



**UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR**

TESIS DE DOCTOR EN BIOLOGÍA

**FRAGMENTACIÓN DE PASTIZALES PSAMÓFILOS POR  
PLANTACIONES FORESTALES EN DUNAS COSTERAS DE  
LA PAMPA AUSTRAL**

Alejandra L. Yezzi

BAHÍA BLANCA

ARGENTINA

2019

## PREFACIO

Esta Tesis se presenta como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Doctor en Biología, de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el ámbito del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia durante el período comprendido entre el 9 de septiembre de 2014 y el 22 de febrero de 2019, bajo la dirección del Doctor Sergio M. Zalba.

Lic. Alejandra L. Yezzi



**UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR**

Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

La presente tesis ha sido aprobada el ...../...../..... , mereciendo la calificación de ..... (.....)

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a la Universidad Nacional del Sur y a su Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, por formarme como profesional de manera pública y gratuita.

En segundo lugar, agradecerles en particular a mis directores. Dicen que en la vida las cosas pasan por algo, y con esa frase resumo el modo en que me crucé en el camino con Ana Julia Nebbia, mi Co-Directora. Su nombre no aparece en el prefacio, sin embargo ella fue sumamente importante en el desarrollo de esta tesis. Ana, gracias por cada consejo y por la dedicación, gracias especialmente por la contención en la parte humana, por haber estado siempre ahí para Alejandra, sin la cual la bióloga no hubiera funcionado y llegado hasta esta instancia. El tercer integrante de este equipo se llama Sergio Zalba, mi Director, podría decir que es un reconocido especialista en su campo de investigación, pero prefiero definirlo resaltando su sencillez y su humildad. Sergio, gracias por recibirme en GEKKO (Grupo de Estudios en Conservación y Manejo), por brindarme la oportunidad de poder investigar en ese ambiente de dunas y pastizales psamófilos que es uno de mis lugares en el mundo, por guiarme durante estos años, y especialmente por estas últimas locas semanas. Fue un placer formar parte de este equipo, en el cual siempre primó la democracia, aunque después el resultado no fuera el imaginado.

Y si hablamos de equipo, también tengo que mencionar a mi equipo de campo, a la persona que no sólo fue mi compañero de muestreos sino que también es mi compañero de vida. Mariano, muchas gracias por cada larga caminata en las dunas y los bajos de Marisol, por ayudarme con la toma de datos soportando el viento, el frío del invierno, el calor del verano y hasta la proximidad de algún ofidio, por estar en los momentos lindos y también en los no tan lindos, simplemente gracias por todo y por tanto.

Siguiendo con el concepto de “equipo”, en la Universidad Nacional del Sur existe un grupo de trabajo que sería algo así como una isla, en la que predominan las interacciones positivas y donde cualquier individuo que llega es bien recibido. El labo es de esos lugares que te hace sentir como en casa, y eso es por las personas que viven ahí durante gran parte de cada día. Queridos procrastinados, compañeros de isla, gracias por todos los momentos compartidos,

por las risas y las palabras de aliento, por los consejos y los conocimientos, es un placer formar parte de este lindo y loco equipo.

Agradecerle a otro numeroso grupo de personas que son fundamentales para mí: mi familia y toda mi gente, esas personas con las que sé que cuento siempre, estando lejos o cerca. Gracias a todos y a cada uno de ustedes por ser parte de mi vida.

Equipo o grupo son palabras que aparecen varias veces en los agradecimientos anteriores, y es lógico, porque si llegué hasta acá fue precisamente porque no estuve sola, ¡muchas gracias a todos por acompañarme en este camino!

Finalmente, quiero hacer un agradecimiento especial a los jurados, Dr. Gabriel Bernardello, Dr. Juan José Cantero y Dra. Ana Elena de Villalobos, por sus aportes y por la predisposición para leer la tesis en tiempo récord.

Y agradecerles también a los señores Alberto López Gaffney, Rubén De la Iglesia y Oscar Bustos por permitirme realizar este estudio en sus establecimientos, y a la señora Mirta Payes, responsable de OIT INTA Coronel Dorrego, por su aporte con los datos de precipitación.

## RESUMEN

La fragmentación de ambientes naturales es uno de los factores responsables de la pérdida de biodiversidad. El tamaño de los fragmentos, su aislamiento, el efecto borde y la sinergia con otros disturbios extrínsecos son aspectos de la fragmentación importantes para la conservación, si bien este último ha sido comparativamente menos estudiado. La mayoría de los estudios están enfocados en las comunidades y centrados en cambios sobre la riqueza de especies, una comprensión más completa de la fragmentación y de sus efectos requiere cubrir simultáneamente distintos niveles de organización biológica y ampliar el análisis a los cambios en la composición de especies, sus causas y consecuencias. Esta tesis representa una contribución original dirigida al estudio de la fragmentación a partir del análisis de los niveles individual, poblacional y comunitario, con el objetivo de determinar el modo más efectivo de evaluar sus efectos sobre la biodiversidad y su interacción con otros factores de alteración ambiental. Se realizó en pastizales psamófilos de la Pampa Austral fragmentados por una plantación de *Pinus pinaster*, en un sector de dunas costeras de alto valor de conservación, en el Partido de Coronel Dorrego (Buenos Aires). Los objetivos específicos fueron: evaluar los efectos de la fragmentación sobre la comunidad vegetal e identificar parámetros que pongan en evidencia sus impactos, comparar la recuperación de pastizales continuos y fragmentados luego de un incendio, y analizar el efecto de la fragmentación sobre el crecimiento y la reproducción de dos plantas nativas: *Senecio pampeanus* y *Margyricarpus pinnatus*. Se seleccionaron quince fragmentos de pastizal correspondientes a cinco categorías de tamaño entre 0,05 y 2,5 ha, y se compararon con controles de superficie equivalente en áreas cercanas de pastizal continuo. Los fragmentos menores presentaron mayor riqueza de exóticas y menor riqueza de nativas respecto al pastizal continuo, mientras plantas exóticas y nativas asociadas a disturbios predominaron en los fragmentos, gramíneas y otras nativas típicas del pastizal pampeano lo hicieron en los controles. El pastizal continuo mostró una coincidencia marcada en las especies dominantes antes del fuego y quince meses después, como evidencia de una resiliencia que resultó mucho menos obvia en el fragmentado. En ese punto de la sucesión, las diferencias en la composición específica entre fragmentos y controles, que antes del fuego se limitaban a las áreas pequeñas, se reflejaron en todo el rango de tamaños. Las plantas estudiadas respondieron de diferente manera a la

fragmentación, posiblemente en relación con sus estrategias reproductivas. Mientras en *Senecio pampeanus* resultó afectada la producción de frutos y semillas, en *Margyricarpus pinnatus* se redujo el establecimiento de plántulas producidas a partir de individuos creciendo en fragmentos pequeños. Evaluar simultáneamente los efectos de la fragmentación sobre distintos niveles de organización biológica permite comprender cuáles son los procesos afectados y las causas subyacentes. Esta información resulta importante para la conservación y manejo de la biodiversidad, en un contexto actual en el cual su pérdida por actividades humanas está alcanzado niveles sin precedentes en la historia.

## ABSTRACT

The fragmentation of natural environments is one of the causes of biodiversity loss. The size of the fragments, their isolation, the edge effect and the synergy with other extrinsic disturbances are among the main components of the fragmentation process with relevance for conservation, although the latter has been comparatively less studied. Most studies are focused on communities and on changes in species richness, while a more complete understanding of fragmentation and its effects require simultaneously covering different levels of biological organization and extend the analysis to changes in species composition, its causes and consequences. This thesis represents an original contribution aimed at the study of fragmentation effects on the individual, population and community levels, assessing the most effective way to evaluate its effects on biodiversity and its interaction with other factors of environmental alteration. The study was carried out in an area of the Pampa Austral grasslands fragmented by a *Pinus pinaster* plantation, in a sector of coastal dunes of high conservation value, in the Coronel Dorrego (Buenos Aires). The specific objectives were to evaluate the effects of fragmentation on the plant community and identify parameters that better reflect its impacts, to compare the recovery of continuous and fragmented grasslands after a fire, and to analyze the effect of fragmentation on growth and reproduction of two native plants: *Senecio pampeanus* and *Margyricarpus pinnatus*. Fifteen grassland fragments corresponding to five size categories between 0.05 and 2.5 ha were selected and compared with controls of equivalent areas in nearby continuous grassland. The smaller fragments presented greater exotic species richness and less native species richness than the continuous grasslands, with fragments vegetation mostly composed of exotic species and natives associated with disturbances, while native grasses and other species typical of the grassland dominated the controls. Continuous grassland were characterized by the same set of dominant species before the fire and fifteen months later, as evidence of resilience that was much less obvious in the fragmented. At that point of the succession, differences in species composition between fragments and controls, which were limited to small areas before the fire, were noticeable throughout the range of fragment sizes. The plants studied responded differently to the fragmentation, possibly in relation to their reproductive strategies. While in *Senecio pampeanus* the production of fruits and seeds was affected, in *Margyricarpus pinnatus* the establishment of seedlings produced from

individuals growing in small fragments was reduced. Simultaneously assessing the effects of fragmentation on different levels of biological organization allows us to understand which processes are affected and the underlying causes. This information is important for the conservation and management of biodiversity, in a current context in which its loss from human activities has reached unprecedented levels in history.

# INDICE

<b>INTRODUCCIÓN GENERAL.....</b>	<b>1</b>
<b>ÁREA DE ESTUDIO.....</b>	<b>5</b>
<b>CAPITULO 1. EFECTOS DE LA FRAGMENTACIÓN SOBRE COMUNIDADES DE PASTIZAL PSAMÓFILO.....</b>	<b>11</b>
<b>Introducción.....</b>	<b>11</b>
<b>Materiales y Métodos.....</b>	<b>13</b>
Diseño del estudio y muestreo de campo.....	13
Análisis de datos.....	15
Riqueza.....	16
Diversidad.....	16
Composición.....	16
<b>Resultados.....</b>	<b>17</b>
Riqueza.....	17
Diversidad.....	19
Composición.....	20
<b>Discusión.....</b>	<b>23</b>
<b>CAPÍTULO 2. EFECTOS DE LA FRAGMENTACIÓN SOBRE LA RESILIENCIA Y LA TRAYECTORIA SUCESIONAL DE PASTIZALES AFECTADOS POR EL FUEGO.....</b>	<b>27</b>
<b>Introducción.....</b>	<b>27</b>
<b>Materiales y Métodos.....</b>	<b>29</b>
Diseño del estudio y muestreo de campo.....	29
Análisis de datos.....	30
<b>Resultados.....</b>	<b>31</b>

<b>Discusión.....</b>	<b>41</b>
<b>CAPÍTULO 3. EFECTOS DE LA FRAGMENTACIÓN SOBRE EL CRECIMIENTO Y LA REPRODUCCIÓN DE DOS ESPECIES DE PASTIZAL PSAMÓFILO.....</b>	<b>44</b>
<b>Introducción.....</b>	<b>44</b>
<b>Materiales y Métodos.....</b>	<b>46</b>
Descripción de las especies.....	46
<i>Senecio pampeanus</i> Cabrera.....	46
<i>Margyricarpus pinnatus</i> (Lam.) Kuntze.....	47
Diseño del estudio y muestreo de campo.....	48
Ensayos de laboratorio.....	51
Germinación de semillas en condiciones controladas.....	51
Establecimiento de plántulas y crecimiento de individuos jóvenes de <i>Margyricarpus pinnatus</i> en condiciones seminaturales.....	52
Análisis de datos.....	53
<i>Senecio pampeanus</i> .....	53
<i>Margyricarpus pinnatus</i> .....	54
<b>Resultados.....</b>	<b>54</b>
<i>Senecio pampeanus</i> .....	54
<i>Margyricarpus pinnatus</i> .....	57
<b>Discusión.....</b>	<b>60</b>
<b>CONCLUSIONES GENERALES.....</b>	<b>65</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>67</b>
<b>APÉNDICE.....</b>	<b>82</b>

## INTRODUCCIÓN GENERAL

La fragmentación de ambientes naturales es uno de los principales procesos responsables de la crisis global de pérdida de biodiversidad y de la degradación de los ecosistemas en todo el mundo (Primack *et al.*, 2001; García, 2011; Haddad *et al.*, 2015; Wilson *et al.*, 2016) y consiste en la división de una superficie continua de hábitat natural en dos o más fragmentos aislados unos de otros por una matriz de paisaje modificado o degradado. Este proceso implica, además, la generación de bordes a través de los cuales la matriz ejerce una serie de efectos, generalmente negativos, sobre los remanentes (Saunders *et al.*, 1991). La reducción de la cantidad de hábitat original, la forma y el aislamiento de los remanentes generados, el efecto borde y la estructura de la matriz de paisaje circundante (Lord y Norton, 1990; Didham, 2010) alteran la performance individual de las plantas, afectando su crecimiento y capacidad reproductiva (Aguilar *et al.*, 2006; Aizen y Feinsinger, 1994), provocan reducciones en la riqueza de especies y en el tamaño de las poblaciones, pérdida de diversidad genética y cambios en el microclima y en la estructura del paisaje (Primack *et al.*, 2001). El pequeño tamaño de los fragmentos, el aislamiento, el efecto borde y el incremento de la vulnerabilidad a disturbios extrínsecos se han postulado como aspectos de la fragmentación que resultan claves para la conservación (Lord y Norton, 1990). Las consecuencias del aumento de la vulnerabilidad frente a otros disturbios han sido menos estudiadas y reconocidas que otros efectos (Pickett y Thompson, 1978; Norton, 1989), sin embargo la ecología de los fragmentos de hábitat a menudo se ve afectada por perturbaciones externas de origen antrópico que amplifican los impactos de la propia fragmentación (Ewers y Didham, 2006; García, 2011).

Al tratarse de un proceso que actúa como motor de pérdida global de biodiversidad, la fragmentación ha recibido una fuerte atención por parte de la comunidad científica durante décadas (García, 2011). En su definición más simple la fragmentación es la interrupción de la continuidad, en este marco, y según Lord y Norton (1990), el concepto clásico de división de un área intacta y continua en varias unidades más pequeñas representaría un tipo extremo de fragmentación (fragmentación geográfica o de grano grueso). Mientras que, en el otro extremo, la fragmentación ocurre a nivel de la fisonomía de las plantas dominantes y los “fragmentos” pueden ser simplemente plantas individuales o pequeños grupos de plantas

creciendo en una matriz generada por la invasión de especies exóticas (fragmentación estructural o de grano fino). Por otra parte, Fahrig (2003) considera a la fragmentación independiente de la pérdida de hábitat, y la define a escala de paisaje como un patrón de disposición espacial del hábitat remanente (Fahrig, 2003). Este concepto ha sido tan ampliamente adoptado que se ha convertido en un paradigma arraigado en estudios de fragmentación (Didham *et al.*, 2012). Otros autores enfatizan la dependencia de los cambios respecto de la cantidad de hábitat remanente y de la disposición de los fragmentos generados, definiendo a la fragmentación como un proceso por el cual la pérdida de hábitat resulta en la división de un ambiente natural continuo en dos o más fragmentos de menor tamaño, aislados unos de otros por una matriz de hábitat modificado (Ewers y Didham, 2006; Didham, 2010).

El concepto de fragmentación se moldeó en torno a la teoría de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (1967), y en su forma más estricta considera a los fragmentos como islas en medio de una matriz de hábitat degradado (Primack *et al.*, 2001), partiendo de dos premisas básicas: 1) la existencia de un continente o fuente de colonizadores y 2) la consideración de la matriz como un hábitat uniformemente hostil que no ofrece ningún recurso a las especies aisladas en los fragmentos. A igualdad de otras condiciones (calidad de hábitat, capacidad dispersiva de las especies, etc.), el número de especies de un fragmento estará determinado por su tamaño y por su distancia al continente (Santos y Tellería, 2006). Esta idea, sin embargo, no incorpora las influencias externas ni la dinámica interna de los fragmentos, y es neutral respecto de las identidades de las especies y de sus rasgos funcionales, por lo cual asume que todas las especies responderán de la misma manera a la estructura del paisaje. Lo más razonable es esperar que la interdependencia de las respuestas de las especies sea la norma más que la excepción (Didham *et al.*, 2012). Lortie y colaboradores (2004) proponen que las comunidades naturales de plantas pueden ser desde altamente individualistas a altamente interdependientes, dependiendo del sinergismo entre los procesos estocásticos, la tolerancia de las especies al conjunto de condiciones abióticas locales, y las interacciones positivas y negativas dentro y entre niveles tróficos, y sugieren que en los estudios ecológicos de vegetación la interdependencia en la respuesta de las especies sería la mejor manera de explicar y/o predecir las respuestas de las comunidades a la estructura del paisaje.

La mayoría de los estudios de fragmentación están enfocados en las comunidades y centrados en cambios sobre la riqueza y diversidad de especies (Debinski y Holt, 2000; Fahrig, 2003). Sin embargo, diferentes autores consideran que una comprensión más completa del fenómeno de fragmentación y de sus consecuencias requiere ampliar el análisis a los cambios en la composición de especies (Saunders *et al.*, 1991; De la Vega y Grez, 2008). Por otra parte, distintos autores sugieren que los efectos de este proceso de degradación del hábitat dependen del nivel biológico evaluado, desde los genotipos dentro de las especies, a las comunidades ecológicas, pasando por los individuos y las poblaciones (Simberloff, 1988; Bowers y Dooley, 1999; Ewers y Didham, 2006; Lindenmayer y Fischer, 2006; García, 2011). Por ello consideran importante realizar estudios integradores que cubran simultáneamente distintos niveles biológicos. En cuanto a la representación de los sistemas ecológicos en estudios de fragmentación, los bosques templados y tropicales son los ecosistemas más evaluados, mientras que otros ambientes como las estepas y pastizales han sido especialmente poco estudiados (McGarigla y Cushman, 2002). Así, la mayoría de los estudios se han centrado en la transformación de grandes áreas ocupadas por bosques naturales en pasturas y cultivos (Thiollay, 1988; Benitez, 1998; Barnes *et al.*, 2014; entre otros), mientras que mucho menos se sabe acerca del cambio opuesto, es decir, del establecimiento de plantaciones forestales en áreas de pastizales naturales (Jobbágy *et al.*, 2006).

La forestación con especies exóticas sobre pastizales pampeanos es una actividad que ha avanzado durante las últimas tres décadas (Bilenca *et al.*, 2009), produce impactos negativos directos sobre las dunas costeras y su vegetación característica al fragmentar y reducir la extensión del ecosistema, limitando la vegetación original a áreas relictuales (Campo *et al.*, 1999), sin embargo, y a pesar de su interés tanto teórico como aplicado desde el punto de vista de la conservación, sus consecuencias sobre la vegetación nativa no se han estudiado en detalle (Montserrat y Celsi, 2009). Estudiar los efectos de la fragmentación sobre la biodiversidad resulta fundamental para tomar decisiones de manejo orientadas a reducir, mitigar o compensar el impacto de este proceso (Haddad *et al.*, 2015). El objetivo general de esta tesis es evaluar los efectos de la fragmentación sobre distintos componentes de la biodiversidad para determinar el modo más efectivo de abordar el estudio de este proceso de degradación del hábitat. Para ello se identificarán los parámetros que pongan en

evidencia sus impactos con mayor claridad, se estudiarán sus consecuencias sobre distintos niveles biológicos, y se analizará la influencia de otros disturbios ambientales sobre sus efectos.

## ÁREA DE ESTUDIO

Las dunas costeras del extremo sur de la Pampa Austral (Cabrera, 1971) se ubican en el sudoeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina, en una franja del litoral atlántico que se extiende, aproximadamente, entre 38° 55' 46" S – 60° 30'32" O y 39° 00' 12" S – 61° 33' 12" O. La franja costera varía entre dos y siete kilómetros de ancho, incluyendo las playas, médanos vivos, médanos cubiertos de pastizales psamófilos, y depresiones intermedanas ocupadas por pequeñas lagunas y pastizales húmedos y halófilos (Figura 1). El clima es templado, influenciado por la cercanía al mar (Campo de Ferreras *et al.*, 2004). Se destacan especies endémicas de Argentina como *Neosparton ephedroides*, *Noticastrum sericeum* y *Senecio bergii*, entre la flora, y el tuco-tuco de las dunas (*Ctenomys australis*) y la lagartija de las dunas (*Liolaemus multimaculatus*) entre la fauna. Además el área se superpone, en parte, con la zona de invernada del amenazado cauquén colorado (*Chloephaga rubidiceps*) (Kittlein *et al.*, 2004). Se trata de un tramo costero que presenta un destacado estado de conservación, la intervención humana ha sido allí mucho menos intensa que en otros puntos de la costa bonaerense, y la densidad de centros urbanos es aún baja, razón por la cual entre las localidades balnearias se conservan amplios sectores donde la estructura del paisaje mantiene una fisonomía natural (Celsi *et al.*, 2010).

El área estudiada corresponde a la costa del Partido de Coronel Dorrego, posee extensas superficies de pastizales naturales y alberga una alta biodiversidad que se manifiesta en diferentes niveles: uno de ellos es la diversidad de hábitats naturales, representados por el sistema de dunas activas, fijas y semifijas, bajos interdunales, el estuario del río Quequén Salado, lagunas temporarias, y la desembocadura del arroyo Los Gauchos, un humedal de alto valor biológico (Celsi y Monserrat, 2007; Celsi *et al.*, 2010), el otro está representado por una alta riqueza específica, incluyendo un elevado número de especies de aves, entre ellas playeras migratorias, la presencia de especies de flora y fauna endémicas de las dunas, y una alta diversidad florística, pudiendo identificarse más de cien especies de plantas nativas (Celsi *et al.*, 2010).

Cada ambiente está definido por determinadas comunidades vegetales con sus especies animales asociadas:

La playa distal recibe los efectos directos de sudestadas, tormentas y mareas extraordinarias, y soporta en forma periódica el ingreso del mar y los consecuentes efectos del oleaje y las inundaciones temporarias con agua salada. La vegetación se presenta en forma de matas aisladas conformando estepas herbáceas de bajas cobertura y riqueza específica donde dominan especies como la espartina (*Sporobolus coarctatus*), el junquillo (*Sporobolus rigens*) y *Calycera crassifolia* (Celsi y Monserrat, 2008; Celsi *et al.*, 2010). En cuanto a la fauna, en la playa se encuentran aves residentes como el ostrero (*Haematopus palliatus*), la gaviota cocinera (*Larus dominicanus*) y la capucho café (*Chroicocephalus maculipennis*), además de un importante número de aves playeras migratorias que llegan provenientes del hemisferio norte, tales como el gaviotín golondrina (*Sterna hirundo*), el playerito rabadilla blanca (*Calidris fuscicollis*) o el playero rojizo (*Calidris canutus*). También alcanzan esta costa especies patagónicas como el chorlito doble collar (*Charadrius falklandicus*), el gaviotín real (*Sterna máxima*) y los cauquenes (*Chloephaga sp.*) (Celsi *et al.*, 2010).

En el campo de dunas se reconocen dunas activas y dunas fijas o semifijas. Las dunas activas, o móviles son geofomas altamente dinámicas, modeladas por la acción eólica que produce en ellas profundas modificaciones en cortos períodos de tiempo (Celsi *et al.*, 2010). Se distinguen como sitios con escasa cobertura vegetal y baja riqueza de especies, cuya vegetación característica adopta la fisonomía de una estepa mixta, compuesta por hierbas y arbustos (Celsi y Monserrat, 2008). El estrato arbustivo está representado por el olivillo (*Hyalis argentea*), el viejito de las dunas (*Senecio bergii*) y el romero amarillo (*Senecio subulatus*), mientras que entre las herbáceas es característica la presencia del tupe (*Panicum urvilleanum*), el don Diego de noche (*Oenothera mollissima*) y el paragüitas (*Hydrocotyle bonariensis*), además de hallarse la flor de tierra (*Prosopanche bonacinae*), una planta parásita (Celsi y Monserrat, 2008; Celsi *et al.*, 2010). Entre estas especies cobra importancia *Senecio bergii* por tratarse de una planta endémica de las dunas del sur de Buenos Aires, Río Negro y Chubut, y por ser considerada vulnerable como consecuencia de la fragmentación que está sufriendo su hábitat acotado (Delucchi, 2006). Entre la fauna que habita las dunas activas se encuentran dos especies endémicas de la región: el tuco-tuco (*Ctenomys australis*) y la lagartija de las dunas (*Liolaemus multimaculatus*) (Celsi *et al.*, 2010).

Las dunas semifijas y fijas o inmóviles se caracterizan, en cambio, por un mayor desarrollo de la vegetación. Esto se ve reflejado en la alta riqueza de especies, tanto leñosas como herbáceas. Estos campos predominan en extensión hacia el continente y la vegetación presenta una fisonomía de pastizales y arbustales psamófilos de alta cobertura (Celsi y Monserrat, 2008; Celsi *et al.*, 2010). El estrato arbustivo adquiere mayor representatividad, caracterizado por arbustos espinosos y de crecimiento denso e intrincado como la brusquilla (*Discaria americana*) y el molle (*Schinus johnstonii*), también es común encontrar arbustos más bajos, como la marcela (*Achyrocline satureioides*), la yerba de la perdiz (*Margyricarpus pinnatus*), *Senecio pampeanus* o *Tessaria absinthioides*. El estrato herbáceo es altamente diverso, caracterizado por distintas gramíneas como el pasto escoba (*Schizachyrium plumigerum*), *Imperata brasiliensis*, *Poa lanuginosa*, y *Aristida spagazzinii*, acompañadas por otras numerosas herbáceas como la vara de oro (*Solidago chilensis*), la altamisa (*Ambrosia tenuifolia*), el cabello de ángel (*Clematis montevidensis*), que es una de las pocas enredaderas de las dunas, el llantén peludo (*Plantago patagonica*), *Phyla nodiflora*, *Senecio filaginoides*, entre muchas otras (Celsi y Monserrat, 2008; Celsi *et al.*, 2010). Respecto a la fauna, muchos de los animales presentes son ejemplos típicos de la fauna pampeana, como el zorro gris o pampeano (*Lycalopex gymnocercus*), el puma (*Felis concolor*), el zorrino (*Conepatus chinga*), armadillos como el piche (*Zaedyus pichiy*) y el peludo (*Chaetophractus villosus*), ñandúes (*Rhea americana*), perdices como la martineta (*Eudromia elegans*), el carancho (*Caracara plancus*), pechos amarillos (*Pseudoleistes virescens*) y la loica común (*Sturnella loyca*), entre otras (Celsi *et al.*, 2010).

En estos campos de dunas se distinguen también bajos, depresiones o valles que se forman entre una duna y otra. Por afloramiento de agua subterránea o por acumulación de agua de lluvia la disponibilidad de agua dulce es allí mayor y se ve favorecida la acumulación de materia orgánica. Además, en estos ambientes el mismo entorno de las dunas circundantes ofrece cierto reparo frente a los vientos (Celsi y Monserrat, 2008; Celsi *et al.*, 2010). Por las características que presentan, los bajos resultan ser ambientes de alta riqueza florística, mayormente vegetados por densas comunidades herbáceas de carácter higrófilo, predominan los juncales de junco espinoso (*Juncus acutus*), que forman un estrato dominante y cerrado, en general acompañado por la cortadera o cola de zorro (*Cortaderia selloana*), *Baccharis juncea*, *Schoenoplectus americanus*, *Hydrocotyle bonariensis* y otras

numerosas herbáceas. También pueden hallarse bajos cubiertos por densos pajonales de totora (*Typha subulata*) o de *Schoenoplectus californicus* (Celsi y Monserrat, 2008; Celsi *et al.*, 2010). La fauna que puede encontrarse en los bajos está representada por la ranita del zarzal (*Hypsiboas pulchellus*), la culebra verde y negra (*Erythrolamprus poecilogyrus*) y la culebra verde (*Philodryas aestiva*). Dentro del grupo de las aves pueden observarse verdones (*Embernagra platensis*) y el pico de plata (*Hymenops perspicillatus*), entre otros (Celsi *et al.*, 2010).

El nivel de modificación antrópica en el área es muy bajo (Monserrat y Celsi, 2009), pudiéndose mencionar la actividad forestal y el uso agropecuario asociado a la presencia de ganado vacuno en algunos sectores. La superficie forestada se concentra principalmente dentro y en los alrededores de los límites urbanos, y se trata de plantaciones puntuales y aisladas (Celsi y Monserrat, 2006). Las masas forestales principales corresponden a plantaciones de pino marítimo (*Pinus pinaster*), una especie con comportamiento invasor en Argentina y Uruguay (Picasso y Rodríguez, 2008; Brugnoli *et al.*, 2009; Cuevas y Zalba, 2009). Esta tesis se enfoca en el análisis de una plantación que cubre una superficie total aproximada de 30 ha y rodea un conjunto de remanentes de pastizal natural de distinta superficie creciendo sobre ambientes de dunas fijas-semifijas y bajos. El 6 de enero de 2014 esta plantación fue afectada en toda su extensión por un incendio cuyos efectos forman parte de los análisis de este estudio.

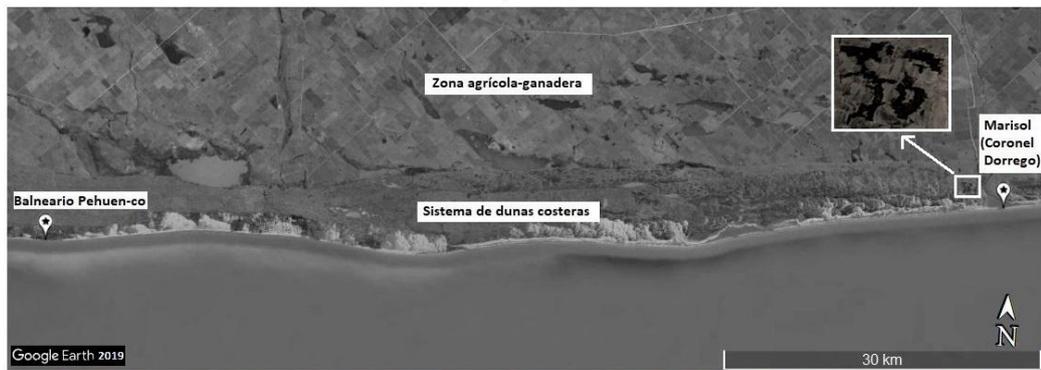
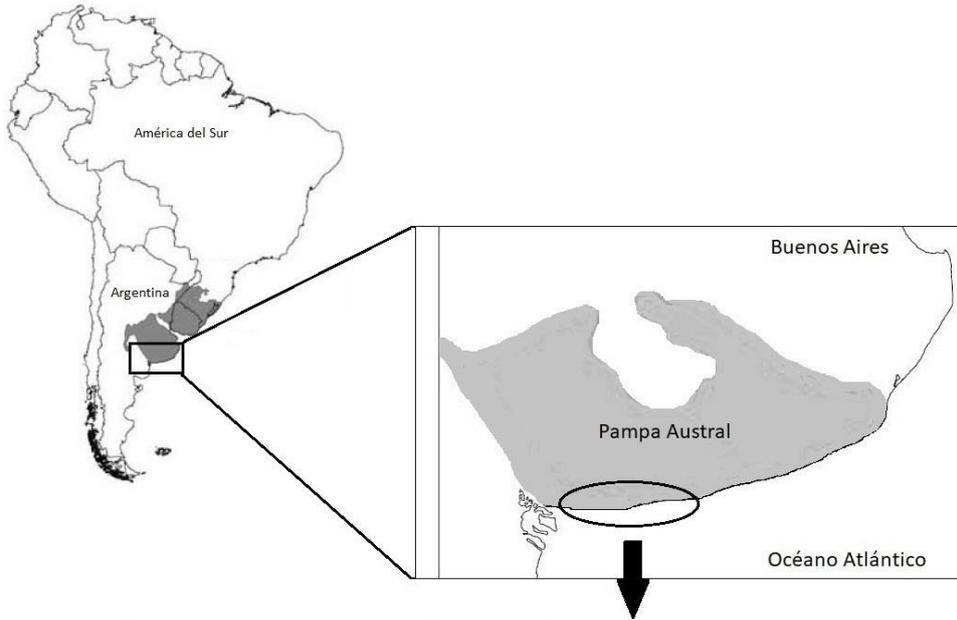


Figura 1. Ubicación del ecosistema de dunas costeras del extremo sur de la Pampa Austral, en el sudoeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Se indica la forestación de *Pinus pinaster* con un recuadro blanco en un sector de dunas fijas y se muestran los distintos tipos de ambientes del sistema de dunas costeras: playa distal (a), duna activa (b), duna fija-semifija (c) y bajo interdunal con laguna temporaria (d).

## **CAPITULO 1.**

# **EFFECTOS DE LA FRAGMENTACIÓN SOBRE COMUNIDADES DE PASTIZAL PSAMÓFILO**

## **Introducción**

La fragmentación afecta los ambientes naturales a través de la reducción en la superficie de hábitat remanente, el aislamiento de los fragmentos generados y la influencia de la matriz desde los bordes resultantes (Lord y Norton, 1990; Saunders *et al.*, 1991). Estos cambios se traducen en alteraciones en la abundancia y riqueza de las especies, reducción del tamaño de las poblaciones, pérdida de diversidad genética y modificaciones en la estructura del paisaje, entre otros efectos (Saunders *et al.*, 1991; Haddad *et al.*, 2015; Wilson *et al.*, 2016). Numerosos estudios han cuantificado estos impactos, aunque la mayoría se concentraron en ambientes de bosque templado y tropical (Thiollay, 1988; Benitez, 1998; Barnes *et al.*, 2014; entre otros), mientras que mucho menos se sabe acerca de los efectos de la fragmentación sobre otros ecosistemas, como las estepas y los pastizales. Los pastizales se reconocen como el bioma terrestre donde la biodiversidad y los servicios ecosistémicos están en mayor riesgo a escala mundial, debido a la gran disparidad entre la tasa de pérdida de hábitat y el grado de protección efectiva (Hoekstra *et al.*, 2005; Suttie *et al.*, 2005). Los pastizales del sureste de América del Sur, en particular, han experimentado un proceso de transformación y fragmentación debido al avance de diversas formas de intervención antrópica (Bilenca y Miñarro, 2004; Azpiroz *et al.*, 2012). La sustitución de pastizales naturales por plantaciones forestales se destaca entre ellas (Guadagnin *et al.*, 2009; Simberloff *et al.*, 2010; Fonseca *et al.*, 2013). Esta expansión ha estado incentivada por la posibilidad de lograr altos rendimientos de biomasa en tierras de pastizal y por las perspectivas del inminente comercio de bonos de carbono (Jobbágy *et al.*, 2006). La transición entre sistemas dominados por pastos hacia sistemas dominados por árboles suelen tener un gran impacto sobre el funcionamiento de los ecosistemas, como resultado del contraste entre estos dos grandes grupos de plantas en relación a la utilización de la energía, el agua y los nutrientes (Raffaele y Schlichter, 2000), y por ende sobre la provisión de ciertos bienes y servicios ecosistémicos, como el mantenimiento de la biodiversidad, el secuestro de carbono, la

conservación de los recursos genéticos y del suelo, y la regulación del ciclo hidrológico (Costanza *et al.*, 1997; Baldi *et al.*, 2006).

En Argentina, la región pampeana se encuentra entre los biomas con mayores niveles de degradación y es, a su vez, una de las que menor atención ha recibido desde el punto de vista conservacionista, contando con uno de los niveles más bajos de protección (Burkart, 2006). La superficie de pastizales en buen estado de conservación está restringida a ambientes donde la frontera agropecuaria no ha podido avanzar, como los afloramientos rocosos, los humedales y las dunas de la franja costera (Zalba y Villamil, 2002; Baldi *et al.*, 2006). Si bien existen menciones acerca de los efectos negativos causados por la fragmentación en ambientes de pastizal pampeano (Campo *et al.*, 1999; Bilenca y Miñarro, 2004), son pocos los estudios que cuantifiquen objetivamente los efectos de este proceso, entre ellos Cairo y Zalba (2007), Herrera y Laterra (2007), Nebbia y Zalba (2007) y Lara y Gandini (2011, 2014). Entre sus consecuencias se destaca, no sólo un aumento del riesgo de extinción de especies nativas, sino también el aumento de la vulnerabilidad a las invasiones por especies exóticas, lo que transforma a la fragmentación en un proceso potenciador de otras alteraciones antrópicas (With, 2004; Yates *et al.*, 2004).

La capacidad de los pastizales fragmentados para sostener la biodiversidad y los servicios ecosistémicos dependerá de la cantidad y calidad del hábitat en los remanentes, de su grado de conectividad, y de cómo se vean afectados por otras perturbaciones antrópicas, tales como el cambio climático o las especies invasoras (Wilson *et al.*, 2016). Tradicionalmente los estudios que se han desarrollado para evaluar los efectos de la fragmentación sobre la biodiversidad están centrados en sus impactos sobre la riqueza y diversidad de las especies presentes (Fahrig, 2003; Bieringer *et al.*, 2013; Krause *et al.*, 2015). Sin embargo, distintos autores sostienen que una comprensión más completa del fenómeno de fragmentación y de sus consecuencias requiere ampliar el análisis, ya que otras medidas de la estructura comunitaria, tales como la composición específica, la organización trófica y la abundancia relativa de los distintos grupos funcionales, podrán informar mejor sobre cómo la fragmentación afecta a las comunidades bióticas, incluso cuando la riqueza de especies *per se* no resulte alterada (Metzger, 2000; Halffter y Moreno, 2005; Schmidt y Roland, 2006; Haddad *et al.*, 2015; Wilson *et al.*, 2016).

Las dunas costeras de la provincia de Buenos Aires constituyen ambientes de gran valor, presentando una alta riqueza biológica y ambiental, y brindando importantes servicios ecosistémicos (Kittlein *et al.*, 2004; Celsi y Monserrat, 2006; Celsi *et al.*, 2010). Sin embargo, distintas actividades antrópicas fragmentan y modifican el ambiente natural (Dadon, 2002; Monserrat y Celsi, 2009), principalmente el establecimiento y expansión de núcleos urbanos y la forestación con especies exóticas (Bilenca y Miñarro, 2004; Guadagnin *et al.*, 2009; Azpiroz *et al.*, 2012).

En este capítulo y en los siguientes se tomará el tamaño del fragmento como un indicador de la intensidad de la fragmentación, y se abordará la problemática mediante la comparación de distintos aspectos de la biodiversidad en fragmentos de pastizal rodeados por una plantación forestal respecto de controles de superficie equivalente en un pastizal continuo. El objetivo de este capítulo es analizar los efectos de la fragmentación sobre la comunidad vegetal identificando qué parámetros de la estructura comunitaria ponen en evidencia los impactos de este proceso con mayor claridad. Se propone que, si bien la riqueza y la diversidad de especies vegetales mostrarán una relación directa con el área, tanto en fragmentos rodeados por pinos como en pastizales continuos, las dos variables resultarán mayores en el pastizal no fragmentado cuando se comparen superficies de igual tamaño. Se espera, además, que la proporción de especies exóticas y nativas oportunistas, resulte mayor en los fragmentos rodeados por la forestación.

## **Materiales y Métodos**

### **Diseño del estudio y muestreo de campo**

A partir de una imagen satelital del sitio tomada de *Google Earth* y fechada el 14 de diciembre de 2006 se identificaron remanentes de vegetación natural inmersos en el área forestada con pino marítimo y se midió la superficie y el perímetro de cada uno de ellos utilizando las herramientas de *Google Earth Pro*. Los fragmentos fueron individualizados y validados a campo en el mes de abril de 2011, confirmando que no se hubieran producido cambios en su superficie y forma desde la captura de la imagen satelital. Se seleccionaron tres fragmentos de pastizal en cada una de cinco categorías de tamaño: hasta 0,05 ha, de 0,05 a 0,1 ha, de 0,1 a 0,5 ha, de 0,5 a 1 ha y de 1 a 2,5 ha, totalizando quince unidades

muestrales. Los controles de pastizal continuo se ubicaron en áreas vecinas sin forestación. Utilizando rumbos y distancias seleccionadas de una tabla de números al azar se establecieron allí quince parcelas, tres para cada una de las categorías de tamaño definidas (Figura 2).

En las treinta unidades muestrales definidas se realizaron censos de vegetación siguiendo el método de *relevés* de Braun Blanquet (Mueller Dombois y Ellenberg, 1974) para estimar el porcentaje de cobertura por especie. Los ejemplares vegetales fueron identificados taxonómicamente a nivel de especie y/o género utilizando lupa binocular y distintas claves sistemáticas (Cabrera, 1963-1970; Dimitri, 1999; Anton *et al.*, 2012), y se clasificaron en especies nativas y exóticas. Para los nombres científicos de las especies se empleó el Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (Zuloaga *et al.*, 2019; ver Apéndice).

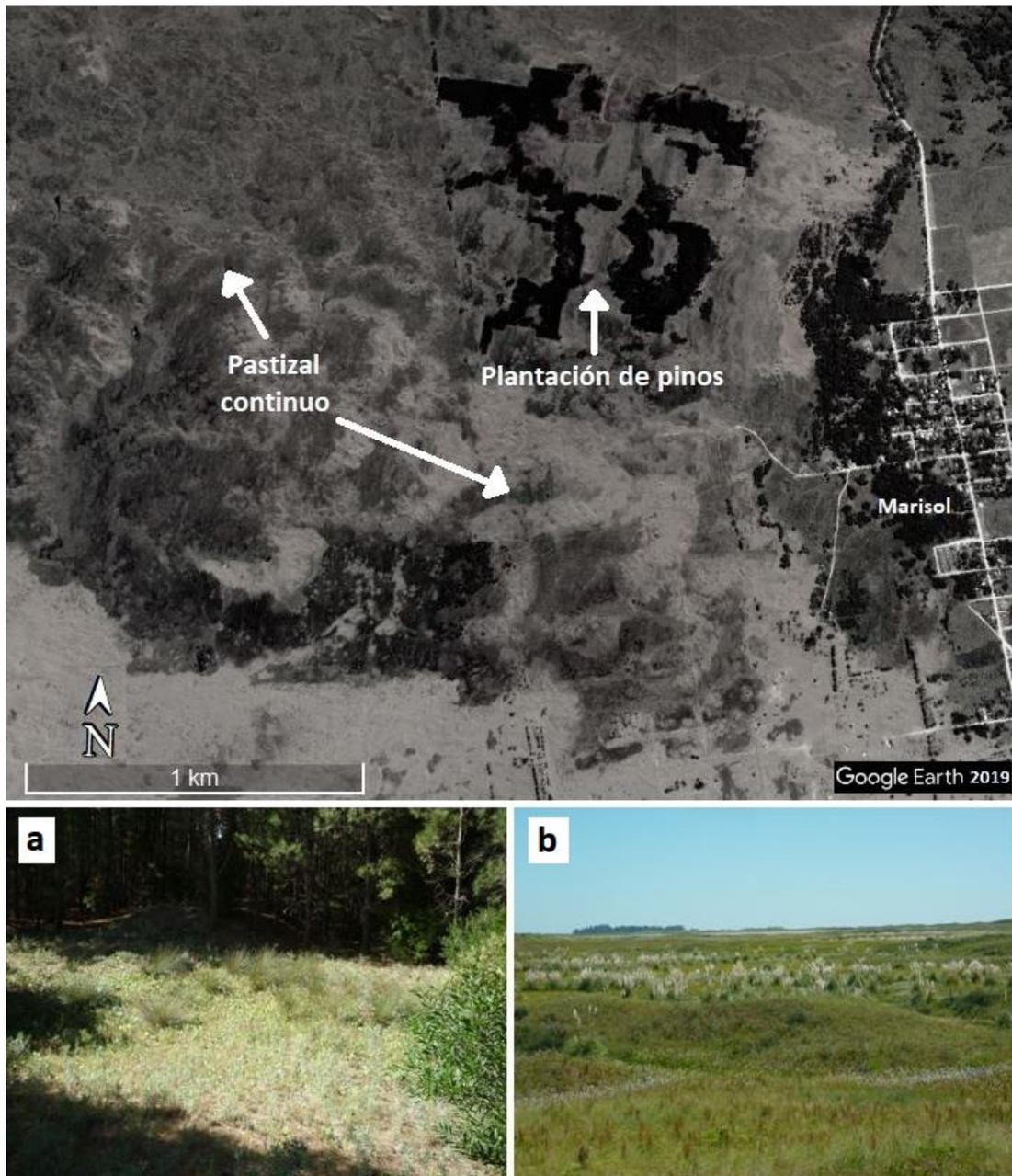


Figura 2. Ubicación de la forestación de *Pinus pinaster* en un sector de dunas fijas junto a la localidad de Marisol, en el Partido de Coronel Dorrego ( $38^{\circ}55' S$ ,  $60^{\circ}33' O$ ). Se muestra en detalle un fragmento de pastizal de 0,05 ha de superficie rodeado por la plantación forestal (a) y el área de pastizal continuo donde se ubicaron los controles (b).

### Análisis de datos

Se registraron la riqueza y la proporción de especies nativas y exóticas, y el índice de diversidad de Shannon (Begon *et al.*, 2006) para cada muestra, tanto en los fragmentos rodeados por forestación como en el ambiente continuo. Se evaluó la normalidad de los

datos y se verificó la homocedasticidad a partir del estudio de residuos y de gráficos de probabilidad normal, se realizaron transformaciones a los datos que no cumplían con los supuestos arriba mencionados.

### **Riqueza**

Se construyeron modelos lineales generalizados con una distribución de Poisson para analizar el posible efecto de la superficie de las unidades de estudio y del contexto (matriz forestal o pastizal continuo) sobre la riqueza de especies nativas y sobre la riqueza de especies exóticas. Los modelos generados se compararon a través de un *Likelihood Ratio Test* (LRT). La riqueza de especies nativas y exóticas entre fragmentos y áreas continuas, dentro de cada categoría de superficie, se compararon mediante test de ANOVA de una vía.

### **Diversidad**

Se construyeron modelos lineales para analizar el posible efecto de la superficie de las unidades de estudio y el contexto (matriz forestal o pastizal continuo) sobre la diversidad de especies. Los modelos generados se compararon a través de un ANCOVA. Se aplicaron transformaciones a las variables para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad (logaritmo decimal para área).

### **Composición**

Para determinar si existía algún tipo de agrupamiento de las muestras en función de su composición específica y si este agrupamiento estaba correlacionado con la superficie y/o con el contexto de las unidades muestrales, se realizó un ACP (Análisis de Componentes Principales) a partir de la matriz de covarianza de los datos de cobertura de las especies. Para mantener un balance apropiado entre el número de muestras y de variables (cobertura por especie) se excluyeron del análisis las plantas menos abundantes (aquellas presentes en menos de nueve muestras, 55.8% del total de las especies)

Todos los análisis y los gráficos se realizaron utilizando los paquetes estadísticos InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2008) y XLSTAT (versiones 5.7.2 y 2018.2.50198).

## Resultados

Se registró la presencia de un total de 68 especies pertenecientes a 20 familias. Cincuenta y cuatro de esas especies eran nativas y 14 exóticas. Las familias mejor representadas fueron Asteraceae (38%) y Poaceae (24%). Fragmentos de pastizal rodeados por la forestación y controles de pastizal continuo contaron con un número similar de especies totales (57 y 56, respectivamente), con 45 especies comunes. Los controles presentaron una mayor proporción total de especies nativas (84%) que los fragmentos (75%). La especie endémica *Baccharis divaricata* se registró con mayor frecuencia en los controles (40%) que en los fragmentos (13%). *Pinus pinaster*, especie constituyente de la matriz forestal, se registró con mayor frecuencia en los fragmentos (47%) que en los controles (7%), presentando baja cobertura promedio en ambos contextos (0,15 y 0,01%, respectivamente) (ver Apéndice).

## Riqueza

La superficie de las unidades muestrales resultó un buen predictor de la riqueza de especies nativas ( $\chi^2 = 15,82$ ,  $P = 0.0001$ ), y no se detectó una interacción significativa con el contexto ( $LRT = 0,01$ ,  $P = 0,9238$ ), por lo que se sugirió un único modelo para representar esta relación:  $S_{nativas} = 2,84 + 0,18 * \text{área}$  (Figura 3a). La superficie mostró también una correlación significativa con la riqueza de especies exóticas ( $\chi^2 = 13,31$ ,  $P = 0,0003$ ). En este caso la interacción con el tipo de ambiente resultó estadísticamente significativa ( $LRT = 5,94$ ,  $P = 0,0148$ ), definiéndose así un modelo para cada contexto ambiental: para fragmentos de pastizal rodeados por plantación de pinos (F),  $S_{exóticas} = 1,54 + 0,20 * \text{área}$ ; para controles de pastizal continuo (C),  $S_{exóticas} = 0,11 + 0,71 * \text{área}$  (Figura 3b).

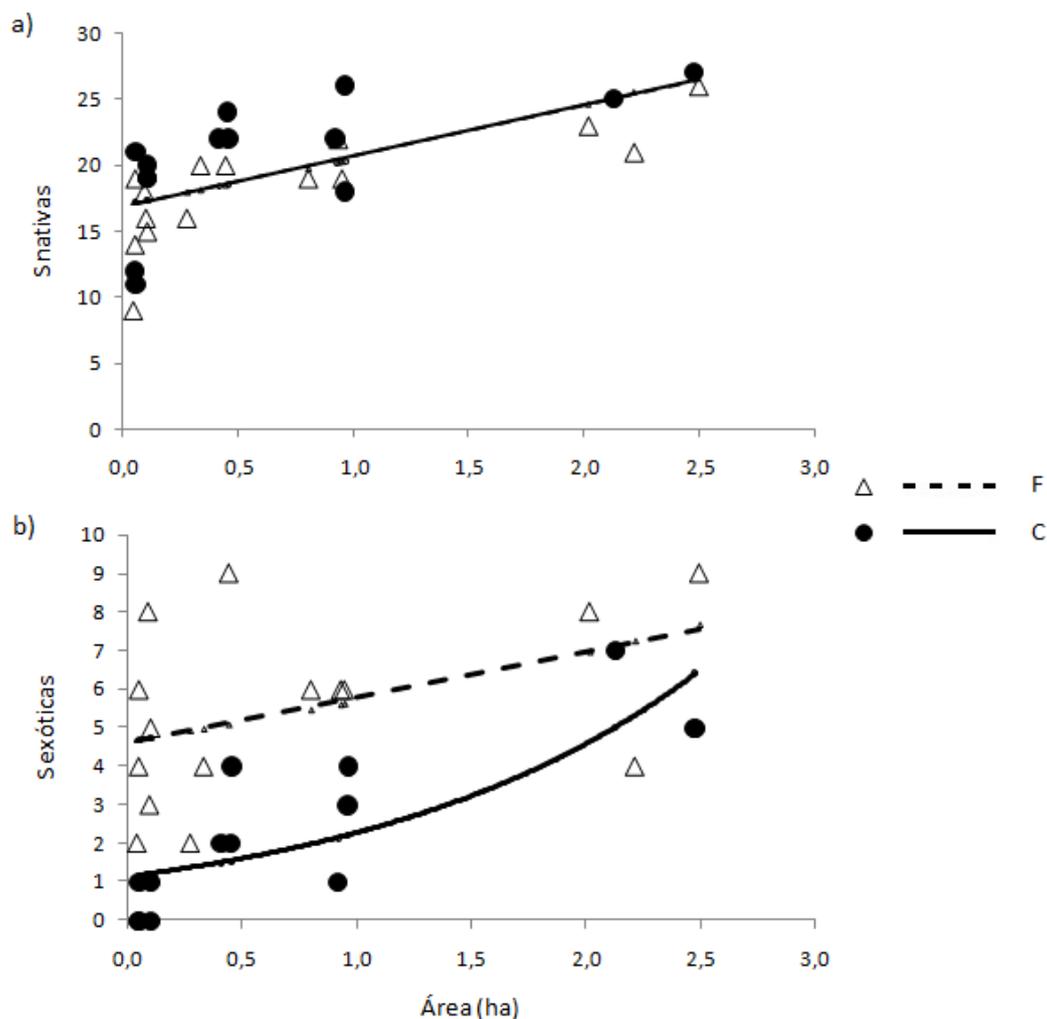


Figura 3. Relación entre riqueza de plantas nativas (a) y exóticas (b) y el área de fragmentos de pastizal rodeados por una plantación de *Pinus pinaster* (F) y de controles de pastizal continuo de superficie equivalente (C) en dunas costeras del sudoeste de la provincia de Buenos Aires. Ambas relaciones representadas por un único modelo en el caso de las plantas nativas y por un modelo para fragmentos rodeados por pinos (línea discontinua) y otro para áreas rodeadas de pastizal (línea continua), en el caso de las plantas exóticas.

Se detectaron diferencias significativas entre ambos ambientes respecto a la riqueza promedio de especies nativas y de especies exóticas para unidades de muestreo de distinta superficie. Mientras que el número de nativas resultó significativamente mayor en áreas de pastizal continuo de 0.1 ha respecto de la de los fragmentos de igual superficie inmersos en la matriz forestal ( $F = 10,125$ ,  $P = 0,033$ ; Figura 4a), esta relación se invirtió en el caso del

número de especies exóticas en áreas de 0,05 ( $F = 9,308$ ,  $P = 0,038$ ), 0,1 ( $F = 9,800$ ,  $P = 0,035$ ) y 1 ha ( $F = 14,286$ ,  $P = 0,019$ ; Figura 4b).

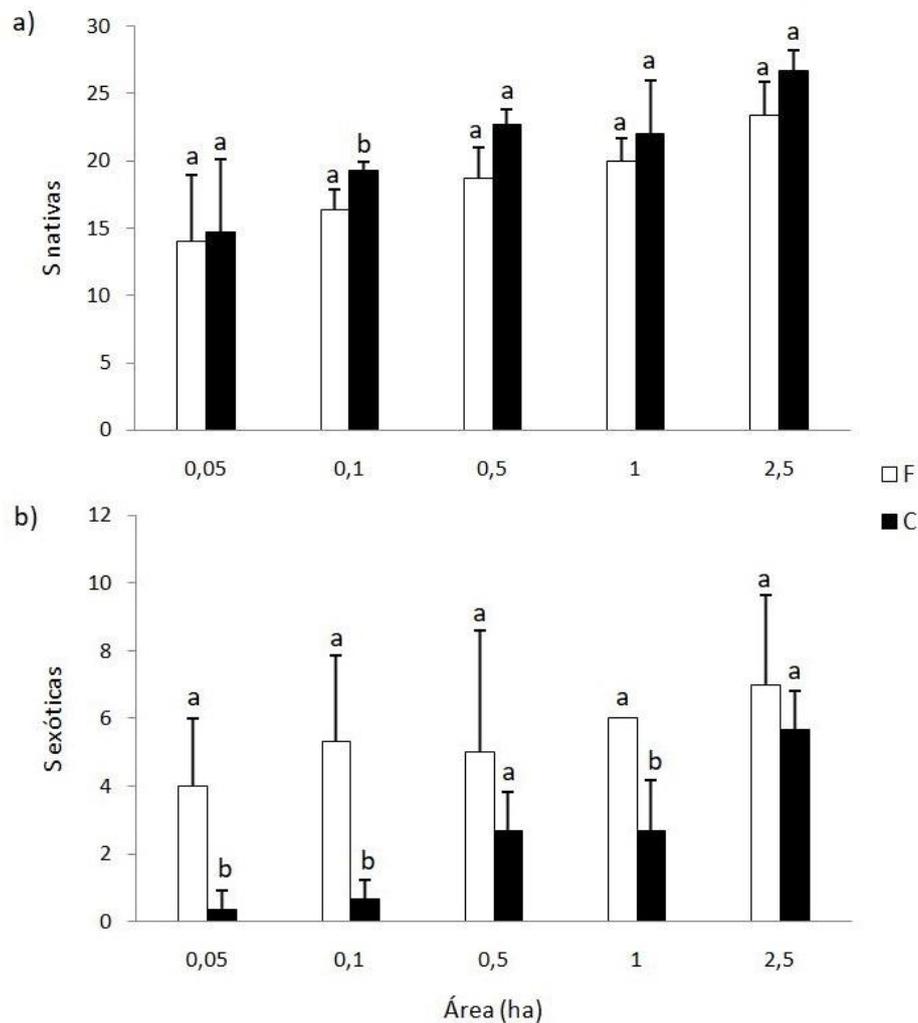


Figura 4. Comparación entre la riqueza promedio de especies nativas (a) y exóticas (b) en fragmentos de pastizal rodeados por plantación de *Pinus pinaster* (F) y en controles de pastizal continuo de superficie equivalente (C) en dunas costeras del sudoeste de la provincia de Buenos Aires. Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ), las barras representan el error estándar.

## Diversidad

La diversidad y el área de las unidades de estudio resultaron fuertemente correlacionadas ( $H = 2,13 + 0,31 * \text{Log}_{10} \text{área}$ ,  $F = 13,704$ ,  $P = 0,001$ ), y no se detectó una interacción significativa con el contexto ambiental ( $T = -0,625$ ,  $P = 0,538$ ; Figura 5).

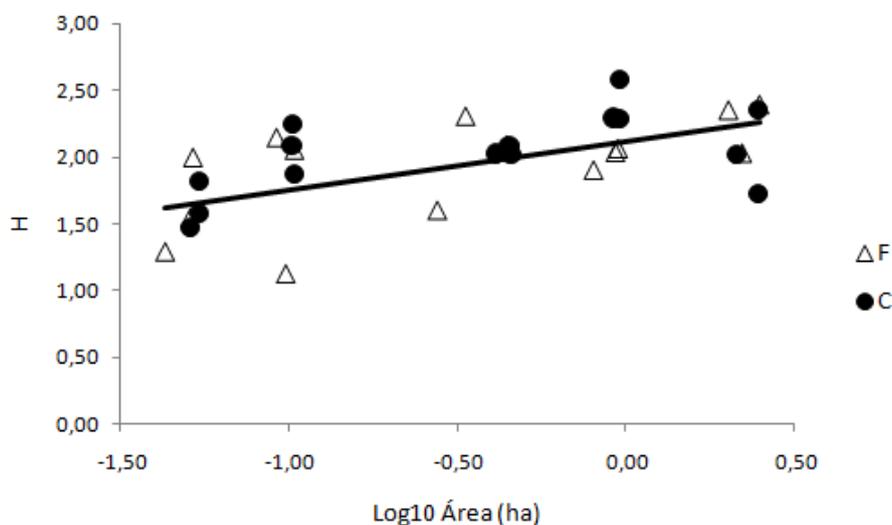


Figura 5. Relación entre la diversidad de especies vegetales y el área de fragmentos de pastizal rodeados por plantación de *Pinus pinaster* (F) y de controles de pastizal continuo de superficie equivalente (C) en dunas costeras del sudoeste de la provincia de Buenos Aires.

## Composición

Los dos primeros componentes del ACP explicaron un 51,40% de la varianza total. Sobre el primero (25,92% de la varianza) se observa cierta separación entre las áreas menores (0,05 y 0,1 ha) y las áreas mayores (2,5 y 1 ha), estando la mayoría de estas últimas agrupadas en el tercer cuadrante. Las áreas menores presentaron alta abundancia de las especies nativas *Tessaria absinthioides*, *Oenothera mollissima* y *Conyza bonariensis*, y de las especies exóticas *Cirsium vulgare* e *Hypochaeris radicata*. Las áreas mayores estuvieron asociadas con altas abundancias de las nativas *Imperata brasiliensis*, *Solidago chilensis*, *Pseudognaphalium leucocephalum*, *Eragrostis airoides* y *Achyrocline satureioides* (Tabla 1, Figura 6a). El segundo componente (25,49% de la varianza) separó los controles de pastizal continuo de menor superficie de los fragmentos también más pequeños. *Panicum urvilleanum*, *Aristida spagazzinii*, *Margyricarpus pinnatus*, *Cenchrus longispinus*, *Senecio filaginoides*, *Solidago chilensis* y *Schizachyrium plumigerum*, todas ellas nativas, predominaron en los controles de menor tamaño, mientras que *Imperata brasiliensis*, *Cortaderia selloana*, *Ambrosia tenuifolia*, *Juncus acutus*, *Eragrostis airoides*, *Cyperus reflexus* y la exótica *Senecio madagascariensis* lo hicieron en los fragmentos menores (Tabla 1, Figura 6b).

Tabla 1. Coeficientes de correlación entre la cobertura por especie y los tres primeros componentes del ACP en fragmentos de pastizal rodeados por plantación de *Pinus pinaster* y controles de pastizal continuo de distinta superficie en dunas costeras del sudoeste de la provincia de Buenos Aires. (\*) Especies exóticas.

Especies	1° CP	2° CP	3° CP
<i>Achyrocline satureioides</i> (Achs)	-0,195	-0,06	0,303
<i>Ambrosia tenuifolia</i> (At)	-0,158	-0,41	-0,706
<i>Aristida spgazzinii</i> (As)	-0,08	0,75	0,05
<i>Baccharis genistifolia</i> (Bg)	-0,037	0,035	-0,157
<i>Baccharis glutinosa</i> (Bp)	-0,065	-0,132	-0,111
<i>Cenchrus longispinus</i> (Ci)	-0,08	0,445	0,028
<i>Cirsium vulgare</i> (Cv) (*)	0,361	-0,179	-0,073
<i>Conyza bonariensis</i> (Cb)	0,212	-0,044	-0,05
<i>Cortaderia selloana</i> (Cs)	-0,028	-0,478	0,125
<i>Cyperus reflexus</i> (Cr)	0,129	-0,19	-0,457
<i>Eragrostis airoides</i> (Ea)	-0,224	-0,327	0,333
<i>Eragrostis curvula</i> (Ec) (*)	-0,045	-0,158	-0,106
<i>Hydrocotyle bonariensis</i> (Hb)	-0,081	0,069	-0,376
<i>Hypochaeris radicata</i> (Hr) (*)	0,23	-0,087	-0,137
<i>Imperata brasiliensis</i> (Ib)	-0,498	-0,527	0,645
<i>Juncus acutus</i> (Ja)	0,134	-0,357	-0,192
<i>Margyricarpus pinnatus</i> (Mp)	-0,065	0,448	-0,033
<i>Melilotus albus</i> (Ma) (*)	0,132	-0,106	0,071
<i>Oenothera mollissima</i> (Om)	0,235	-0,218	-0,095
<i>Panicum urvilleanum</i> (Pu)	-0,084	0,923	0,189
<i>Pseudognaphalium leucocephalum</i> (Pl)	-0,234	-0,105	0,249
<i>Schizachyrium plumigerum</i> (Schp)	-0,119	0,244	0,084
<i>Schoenoplectus americanus</i> (Scha)	-0,173	-0,023	-0,231
<i>Senecio filaginoides</i> (Sf)	-0,048	0,365	0,014
<i>Senecio madagascariensis</i> (Sm) (*)	-0,022	-0,251	0,026

<i>Solidago chilensis</i> (Sc)	-0,361	0,282	-0,152
<i>Sonchus oleraceus</i> (So) (*)	-0,069	-0,139	-0,105
<i>Sporobolus indicus</i> (Si)	-0,137	-0,234	-0,14
<i>Tessaria absinthioides</i> (Ta)	0,965	-0,141	0,174

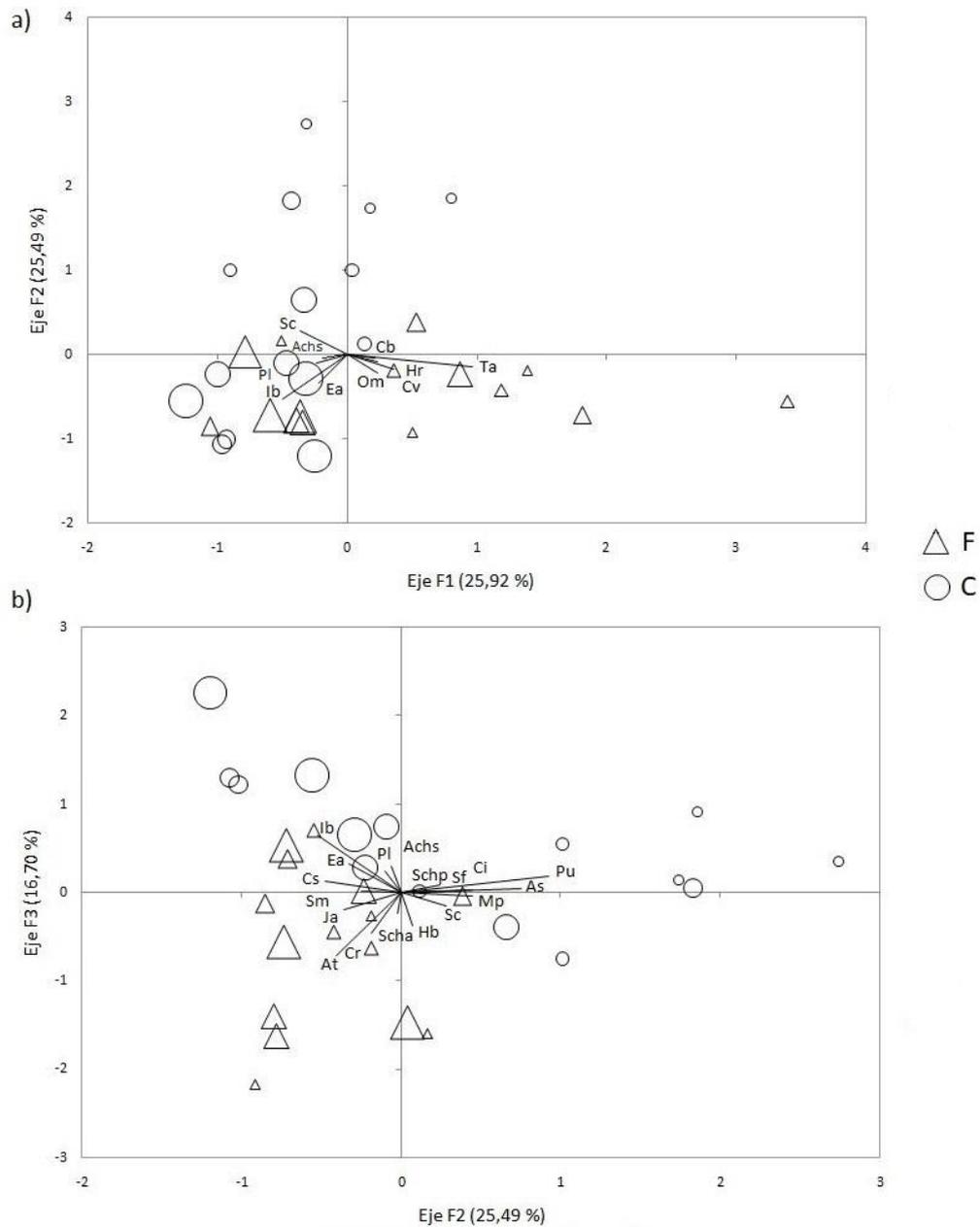


Figura 6. Análisis de Componentes Principales (ACP) desarrollado a partir de la matriz de covarianza de muestras de porcentaje de cobertura de especies vegetales en unidades de muestreo de distinta superficie ubicadas en sectores de pastizal continuo (C) y rodeadas por plantación de *Pinus pinaster*

(F) en dunas costeras del sudoeste de la provincia de Buenos Aires y vectores de las especies vegetales (ver referencias en la Tabla 1). (a) CP1 y CP2; (b) CP2 y CP3. Los símbolos de distinto tamaño representan unidades muestrales de distinta superficie (menores = hasta 0,1 ha; intermedias = entre 0,1 y 0,5 ha; mayores = entre 0,5 y 2,5 ha). Las abreviaturas de los nombres de las especies se incluyen en la Tabla 1.

## Discusión

Los resultados de este estudio ponen de manifiesto cómo la forestación con especies exóticas impacta sobre las comunidades vegetales, fragmentando el ecosistema. Los fragmentos de pastizal rodeados por la matriz forestal evidenciaron modificaciones en la composición de la vegetación y, en particular, un aumento en el número de especies exóticas que resultó particularmente notorio en los remanentes de menor tamaño.

Se detectó una disminución en el número de especies presentes a medida que se reduce la superficie de las unidades muestrales y este efecto se produjo tanto en los fragmentos rodeados por la matriz forestal como en los sitios de pastizal continuo. Este efecto es el esperable considerando la relación entre la superficie de un ambiente y el número de especies (Mueller Dombois y Ellenberg, 1974). La magnitud de la reducción en la riqueza de especies nativas y de la diversidad ante disminuciones equivalentes en el área censada resultaron similares para los remanentes de pastizal rodeados por la forestación y las parcelas de pastizal continuo, lo que *a priori* podría tomarse como una evidencia de que el empobrecimiento biológico depende fundamentalmente del tamaño de las unidades de análisis, más allá del contexto ambiental. Esta preponderancia del efecto de la superficie ya había sido advertida por Haila (2002), sin embargo, las alteraciones que pueden atribuirse al contexto ambiental sí aparecen cuando se pone atención en áreas especialmente pequeñas o en grupos particulares de especies (Davies *et al.*, 2001; Rosch *et al.*, 2013). Así, en este caso, las áreas menores inmersas en la matriz forestal mostraron caídas mayores en el número de plantas nativas cuando se las comparó con superficies equivalentes de pastizal continuo. La riqueza de plantas exóticas también se incrementó con la superficie de las unidades muestrales, aunque este aumento fue más marcado en el caso de los controles rodeados por pastizal. El número de especies exóticas en fragmentos rodeados por la plantación, por su parte, pareció experimentar una respuesta menos marcada respecto de la

superficie, con valores elevados ya desde las áreas menores que resultaron significativamente mayores a los de las áreas continuas en el rango de 0,05 a 0,1 ha. El contexto ambiental podría, en este caso, condicionar tanto la llegada y establecimiento de las especies, como su persistencia bajo las condiciones locales. Las especies exóticas típicamente se comportan de manera oportunista y muchas de ellas se ven favorecidas por cambios en las condiciones ambientales generadas por la actividad humana (Davis *et al.*, 2000; Gross *et al.*, 2005; MacDougall y Turkington, 2005; Dechoum *et al.*, 2015). La matriz forestal que rodea a los fragmentos de pastizal podría modificar parámetros ambientales tales como la temperatura y la humedad, así como influir sobre los mecanismos de dispersión de propágulos (Amodeo *et al.*, 2017; Marozas, 2014), generando condiciones particularmente apropiadas para un conjunto de plantas exóticas en todo el rango de tamaños analizado (Lara y Gandini, 2014). En concordancia con esto, la especie exótica *Senecio madagascariensis* se asoció de manera consistente con los remanentes de pastizal de menor tamaño y estuvo prácticamente ausente en los controles de pastizal continuo de superficie equivalente. Algo similar sucedió con *Ambrosia tenuifolia*, una especie nativa pero frecuentemente asociada a condiciones de disturbio (Insausti y Soriano, 1982), que resultó dominante en alguno de los fragmentos rodeados por pinos, con coberturas superiores al 50%, pero estuvo mucho menos representada en los controles de pastizal, sin superar el 10% de cobertura en todo el rango de superficies considerado.

Otra diferencia interesante en la composición de las comunidades vegetales de fragmentos menores, respecto de las áreas de pastizal continuo, es la mayor representación en los primeros de especies características de suelos bajos y húmedos, tales como *Cortaderia selloana*, *Juncus acutus* y *Cyperus reflexus* (Celsi y Monserrat, 2008). Stevenson y Rodríguez (2008) consideran que, en ambientes fragmentados, la transición abrupta entre el paisaje original y la matriz resulta en cambios en los procesos bióticos (dispersión, polinización, etc.) y abióticos (radiación, viento, temperatura, humedad) que determinarán la composición de especies de la comunidad. Esas modificaciones pueden ser más marcadas en aquellas situaciones donde la matriz posee un tipo de vegetación estructuralmente diferente a la del ambiente natural (Ries *et al.*, 2004; Herrera, 2011; Bieringer *et al.*, 2013; Marozas, 2014), tal como es el caso en este estudio. Es posible que allí los efectos de sombreamiento y de atenuación del viento producidos por la plantación circundante generen condiciones

apropiadas para el establecimiento y persistencia de las especies higrófilas mencionadas, lo que es particularmente probable en los fragmentos más pequeños, donde se observó esta diferencia. Sin embargo, dado el carácter observacional del muestreo, y la falta de información acerca de las características del área antes de la forestación, no se puede descartar que la mayor representación de este tipo de vegetación en los fragmentos responda a una decisión original de evitar las áreas más húmedas para la plantación.

Los resultados obtenidos en este trabajo coinciden con las conclusiones de otros autores: la riqueza de especies por sí sola puede confundir los efectos de la fragmentación, los efectos de este proceso son mayores cuanto más pequeños son los fragmentos, y el número de especies en sistemas fragmentados puede mantenerse en niveles elevados o incluso aumentar respecto al de áreas continuas por la presencia de especies exóticas o nativas oportunistas, a veces a expensas de la retracción de taxones vulnerables (Saunders *et al.*, 1991; Halffter y Moreno, 2005; Rosch *et al.*, 2013), pero además aportan evidencia de que la composición específica resulta un indicador más preciso y más informativo de las alteraciones asociadas a la fragmentación del pastizal por las plantaciones, tal como indican estudios realizados en ambientes forestales de Australia (Davies *et al.*, 2001) y en pastizales de la Pampa Austral (Herrera y Laterra, 2007). El análisis de los efectos de la fragmentación sobre la composición de las comunidades permite, además, plantear hipótesis acerca de factores particulares que podrían explicar la presencia o la abundancia de determinados taxones, generando predicciones acerca de sus posibles efectos sobre otras especies con características similares, como se menciona previamente respecto de las variaciones en la abundancia de especies higrófilas en el área de estudio.

Finalmente, es importante destacar que los muestreos desarrollados en estas tesis no incluyen el banco de semillas, cuya composición podría revelar efectos menos conspicuos de la fragmentación, pero que aún así pudieran resultar claves para la conservación de la biodiversidad regional (Pärtel, 2014).

Los resultados de este estudio refuerzan la importancia de conservar áreas continuas de vegetación como requisito para mantener la composición de las comunidades vegetales de las dunas litorales del ecosistema de pastizal pampeano y prevenir procesos de colonización por especies exóticas invasoras. Los fragmentos de 2,5 ha parecen exhibir una buena

capacidad para resistir los procesos de invasión, mostrando niveles de riqueza de especies exóticas equivalentes a los de áreas de pastizal continuo de igual superficie, pudiendo considerarse este como un tamaño mínimo inicial para la conservación de fragmentos de pastizal psamófilo. Sin embargo, restaría evaluar si las características ecológicas de los fragmentos de esa superficie resultarían adecuadas para especies vegetales del pool regional que pudieran estar ausentes bajo las condiciones actuales, y si favorecerían el establecimiento de especies exóticas invasoras que aún no hubieran colonizado el área. Más allá de esto, y considerando que el escenario más probable es el de un aumento de los procesos de fragmentación en este tipo de ambientes, la gestión sostenible de pastizales fragmentados dependerá de una profunda comprensión de los procesos y servicios ecosistémicos más afectados por este fenómeno, y el análisis de los factores responsables de los cambios en la composición de especies será un factor sensible para eso.

Por otro lado, el proceso de fragmentación opera en concurrencia con otros factores de disturbio, muchos de los cuales resultan nuevos para el ecosistema o han sido alterados en su frecuencia, intensidad o extensión por la actividad humana. La sinergia entre estos factores podría resultar más importante que sus efectos por separado. El próximo capítulo de esta tesis se enfoca en los efectos de la fragmentación sobre la respuesta del pastizal ante los incendios.

## **CAPÍTULO 2.**

# **EFFECTOS DE LA FRAGMENTACIÓN SOBRE LA RESILIENCIA Y LA TRAYECTORIA SUCESIONAL DE PASTIZALES AFECTADOS POR EL FUEGO**

## **Introducción**

La fragmentación, a través del aislamiento de los fragmentos generados y de la influencia de la matriz desde los bordes resultantes, aumenta la vulnerabilidad de la vegetación remanente a perturbaciones extrínsecas como el fuego (Lord y Norton, 1990; Benítez, 1998; Laurance *et al.*, 2011). La importancia de esta mayor vulnerabilidad ha sido menos estudiada y reconocida que otros efectos de este proceso de degradación del hábitat, sin embargo tiene implicancias significativas para la viabilidad a largo plazo de la vegetación nativa (Pickett y Thompson, 1978; Norton, 1989; Lord y Norton, 1990; Vega y Peters, 2003). Wilson y colaboradores (2016) sostienen que la fragmentación del hábitat puede alterar las trayectorias sucesionales y proponen que la magnitud de estos cambios dependerá de la intensidad de la perturbación y del tamaño del área que está siendo perturbada. Sin embargo, sinergias como la interacción entre la fragmentación y una perturbación extrínseca como el fuego no han sido analizadas hasta el momento (Haddad *et al.*, 2015).

El fuego ha sido una de las principales fuerzas selectivas en los ecosistemas de pastizal, las especies de pradera han evolucionado con esta perturbación natural y por lo tanto han adquirido adaptaciones que les permiten sobrevivir a ella (Daubenmire, 1968; Grace *et al.*, 2001; Vega y Peters, 2003). Los incendios resultan un factor importante en la sucesión ecológica de las comunidades vegetales, pero sus efectos sobre la composición de la vegetación y las funciones del ecosistema varían con la intensidad, frecuencia y duración del fuego (Wu *et al.*, 2014; Van Langevelde *et al.*, 2014; Carbone *et al.*, 2017). Los regímenes naturales de incendio son distintos en los diferentes biomas y entre ambientes, ya que la estructura de la vegetación preexistente, entre otros factores, condiciona la intensidad del fuego (Cochrane y Laurance, 2008; Giorgis *et al.*, 2013). La presencia de plantas leñosas en pastizales no solo representa la adición de especies, sino también la introducción de una forma de vida completamente nueva en ambientes donde los árboles nativos son raros o

están ausentes (Richardson *et al.*, 2014). Entre las consecuencias de la introducción de especies leñosas en ambientes de pastizal se destaca la modificación de la frecuencia y la intensidad de los incendios (Richardson, 1998). Dado que la temperatura y severidad del fuego aumentan con la cantidad de material de fácil combustión acumulado, mientras las áreas de pastizal quemadas experimentan temperaturas relativamente bajas que no eliminan completamente la cobertura vegetal, las forestaciones no sólo ofrecen una cantidad de combustible que permite alcanzar niveles de temperatura más altos, sino que ante la falta de un sotobosque capaz de resistir el fuego se multiplican las posibilidades de erosión del suelo y de daño al ecosistema (Daubenmire, 1968; DeBano *et al.*, 1998; Jobbágy *et al.*, 2006; Deák *et al.*, 2014). Los efectos de las forestaciones sobre la dinámica y los efectos de los incendios de pradera pueden extenderse más allá de los límites del área forestada, alterando el régimen tradicional de incendio en los remanentes de pastizal inmersos en la matriz implantada y aumentando sus efectos negativos sobre la vegetación y el suelo.

La resiliencia forma parte del concepto de estabilidad de los sistemas ecológicos, y se refiere a la capacidad para regresar a las condiciones originales cuando un disturbio o una perturbación lo alejan de su estado basal (Vega y Peters, 2003). Muchos disturbios de origen antrópico modifican tan profundamente algunas propiedades del sistema que condicionan su respuesta sucesional, alterando la composición de especies mediante la reducción de la abundancia de ciertos grupos de plantas nativas y la creación de oportunidades para el ingreso de plantas exóticas (Grace *et al.*, 2001; Vega y Peters, 2003; Deák *et al.*, 2014; Bachinger *et al.*, 2016). Es probable que la fragmentación por plantaciones forestales no sólo altere los regímenes de fuego sino que también influya sobre la capacidad de recuperación de los pastizales fragmentados, en función de cambios en la identidad y las características de las especies (Giorgis *et al.*, 2013).

Este capítulo de la tesis se enfoca en la interacción entre la fragmentación y el fuego. El objetivo es analizar los efectos de esta sinergia evaluando los procesos de recuperación que siguen al incendio en pastizales continuos y fragmentados en términos de composición y abundancia de especies vegetales. Se propone que la fragmentación afectará la trayectoria sucesional de los ambientes quemados, con incrementos en la abundancia de especies

exóticas en los fragmentos inmersos en la matriz forestal respecto del pastizal continuo, y que esta diferencia será más significativa en los fragmentos más pequeños.

## **Materiales y Métodos**

### **Diseño del estudio y muestreo de campo**

El 6 de enero de 2014 la plantación de pino marítimo (*Pinus pinaster*) estudiada en esta tesis fue afectada en toda su extensión por un incendio que alcanzó también áreas vecinas de pastizal continuo, sin forestación. Los datos utilizados para este capítulo fueron tomados antes de ocurrido el incendio (abril de 2011), y tres y quince meses después (abril de 2014 y abril de 2015, respectivamente; Figura 7). Los quince fragmentos de pastizal seleccionados para el estudio a nivel comunitario (Capítulo 1) y los quince controles de pastizal continuo de superficie equivalente fueron agrupados en tres categorías de tamaño: de hasta 0,1 ha, de 0,1 a 0,5 ha y de 0,5 a 2,5 ha. En cada caso se estimó el porcentaje de cobertura de todas las especies vegetales presentes siguiendo el método de *relevés* de Braun Blanquet (Mueller Dombois y Ellenberg, 1974) y la cobertura de suelo desnudo. Al igual que en el Capítulo 1, los ejemplares vegetales fueron identificados taxonómicamente a nivel de especie y/o género utilizando lupa binocular y distintas claves sistemáticas (Cabrera, 1963-1970; Dimitri, 1999; Anton *et al.*, 2012), y clasificados en especies nativas y exóticas. Para los nombres científicos se empleó el Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (Zuloaga *et al.*, 2019; ver Apéndice).

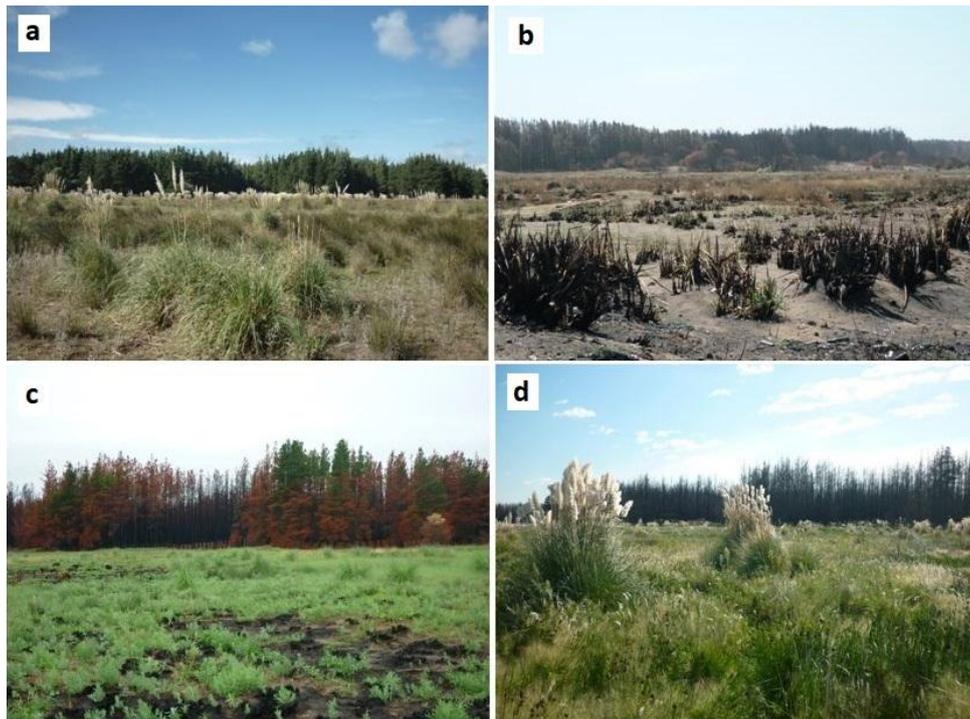


Figura 7. Ambientes de pastizal psamófilo de dunas costeras del sudoeste de la provincia de Buenos Aires en distintos estadios sucesionales: antes de ocurrido el incendio estudiado en esta tesis (abril de 2011, a), inmediatamente después del fuego (enero de 2014; b), tres (abril de 2014; c) y quince meses después (abril de 2015; d).

### **Análisis de datos**

Se emplearon diagramas ternarios para observar los cambios en la cobertura de plantas nativas, de plantas exóticas y de suelo desnudo en fragmentos de distinto tamaño y en controles de pastizal continuo antes del incendio, y tres y quince meses después.

Mediante ANOVA factorial de tres vías se analizaron los efectos del estadio sucesional (antes del incendio, y tres y quince meses después), del contexto (matriz forestal o pastizal continuo) y del tamaño de las áreas (menores, intermedias y mayores), y sus interacciones, sobre la cobertura de plantas nativas, de plantas exóticas y de suelo desnudo. Las interacciones que resultaron significativas fueron comparadas mediante el test HSD de Tukey (Zar, 1996). Los datos fueron transformados al arcoseno de la raíz cuadrada para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad.

Se comparó la composición específica de los sitios de muestreo mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP) basado en la matriz de covarianza de los datos de cobertura

de las especies con el objetivo de identificar conjuntos de especies que se asociaran de manera positiva o negativa a las situaciones de fragmentación (tamaño de las áreas y contexto) y a los distintos estadios sucesionales relacionados con el fuego. Para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, y para mejorar la relación entre variables, los datos fueron transformados utilizando arcoseno de la raíz cuadrada (Hair *et al.*, 1999). Se excluyeron del análisis las plantas presentes en menos del 33% de las muestras (75 especies).

Todos los análisis y los gráficos se realizaron utilizando los paquetes estadísticos Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2008) y XLSTAT (versiones 5.7.2 y 2018.2.50198).

## **Resultados**

Las trayectorias sucesionales de los fragmentos de pastizal rodeados por plantaciones de pinos y de los controles de pastizal nativo continuo resultaron cualitativamente similares en lo que respecta a la cobertura de plantas nativas, de plantas exóticas y de suelo desnudo, independientemente del tamaño de las parcelas. En términos generales se observó una disminución de la cobertura de especies nativas tres meses después del fuego y un aumento luego de transcurridos quince meses. El porcentaje de suelo desnudo mostró el comportamiento opuesto, mientras que hubo una constancia en la cobertura de especies exóticas a lo largo de todo el período de muestreo, excepto en el caso de los fragmentos rodeados por la matriz forestal, en los que aumentó quince meses después del fuego. Los cambios descritos resultaron mucho más notables en los fragmentos que en los controles de pastizal continuo. Las mayores diferencias entre fragmentos y controles se observaron para las áreas menores (Figura 8).

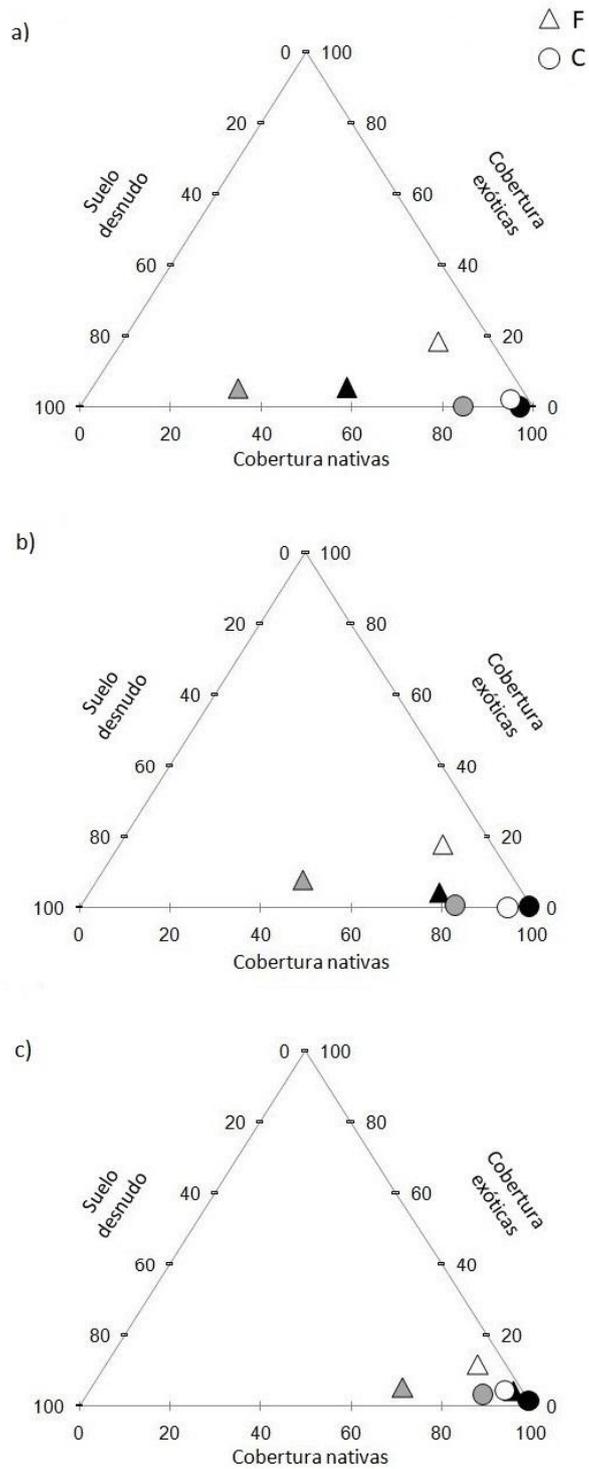


Figura 8. Cambios en la cobertura de especies nativas, especies exóticas y suelo desnudo en fragmentos de pastizal rodeados por plantación de *Pinus pinaster* (F) y controles de pastizal continuo de superficie equivalente (C) en áreas menores (a), intermedias (b) y mayores (c), en dunas costeras del sudoeste de la provincia de Buenos Aires. Los colores representan estadios sucesionales: antes del fuego (negro), y tres (gris) y quince meses (blanco) después del fuego.

Se observó una interacción significativa entre el contexto y la superficie de las unidades muestrales, tanto para la cobertura vegetal de especies nativas ( $F = 7,9$ ,  $P = 0,0022$ ) y exóticas ( $F = 3,27$ ,  $P = 0,0494$ ), como para la de suelo desnudo ( $F = 4,49$ ,  $P = 0,0182$ ; Tabla 2). La cobertura de plantas nativas fue significativamente mayor en los controles de pastizal continuo respecto a los fragmentos rodeados por la forestación para las superficies menores e intermedias, se mantuvo sin cambios con el incremento de superficie en los controles, pero aumentó en los fragmentos mayores (Figura 9a). La cobertura de plantas exóticas fue significativamente mayor en los fragmentos respecto de los controles en las áreas menores e intermedias, manteniéndose sin cambios con el incremento de superficie en ambos contextos (pastizal continuo y plantación forestal) (Figura 9b). La cobertura de suelo desnudo fue mayor en los fragmentos menores e intermedios, respecto de los controles, sin observarse diferencias entre ambos para las áreas mayores. En el pastizal continuo la cobertura de suelo desnudo no varió con el aumento de superficie, mientras que en el pastizal fragmentado disminuyó en las áreas mayores (Figura 9c). El contexto también mostró una interacción significativa con los estadios sucesionales en relación al fuego para la cobertura de plantas exóticas y de suelo desnudo ( $F = 3,78$ ,  $P = 0,0324$  y  $F = 5,16$ ,  $P = 0,0107$ , respectivamente), mientras que esta interacción no resultó estadísticamente significativa en el caso de la cobertura de plantas nativas ( $F = 1,45$ ,  $P = 0,2478$ ; Tabla 2). La cobertura de plantas exóticas resultó significativamente mayor en los fragmentos que en el pastizal continuo, tanto antes como después del fuego. La máxima cobertura de plantas exóticas para los fragmentos se registró quince meses después del incendio, en tanto permaneció constante en los controles (Figura 10a). La cobertura de suelo desnudo fue mayor en el pastizal fragmentado que en el continuo antes de ocurrido el incendio y tres meses después del fuego, pero esa diferencia desapareció quince meses después (Figura 10b).

Tabla 2. ANOVA factorial de tres vías para la cobertura de plantas nativas, de plantas exóticas y de suelo desnudo en fragmentos de pastizal rodeados por plantación de *Pinus pinaster* y en controles de pastizal continuo (B = Contexto), para distintas superficies (A = Áreas, menores, intermedias y mayores) y en distintos estadios sucesionales en relación al fuego (T = Tiempo, antes, y tres y quince meses después de un incendio), en dunas costeras del sudoeste de la provincia de Buenos Aires. \*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,005$ ; NS = no significativo.

	Fuente de variación	F	P
Cobertura nativas	T	21,70	< 0,0001**
	B	92,85	< 0,0001**
	A	7,58	0,0018**
	T x B	1,45	0,2478 <sup>NS</sup>
	T x A	0,89	0,4793 <sup>NS</sup>
	B x A	7,29	0,0022**
	T x B x A	0,40	0,8091 <sup>NS</sup>
Cobertura exóticas	T	9,78	0,0004**
	B	55,46	< 0,0001**
	A	1,26	0,2951 <sup>NS</sup>
	T x B	3,78	0,0324*
	T x A	0,68	0,6120 <sup>NS</sup>
	B x A	3,27	0,0494*
	T x B x A	0,74	0,5700 <sup>NS</sup>
Suelo desnudo	T	27,62	< 0,0001**
	B	50,46	< 0,0001**
	A	9,95	0,0004**
	T x B	5,16	0,0107*
	T x A	1,77	0,1555 <sup>NS</sup>
	B x A	4,49	0,0182*
	T x B x A	0,48	0,7529 <sup>NS</sup>

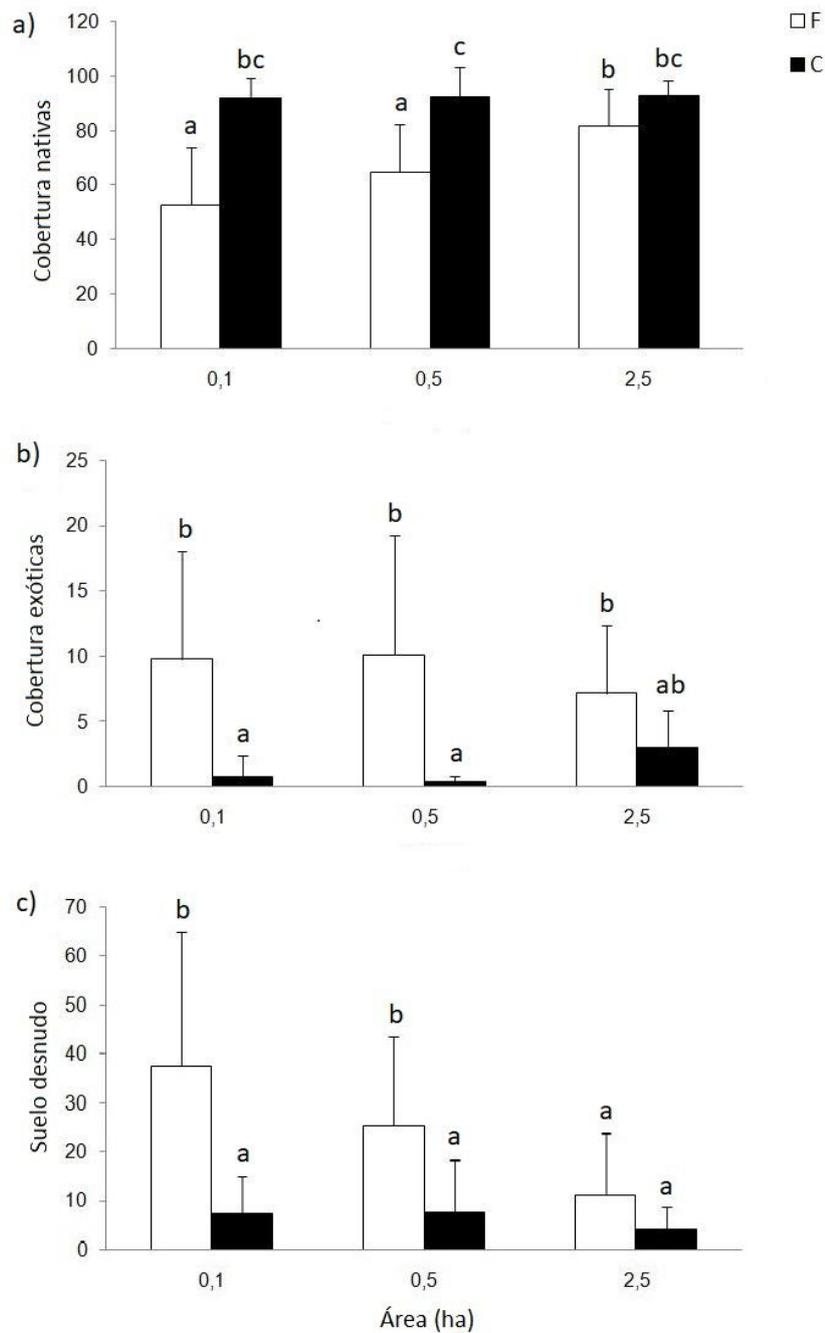


Figura 9. Comparación entre la cobertura de plantas nativas (a), de plantas exóticas (b) y de suelo desnudo (c) en fragmentos de pastizal rodeados por una plantación de *Pinus pinaster* (F) y en controles de pastizal continuo (C) de diferente superficie (menores = hasta 0,1 ha; intermedias = entre 0,1 y 0,5 ha; y mayores = entre 0,5 y 2,5 ha), en dunas costeras del sudoeste de la provincia de Buenos Aires. Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ), las barras representan el error estándar.

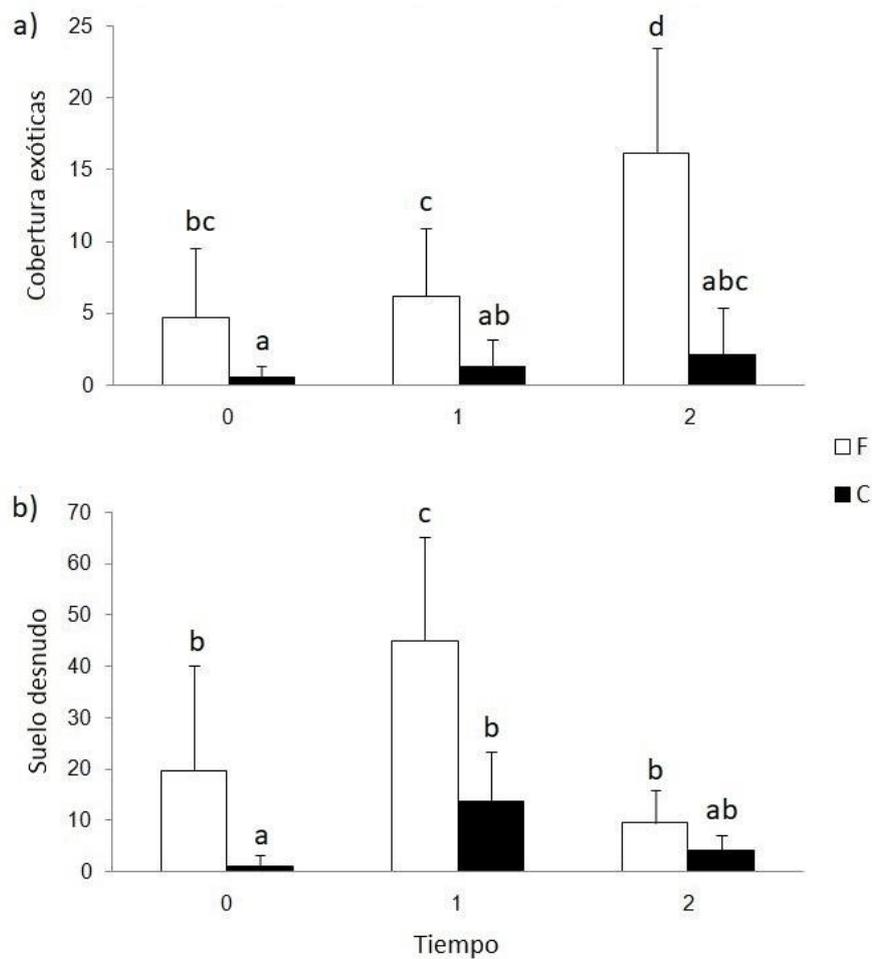


Figura 10. Comparación entre la cobertura de plantas exóticas (a) y de suelo desnudo (b) en fragmentos de pastizal rodeados por plantación de *Pinus pinaster* (F) y en controles de pastizal continuo (C), en distintos estadios sucesionales en relación a un incendio (0 = antes; 1 = tres meses después; 2 = quince meses después del fuego), en dunas costeras del sudoeste de la provincia de Buenos Aires. Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ), las barras representan el error estándar.

El Análisis de Componentes Principales resultó en un agrupamiento de las muestras en función del contexto (pastizal continuo vs. plantación forestal), tamaño de las áreas y estadio sucesional respecto del fuego. El primer componente (20,04% de la varianza total) resultó en la separación de los fragmentos menores rodeados por la plantación forestal (agrupados en el tercer cuadrante) respecto de los controles menores de pastizal continuo (concentrados particularmente en el primer cuadrante, Figura 11a). Mientras los fragmentos se caracterizaron por mayores abundancias de especies exóticas como *Senecio*

*madagascariensis*, *Hypochaeris radicata*, *Acacia longifolia*, *Pinus pinaster* y *Eragrostis curvula*, los controles se asociaron con altas abundancias de gramíneas y de otras nativas típicas del pastizal pampeano, como *Aristida spagazzinii*, *Panicum urvilleanum*, *Schizachyrium plumigerum*, *Margyricarpus pinnatus*, *Discaria americana*, *Senecio filaginoides* y *Solidago chilensis*. Las muestras previas al fuego correspondientes a las unidades muestrales mayores, tanto de fragmentos como de pastizal continuo, formaron un grupo en el segundo cuadrante, caracterizado por mayores abundancias de tres especies de gramíneas cespitosas perennes: *Cortaderia selloana*, *Eragrostis airoides* e *Imperata brasiliensis*, y de *Baccharis glutinosa*, un arbusto o sufrútice también perenne (Tabla 3, Figura 11a). El segundo componente (16,56% de la varianza total) separó fragmentos menores de fragmentos y controles mayores, antes y tres meses después del fuego, agrupando las muestras correspondientes en el segundo y primer cuadrante, respectivamente (Figura 11b). Mientras en los fragmentos menores predominaron la especie nativa *Hydrocotyle bonariensis* y la exótica *Eragrostis curvula*, en las áreas mayores (fragmentos y controles) resultaron más abundantes las especies nativas *Eragrostis airoides*, *Juncus acutus*, *Ambrosia tenuifolia* y *Tessaria absinthioides*, éstas últimas, plantas típicamente asociadas a disturbios (Tabla 3, Figura 11b). Sobre el segundo componente también se separaron las muestras de fragmentos y de controles relevadas quince meses después del fuego (agrupadas en el tercer y el cuarto cuadrante, respectivamente). Los fragmentos se caracterizaron por altas abundancias de las nativas *Cyperus reflexus*, *Conyza bonariensis* y *Schoenoplectus americanus*, y las exóticas *Hypochaeris radicata*, *Pinus pinaster* y *Acacia longifolia*. Los controles se asociaron con mayores abundancias de *Imperata brasiliensis*, *Cortaderia selloana*, *Achyrocline satureioides*, *Baccharis glutinosa*, *Solidago chilensis* y *Schizachyrium plumigerum*, especies que ya eran, en la mayoría de los casos, dominantes en estos ambientes antes del fuego (Tabla 3, Figura 11b). El tercer componente (9,43% de la varianza total) separó las muestras fundamentalmente en función de su ubicación en la trayectoria sucesional en relación al fuego (Figura 11b). Mientras antes y tres meses después del incendio predominaron especies nativas asociadas a disturbios, como *Ambrosia tenuifolia* y *Tessaria absinthioides*, y exóticas como *Eragrostis curvula* y *Cirsium vulgare*, quince meses después del incendio resultaron más abundantes plantas nativas como *Schizachyrium plumigerum*, *Schoenoplectus americanus*, *Conyza bonariensis*, *Aristida*

*spgazzinii*, *Solidago chilensis*, y las exóticas *Pinus pinaster* y *Acacia longifolia* (Tabla 3, Figura 11b).

Tabla 3. Coeficientes de correlación entre la abundancia de las especies y los tres primeros componentes principales (CP1, CP2 y CP3) en unidades de muestreo de distinta superficie y en diferentes estadios sucesionales en relación al fuego, ubicadas en sectores de pastizal continuo y rodeadas por plantación de *Pinus pinaster* en dunas costeras del sudoeste de la provincia de Buenos Aires. (\*) Especies exóticas.

Especies	1° CP	2° CP	3° CP
<i>Acacia longifolia</i> (*)	-0,467	-0,426	-0,247
<i>Achyrocline satureioides</i>	-0,113	0,317	-0,246
<i>Ambrosia tenuifolia</i>	-0,013	0,477	0,537
<i>Aristida spgazzinii</i>	0,680	0,055	-0,347
<i>Baccharis genistifolia</i>	0,156	0,130	-0,079
<i>Baccharis glutinosa</i>	-0,317	0,296	-0,295
<i>Cenchrus longispinus</i>	0,086	-0,065	-0,123
<i>Cirsium vulgare</i> (*)	-0,349	0,013	0,081
<i>Conyza bonariensis</i>	-0,397	-0,262	-0,372
<i>Cortaderia selloana</i>	-0,578	0,561	-0,202
<i>Cyperus reflexus</i>	-0,405	-0,220	-0,042
<i>Discaria americana</i>	0,472	0,125	-0,196
<i>Eragrostis airoides</i>	-0,371	0,325	0,020
<i>Eragrostis curvula</i> (*)	-0,164	-0,189	0,160
<i>Hydrocotyle bonariensis</i>	0,032	-0,433	0,163
<i>Hypochaeris radicata</i> (*)	-0,480	-0,487	-0,145
<i>Imperata brasiliensis</i>	-0,239	0,786	-0,044
<i>Juncus acutus</i>	-0,656	0,300	0,074
<i>Juncus imbricatus</i>	-0,066	0,135	0,161
<i>Margyricarpus pinnatus</i>	0,498	0,127	-0,018
<i>Melilotus albus</i> (*)	-0,178	0,243	-0,258

---

<i>Oenothera mollissima</i>	-0,086	0,067	0,018
<i>Panicum urvilleanum</i>	0,634	0,317	-0,270
<i>Pinus pinaster</i> (*)	-0,450	-0,445	-0,253
<i>Pseudognaphalium leucopeplum</i>	-0,124	-0,107	-0,195
<i>Schizachyrium plumigerum</i>	0,531	0,239	-0,495
<i>Schoenoplectus americanus</i>	-0,600	-0,239	-0,502
<i>Senecio filaginoides</i>	0,309	0,084	-0,038
<i>Senecio madagascariensis</i> (*)	-0,527	-0,048	-0,184
<i>Solidago chilensis</i>	0,175	0,297	-0,300
<i>Tessaria absinthioides</i>	0,206	0,083	0,422

---

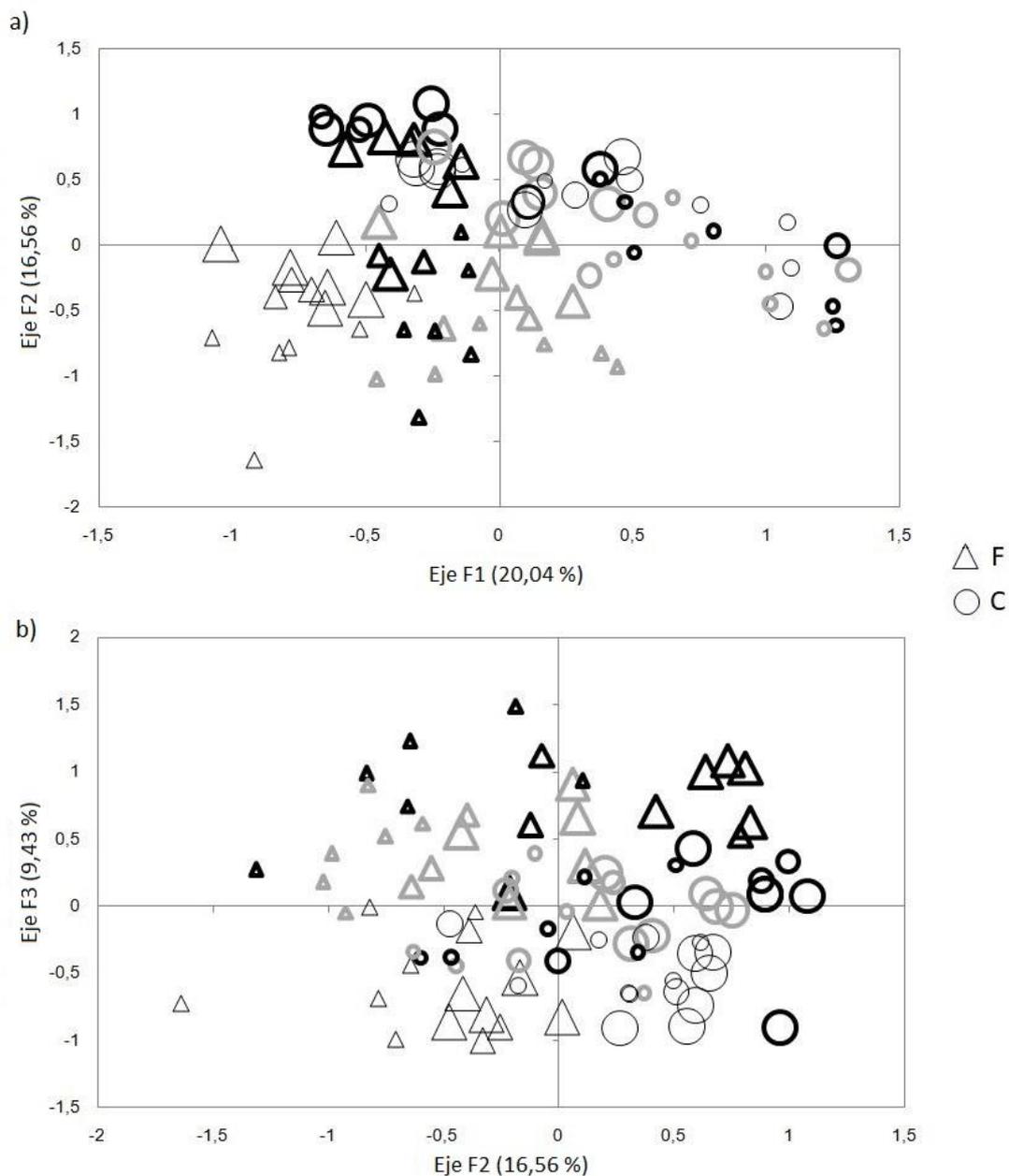


Figura 11. Análisis de Componentes Principales (ACP) de unidades de muestreo de distinta superficie y en diferentes estadios sucesionales en relación al fuego, ubicadas en sectores de pastizal continuo (C) y rodeadas por plantación de *Pinus pinaster* (F) en dunas costeras del sudoeste de la provincia de Buenos Aires. (a) CP1 y CP2; (b) CP2 y CP3. Los símbolos de distinto tamaño representan unidades muestrales de distinta superficie (menores = hasta 0,1 ha; intermedias = entre 0,1 y 0,5 ha; mayores = entre 0,5 y 2,5 ha) y los colores representan los estadios sucesionales: antes del fuego (negro), y tres (gris) y quince meses (blanco) después del fuego.

## Discusión

Desde principios del siglo XX se sugiere que la fragmentación del hábitat puede alterar la capacidad de la biodiversidad para recuperarse de perturbaciones adicionales (Clements, 1936), sin embargo esa interacción ha sido poco estudiada (Wilson *et al.*, 2016). Distintos autores han sostenido que la fragmentación del hábitat puede alterar las trayectorias sucesionales, resultando los fragmentos pequeños afectados en mayor medida que los grandes. Se ha sugerido asimismo que la trayectoria sucesional debería reflejar la interacción entre la perturbación y el tamaño del área afectada (Cook *et al.*, 2005; Wilson *et al.*, 2016). Este capítulo representa la primera contribución al estudio de los efectos de la fragmentación sobre la respuesta sucesional de pastizales naturales afectados por un incendio. Se aporta evidencia acerca de cómo la recuperación de pastizales psamófilos luego de un fuego varía según formen parte de un área continua o se encuentren inmersos en una matriz forestal, y de acuerdo al tamaño de los fragmentos, del aumento de la susceptibilidad de las áreas fragmentadas a la invasión por especies exóticas y de la reducción de su resiliencia frente a los incendios.

Los resultados muestran que la cobertura vegetal total y la cobertura de suelo desnudo siguieron trayectorias similares en fragmentos de pastizal y en controles de pastizal continuo luego del incendio, y respecto de sus características previas al fuego. Como era de esperar, la vegetación cedió terreno al suelo desnudo en las muestras que siguieron al incendio, revirtiéndose esta tendencia quince meses después. Sin embargo, estos cambios en cobertura resultaron mucho más notables en los fragmentos rodeados por la plantación forestal, respecto al pastizal continuo, en particular en las áreas más pequeñas, lo que evidencia al menos una demora en la recuperación de la cubierta vegetal en relación con la fragmentación. Resulta de especial interés la interacción entre fuego, fragmentación y abundancia de plantas exóticas. Desde hace varias décadas se resalta la relación entre la invasión por plantas exóticas y los disturbios (Fox y Fox, 1986; Lozon y Mclsaac, 1997) y, en particular, los efectos de los cambios en la naturaleza, intensidad y frecuencia de los disturbios sobre el éxito de las invasoras (Didham *et al.*, 2005; Keeley, 2002). De manera similar, se reconoce que la fragmentación del pastizal genera modificaciones en la composición florística de la comunidad, favoreciendo el ingreso de especies exóticas, las

cuales típicamente se comportan de manera oportunista (Gross *et al.*, 2005; MacDougall y Turkington, 2005; Lara y Gandini, 2014; Dechoum *et al.*, 2015; Yezzi *et al.*, 2018). El fuego es un factor natural central en la estructuración de las comunidades vegetales de pastizal (Wu *et al.*, 2014; Van Langevelde *et al.*, 2014), sin embargo, es de esperar que los cambios en la composición de las comunidades vegetales en respuesta al proceso de fragmentación, junto con eventuales alteraciones de las características del disturbio en función de la matriz que rodea a los fragmentos, y su efecto de borde, afecten la sucesión vegetal de los pastizales fragmentados y eventualmente favorezcan la invasión por especies exóticas. Los resultados mostraron que la cobertura de plantas exóticas resulta superior en el pastizal rodeado por la matriz forestal respecto al continuo y que la abundancia de estas especies es máxima quince meses después de ocurrido el incendio. Este aumento en la cobertura de plantas exóticas en los ambientes fragmentados, aún quince meses después del disturbio, contrasta con la constancia en su importancia relativa a lo largo del proceso sucesional para las parcelas rodeadas por pastizal continuo. Los pastizales íntegros parecen así más resistentes a la invasión, como había sido reportado para ambientes similares afectados por el fuego en Sudáfrica (Bachinger *et al.*, 2016), mientras que la fragmentación de pastizales psamófilos en el área de estudio parece aumentar su vulnerabilidad a las invasiones. Este aumento en la invasibilidad podría deberse tanto a una reducción de la resistencia de los fragmentos asociada a alteraciones previas en su composición específica, como a una mayor presión de propágulos derivada de su proximidad con la matriz forestal.

Los cambios en composición de especies a lo largo de la trayectoria sucesional también arrojan evidencias acerca del efecto de la fragmentación. Las muestras de pastizales íntegros mostraron una coincidencia marcada en las especies dominantes antes del fuego y quince meses después, como evidencia de una resiliencia que resultó mucho menos obvia en los fragmentos rodeados por la plantación forestal. Mientras que antes del evento de fuego, sólo los fragmentos pequeños mostraron una composición de especies diferente a la de los controles de pastizal continuo de superficie equivalente, un año después del fuego estas diferencias se reflejaron en todo el rango de tamaño. Este resultado tiene, al menos, dos implicancias fundamentales, por un lado refuerza las evidencias acerca del efecto de la fragmentación sobre la resiliencia del pastizal, y por otro demuestra cómo los efectos del

proceso de fragmentación que pueden pasar desapercibidos en determinados estadios sucesionales se vuelven evidentes luego de un disturbio.

La situación descrita demuestra el efecto sinérgico de los dos factores identificados como las principales fuerzas de erosión de biodiversidad: la pérdida y fragmentación de hábitats y las invasiones biológicas (Yates *et al.*, 2004; Ewers y Didham, 2006; Laurance *et al.*, 2011) en remanentes de pastizal de alto valor de conservación. Además es importante destacar la posible dinámica de retroalimentación positiva entre estos factores. Algunas de las especies invasoras registradas en este trabajo, como pinos y acacias, se asocian con cambios en la dinámica de los incendios que pueden favorecer su propia expansión (Pieterse y Cairns, 1988; Zalba *et al.*, 2008), inclinando aún más la balanza a su favor en este escenario de fragmentación y pérdida de hábitats (Grace *et al.*, 2001).

Las causas próximas de las diferencias en la composición de las comunidades vegetales en función del proceso de fragmentación y en su respuesta frente a los disturbios radican en las diferentes respuestas poblacionales de las especies que conforman el pastizal. Estas variaciones pueden fortalecer la comprensión de los procesos que subyacen al empobrecimiento biológico asociado a la fragmentación y orientar medidas de mitigación. El próximo capítulo de la tesis evalúa los efectos de la subdivisión de los pastizales sobre parámetros poblacionales de dos especies nativas del pastizal psamófilo.

## **CAPÍTULO 3.**

### **EFFECTOS DE LA FRAGMENTACIÓN SOBRE EL CRECIMIENTO Y LA REPRODUCCIÓN DE DOS ESPECIES DE PASTIZAL PSAMÓFILO**

#### **Introducción**

La mayoría de los estudios de fragmentación están enfocados en las comunidades y centrados en cambios sobre la riqueza de especies o en la abundancia de ciertas especies en particular (Debinski y Holt, 2000; Fahrig, 2003), tal como se mencionó anteriormente. Las causas próximas de estas alteraciones seguramente operen sobre niveles inferiores de organización, incluyendo genotipos, individuos y poblaciones (García, 2011), que resultan comparativamente mucho menos estudiados. El hecho de no incluir respuestas a nivel individual en estudios sobre fragmentación de ambientes naturales ha contribuido a un marco teórico más descriptivo que predictivo (Bowers y Dooley, 1999), sumado a que los efectos de la fragmentación no son iguales para todas las especies, ni siquiera para las que comparten un mismo hábitat (García, 2011). Entender cómo los individuos responden a las discontinuidades del hábitat podría proporcionar un primer paso en la evaluación a gran escala de las respuestas a la fragmentación del hábitat (Bowers *et al.*, 1996). Debinski y Holt (2000) destacan una ausencia de homogeneidad en los resultados de los estudios sobre este proceso de degradación del hábitat, fundamentalmente en aquellos que analizan la riqueza y la abundancia de especies y su relación con el tamaño de los fragmentos. Muchas de estas respuestas aparentemente contradictorias podrían explicarse detectando los factores que vuelven a ciertas especies particularmente sensibles e identificar posibles efectos sobre otros componentes de la comunidad (Ewers y Didham, 2006; García, 2011).

La fragmentación amenaza la persistencia y la supervivencia de las especies mediante la reducción del área de hábitat, el aislamiento de los fragmentos generados y la influencia proveniente de los bordes resultantes (Aizen y Feinsinger, 1994; Primack *et al.*, 2001). A través de sus componentes influye sobre la performance individual de las plantas, afectando su crecimiento y capacidad reproductiva al crear barreras para los procesos de dispersión y colonización de las poblaciones (Aguilar *et al.*, 2006; Aizen y Feinsinger, 1994), y provoca reducciones en el tamaño de las poblaciones al dividir una población extensa en dos o mas

subpoblaciones dentro de un área restringida (Andrén, 1994; Farigh, 2003). Estas poblaciones más pequeñas y aisladas resultan más vulnerables a la depresión por endogamia y a la deriva genética (Primack *et al.*, 2001; Ewers y Didham, 2006; García, 2011; Álvarez *et al.*, 2014). En este marco, los aspectos más evaluados han sido los efectos de la fragmentación sobre la fecundidad de las plantas y sobre la interacción planta-polinizador (Didham *et al.*, 1996; Honnay *et al.*, 2005). Si bien la reproducción es crucial para la persistencia a largo plazo de las poblaciones vegetales, no es el único proceso que determina su persistencia, ya que otras etapas del ciclo de vida de las plantas, tales como la dispersión y germinación de las semillas o la supervivencia y el establecimiento de las plántulas también son importantes (Aguilar *et al.*, 2006). Pese a ello, el efecto de la fragmentación sobre estos procesos ecológicos ha sido mucho menos evaluado (Benitez-Malvido, 1998; Henríquez, 2004; Aguilar *et al.*, 2006).

La heterogeneidad natural de los paisajes y de los hábitats determina las interacciones entre especies y la dinámica de las comunidades, donde parches de hábitats adecuados e inadecuados se alternan en un mosaico heterogéneo a escalas que son relevantes para la adquisición de recursos, la dispersión, la reproducción y otros componentes del fitness del individuo (Didham, 2010). Esto resulta en una adaptación de muchas especies a un cierto grado natural de fragmentación (Honnay *et al.*, 2005; Didham, 2010). Sin embargo, en paisajes alterados de forma antrópica, los seres humanos han destruido y modificado el hábitat a tasas cada vez mayores, superando la capacidad de la mayoría de las especies para adaptarse y responder a la decreciente disponibilidad y creciente irregularidad de hábitat adecuado (Lienert, 2004; Didham, 2010). Los sistemas naturales de dunas costeras de la Pampa Austral alcanzan su máxima heterogeneidad en la costa del Partido de Coronel Dorrego, donde se visualizan claramente tres franjas de dunas interrumpidas por cordones litorales y lagunas (Monserrat, 2010). Este sector de dunas bonaerenses se encuentra comparativamente mejor conservado que el resto de las áreas de pastizal psamófilo de este bioma, por lo que alberga una importante representación de la biodiversidad nativa (Kittlein, *et al.* 2004; Celsi *et al.*, 2010), pero igualmente presenta amenazas derivadas del avance de diversas formas de intervención antrópica, como ya se mencionó anteriormente.

El objetivo de este capítulo es evaluar el efecto de la fragmentación generada por la actividad forestal sobre el crecimiento y el éxito reproductivo de dos plantas nativas de pastizales psamófilos, tanto en parámetros individuales (tamaño de las plantas, producción de flores y frutos), como poblacionales (porcentaje y tiempo medio de germinación, establecimiento de plántulas y crecimiento de individuos jóvenes). Se eligieron especies perennes, arbustivas, con polinización entomófila y distintas estrategias de dispersión, presentes en fragmentos de pastizal de distinto tamaño. Las especies seleccionadas fueron *Senecio pampeanus* Cabrera (Asteraceae) y *Margyricarpus pinnatus* (Lam.) Kuntze (Rosaceae). Se postula que a medida que disminuye el área de los fragmentos de pastizal, las plantas que allí crecen mostrarán reducciones en su tamaño, en la tasa de floración y en la producción de frutos. Se propone también que las semillas recolectadas de plantas que crecen en fragmentos pequeños mostrarán menor porcentaje de germinación y establecimiento, y que su descendencia tendrá tasas de crecimiento reducidas respecto de aquellas menos afectadas por la fragmentación.

## **Materiales y Métodos**

### **Descripción de las especies**

#### ***Senecio pampeanus* Cabrera**

Es un arbusto perenne de la familia Asteraceae, de crecimiento erguido, que alcanza una altura de 40 a 100 cm. Posee tallos estriados, generalmente rojizos, con numerosas ramas en la parte superior. Las hojas, de 6 a 11 cm de largo, tienen una lámina profundamente dividida. Los capítulos son muy numerosos y se disponen en el extremo de las ramas. Las flores son dimorfas: las del margen 11-13, femeninas, con corolas amarillas liguladas; las del centro numerosas, hermafroditas, con corolas amarillas tubulosas. Los frutos son cipselas cilíndricas con pelos y papus blanco (Cabrera, 1963; Cabrera y Zardini, 1980; Figura 12). Florece en primavera. La polinización es entomófila, siendo los principales polinizadores los himenópteros, seguidos por coleópteros, dípteros y lepidópteros, sin que existan evidencias de autopolinización (Torres y Galetto, 2008). La dispersión es anemócora (Torres y Galetto, 2011). Crece en Bolivia y en Argentina, desde Jujuy hasta Río Negro. Vegeta en los suelos arenosos y salados del oeste y sur de la Provincia de Buenos Aires (Cabrera, 1963; Sanhueza

*et al.*, 2014), siendo muy frecuente en sitios bajos y húmedos (observación personal). Forma parte de la flora apícola (Faye *et al.*, 2002). Nombre común: sombra de liebre.



Figura 12. Aspecto general de un individuo de *Senecio pampeanus* (a). Se muestran en detalle las flores dispuestas en capítulos (b) y el papus de las cipselas (c).

### ***Margyricarpus pinnatus* (Lam.) Kuntze**

Se trata de un arbusto perenne de la familia Rosaceae, bajo y extendido, de hasta 40 cm de altura y un diámetro similar, ramoso, con tallos numerosos y ascendentes, ramificados desde cerca de la base y densamente hojosos. Las hojas de 10 a 20 mm de largo tienen entre 7 y 9 pares de folíolos a cada lado del raquis, y las estípulas soldadas con el pecíolo. Las flores son solitarias y hermafroditas, axilares e inconspicuas, sin corola, los estambres poseen las anteras purpúreas, el estigma del pistilo es blanquecino y laciniado. Tiene un fruto drupáceo, carnoso, de 5 a 7 cm de diámetro más o menos globoso, blanquecino con tintes purpúreos (Cabrera, 1967; Novara, 1993; Steibel y Troiani, 1999; Figura 13). Florece en primavera, con flores casmógamas y cleistógamas mezcladas. Las flores cleistógamas son semejantes a las casmógamas, pero de menor tamaño. No existe diferencia fundamental entre el tamaño del fruto de flores cleistógamas y casmógamas, excepto que los frutos de las flores cleistógamas maduran más tempranamente (Steibel y Troiani, 1999). Como en la mayoría de los géneros de Rosáceas, la polinización es entomófila (Zardini, 1973), con autopolinización en el caso de las flores cleistógamas. La dispersión de las semillas es zoócora (Novara, 1993), incluyéndose a las aves dentro de sus vectores biológicos (Bernardello *et al.*, 2006). Crece en América Austral, desde Perú hasta la Patagonia. Vegeta en suelos arenosos y pedregosos secos (Cabrera, 1967; Steibel y Troiani, 1999), no registrándose, en cambio, su presencia en sitios bajos y húmedos (observación personal). En

herboristería su infusión se emplea como diurético y en afecciones urinarias, sus frutos son comestibles (Steibel y Troiani, 1999). Nombre común: yerba de la perdiz o perilla.



Figura 13. Aspecto general de un individuo de *Margyricarpus pinnatus* (a). Se muestra en detalle la flor (b) y el fruto (c).

### Diseño del estudio y muestreo de campo

Los muestreos se llevaron a cabo dos años después de ocurrido el incendio, considerando que ese lapso permite una recuperación significativa de la vegetación (Latterra *et al.*, 2003; Wu *et al.*, 2014), especialmente bajo las condiciones de exclusión del pastoreo y precipitación normal o alta (Deák *et al.*, 2014; Wu *et al.*, 2014), que se dieron en el área de estudio en ese periodo (Figura 14). El carácter perenne de las especies seleccionadas también ayuda a su rápida recuperación (Deák *et al.*, 2014).

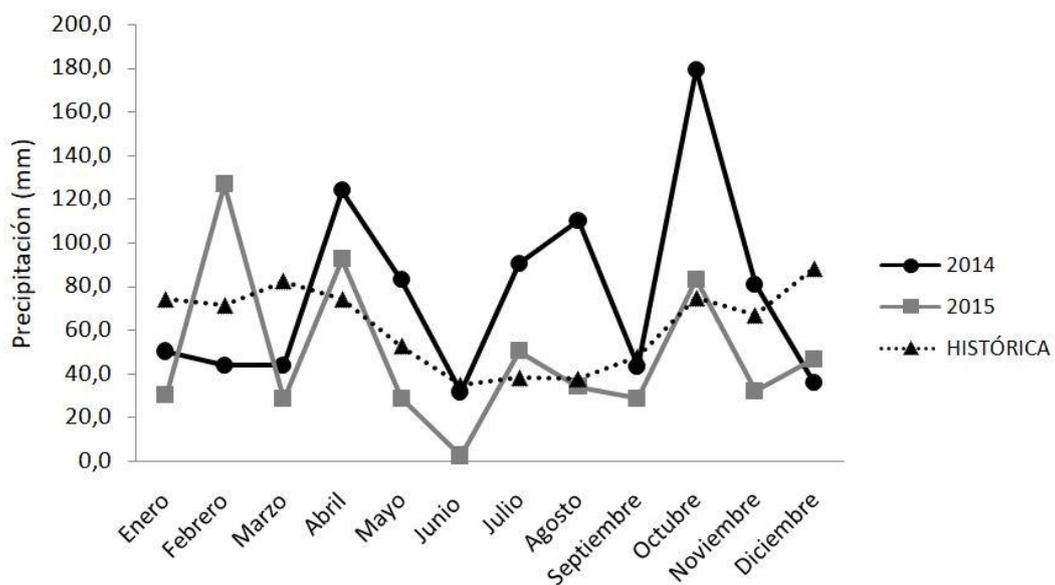


Figura 14. Valores de precipitación mensual durante los años en los cuales se desarrollaron los muestreos (2014 y 2015), comparados con los valores de precipitación mensual promedio de los últimos 50 años en Coronel Dorrego. Datos proporcionados por la Oficina de Extensión del INTA de Coronel Dorrego.

Las plantas estudiadas crecían en fragmentos de pastizal de distinto tamaño (hasta 0,1 ha, de 0,1 a 0,5 ha, de 0,5 a 1 ha y de 1 a 2,5 ha) rodeados por la forestación, y se utilizó como control un sector de pastizal continuo de 40 ha ubicado en áreas vecinas sin forestación (Bowers y Dooley, 1999). Los fragmentos fueron validados a campo, confirmando que no se hubieran producido cambios en su superficie después del fuego y que se correspondieran con las categorías de superficie definidas. Se seleccionaron al azar cinco individuos de cada especie para cada tamaño de fragmento y diez individuos de cada una en el pastizal continuo. Las plantas fueron marcadas y georreferenciadas.

Para cada una de las plantas seleccionadas de ambas especies se midieron la altura (a), el diámetro máximo (b) y el diámetro perpendicular al máximo (c), y se estimó el volumen sobre la base de una forma semi elipsoidal según la siguiente fórmula  $V = 2/3 \pi \cdot (a \cdot b \cdot c)$ .

En el mes de diciembre de 2015 se registró el número de capítulos por planta de *S. pampeanus*, asignándolos a cinco categorías: capítulos cerrados (inmaduros), capítulos floríferos (con las flores liguladas extendidas), capítulos fructíferos inmaduros (frutos aún no liberados), capítulos fructíferos maduros (frutos comenzando a liberarse) y capítulos vacíos (con la totalidad de los frutos liberados; Figura 15a-e). Para ello se realizaron conteos en tres porciones de cada planta, definidas como sectores angulares de 12°, con centro en el tallo principal del ejemplar, se calculó la media de estos valores para cada planta y se multiplicó por treinta para estimar el número de capítulos para el individuo completo. Se recolectaron tres capítulos fructíferos inmaduros por planta y se contó el número total de frutos por capítulo, registrando, además, el porcentaje de frutos fértiles, considerando como no fértiles a aquellos que se veían vacíos bajo la lupa binocular (Figura 15f).



Figura 15. Se muestran las cinco categorías definidas para evaluar el estado madurativo de los capítulos de *Senecio pampeanus*: cerrado (a), florífero (b), fructífero inmaduro (c), fructífero maduro (d) y vacío (e), y en detalle un capítulo fructífero inmaduro donde se observan las cipselas (f).

En octubre de 2015 se contó el número total de flores por planta de *M. pinnatus*. Para cada planta se realizaron tres conteos del número total de frutos (uno al inicio del período de fructificación: fines de noviembre de 2015 y dos al final del período de fructificación: mediados de marzo y mediados de abril de 2016). Al inicio de la fructificación se

recolectaron 60 frutos provenientes de no menos de tres plantas para cada tamaño de fragmento y para el área control de pastizal continuo.

## **Ensayos de laboratorio**

### **Germinación de semillas en condiciones controladas**

Las cipselas de *S. pampeanus* fueron almacenadas en bolsas de papel a temperatura ambiente y mantenidas en oscuridad por 90 días hasta el comienzo de los experimentos. Siguiendo a Funes y colaboradores (2009), no se las sometió a ningún tratamiento de escarificación.

Para favorecer la germinación de las semillas de *M. pinnatus* se eliminó totalmente la pulpa a los frutos (Amodeo, 2014). Se midieron la longitud (a), diámetro máximo (b) y diámetro perpendicular al máximo (c) de las semillas limpias, y se calculó el volumen considerando una forma elipsoidal, según la fórmula:  $\frac{4}{3} \pi(a*b*c)$ , y fueron almacenadas en bolsas de papel en un ambiente seco y al resguardo de la luz durante 40 días. Las semillas del género *Margyricarpus* presentan dormición fisiológica que se rompe por estratificación en frío (Baskin y Baskin, 2001). Siguiendo a Amodeo (2014) las semillas fueron sumergidas en agua durante 24 horas para mejorar su respuesta a la estratificación, luego se las llevó al frío en un sustrato de arena humedecida en proporción 1:3 (semillas:arena), separando las semillas provenientes de cada tratamiento en bolsas de tela dentro de un contenedor lleno de arena que fue humedecida regularmente. Se las mantuvo a temperatura constante de 4-6°C durante 35 días, en base a información reportada en la literatura para otras especies de la familia Rosaceae (Marticorena y Cavieres, 2000).

Los ensayos de germinación en laboratorio fueron realizados en cámara con las siguientes condiciones: temperatura constante 20°C (Funes *et al.*, 2009; Nuciari, 2012) y luz permanente. Previo a la siembra, se aplicó fungicida en polvo sobre las semillas. Se utilizaron cajas de Petri de poliestireno, dentro de las cuales se ubicó un disco de algodón humedecido de aproximadamente 5 mm de espesor cubierto por papel de filtro. Se sembraron diez semillas por caja, definiéndose seis replicas por tratamiento. Se aplicó riego con agua destilada, manteniendo hidratado el sustrato, pero sin encharcar la superficie. Los conteos se realizaron cada dos a tres días y se consideró que la germinación ocurría cuando la

radícula emergía al menos 1 mm de la semilla (Figuras 16). El tiempo medio de germinación (TMG) se calculó de acuerdo a Nakagawa (1999):

$$TMG = \frac{\sum C_i * T_i}{\sum C_i}$$

donde  $C_i$  representa el número de semillas germinadas por día y  $T_i$  número de días transcurridos desde el inicio del ensayo en que germinan  $C_i$  semillas.

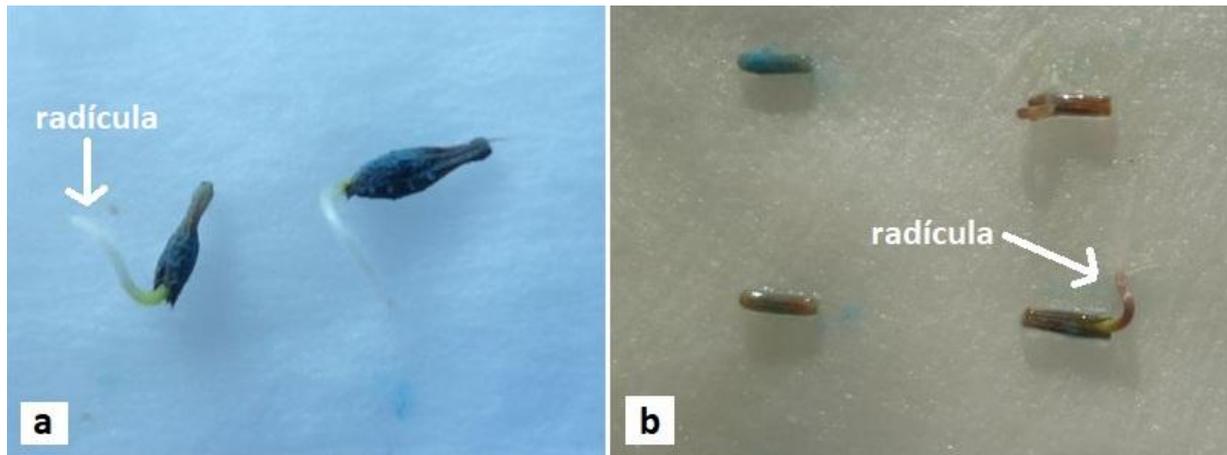


Figura 16. Se muestran en detalle semillas germinadas de *Margyricarpus pinnatus* (a) y de *Senecio pampeanus* (b) durante el ensayo de germinación.

#### **Establecimiento de plántulas y crecimiento de individuos jóvenes de *Margyricarpus pinnatus* en condiciones seminaturales**

Luego de la germinación, cada plántula fue trasplantada a bandejas de germinación de poliestireno con cavidades individuales de 51 ml conteniendo suelo (una bandeja por tratamiento). Las bandejas se mantuvieron en invernadero, se regaron y se controlaron diariamente, registrándose el número de plántulas establecidas y el tiempo de establecimiento, y el crecimiento de las plantas durante el primer mes de vida a través de la medición de la altura y del conteo del número de hojas (Figura 17).

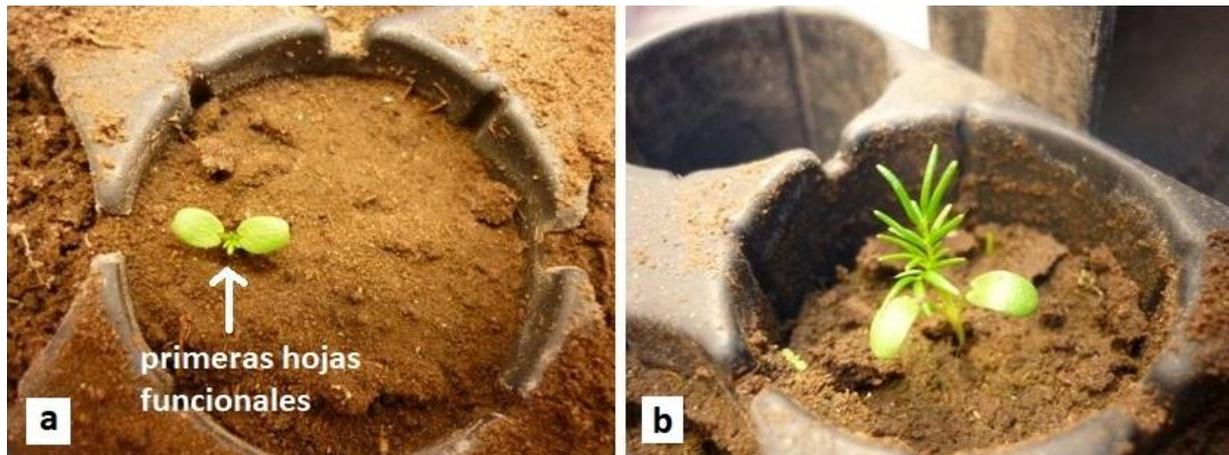


Figura 17. Se muestran en detalle el final del estadio de plántula (a) y una planta de un mes de vida (b) de *Margyricarpus pinnatus* durante el experimento en invernadero.

## Análisis de datos

### *Senecio pampeanus*

Para evaluar posibles diferencias en las variables individuales y poblacionales medidas entre tratamientos (distintos tamaños de fragmentos de pastizal y pastizal continuo) se utilizó ANOVA de una vía cuando se cumplían los supuestos de homocedasticidad y normalidad (número total de frutos, porcentaje de frutos fértiles y tiempo medio de germinación). En los casos que resultó necesario, para corregir la falta de normalidad los datos fueron transformados (raíz cuadrada para el número de capítulos). Cuando no se observaron mejoras a pesar de la transformación, y en aquellos casos en los que tampoco se cumplía el supuesto de homocedasticidad, se aplicó el test de Kruskal-Wallis con los datos originales (tamaño de la planta y porcentaje de germinación; Zar, 1996). Cuando el análisis de varianza resultó significativo, se aplicó el test LSD de Fisher para determinar cuáles de los tratamientos diferían entre sí respecto a las variables analizadas (García Leal y Lara Porras, 1998).

Se utilizaron tablas de contingencia para comparar el estado madurativo de los capítulos en plantas creciendo en fragmentos de pastizal de distinto tamaño y en el pastizal continuo.

### ***Margyricarpus pinnatus***

Para evaluar posibles diferencias en parámetros individuales y poblacionales entre tratamientos se siguió el análisis detallado más arriba para *S. pampeanus*. Se aplicó ANOVA de una vía para tiempo medio de germinación, número de plántulas establecidas y altura de las plantas de un mes de vida, y el test de Kruskal-Wallis para número de flores, tamaño de semilla y porcentaje de germinación. Los datos sobre tamaño de la planta y tiempo de establecimiento de las plántulas fueron transformados al logaritmo natural, para número de frutos y número de hojas de las plantas de un mes de vida se utilizó raíz cuadrada. Cuando la influencia del tamaño de la unidad de muestreo resultó significativa, también se aplicó el test LSD de Fisher. Los datos sobre número de flores utilizados fueron los registrados en octubre de 2015, para número de frutos se emplearon los datos del muestreo en el cual se registró el pico de fructificación para cada tratamiento (fines de noviembre 2015 para 0,1 y 2,5 ha; mediados de marzo 2016 para continuo; mediados de abril 2016 para 0,5 y 1 ha).

Todos los análisis y los gráficos se realizaron utilizando los paquetes estadísticos Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2008) y XLSTAT (versiones 5.7.2 y 2018.2.50198).

## **Resultados**

### ***Senecio pampeanus***

La variación de superficie influyó en el número de capítulos por planta ( $F = 3,60$ ,  $P = 0,0190$ ) y en el número de frutos por capítulo ( $F = 5,63$ ,  $P = 0,0026$ ). Las plantas que crecían en fragmentos de pastizal de menor superficie (0,1 ha) presentaron menor número de capítulos y menor número de frutos por capítulo, respecto a las del pastizal continuo y a las de los fragmentos mayores (Figura 18). No se detectaron variaciones en el tamaño de las plantas y en el porcentaje de frutos fértiles por capítulo entre las situaciones estudiadas ( $H = 3,40$ ,  $P = 0,4934$ ;  $F = 0,96$ ,  $P = 0,4488$ , respectivamente).

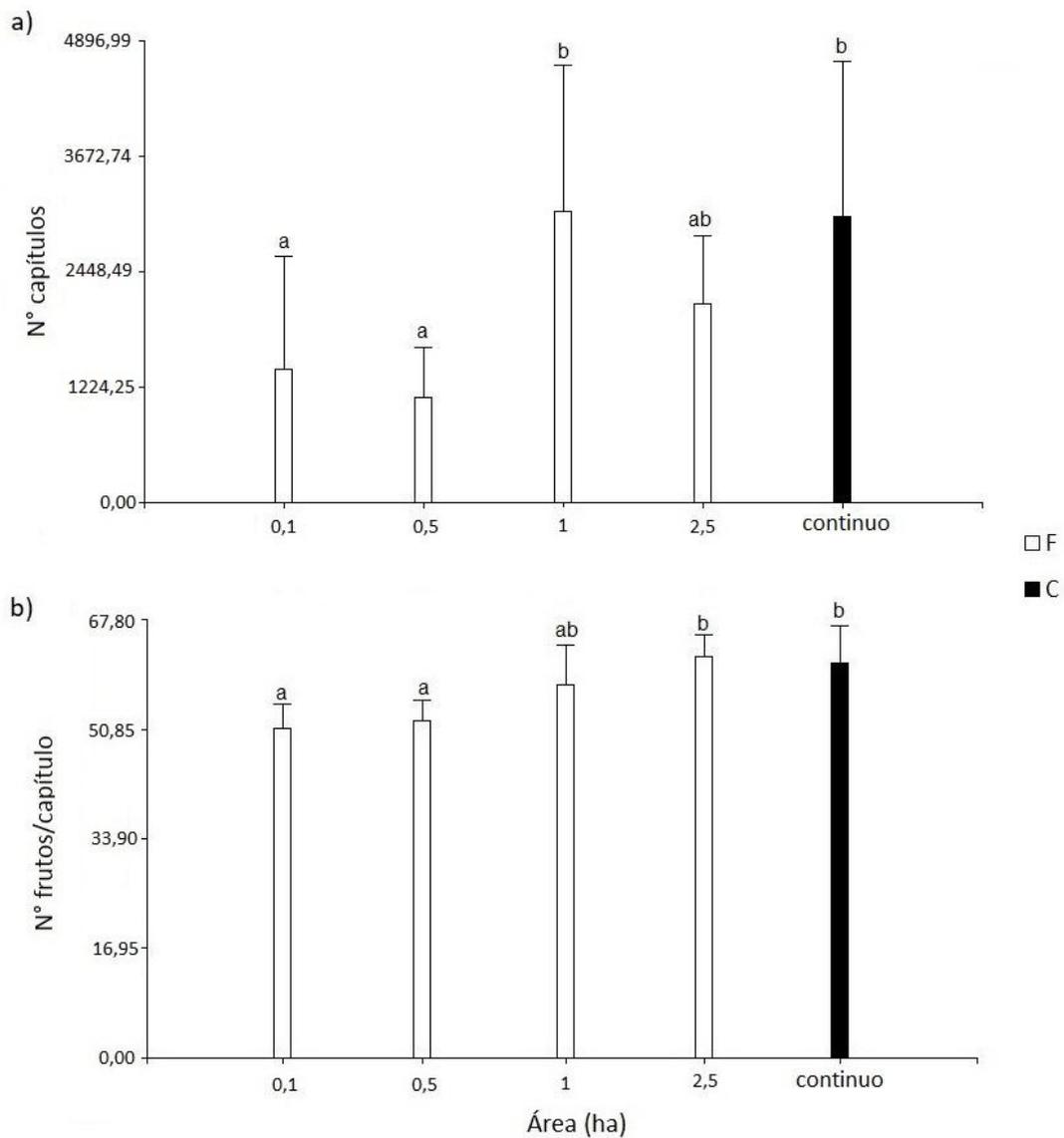


Figura 18. Comparación entre el número de capítulos (a) y el número de frutos por capítulo (b) de individuos de *Senecio pampeanus* creciendo en fragmentos de pastizal de distinto tamaño rodeados por una plantación de *Pinus pinaster* (F) y en el pastizal continuo (C), en dunas costeras del sudoeste de la provincia de Buenos Aires. Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ), las barras representan el error estándar.

El estado madurativo de los capítulos resultó influenciado por el área ( $\chi^2 = 448,414$ ,  $P < 0,0001$ ). Se observó un retraso en la maduración de los capítulos en los ambientes fragmentados: mientras que en el mes de diciembre las plantas del pastizal continuo presentaban un porcentaje alto de capítulos fructíferos y ya había capítulos con la totalidad de sus frutos liberados, los individuos del pastizal fragmentado exhibían aún un porcentaje

considerable de capítulos floríferos y un número variable de capítulos cerrados, sin madurar (Figura 19).

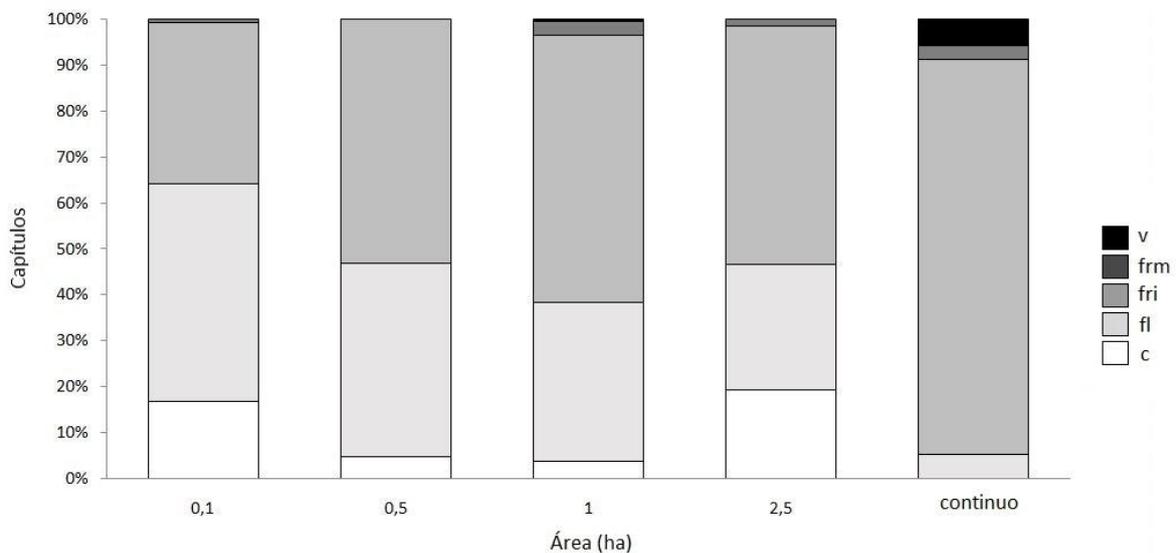


Figura 19. Porcentaje de capítulos cerrados (c), floríferos (fl), fructíferos inmaduros (fri), fructíferos maduros (frm) y vacíos (v), de individuos de *Senecio pampeanus* creciendo en fragmentos de pastizal de distinto tamaño rodeados por una plantación de *Pinus pinaster* y en el pastizal continuo, en dunas costeras del sudoeste de la provincia de Buenos Aires durante el mes de diciembre de 2015.

La variación de la superficie influyó en el porcentaje de germinación (PG,  $H = 9,85$ ,  $P = 0,0346$ ). Las semillas provenientes de plantas que crecían en el pastizal continuo presentaron el mayor porcentaje de germinación (75%), diferenciándose estadísticamente sólo de aquellas que provenían de plantas de fragmentos de 1 ha, las cuales tuvieron el menor porcentaje de germinación (52%, Figura 20a). El área también influyó sobre el tiempo medio de germinación (TMG,  $F = 13,25$ ,  $P < 0,0001$ ). Las semillas provenientes del pastizal continuo y de fragmentos mayores (2,5 ha) presentaron menor tiempo medio de germinación respecto de las que provenían de los demás tamaños de fragmentos analizados (10 y 15 días, respectivamente; Figura 20b).

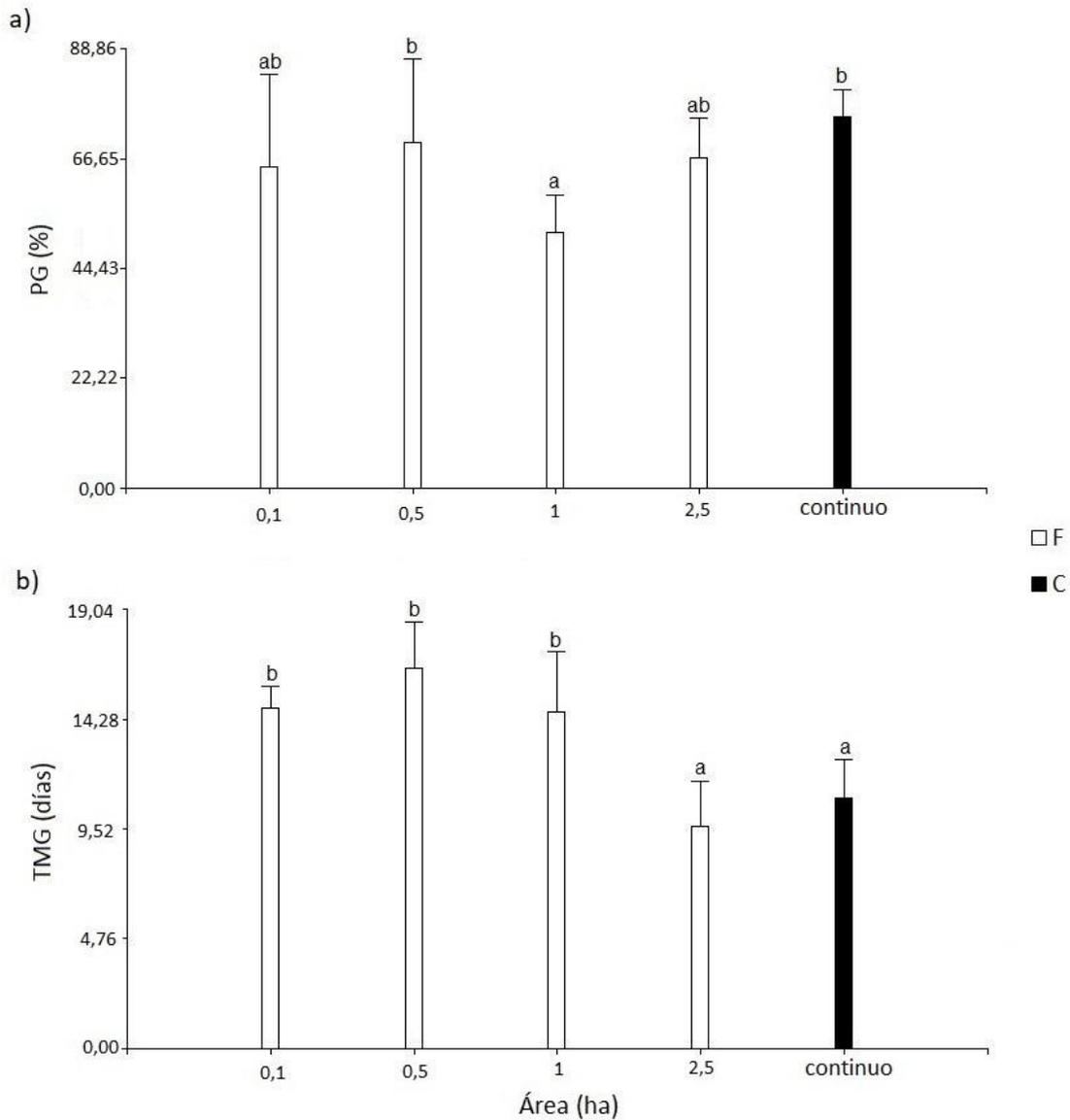


Figura 20. Comparación entre el poder germinativo (a) y el tiempo medio de germinación (b) de semillas provenientes de individuos de *Senecio pampeanus* creciendo en fragmentos de pastizal de distinto tamaño rodeados por una plantación de *Pinus pinaster* (F) y en el pastizal continuo (C), en dunas costeras del sudoeste de la provincia de Buenos Aires. Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ), las barras representan el error estándar.

### ***Margyricarpus pinnatus***

No se detectaron diferencias significativas entre los tratamientos respecto al número de flores, número de frutos y al tamaño de la planta ( $H = 3,22$ ,  $P = 0,5209$ ;  $F = 0,60$ ,  $P = 0,6688$  y  $F = 0,16$ ,  $P = 0,9566$ , respectivamente).

No se hallaron diferencias en el tamaño de las semillas y en el porcentaje de germinación ( $H = 4,42$ ,  $P = 0,3443$  y  $H = 8,76$ ,  $P = 0,0585$ , respectivamente), pero sí se observó una influencia del área sobre la velocidad de germinación ( $F = 3,04$ ,  $P = 0,0361$ ). Las semillas provenientes de fragmentos menores (0,1 ha) presentaron mayor tiempo medio de germinación respecto de las que provenían de los demás tamaños de fragmentos y del pastizal continuo (28 y 19 días respectivamente; Figura 21).

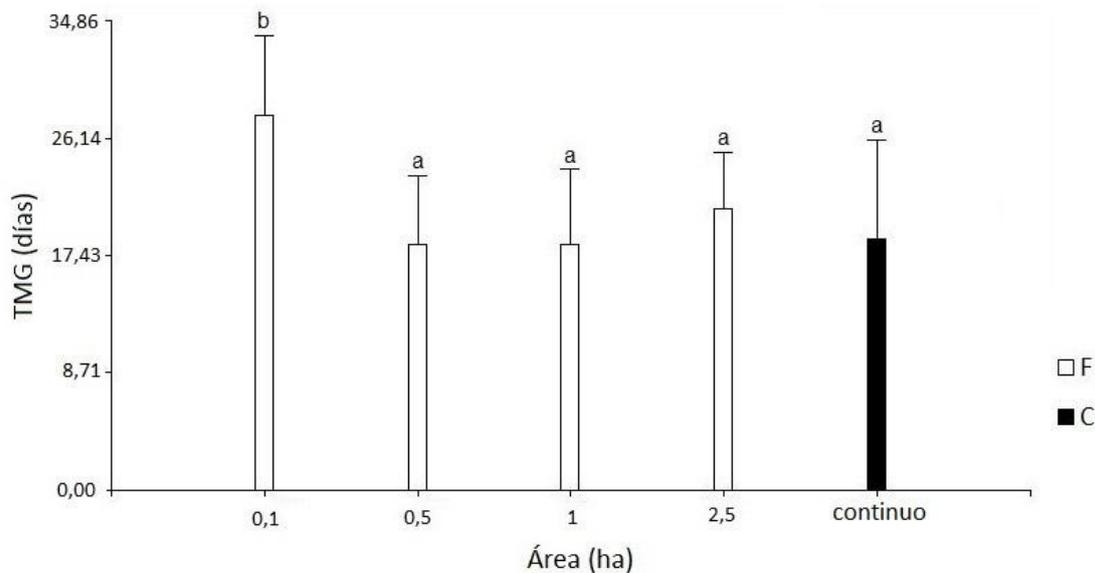


Figura 21. Comparación entre el tiempo medio de germinación (TMG) de semillas provenientes de individuos de *Margyricarpus pinnatus* creciendo en fragmentos de pastizal de distinto tamaño rodeados por una plantación de *Pinus pinaster* (F) y del pastizal continuo (C), en dunas costeras del sudoeste de la provincia de Buenos Aires. Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ), las barras representan el error estándar.

La influencia de la superficie de las áreas en que crecían las plantas madre se extendió en la fase de establecimiento de las plántulas. Las plántulas desarrolladas a partir de semillas provenientes de los fragmentos menores se establecieron en menor número y tardaron más tiempo en hacerlo, respecto a las del pastizal continuo ( $F = 2,73$ ,  $P = 0,05$  y  $F = 3,94$ ,  $P = 0,0049$ , respectivamente; Figura 22). También se detectó un efecto del área en la fase de crecimiento de las plantas de un mes de vida, aquellas que provenían de semillas de fragmentos pequeños alcanzaron menor altura que las que descendían de plantas del

pastizal continuo ( $F = 5,53$ ,  $P = 0,0004$ ; Figura 23), no hallándose diferencias en el número de hojas ( $F = 1,89$ ,  $P = 0,11$ ).

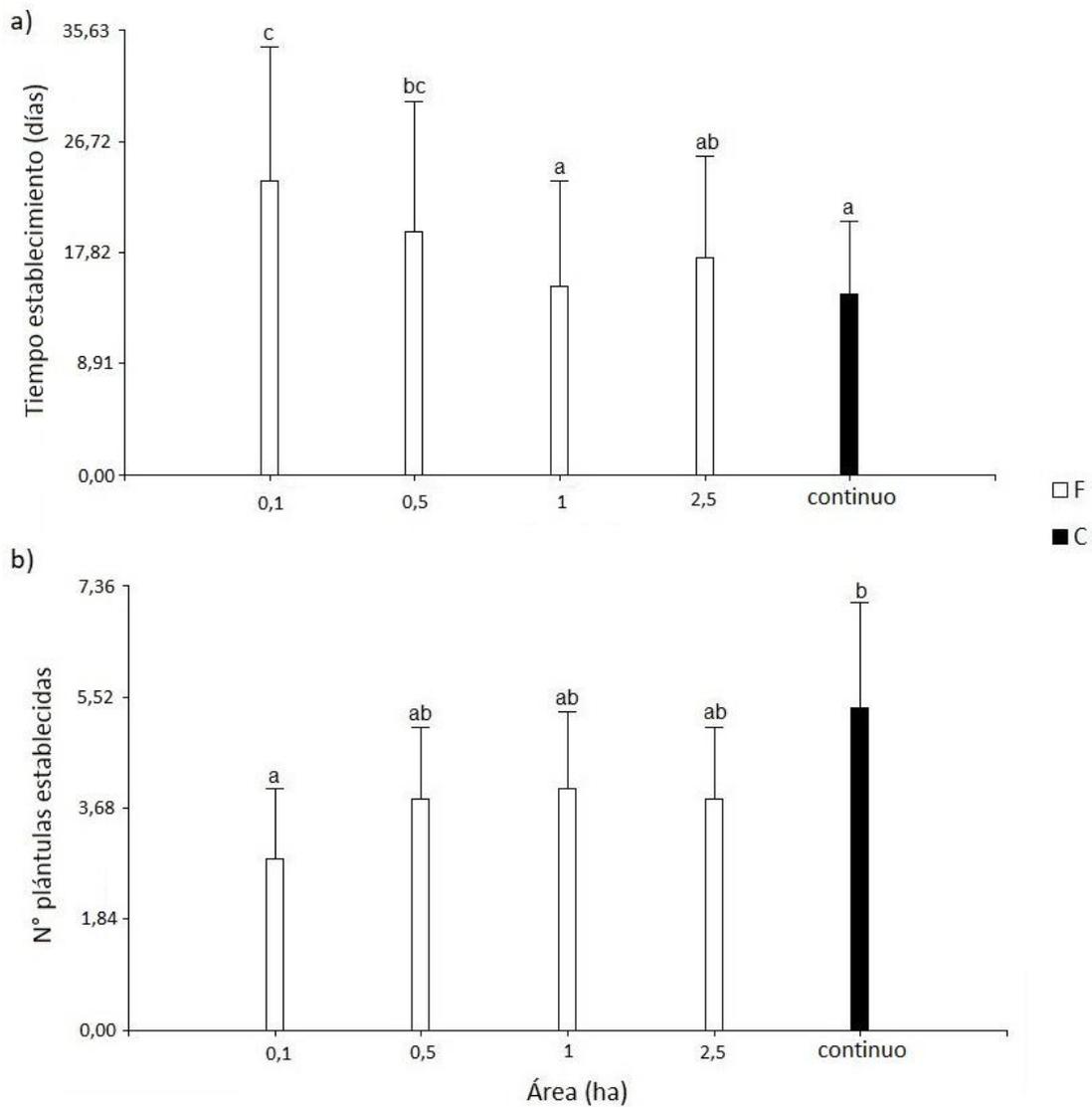


Figura 22. Comparación entre el tiempo de establecimiento (a) y el número de plántulas establecidas (b) desarrolladas a partir de semillas provenientes de individuos de *Margyricarpus pinnatus* creciendo en fragmentos de pastizal de distinto tamaño rodeados por una plantación de *Pinus pinaster* (F) y del pastizal continuo (C), en dunas costeras del sudoeste de la provincia de Buenos Aires. Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ), las barras representan el error estándar.

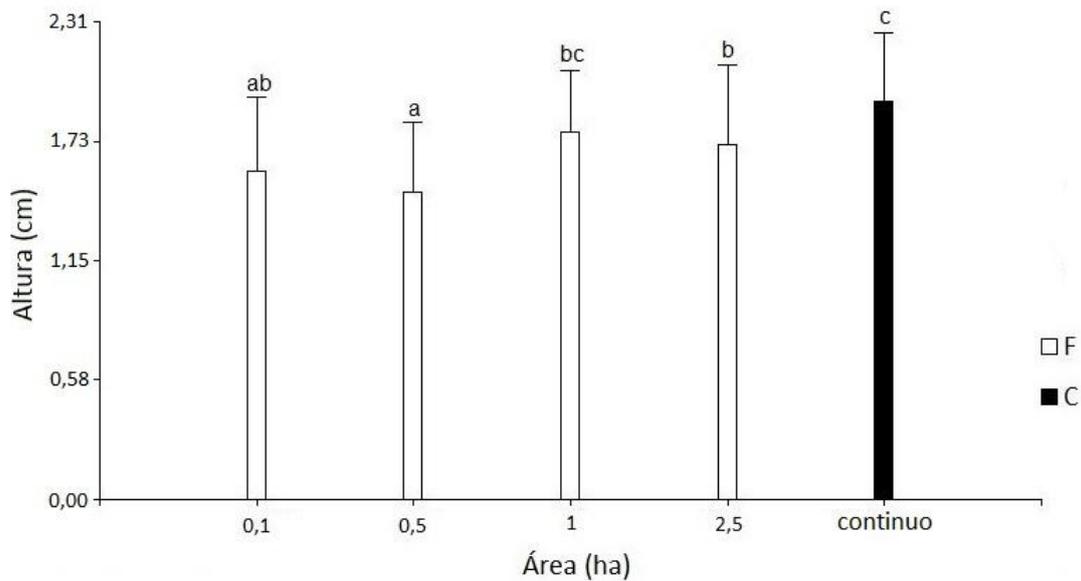


Figura 23. Comparación entre la altura de plantas de un mes de vida desarrolladas a partir de semillas provenientes de individuos de *Margyricarpus pinnatus* creciendo en fragmentos de pastizal de distinto tamaño rodeados por una plantación de *Pinus pinaster* (F) y del pastizal continuo (C), en dunas costeras del sudoeste de la provincia de Buenos Aires. Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ), las barras representan el error estándar.

## Discusión

Como consecuencia de distintas actividades antrópicas, el hábitat de las poblaciones vegetales se reduce y aísla, perjudicando la persistencia de las especies (Saunders *et al.*, 1991). En el caso de las plantas con flor, este proceso de fragmentación del hábitat, a través de la reducción del área de hábitat original, la discontinuidad, y el aumento de la proporción de borde, puede modificar las condiciones abióticas así como distintos factores bióticos (Aizen y Feinsinger, 1994; Primack *et al.*, 2001; Stevenson y Rodríguez, 2008), afectando aspectos vegetativos (Hooftman *et al.*, 2003) y del éxito reproductivo (Aizen *et al.*, 2002). Estos efectos tienen implicaciones demográficas y genéticas que determinan la aptitud de la descendencia y la viabilidad a largo plazo de las poblaciones de plantas en sistemas fragmentados (Ashworth y Martí, 2011; Nora *et al.*, 2011). En esta tesis pudieron observarse distintos efectos de la fragmentación de los ambientes naturales sobre aspectos reproductivos y sobre la descendencia de las plantas con flor que pueden ayudar a

comprender los mecanismos por los cuales la subdivisión de los ambientes naturales afecta la persistencia de las poblaciones y la estructura de las comunidades.

Los cambios en el paisaje generados por la fragmentación afectan condiciones abióticas tales como la luminosidad, la temperatura, el viento y la humedad (Aizen y Feinsinger, 1994; Primack *et al.*, 2001; Ashworth y Martí, 2011). Estos efectos son más fuertes cuanto mayor es el contraste entre la matriz de hábitat modificado y los remanentes de vegetación original (Ewers y Didham, 2006; Santos y Tellería, 2006), como es el caso de este estudio, con fragmentos de pastizal rodeados por una plantación de pinos. Se podría esperar que la matriz forestal altere las condiciones microclimáticas de los fragmentos de pastizal a los que rodea, produciendo, por ejemplo, una disminución de la luminosidad y la temperatura, con el consiguiente aumento de la humedad del suelo, y la disminución de la exposición al viento. En fragmentos pequeños estos efectos modificarían las condiciones ambientales de todo el remanente de pastizal, afectando particularmente a aquellas especies que tengan necesidades abióticas más o menos estrictas (Santos y Tellería, 2006). En particular, la actividad reproductiva de las plantas sería afectada por los cambios microclimáticos inducidos por la fragmentación (Aizen y Feinsinger, 1994). La modificación de los procesos ambientales podría alterar la fenología de las plantas al influir en la época del año en que se produce la floración (Inouye *et al.*, 2003; López *et al.*, 2018), y una floración tardía podría demorar la maduración de frutos y semillas (Cleland *et al.*, 2007). En el caso de *S. pampeanus* se observó un retraso en la maduración de los capítulos en los ambientes fragmentados: mientras que al final de la primavera las plantas del pastizal continuo presentaban un porcentaje alto de capítulos fructíferos y ya había capítulos con la totalidad de sus frutos liberados, los individuos del pastizal fragmentado contaban con un porcentaje considerable de capítulos floríferos y aún exhibían capítulos cerrados, sin madurar.

Además de la diferencia observada en la maduración de los capítulos, en comparación con las plantas del pastizal continuo y con las de los fragmentos mayores (2,5 ha), los individuos que crecían en los fragmentos pequeños (0,1 y 0,5 ha) presentaron menor número de capítulos y menor número de frutos por capítulo. *S. pampeanus* es una especie que no produce semillas en ausencia de visitantes florales (Torres y Galetto, 2008), y esta reducción en la producción de frutos y semillas en los fragmentos de menor tamaño podría ser

consecuencia de tasas de visitas más bajas, indicativas de una limitación de los polinizadores (Goverde *et al.*, 2002; Galetto *et al.*, 2007). Distintos estudios documentan una disminución en la riqueza de insectos polinizadores y en la fructificación de las plantas al comparar ambientes continuos con fragmentos pequeños (Aizen y Feinsinger, 1994; Morgan, 1999; Aguilar *et al.*, 2006; García y Chacoff, 2007; Rosch *et al.*, 2013; Álvarez *et al.*, 2014). El reemplazo de la vegetación herbácea por la matriz de árboles que se estudia en esta tesis podría crear barreras para los insectos limitando así la polinización y como consecuencia afectando la reproducción de las plantas, como ha sido observado en otros estudios enfocados en límites bosque-pastizal (Spector y Ayzama, 2003; Matter *et al.*, 2004; Cant *et al.*, 2005). Complementariamente, los fragmentos pequeños podrían no contener poblaciones ecológicamente efectivas de polinizadores por efecto de la propia superficie.

En el caso de *M. pinnatus* no se observó una diferencia en la producción de flores y de frutos entre individuos creciendo en fragmentos de pastizal de distinto tamaño y en el pastizal continuo. Al tratarse de una planta que posee tanto flores que requieren de polinizadores (casmógamas) como flores que son capaces de autofecundarse (cleistógamas) (Steibel y Troiani, 1999), ante la disminución en la abundancia de polinizadores, el número elevado de frutos en las plantas que crecían en fragmentos pequeños pudo deberse a una mayor proporción de frutos de flores cleistógamas, ya que la probabilidad de autopolinización dentro de las flores puede aumentar en poblaciones pequeñas (Lienert, 2004).

Como se ha mencionado a lo largo de esta tesis, la fragmentación, a través de la reducción del tamaño de los remanentes de vegetación original, el aislamiento y el efecto borde puede conducir a la disminución de la polinización, la frugivoría y el reclutamiento de plántulas (Lord y Norton, 1990; García y Chacoff, 2006). Sin embargo, es probable que las plantas que difieren en requisitos de hábitat y en su biología respondan de distinta manera a la fragmentación del hábitat (Heinken y Weber, 2013). Así, los efectos más marcados del tamaño del fragmento observados para *S. pampeanus* en esta tesis apoyan la idea de que las especies con capacidad de autofecundarse podrían resultar menos afectadas por la fragmentación del hábitat que aquellas que no se reproducen en ausencia de visitantes florales (Aguilar *et al.*, 2006; Marini *et al.*, 2012; Hooftman *et al.*, 2013).

Además de comprometer la polinización, en fragmentos pequeños la matriz forestal también podría actuar como barrera para la dispersión, disminuyendo el rango de distancia de la dispersión anemócora de las semillas de *Senecio pampeanus* (Soons y Heil, 2002) o la abundancia de las aves dispersoras de los frutos de *M. pinnatus* (Rey y Alcántara, 2014), con consecuencias sobre otras etapas del ciclo de vida de las plantas (Galetto *et al.*, 2007). Una menor tasa de extracción de frutos en fragmentos pequeños también podría explicar la falta de efecto de la fragmentación sobre el número de frutos que se observa para *M. pinnatus* en esta tesis, con números elevados en los parches pequeños simplemente en respuesta a la reducción en su consumo, un fenómeno que ya ha sido descrito para fragmentos de pastizal rodeados por una matriz forestal (Cintra *et al.*, 2013; Rey y Alcántara, 2014; Pretelli *et al.*, 2018).

Una menor capacidad de dispersión probablemente haría que estas poblaciones pequeñas y aisladas resultaran más propensas a experimentar depresión por endogamia, disminuyendo la aptitud de la progenie como consecuencia de la autofertilización o fertilización entre plantas genéticamente emparentadas, e induciendo a que las plantas produzcan semillas de menor calidad (Menges, 1991; Soons y Heil, 2002; Henríquez, 2004; Honnay y Jacquemyn, 2007; Martí y Ashworth, 2009; Nora *et al.*, 2011; Hooftman *et al.*, 2013; Álvarez *et al.*, 2014). Las semillas de las especies evaluadas en esta tesis no mostraron reducciones en el porcentaje de germinación en condiciones de fragmentación, y en el caso de *M. pinnatus*, tampoco se registraron diferencias en el tamaño de las semillas de plantas creciendo en fragmentos de distinta superficie o en el área de pastizal continuo. Sin embargo, sí se observó que, para ambas especies, las semillas que provenían de los fragmentos menores tardaban más tiempo en germinar. Esta germinación tardía representaría una desventaja para el establecimiento de plántulas en sistemas donde la competencia es importante (Henríquez, 2004). La menor aptitud de la progenie podría ser consecuencia del aislamiento de la población, pero también de las condiciones abióticas adversas que prevalecen en los fragmentos pequeños rodeados por la matriz forestal (McGarigal y Cushman, 2002), que resultarían en una menor disponibilidad de nutrientes para el desarrollo de las semillas en la planta madre (Soons y Heil, 2002; Ashworth y Martí, 2011). Estos efectos maternos son el resultado de complejas interacciones que involucran propiedades genéticas maternas y características del ambiente donde crece la planta madre, y pueden tener una influencia

importante en los primeros rasgos de aptitud de la descendencia (Roach y Wulff, 1987; Ashworth y Martí, 2011). Es interesante notar que, aún cuando se las cultivó bajo idénticas condiciones ambientales, las plántulas desarrolladas a partir de semillas que provenían de fragmentos pequeños (0,1 ha) tardaron más tiempo en establecerse y lo hicieron en menor número respecto a las provenientes del pastizal continuo, mientras que las plantas jóvenes alcanzaron menor altura. Estos resultados evidenciarían que la fragmentación afecta el fitness individual al disminuir las probabilidades de reclutamiento de las plántulas y la capacidad competitiva de los individuos jóvenes, lo cual podría comprometer la viabilidad a largo plazo de la población (Henríquez, 2004; Aguilar *et al.*, 2006; Bouroncle Seoane, 2008), ya que los estadios juveniles son los más vulnerables y cruciales para el establecimiento y sobrevivencia de las poblaciones vegetales (Padilla Ruíz, 2008). Esto último es consistente con los resultados obtenidos en el capítulo 1 de esta tesis: *M. pinnatus* fue abundante en los controles de pastizal continuo pero resultó extremadamente escaso o incluso estuvo ausente en los fragmentos de menor superficie.

Los resultados obtenidos en este capítulo revelan posibles causas próximas de los cambios en la composición de las comunidades en ambientes fragmentados, aportan indicios acerca de posibles causas últimas de esas diferencias y permiten plantear hipótesis causales relacionadas con cambios en factores físicos y biológicos asociados. Encontrar patrones de respuesta de especies particulares a los efectos de la fragmentación permite identificar los procesos ecológicos más susceptibles a este proceso de degradación del hábitat (Aguilar *et al.*, 2006; Didham, 2010) y este tipo de información resulta importante para la conservación.

## CONCLUSIONES GENERALES

De acuerdo con los resultados obtenidos en esta tesis, se destacan una serie de conclusiones que pueden contribuir a una mejor comprensión de los efectos actuales y potenciales de la fragmentación de hábitats y de sus causas, en particular para los escenarios cada vez más extendidos pero muy poco estudiados de fragmentación de praderas por plantaciones forestales.

La riqueza de especies por sí sola puede confundir los efectos de la fragmentación, los efectos de este proceso son mayores cuanto más pequeños son los fragmentos, y el número de especies en sistemas fragmentados puede mantenerse en niveles elevados o incluso aumentar respecto al de áreas continuas por la presencia de especies exóticas o nativas oportunistas, a veces a expensas de la retracción de taxones vulnerables.

La composición específica resulta un indicador más preciso de las alteraciones asociadas a la fragmentación del hábitat en comparación con los cambios en la riqueza de especies, y permite plantear hipótesis acerca de factores particulares que podrían explicar la presencia o abundancia de determinados taxones.

Los efectos del proceso de fragmentación que pueden pasar desapercibidos en determinados estadios sucesionales se vuelven evidentes luego de un disturbio.

Las perturbaciones externas, naturales o antrópicas, amplifican los efectos de la discontinuidad del hábitat, y esta sinergia transforma a la fragmentación en un proceso potenciador de otras fuerzas de pérdida de biodiversidad, como las invasiones biológicas. En particular, la recuperación de pastizales psamófilos luego de un fuego varía según formen parte de un área continua o se encuentren inmersos en una matriz forestal, y de acuerdo al tamaño de los fragmentos.

La fragmentación afecta de forma diferencial a las especies, las que responden de distinta manera de acuerdo a sus características biológicas. Incorporar a los estudios sobre fragmentación especies con rasgos de vida contrastantes puede ayudar a revelar qué procesos ecológicos están siendo afectados, a seleccionar especies indicadoras de impacto y a emprender eventuales acciones de mitigación.

Evaluar simultáneamente los efectos de la fragmentación sobre distintos niveles de organización biológica permite comprender cuáles son los procesos afectados y las causas subyacentes. Este tipo de información brinda la posibilidad de predecir las respuestas de las especies en otros ecosistemas fragmentados, y resulta importante para la conservación y el manejo de la biodiversidad en el escenario actual en el cual su pérdida por actividades humanas está alcanzado niveles sin precedentes en la historia.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar R., L. Ashworth, L. Galetto y M. Aizen. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*, 9: 968-980.
- Aizen M.A. y P. Feinsinger. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology*, 75: 330-351.
- Aizen M.A., D.P. Vázquez y C. Smith-Ramirez. 2002. Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de Sudamérica austral. *Revista Chilena Historia Natural*, 75: 79-97.
- Álvarez A., M.A Pérez y E. Cuevas. 2014. Efecto de la fragmentación del hábitat en el éxito reproductivo de *Fuchsia parviflora*, una especie dioica. *Biológicas*, 16 (1): 30-32.
- Amodeo M.R. 2014. Dispersión del cerezo de Santa Lucía (*Prunus mahaleb*) en pastizales naturales del sur de la Provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Amodeo M.R., B. Vázquez y S.M. Zalba. 2017. Generalist dispersers promote germination of an alien fleshy-fruited tree invading natural grasslands. *PLoS ONE*, 12: e0172423.
- Andrén H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, 71: 355-366.
- Anton A.M., F.O. Zuloaga y Z. Rúgolo (eds.). 2012. *Flora Argentina: flora vascular de la República Argentina*. Gráficamente Ediciones, Córdoba, Argentina.
- Ashworth L. y M.L. Martí. 2011. Forest fragmentation and seed germination of native species from the Chaco Serrano forest. *BIOTROPICA*, 43 (4): 496-503.
- Azpiroz A.B., J.P. Isacch, R.A. Dias, A.S. Di Giacomo, C. Suertegaray Fontana y C. Morales Palarea. 2012. Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: a review. *Journal of Field Ornithology*, 83 (3): 217-246.
- Bachinger L.M., L.R. Brown y M.W. van Rooyen. 2016. The effects of fire-breaks on plant diversity and species composition in the grasslands of the Loskop Dam Nature Reserve, South Africa. *African Journal of Range & Forage Science*, 2016: 1-12.

- Baldi G., J.P. Guerschman y J.M. Paruelo. 2006. Characterizing fragmentation in temperate South America grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 116: 197-208.
- Barnes A.D., R.M. Emberson, H.M. Chapman, F. Krell y R.K. Didham. 2014. Matrix habitat restoration alters dung beetle species responses across tropical forest edges. *Biological Conservation*, 170: 28-37.
- Baskin C.C.A. y J.M.A Baskin. 2001. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press Inc., San Diego, USA.
- Begon M., C.R. Townsend y J.L. Harper. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Fourth edition. Oxford : Blackwell science.
- Benitez-Malvido J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a Tropical Rain Forest. *Conservation Biology*, 12 (2): 380-389.
- Bernardello G., G.J. Anderson, T.F. Stuessy y D.J. Crawford. 2006. The angiosperm flora of the Archipelago Juan Fernandez (Chile): Origin and dispersal. *Canadian Journal of Botany*, 84: 1266-1281.
- Bieringer G., K.P Zulka, N. Milasowszky y N. Sauberer. 2013. Edge effect of a pine plantation reduces dry grassland invertebrate species richness. *Biodiversity and Conservation*, 22: 2269-2283.
- Bilenca D., M. Codesido, C.M. Gonzalez Fischer y L.C. Pérez Carusi. 2009. Impactos de la actividad agropecuaria sobre la biodiversidad en la ecorregión pampeana. Ediciones INTA, Buenos Aires.
- Bilenca D. y F. Miñarro. 2004. Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal (AVPs) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Bouroncle Seoane C. 2008. Efectos de la fragmentación en la ecología reproductiva de especies y grupos funcionales del bosque húmedo tropical de la zona atlántica de Costa Rica. *Magister Scientiae*, Turrialba, Costa Rica.
- Bowers M.A. y J.L. Dooley. 1999. A controlled, hierarchical study of habitat fragmentation: responses at the individual, patch, and landscape scale. *Landscape Ecology*, 14: 381-389.

- Bowers M.A., S.F. Matter, J.L. Dooley Jr., J.L. Dauten y J.A. Simkins. 1996. Controlled experiments of habitat fragmentation: a simple computer simulation and a test using small mammals. *Oecologia*, 108: 182-191.
- Brugnoli E., S. Masciadri y P. Muniz. 2009. Base de datos de especies exóticas e invasoras en Uruguay, un instrumento para la gestión ambiental y costera. *Ecoplata*, Montevideo, Uruguay.
- Burkart R. 2006. Las Áreas Protegidas de la Argentina. En: Brown A., U. Martínez Ortíz, M. Acerbi y J. Corcuera (eds.). *La situación ambiental argentina 2005*. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires. Pp: 399-403.
- Cabrera A.L. 1963-1970. Flora de la Provincia de Buenos Aires. Colección Científica del INTA, Buenos Aires. 6 vols.
- Cabrera A.L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 14 (1-2): 1-42.
- Cabrera A.L. y E.M. Zardini. 1980. Sinopsis preliminar de las especies argentinas del género *Senecio* (Compositae). *Darwiniana*, 22: 427-491.
- Cairo S.L. y S.M. Zalba. 2007. Effects of habitat fragmentation by a paved road on a population of endemic toads in the Argentine Pampas. *Amphibia-Reptilia*, 28: 377-385.
- Campo de Ferreras A., A. Capelli de Steffens y P. Diez. 2004. El clima del Suroeste Bonaerense. Departamento de Geografía y Turismo, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Campo J., A. Bacigalupe, B. Costa y G. Pistone. 1999. Conservación y restauración del matorral psamófilo. Documentos de Trabajo 20. PROBIDES, Rocha, Uruguay.
- Cant E.T., A.D. Smith, D.R. Reynolds y J.L. Osborne. 2005. Tracking butterfly flight paths across the landscape with harmonic radar. *Proceedings on the Royal Society of London B*, 272: 785-790.
- Carbone L.M., N. Aguirre Acosta, J.R. Tavella y R. Aguilar. 2017. Cambios florísticos inducidos por la frecuencia de fuego en el Chaco Serrano. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 52 (4): 753-778.
- Celsi C.E., H.D. Mac-Lean, A. Yezzi y M.L. Triches. 2010. Dunas Costeras de la Pampa Austral. Biodiversidad, ecología y conservación. Proyecto Costas Bonaerenses. Fundación de Historia Natural Félix de Azara.

- Celsi C.E. y A.L. Monserrat. 2006. Zona Costera del Partido de Coronel Dorrego: Por qué es conveniente proteger el paisaje natural de Marisol. Informe. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, Argentina.
- Celsi C.E. y A.L. Monserrat. 2007. Zona Costera del Partido de Coronel Dorrego: Sector Arroyo Los Gauchos. Informe. Fundación de Historia Natural Félix de Azara.
- Celsi C.E. y A.L. Monserrat. 2008. La vegetación dunícola en el frente costero de la Pampa Austral (Partido de Coronel Dorrego, Buenos Aires). *Multequina*, 17: 73-92.
- Cintra R., W.E. Magnusson y A. Albernaz. 2013. Spatial and temporal changes in bird assemblages in forest fragments in an eastern Amazonian savannah. *Ecology and Evolution*, 3 (10): 3249-3262.
- Cleland E., I. Chuine, A. Menzel, H. Mooney y M. Schwartz. 2007. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(7): 357-365.
- Clements F.E. 1936. Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology*, 24: 252-284.
- Cochrane M.A. y W.F. Laurance. 2008. Synergisms among Fire, Land Use, and Climate Change in the Amazon. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 37 (7): 522-527.
- Cook W.M., J. Yao, B.L. Foster, R.D. Holt y L.B. Patrick. 2005. Secondary succession in an experimentally fragmented landscape: community patterns across space and time. *Ecology*, 86 (5): 1267-1279.
- Costanza R., R. D'arget, R. Groot, S. Faber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, T. V. O'Neill, J. Paruelo, R. Sutton y M. Van den Belt. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387: 253-260.
- Cuevas Y.A. y S.M. Zalba. 2009. Control de pinos invasores en el parque provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires): áreas prioritarias y análisis de costos. *BioScriba*, 2 (2): 76-89.
- Dadon J. R. 2002. El impacto del turismo sobre los recursos naturales costeros en la costa pampeana. En: Dadon J.R. y S. D. Matteucci (eds.). *Zona Costera de la Pampa Argentina*. Lugar Editorial, Buenos Aires, Argentina. Pp 101-121.
- Daubenmire R.F. 1968. Ecology of fire in grasslands. *Advances in Ecological Research*, 5: 209-266.
- Davies K.F., B.A. Melbourne y C.R. Margules. 2001. Effects of within- and between-patch processes on community dynamics in a fragmentation experiment. *Ecology*, 82: 1830-1846.

- Davis M.A., J.P. Grime y K. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88: 528-534.
- De la Vega X. y A.A. Grez. 2008. Composición, riqueza de especies y abundancia de insectos defoliadores de actividad nocturna asociados a *Aristotelia chilensis* (maqui) en el bosque maulino fragmentado. *Revista Chilena de Historia Natural*, 81: 221-238.
- Deák B., O. Valkó, P. Török, Z.S. Végvári, T. Hartel, A. Schmotzer, I. Kapocsi y B. Tóthmérész. 2014. Grassland fires in Hungary – Experiences of nature conservationists on the effects of fire on biodiversity. *Applied ecology and environmental research*, 12 (1): 267-283.
- Debano L.F., D.G. Neary y P.F. Ffolliott. 1998. *Fire's effects on ecosystems* Wiley & Sons inc.
- Debinski D.M. y R.D. Holt. 2000. A Survey and Overview of Habitat Fragmentation Experiments. *Conservation Biology*, 14 (2): 342-355.
- Dechoum M., M. Rejmánek, T.T. Castellani y S.M. Zalba. 2015. Limited seed dispersal may explain differences in forest colonization by the Japanese raisin tree (*Hovenia dulcis* Thunb.), an invasive alien tree in Southern Brazil. *Tropical Conservation Science* 8 (3): 610-622.
- Delucchi G. 2006. Las especies vegetales amenazadas de la Provincia de Buenos Aires: una actualización. *APRONA Boletín Científico*, 39: 19-31.
- Didham R.K. 2010. Ecological Consequences of Habitat Fragmentation. *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. DOI: 10.1002/9780470015902.a0021904.
- Didham R.K., J. Ghazoul, N.E. Stork y A.J. Davis. 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 255-260.
- Didham R.K., V. Kapos y R.M. Ewers. 2012. Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos*, 121: 161-170.
- Didham R.K., J.M. Tylianakis, M.A. Hutchison, R.M. Ewers y N.J. Gemmell. 2005. Are invasive species the drivers of ecological change?. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 20 (9): 471-474.
- Dimitri M. 1999. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Tomo I. Tercera edición. Editorial ACME, Buenos Aires, Argentina.
- Di Rienzo J.A., F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada y C.W. Robledo. 2008. *InfoStat*, versión 2008, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

- Ewers R.M. y R.K. Didham. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, 81: 117-142.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 487-515.
- Faye P.F., A.M. Planchuelo y M.L. Molinelli. 2002. Relevamiento de la flora apícola e identificación de cargas de polen en el sureste de la provincia de Córdoba, Argentina. *AGRISCIENTIA*, 19: 19-30.
- Fonseca C., D.L. Guadagnin, C. Emer, S. Masciadri, P. Germain, and S.M. Zalba. 2013. Invasive alien plants in the Pampas grasslands: a tri-national cooperation challenge. *Biological Invasions*, 15: 1751-1763.
- Fox B.J. y M.D. FOX. 1986. The susceptibility of natural communities to invasion. En: Groves R.H. y J.J. Burdon (eds.). *Ecology of biological invasions: an Australian Perspective*. Australian Academy of Science. Canberra. Pp 57-66.
- 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.
- Galetto L., R. Aguilar, M. Musicante, J. Astegiano, A. Ferreras, M. Jausoro, C. Torres, L. Ashworth y C. Eynard. 2007. Fragmentación de hábitat, riqueza de polinizadores, polinización y reproducción de plantas nativas en el Bosque Chaqueño de Córdoba, Argentina. *Ecología Austral*, 17: 67-80.
- García D. 2011. Efectos biológicos de la fragmentación de hábitats: nuevas aproximaciones para resolver un viejo problema. *Ecosistemas*, 20 (2): 1-10.
- García D. y N.P. Chacoff. 2007. Scale-dependent effects of habitat fragmentation on hawthorn pollination, frugivory, and seed predation. *Conservation Biology*, 21 (2): 400-411.
- García Leal J. y A.M. Lara Porras. 1998. *Diseño Estadístico de Experimentos. Análisis de la Varianza*. Grupo Editorial Universitario, Granada.
- Giorgis M.A., A.M. Cingolani y M. Cabido. 2013. El efecto del fuego y las características topográficas sobre la vegetación y las propiedades del suelo en la zona de transición entre bosques y pastizales de las sierras de Córdoba, Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 48 (3-4): 493-513.

- Goverde M., K. Schweizer, B. Baur y A. Erhardt. 2002. Small-scale habitat fragmentation effects on pollinator behaviour: experimental evidence from the bumblebee *Bombus veteranus* on calcareous grasslands. *Biological Conservation*, 104: 293-299.
- Grace J.B., M.D. Smith, S.L. Grace y T.J. Stohlgren, T.J. 2001. Interactions between fire and invasive plants in temperate grasslands of North America. En: Galley K.E.M. y T.P. Wilson (eds.). *Proceedings of the Invasive Species Workshop: the Role of Fire in the control and Spread of Invasive Species. Fire Conference 2000: the First National Congress on fire Ecology, Prevention, and Management. Miscellaneous Publication No. 11, Tall Timbers Research Station, Tallahassee, FL. Pp: 40-65.*
- Gross K.L., G.G. Mittelbach y H.L. Reynolds. 2005. Grassland invasibility and diversity: responses to nutrients, seed input, and disturbance. *Ecology*, 86 (2): 476-486.
- Guadagnin D.L., S.M. Zalba, B. Costa Gorriz, C.R. Fonseca, A.J. Nebbia, Y.A. Cuevas, C. Emer, P. Germain, E. Wendland, L.F.C. Perello, M.C.S. Bastos, C. Sanhueza, S. Masciadri Bálamo y A.E. de Villalobos. 2009. Árvores e arbustos exóticos invasores no Bioma Pampa - questões ecológicas, culturais e socioeconômicas de um desafio crescente. En: De Patta Pillar V., S.C. Müller, Z.M de Souza y A.V. Ávila Jacques (eds.). *Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade. Ministerio do Meio Ambiente, Brasilia. Pp 300-316.*
- Haddad N.M., L.A. Brudvig, J. Clobert, K.F. Davies, A. Gonzalez, R.D. Holt, T.E. Lovejoy, J.O. Sexton, M.P. Austin, C.D. Collins, W.M. Cook, E.I. Damschen, R.M. Ewers, B.L. Foster, C.N. Jenkins, A.J. King, W.F. Laurance, D.J. Levey, C.R. Margules, B.A. Melbourne, A.O. Nicholls, J.L. Orrock, D.X. Song y J.R. Townshend. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1 (2): e1500052.
- Haila Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications*, 12: 321-334.
- Hair J., R. Anderson, R. Tatham y W. Black. 1999. *Análisis Multivariante. España: Prentice Hall. 4ª edición.*
- Halffter G. y C. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. En: Halffter G., J. Soberon, P. Koleff y A. Melic (eds.). *Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma. Monografías Tercer Milenio, Zaragoza, España. Pp 5-18.*

- Heinken T. y E. Weber. 2013. Consequences of habitat fragmentation for plant species: Do we know enough? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15: 205-216.
- Henríquez C.A. 2004. Efecto de la fragmentación del hábitat sobre la calidad de las semillas en *Lapageria rosea*. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77: 177-184.
- Herrera J.M. 2011. El papel de la matriz en el mantenimiento de la biodiversidad en hábitats fragmentados. De la teoría ecológica al desarrollo de estrategias de conservación. *Ecosistemas*, 20: 21-34.
- Herrera L. y P. Laterra. 2007. Relaciones entre la riqueza y la composición florística con el tamaño de fragmentos de pastizales en la Pampa Austral, Argentina. En: Matteucci S.D. (ed.). *Panorama de la Ecología de Paisajes en Argentina y Países Sudamericanos*. Ediciones INTA, Buenos Aires, Argentina. Pp 387-396.
- Hoekstra J.M., T.M. Boucher, T.H. Ricketts y C. Roberts. 2005. Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters*, 8: 23-29.
- Honnay O. y H. Jacquemyn. 2007. Susceptibility of Common and Rare Plant Species to the Genetic Consequences of Habitat Fragmentation. *Conservation Biology*, 21 (3): 823-831.
- Honnay O., H. Jacquemyn, B. Bossuyt y M. Hermy. 2005. Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. *New Phytologist*, 166: 723-736.
- Hooftman D.A.P., M. van Kleunen y M. Diemer. 2003. Effects of habitat fragmentation on the fitness of two common wetland species, *Carex davalliana* and *Succisa pratensis*. *Oecologia*, 134: 350-359. DOI: 10.1007/s00442-002-1096-0.
- Inouye D., F. Saavedra y W. Lee-Yang. 2003. Environmental influences on the phenology and abundance of flowerin by *Androsace septentrionalis* (Primulaceae). *American Journal of Botany*, 90: 905-910.
- Insausti P. y A. Soriano. 1982. Comportamiento de las semillas de *Ambrosia tenuifolia* (Altamisa) en un pastizal de la Depresión del Salado. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 3: 75-80.
- Jobbágy E. G., M. Vasallo, K.A. Farley, G. Piñeiro, M.F. Garbulsky, M.D. Noretto, R.B. Jackson y J.M. Paruelo. 2006. Forestación en pastizales: hacia una visión integral de sus oportunidades y costos ecológicos. *Agrociencias*, 10 (2): 109-124.

- Keeley J.E. 2001. Fire and invasive species in Mediterranean-climate ecosystems of California. En: Galley K.E.M. y T.P. Wilson (eds.). Proceedings of the Invasive Species Workshop: the Role of Fire in the Control and Spread of Invasive Species. Fire Conference 2000: the First National Congress on Fire Ecology, Prevention, and Management. Miscellaneous Publication No. 11, Tall Timbers Research Station, Tallahassee, FL. Pp: 81-94.
- Kittlein M.J., M.S. Mora, A.I. Vassallo, F. de Durana, M.G. Ricciardulli y F.R. Tizón. 2004. Dunas del sureste bonaerense. En: Bilenca D. y F. Miñarro (eds.). Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal (AVPs) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Fundación Vida Silvestre. Pp: 76-77.
- Krause B., H. Culmsee, K. Wesche y C. Leuschner. 2015. Historical and recent fragmentation of temperate floodplain grasslands: Do patch size and distance affect the richness of characteristic wet meadow plant species? *Folia Geobotanica*, 50: 253-266.
- Lara B. y M. Gandini. 2011. Biogeografía de islas en fragmentos de pajonal del Paisaje Ariel (Azul, Buenos Aires, Argentina). *Revista de la Asociación Argentina de Ecología del Paisaje*, 2: 1-8.
- Lara B. y M. Gandini. 2014. Análisis de la fragmentación de pastizales en la Pampa Deprimida (Argentina). *SEMIÁRIDA Revista de la Facultad de Agronomía UNLPam*, 24 (1): 21-30.
- Laterra P., O.R. Vignolio, M.P. Linares, A. Giaquinta y N. Maceira. 2003. Cumulative Effects of Fire on a Tussock Pampa Grassland. *Journal of Vegetation Science*, 14: 43-54.
- Laurance W.F., J.L.C. Camargo, R.C.C. Luizão, S.G. Laurance, S.L. Pimm, E.M. Bruna, P.C. Stouffer, G.B. Williamson, J. Benítez-Malvido, H.L. Vasconcelos, K.S. Van Houtan, C.E. Zartman, S.A. Boyle, R.K. Didham, A. Andrade, T.E. Lovejoy. 2011. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation*, 144: 56-67.
- Lienert J. 2004. Habitat fragmentation effects on fitness of plant populations – a review. *Journal for Nature Conservation*, 12: 53-72.
- Lindenmayer D.B. y J. Fischer. 2006. Landscape change and habitat fragmentation. Island Press, Washington D.C., EEUU.
- López C.L., A.I. Domic, C. Mayta, E. García y S.C. Gallegos. 2018. Fenología reproductiva de la queñua (*Polylepis incarum*, Rosaceae) durante un ciclo anual en la puna mesofítica de La Paz, Bolivia. *Ecología Austral*, 28: 301-309.

- Lord J.M. y D.A. Norton. 1990. Scale and the Spatial Concept of Fragmentation. *Conservation Biology*, 4 (2): 197-202.
- Lortie C.J., R.W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, F.I. Pugnaire y R.M. Callaway. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107: 433-438.
- Lozon J.D. y H.J. MacIsaac. 1997. Biological invasions: are they dependent on disturbance?. *Environmental Reviews*, 5: 131-144.
- MacArthur R.H. y E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- MacDougall A.S y R. Turkington. 2005. Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology*, 86 (1): 42-55.
- Marini L., H.H. Bruun, R.K. Heikkinen, A. Helm, O. Honnay, J. Krauss, I. Kühn, R. Lindborg, M. Pärtel y R. Bommarc. 2012. Traits related to species persistence and dispersal explain changes in plant communities subjected to habitat loss. *Diversity and Distributions*, 1-11.
- Marozas, V. 2014. Effect of the coniferous forest–grassland edge on ground vegetation in the mixed European forest zone, Lithuania. *Dendrobiology*, 71: 15-22.
- Martí L. y L. Ashworth. 2009. Efectos de la fragmentación de hábitat sobre la progenie de especies de plantas nativas del Bosque Chaqueño Serrano de la Provincia de Córdoba. Libro de Resúmenes II Congreso regional de conservación de bosques y cuencas hídricas. Rio Ceballos, Córdoba, Argentina.
- Martcorena A.E. y L.A. Cavieres. *Acaena magellanica* (Lam.) Vahl (Rosaceae). 2000. *Gayana Botánica*, 57 (1). <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432000000100011>.
- Matter S.F., J. Roland, A. Moilanen y I. Hanski. 2004. Migration and survival of *Parnassius smintheus*: detecting effects of habitat for individual butterflies. *Ecological Applications*, 14 (5): 1526-1534.
- McGarigal K. y S.A. Cushman. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* 12 (2): 335-345.
- Menges E.S. 1991. Seed Germination Percentage Increases with Population Size in a Fragmented Prairie Species. *Conservation Biology*, 5(2): 158-164.

- Metzger J.P. 2000. Tree Functional Group Richness and Landscape Structure in a Brazilian Tropical Fragmented Landscape. *Ecological Applications*, 10 (4): 1147-1161.
- Montserrat A.L. 2010. Evaluación del estado de conservación de dunas costeras: dos escalas de análisis de la costa pampeana. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Montserrat A.L. y C.E. Celsi. 2009. Análisis regional de la costa pampeana austral en el marco del sistema de áreas protegidas y caracterización de un área clave como reserva, en el partido de Coronel Dorrego. *Bioscriba*, 2 (1): 1-23.
- Morgan J.W. 1999. Effects of Population Size on Seed Production and Germinability in an Endangered, Fragmented Grassland Plant. *Conservation Biology*, 13 (2): 266-273.
- Mueller-Dombois D. y E. Ellenberg. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley y Sons. New York, Chichester, Brisbane, Toronto.
- Nakagawa J. 1999. Teste de vigor baseados no desempenho das plântulas. En: Krzyzanoski F.C, R.D. Vieira y J.B. França Neto (eds.). *Vigor de sementes: conceitos e testes*. Londrina: ABRATES. Pp: 1-24.
- Nebbia A.J. y S.M. Zalba. 2007. Designing nature reserves: traditional criteria may act as misleading indicators of quality. *Biodiversity and Conservation*, 16: 223-233.
- Nora S., R.G. Albaladejo, S.C. González Martínez, J.J. Robledo-Arnuncio y A. Aparicio. 2011. Movimiento de genes (polen y semillas) en poblaciones fragmentadas de plantas. *Ecosistemas*, 20 (2): 35-45.
- Norton D.A. 1989. Management of New Zealand's protected natural areas into the 21st century. En: Norton D.A. (ed.). *Management of New Zealand's Natural Estate*. New Zealand Ecological Society, Christchurch, New Zealand. Pp: 3-7.
- Novara L.J. 1993. Aportes Botánicos de Salta - Ser. Flora. R O S A C E A E Juss. Herbario MCNS. Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Salta, Argentina, 2 (11).
- Nuciari M.C. 2012. *Senecio pulcher* Hook & Arm., Asterácea nativa de las sierras de Tandilia con potencial ornamental. *Multequina*, 21: 39-46.
- Padilla Ruiz F.M. 2008. Factores limitantes y estrategias de establecimiento de plantas leñosas en ambientes semiáridos. Implicaciones para la restauración. *Ecosistemas*, 17 (1): 155-159.

- Pärtel M. 2014. Community ecology of absent species: hidden and dark diversity. *Journal of Vegetation Science* 25: 1154-1159.
- Picasso G. y E. Rodríguez. 2008. Bañados del Este. En: Schüttler E. y C.S. Karez (eds.). *Especies exóticas invasoras en las Reservas de Biosfera de América Latina y el Caribe*. UNESCO, Montevideo. Pp: 289-294.
- Pickett S.T.A. y J.N. Thompson. 1978. Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biological Conservation* 13: 27-37.
- Pieterse P.J. y A.L. Cairns. 1988. The population dynamics of the weed *Acacia longifolia* (Fabaceae) in the absence and presence of fire. *Siud Afrikaanse Basboutydskrif*, 145: 25-27.
- Pretelli M.G., J.P. Isacch y D.A. Cardoni. 2018. Species-area relationships of specialist versus opportunistic Pampas grassland birds depend on the surrounding landscape matrix. *Ardeola*, 65 (1): 3-23. DOI: 10.13157/arla.65.1.2018.ra1.
- Primack R., R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo y F. Massardo. 2001. *Fundamentos de Conservación Biológica: Perspectivas Latinoamericanas*. Primera edición. Editorial Fondo de Cultura Económico, México.
- Raffaele E. y T. Schlichter. 2000. Efectos de las plantaciones de pino ponderosa sobre la heterogeneidad de micrositios en estepas del noroeste patagónico. *Ecología Austral*, 10: 151-158.
- Rey P.J. y J.M. Alcántara. 2014. Effects of habitat alteration on the effectiveness of plant-avian seed dispersal mutualisms: Consequences for plant regeneration. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16: 21-31.
- Richardson D.M. 1998. Forestry trees as invasive aliens. *Conservation Biology*, 12 (1): 18-26.
- Richardson D., C. Hui, M. Nuñez y A. Pauchard. 2014. Tree invasions: patterns, processes, challenges and opportunities. *Biological Invasions*, 16 (3): 473-481.
- Ries L., R.J. Fletcher, J. Battin y T.D. Sisk. 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35: 491-522.

- Roach D.A y R.D. Wulff. Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 209-235.
- Rosch V., T. Tschardtke, C. Scherber y P. Batáry. 2013. Landscape composition, connectivity and fragment size drive effects of grassland fragmentation on insect communities. *Journal of Applied Ecology*, 50: 387-394.
- Sanhueza C., P. Germain, G. Zapperi, Y. Cuevas, M. Damiani, M.J. Piovan, R. Tizón y A. Loydi. 2014. Plantas nativas de Bahía Blanca y alrededores: descubriendo su historia, belleza y magia. Los autores, Bahía Blanca, Argentina.
- Santos T. y J.L. Tellería. 2006. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas*, 15 (2): 3-12.
- Saunders D.A., R.J. Hobbs y C.R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A Review. *Conservation Biology*, 5: 18-32.
- Schmidt B.C. y J. Roland. 2006. Moth Diversity in a Fragmented Habitat: Importance of Functional Groups and Landscape Scale in the Boreal Forest. *Annals of the Entomological Society of America*, 99: 1110-1120.
- Simberloff D. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 473-511.
- Simberloff D., M. A. Nuñez, N. J. Ledgard, A. Pauchard, D. M. Richardson, M. Sarasola, B. Vanwilgen, S. M. Zalba, R. Zenni, R. Bustamante, E. Peña, and S. R. Ziller. 2010. Spread and impact of introduced conifers in South America: Lessons from other southern hemisphere regions. *Austral Ecology*, 35: 489-504.
- Stevenson P.R. y M.E. Rodríguez. 2008. Determinantes de la composición florística y efecto de borde en un fragmento de bosque en el Guaviare, Amazonia colombiana. *Colombia Forestal*, 11: 5-18.
- Soons M.B. y G.W. Heil. 2002. Reduced colonization capacity in fragmented populations of wind-dispersed grassland forbs. *Journal of Ecology*, 90: 1033-1043.
- Spector S. y S. Ayzama. 2003. Rapid Turnover and Edge Effects in Dung Beetle Assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian Neotropical Forest-Savanna Ecotone. *BIOTROPICA*, 35 (3): 394-404.

- Steibel P. y H.O. Troiani. 1999. Sinopsis de las Rosáceas (Rosaceae) nativas, naturalizadas y adventicias de la Provincia de La Pampa (República Argentina). *Revista Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de La Pampa*, 10 (2): 49-58.
- Suttie J.M., S.G. Reynolds y C. Batello. 2005. *Grasslands of the world*. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Rome, Italy.
- Thiollay J.M. 1988. Forest Fragmentation and the Conservation of Raptors: A Survey on the Island of Java. *Biological Conservation*, 44: 229-250.
- Torres C. y L. Galetto. 2008. Importancia de los polinizadores en la reproducción de Asteraceae de Argentina Central. *Acta Botánica Venezolánica*, 31 (2): 473-494.
- Torres C. y L. Galetto. 2011. Flowering phenology of co-occurring Asteraceae: a matter of climate, ecological interactions, plant attributes or of evolutionary relationships among species? *Organisms, Diversity & Evolution*, 11: 9-19.
- Valdés A. 2011. Modelos de paisaje y análisis de fragmentación: de la biogeografía de islas a la aproximación de paisaje continuo. *Ecosistemas*, 20 (2): 11-20.
- Van Langevelde F., C. de Groot, T.A. Groen, I.M.A. Heitkönig y I. Gaigher. 2014. Effect of patches of woody vegetation on the role of fire in tropical grasslands and savannas. *International Journal of Wildland Fire*, 23: 410-416.
- Vega E. y E. Peters. 2003. Conceptos generales sobre el disturbio y sus efectos en los ecosistemas. En: Sánchez O., E. Vega, E. Peters y O. Monroy-Vilchis, (eds.). *Conservación de ecosistemas templados de montaña en México*. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Secretaria de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F. Pp: 137-150.
- Wilson M.C., X.Y. Chen, R.T. Corlett, R.K. Didham, P. Ding, R.D. Holt, M. Holyoak, G. Hu, A.C. Hughes, L. Jiang, W.F. Laurance, J. Liu, S.L. Pimm, S.K. Robinson, S.E. Russo, X. Si, D.S. Wilcove, J. Wu, and M. Yu. 2016. Habitat fragmentation and biodiversity conservation: key findings and future challenges. *Landscape Ecology*, 31: 219-227.
- With K.A. 2004. Assessing the risk of invasive spread in fragmented landscapes. *Risk Analysis*, 24 (4): 803-815.

- Wu G.L., L.P. Zhao, D. Wang y Z.H. Shi. 2014. Effects of time-since-fire on vegetation composition and structures in semi-arid perennial grassland on the Loess Plateau, China. *Clean-Soil Air Water*, 42 (1): 98-103.
- Yates E.D., D.F. Levia y C.L. Williams. 2004. Recruitment of three non-native invasive plants into a fragmented forest in southern Illinois. *Forest Ecology and Management*, 190: 119-130.
- Yezzi A., A.J. Nebbia y S.M. Zalba. 2018. Fragmentación de pastizales psamófilos por plantaciones de pinos: efectos sobre la riqueza y la composición vegetal. *Ecología Austral*, 28 (1): 133-144.
- Zalba S.M., Y.A. Cuevas y R. Boó. 2008. Aleppo pine invasión after a wildfire in an Argentinean grassland nature reserve. *Journal of environmental Management*, 88: 539-546.
- Zalba S.M. y C.B. Villamil. 2002. Woody plant invasion in relictual grasslands. *Biological Invasions*, 4: 55-72.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical analysis*. 3ra edn. Prentice Hall, Upper Saddle River.
- Zardini E.M. 1973. Los géneros de Rosáceas espontáneos en la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 15 (2-3): 209-228.
- Zuloaga F., O. Morrone y M.J. Belgrano. *Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur. Argentina*. Base de datos permanentemente actualizada y disponible en: <http://www2.darwin.edu.ar/proyectos/floraargentina/especies.asp> (febrero 2019).

## APÉNDICE

Lista de las especies vegetales registradas durante relevamientos realizados en fragmentos de pastizal de distinto tamaño rodeados por una plantación de *Pinus pinaster* y en el pastizal continuo, en dunas costeras del sudoeste de la provincia de Buenos Aires. Se especifican la familia botánica, el origen (N = nativa; E = exótica) y presencia (1) o ausencia (0) en fragmentos de pastizal de distinto tamaño rodeados por pinos (F) y controles de pastizal continuo (C) en dunas costeras del sudoeste de la provincia de Buenos Aires. (\*) Especies endémicas de la costa atlántica de las provincias de Buenos Aires, Río Negro y Chubut (Zuloaga *et al.*, 2019).

Familia	Especies	Origen	C	F				
				0,05	0,1	0,5	1	2,5
Apocynaceae	<i>Oxypetalum solanoides</i> Hook. & Arn.	N	1	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Achyrocline satureioides</i> (Lam.) DC.	N	1	0	1	1	0	0
Asteraceae	<i>Ambrosia tenuifolia</i> Spreng.	N	1	1	1	1	1	1
Asteraceae	<i>Baccharis divaricata</i> Hauman (*)	N	1	0	0	1	1	0
Asteraceae	<i>Baccharis genistifolia</i> DC.	N	1	0	1	1	1	1
Asteraceae	<i>Baccharis juncea</i> (Lehm.) Desf.	N	1	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Baccharis rufescens</i> Spreng.	N	1	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Baccharis salicifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	N	1	0	0	0	1	0
Asteraceae	<i>Baccharis glutinosa</i> Pers.	N	1	1	1	1	1	1
Asteraceae	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	E	1	1	1	1	1	1
Asteraceae	<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	N	1	1	1	1	1	1
Asteraceae	<i>Gamochaeta</i> sp.	N	1	0	0	1	0	0
Asteraceae	<i>Hypochaeris radicata</i> L.	E	1	1	1	1	1	1
Asteraceae	<i>Lucilia acutifolia</i> (Poir.) Cass.	N	0	0	1	0	0	1
Asteraceae	<i>Noticastrum sericeum</i> (Less.) Less. ex Phil.	N	1	1	1	0	0	0
Asteraceae	<i>Pluchea sagittalis</i> (Lam.) Cabrera	N	0	0	1	0	0	0

Asteraceae	<i>Pseudognaphalium leucocephalum</i> (Cabrera) Anderb.	N	1	0	0	0	0	1
Asteraceae	<i>Senecio bergii</i> Hieron. (*)	N	1	0	0	0	1	0
Asteraceae	<i>Senecio filaginoides</i> DC.	N	1	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Senecio madagascariensis</i> Poir.	E	1	1	1	1	1	1
Asteraceae	<i>Senecio subulatus</i> D. Don ex Hook. & Arn.	N	1	0	0	0	1	0
Asteraceae	<i>Solidago chilensis</i> Meyen	N	1	1	1	1	1	1
Asteraceae	<i>Sonchus oleraceus</i> L.	E	1	1	1	1	1	1
Asteraceae	<i>Symphytotrichum squamatum</i> (Spreng.) G.L. Nesom	N	0	1	0	1	1	0
Asteraceae	<i>Tessaria absinthioides</i> (Hook. & Arn.) DC.	N	1	1	1	1	1	1
Asteraceae	<i>Thelesperma megapotamicum</i> (Spreng.) Kuntze	N	1	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Xanthium strumarium</i> L.	N	1	0	0	0	0	1
Brassicaceae	<i>Lepidium auriculatum</i> Regel & Körn.	N	1	0	1	0	0	0
Cyperaceae	<i>Cyperus reflexus</i> Vahl	N	1	1	1	1	1	1
Cyperaceae	<i>Schoenoplectus americanus</i> (Pers.) Volkart ex Schinz & R. Keller	N	1	1	1	0	1	1
Fabaceae	<i>Acacia longifolia</i> (Andrews) Willd.	E	0	1	1	1	1	1
Fabaceae	<i>Adesmia incana</i> Vogel	N	1	0	0	0	1	1
Fabaceae	<i>Medicago lupulina</i> L.	E	1	0	0	1	1	1
Fabaceae	<i>Melilotus albus</i> Desr.	E	1	0	1	1	1	1
Gentianaceae	<i>Centaurium pulchellum</i> (Sw.) Druce	E	0	0	1	0	1	1
Geraniaceae	<i>Geranium albicans</i> A. St.-Hil.	N	1	0	0	0	0	0
Juncaceae	<i>Juncus acutus</i> L.	N	1	1	1	1	1	1
Juncaceae	<i>Juncus imbricatus</i> Laharpe	N	1	0	1	1	1	1
Onagraceae	<i>Oenothera indecora</i> Cambess.	N	1	0	0	0	0	1

Onagraceae	<i>Oenothera mollissima</i> L.	N	1	1	1	1	1	1
Orchidaceae	<i>Habenaria gourlieana</i> Gillies ex Lindl.	N	1	0	0	0	0	0
Pinaceae	<i>Pinus pinaster</i> Aiton	E	1	1	1	1	1	0
Plantaginaceae	<i>Plantago australis</i> Lam.	N	1	0	0	0	0	0
Plantaginaceae	<i>Plantago patagonica</i> Jacq.	N	0	0	1	0	0	1
Poaceae	<i>Aristida spegazzinii</i> Arechav.	N	1	0	1	1	1	1
Poaceae	<i>Cenchrus longispinus</i> (Hack.) Fernald	N	1	0	0	0	1	1
Poaceae	<i>Cortaderia selloana</i> (Schult. & Schult. f.) Asch. & Graebn.	N	1	1	1	1	1	1
Poaceae	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	E	0	0	1	0	0	0
Poaceae	<i>Distichlis spicata</i> (L.) Greene	N	1	0	0	0	0	0
Poaceae	<i>Eragrostis airoides</i> Nees	N	1	1	1	1	1	1
Poaceae	<i>Eragrostis curvula</i> (Schrad.) Nees	E	1	1	1	1	0	1
Poaceae	<i>Festuca arundinacea</i> Schreb.	E	1	0	0	0	0	1
Poaceae	<i>Imperata brasiliensis</i> Trin.	N	1	1	1	1	1	1
Poaceae	<i>Panicum urvilleanum</i> Kunth	N	1	1	1	1	1	1
Poaceae	<i>Paspalum dilatatum</i> Poir.	N	1	0	0	0	0	1
Poaceae	<i>Paspalum vaginatum</i> Sw.	N	0	1	1	0	0	1
Poaceae	<i>Poa lanuginosa</i> Poir.	N	1	0	0	0	0	0
Poaceae	<i>Schizachyrium plumigerum</i> (Ekman) Parodi	N	1	1	1	1	1	1
Poaceae	<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguélen	N	0	0	1	0	0	0
Poaceae	<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br.	N	1	1	1	1	1	1
Rhamnaceae	<i>Discaria americana</i> Gillies & Hook.	N	1	0	0	0	0	1
Rosaceae	<i>Margyricarpus pinnatus</i> (Lam.) Kuntze	N	1	1	1	1	1	1
Salicaceae	<i>Populus</i> sp.	E	0	0	0	0	0	1
Tamaricaceae	<i>Tamarix</i> sp.	E	0	0	0	0	1	0

Typhaceae	<i>Typha</i> sp.	N	1	0	0	0	0	0
Umbeliferae	<i>Eryngium paniculatum</i> Cav. & Dombey ex F. Delaroche	N	0	1	0	1	1	0
Umbeliferae	<i>Hydrocotyle bonariensis</i> Lam.	N	1	1	1	1	1	1
Verbenaceae	<i>Phyla nodiflora</i> (L.) Greene	N	1	0	0	0	1	1

---