellanadae* desarrolla su actividad en correspondencia con la evolución de las temperaturas en primavera tardía-verano. El otro grupo es el de las especies árido pasivas entre las que se encuentran los arbustos de hojas caducas y los pastos perennes. La actividad fenológica de estas especies se restringe al período invierno-primaveral o a lo sumo se extiende hasta el verano temprano cuando el suelo superficial se mantiene húmedo y la disponibilidad de nitrógeno inorgánico es mayor. La sequía temprana en primavera puede interrumpir la actividad reproductiva de las especies de este grupo.

Banco de semillas del suelo

El banco de semillas del suelo en la comunidad de *Larrea divaricata* y *Stipa* spp. presenta una distribución heterogénea asociada con el patrón espacial de la vegetación aérea (Figura 5) y varía temporalmente en concordancia con la reposición de semillas al banco luego de la dispersión (abril), y con la pérdida posterior de semillas por germinación o eventual depredación (setiembre). Los parches con mayor densidad de semillas son los parches no disturbados de pastos y arbustos (PPA) y las menores densidades de semillas se encuentran en el suelo desnudo (SD). Los parches incipientes formados por un arbusto y un pasto (PIPA) y los parches de pastos (PP) muestran densidades de semillas intermedias (PIPA > PP). En general, el banco de semillas está dominado por especies anuales, predominando entre ellas las dicotiledóneas. Las semi-

llas de los pastos perennes se encuentran en densidades intermedias y las de los arbustos son muy poco frecuentes. La composición relativa del banco varía espacialmente. Las semillas de las especies anuales (dicotiledóneas y pastos) y de los arbustos (en muy bajo número) abundan en los parches de vegetación más grandes y con canopeos mixtos de pastos perennes y arbustos, mientras que las semillas de los pastos perennes son más numerosas en los parches formados por el mismo grupo funcional (Bertiller, 1998). Esto indica que el banco de semillas del suelo depende principalmente de los procesos de floración, fructificación y dispersión locales, más que de semillas que arriban de sitios más distantes. Sin embargo, es posible encontrar en bajas densidades semillas de arbustos en parches exclusivos de pastos lo que indicaría cierto transporte y/o redistribución por viento, agua, aves, mamíferos y/o insectos.

Patrones de reclutamiento y su relación con la dinámica de la vegetación

En los ecosistemas del Monte chubutense los patrones de establecimiento de plántulas varían significativamente entre pastos y arbustos (Bisigato & Bertiller, 2004). En áreas pastoreadas, la densidad de plántulas establecidas de pastos se reduce notablemente mientras que la de arbustos aumenta en comparación con las áreas no pastoreadas. Los procesos de reclutamiento de pastos, por otra parte, son más susceptibles a las variaciones interanuales de la precipitación (diferencias entre distintas cohortes anuales) que el reclutamiento de los arbustos (Figura 6). En cuanto a los patrones de distribución espacial, el reclutamiento de los pas-

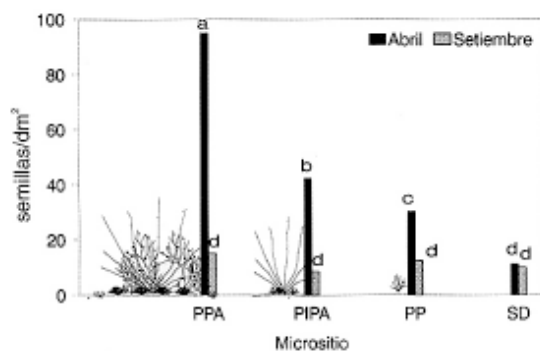


Fig. 5. Variabilidad temporal y espacial del banco de semillas en el Monte chubutense. PPA: parches no disturbados de pastos y arbustos, PIPA: parches incipientes formados por un pasto y un arbusto, PP: parches de pastos, SD: suelo desnudo. Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas al 5%. Tomado de Bertiller (1998).

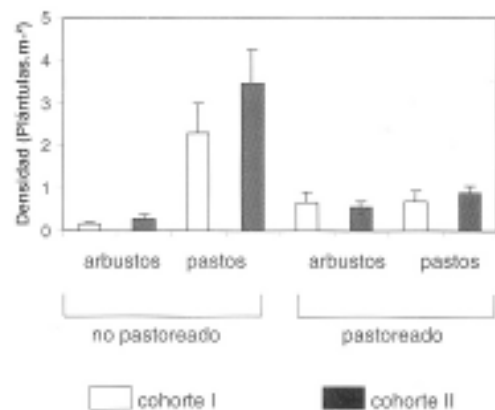


Fig. 6. Densidad de plántulas de dos cohortes de pastos y arbustos establecidas en áreas pastoreadas y no pastoreadas. Las barras sobre las columnas indican un error estándar.

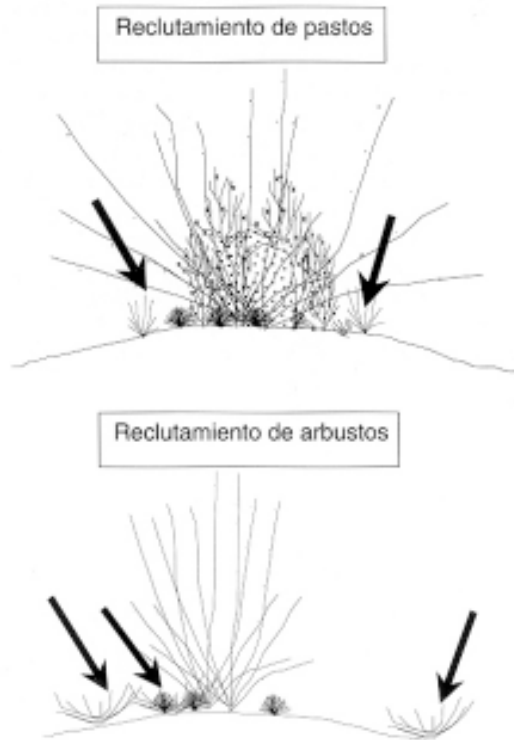


Fig. 7. Esquema indicando la distribución espacial del reclutamiento de pastos (periferia de parches) y arbustos (centro y periferia de parches y áreas entre parches) con relación a la vegetación establecida.

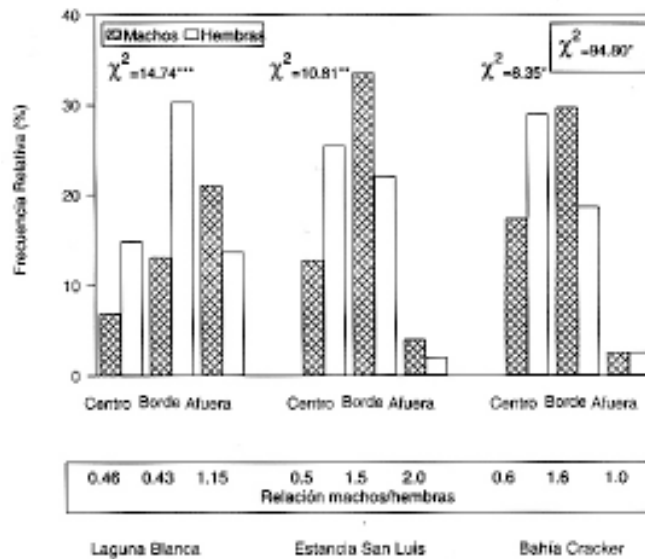


Fig. 8. Distribución de la frecuencia relativa de los sexos de *P. ligularis* en relación a las posiciones con respecto a los parches de vegetación (centro, borde y afuera del canopeo) en tres sitios de estudio (Laguna Blanca, Estancia San Luis o Bahía Cracker). Las interacciones significativas sexo x parche en cada sitio están indicadas por los valores de χ^2 sobre cada gráfico. Las diferencias entre las distribuciones entre sitios (sexo x posición x sitio) están indicadas por el valor de χ^2 en el ángulo superior derecho. Significancia: ** $P \leq 0.01$, * $P \leq 0.05$. Abajo se muestran las relaciones macho/hembra en cada posición. Tomado de Bertiller et al. (2002b).

tos se concentra en la periferia del canopeo de los parches de vegetación mientras que el reclutamiento de arbustos ocurre con igual intensidad en micrositios asociados a los parches y en las áreas de suelo desnudo entre parches de vegetación (Figura 7). Por otra parte, aunque las distintas orientaciones con respecto a los parches de vegetación presentan variaciones importantes en las condiciones microclimáticas (Coronato & Bertiller, comunicación personal), no se observan diferencias en el reclutamiento de pastos y/o arbustos entre ellas. Estos resultados indican que pastos y arbustos tendrían un rol diferente en el origen, la dinámica y el mantenimiento de la estructura espacial de la vegetación. Como consecuencia de la habilidad para colonizar áreas de suelo desnudo, los arbustos pueden señalarse como colonizadores o iniciadores de pequeños parches en las áreas de suelo desnudo. Por otra parte, tanto los pastos como los arbustos que colonizan áreas asociadas a la vegetación establecida, contribuyen al crecimiento isodiamétrico de los parches de vegetación.

Dinámica de la población de *Poa ligularis*

Poa ligularis es una especie dioica, anemófila de amplia distribución en la Provincia Fitogeográfica Patagónica y del Monte (Boelcke, 1957; Correa, 1978). Como es una especie sensible al pastoreo, el conocimiento de los factores ambientales que controlan su distribución espacial y abundancia son de importancia para encarar su conservación. El estudio de la distribución de la especie en sitios con estructura de la vegetación contrastantes (Bertiller *et al.*, 2000; 2002a) permitió identificar que los parches grandes y densos de vegetación proveen microambientes favorables que influyen la densidad y la segregación espacial de los sexos de esta especie. En concordancia con mayores costos reproductivos en las hembras en comparación con los machos, las hembras se concentran en micrositios con alta concentración de recursos (nitrógeno y agua) y con baja demanda atmosférica (Figura 8).

Por otra parte, las hembras muestran una mayor tolerancia a la competencia entre sexos que los machos, los que por su parte toleran mayores condiciones de estrés, persistiendo en sitios con baja concentración de agua y nitrógeno pero a la vez más favorables para la dispersión del polen. La competencia intra e inter-sexos, por otra parte, afecta la expresión reproductiva en ambos sexos. La reducción del tamaño de los parches en áreas disturbadas limita la disponibilidad de micrositios favorables para

el establecimiento de ambos sexos aumentando la densidad de los machos en los micrositios protegidos por los parches y con mayor concentración de recursos, aumentando la competencia intra- e intersexual. Por otra parte, machos y hembras responden morfológica y funcionalmente en forma diferente a las variaciones del ambiente externo mostrando así dimorfismo funcional asociado a la segregación espacial de sexos (Bertiller *et al.*, 2002b).

Dinámica de la vegetación bajo condiciones de pastoreo ovino u otros disturbios

El pastoreo ovino modifica el patrón estructural de la vegetación. El efecto más notable es la reducción de la cobertura vegetal como consecuencia de la reducción de la cobertura de las especies más palatables: pastos perennes y algunos arbustos altos (Beeskow *et al.*, 1995; Bisigato & Bertiller, 1997). En ensayos de defoliación se ha demostrado que intensidades altas y frecuentes de remoción de follaje afectan negativamente la productividad y la supervivencia de *Stipa tenuis* y de *Stipa longiglumis* (Di Giuni, 1985; Cecchi, 1997; Becker *et al.*, 1997). Por otra parte, los subarbustos aumentan su cobertura en las áreas más pastoreadas, pero este incremento no alcanza a compensar la reducción de la cobertura de los pastos (Figura 9). Estos cambios estructurales pueden ser explicados a través de cambios en la frecuencia relativa de distintos parches de vegetación, que se diferencian por su riqueza y composición florística, su tamaño (Figura 10) y por la altura del montículo de suelo asociado al parche. La dinámica de estos cambios puede describirse como una serie de etapas asociadas con la reducción de la cobertura o la desaparición de las especies más palatables y su eventual reemplazo por especies pioneras (Bisigato & Bertiller, 1997).

La primera etapa en la degradación de los matorrales de *Larrea divaricata* y *Stipa* spp. (Figura 11) es la reducción de la cobertura de pastos dentro de los parches dominados por *Chusquea hystrix* (PCh), que son los más frecuentes y que se caracterizan por la mayor riqueza florística y tamaño. Los micrositios que dejan libres los pastos pueden ser colonizados en una etapa posterior por un arbusto (*Atriplex lampa*) en cuyo caso se produce la transición a otro tipo de parche (PAI), dominado por esta última especie. Estos parches tienen alta riqueza florística, gran tamaño y alta similitud con los PCh. Esta transición (t1 en la Figura 11) ocurre sólo cuando el pastoreo no es muy intenso y gene-

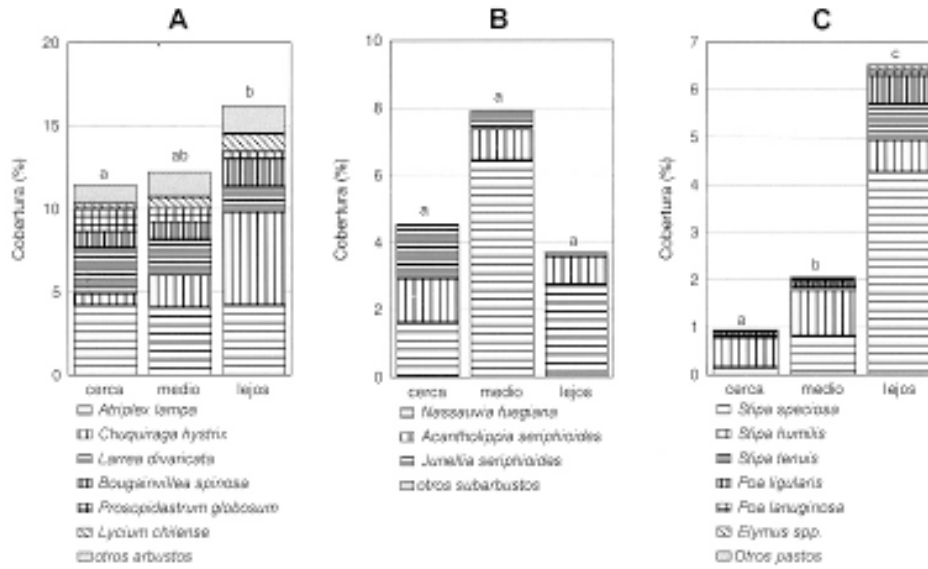


Fig. 9. Cobertura total y por especies de los principales grupos funcionales (A. arbustos altos, B. subarbustos, y C. pastos perennes) a lo largo de gradientes de pastoreo (cerca: 300 m, medio: 600 m y lejos: 3000 m de la aguada). Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre valores de cobertura total. Tomado de Bisigato (2000).

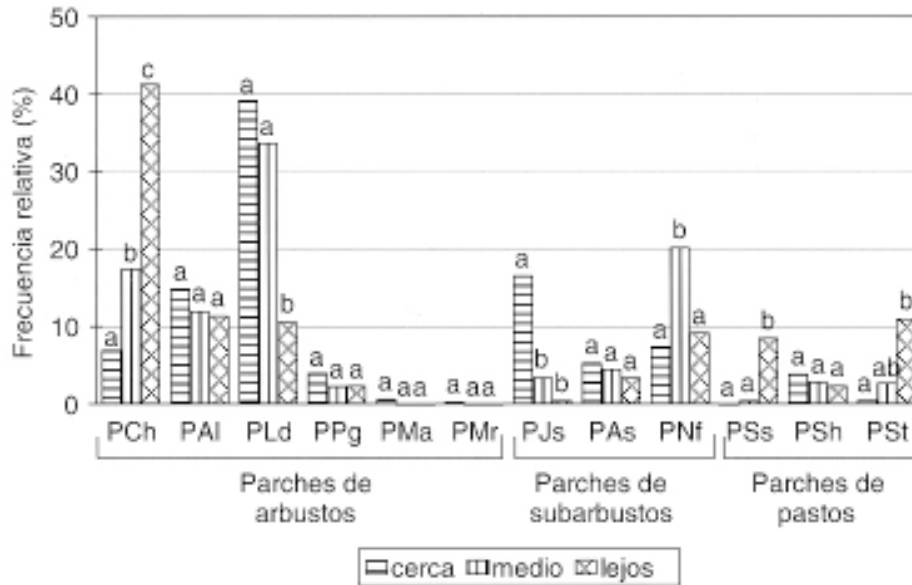


Fig. 10. Frecuencia relativa de los distintos tipos de parches bajo diferentes presiones de pastoreo asociadas a distancias crecientes a la aguada (300, 600 y 3000m, respectivamente). PCh: parches dominados por *Chuquiraga hystrix*, PAI: parches dominados por *Atriplex lampa*, PLd: parches dominados por *Larrea divaricata*, PPg: parches dominados por *Prosopidastrum globosum*, PMA: parches dominados por *Monttea aphylla*, PMr: parches dominados por *Menodora robusta*, PJs: parches dominados por *Junellia seriphioides*, PAs: parches dominados por *Acantholippia seriphioides*, PNf: parches dominados por *Nassauvia fueguiana*, PSs: parches dominados por *Stipa speciosa*, PSh: parches dominados por *Stipa humilis*, PSt: parches dominados por *Stipa tenuis*. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre localizaciones con respecto a la aguada (cerca: más pastoreado; lejos: menos pastoreado). Tomado de Bisigato (2000).

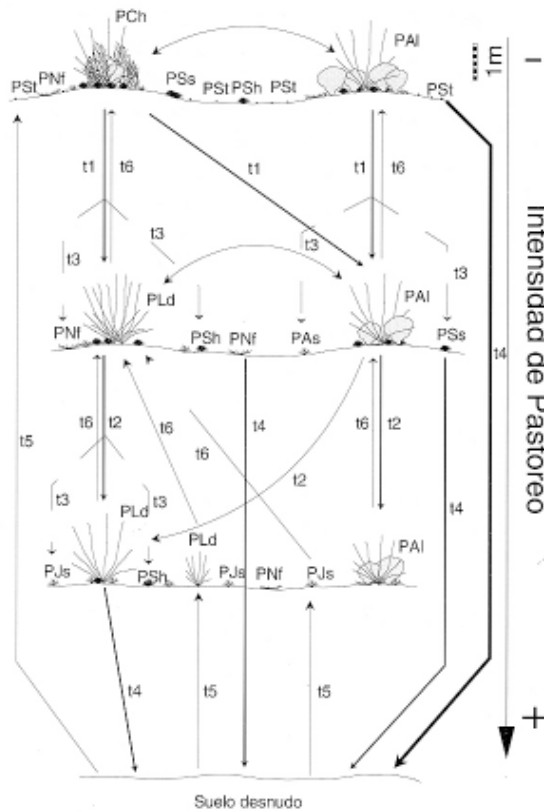


Fig. 11. Modelo hipotético de la dinámica de parches de vegetación en la comunidad de *Larrea divaricata* y *Stipa* spp. Las flechas corresponden a transiciones relevantes en la etapa de degradación (t1, t2), en la etapa de degradación con fragmentación de parches (t3), en la etapa de generación de espacios de suelo desnudo (t4) y en la etapa de reconstrucción (t5 y t6). Grosores crecientes de las flechas indican mayor certeza en la ocurrencia de las transiciones sobre la base de los resultados obtenidos. Las líneas punteadas indican menor certeza en la ocurrencia de las transiciones que las líneas llenas. Diferentes esquemas dentro de los parches representan las distintas especies dominantes. Los acrónimos de los tipos de parches son los mismos que en la figura 10. Las áreas de suelo no cubiertas por el área basal de las especies que constituyen los parches corresponden a lo que se denomina suelo desnudo. Tomado de Bisigato y Bertiller (1997) y Bisigato (2000).

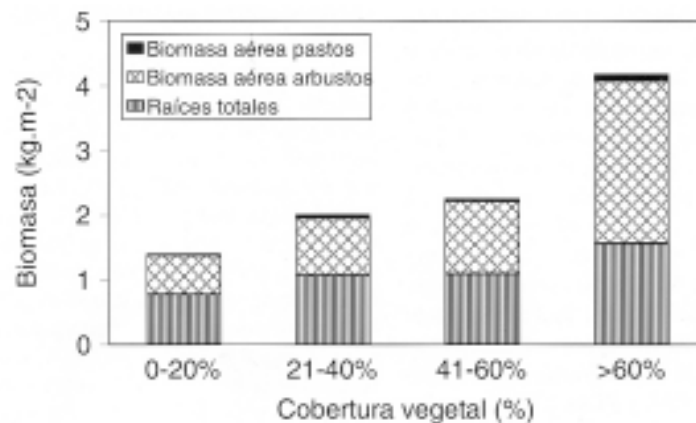


Fig. 12. Partición de la biomasa vegetal total entre la fracción aérea y subterránea (0-50 cm) de pastos y arbustos en áreas con distinta cobertura vegetal total que corresponden a distintos estados de conservación del Matorral de *Larrea divaricata* y *Stipa* spp. Tomado de Bertiller *et al.* (2002c).

ra dentro de los parches claros pequeños y protegidos por la vegetación circundante que conservan las propiedades del suelo superficial. Bajo condiciones severas de pastoreo, se generan claros dentro de los parches de mayor tamaño en los que se reduce el efecto protector de la vegetación y el suelo superficial es removido por acción hídrica y/o eólica. Estas circunstancias limitan la recolonización por pastos perennes y arbustos altos y en consecuencia se reduce la riqueza florística de los parches que eventualmente pueden fragmentarse. Como resultado de estos procesos, es probable la transición de los PCh y PAI a un tercer tipo de parche dominado por *L. divaricata* (PLd), de menor tamaño, altura del montículo de suelo asociado y riqueza florística (t2 en la Figura 11). A pesar de ello, estos parches conservan alta similitud florística con los PCh y PAI. La segunda etapa en el proceso de degradación de la estructura de parches, se caracteriza por la ocurrencia de procesos de fragmentación en los bordes de los PCh, PAI, y PLd, que conducen a parches de pastos perennes (PSh: parches dominados por *Stipa humilis*, PSS: parches dominados por *Stipa speciosa*) y/o subarbustos (PNf: parches dominados por *Nassauvia fuegiana*, PAS: parches dominados por *Acantholippia seriphioides*) que son mucho más pequeños que los anteriores y con signos marcados de erosión del suelo superficial (t3 en la Figura 11). Ante situaciones extremas de pastoreo, tanto los parches de pastos característicos de las áreas sometidas a bajas presiones de pastoreo (PSt: parches dominados por *Stipa tenuis*) como los parches generados por fragmentación pueden dar lugar a áreas de suelo desnudo (t4 en la Figura 11). Una tercera etapa en la dinámica de los parches es la recolonización de las áreas de suelo desnudo por especies pioneras tales como *Junellia seriphioides* y *S. tenuis* (t5 en la Figura 11). En las áreas más degradadas por uso pasturil es posible encontrar parches incipientes de *J. seriphioides* (PJs) o de *S. tenuis* (PSt). Estas especies, que recolonizan las áreas de suelo desnudo, son componentes naturales de los parches más complejos de arbustos altos (PCh, PAI, y PLd). Es importante destacar que el conocimiento acerca de los procesos que conducen a la formación de los parches más complejos (PCh, PAI, y PLd), a partir de parches incipientes o de los parches más pequeños (t6 en la Figura 11), es escaso. Por ello, son necesarios más estudios orientados a identificar los pro-

cesos involucrados en la formación y reconstrucción de los parches complejos.

Estos cambios estructurales en la vegetación aparecen asociados con cambios en la estructura del suelo superficial. En las áreas de planicie con suelos con elevado contenido de carbonato de calcio, la pérdida de cobertura en los espacios entre y dentro de los parches provoca una mayor exposición del suelo a los procesos de humedecimiento y desecamiento rápido que promueven el encostramiento vesicular de su superficie (Figueiras, 1982; Bouza & del Valle, 1993). El encostramiento superficial del suelo reduce severamente la infiltración de agua (Rostagno, 1989), la retención de semillas y consecuentemente la probabilidad de instalación de plántulas. En algunos casos, la ruptura de la costra superficial por acción del pisoteo animal u otro medio mecánico, aumenta la infiltración del agua de lluvia y la rugosidad superficial, promoviendo el establecimiento de plántulas hasta valores similares a los de los sitios no encostrados (Kropfl, 1987). En áreas de pendiente o con suelos de textura arenosa, en cambio, los pastos perennes muchas veces son parcialmente reemplazados por especies anuales de crecimiento invernal (*Erodium cicutarium* (L.) L'Herit. ex Ait., *Schismus barbatus* (L.) Thell., *Plantago patagonica* Jacq., etc.), siendo menos frecuente el encostramiento del suelo (Figueiras, 1982). El resultado de estas modificaciones es la arbustización del sistema según se desprende de la comparación entre las descripciones de la vegetación realizadas por viajeros y exploradores en el siglo pasado, y la estructura actual (Cecchi, 1986).

Uso de valores espectrales de imágenes Landsat TM para evaluar la estructura y el estado de conservación de la vegetación

En un estudio realizado en un área representativa del Monte chubutense de una superficie de 216.855 ha (42°36' - 42°53' S, 64°57' - 65°47' W) se analizó el uso de imágenes Landsat TM para evaluar los cambios en la proporción de pastos y arbustos como consecuencia de la degradación por uso pasturil. En esta área se delimitaron 55 parcelas de 1.44 ha donde se estimó visualmente la cobertura total de la vegetación, la cobertura de arbustos y la cobertura de pastos. Por otra parte, sobre 3 imágenes Landsat 5 TM (22/10/97, 9/12/97, 11-02-98) se estimaron los índices de suelo y de vegetación (Kauth-Thomas, 1976) promedio de cada parcela, sobre la base de los valores presentes en las 16 celdas de la imagen incluidas en cada parcela. También se estimaron, para cada parcela, los valores

espectrales promedio de cada una de las 6 bandas del satélite (excluida la banda térmica) para las imágenes de cada fecha. Posteriormente, se evaluó la relación existente entre la cobertura total, de pastos y arbustos y cada índice mediante análisis de regresión simple y la relación entre las firmas espectrales y los valores de cobertura mediante análisis de regresión paso a paso.

Los resultados de este trabajo indican que: a. mediante una ecuación, que combina las bandas espectrales para cada fecha, se pueden describir las variaciones de cobertura total, de pastos y arbustos; b. esta ecuación explica mayor variación que la explicada por los índices tradicionales de Kauth-Thomas. (Tabla 1); c. cuando se comparan las distintas fechas, los valores espectrales de la imagen de verano tardío (febrero de 1998) son los que mejor reflejan las diferencias en cobertura; y d. la combinación de bandas explica una mayor proporción de las diferencias en cobertura total que en cobertura de pastos o de arbustos. En ese sentido, en las imágenes de las tres fechas la cobertura total estuvo directamente relacionada con la banda 1 (visible, azul) e inversamente relacionada con la banda 3 (visible, rojo).

Estos resultados muestran que pueden usarse combinaciones de los valores de reflectancia de bandas 1 y 3 para evaluar en forma expeditiva la cobertura de la vegetación. Los índices de suelo y vegetación tradicionales no son buenos estimadores de la cobertura vegetal en el Monte chubutense. Específicamente, el índice de vegetación es muy sensible a las áreas temporalmente anegadas, las que presentan baja cobertura y valores muy altos del índice de vegetación como resultado de la sensibilidad de la banda 7 a la presencia de humedad edáfica.

Partición de la biomasa vegetal y carbono orgánico del suelo en distintos estados de conservación de la vegetación inducidos por uso pasturil

En la comunidad de *Larrea divaricata* y *Stipa* spp. la mayor parte de la biomasa vegetal aérea la concentran los arbustos (Figura 12). Tomando en cuenta la biomasa total se observa una distribución equitativa entre biomasa aérea y subterránea (hasta 50 cm) en los estados de la vegetación menos conservados y una mayor concentración de biomasa aérea en el estado de mayor conservación de la vegetación (Bisigato *et al.*, 2002; Bertiller *et al.*, 2002c). La reducción de la biomasa aérea y subterránea se relaciona con una reducción significativa del carbono orgánico del suelo superficial (Figura 13). Estos resulta-

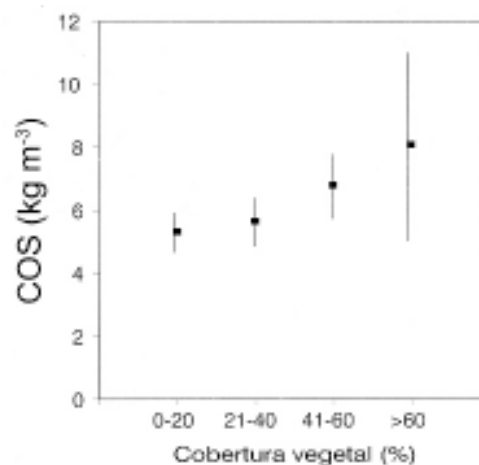


Fig. 13. Carbono orgánico del suelo (COS) con relación a la cobertura de la vegetación en áreas con distinto estado de conservación del Monte chubutense. Las barras verticales indican intervalos de confianza ($p \leq 0.05$). Tomado de Bertiller *et al.* (2002c).

dos indican que el disturbio de la vegetación en los ecosistemas del Monte chubutense lleva a un deterioro progresivo de los suelos a través de la reducción del carbono orgánico acumulado y consecuentemente a una alteración de los procesos regulados por la materia orgánica del suelo. Es factible entonces esperar en los sitios disturbados una desaceleración del ciclo de los nutrientes.

Influencia de la vegetación en la calidad y la dinámica de la materia orgánica del suelo

Los arbustos que componen los parches de vegetación en el Monte chubutense ejercen una importante influencia sobre las propiedades de la materia orgánica edáfica. Los componentes orgánicos del suelo de los parches de vegetación son producto de acumulación de restos y residuos de plantas y animales y su descomposición o reorganización en moléculas orgánicas complejas. Las diferentes especies arbustivas aportan al suelo material senescente y mantillo con distinta composición elemental (del Valle & Rosell, 2000). Esta variación en la calidad de la materia orgánica vegetal afecta de distinta forma las propiedades edáficas (Tabla 2) y condiciona los procesos que determinan el patrón microespacial de la vegetación. Los parches dominados por *Prosopis alpataco* inducen mayor calidad en la materia orgánica que los dominados por *Atriplex lampa*, entendiéndose por calidad su composición elemental de carbono, nitrógeno y fós-

Tabla 1. Relación entre la cobertura de especies perennes (total, arbustos y pastos) y los índices de suelo y vegetación de Kauth-Thomas en las tres fechas. También se incluyen las combinaciones de bandas que mejor explican las diferencias en cobertura en cada fecha. is= índice de suelo, iv= índice de vegetación, b(n)= número de banda. En todos los análisis, n=55.

Fecha	Índice	Cobertura total (ct)	Cobertura de arbustos (ca)	Cobertura de pastos (cp)
Octubre 1997	Suelo	ct=94.17-0.49is (r ² =0.10, p<0.05)	ca=50.97-0.21is (r ² =0.05, p=0.08)	cp=37.07-0.22is (r ² =0.06, p=0.06)
	Vegetación	ct=18.14-0.87iv (r ² =0.07, p<0.05)	ca=13.79-0.61iv (r ² =0.09, p<0.05)	cp=4.30-0.24iv (r ² =0.01, p=0.36)
	Combinación de bandas	ct=-40.43+4.97b1-4.61b3-1.79b4 (r ² =0.51, p<0.05)	ca=11.28+1.46b1-2.86b3-1.41b5+3.09b7 (r ² =0.42, p<0.05)	cp=-30.61+2.98b1-2.16b4+1.78b5-4.44b7 (r ² =0.37, p<0.05)
Diciembre 1997	Suelo	ct=125.43-0.75is (r ² =0.23, p<0.05)	ca=74.69-0.41is (r ² =0.19, p<0.05)	cp=42.10-0.27is (r ² =0.07, p<0.05)
	Vegetación	ct=31.61+0.08iv (r ² =0.00, p=0.90)	ca=22.53-0.21iv (r ² =0.00, p=0.62)	cp=8.51+0.23iv (r ² =0.00, p=0.59)
	Combinación de bandas	ct=142.51+3.60b1-5.31b3 (r ² =0.52, p<0.05)	ca=60.66+2.75b2-4.23b3+2.07b4-1.34b5+1.61b7 (r ² =0.42, p<0.05)	cp=60.27+1.76b1-2.55b3 (r ² =0.33, p<0.05)
Febrero 1998	Suelo	ct=125.27-0.48is (r ² =0.31, p<0.05)	ca=79.77-0.29is (r ² =0.31, p<0.05)	cp=38.25-0.16is (r ² =0.09, p<0.05)
	Vegetación	ct=31.30-0.05iv (r ² =0.00, p=0.90)	ca=23.27+1.14iv (r ² =0.00, p=0.69)	cp=7.59-0.24iv (r ² =0.01, p=0.44)
	Combinación de bandas	ct=126.92+2.44b1-3.51b3 (r ² =0.51, p<0.05)	ca=108.35+1.88b1-2.68b2+0.85b4-0.85b5 (r ² =0.50, p<0.05)	cp=56.45+1.99b1-1.18b3-0.94b4+1.14b5-1.02b7 (r ² =0.49, p<0.05)

Tabla 2. Composición elemental (media ± 1 desvío estándar) y contenidos de hemicelulosa y celulosa (media ± 1 desvío estándar) en el mantillo de parches arbustivos (n=240). Tomado de del Valle et al. (1999).

Parche	pH 1:10	C (mg.g ⁻¹)	N (mg.g ⁻¹)	C/N	Pt (mg.g ⁻¹)	C/P	Extr. P mg.g ⁻¹	mg.g ⁻¹ de M.O.		
								Hemi-Celulosa (%) de Pt	Celulosa	
<i>Atriplex lampa</i>										
Primavera	6.7 ± 0.2	338 ± 53	10 ± 3.0	33.8	0.65 ± 0.04	522	0.045 ± 0.010	6.9	252.3 ± 63.7	175.4 ± 45.3
Verano	6.8 ± 0.2	373 ± 47	8 ± 2.0	46.6	0.63 ± 0.04	592	0.043 ± 0.007	6.8	366.7 ± 87.2	187.9 ± 55.7
<i>Prosopis alpataco</i>										
Primavera	6.2 ± 0.4	383 ± 20	15 ± 2.0	25.5	0.95 ± 0.06	403	0.074 ± 0.009	7.7	385.0 ± 77.9	108.2 ± 38.9
Verano	6.4 ± 0.4	427 ± 22	24 ± 2.0	17.8	1.40 ± 0.04	305	0.130 ± 0.015	14.2	482.4 ± 81.5	293.5 ± 49.7

Tabla 3. Valores medios (\pm desvío estándar) de los productos de oxidación fenólica del mantillo de parches arbustivos (n=240). V= "Vanillyl" (alcohol 3-metoxi - 4 hidroxibencílico), S= "Syringyl" (alcohol 3,5 dimetoxi - 4 hidroxibencílico), C= "Cynnamyl" (ácido ferúlico, ácido p-cumárico), V+S+C = suma de productos de oxidación fenólica S/V = relación "syringyl/vanillyl". Tomado de del Valle *et al.* (1999)

Parche	mg g ⁻¹ de Materia Orgánica				
	V	S	C	V+S+C	S/V
<i>Atriplex lampa</i>					
Primavera	8.5 \pm 1.2	10.5 \pm 2.0	1.5 \pm 0.5	20.5 \pm 1.3	1.2 \pm 0.3
Verano	8.8 \pm 2.3	10.3 \pm 1.6	0.5 \pm 0.1	19.6 \pm 1.0	1.2 \pm 0.2
<i>Prosopis alpataco</i>					
Primavera	6.8 \pm 0.9	8.1 \pm 1.1	0.3 \pm 0.1	15.2 \pm 1.6	1.2 \pm 0.2
Verano	11.4 \pm 1.7	13.6 \pm 1.1	1.2 \pm 0.1	26.2 \pm 2.1	1.2 \pm 0.2

foro y las relaciones entre estos elementos (C/N, C/P, etc.). Existe un gran contraste entre los patrones de polisacáridos y lignina del mantillo y del suelo mineral de los dos tipos de parches (Figuras 14 a-d; del Valle *et al.*, 1999). Los contenidos de polisacáridos y lignina son más elevados en los parches de *P. alpataco* que en los de *A. lampa* constituyendo una proporción muy importante de los detritus vegetales en el mantillo. Según del Valle & Rosell (1999), las discontinuidades espaciales verticales que se observan en la calidad de la materia orgánica del suelo se relacionan más con la descomposición de las raíces que con procesos de degradación del mantillo aéreo. Las diferencias estacionales de la materia orgánica en el suelo de los parches de vegetación corresponden a variaciones en la concentración de polisacáridos y de lignina, resultantes del proceso de mineralización de la materia orgánica. La lignina es un precursor importante de las sustancias húmicas del suelo y su descomposición en compuestos orgánicos más sencillos pone de manifiesto la existencia de un metabolismo microbiano activo en el suelo de ambos tipos de parches (Tabla 3). Estos resultados muestran que las diferencias en la calidad de la materia orgánica y del mantillo que aporta cada parche de vegetación juegan un papel importante en el ciclo de los nutrientes y los procesos biológicos asociados. Los parches de *P. alpataco*, por su aporte de mantillo con alta concentración de N y baja relación C/N, son importantes en la aceleración del ciclo del N en el suelo asociado. La alta variación estacional de la lignina y sus productos de descomposición no permite identificar diferencias cla-

ras entre ambos tipos de parches en cuanto a su potencial efecto sobre los procesos relacionados con el ciclo de los nutrientes.

Relación entre la cobertura vegetal y el nitrógeno del suelo

En el matorral de *L. divaricata* y *Stipa* spp. la estructura de parches de vegetación está definida por dos grupos funcionales: pastos perennes y arbustos siempreverdes. Los pastos perennes presentan mayor concentración de nitrógeno en las hojas verdes que los arbustos, mientras que lo inverso ocurre con la concentración de nitrógeno en las hojas senescentes (Figuras 15 y 16, respectivamente). Las amplias diferencias halladas entre la concentración de nitrógeno en las hojas verdes y senescentes en los pastos perennes indican un alta eficiencia de reabsorción de nitrógeno, en comparación con los arbustos siempreverdes (Figura 17). Adicionalmente, un estudio realizado sobre *Atriplex lampa* y *Stipa tenuis* (Sain *et al.*, 2002), reveló que los arbustos aportan al suelo raíces finas con mayor concentración de N que los pastos (Figura 18). Consecuentemente, ambos grupos se diferencian en cuanto a los requerimientos de N, como así también en los mecanismos de conservación de este nutriente en la planta (Mazzarino *et al.*, 1998a; del Valle *et al.*, 1999; Carrera *et al.*, 2000). Los mecanismos de conservación de nitrógeno en los pastos perennes se relacionan con altas eficiencias de reabsorción de este nutriente, mientras que en los arbustos siempreverdes los mecanismos de conservación de nitrógeno están asociados a un menor requerimiento de este nutriente y a una mayor longevidad de las hojas (Carrera *et al.*, 2000).

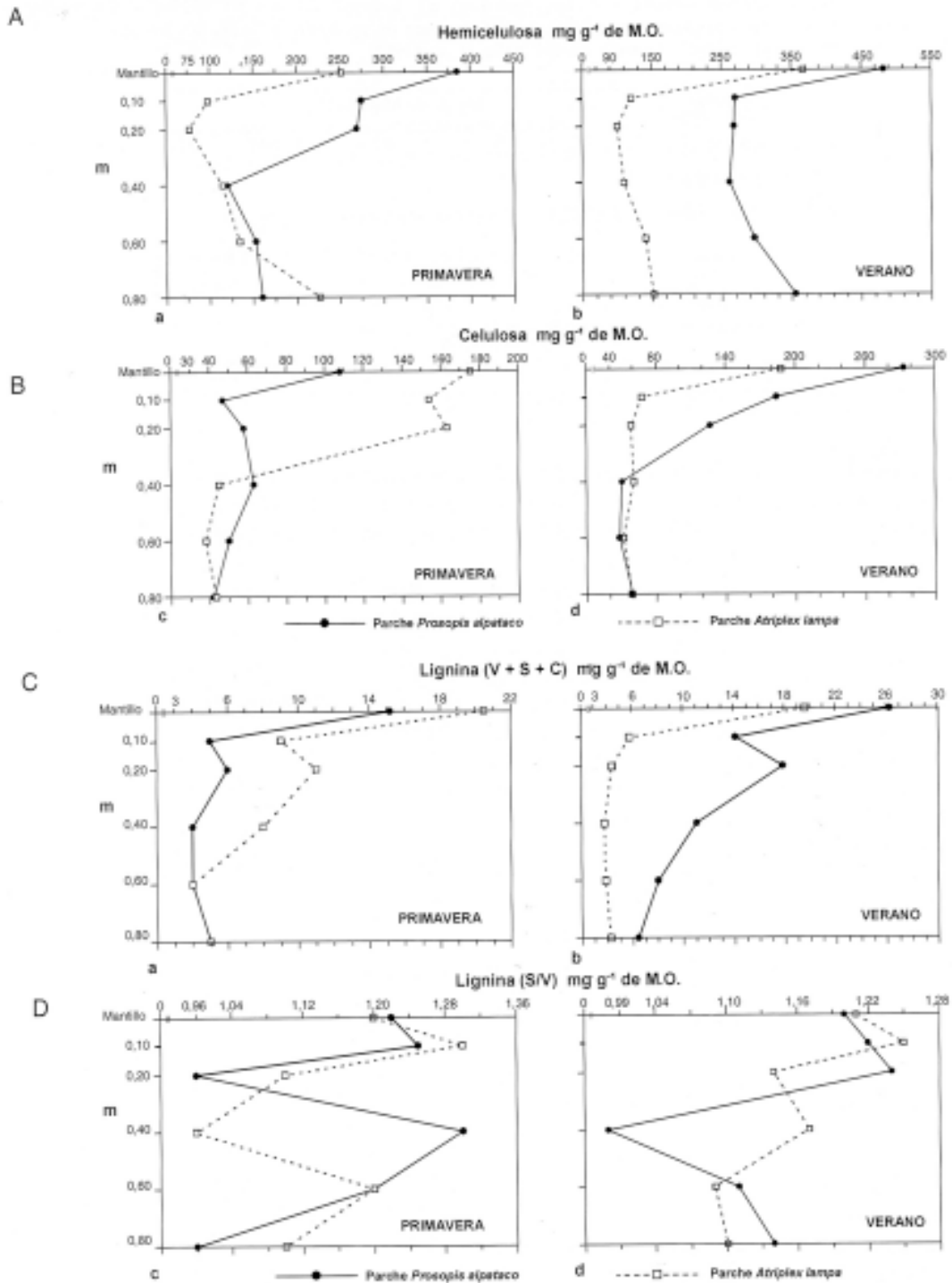


Fig. 14. Concentración de A. Hemicelulosa, B. Celulosa, C. Lignina = V+S+C, y D. Lignina = S/V en la materia orgánica del suelo de parches de *P. alpataco* y *A. lampa* en primavera y verano. V= "Vanillyl" (alcohol 3-metoxi - 4 hidroxibencílico), S= "Syringyl" (alcohol 3,5 dimetoxi - 4 hidroxibencílico), C= "Cynnamyl" (ácido ferúlico, ácido p-cumárico), V+S+C = suma de productos de oxidación fenólica S/V = relación "syringyl/vanillyl". Tomado de del Valle & Rosell (1999).

En estos ecosistemas, la reducción de la cobertura vegetal y de las especies pastoreadas, principalmente pastos y algunos arbustos altos (Bertiller, 1994; Bisigato & Bertiller, 1997) tiene efecto sobre la cantidad y calidad de sustrato aportado al suelo modificando las tasas de descomposición/mineralización de la materia orgánica. El suelo desnudo expuesto a la erosión eólica e hídrica, exhibe menor concentración de nitrógeno que el suelo asociado a la vegetación, alcanzándose los valores máximos en los parches de mayor complejidad estructural (parches grandes con un diámetro >1 m y una cobertura superior al 60%, Figura 19). Sin embargo, tanto en los parches de vegetación pequeños (parches con un diámetro < 1m y cobertura inferior al 30%) como en los más complejos, el suelo debajo de los pastos perennes exhibe menor concentración de nitrógeno que el suelo subyacente a los arbustos (Figura 19). Los resultados hallados sugieren que los arbustos, que aportan al mantillo hojas senescentes y raíces finas con alta concentración de N cumplen un rol fundamental en el retorno de N al suelo, favoreciendo probablemente el establecimiento de los pastos, con altos requerimientos de N, en la periferia de su canopeo (Mazzarino *et al.*, 1998a, Mazzarino & Bertiller, 1999; Carrera *et al.*, 2000, 2002; Sain *et al.*, 2002; Vargas, 2002).

Dinámica del nitrógeno del suelo

La dinámica del nitrógeno inorgánico responde a la disponibilidad de agua en el suelo pero está fuertemente asociada al patrón de distribución de la vegetación (Mazzarino *et al.*, 1996; 1998b; Mazzarino & Bertiller, 1999). Las diferencias locales en la complejidad de la cobertura de la vegetación se reflejan en los reservorios y procesos involucrados en el ciclo del N. La disponibilidad de N-inorgánico y la biomasa microbiana son significativamente más altos (50-60%) en el suelo debajo de los parches no disturbados, con alta diversidad de arbustos y pastos, que en el suelo desnudo. En particular, el N retenido en la biomasa microbiana fluctúa entre 10-26 mg.kg⁻¹ en los parches no disturbados y 5-15 mg.kg⁻¹ en el suelo desnudo. Este es un aspecto muy importante si se tiene en cuenta que el N retenido en la biomasa microbiana puede representar hasta un 40% del N del suelo rápidamente mineralizable. Este potencial ha sido corroborado a través de experimentos de mineralización bajo condiciones de agua y temperatura no limitantes, donde la mineralización fue casi un

90% mayor en el suelo de los parches de vegetación no disturbados que en el suelo desnudo (Tabla 4). El suelo de los parches con vegetación incipiente, ya sea de arbustos y pastos o sólo de pastos, representan situaciones intermedias en cuanto a los valores de N retenido en la biomasa microbiana y a su potencial de mineralización. Los valores de mineralización medidos en el campo guardan estrecha relación con la disponibilidad hídrica no encontrándose diferencias significativas entre distintos parches de vegetación y suelo desnudo en años extremadamente secos. Dada la aridez de estos ecosistemas, la forma de nitrógeno inorgánico que prevalece es N-NH₄. Los mayores valores de N-inorgánico se observan entre julio y noviembre, período en el cual la humedad del suelo es mayor. En esta época del año oscilan entre 2-8 y 1-5 mg.kg⁻¹ en los parches no disturbados y en el suelo desnudo, respectivamente. La mayor disponibilidad de N-inorgánico se encuentra en el suelo superficial (0-20 cm) mientras que en el suelo subsuperficial (20-40 cm) se registran valores 80% más bajos. Estos resultados indican que la cubierta vegetal condiciona en forma marcada la capacidad potencial de mineralización de nitrógeno y de la actividad microbiana del suelo. Sin embargo, la disponibilidad hídrica es la variable que regula la dinámica temporal del proceso de mineralización y consecuentemente la disponibilidad de nitrógeno inorgánico para las plantas.

Tabla 4. Tasas de mineralización potencial del nitrógeno (pN-MIN) del suelo subyacente a diferentes parches vegetación bajo condiciones óptimas de temperatura y humedad. PPA: parches no disturbados de pastos y arbustos, PIPA: parches incipientes formados por un pasto y un arbusto, PP: parches de pastos, SD: suelo desnudo. Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas al 5%. Tomado de Mazzarino *et al.* (1997).

Parche	pN-MIN (mg.kg ⁻¹)
PPA	9.2a
PIPA	7.5ab
PP	6.4bc
SD	4.7c

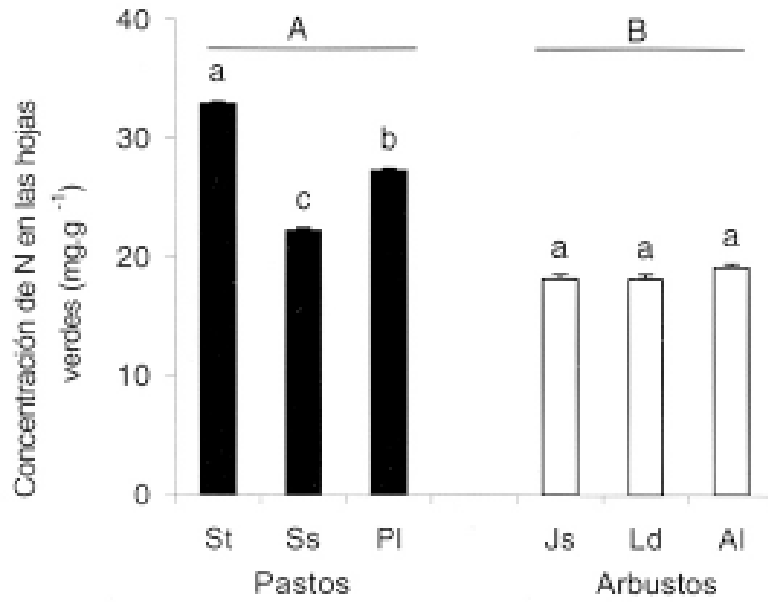


Fig. 15. Valores medios de la concentración de N en las hojas verdes (mg.g⁻¹). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre especies dentro de cada grupo funcional y letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre grupos funcionales de la vegetación. Las barras sobre las columnas indican un error estándar. St: *Stipa tenuis*, Ss: *Stipa speciosa*, Pl: *Poa ligularis*, Js: *Junellia seriphioides*, Ld: *Larrea divaricata* y Al: *Atriplex lampa*. Tomado de Carrera et al. (2000).

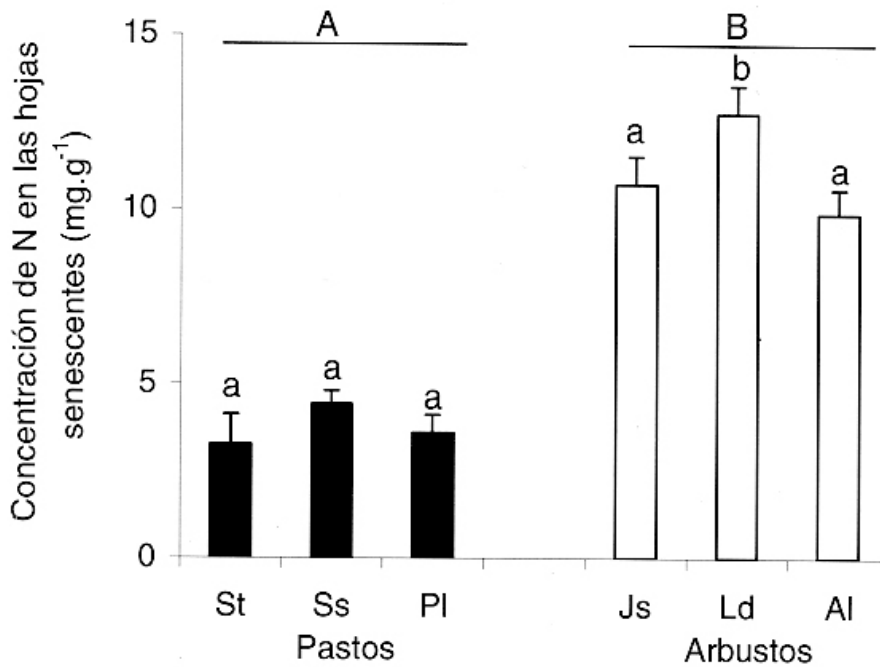


Fig. 16. Valores medios de la concentración de N en las hojas senescentes (mg.g⁻¹). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre especies dentro de cada grupo funcional y letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre grupos funcionales de la vegetación. Las barras sobre las columnas indican un error estándar. Los acrónimos son los mismos que los de la Figura 15. Tomado de Carrera et al. (2000).

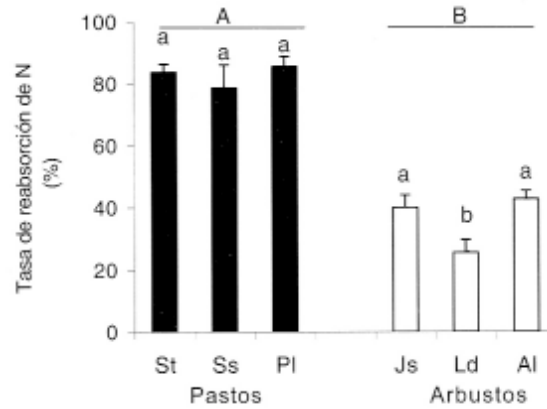


Fig. 17. Valores medios de tasa de reabsorción de N (%). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre especies dentro de cada grupo funcional y letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre grupos funcionales de la vegetación. Los acrónimos son los mismos que los de la Figura 15. Las barras sobre las columnas indican un error estándar. Tomado de Carrera *et al.* (2000).

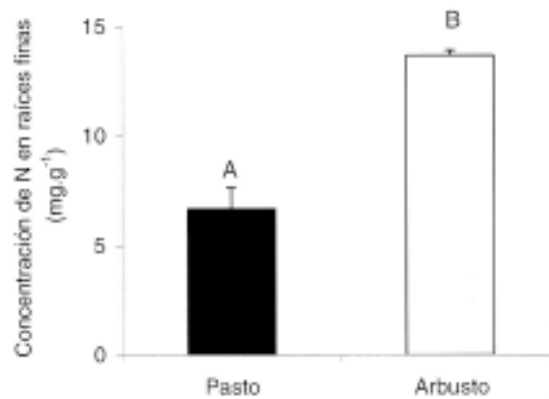


Fig. 18. Valores medios de la concentración de N en las raíces finas de *Stipa tenuis* (Pasto) y *Atriplex lampa* (arbusto). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre pasto y arbusto. Las barras sobre las columnas indican un error estándar. Tomado de Sain *et al.* (2002).

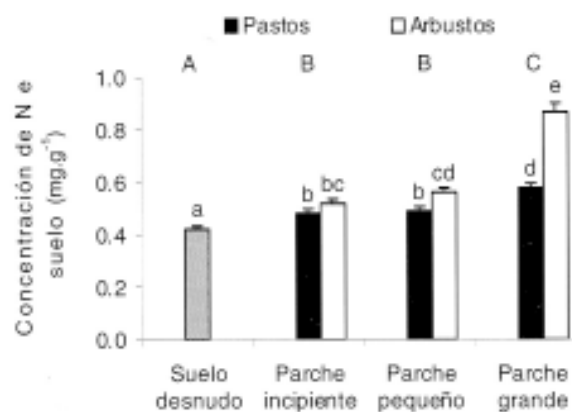


Fig. 19. Valores medios de la concentración de N (mg.g^{-1}) en el suelo desnudo y debajo de arbustos y pastos creciendo en parches incipientes (individuos aislados), parches pequeños (diámetro < 1 m) y parches grandes (diámetro > 1 m). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre suelos asociados a pastos y arbustos de distintos parches y áreas de suelo desnudo, mientras que letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre tipos de parche. Las barras sobre las columnas indican un error estándar. Tomado de Carrera *et al.* (2002).

CONCLUSIONES

En los ecosistemas del Monte chubutense, la dinámica de la vegetación es congruente con el modelo de estados y transiciones propuesto por Westoby et al. (1989). En este contexto, cada estado de la vegetación inducido por el pastoreo puede interpretarse como un arreglo discreto de parches de vegetación cuya dinámica depende del balance entre la adición o extinción de ciertas especies a escala de parche, de la fragmentación de parches preexistentes o de la creación de otros nuevos (Bisigato & Bertiller, 1997; Bertiller & Bisigato, 1998). En esta dinámica, la modificación de la arquitectura de los parches, los cambios en la concentración de materia orgánica y en los procesos de mineralización en el suelo superficial, y el posterior efecto de estos atributos sobre la germinación, emergencia y establecimiento de las plántulas son aspectos importantes a tener en cuenta (Bisigato & Bertiller, 1999; Bertiller et al., 2002b). La transición entre distintos tipos de parches y posteriormente entre distintos estados de la vegetación al nivel de comunidad dependerá entonces del estado de conservación de las áreas de suelo desnudo disponibles para la instalación de nuevos individuos y de la habilidad colonizadora de las especies o grupos funcionales presentes en el banco de semillas. Esta habilidad colonizadora diferencial de los distintos grupos de especies (Bisigato, 2000) guarda relación con su asincronismo funcional en relación con su capacidad de explorar las distintas profundidades del suelo donde los nutrientes y el agua están disponibles en diferentes momentos del año (Bertiller et al., 1991; Mazzarino 1996; 1998b) y con las estrategias de conservación de nitrógeno de estos grupos (Carrera et al., 2000).

La estructura de la vegetación juega un papel muy importante en el funcionamiento de estos ecosistemas y constituye una variable relevante a tener en cuenta para su uso y conservación. Como en muchos ecosistemas áridos (Garner & Steinberger, 1989), los parches de vegetación constituyen reservorios de materia orgánica, nitrógeno, y otros nutrientes (del Valle & Rosell, 1999). El aporte de mantillo con alto contenido de nitrógeno por parte de los arbustos, particularmente los de la familia de las Fabáceas, contribuye al mantenimiento del reservorio de este nutriente en el suelo; mientras que los pastos aportan material senescente con alta relación C/N proveyendo la fuente de energía necesaria para la actividad microbiana (del Valle & Rosell, 2000; Carrera et al., 2000). Por otra parte, los parches de vegetación son también importantes como

reservorios de semillas pero en este caso los pequeños parches de pastos perennes constituyen los reservorios más importantes para la recuperación de la cobertura de este grupo funcional que es el más afectado por el pastoreo ovino (Bertiller, 1998).

De esta manera los parches de vegetación son elementos fundamentales en la dinámica del nitrógeno del suelo y en el mantenimiento de la función productiva de estos ecosistemas (Mazzarino et al., 1996; 1998b). El pastoreo, a través de la reducción de la cobertura vegetal y de la fragmentación de los parches, conduce a la reducción de estos reservorios y a su concentración en áreas más pequeñas. Los espacios de suelo desnudo que se generan por efecto del disturbio pasturil, quedan expuestos a la pérdida de nutrientes y materia orgánica por acción de la erosión eólica e hídrica constituyendo sitios de escasa reserva y disponibilidad de recursos (Rostagno & del Valle, 1988; Rostagno, 1989; Rostagno et al., 1991; Parizek et al., 2002). Por ello, la colonización por arbustos de estas áreas es un proceso muy importante para la restitución de la fertilidad nitrogenada del suelo y eventualmente para promover en su periferia el establecimiento de pastos perennes, con altos requerimientos de N y baja capacidad de retorno de N al suelo (Bisigato, 2000). Este proceso llevaría a la formación de parches de vegetación incipientes.

De acuerdo a los resultados expuestos, cuando los ecosistemas del Monte chubutense están sometidos a regímenes periódicos de disturbios tales como el pastoreo, la extracción de leña, o el fuego se debería poner particular atención en la conservación de la estructura de los parches con cobertura mixta de pastos y arbustos. Tanto los parches no disturbados con arbustos y pastos perennes, como los parches de pastos, donde se conservan las propiedades del suelo superficial, constituyen elementos claves asociados con el funcionamiento de estos ecosistemas. Esos parches deberían ser usados como indicadores del estado de conservación de estos ecosistemas cuando se evalúan los efectos de manejos alternativos dentro de un esquema de su uso sustentable.

AGRADECIMIENTOS

Queremos destacar en primer lugar que no hubiera sido posible realizar los trabajos incluidos en esta revisión sin el apoyo desinteresado de los propietarios y encargados de establecimientos ganaderos de la zona que nos permitieron el acceso a los lugares de trabajo y la instalación de las áreas

experimentales. Ellos son el Sr. Fermín Sarasa de “Estancia San Luis”; el Sr. Vicente Martínez de “Estancia el Amparo”, el Sr. M Gallego de “Estancia la Suerte”, y el Sr. Miguel Iriarte de “Estancia el Ranchito”, respectivamente. Los trabajos fueron desarrollados en el marco de los siguientes proyectos: PIP-CONICET 4270/96, Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH, BID 802-1201/OC-AR-PICT 08-03944, BID 802-1201/OC-AR-PICT 08-6027.

BIBLIOGRAFÍA

- ARES, J. O., A. M. BEESKOW, M. B. BERTILLER, C. M. ROSTAGNO, M. P. IRISARRI, J. ANCHORENA, G. E. DEFOSSÉ & C. A. MERINO. 1990. Structural and dynamic characteristics of overgrazed grasslands of northern Patagonia. In: A. BREYMEYER (ed.), *Managed Grasslands. Regional Studies*, pp. 149-175. Elsevier, Amsterdam.
- BARROS, V. & M. RIVERO. 1982. *Mapas de probabilidad de precipitación en la Provincia del Chubut*. CENPAT. Pub.N°54. Puerto Madryn. Argentina.
- BECKER, G. F., C. A. BUSSO, T. MONTANI, A. L. ORCHANSKY, R. E. BREVEDAN, M. A. BURGOS & A. C. FLEMMER. 1997. Effects of defoliating *Stipa tenuis* and *Piptochaetium napostaense* at different phenological stages: tiller demography and growth. *J. Arid Environ.* 35: 251-268.
- BEESKOW, A. M., H. DEL VALLE & C. M. ROSTAGNO. 1987. *Los Sistemas fisiográficos de la Región Árida y Semiárida de la Provincia de Chubut*. SECYT-Delegación Patagonia. Bariloche. Argentina. 168pp.
- BEESKOW, A. M., N. ELISSALDE & C.M. ROSTAGNO. 1995. Ecosystem changes associated with grazing intensity the Punta Ninfas rangelands of Patagonia, Argentina. *J. Range Manage.* 48: 517-522.
- BERTILLER, M. B., A. M. BEESKOW & M. P. IRISARRI. 1981. *Características florísticas y fisonómicas de la vegetación del Chubut. 2. Península Valdés e Istmo F. Ameghino*. Contribución Nro. 41. Centro Nacional Patagónico. 20pp.
- BERTILLER, M. B., A. M. BEESKOW & F. CORONATO. 1991. Seasonal environmental variation and plant phenology in arid Patagonia (Argentina). *J. Arid Environ.* 21: 1-11.
- BERTILLER, M. B. 1994. Modelos ecológicos alternativos de la dinámica de la vegetación en ecosistemas de pastizales: un caso de estudio en la Patagonia. *Revista Argentina de producción Animal* 14: 15-23.
- BERTILLER, M. B. 1998. Spatial patterns of the germinable soil seed bank in northern Patagonia. *Seed Sci. Res.* 8: 39-45.
- BERTILLER, M. B. & A. J. BISIGATO. 1998. Vegetation dynamics under grazing disturbance. The state - and - transition model for the Patagonian steppes. *Ecología Austral* 8: 191-199.
- BERTILLER, M. B., J. O. ARES, P. GRAFF & R. BALDI. 2000. Sex-related spatial patterns of *Poa ligularis* in relation to shrub patch occurrence in northern Patagonia. *J. Veg. Sci.* 11: 9-14.
- BERTILLER, M. B., C. L. SAIN & A. L. CARRERA. 2002a. Effect of fine-scale spatial variation of soil nitrogen on the performance of the sexes of *Poa ligularis* in patchy ecosystems of northern Patagonia. *Int. J. Plant Sci.* 163: 419-425.
- BERTILLER, M. B., C. L. SAIN, A. J. BISIGATO, F. R. CORONATO, J. O. ARES & P. GRAFF. 2002b. Spatial sex segregation in the dioecious grass *Poa ligularis* in northern Patagonia: the role of environmental patchiness. *Biodivers. Conserv.* 11: 69-84.
- BERTILLER, M. B., A. L. CARRERA, A. J. BISIGATO, M. V. RODRIGUEZ, C. L. SAIN & F. FUNES. 2002c. Secuestro de carbono en ecosistemas del norte de la Patagonia. XVIII Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo. Puerto Madryn-Chubut. P.150.
- BISIGATO, A. J. & M. B. BERTILLER. 1997. Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *J. Arid Environ.* 36: 639-653.
- BISIGATO, A. J. & M. B. BERTILLER. 1999. Seedling emergence and survival in contrasting soil microsites in Patagonian Monte shrubland. *J. Veg. Sci.* 10: 335-342.
- BISIGATO, A. J. 2000. *Dinámica de la vegetación en áreas pastoreadas del extremo austral de la Provincia Fitogeográfica del Monte*. Tesis de doctorado, Universidad de Buenos Aires.
- BISIGATO, A. J., J. O. ARES & M. B. BERTILLER. 2002. Assessment of pristine vegetation structure in semiarid shrublands based on spatial explicit modeling. En prensa en *Phytocoenologia* 32: 581-594.
- BISIGATO, A. J. & M. B. BERTILLER. 2004. Temporal and micro-spatial patterning of seedling establishment. Consequences for patch dynamics in the southern Monte, Argentina *Plant Ecol.* 174 : 235-246.
- BOELCKE, O. 1957. Comunidades herbáceas del norte de la Patagonia y sus relaciones con la ganadería. *Revista de Investigaciones Agrícolas* 11: 5-98.
- BOUZA, P. & H. F. DEL VALLE. 1993. Micromorphological, physical, and chemical characteristics of soil crust types of the central Patagonia region, Argentina. *Arid Soil Res. Rehab.* 7: 355-368.
- CABRERA, A. L. 1976. *Regiones Fitogeográficas Argentinas*. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Tomo II, Fascículo1. Acme. 85pp.
- CARRERA, A. L., C. L. SAIN & M. B. BERTILLER. 2000. Patterns of nitrogen conservation in shrubs and grasses in the Patagonian Monte, Argentina. *Plant Soil* 224: 185-193.
- CARRERA, A. L., C. L. SAIN, M. B. BERTILLER & M. J. MAZZARINO. 2002. Efecto de la vegetación sobre la conservación y dinámica del N en suelos del Monte Patagónico. XVIII Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo. Puerto Madryn-Chubut. P. 51.

- CECCHI, G. A. 1986. *Inventario de la vegetacion*. Informe temático N°2. Proyecto de ordenamiento de los parques y reservas naturales del Distrito Federal. Entecap-Adm. Nac. de Parques Nacionales. Viedma. Río Negro.
- CECCHI, G. A. 1997. Efecto de la defoliación sobre la producción de forraje en plantas de *Stipa tenuis* con distinta historia de pastoreo. I° taller argentino chileno de experiencias de pastoreo. Bariloche-Osorno 11 al 13 de Noviembre de 1997.
- CORONATO, F. R. & M. B. BERTILLER. 1997. Climatic controls of soil moisture in an arid steppe of northern Patagonia (Argentina). *Arid Soil Res. Rehab.* 11: 277-288.
- CORREA, M. N. 1969-1999. Flora patagónica. Colección Científica I.N.T.A., Buenos Aires.
- DEL VALLE, H., J. C. LABRAGA & J. GOERGEN. 1995. Biozonas de la Región Patagónica. In: H.F. del Valle, G. Eiden, H. Menshing, & J. Goergen. Evaluación del estado actual de la desertificación en áreas representativas de la Patagonia: Informe final de la fase I. Inta-GTZ. pp 37-55. Río gallegos, Puerto Madryn, Trelew, Bariloche.
- DEL VALLE, H., N. O. ELISSALDE, D. A. GAGLIARDINI & J. MILOVICH. 1998. Status of desertification in the Patagonian Region: assessment and mapping from satellite imagery. *Arid Soil Res. Rehab.* 12: 95-122.
- DEL VALLE, H. F. & R. A. ROSELL. 1999. Lignin signature in soils of shrub patches in northeastern Patagonia. *Arid Soil Res. Rehab.* 13: 239-252.
- DEL VALLE, H. F., R. A. ROSELL & P. J. BOUZA. 1999. Formation, distribution, and physicochemical properties of plant litter in shrub patches of northeastern Patagonia. *Arid Soil Res. Rehab.* 13: 105-122.
- DEL VALLE, H. F. & R. A. ROSELL. 2000. Mineral composition of perennial vegetation of shrub patches in northeastern Patagonia. *Arid Soil Res. Rehab.* 14: 15-25.
- DI GIUNI, L. 1985. *Respuesta de las gramíneas del monte a la defoliación*. Informe anual seccion forrajeras Est. Exp. IDEVI - Viedma - Río Negro pp12-19.
- FIGUEIRAS, H. L. 1982 Study of vesicular structure in arid soils (North patagonia - Argentina) Thesis - State Univ. of Ghent - Belgium.
- GARNER, W. & Y. STEINBERGER. 1989. A proposed mechanism for the formation of "Fertile Islands" in the desert ecosystem. *J. Arid Environ.* 16: 257-262.
- KAUTH, R. J. & G. S. THOMAS. 1976. The Tasseled Cap. A graphic description of the spectral-temporal development of agricultural crops as seen by Landsat. In Proc. Symp. On Machine Processing of Remotely Sensed Data, Purdue, pp. 41-51.
- KROPFL, A. I. 1987. Efecto de diversos disturbios sobre un pastizal del Monte del este rionegrino. 13° Reunión Argentina de Ecología. Bahía Blanca 5 al 9 de Abril de 1987
- LEÓN, J. J. C., D. BRAN, M. COLLANTES, J. M. PARUELO, & A. SORIANO. 1998. Grandes unidades de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8: 125-144.
- MAZZARINO, M. J., M. B. BERTILLER, C. L. SAIN, F. LAOS & F. CORONATO. 1996. Spatial patterns of nitrogen availability, mineralization and immobilization in northern Patagonia (Argentina). *Arid Soil Res. Rehab.* 10: 295-309.
- MAZZARINO, M. J., M. B. BERTILLER, T. SCHLICHTER & M. GOBBI. 1998a. Nutrient cycling in Patagonian ecosystems. *Ecología Austral* 8: 167-182.
- MAZZARINO, M. J., M. B. BERTILLER, C. SAIN, P. SATTI & F. CORONATO. 1998b. Soil nitrogen dynamics in northeastern Patagonia steppe under different precipitation regimes. *Plant Soil* 202: 125-131.
- MAZZARINO, M. J. & M. B. BERTILLER. 1999. Soil N pools and processes as indicators of desertification in semi-arid woodlands and semi-arid to arid steppes of Argentina. *VIIth International Rangeland Congress Proceedings* Vol 1: 101-105.
- PARIZEK, B., C. M. ROSTAGNO & R. SOTTINI. 2002. Soil erosion as affected by shrub encroachment in north-eastern Patagonia. *J. Range Manage.* 55: 43-48.
- ROSTAGNO, C. M. & H. F. DEL VALLE. 1988. Mound associated with shrubs in aridic soils of northeastern Patagonia. Characteristics and probable genesis. *Catena* 15: 347-359.
- ROSTAGNO, C. M. 1989. Infiltration and sediment production as affected by soil surface condition in a shrubland of northeastern Patagonia, Argentina. *J. Range Manage.* 42: 382-385.
- ROSTAGNO, C. M., H. F. DEL VALLE & L. VIDELA. 1991 The influence of shrubs on some chemical and physical properties of an aridic soil in north-eastern Patagonia, Argentina. *J. Arid Environm.* 20: 179-188.
- SAIN, C. L., A. L. CARRERA, S. ELÍAS & M. B. BERTILLER. 2002. Efecto local de un arbusto y un pasto del Monte Patagónico sobre la disponibilidad potencial de N en el suelo. XVIII Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo. Puerto Madryn-Chubut. P. 65.
- SALA, O., W. LAUENROTH & W. PARTON. 1982. Long-term soil water dynamics in the shortgrass steppe. *Ecology* 73: 1175-1181.
- SORIANO, A. 1983. Deserts and semi-deserts of Patagonia. In: N. E. West (ed.), *Temperate deserts and semi-deserts of the world, Vol. 5 of Ecosystems of the World* (ed. in chief; D.W. Goodall), 440-454 pp. Elsevier Publ., Co.
- VARGAS, D. 2002. Influencia de la calidad del mantillo sobre la tasa de mineralización del N en el suelo del Monte Patagónico. Tesis de Licenciatura Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, 29pp.
- WESTOBY, M., B. WALKER & I. NOY-MEIR. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *J. Range Manage.* 42: 266-274.

Recibido el 26 de Setiembre de 2002, aceptado el 07 de Marzo de 2003.