

¿Cómo afecta el ganado doméstico a la biomasa y la fecundidad de distintos tipos sucesionales de especies en el Monte Patagónico?

Y. IVÓN PELLIZA ; CINTIA P. SOUTO & MARIANA TADEY

Laboratorio ECOTONO, INIBIOMA-CONICET. Bariloche, Río Negro, Argentina.

RESUMEN. La respuesta de las plantas a los disturbios se relaciona con sus características fisiológicas, sus formas de vida y su función dentro de la comunidad. Evaluamos la respuesta, en términos de biomasa y fecundidad, de los distintos tipos sucesionales de especies (colonizadoras, intermedias y tardías) del Monte Patagónico a un gradiente de carga ganadera (unidades ganaderas.año.ha⁻¹). La biomasa la estimamos mediante el tamaño de las plantas consumidas (diámetro x altura) y la fecundidad a través del esfuerzo reproductivo (% de ramas reproductivas) y del porcentaje de semillas viables producido. Observamos que el ramoneo disminuyó la biomasa y la fecundidad de las plantas, tanto ramas reproductivas como semillas viables. Sin embargo, los tipos sucesionales de especies mostraron diferente producción de semillas viables en respuesta a la intensidad de pastoreo. Con el aumento del ganado se redujo el tamaño de especies colonizadoras, aumentó el de las intermedias, y el tamaño de las tardías no cambió significativamente. En general, el aumento del ramoneo afectó negativamente el esfuerzo reproductivo de todas las especies. A pesar de ello, las colonizadoras e intermedias aumentaron la producción de semillas viables, mientras que las tardías la disminuyeron. Estos resultados sugieren que las especies tardías son las más afectadas por el ganado en términos de fecundidad, lo que podría reducir su reclutamiento. El aumento de su biomasa con la carga ganadera en especies intermedias sugiere una respuesta compensatoria que podría otorgarles una ventaja a corto plazo. La pérdida de tejido que sufren las plantas por consumo del ganado impacta en la cantidad de semillas, pero, además, podría tener consecuencias en la tasa y el momento de germinación de la progenie. Los resultados ayudan a comprender la dinámica de las comunidades frente a los disturbios, y aportan información útil para elaborar estrategias de manejo y restauración de ecosistemas áridos.

[Palabras clave: especies intermedias, especies tardías, especies tempranas, ganado exótico, herbívoros, Monte Austral, plantas nativas]

ABSTRACT. How does domestic livestock affect plant biomass and fecundity of different successional types of species in Patagonian Monte? Plants respond to disturbances according to their physiological characteristics, their lifeform, and their ecological role or function within the community. We assessed the response, in terms of biomass and fitness, to a gradient of stocking density (measured as livestock units.year.ha⁻¹) considering different successional types of species (early, intermediate and late species) from Patagonian Monte Desert. We estimated plant biomass and fitness through different variables such as plant size (diameter x height of the plant), reproductive effort (% flowering or fruiting branches) and percentage of viable seeds (seed set). We observed that browsing decreased plant biomass and fitness, both through reproductive effort and seed set. However, the successional types of species showed different seed set in response to grazing intensity. With increased stocking density, the size of early species decreased, the size of intermediate species increased and the size of late species did not show significant changes. In general, browsing negatively affected the reproductive effort of all species, and the seed set only in late specie, while early and intermediate species showed an increase in seed set. These results suggest that late species are the most affected by livestock in terms of fecundity, which might reduce their recruitment. The increase in their biomass with stocking density in intermediate species suggests a compensatory response, which could give them a short-term advantage. Tissue loss suffered by plants due to livestock consumption impacts the seed set, with possible consequences on the rate and time of seedling emergence. These results aid to understand plant population dynamics under disturbances, providing useful information to elaborate adequate conservation, sustainable management and restoration strategies for arid ecosystems.

[Keywords: early species, exotic livestock, herbivory, intermediate species, late species, Monte Austral, native plants]

INTRODUCCIÓN

La intensidad y la duración de los disturbios pueden impactar en la aptitud de las plantas afectadas y, por lo tanto, en su descendencia (Rusterholz et al. 2009). Tal es el caso del pastoreo por ganado doméstico, que reduce tanto la biomasa fotosintética de las plantas que consume como sus estructuras reproductivas y afecta negativamente su reproducción (i.e., formación de semillas) (McNaughton 1983; Butler and Briske 1988; Noy-Meir and Briske 1996; Tadey 2006; 2008; Pol et al. 2014). El daño en las estructuras reproductivas provoca cambios fisiológicos y anatómicos que llevan a las plantas a disminuir la producción de flores y frutos, y a desfasarse fenológicamente con sus polinizadores, disminuyendo sus niveles de polinización (Trlica and Rittenhouse 1993; Lehtilä and Strauss 1997; Tadey 2007; 2015; 2020; Pol et al. 2014; Lázaro et al. 2016; Tadey and Souto 2016; Pelliza et al. 2020). En general, esto ocurre debido a que el daño producido en las yemas de crecimiento (tanto foliares como reproductivas) impacta de manera directa en la disponibilidad de energía y en la asignación de los recursos para la formación de nuevas flores y frutos; esto reduce la cantidad o la calidad de su descendencia y, en consecuencia, su aptitud (i.e., número de descendientes probables que tiene un organismo a lo largo de su vida) (Charlesworth and Charlesworth 1987; Lehtilä and Strauss 1997; Mothershead and Marquis 2000; Edwards et al. 2005; Tadey 2007; Angeloni et al. 2011; Tadey and Souto 2016). En plantas, generalmente se acepta que el esfuerzo reproductivo y la producción de semillas son estimadores de la aptitud (García and Ehrlén 2002; Pan and Price 2002; Van Drunen and Dorken 2012). Así, la disminución en la producción de semillas persistente en el tiempo (i.e., en varias temporadas estivales) podría reducir el banco de semillas y la probabilidad de establecimiento de la progenie (Trlica and Rittenhouse 1993; Sternberg et al. 2003; Pol et al. 2014; Tadey and Souto 2016). De esta manera, el disturbio puede repercutir seriamente en la capacidad de revegetación natural del ecosistema (Sternberg et al. 2003; Edwards et al. 2005; Pol et al. 2014).

La forma en que las plantas responden a los disturbios se relaciona con sus características fisiológicas, sus formas de vida y su rol ecológico o función dentro de la comunidad (Huston and DeAngelis 1994). Luego de un disturbio, las primeras especies vegetales que colonizan los espacios vacíos son las llamadas especies tempranas o colonizadoras

(Bazzaz 1979; Zamora et al. 2004; Beider et al. 2013). Estas especies suelen poseer ciclos de vida cortos y altas tasas de crecimiento, reproducción y dispersión de semillas, estrategias que les permiten establecerse o colonizar rápidamente ambientes desocupados (Bazzaz 1979; Zamora et al. 2004; Beider et al. 2013). En etapas más avanzadas de la sucesión ecológica, la comunidad comienza a estar dominada por especies llamadas tardías (Bazzaz 1979; Rees et al. 2001). Por lo general, las especies tardías son capaces de superar competitivamente a las colonizadoras, ya que su fisiología les permite invertir más recursos en estructuras fotosintéticas y de conducción (i.e., hojas más gruesas, tallos más anchos y raíces más profundas), aunque tienen un crecimiento más lento, tasas de reproducción más bajas y una menor producción de semillas que las especies colonizadoras (Bazzaz 1979; Rees et al. 2001). Entre las etapas tempranas y tardías de la sucesión suelen aparecer las especies intermedias que presentan características intermedias (Zobel 1989; Kazakou et al. 2006; Pelliza et al. 2021). Dado que las diferentes características fisiológicas otorgan a las plantas diferentes capacidades de respuesta a los disturbios, se espera que las distintas especies sucesionales respondan de manera diferente al estrés ocasionado por el pastoreo (Noy-Meir 1973; Saiz and Alados 2012; Giantomasi et al. 2013; Chen et al. 2015). Conocer cómo los distintos tipos de especies responden a un disturbio permite entender los patrones generales de la dinámica temporal de la vegetación afectada a nivel comunitario (Soliveres et al. 2015; Berdugo et al. 2019; Pelliza et al. 2021), en particular, cuando el disturbio persiste en el tiempo de forma indefinida, como es el caso del pastoreo en la Patagonia árida.

En los ambientes áridos, la escasez de agua, las altas temperaturas y los suelos pobres limitan el crecimiento y el desarrollo de las plantas (Bisigato and Bertiller 2004; Andersen and Krzywinski 2007; Noy-Meir 1973). Estos ecosistemas reciben aportes hídricos poco frecuentes y discretos. En gran medida, esta precipitación sería el principal factor de control de los procesos biológicos, que determinaría el tipo de vegetación y, probablemente, su respuesta a las condiciones de estrés y disturbios (Noy-Meir 1973). Además, la vegetación de zonas áridas se caracteriza por la existencia de interacciones positivas entre plantas, que mediante procesos de facilitación hacen posible la formación de parches de vegetación

en este tipo de ambiente hostil (Aguiar and Sala 1999; Saiz and Alados 2012; Pueyo et al. 2013; Pelliza et al. 2021). Se sabe que este tipo de vegetación, del Monte Patagónico, es muy afectado por el sobrepastoreo, y que esto varía según el tipo de especie (Tadey 2006; Tadey and Farji-Brener 2007; Pelliza et al. 2021). A diferencia de lo que se observó en los pastizales o estepas (Aguiar et al. 1996; Cesa and Paruelo 2011), este ecosistema está dominado principalmente por especies arbustivas xéricas, principal fuente de forraje para el ganado debido a que las gramíneas y las herbáceas son escasas en la región (Tadey 2006; Mazzoni and Vázquez 2010). Allí, el ganado tiene un fuerte efecto negativo sobre la biomasa y la reproducción de algunas especies arbustivas (Tadey 2006; 2020; Oñatibia et al. 2010). Sin embargo, aún se desconoce de qué manera el ganado afecta la reproducción de los distintos tipos de especies (colonizadoras, intermedias y tardías) y sus posibles consecuencias en la dinámica poblacional. Dilucidar cómo afecta el sobrepastoreo a la biomasa y fecundidad de los distintos tipos de especies de comunidades amenazadas de estos ambientes áridos pasa de ser una cuestión de interés evolutivo y ecológico a una cuestión urgente para alcanzar objetivos de conservación, manejo y restauración ecológica (Liu et al. 2014; Hoyle et al. 2015; Pelliza et al. 2021). En particular, esta evaluación es clave para entender la dinámica de las poblaciones frente a disturbios persistentes y para conocer qué tipo de especies son las más afectadas, cómo eso afecta a la sucesión ecológica, y sus posibles formas de reversión o manejo.

Proponemos para estos ambientes áridos las siguientes hipótesis y predicciones. 1) El ganado, a través del ramoneo, afecta negativamente la biomasa y la fecundidad de las plantas. Se espera a) que a mayor carga ganadera (ganado.año.ha⁻¹), las plantas estén más ramoneadas y, por lo tanto, tengan menor tamaño, presenten menor esfuerzo reproductivo (cantidad de flores o frutos) y produzcan menos semillas viables; b) que el porcentaje de ramoneo muestre el mismo patrón que la carga ganadera, y c) encontrar una correlación positiva entre el tamaño de las plantas y el esfuerzo reproductivo. 2) Las especies con distinto rol en la sucesión ecológica poseen distinta fisiología y metabolismo, lo que les otorga diferente capacidad de respuesta al daño causado por el ganado. De esta forma, las especies tardías e intermedias, de menores tasas de crecimiento y esfuerzo reproductivo,

se verán más afectadas por el ganado que las colonizadoras, cuyas tasas de crecimiento y esfuerzo reproductivo son mayores, y les permiten escapar del efecto del ramoneo (i.e., evitar, resistir o compensar). Se espera a) que por ser en general más palatables, a medida que aumente la carga ganadera se incremente más el ramoneo en especies colonizadoras que en especies intermedias y tardías, y b) que a medida que aumenta el ramoneo disminuya el tamaño de las plantas y su esfuerzo reproductivo (proporción de ramas reproductivas), siendo más afectadas las especies tardías que las especies intermedias y colonizadoras.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El área de estudio se encuentra al NO de la Patagonia, en la provincia de Neuquén, entre Arroyito (39°05' S - 68°35' O) y Villa El Chocón (39°17' S - 68°55' O). La vegetación pertenece a la provincia fitogeográfica del Monte (Cabrera 1966), que en su región templada presenta 180 mm de precipitación media anual (PMA), con lluvias distribuidas a lo largo del año (Paruelo et al. 1998; Roig-Juñent et al. 2001). La temperatura media anual es 15 °C; durante el invierno, la mínima absoluta puede alcanzar -12.8 °C y en verano, la máxima absoluta puede llegar a 42.3 °C (AIC, estación meteorológica de "El Chocón"). Esta región del Monte es considerada una zona xérica, ya que posee un índice de aridez (PMA/potencial de evapotranspiración) de ~0.15 (Paruelo et al. 1998), resultando de la combinación de bajas precipitaciones, altas temperaturas y vientos fuertes del oeste. Los índices que se encuentran en el rango de 0.05 y 0.2 corresponden a una zona de bioclima árido (Le Houérou 1996; Paruelo et al. 1998). La vegetación se caracteriza por ser una estepa arbustiva dominada por *Larrea cuneifolia* y *L. divaricata* asociadas a varias especies arbustivas xerofíticas como *Monttea aphylla* (Miers) Berthan et Hooker, *Bougainvillea spinosa* (Cavanilles) Heimerl, *Chuquiraga erinacea* (Don), *Prosopis alpataco* (Philippi) y *Atriplex lampa* (Gillies ex Moquin) D. Dietrich (Cabrera 1966). Los pastos son muy escasos; constituyen menos del 6% de la cobertura vegetal y, por lo general, están representados por especies del género *Stipa* (Tadey 2006).

Se trabajó en 10 campos que difieren en sus cargas ganaderas y se localizan en la misma

región, en las inmediaciones de la ruta nacional 237 (Material Suplementario-Figura A1). La información sobre historia de pastoreo de cada campo (cantidad de años aproximada con presencia de ganado en el campo), área del campo y la cantidad de ganado fue otorgada por los dueños de los campos. El tipo de ganado criado en esta región suele ser mixto y variable entre campos; en general, una mezcla de caballos, chivas, ovejas y vacas. Para poder comparar entre los campos con distintos tipos de ganado se transformaron las unidades de ganado a su equivalente en número de vacas, de ahora en adelante 'ganado' (caballo=1.25 vacas; chivos=0.17 vacas; ovejas=0.30 vacas), según la metodología propuesta por Vallentine (2001) (ver Material Suplementario-Tabla A1). Las cargas de ganado de cada campo se expresan en unidades de ganado ponderadas por los años de pastoreo a los que estuvo sometido cada campo y dividido por sus hectáreas (unidades de ganado * año de pastoreo * área del campo⁻¹), y varían entre 0.06 y 1.63 ganado.año.ha⁻¹. Esta aproximación permite estandarizar y comparar especies que consumen distinta cantidad de forraje. El ganado pastorea libremente todo el año dentro de cada campo sin ningún tipo de manejo (Pelliza et al. 2020). Solo tres campos poseen costa de lago o río donde se encuentra el puesto del campo, el resto de los campos no poseen ojos de agua dentro de los mismos. Lejos de los puestos (>1 km aproximadamente), el pastoreo dentro del campo es bastante uniforme, es decir que no hay gradientes marcados de pastoreo. Dentro de cada campo, los muestreos se realizaron en un área que se localizó lejos de la ruta (a >300 m) y de los puestos (a >3 km) para evitar zonas con otro tipo de disturbio (antrópico) o con mayor presión de ganado, por ejemplo, sitios cercanos a los corrales y al puesto.

Especies focales

Como focales se utilizaron especies vegetales representativas de la vegetación del Monte, con diferentes funciones en la sucesión ecológica y con diferentes grados de palatabilidad para el ganado (Pelliza et al. 2021). Clasificamos a las especies focales según su rol sucesional, sobre la base del conocimiento de las mismas, tanto de la literatura como de estudios previos, y teniendo en cuenta que las formas de vida y las características fisiológicas de las especies determinan sus respuestas a los disturbios. Como especies colonizadoras se estudiaron *Gutierrezia solbrigii* (Cabrera), *Grindelia*

chiloensis (Cornel.) (González 2010; Masini 2011; Beider et al. 2013), *Hyalis argentea* D. Don ex Hook. and Arn. (Zuleta and Escartín 2014; Gandullo et al. 2016) y *Atriplex lampa* (Gillies ex Moquin) D. Dietrich (Gandullo et al. 1998; Villagra et al. 2011; Zuleta and Escartín 2014). Como especies intermedias estudiamos a *Chuquiraga erinacea* (Don), *Senna aphylla* (Cav.) H.S. Irwin and Barneby y *Prosopis alpataco* (Philippi) (Zuleta and Escartín 2014), y como especies tardías a *Larrea divaricata* (Cav.) (Dalmasso 2010; Zuleta and Escartín 2014), *L. cuneifolia* (Cav.) (Dalmasso 2010) y *Monttea aphylla* (Miers) Berthran et Hooker (Castro et al. 2013).

Colección de muestras y mediciones

En cada campo se midieron entre 20 y 32 individuos de cada especie focal, separadas como mínimo 10 metros entre sí, totalizando 3050 plantas muestreadas (10 campo x 10 especies x 20-32 individuos, aproximadamente). Los muestreos se realizaron en los veranos entre el 2015 y 2018 durante la etapa de fructificación de las especies. Dentro de cada campo, los muestreos se realizaron tratando de abarcar la mayor área posible para lograr un muestreo representativo de las poblaciones de cada especie en cada campo. A su vez, en cada planta focal se midió la altura y el diámetro de la corona (m) para calcular su tamaño (altura x diámetro, m²) y de esa forma estimar a campo la biomasa por individuo de manera no destructiva (Martínez Fernández et al. 1991; Serrato and López Bermúdez 2003; Fonseca 2017). También se estimó visualmente el porcentaje de ramoneo (ramas ramoneadas/total de ramas de cada planta x 100) y el esfuerzo reproductivo como porcentaje de ramas reproductivas (i.e., ramas con flores o frutos/total de ramas x 100). Luego se colectaron al azar frutos de cada planta focal. En el laboratorio, de una submuestra se separaron las semillas de los frutos colectados, según la metodología adecuada para cada especie, y se contó el número total de frutos, de semillas y de semillas viables. Se consideraron semillas viables a aquellas de forma conservada y sin rastro de daños. Se descartaron las semillas depredadas por insectos, con tegumento dañado y las de aspecto no viable (semillas más pequeñas que el resto o muy aplanadas). Para estimar la capacidad reproductiva de cada planta muestreada se calculó el *seed set* o producción de semillas viables (como el número de semillas viables/número de semillas totales).

En algunas especies, principalmente tardías, el número de semillas viables colectado fue escaso o nulo debido a que la especie era poco abundante en el campo o porque no produjeron frutos por estar dañadas o produjeron frutos sin semillas viables.

Análisis de datos

Para estudiar la respuesta de los distintos tipos sucesionales de especies al efecto del pastoreo se aplicaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) utilizando la carga ganadera y, alternativamente, el ramoneo como variables independientes o predictoras. El tipo sucesional de especie y su interacción con la variable predictora se incluyeron como efectos fijos. Como efecto aleatorio se usaron el individuo anidado en la especie y la especie anidada en el campo, según correspondiera. La diferencia entre ambos tipos de variables predictoras, carga ganadera y ramoneo, es que la primera es una medida indirecta del efecto del ganado y la otra es una medida directa del daño ocasionado por el ganado a las plantas. La carga ganadera se correlacionó positiva y significativamente con el ramoneo ($P=0.0001$; $R=0.92$). Al usar la carga ganadera como variable predictora de la biomasa y fecundidad de las plantas, se evalúa mejor la asociación entre la presencia de ganado y su efecto en la comunidad de plantas (efecto más general), pero se incluye toda la variación existente debido a efectos indirectos y al distinto nivel de ramoneo/planta, incorporando mucha variación en la estimación. Mientras tanto, al usar el porcentaje de ramoneo/planta como variable predictora, se considera la relación directa entre el daño y la respuesta individual de cada planta. La biomasa (variables respuesta) fue estimada a través del tamaño de la planta (altura x diámetro, m^2) y la fecundidad fue estimada a través del esfuerzo reproductivo (100 x ramas reproductivas/ramas totales) y de la producción de semillas viables por planta (100 x semillas viables/total de semillas x fruto). Los análisis estadísticos y los gráficos se realizaron utilizando R 3.4.4 (R Development Core Team 2017) (ver detalle de los análisis en Material Suplementario-Tabla A2). Cuando correspondía, se realizaron análisis *a posteriori* para el tipo de especie, con el método de Tukey, utilizando el comando `glht` del paquete `multcomp` (Hothorn et al. 2007, 2020). El ramoneo y el esfuerzo reproductivo se transformaron en proporciones y se modelaron con una distribución beta, sugerida para tasas

y proporciones (Ferrari et al. 2010), con la función `logistic link` del paquete `GlmmADMB` (Skaug et al. 2018). El tamaño de las plantas se transformó a su logaritmo ($\log_{10}(x+1)$) para cumplir supuestos de normalidad, y se analizaron con una distribución normal utilizando el paquete `nlme`, incluyendo una corrección por heterogeneidad de varianza entre los tipos de especies mediante la función `weights` (`weights=varIdent(form=~1|tipo de especie)`) y una función de autocorrelación espacial (`corCompSymm` (`form=~1|campo/especie`)) (John et al. 2021; Pinheiro et al. 2021). El número de semillas viables se modeló con una distribución binomial (datos binarios por planta) aplicando la función `logit link` del paquete `lme4` (Bates et al. 2014, 2019).

Asimismo, las variables respuesta se analizaron para cada tipo sucesional de especie (colonizadoras, intermedias y tardías) por separado para determinar mejor su relación con las variables independientes. Para estos modelos se utilizaron la carga ganadera o el ramoneo como variables independientes, y al individuo anidado en la especie, y a la especie anidada en el campo, según correspondiera, como efectos aleatorios. Asimismo, se realizaron correlaciones de Spearman para relacionar el esfuerzo reproductivo, el tamaño y la proporción de semillas viables mediante la función `cor.test` del paquete `stats` (R Team Core 2016). Para reportar la significancia de los resultados se tuvieron en cuenta los siguientes valores de P : $P<0.05^*$, $P<0.001^{**}$, $P<0.0001^{***}$, $0.10<P>0.05$ (marginamente significativo), $P>0.10$, ns: no significativo.

RESULTADOS

Ramoneo de las plantas

Con el aumento de la carga ganadera se incrementó el ramoneo sobre las plantas ($\beta=0.862$, $gl=2999$, $P=0.09$) (Figura 1a), aunque marginamente. Sin embargo, el ramoneo promedio fue diferente para cada tipo sucesional de especie ($\chi^2=11.983$, $gl=2$, $P=0.002$) (Figura 1d), siendo las especies intermedias las que presentan mayor porcentaje de ramoneo. El ramoneo de cada tipo sucesional de especies varió de manera similar con la carga ganadera, es decir, no hubo interacción entre la carga ganadera y el tipo de especie ($\chi^2=0.690$, $gl=2$, $P=0.708$). Sin embargo, al analizar el efecto de la carga ganadera sobre el ramoneo para cada tipo de especies por separado se observó que en las especies colonizadoras y en las tardías,

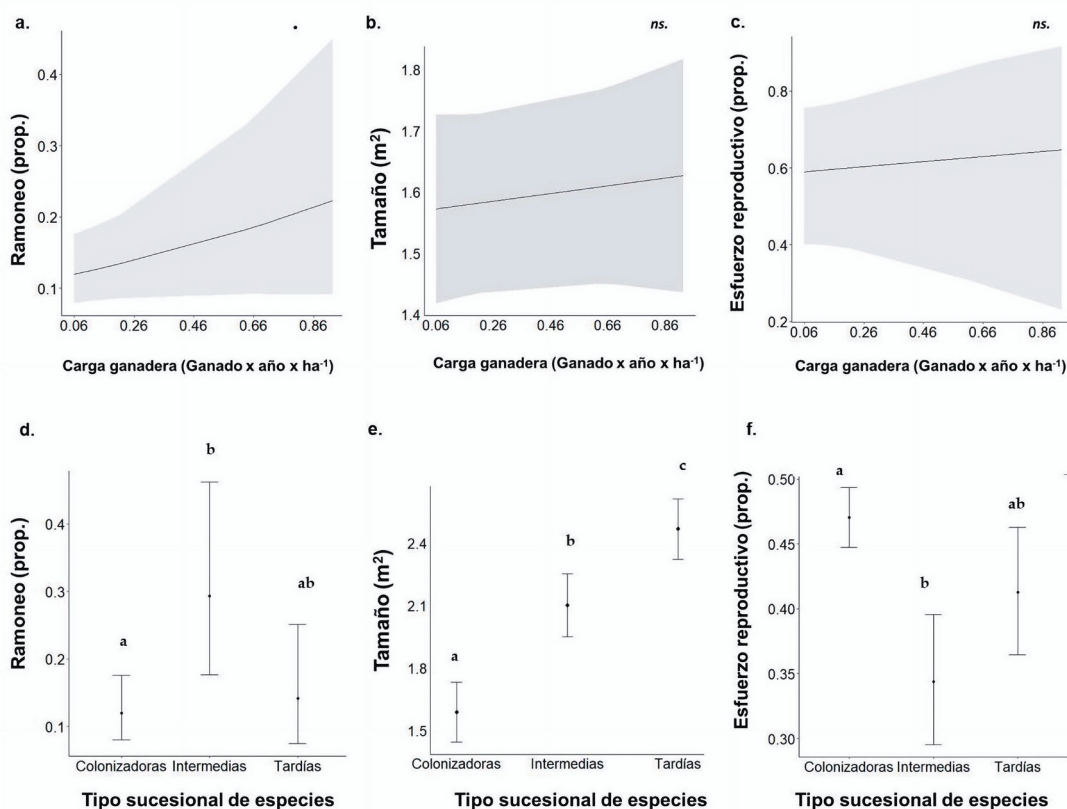


Figura 1. Relación entre el ramoneo, el tamaño y el esfuerzo reproductivo observados en las plantas según la carga ganadera (ganado.año.ha⁻¹) y el tipo sucesional de especie del Monte Patagónico. Se muestran los valores ajustados y los intervalos de confianza (95%) del ramoneo y del esfuerzo reproductivo de las plantas, obtenidos con GLMM y distribución beta, y del logaritmo del tamaño, obtenido con distribución normal. Carga animal vs. a) ramoneo (proporción), b) Tamaño (m²), c) Esfuerzo reproductivo (proporción de ramas reproductivas). Promedio±IC (95%) para cada tipo sucesional de especie del: d) ramoneo (proporción), e) tamaño de las plantas (m²), f) esfuerzo reproductivo (proporción de ramas reproductivas). P<0.05*, P<0.001**, P<0.0001***, 0.10<P>0.05, P>0.10: ns (no significativo).

Figure 1. Relationship between browsing, size and reproductive effort for each stocking rate and successional type of species from Patagonian Monte Desert. The figure shows the adjusted values and confidence intervals (95%) of browsing and reproductive effort of the plants obtained with a GLMM with beta distribution and logarithm of the size obtained with normal distribution. Stocking rate (cattle.yr.ha⁻¹) vs. a) browsing (proportion), b) size (m²), and c) reproductive effort (proportion reproductive branches). Mean±CI (95%) for each type of species of: d) browsing (proportion), e) plant size (m²), f) reproductive effort (proportion of reproductive branches). P<0.05*, P<0.001**, P<0.0001***, 0.10<P>0.05, P>0.10: ns (non-significant).

el ramoneo aumentó significativamente con la carga ganadera ($\beta=0.824$, $gl=1684$, $P=0.014$; $\beta=0.921$, $gl=648$, $P=0.009$, respectivamente) (Figura 2a y 2c), mientras que en intermedias no mostró variación ($\beta=0.376$, $gl=658$, $P=0.673$) (Figura 2b).

Tamaño de las plantas

El tamaño de las plantas no estuvo asociado significativamente a la carga ganadera ($\beta=0.06$, $gl=3035$, $P=0.55$) (Figura 1b). Las distintas especies sucesionales difirieron significativamente en su tamaño promedio ($\chi^2=179.8$, $gl=2$, $P<0.0001$) (Figura 3e), siendo las colonizadoras las más pequeñas, seguidas por las intermedias y las tardías de mayor tamaño. No se observó interacción de los

tipos de especie con la carga ganadera ($\chi^2=1.088$, $gl=2$, $P=0.58$). El tamaño de las especies colonizadoras, intermedias y tardías, por separado, no mostraron asociación significativa con la carga ganadera (todos los $P>0.126$) (Figura 2d y 2f).

Por otro lado, se observó una asociación negativa y significativa entre el tamaño y el ramoneo de las plantas ($\beta=-0.11$, $gl=2995$, $P=0.001$) (Figura 3a). Los distintos tipos de especies mostraron tamaños distintos ($\chi^2=179.8$, $gl=2$, $P<0.0001$) y respondieron de forma diferente al ramoneo (es decir, hubo interacción entre los factores ($\chi^2=16.8$, $gl=2$, $P=0.0002$). Al analizar por separado el efecto del ramoneo sobre el tamaño de las plantas para cada tipo de especie, se observó que

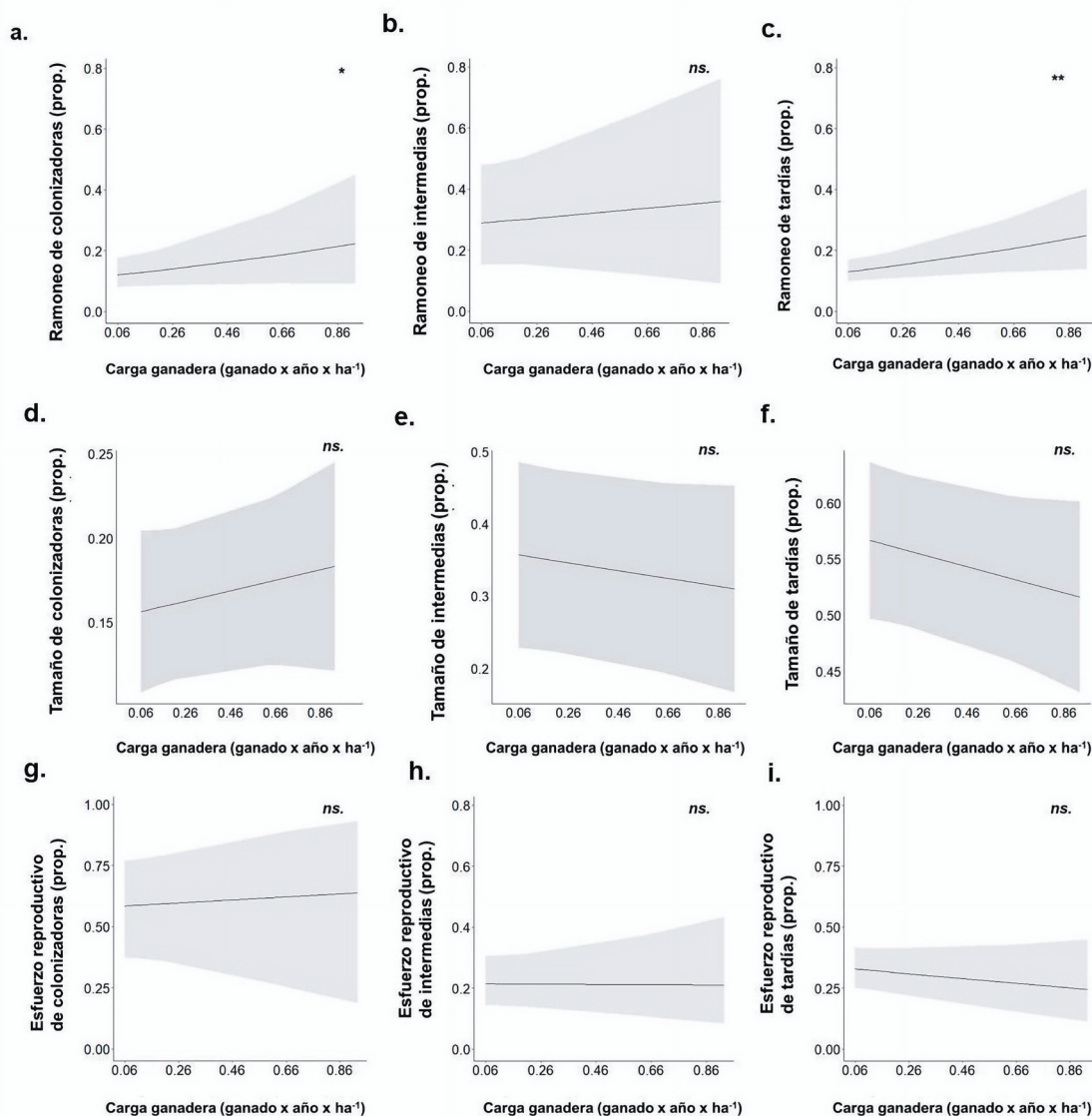


Figura 2. Relación entre el ramoneo, el tamaño y el esfuerzo reproductivo observados en las plantas según la carga ganadera (ganado.año.ha⁻¹) para cada tipo sucesional de especie del Monte Patagónico. Se muestran los valores ajustados e intervalos de confianza (95%) del ramoneo y del esfuerzo reproductivo de las plantas obtenidos con GLMM y distribución beta, y del logaritmo del tamaño, obtenido con distribución normal. La carga ganadera se usó como variable independiente para explicar a) el ramoneo de colonizadoras (proporción), b) el ramoneo de intermedias (proporción), c) el ramoneo de tardías (proporción), d) el tamaño de colonizadoras (m²), e) el tamaño de intermedias, f) el tamaño de tardías (m²), g) el esfuerzo reproductivo de colonizadoras (proporción), h) esfuerzo reproductivo de intermedias (proporción), e i) esfuerzo reproductivo de tardías (proporción). P<0.05*, P<0.001**, P<0.0001***, 0.10<P>0.05, P>0.10: ns (no significativo).

Figure 2. Relationships between stocking rate (cattle.year.ha⁻¹) and browsing, reproductive effort and plant size with for each successional type of species. Adjusted values and confidence intervals (95%) are shown for browsing and reproductive effort of the plants obtained with GLMM and beta distribution, and for the logarithm of the size, obtained with normal distribution. Stocking rate was used as an independent variable to explain a) browsing of early (proportion), b) browsing of intermediate (proportion), c) browsing of late species, d) plant size of early (m²), e) plant size of intermediate (m²), f) plant size of late (m²), g) reproductive effort of early (proportion), h) reproductive effort of intermediate (proportion), and i) reproductive effort of late species (proportion). P<0.05*, P<0.001**, P<0.0001***, 0.10<P>0.05, P>0.10: ns (non-significant).

el tamaño de las especies colonizadoras disminuyó significativamente con el del ramoneo ($\beta=-0.12$, $gl=1686$, $P<0.001$) (Figura 3c), mientras que el tamaño de las intermedias

aumentó significativamente ($\beta=0.182$, $gl= 657$, $P=0.027$) (Figura 3d) y el de las tardías no mostró asociación ($\beta=0.054$, $gl=646$, $P=0.273$) (Figura 3e).

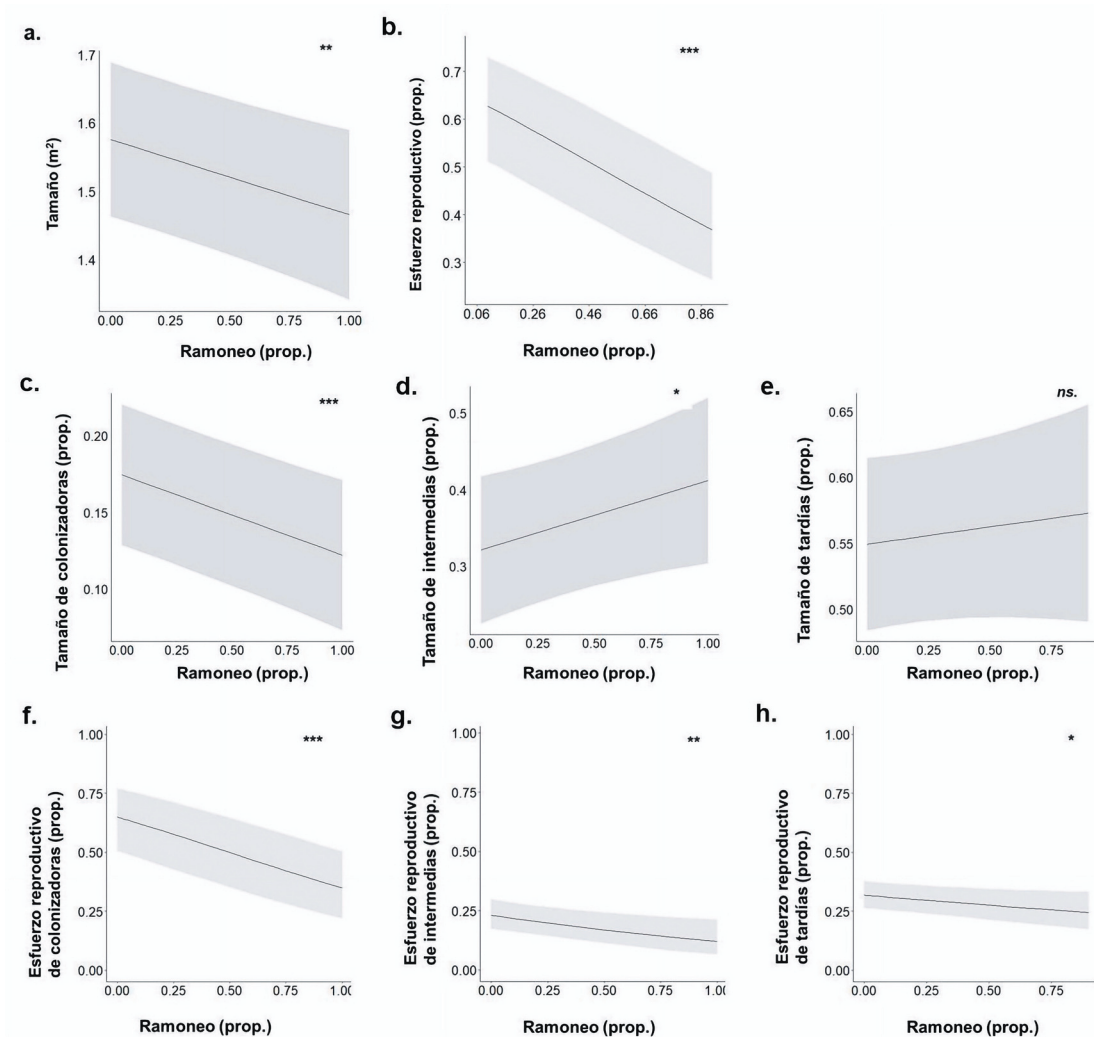


Figura 3. Relaciones entre el ramoneo (% , variable independiente) y a) el tamaño (m²) y b) el esfuerzo reproductivo de las plantas. Se muestran los valores ajustados e intervalos de confianza (95%) obtenidos con un GLMM con distribución beta para el esfuerzo reproductivo de las plantas y con distribución normal para el logaritmo del tamaño. Regresiones para cada tipo sucesional de especie entre el ramoneo (% , variable independiente) y c) el tamaño de colonizadoras (m²), d) el tamaño de intermedias (m²), e) el tamaño de tardías (m²), f) el esfuerzo reproductivo de colonizadoras (proporción), g) el esfuerzo reproductivo de intermedias (proporción), y h) el esfuerzo reproductivo de tardías (proporción). P<0.05*, P<0.001**, P<0.0001***, 0.10<P>0.05, P>0.10: ns (no significativo).

Figure 3. Relationship between browsing (independent variable) and a) size (m²) and b) reproductive effort of the plants. Figure shows the adjusted values and confidence intervals (95%) obtained with a GLMM with beta distribution for plant reproductive effort and with normal distribution for the logarithm of plant size. Regression for each type of successional species using browsing as independent variable and c) plant size of early species (m²), d) size of intermediate species, e) size of late species, f) reproductive effort of early species (proportion), g) reproductive effort of intermediate species, and h) reproductive effort of late species. P<0.05*, P<0.001**, P<0.0001***, 0.10<P>0.05, P>0.10: ns (non-significant).

Esfuerzo reproductivo de las plantas

En general, el esfuerzo reproductivo de plantas no mostró una asociación significativa la carga ganadera ($\beta=0.279$, $gl=2999$, $P=0.715$) (Figura 1c). Los tipos sucesionales de especies presentaron esfuerzos reproductivos significativamente diferentes, siendo las especies colonizadoras las que en promedio

mostraron un mayor esfuerzo ($\chi^2=10.48$, $gl=2$, $P=0.005$) (Figura 1f). No obstante, no se observó interacción entre el tipo sucesional de especie y la carga ganadera para esta variable ($\chi^2=0.502$, $gl=2$, $P=0.78$). El esfuerzo reproductivo de las especies colonizadoras, intermedias y tardías, analizadas por separado, no mostró asociación con la carga ganadera (todos los $P>0.292$) (Figura 2g y 2i).

Por otro lado, el esfuerzo reproductivo de las plantas disminuyó significativamente con el nivel de ramoneo ($\beta=-1.327$, $gl=2755$, $P<0.0001$) (Figura 3b) y fue diferente para los tipos de especies ($\chi^2=29.68$, $gl=2$, $P<0.0001$). Además, los tipos de especie variaron su esfuerzo reproductivo con ramoneo de forma diferente (es decir, hubo interacción entre los factores ($\chi^2=219.7$, $gl=2$, $P<0.0001$). Cuando se analizaron los tipos de especies por separado (colonizadoras, intermedias y tardías), se observó que sus esfuerzos reproductivos disminuyeron significativamente con el ramoneo, aunque lo hicieron con distintas pendientes ($\beta=-1.25$, $gl=1685$, $P<0.0001$; $\beta=-0.76$, $gl=403$, $P=0.005$; $\beta=-0.45$, $gl=648$, $P=0.015$, respectivamente) (Figura 3f y 3h).

Producción de semillas viables por planta

En términos generales, a medida que aumentó la carga ganadera, la producción de semillas

viables disminuyó significativamente ($\beta=-1.1$, $gl=1813$, $P=0.015$) (Figura 4a). La producción de semillas viables no varió significativamente entre los tipos sucesionales de especies ($\chi^2=2.01$, $gl=2$, $P=0.37$) (Figura 4b), pero los tipos sucesionales de especies respondieron de forma diferente a la carga ganadera ($\chi^2=200.8$, $gl=2$, $P<0.0001$). Las especies colonizadoras son las que en promedio tuvieron mayor producción de semillas viables, seguidas por las intermedias y en menor medida las tardías (Figura 4b). La producción de semillas viables en especies intermedias disminuyó significativamente con el aumento de la carga ganadera ($\beta=-1.34$, $gl=530$, $P=0.003$) (Figura 4d), mientras que en las especies colonizadoras y tardías no mostró asociación con la carga ganadera (todos los $P>0.2$) (Figura 4c y 4e).

Asimismo, la producción de semillas viables disminuyó con el ramoneo ($\beta=-0.41$, $gl=1259$, $P<0.0001$). La producción de semillas viables

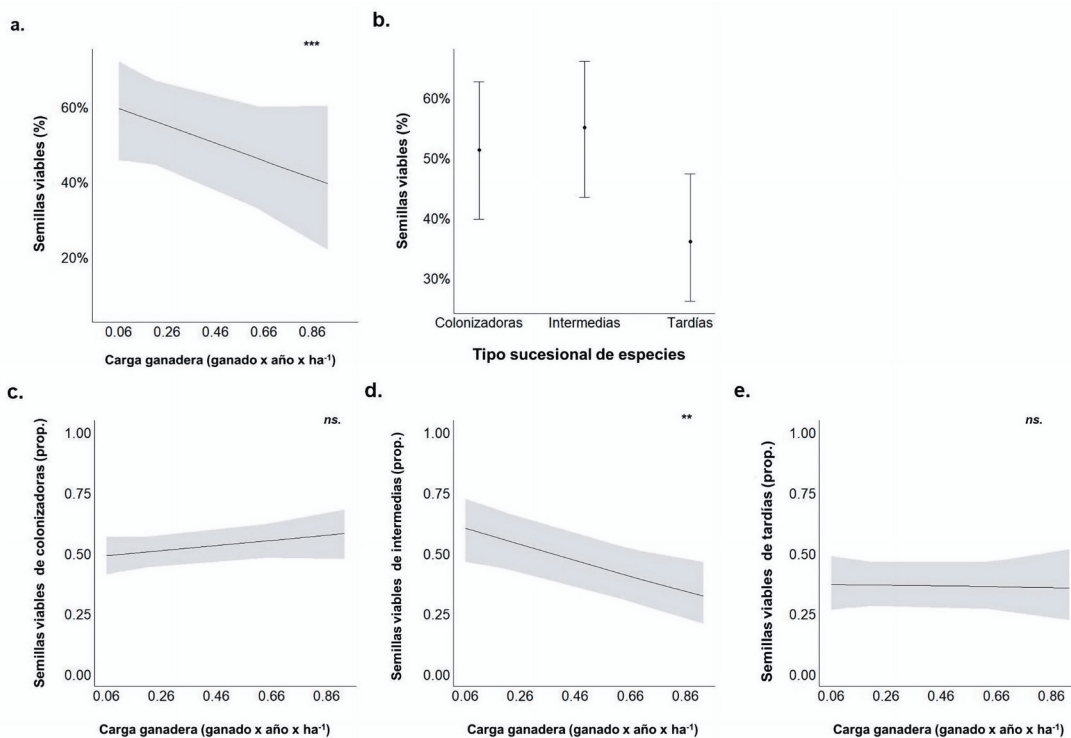


Figura 4. Relación entre la carga ganadera (variable independiente) ($\text{ganado} \cdot \text{año} \cdot \text{ha}^{-1}$) y las semillas viables de plantas provenientes de 10 campos del Monte Patagónico. Se muestran los valores ajustados e intervalos de confianza (95%) de las semillas viables obtenidos con un GLMM con distribución binomial. a) Semillas viables (%). b) Promedios de semillas viables (%). Regresiones para cada tipo sucesional de especie entre la carga ganadera y c) semillas viables de colonizadoras (proporción), d) semillas viables de intermedias (proporción), y e) semillas viables de tardías (proporción). $P<0.05^*$, $P<0.001^{**}$, $P<0.0001^{***}$, $0.10<P>0.05$, $P>0.10$: ns (no significativo).

Figure 4. Relationship between stocking rate (independent variable) ($\text{cattle} \cdot \text{year} \cdot \text{ha}^{-1}$) and viable seeds of plants from 10 rangelands of Patagonian Monte. Figure shows the adjusted values and confidence intervals (95%) of viable seeds obtained with a GLMM with binomial distribution. a) Viable seeds (%). b) Average viable seeds (%). Regressions for each successional type of species between stocking rate and c) viable seeds of early species (proportion), d) viable seeds of intermediate species (proportion), and e) viable seeds of late species (proportion). $P<0.05^*$, $P<0.001^{**}$, $P<0.0001^{***}$, $0.10<P>0.05$, $P>0.10$: ns (non-significant).

no fue significativamente diferente entre los tipos sucesionales de especies ($\chi^2=0.92$, $gl=2$, $P=0.63$), pero éstos respondieron de forma diferente al ramoneo ($\chi^2=421.2$, $gl=2$, $P<0.0001$). La producción de semillas viables de las especies colonizadoras e intermedias aumentó significativamente con el ramoneo ($\beta=0.23$, $gl=701$; $\beta=0.75$, $gl=268$, ambos $P<0.001$), mientras que en las especies tardías disminuyó ($\beta=-0.34$, $gl=111$, $P=0.001$).

Correlaciones

Se observó que el esfuerzo reproductivo y la proporción de semillas viables se correlacionaron negativa y significativamente con el ramoneo, mientras que el tamaño de las plantas lo hizo de forma positiva y significativa (Tabla 1). También se observaron correlaciones negativas y significativas entre el tamaño de las plantas, el esfuerzo reproductivo y las semillas viables (Tabla 1). Para las especies colonizadoras, la correlación entre el esfuerzo reproductivo y el tamaño de las plantas fue negativa y significativa ($\rho=0.495$, $P<0.0001$), mientras que para las especies intermedias y tardías la correlación fue positiva y significativa ($\rho=0.496$, $P<0.0001$; $\rho=0.163$, $P<0.0001$, respectivamente).

Table 1. Correlaciones de Spearman entre las variables analizadas (porcentaje de ramoneo, esfuerzo reproductivo, tamaño y producción de semillas viables). En negrita, los valores de ρ significativos, $P<0.05$.

Table 1. Spearman correlations between analyzed variables (percentage of browsing, effort, plant size and seed set). The significant ρ values are shown in bold letter, $P<0.05$.

| | Ramoneo | Esfuerzo reproductivo | Tamaño |
|-----------------------|---------|-----------------------|--------|
| Esfuerzo reproductivo | -0.139 | - | |
| Tamaño | 0.228 | -0.317 | - |
| Semillas viables | -0.111 | -0.298 | -0.227 |

DISCUSIÓN

La respuesta de las plantas a los disturbios se relaciona con sus características fisiológicas, sus formas de vida y su rol ecológico o función dentro de la comunidad (Grime 1977; Huston and DeAngelis 1994). Así, luego de un disturbio, distintas especies tienen distinta capacidad de respuesta, generando lo que se conoce como sucesión ecológica (Clements 1916; 1928; Gleason 1939; Connell and Slatyer 1977). En este trabajo nos preguntamos cómo

el ganado doméstico afecta la biomasa y la fecundidad de distintos tipos sucesionales de especies (colonizadoras, intermedias y tardías) del Monte Patagónico. Como se esperaba, con el aumento de la carga ganadera se incrementó el ramoneo sobre las plantas. Se encontró que el ramoneo tuvo un efecto directo negativo sobre la biomasa vegetal y la fecundidad al disminuir el tamaño, el esfuerzo reproductivo y la producción de semillas viables de las plantas. La producción de semillas dependió tanto de la carga ganadera y del ramoneo como del tipo sucesional de especie, mientras que la biomasa y el esfuerzo reproductivo dependieron del ramoneo del ganado y del tipo de especie; esto apoya la hipótesis de que los distintos tipos sucesionales de especies responden de manera diferente al ganado de acuerdo a sus respectivas fisiologías. Con el aumento del ramoneo, las especies colonizadoras se vieron afectadas negativamente en su biomasa y esfuerzo reproductivo, pero sobrecompensaron aumentando la producción de semillas viables. Por su lado, las especies intermedias invirtieron en aumentar su tamaño a costa de disminuir su esfuerzo reproductivo, lo que probablemente les permitiría con el tiempo aumentar su producción de semillas. Por su parte, las especies tardías podrían estar invirtiendo los recursos disponibles en compensar el tamaño con el ramoneo o sólo son consumidas sus flores o frutos, disminuyendo la asignación a su esfuerzo reproductivo y, por lo tanto, en la producción de semillas viables. Así, en condiciones de escasos recursos, como ocurre en los ambientes áridos, los tipos sucesionales de especies parecerían compensar o sobrecompensar de manera diferente en respuesta al aumento del ramoneo por ganado exótico.

Las distintas características de las especies les permiten responder de manera diferente a los disturbios (Grime 1977; Huston and DeAngelis 1994). Como se esperaba, con el incremento de la carga ganadera aumentó el ramoneo sobre las plantas, en particular en las especies colonizadoras y tardías. Estos resultados sugieren que las especies colonizadoras, al ser las más ramoneadas, fueron las preferidas por el ganado, con lo cual recibieron una mayor presión de consumo que el resto de las especies, posiblemente por su mayor palatabilidad. En cuanto al aumento del ramoneo sobre especies tardías con el aumento de la carga ganadera, es probable que se deba a que a medida que disminuye la oferta de

forraje, el ganado empieza a consumir todas las especies disponibles para poder mantener sus requerimientos nutricionales, aumentando así la presión de pastoreo en todo el elenco de especies vegetales, incluso en las menos palatables (Tadey 2006). Por su parte, las especies intermedias, a diferencia del resto, mostraron un alto porcentaje de ramoneo independientemente del gradiente de carga ganadera, como ya se había reportado para una de estas especies (Pelliza et al. 2020). Esto sugiere que el ganado busca de forma activa estas especies para consumirlas, ya que aun en cargas ganaderas bajas —situaciones en las que la oferta de forraje es mayor y la presión por pastoreo es menor—, estas especies son muy consumidas. Así, se observaron distintas preferencias de consumo según el tipo sucesional de especies y la densidad de ganado, lo cual podría afectar sus respuestas fisiológicas o morfológicas al daño en sus estructuras vegetativas o reproductivas.

Los disturbios pueden afectar las vías fisiológicas o metabólicas de las plantas y, en consecuencia, su desarrollo (Poonam et al. 2017). El ramoneo tuvo un efecto fuerte sobre la biomasa de la vegetación estudiada, reduciendo significativamente el tamaño de las plantas. En general, esto estaría reflejando que las plantas no logran recuperar su tejido fotosintético tras su consumo al tener menor cantidad de recursos disponibles. En particular, la biomasa aérea suele estar relacionada con la capacidad competitiva de las especies, así como con su estrategia en la distribución de los recursos. Una menor biomasa aérea en las plantas implica una menor cantidad de estructuras vegetativas debido a la pérdida de capacidad fotosintética y de redistribución de carbono, afectando negativamente su recuperación (Ferraro and Oesterheld 2002; Hao and He 2019). Como respuesta, es posible que las plantas asignen una mayor proporción de recursos a generar biomasa subterránea y así obtener más nutrientes para crecer o compensar los efectos negativos del ganado (Bagchi and Ritchie 2010). Esto resulta en una pérdida de cobertura vegetal —lo que disminuiría la productividad—, de materia orgánica y nutrientes del suelo, y, en definitiva, generaría la degradación del ecosistema (Wilson et al. 2018; Hao and He 2019). En consecuencia, el pastoreo podría afectar la resiliencia de los ambientes áridos a los disturbios y al cambio climático, y contribuiría a un aumento de los procesos de desertificación (Field et al. 2012; Gaitán et al. 2014; Pelliza et al. 2021).

La respuesta fisiológica al daño por el ramoneo del ganado dependió de los distintos tipos sucesionales de especies. Las especies colonizadoras fueron las más afectadas en términos de biomasa, siendo las únicas que disminuyeron significativamente su tamaño con el aumento del ramoneo. Eso parece contradecir la hipótesis de que estas especies pueden compensar el daño por poseer crecimiento relativamente rápido; sin embargo, fueron las especies que mayor remoción de biomasa sufrieron. Esta mayor presión de ramoneo sostenida en el tiempo sobre las especies colonizadoras puede ser la causante de impedir que estas especies alcancen a recuperar su biomasa. Las especies intermedias, en cambio, aumentaron su tamaño con el ramoneo. Este aumento del tamaño promedio de las plantas podría estar dado mayormente por lo que ocurre con una de las especies intermedias, *Prosopis alpataco*, que es una especie muy abundante, aun en campos de alta carga ganadera, ya que es muy consumida y dispersada por el ganado (Villagra and F. A. Roig. 2002; Passera et al. 2010; Pelliza et al. 2020). La capacidad de *P. alpataco* de propagarse radialmente formando coronas muy grandes (>6 m de diámetro), sumada a una probable disminución de la competencia interespecífica dada por la reducción de la cobertura vegetal (Tadey and Farji-Brener 2007), hace que esta especie pueda aumentar marcadamente su tamaño como una posible estrategia de escape de la herbivoría. El tamaño de las especies tardías no varió significativamente con el aumento del ramoneo; un mayor tamaño les otorga una ventaja ante el ramoneo, posiblemente por su capacidad de evitarlo y de redistribuir recursos o recuperarse (Strauss and Agrawal 1999). Además, puede haber un sesgo de muestreo si se midieron sólo individuos adultos grandes, dado que son los que sobreviven y se reproducen, sin estimar el consumo de plantas pequeñas jóvenes y su variación de tamaño. Por lo tanto, los tipos sucesionales de especies responden diferente al consumo del tejido vegetativo.

En general, a mayor tamaño y edad de las plantas, mayor es la asignación de recursos para la reproducción. Sin embargo, algunas especies tienen la facultad de favorecer el inicio de la reproducción en plantas más jóvenes o de menor tamaño cuando las condiciones ambientales limitan su crecimiento o con el aumento de la tasa de mortalidad (Bonser and Aarssen 2009). En este estudio se observó una relación negativa entre el tamaño y la

reproducción, que podría estar evidenciando una reproducción temprana (i.e., en individuos de menor tamaño) o también que la asignación de recursos para reproducción es relativamente alta en las plantas de vida corta y tamaño pequeño, como se espera en las especies colonizadoras (Taylor et al. 1990; Bonser and Aarssen 1996). Estas especies fueron las que mayor porcentaje de reproducción mostraron, seguidas por las tardías y, en menor medida, por las intermedias. Sin embargo, el ramoneo afectó a la reproducción de todas las especies, como se había reportado anteriormente (Tadey 2007, 2008, 2020).

Contrariamente a lo esperado, el esfuerzo reproductivo de las especies colonizadoras fue el más afectado por el ramoneo, mostrando una pendiente negativa mayor (Figura 3F). Es posible que la alta presión de pastoreo que reciben estas especies, sumada al daño de meristemas reproductivos y vegetativos y a la escasez de recursos, hacen que no se recuperen del ramoneo (Boyer 1988; Geber 1990; Bonser and Aarssen 1996, 2001). Algo inesperado es haber observado que el esfuerzo reproductivo de las especies intermedias fue, en promedio, el más bajo, en comparación con los otros tipos de especies. Esto puede deberse a que estas especies, muy ramoneadas, invirtieron sus recursos disponibles en aumentar su tamaño en vez de reproducirse sexualmente. De forma similar, las especies tardías también parecen asignar sus recursos a mantener su biomasa a expensas de disminuir su reproducción sexual, dado que el tamaño no varió significativamente con el ramoneo, pero su reproducción disminuyó. También puede ocurrir que el ganado sólo consuma sus flores o frutos sin afectar de forma significativa el tamaño de la planta. En consecuencia, tanto a escala ecológica como evolutiva, esto puede no sólo producir desacoples fenológicos entre distintas poblaciones de plantas —lo cual puede promover aislamiento reproductivo o especiación—, sino que también puede afectar a las poblaciones de los animales e insectos que dependen de ellas como refugio o recurso alimenticio (Kerley et al. 1993; Armbruster 1997; Fox 2003; Tadey 2007). En conclusión, las especies con ciclos de vida largos (i.e., especies intermedias y tardías) parecen invertir más recursos en compensar o sobrecompensar la biomasa removida a expensas de las estructuras reproductivas, lo que les otorgaría una ventaja para sobrevivir, resistir o evitar los efectos de la herbivoría por ganado.

La intensidad del ganado puede tener distintos impactos sobre la fecundidad de la vegetación y, por lo tanto, en su descendencia (Rusterholz et al. 2009). Encontrar una disminución en la producción de semillas viables con el aumento del ganado, y en particular, en el extremo del gradiente de pastoreo, podría reflejar el efecto negativo directo por consumo de las estructuras reproductivas o indirecto por limitación de la cantidad de energía, de recursos disponibles o por limitación polínica en las plantas (Clark and Clark 1985; Bonser and Aarssen 2001; McManus and Veit 2001). En particular, las especies colonizadoras e intermedias parecen invertir los recursos disponibles en aumentar su descendencia, ya que aumentaron la producción de semillas viables con el ramoneo, a pesar de la fuerte disminución en su biomasa o esfuerzo reproductivo. Las especies tardías serían las más afectadas por el ganado, ya que —a pesar de presentar un gran esfuerzo reproductivo (aunque disminuía con la carga ganadera)— se obtuvieron muy pocas semillas viables en el extremo del gradiente de pastoreo estudiado. Esto puede deberse a que sólo invirtieron los recursos disponibles en compensar el tamaño, en vez de en la producción de descendencia. Sería interesante complementar los datos de cantidad de semillas viables con datos de calidad de semillas, en términos de peso, porcentaje de germinación y vigor de plántulas, para evaluar la existencia de compensación cantidad-calidad de semillas por efectos maternos, como los reportados por Tadey y Souto (2016). Por lo tanto, el ganado afecta fuertemente la producción de semillas y es especialmente perjudicial para las especies tardías.

En conclusión, este estudio muestra que las especies colonizadoras sobrecompensan la pérdida de biomasa aumentando la producción de semillas viables, las intermedias aumentan su tamaño y, por ende, también su producción de semillas, mientras que de las tardías parecen ser consumidas sólo sus flores o frutos, y no su biomasa. Los tipos sucesionales de especies proporcionaron una buena unidad de comparación, lo cual ayuda a explicar y predecir el proceso de degradación y respuesta de los ecosistemas áridos a disturbios, como también de su posible recuperación. Estos resultados complementan investigaciones previas en el área de estudio (Tadey 2006; Tadey and Farji-Brener 2007; Pelliza et al. 2021), ayudando a comprender la dinámica de las comunidades, y se pueden

utilizar en la toma de decisiones para conservar, manejar y restaurar ecosistemas áridos sobrepastoreados. Dado que las especies intermedias muestran aparentes respuestas plásticas para compensar el daño y su importancia ecológica para la formación de parches de vegetación, tanto por su rol de facilitadoras como de nodrizas, resaltamos su utilidad en prácticas de restauración de zonas áridas degradadas. La combinación de especies colonizadoras e intermedias en planes de restauración podría resultar en un proceso de revegetación más rápido, aprovechando sus interacciones positivas y que ambos tipos de especies poseen altas tasas de reproducción, germinación y crecimiento. Asimismo, sugerimos que las estrategias de conservación se enfoquen en especies tardías.

REFERENCIAS

- Agrawal, A. A. 2001. Transgenerational consequences of plant responses to herbivory: An adaptive maternal effect? *American Naturalist* 157:555-569. <https://doi.org/10.1086/319932>.
- Aguiar, M. R., and O. E. Sala. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14:273-277. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01612-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01612-2).
- Andersen, G. L., and K. Krzywinski. 2007. Mortality, recruitment and change of desert tree populations in a hyper-arid environment. *PLoS ONE* 2:1-10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000208>.
- Angeloni, F., N. J. Ouborg, and R. Leimu. 2011. Meta-analysis on the association of population size and life history with inbreeding depression in plants. *Biological Conservation* 144:35-43. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.08.016>.
- Armbruster, W. S. 1997. Exaptations link evolution of plant-herbivore and plant-pollinator interactions: a phylogenetic inquiry. *Ecology* 78:1661-1672. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1661:ELEOPH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1661:ELEOPH]2.0.CO;2).
- Bagchi, S., and M. E. Ritchie. 2010. Herbivore effects on above- and belowground plant production and soil nitrogen availability in the Trans-Himalayan shrub-steppes. *Oecologia* 164:1075-1082. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1690-5>.
- Bates, D., M. Mächler, B. M. Bolker, and S. C. Walker. 2014. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67(1):1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.
- Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, S. Walker, R. H. Christensen Bojesen, H. Singmann, B. Dai, F. Scheipl, and G. Grothendieck. 2019. Package "lme4". R Project for Statistical Computing. URL: cran.r-project.org/web/packages/lme4/lme4.pdf.
- Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 351-371.
- Beider, A., N. Ciano, and R. Zerrizuela. 2013. Revegetación artificial de taludes de locaciones en corte en la cuenca del Golfo San Jorge. Pp. 213-224 *en* D. R. Pérez, A. E. Rovere and M. E. Rodríguez Araujo (eds.). *Restauración Ecológica en la Diagonal Árida de la Argentina*. 1a edición. Vázquez Mazzini Editores. Buenos Aires, Argentina.
- Berdugo, M., S. Soliveres, S. Kéfi, and F. T. Maestre. 2019. The interplay between facilitation and habitat type drives spatial vegetation patterns in global drylands. *Ecography* 42:755-767. <https://doi.org/10.1111/ecog.03795>.
- Bisigato, A. J., and M. B. Bertiller. 2004. Seedling recruitment of perennial grasses in degraded areas of the Patagonian Monte. *Journal Of Range Management* 57:191-196. [https://doi.org/10.2111/1551-5028\(2004\)057\[0191:SRPGI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2111/1551-5028(2004)057[0191:SRPGI]2.0.CO;2).
- Bonsler, S. P., and L. W. Aarssen. 1996. Meristem allocation: A new classification theory for adaptive strategies in herbaceous plants. *Oikos* 77:347. <https://doi.org/10.2307/3546076>.
- Bonsler, S. P., and L. W. Aarssen. 2001. Allometry and plasticity of meristem allocation throughout development in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Ecology* 89:72-79. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00516.x>.
- Bonsler, S. P., and L. W. Aarssen. 2009. Interpreting reproductive allometry: Individual strategies of allocation explain size-dependent reproduction in plant populations. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11:31-40. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2008.10.003>.
- Boyer, J. S. 1988. Cell enlargement and growth-induced water potentials. *Physiologia Plantarum* 73:311-316. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1988.tb00603.x>.
- Butler, J. L., and D. D. Briske. 1988. Population structure and tiller demography of the Bunchgrass *Schizachyrium scoparium* in response to herbivory. *Wiley* 51:306-312. <https://doi.org/10.2307/3565311>.
- Cabrera, A. L. 1966. Esquema fitogeográfico de la República Argentina. *Botanica* 3:87-168.
- Castilla, A. R., P. J. Garrote, M. Żywiec, G. Calvo, A. Suárez, E. Miguel, D. José, F. X. Picó, and J. M. Fedriani. 2019. Genetic rescue by distant trees mitigates qualitative pollen limitation imposed by fine-scale spatial genetic structure. *Molecular Ecology* 28:4363-4374. <https://doi.org/10.1111/mec.15233>.
- Castro, M. L., G. A. Zuleta, A. A. Pérez, M. E. Ciancio, P. Tchilinguirian, and C. A. Escartín. 2013. Rehabilitación de estepas arbustivas en locaciones petroleras del Monte Austral. Evaluación de la técnica de escarificado i: vegetación. Pp. 225- 245 *en* D. R. Pérez, A. E. Rovere and M. E. R. Araujo (eds.). *Restauración Ecológica en la Diagonal Árida de la Argentina*. Buenos Aires: Vázquez Mazzini, Buenos Aires, Argentina.
- Charlesworth, D., and B. Charlesworth. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual review of ecology and systematics* 18:237-268. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.001321>.
- Chen, J., T. Dong, B. Duan, H. Korpelainen, Ü. Niinemets, and C. Li. 2015. Sexual competition and N supply interactively

- affect the dimorphism and competitiveness of opposite sexes in *Populus cathayana*. *Plant, Cell and Environment* 38: 1285-1298. <https://doi.org/10.1111/pce.12477>.
- Clements, F. E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. 242nd edition. Carnegie Institution of Washington. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.56234>.
- Clements, F. E. 1928. *Plant succession and indicators*. H. W. Wilson Company, New.
- Connell, J. H., and R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111:1119-1144. <https://doi.org/10.1086/283241>.
- Dalmaso, A. D. 2010. Revegetación de áreas degradadas con especies nativas. *Boletín Sociedad Argentina de Botánica* 45:149-171.
- Edwards, G. R., M. J. M. Hay, and J. L. Brock. 2005. Seedling recruitment dynamics of forage and weed species under continuous and rotational sheep grazing in a temperate New Zealand pasture. *Grass and Forage Science* 60:186-199. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2005.00467.x>.
- Ferrari, S., F. Cribari-Neto, S. L. P. Ferrari, and F. Cribari-neto. 2010. Beta regression for modelling rates and proportions beta regression for modelling rates and proportions. *Journal of Applied Statistics* 31:18. <https://doi.org/10.1080/0266476042000214501>.
- Ferraro, D. O., and M. Oesterheld. 2002. Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos* 98:125-133. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980113.x>.
- Fox, G. A. 2003. Assortative mating and plant phenology: evolutionary and practical consequences. *Evolutionary Ecology Research* 5:1-18.
- Gandullo, R., J. Gastiazoro, and A. Bünzli. 1998. Dinamismo de la vegetación psamófila de Senillosa y Plottier provincia de Neuquén (Argentina). *Multequina* 7:11-20.
- Gandullo, R., G. Siffredi, and V. Velasco. 2016. Guía para el reconocimiento de especies del norte neuquino. (INTA, Ed.). 1a ed. San Carlos de Bariloche, Rio Negro.
- Geber, M. A. 1990. The cost of meristem limitation in *Polygonum arenastrum*: Negative genetic correlations between fecundity and growth. *Evolution* 44:799. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1990.tb03806.x>.
- Giantomasi, M. A., F. A. Roig Juárez, P. E. Villagra, and A. M. Srur. 2013. Morphometric characteristics, viability and germination of mesquite and sweet acacia seeds in northeastern Mexico. *Journal of Arid Environments* 35:169-174.
- Gleason, H. A. 1939. The individualistic concept of the plant association. *American Midland Naturalist* 21:92-110. <https://doi.org/10.2307/2420377>.
- González, M. F. 2010. Reintroducción de especies nativas de dos grupos funcionales en sitios con degradación severa en La Payunia de Neuquén, Argentina. Universidad Nacional del Comahue.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111:1169-1194. <https://doi.org/10.1086/283244>.
- Hao, Y., and Z. He. 2019. Effects of grazing patterns on grassland biomass and soil environments in China: A meta-analysis. *PLoS ONE* 14:1-15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0215223>.
- Hereford, J., and K. S. Moriuchi. 2005. Variation among populations of *Diodia teres* (*Rubiaceae*) in environmental maternal effects. *Journal of Evolutionary Biology* 18:124-131. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00797.x>.
- Herman, J. J., and S. E. Sultan. 2011. Adaptive transgenerational plasticity in plants: case studies, mechanisms, and implications for natural populations. *Frontiers in Plant Science* 2:1-10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2011.00102>.
- Hothorn, T., F. Bretz, P. Westfall, and R. Heiberger. 2007. The multcomp Package.
- Hothorn, T., F. Bretz, P. Westfall, R. M. Heiberger, A. Schuetzenmeister, and S. Scheibe. 2020. Package "multcomp".
- Le Houérou, H. N. 1996. Climate change, drought and desertification. *Journal of arid Environments* 34(2):133-185. <https://doi.org/10.1006/jare.1996.0099>.
- Hoyle, G. L., K. J. Steadman, R. B. Good, E. J. McIntosh, L. M. E. Galea, and A. B. Nicotra. 2015. Seed germination strategies: An evolutionary trajectory independent of vegetative functional traits. *Frontiers in Plant Science* 6:1-13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00731>.
- Huston, M. A., and D. DeAngelis. 1994. Competition and Coexistence: the effects of resource transport and supply rates. *The American Naturalist* 144:954-977. <https://doi.org/10.1086/285720>.
- John, A., S. Weisberg, B. Price, D. Adler, D. Bates, G. Baud-Bovy, B. Bolker, S. Ellison, S. Graves, R. Heiberger, P. Krivitsky, R. Laboissiere, M. Maechler, G. Monette, D. Murdoch, D. Ogle, B. Ripley, W. Venables, S. Walker, D. Winsemius, and A. Zeileis. 2021. Package "car".
- Kazakou, E., D. Vile, B. Shipley, C. Gallet, and E. Garnier. 2006. Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology* 20:21-30. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01080.x>.
- Kerley, G. I. H., F. Tiver, and W. G. Whitford. 1993. Herbivory of clonal populations: cattle browsing affects reproduction and population structure of *Yucca elata*. *Oecologia* 93:12-17. <https://doi.org/10.1007/BF00321184>.
- Lázaro, A., T. Tscheulin, J. Devalez, G. Nakas, and T. Petanidou. 2016. Effects of grazing intensity on pollinator abundance and diversity, and on pollination services. *Ecological Entomology* 41:400-412. <https://doi.org/10.1111/een.12310>.
- Lehtilä, K., and S. Y. Strauss. 1997. Leaf damage by herbivores affects attractiveness to pollinators in wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia* 111:396-403. <https://doi.org/10.1007/s004420050251>.
- Liu, H., D. Zhang, X. Yang, Z. Huang, S. Duan, and X. Wang. 2014. Seed dispersal and germination traits of 70 plant species inhabiting the Gurbantunggut Desert in northwest China. *Scientific World Journal* 1:13. <https://doi.org/>

- 10.1155/2014/346405.
- Masini, A. C. A. 2011. Germinación de especies nativas del norte neuquino: Provincias fitogeográficas del Monte y Patagónica (Distrito de la Payunia), e implicancias para la rehabilitación de zonas áridas degradadas. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Sur.
- Mazzoni, E., and M. Vázquez. 2010. Desertificación en la Patagonia. Pp. 1-24 *en* E. M. Latrubesse (ed.). Natural Hazards and Human-Exacerbated Disasters in Latin America. Chapter 17. Developments in Earth Surface Processes (Book Series). Elsevier B. V. Volume 13. [http://doi.org/10.1016/S0928-2025\(08\)10017-7](http://doi.org/10.1016/S0928-2025(08)10017-7).
- McNaughton, S. J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40:329-336. <https://doi.org/10.2307/3544305>.
- Mothershead, K., and R. J. Marquis. 2000. Fitness impact of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology* 81:30-40. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0030:FIOHTI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0030:FIOHTI]2.0.CO;2).
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4(1): 25-51. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000325>.
- Noy-Meir, I., and D. D. Briske. 1996. Fitness components of grazing-induced population reduction in a dominant annual, *Triticum diocoides* (wild wheat). *Journal of Ecology* 84:439-448. <https://doi.org/10.2307/2261205>.
- Oñatibia, G. R., M. R. Aguiar, P. A. Cipriotti, and F. Troiano. 2010. Individual plant and population biomass of dominant shrubs in Patagonian grazed fields. *Ecología Austral* 20(3):269-279.
- Paruelo, J. M., A. Beltran, E. Jobbágy, O. E. Sala, and R. A. Golluscio. 1998. The climate of Patagonia: General patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* 8(2):85-101.
- Passera, C., B. Cavagnaro, and C. Sartor. 2010. Plantas C4, C4 y CAM nativas del monte árido argentino. Adaptaciones y potencial biológico. Pp. 165-176 *en* J. L. G. Rebollar and A. C. Sancho (eds.). C4 y CAM. Características generales y uso en programas de desarrollo de tierras áridas y semiáridas.
- Pelliza, Y. I., A. Fernández, H. Saiz, and M. Tadey. 2021. Together we stand, divided we fall: effects of livestock grazing on vegetation patches in a desert community. *Journal of Vegetation Science* 32:e13015. <https://doi.org/10.1111/jvs.13015>.
- Pelliza, Y. I., C. P. Souto, and M. Tadey. 2020. Unravelling effects of grazing intensity on genetic diversity and fitness of desert vegetation. *Perspectives in Ecology and Conservation* 18:178-189. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2020.06.005>.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, EISPACK authors, S. Heisterkamp, B. VanWilligen, and J. Ranke. 2021. Package "nlme".
- Pol, R. G., M. C. Sagario, and L. Marone. 2014. Grazing impact on desert plants and soil seed banks: Implications for seed-eating animals. *Acta Oecologica* 55:58-65. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.11.009>.
- Poonam, S. Ahmad, N. Kumar, P. Chakraborty, and R. Kothari. 2017. Plant growth under stress conditions: Boon or bane. Pp. 291-313 *en* V. Shukla, S. Kumar and N. Kumar (eds.). *Plant Adaptation Strategies in Changing Environment*. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-10-6744-0_12.
- Pueyo, Y., D. Moret-Fernández, H. Saiz, C. G. Bueno, and C. L. Alados. 2013. Relationships between plant spatial patterns, water infiltration capacity, and plant community composition in semi-arid Mediterranean ecosystems along stress gradients. *Ecosystems* 16:452-466. <https://doi.org/10.1007/s10021-012-9620-5>.
- R Development Core Team. 2017. R: A Language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Viena, Austria.
- R Team Core. 2016. Package "stats." R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- Rees, M., R. Condit, M. Crawley, S. Pacala, and D. Tilman. 2001. Long-Term Studies of Vegetation Dynamics. *Science* 293:650-655. <https://doi.org/10.1126/science.1062586>.
- Roig-Juñent, S., G. Flores, S. Claver, G. Debandi, and A. Marvaldi. 2001. Monte Desert (Argentina): insect biodiversity and natural areas. *Journal of Arid Environments* 47:77-94. <https://doi.org/10.1006/jare.2000.0688>.
- Rusterholz, H. P., M. Kissling, and B. Baur. 2009. Disturbances by human trampling alter the performance, sexual reproduction and genetic diversity in a clonal woodland herb. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11:17-29. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2008.09.002>.
- Saiz, H., and C. L. Alados. 2012. Changes in semi-arid plant species associations along a livestock grazing gradient. *PLoS ONE* 7:1-9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040551>.
- Skaug, A. H., D. Fournier, A. Nielsen, A. Magnusson, and B. Bolker. 2018. glmmADMB: Generalized Linear Mixed Models using "AD Model Builder".
- Soliveres, S., C. Smit, and F. T. Maestre. 2015. Moving forward on facilitation research: response to changing environments and effects on the diversity, functioning and evolution of plant communities. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 90:297-313. <https://doi.org/10.1111/brv.12110>.
- Souto, C. P., and M. Tadey. 2018. Livestock effects on genetic variation of creosote bushes in Patagonian rangelands. *Environmental Conservation* 46:59-66. <https://doi.org/10.1017/S0376892918000280>.
- Sternberg, M., M. Gutman, A. Perevolotsky, and J. Kigel. 2003. Effects of grazing on soil seed bank dynamics: An approach with functional groups. *Journal of Vegetation Science* 14:375-386. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02163.x>.
- Tadey, M. 2006. Grazing without grasses: Effects of introduced livestock on plant community composition in an arid environment in northern Patagonia. *Applied Vegetation Science* 9:109-116. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2006.tb00660.x>.
- Tadey, M. 2007. Efectos del pastoreo sobre la polinización y reproducción de plantas del Monte Patagónico. Universidad Nacional del Comahue- Centro Regional Universitario Bariloche.
- Tadey, M. 2008. Efecto del ganado sobre los niveles de polinización en especies vegetales del monte patagónico.

- Ecología Austral 18:89-100.
- Tadey, M. 2015. Indirect effects of grazing intensity on pollinators and floral visitation. *Ecological Entomology* 40: 451-460. <https://doi.org/10.1111/een.12209>.
- Tadey, M. 2020. Reshaping phenology: Grazing has stronger effects than climate on flowering and fruiting phenology in desert plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 42:125501. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.125501>.
- Tadey, M., and A. G. Farji-Brener. 2007. Discriminating direct and indirect effects of exotic grazers on native plant cover in the Monte desert of Argentina. *Journal of Arid Environments* 69:526-536. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.10.016>.
- Tadey, M., and C. P. Souto. 2016. Unexpectedly, intense livestock grazing in arid rangelands strengthens the seedling vigor of consumed plants. *Agronomy for Sustainable Development* 36:63. <https://doi.org/10.1007/s13593-016-0400-z>.
- Taylor, D. R., L. W. Aarssen, and C. Loehle. 1990. On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for plant life history strategies. *Oikos* 58:239. <https://doi.org/10.2307/3545432>.
- Trlica, M. J., and L. R. Rittenhouse. 1993. Grazing and plant performance. *Ecological Applications* 3:21-23. <https://doi.org/10.2307/1941783>.
- Vallentine, J. F. 2001. *Grazing Management*. Second. Academic Press, San Diego, CA, US.
- Villagra, P. E., and F. A. Roig. 2002. Distribución geográfica y fitosociología de *Prosopis argentina* y *P. alpataco* (Fabaceae, Mimosoidea). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 37:99-106.
- Villagra, P. E., C. Giordano, J. A. Alvarez, J. B. Cavagnaro, A. Guevara, C. Sartor, C. B. Passera, and S. Greco. 2011. Ser planta en el desierto: estrategias de uso de agua y resistencia al estrés hídrico en el Monte Central de Argentina. *Ecología Austral* 21:29-42.
- Wilson, C. H., M. S. Strickland, J. A. Hutchings, T. S. Bianchi, and S. L. Flory. 2018. Grazing enhances belowground carbon allocation, microbial biomass, and soil carbon in a subtropical grassland. *Global Change Biology* 24:2997-3009. <https://doi.org/10.1111/gcb.14070>.
- Yoshihara, Y., B. Chimeddorj, B. Buuveibaatar, B. Lhagvasuren, and S. Takatsuki. 2008. Effects of livestock grazing on pollination on a steppe in eastern Mongolia. *Biological Conservation* 141:2376-2386. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.07.004>.
- Zamora, R., P. Garcá-Fayos, and L. Gómez-Aparicio. 2004. Las interacciones planta-planta y planta animal en el contexto de la sucesión ecológica. Pp. 371-394 en F. Valladares (ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. 2da edición. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid, España.
- Zobel, M. 1989. Secondary forest succession in Järvselja, southeastern Estonia: Changes in field layer vegetation. *Annales Botanici Fennici* 26:171-182.
- Zuleta, G., and C. Escartín. 2014. Regeneración post-disturbio en ambientes degradados por la actividad petrolera en Nor-Patagonia. Pp. 105-112 en A. S. Álvarez and D. R. Pérez (eds.). *Aspectos ecológicos, microbiológicos y fisiológicos de la restauración de ambientes degradados de zonas áridas*. Aportes de investigaciones de Argentina, Chile, Venezuela y México. Ministerio de Educación de la Nación y Conicet, Mendoza, Argentina.