



TESIS DOCTORAL

Rehabilitación de explanadas petroleras en el Monte Austral (Neuquén, Argentina) considerando aspectos sucesionales de la vegetación nativa y sus interacciones.



Tesista:

Lic. Florencia del Mar GONZALEZ

Lugar de trabajo:

L.A.R.R.E.A. Facultad de Cs. del Ambiente y la Salud
(Universidad Nacional del Comahue)

Directoras:

Dra. Griselda Luz BONVISSUTO
Dra. María Julia KRISTENSEN

2022

A mis hijos Gael y Milo

A mi marido Mauricio

Agradecimientos:

A las Dras. Griselda Luz Bonvissuto y Maria Julia Kristensen, mis directoras de tesis, por el tiempo, paciencia y dedicación brindada durante todo el proceso de formación de posgrado.

Al Dr. Daniel Pérez, director de las Becas de Posgrado de Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de las que fui beneficiaria y que permitieron la presente investigación. Daniel despertó mi interés por las zonas áridas, su conservación y restauración durante mi formación de grado, desde ese momento es guía y referente en cada trabajo encarado.

A la Facultad de Ciencias del Ambiente y la Salud, particularmente a los integrantes del LARREA: Fernando Farinaccio, Maria Emilia Rodríguez Araujo, Juana Lagos, Daniela Paredes, Victoria Brizio, Natalia Turuelo, Cecilia Sosa, Gimena Rajnoch, Jorge Hernandez y Javier Contreras, con quienes compartimos horas de trabajo y largas campañas de campo descubriendo las maravillas del Monte. El apoyo y aporte de ellos facilitó mucho el trabajo.

Al proyecto de investigación 04/U021 y a la Fundación de la Universidad Nacional del Comahue para el Desarrollo Regional que mediante los convenios de trabajo con el LARREA solventaron la investigación.

A la empresa TOTAL AUSTRAL que autorizó la realización del estudio en el yacimiento Aguada Pichana.

A todos los que me ayudaron en alguna de las tantas campañas de campo: Ramón Tillería (inigualable su predisposición), Daniel Coila, Néstor Garrido, Aluney Valdez, Antonella Peano y Esteban Pérez.

Muy especialmente a mi familia, mi marido (Maury) e hijos (Gael y Milo) que aceptan mis tiempos con amor y paciencia. A mi mamá y tíos que siempre me han brindado su ayuda desde siempre. A mi abuela Miguelina que desde donde esté disfruta este logro.

Finalmente, a la Educación Pública que iguala oportunidades.

Prólogo

En una época en la cual las consecuencias ecológicas, sociales y económicas de la degradación ambiental se incrementan acentuadamente, la restauración ecológica surge como una disciplina con potencial para revertir ese proceso. Asimismo, la construcción teórica que surge de la práctica, denominada “ecología de la restauración” cobra importancia como disciplina emergente que sustenta las técnicas y estrategias que se emplean. Cuando se comenzó esta tesis, los trabajos de restauración en el Monte Austral de la provincia del Neuquén eran incipientes, y se centraban básicamente en algunas plantaciones experimentales. Desde ese momento me vi motivada a abordar la investigación en aspectos ecológicos que fundamentaran la toma de decisiones en restauración, en particular la regeneración natural de los ecosistemas severamente degradados. Complementariamente, me interesé tempranamente en la utilización de interacciones bióticas en los procesos de restauración. Trabajos pioneros en este tema en zonas áridas de Europa, fueron una guía para abordar el tema y analizar el posible rol de plantas nodrizas en el establecimiento de plántulas de vivero. La presente contribución pretende aportar herramientas para diseñar proyectos de restauración y rehabilitación de zonas áridas tanto a nivel global como a nivel regional y local. Dado que los ecosistemas áridos en la provincia de Neuquén en donde desarrollo mi trabajo se encuentran severamente afectadas por actividades hidrocarburíferas, conté con un escenario apropiado para iniciar la investigación.

*De acuerdo a lo planeado pude utilizar como área de estudio yacimientos hidrocarburíferos en la provincia de Neuquén, y elegir sitios de estudio con similares años de abandono (es decir con la misma cantidad de años desde que se dejaron de impactar) y con relativa cercanía entre sí, que permitiera la logística del estudio. De esta manera, conté con 16 sitios que habían sufrido desmonte, movimiento y compactación del suelo, para analizar, en el capítulo 2 de la presente tesis, la regeneración natural de la vegetación y caracterizar las comunidades aledañas (de referencia). Posteriormente, al resultar *Larrea divaricata* como la especie de mayor Índice de Valor de Importancia (IVI) en las comunidades aledañas, pude abordar el estudio del efecto de ejemplares adultos de esa especie sobre la emergencia natural de plántulas en estadios avanzados de la sucesión. Ese estudio conforma el capítulo 3 del manuscrito.*

*Finalmente, al quedar evidenciado el rol de nodriza de *L. divaricata* sobre la emergencia de plántulas, pude experimentar in situ el rol de ejemplares establecidos de *L. divaricata* y *G. chilensis* (especies con*

mayor IVI en los sitios degradados) sobre la supervivencia y crecimiento de plantines introducidos. Ese análisis se presenta en el capítulo 4.

De este modo, la estructura de la tesis consta de 5 capítulos, en el primero se presenta la introducción general y la descripción del área de estudio. La introducción consta de: planteamiento del problema de investigación, objetivos, antecedentes de mayor peso en el estudio a desarrollar y el marco teórico. Los capítulos experimentales (cap. 2, 3 y 4) se escribieron con la estructura de artículos científicos para su futura publicación, por lo que reúnen: introducción específica a la temática que abordaran, materiales y métodos, resultados, discusión y bibliografía. Finalmente, en el capítulo 5 se presentan las conclusiones que vinculan las temáticas abordadas en los capítulos 2, 3 y 4 y que responden las inquietudes que motivaron este trabajo. Asimismo, en el capítulo final se incluyen recomendaciones que se espera sean de utilidad a la gestión ambiental de áreas severamente degradadas del Monte Austral de Neuquén.

Resumen

“Rehabilitación de explanadas petroleras en el Monte Austral (Neuquén, Argentina) considerando aspectos sucesionales de la vegetación nativa y sus interacciones”

El Monte es una provincia fitogeográfica de gran extensión territorial, ocupa el 17 % de la superficie continental de la Argentina, sustenta numerosas actividades productivas y atraviesa procesos de desertificación. La degradación de regiones áridas como las del Monte Austral, tiene numerosas consecuencias sociales y ecológicas por lo que distintos organismos internacionales, entre ellos la Convención de las Naciones Unidas para la Lucha contra la Desertificación (UNCCD), la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO) y la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN), plantean la necesidad de urgentes medidas para su rehabilitación y/o restauración ecológica. En este contexto, el objetivo del presente trabajo fue evaluar técnicas de rehabilitación de la vegetación en explanadas hidrocarburíferas abandonadas en el Bajo de Añelo, Monte Austral, teniendo en cuenta aspectos de la sucesión temprana de la vegetación, la supervivencia al plantar arbustos viverizados y el potencial uso de especies nodrizas. La hipótesis general fue que las explanadas hidrocarburíferas abandonadas en el Bajo de Añelo poseen características edáficas diferentes a la referencia ecológica, que dificultan la regeneración natural de la vegetación. Por ello, la rehabilitación mediante la plantación de especies nativas viverizadas y el uso de especies nodrizas, es una opción adecuada para recuperar la cobertura vegetal en menor plazo de tiempo. En este marco, en un área del Monte Austral (Aguada Pichana ubicada en el Bajo de Añelo, Neuquén) se seleccionaron 16 explanadas hidrocarburíferas y 16 referencias ecológicas (áreas aledañas sin impactos hidrocarburíferos) y se caracterizaron las comunidades vegetales (composición, cobertura, densidad frecuencia, riqueza, diversidad, equitatividad). En cada una se evaluaron las características edáficas superficiales que pudieran tener relación con la regeneración natural, tales como: contenido de Carbono orgánico (CO), nitrógeno (N) y fósforo (P), pH, conductividad eléctrica (CE), composición textural, infiltración y temperatura del suelo a -5cm. También se estudiaron, en seis sitios, el rol de ejemplares adultos de *L. divaricata* presentes en el ecosistema de referencia, en la emergencia de plántulas de arbustos, hierbas anuales y perennes. Finalmente, en 7 explanadas se plantaron ejemplares viverizados de arbustos nativos del Monte, *Senna aphylla* y *Prosopis flexuosa*, bajo distintas situaciones: próximos a dos especies de arbustos que emergían naturalmente en las explanadas (*Larrea divaricata* y *Grindelia chiloensis*), y aislados. En esa experiencia se determinó la modificación

que realizan las especies, presentes en las explanadas y evaluadas como nodrizas, sobre las características edáficas superficiales y microclimáticas. Asimismo, se evaluó si esas modificaciones mejoran la supervivencia y desarrollo de los plantines introducidos. Para ello, se evaluaron las características microclimáticas (temperatura del aire y edáfica, velocidad del viento, radiación fotosintéticamente activa, contenido de agua en el suelo) y edáficas (contenido de MO y N, pH, CE, composición textural) en inmediaciones a la planta nodriza y en suelo descubierto, y se registró la supervivencia y el crecimiento de los plantines.

Las explanadas presentaron un sustrato de características distintas al entorno circundante, considerado como comunidad de referencia, tuvieron menor conductividad eléctrica, velocidad de infiltración y contenido de nutrientes (nitrógeno y materia orgánica). En las comunidades aledañas se observaron diferencias significativas en las características edáficas entre las áreas bajo parches de vegetación y áreas de suelo descubierto; asimismo, se detectó heterogeneidad en las comunidades, reflejada en la dominancia de especies. En dos sitios hubo dominio de *Monttea aphylla*, en dos *Larrea cuneifolia* y *Gochnatia glutinosa* y en ocho *L. divaricata*. De la comparación entre las comunidades de explanadas y sitios de referencia ecológica, surge que las mismas son muy diferentes, demostrado por el índice de similitud de Sorensen cuantitativo (0,08). Las explanadas presentaron coberturas de vegetación muy bajas, una riqueza del 40 % y una diversidad cercana al 35 % de la referencia ecológica. Con respecto a la sucesión temprana, 15 especies colonizaron las explanadas, predominaron los arbustos, pero no solo de aquellas especies consideradas como pioneras o ruderales en ese ecosistema. En relación al rol de *L. divaricata*, sobre la emergencia de plántulas de otras especies en la referencia ecológica, se detectaron mayor emergencia de plántulas de arbustos y hierbas a sotavento de la misma. La plantación de ejemplares de *S. aphylla* y *P. flexuosa* var. *depressa* producidos en vivero, mostró que no requieren de plantas nodrizas para su supervivencia y crecimiento. El amortiguamiento que producen las nodrizas de la temperatura del del suelo, así como la disminución de la intensidad del viento y la radiación fotosintéticamente activa, se reflejaron en un mayor contenido de agua en el suelo a barlovento de la nodriza *G. chilensis*.

Se concluye que en las explanadas se desarrollan procesos sucesionales distintos a una sucesión secundaria típica, motivados por el sustrato que poseen, que es nuevo y diferente al de la referencia ecológica. La cantidad de especies que se encontraron colonizando las áreas degradadas fue alta respecto a la documentada en el Monte Austral, y representaron el 39,4 % de las registradas en la referencia; las mismas pertenecieron a las categorías ruderales, versátiles y competidoras. Las especies con mayor constancia en esos sitios incluyeron especies características de comunidades maduras,

como *Larrea divaricata*, establecidas a partir de semillas y no de rebrotes, como pudo comprobarse en campo.

Con respecto a los procesos de facilitación evaluados, se encontró que los ejemplares adultos de *L. divaricata* facilitan la emergencia de plántulas de distintas formas de vida bajo su dosel (principalmente en la orientación sotavento). Sin embargo, en las explanadas, no existió efecto nodriza de plantas colonizadoras de *L. divaricata* ni de *G. chilensis* sobre la supervivencia y crecimiento de los plantines introducidos, lo que pone de manifiesto que las interacciones dependerán de la identidad de las especies implicadas, la fase de desarrollo de las plantas, así como de los recursos disponibles. La alta supervivencia de los ejemplares plantados de *P. flexuosa* que superó el 90 % permiten proponerla como especie clave para su introducción en sitios severamente degradados del Monte donde, además de brindar cobertura al suelo, aportarían nitrógeno y materia orgánica.

Con base en los resultados obtenidos se realizan recomendaciones para la implementación en planes de rehabilitación y restauración ecológica, que permitirán acelerar la recuperación de zonas áridas degradadas, en particular, del Monte Austral.

Summary

“Rehabilitation of oil fields in the Southern Monte (Neuquén, Argentina) considering succession and interaction of native vegetation”

Monte is a phytogeographical province of great territorial expanse, accounting for 17% of Argentina’s continental land area, hosting various production activities, and undergoing desertification processes. The environmental degradation of arid areas like Southern Monte has numerous social and ecological consequences, so different international organizations, among them the United Nations Convention to Combat Desertification (UNCCD), Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) and the International Union for Conservation of Nature (IUCN), raise the need to take urgent measures for its ecological rehabilitation and/or restoration. Given this context, the objective of this work was to test rehabilitation techniques in oil field pads in Añelo Basin, Southern Monte, bearing in mind aspects of the early succession of plants, survival of shrub plantations, and the potential use of nurse plants. The general hypothesis was that severely degraded sites have markedly different soil and microclimatic characteristics from those of the natural environment, which prevent natural regeneration through secondary succession processes. Therefore, in these cases, rehabilitation by planting nursery native species and the use of selected nurse plants is the appropriate option to reach a fast vegetation cover, and to combat erosion. To that effect, 16 oil fields and 16 nearby ecological reference sites (free from hydrocarbon impact) were selected and plant communities were characterized by composition, cover, density, frequency, richness, diversity and equality in an area of Southern Monte, Aguada Pichana, located in the Añelo Basin, Neuquén. The sites were assessed in terms of superficial soil characteristics that might be related to natural regeneration, including organic carbon (OC), nitrogen (N) and phosphorus (P), pH, electrical conductivity (EC), textural composition, infiltration, and soil temperature at -5cm.

In six sites, the role of adult plants of *L. divaricata* present in the control ecosystem was studied to establish its relation in the emergence of shrubs and annual and perennial herbaceous plants. Finally, nursery seedlings of native Monte shrubs, *Senna aphylla* and *Prosopis flexuosa* var. *depressa*, were planted in 7 oil fields associated with two colonizer shrubs considered as pre-existing nurse plants (*Larrea divaricata* and *Grindelia chiloensis*) and also isolated (in bare soil). This experience evaluated the modification undergone by the species in the oil field, assessed as nurse plants, regarding superficial soil and microclimatic characteristics, which might benefit the survival and growth of the seedlings. To that effect, microclimatic (air and soil temperature, wind speed, photosynthetically active

radiation, water in soil) and soil (organic matter and N, pH, EC, textural composition) characteristics were assessed in areas close to the nurse plant and in areas with bare soil; and the survival and development of the introduced plants were recorded.

Oil fields showed a different substrate than that of the neighboring environment, considered the reference community, with lower electrical conductivity, infiltration speed and content of nutrients (nitrogen and organic matter). In the reference communities, significant differences were observed in the soil quality between the areas with patches of vegetation and those of bare soil; community heterogeneity was also noted as reflected by species dominance. Two sites showed a predominance of *Monttea aphylla*, other two of *Larrea cuneifolia* and *Gochnatia glutinosa* and in eight sites *L. divaricata* prevailed. The comparison between oil field communities and control sites showed that they are markedly different as evidenced by Sorensen's quantitative index of similarity (0.08). Oil fields showed extremely low vegetation cover, a natural wealth of 40% and around 35% diversity compared to the control site. As to early succession, 15 species colonized the oil fields, mostly shrubs but not only the shrub species formerly considered as pioneers or ruderals in these ecosystems. Regarding the role of *L. divaricata* in the emergence of other species' seedlings in control sites, a higher density was registered for shrub seedlings and herbs in the leeward. The introduction of seedlings of *S. aphylla* and *P. flexuosa* var. *depressa* showed that they do not require nurse plants to survive and grow. The role of nurse plants in softening soil temperature and blocking wind intensity and diminishing photosynthetically active radiation did translate in higher water volume in the soil in the soil upwind of the nursery

The conclusion is that succession processes in the oil fields differ from a typical secondary succession due to the quality of the substrate, which is new and different from that of nearby reference. The number of species colonizing the degraded area was significantly high, and they accounted for 39.4% of those observed in the control site. The species belonged to a ruderal, versatile and competitive type. The most evidenced species in these sites included species characteristic of mature communities, such as, *Larrea divaricata*, which grew from seeds rather than new sprouts as it was confirmed in the field.

As to assessed facilitation processes, adult plants of *L. divaricata* were found to facilitate the emergence of different kinds of seedlings under its overstory (mainly leeward). However, the oil fields did not see a nursing effect of the colonizing plants of *L. divaricata* or *G. chiloensis* on the survival or growth of the seedlings introduced, which highlights the fact that interactions will depend on the identity of the species involved, the stage of plant growth, and the available resources. The high

survival rate of planted seedlings of *P. flexuosa* -over 90%- marks this species as key for plant recovery and soil improvement in severely degraded sites of the Monte.

Based on the results obtained, recommendations are produced as to the implementation of ecological rehabilitation and restoration plans, which will accelerate the recovery of degraded arid areas, particularly in the Southern Monte.

Índice general

Dedicatoria.....	i
Agradecimientos:	iii
Prólogo	iv
Resumen.....	vi
Summary	ix
1. CAPÍTULO 1: Introducción y área de estudio	1
1.1. Problema de investigación	2
1.2. Objetivo general e hipótesis.....	3
1.3. Objetivos específicos, hipótesis (H) y predicciones (P)	4
1.4. Antecedentes	6
1.4.1. Restauración ecológica en el Monte Austral.....	6
1.4.2. Utilización de la facilitación como técnica de la restauración ecológica	6
1.4.3. Sucesión en el Monte Austral.....	7
1.4.4. Interacciones bióticas en parches de vegetación:	9
1.5. Marco teórico.....	9
1.5.1. Sucesión ecológica. Conceptos básicos.....	9
1.5.2. Restauración Ecológica.....	11
1.6. Área de estudio	13
1.7. Bibliografía	17
2. CAPÍTULO 2: <i>Características abióticas y bióticas de la regeneración natural de explanadas hidrocarburíferas del Monte Austral</i>	27
2.1. Introducción	28
2.2. Materiales y métodos	30
2.2.1. Diseño de muestreo	30

2.2.2.	Características microclimáticas	32
2.2.3.	Características edáficas	32
2.2.4.	Características de la vegetación	33
2.2.5.	Rol de las especies según su respuesta a la perturbación	35
2.2.6.	Análisis estadísticos.....	36
2.3.	Resultados	38
2.3.1.	Características microclimáticas	38
2.3.2.	Comparación de características edáficas superficiales	43
2.3.3.	Vegetación.....	45
2.4.	Discusión	60
2.4.1.	Diferencias del medio abiótico entre D y RE.....	60
2.4.2.	Caracterización de la vegetación.....	62
2.4.2.1.	Características de los RE.....	62
2.4.2.2.	Sucesión ecológica temprana en sitios degradados	63
2.4.2.3.	Rol de las especies según su respuesta a la perturbación	64
2.5.	Bibliografía:	67
3.	CAPÍTULO 3: Rol de <i>Larrea divaricata</i> en la emergencia de plántulas en el Monte Austral	77
3.1.	Introducción	78
3.2.	Materiales y Métodos	80
3.2.1.	Diseño de muestreo	80
3.2.2.	Variables estudiadas	81
3.2.2.1.	Variables ambientales	81
3.2.2.1.	Emergencia de plántulas	83

3.2.3.	Análisis estadístico	83
3.3.	Resultados	84
3.3.1.	Variables ambientales:	84
3.3.2.	Emergencia	87
3.3.2.1.	Otoño.....	87
3.3.2.2.	Primavera	91
3.4.	Discusión:	96
3.5.	Bibliografía	99
4.	CAPÍTULO 4: Evaluación de especies pioneras del Monte Austral como nodrizas en ensayos de rehabilitación de sitios afectados por la actividad hidrocarburífera en la Patagonia argentina	104
4.1.	Introducción	105
4.2.	Materiales y métodos:	107
4.2.1.	Diseño experimental	107
4.2.2.	Descripción de las especies:	110
4.2.2.1.	Especies a ensayar como nodrizas	110
4.2.2.2.	Especies a reintroducir	111
4.2.3.	Variables evaluadas.....	113
4.2.3.1.	Propiedades edáficas superficiales de los microambientes de plantación.....	113
4.2.3.2.	Características microclimáticas	114
4.2.3.3.	Caracterización de la respuesta de los plantines:	115
4.2.4.	Análisis estadísticos:.....	116
4.3.	Resultados	117
4.3.1.	Comparación de características edáficas superficiales	117
4.3.2.	Características microclimáticas	121

4.3.3. Evaluación de la facilitación	129
4.4. Discusión	135
4.5. Bibliografía:	141
5. CAPÍTULO 5: Conclusiones y recomendaciones	151
5.1. Conclusiones.....	152
5.2. Recomendaciones	154
6. Anexo 1.....	156
7. Anexo 2.....	157
8. Anexo 3.....	160

Índice de Figuras:

Figura 1.1: área de estudio. A: ubicación de la Provincia Fitogeográfica del Monte, distrito Austral. B: ubicación de la Provincia de Neuquén y el Monte en la República Argentina. C: ubicación de los 16 sitios de estudio. (Sistemas de coordenadas geográficas WGS-84).....	13
Figura 1.2: clases de cobertura del suelo en el área de estudio, según el Sistema de Clasificación de Tierras de FAO (LCCS) (Di Gregorio & Jansen, 1998) y sitios de estudio (n=16) del yacimiento hidrocarburífero Aguada Pichana Este, ubicado en la Provincia Fitogeográfica del Monte.....	15
Figura 2.1: (A) vista general de un sector D (explanada). (B). Vista general de un sector RE (Referencia Ecológica).	31
Figura 2.2: instrumentos de medición utilizados: HOBO serie 10 para medir temperatura y humedad del aire a 1 m sobre el suelo (A) y data loggers i-button para registrar la temperatura edáfica a – 5 cm de la superficie (B); se muestra el detalle de los mismos (C y D respectivamente).	32
Figura 2.3: temperatura del aire (°C) media, mínima absoluta y máxima absoluta en los sitios 2D, 6D y 9D. Las barras sobre la temperatura media representan el error estándar (n=638).	38
Figura 2.4: temperatura media diaria de los sitios 2D, 6D y 9D desde junio del 2012 hasta abril del 2014. La curva sobre los registros representa la regresión Loess aplicada en el análisis.....	39
Figura 2.5: humedad relativa media, mínima absoluta y máxima absoluta (%) de los sitios 2D, 6D y 9D. Las barras sobre la humedad relativa media representa el error estándar (n= 638).	40
Figura 2.6: húmedad relativa media del aire diaria, de los sitios 2D, 6D y 9D desde junio del 2012 hasta abril del 2014. La curva sobre los registros representa la regresión Loess aplicada en el análisis.....	40
Figura 2.7: valores medios y error estándar de la mediana de amplitud termica (- 5 cm) diaria en las estaciones: verano (n=513), otoño (n=500), invierno (n=462) y primavera (n=313). Letras distintas indican diferencias significativas $\alpha = 5\%$	41
Figura 2.8: valores medios y error estándar de la mediana de la temperatura edáfica (-5 cm) diaria en los microambientes Degradado (D) (n=453), Pv (parche de vegetación) (n=647) y Sd (suelo descubierto) (n=658). Letras distintas indican diferencias significativas $\alpha = 5\%$	42
Figura 2.9: temperaturas edáficas promedio (n=3) en intervalos de dos horas, durante el primer día de cada estación, en los tres ambientes de estudio: Explanada (D), Suelo descubierto (RE Sd) y Parche de	

vegetación en la Referencia Ecológica (RE Pv). Las barras sobre las columnas indican el error estándar 42

Figura 2.10: análisis de componentes principales basado en las características edáficas superficiales de los sitios de estudio: porcentaje de arena (A), limo (l) y arcilla (a) y carbono orgánico (CO), contenido de nitrógeno (N) capacidad de infiltración (Inf), pH y conductividad eléctrica (CE) de los sectores degradados (D), sobre explanadas de explotación hidrocarburífera (n = 16), y sectores testigo (Referencia Ecológica) ubicado bajo parches de vegetación (RE Pv) y suelo desnudo (RE Sd) ($n_{Pv} = 16$ y $n_{Sd} = 16$) 43

Figura 2.11: A) velocidad de infiltración (cm/s), y B) proporciones de arena (A); limo (l); arcilla(a) de los sitios (n=16) correspondientes a los microambientes de estudio: degradados (D) y parches de vegetación de la referenica ecológica (Pv RE) y suelo desnudo de la referencia ecológica (Sd RE). Letras distintas expresan diferencias significativas entre microambientes a un nivel de significación del 5%. Las barras sobre las columnas indican el error estándar. 44

Figura 2.12: A) pH; conductividad eléctrica (CE); contenido de B) materia orgánica (MO), carbono orgánico (CO) y C) nitrógeno (N) promedio de los sitios (n=16) correspondientes a los microambientes de estudio: degradados (D) y parches de vegetación de la referenica ecológica (Pv RE) y suelo desnudo de la referencia ecológica (Sd RE). Letras distintas expresan diferencias significativas entre microambientes a un nivel de significación del 5%. Las barras sobre las columnas indican el error estándar. 45

Figura 2.13: dendrograma de similitud, basado en la cobertura relativa por especie de plantas registradas en las dos situaciones (D y ER), de los 16 sitios de muestreo, se representan en ovalos numerados los grupos formados. Distancia euclídea, método de agrupamiento vinculación promedio. 47

Figura 2.14: biplot (especies y sitios) del análisis de componentes principales realizado con la cobertura de vegetación de todos los sitios (D y RE, $n_D=16$ $n_{RE} = 16$). Los puntos representan los sitios y las siglas indican las primeras tres letras del género y epíteto de las especies..... 48

Figura 2.15: gráfico de componentes principales basado en la cobertura de especies de la referencia ecológica (RE, n=16). Los puntos representan los sitios, los círculos la agrupación de sitios a lo largo de los componentes y las siglas indican las primeras tres letras del género y epíteto de las especies..... 49

Figura 2.16: diagrama de ordenación CCA de sitios RE en función a la cobertura de especies y a variables edáficas superficiales: contenido relativo (%) de arena (A), limo (l), arcilla (a), concentración de

nitrógeno (N) y carbono orgánico (CO) del suelo, conductividad eléctrica (CE) y pH. Los puntos indican los sitios (de 1 al 16), los triángulos las especies, las letras y círculos indican la agrupación de los sitios a través de los ejes, Grupo A: 6, 8, 4, 10, 9, 2, 12 (porción positiva del eje 1). Grupo B: 5, 1, 16 y 15 (porción negativa del eje 2). Grupo C: 7 y 11 (porción positiva del eje 2). Las siglas indican las primeras tres letras del género y epíteto de las especies. 50

Figura 2.17: gráfico de componentes principales basado en la cobertura de especies de los sectores degradados (D, del 1 al 16)). Los círculos y letras indican la agrupación de los sitios en función de las componentes Grupo A: 4, 8, 10, 11 y 14 (porción positiva de la componente 1). Grupo B: 2, 6, 9, 12, 13, 15 y 16 (porción negativa de la componente 2). Los rombos representan los sitios y las siglas indican las primeras tres letras del género y epíteto de las especies. 51

Figura 2.18: diagrama de ordenación CCA de sectores (D, del 1 al 16) en función de la cobertura de especies y de variables edáficas superficiales (A: contenido de arena, l: contenido de limo, a: contenido de arcilla, N: nitrógeno, CO: carbono orgánico, CE: conductividad eléctrica y pH). Los puntos representan los sitios, los rombos las especies, las letras y círculos indican la agrupación de los sitios a través de los ejes, Grupo A: 1, 10 y 12 (porción positiva del eje 1). Grupo B: 5, 7 y 16 (porción negativa del eje 2). Las siglas indican las primeras tres letras del género y epíteto de las especies. 52

Figura 2.19: curva de rarefacción (línea sólida) y extrapolación (línea punteada) de la riqueza de las áreas degradadas (D) y la referencia ecológica (RE) en función al número de individuos muestreados. La zona sombreada en las curvas representa el intervalo de confianza al 95%. 53

Figura 2.20: gráfico de cluster formados a partir de la cobertura total y diversidad de Shannon (H) de los sectores RE y D (n=16). 53

Figura 2.21: A) Porcentaje de Cobertura total promedio (n= 16) de la vegetación (Cob), Riqueza acumulada de especies (S) en explanadas (D) y Referencia Ecológica (RE); B) Índice de Diversidad de Shannon (H'), índice de equitatividad (J) en explanadas (D) y Referencia Ecológica (RE) e Índice de similitud de Sorensen cuantitativo (Sq). Las barras sobre las columnas indican el error estándar..... 54

Figura 2.22: frecuencias promedio (%) y error estándar (n=16) de especies comunes en D (explanadas) y RE (referencia ecológica). 56

Figura 3.1: ubicación de los sitios de experimentación en el yacimiento Aguada Pichana (A). Representación del área dentro de la cuenca de Añelo, en la provincia de Neuquén. Se señalan los sitios de muestreo: 11-RE; 4-RE; 10-RE; 2-RE; 8-RE; 9 RE (de acuerdo con la denominación utilizada en

el capítulo 2 de la presente tesis) y las curvas de nivel. (B) ubicación de la cuenca de Añelo en la provincia de Neuquén; (C) Ubicación de dicha provincia en la República Argentina.....	80
Figura 3.2: Microambientes de estudio: (1) interparche; (2) barlovento y sotavento del parche de vegetación dominado por <i>L. divaricata</i>	81
Figura 3.3: instrumentos de medición utilizados: a la izquierda, termómetro digital Delta Trak; a la derecha, TDR Fieldscout modelo 300.	82
Figura 3.4: identificación de plántulas emergidas mediante estacas plásticas de color (izquierda); detalle de ejemplar de <i>Plantago patagonica</i> (derecha).	83
Figura 3.5: precipitaciones mensuales (mm) totales registradas durante el periodo de estudio en la estación La Higuera. Se muestra también la media histórica de precipitaciones (1998-2020).....	85
Figura 3.6: temperatura media del aire (° C) registrada a 10 cm sobre el suelo +/- error estándar (n=54), según estación (otoño, primavera) y horario (amanecer, medio día, atardecer). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de significancia del 5%.....	85
Figura 3.7: temperatura edáfica (°C), media +/- error estándar (n=54), según estación (otoño, primavera) y horario (amanecer, medio día, atardecer). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de 5%.....	86
Figura 3.8: temperatura edáfica (°C), media +/- error estándar (n=108), según microambiente (barlovento, sotavento, interparche) y horario (amanecer, medio día, atardecer). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de signicancia del 5%.	86
Figura 3.9: contenido volumetrico de agua en el suelo (%), medio +/- error estándar (n=54), en los meses de muestreo. Letras diferentes indican diferencias significativas a un nivel de significancia del 5%.....	87
Figura 3.10: densidad acumulada (ind/m ²) de plántulas emergidas durante marzo, abril y mayo en los sitios de estudio, discriminadas según su forma de vida (Arb: arbustos, Ha: hierbas anuales; Hp: hierbas perennes). Se indica en el eje vertical secundario y en rombos sobre el gráfico las precipitaciones acumuladas (mm) en el área en cada mes.....	88
Figura 3.11: Curvas de rarefacción (línea continua) y extrapolación (línea punteada) de la riqueza durante el otoño, basadas en la cantidad total de individuos en los microambientes	

(barlovento, interparche, sotavento). La zona sombreada en las curvas representa el intervalo de confianza al 95%; la superposición entre estos indica que los micrositios poseen similar riqueza. 89

Figura 3.12: Curvas de cobertura de muestra (rarefaccionadas en línea solida y extrapoladas en línea punteada) formuladas mediante el software Inext, a partir del número de individuos muestreados durante otoño, en cada uno de los microambientes (barlovento, interparche y sotavento). 89

Figura 3.13: Densidad promedio ($\text{ind}/\text{m}^2 \pm \text{error estándar}$) de plántulas emergidas, durante otoño, en los microambientes de estudio (interparche, barlovento; sotavento) según la forma de vida: arbusto; hierba perenne; hierba anual. (n=18) Letras distintas indican diferencias significativas de la densidad de plántulas entre microambientes a un nivel de 5%..... 91

Figura 3.14: densidad acumulada (ind/m^2) de plántulas emergidas durante septiembre, octubre y noviembre en los sitios de estudio, discriminadas según su forma de vida (Arb: arbustos, Ha: hierbas anuales; Hp: hierbas perennes). Se indica en el eje vertical secundario y en rombos sobre el gráfico las precipitaciones acumuladas (mm) en el área, en cada mes, 92

Figura 3.15: Curvas de rarefacción (línea continua) y de extrapolación (línea punteada) de la riqueza durante la primavera, basadas en la cantidad de individuos en los microambientes. La zona sombreada en las curvas representa el intervalo de confianza al 95%, la superposición de estos indica que los micrositios no se diferencian en su riqueza..... 93

Figura 3.16: Curvas de cobertura de muestra formuladas a mediante el software Inext, a partir del número de individuos muestreados durante primavera, en cada uno de los microambientes (barlovento, interparche y sotavento). 93

Figura 3.17: Densidad promedio ($\text{ind}/\text{m}^2 \pm \text{error estándar}$) de plántulas emergidas, durante primavera, en los diferentes microambientes (interparche, barlovento; sotavento) según la forma de vida: Arbusto; Hierba perenne; Hierba anual. (n=18). Letras distintas indican diferencias significativas de la densidad de plántulas entre microambientes a un nivel de 5%. 95

Figura 4.1: ubicación de los sitios de experimentación (D2, D4, D6, D8, D9, D10 y D11) en el yacimiento Aguada Pichana (Bloque Este). Se presenta en un recuadro el modelo de elevación de altura. (Sistemas de coordenadas WGS-84). Las alturas entre sitios de muestreo oscilan entre 415 (D10) y 498 msnm (D11)..... 107

Figura 4.2: A) vista general de una explanada colonizada por *G. chilensis* B). Vista general de una explanada colonizada por *L. divaricata*..... 108

Figura 4.3: secuencia de plantación: A) hoyado manual B) colocación de hidrogel en el pozo de plantación C) Colocación del plantín y recubrimiento con sustrato de la explanada D) Protección de los plantines con malla.	109
Figura 4.4: <i>Grindelia chilensis</i> : a la izquierda, individuo adulto; a la derecha, detalle de las flores.	110
Figura 4.5: <i>Larrea divaricata</i> : imagen superior, individuo adulto; abajo, detalle de las hojas y flor (izquierda) y del fruto (derecha).	111
Figura 4.6: <i>Prosopis flexuosa</i> : a la izquierda, individuo adulto; a la derecha, detalle de las hojas y flores	112
Figura 4.7: <i>Senna aphylla</i> : a la izquierda, ejemplar adulto; a la derecha, detalle de flores.	113
Figura 4.8: análisis comparativo de a pares del Nt: nitrógeno total (%) y MO: materia orgánica (%) (A); pH; CE: conductividad eléctrica (dS/m) (B); contenido de A: arena (%); l: limo (%); a: arcilla (%) (C) del suelo con nodriza <i>G. chilensis</i> y <i>L. divaricata</i> , en muestras extraídas en el año 2012. Se presentan los valores medio (n=4), +/- error estándar. n.s = no significativo a un nivel de significancia del 5%.	117
Figura 4.9: análisis comparativo de a pares del pH; CE: conductividad eléctrica (dS/m) (A); Nt: nitrógeno total (%) y MO: materia orgánica (%) (B); contenido de A: arena (%); l: limo (%); a: arcilla (%) (C) del suelo con nodriza <i>G. chilensis</i> y <i>L. divaricata</i> , en muestras extraídas en el año 2015. Se presentan los valores medio (n=4), +/- error estándar. n.s = no significativo a un nivel de significancia del 5%.	118
Figura 4.10: Análisis comparativo de a pares del pH; CE: conductividad eléctrica (dS/m) (A); Nt: nitrógeno total (%) y MO: materia orgánica (%) (B); contenido de A: arena (%); l: limo (%); a: arcilla (%) (C) del suelo con nodriza (n= 8) y en suelo descubierto (n=7), en muestras extraídas al inicio del experimento (año 2012). Se presentan los valores medio, +/- error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. n.s = no significativo a un nivel de significancia del 5%.	119
Figura 4.11: Análisis comparativo de a pares del pH; CE: conductividad eléctrica (dS/m) (A); Nt: nitrógeno total (%) y MO: materia orgánica (%) (B); contenido de A: arena (%); l: limo (%); a: arcilla (%) (C) del suelo con nodriza (n= 8) y en suelo descubierto (n=7), en muestras extraídas al final del experimento (año 2015). Se presentan los valores medio, +/- error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. n.s = no significativo a un nivel de significancia del 5%.	119

Figura 4.12: análisis comparativo entre años (2012 y 2015) de las características edáficas bajo las nodrizas: pH; CE: conductividad eléctrica (dS/m) (A); Nt: nitrógeno total (%) y MO: materia orgánica (%) (B); contenido de A: arena (%); l: limo (%); a: arcilla (%) (C). Se presentan los valores medio, +/- error estándar (n=8). Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. n.s = no significativo a un nivel de significancia del 5%..... 120

Figura 4.13: Análisis comparativo entre años (2012 y 2015) de las características edáficas en suelo descubierto: pH; CE: conductividad eléctrica (dS/m) (A); Nt: nitrógeno total (%) y MO: materia orgánica (%) (B); contenido de A: arena (%); l: limo (%); a: arcilla (%) (C). Se presentan los valores medio, +/- error estándar (n=7). Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. n.s = no significativo a un nivel de significancia del 5%..... 121

Figura 4.14: Gráfico de componentes principales basado las variables microclimáticas de los microambientes de estudio. PAR 30, 15 y 0: Radiación fotosintéticamente activa a 30, 15 y 0 cm de altura sobre el suelo. Viento 30, viento 5: velocidad del viento a 30 y 5 cm sobre el suelo, respectivamente. T_edaf: temperatura edáfica. T_aire: temperatura edáfica. 122

Figura 4.15: Radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), media +/- error estándar (n=24), a 15 cm sobre el suelo (PAR 15) según las estaciones (otoño, invierno, primavera y verano) y los microambientes de estudio (barlovento, sotavento y suelo descubierto). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de significancia del 5%..... 123

Figura 4.16: Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR) a tres alturas (0, 15 y 30 cm) en los microambientes sotavento (orientación NE) y barlovento (orientación SO) de las especies *L. divaricata* y *G. chilensis* durante las estaciones (invierno, otoño, primavera y verano), medida como porcentaje de la PAR presente en las zonas de suelo descubierto. Los datos representan la media y el error estándar (n=12). 124

Figura 4.17: temperatura edáfica ($^{\circ}\text{C}$), media +/- error estándar (n=24), según las estaciones (otoño, invierno, primavera, verano) y microambientes (barlovento, sotavento, suelo descubierto) de estudio. Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de significancias del 5%. 125

Figura 4.18: temperatura edáfica ($^{\circ}\text{C}$), media +/- error estándar (n=48), según los microambientes (barlovento, sotavento, suelo descubierto) y nodrizas (*G. chilensis*, *L. divaricata*) de estudio. Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de significancias del 5%..... 125

Figura 4.19: temperatura edáfica (° C), media +/- error estándar (n=24), según las estaciones (otoño, invierno, primavera, verano) y nodrizas (<i>G. chilensis</i> , <i>L. divaricata</i>) de estudio. Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de significancia del 5%.....	126
Figura 4.20: velocidad del viento instantánea (m/s) de los tratamientos: sotavento, barlovento y suelo descubierto (promedio +/- error estándar), a dos alturas desde el suelo: 15 cm (A) y 30 cm (B), en cada estación del año: otoño (n = 36), invierno (n= 30), primavera (n= 9) y verano (n = 4).....	127
Figura 4.21: contenido volumétrico de agua en el suelo (%) según microambiente (barlovento, sotavento, suelo descubierto) y nodriza (<i>G. chilensis</i> y <i>L. divaricata</i>) (media +/- error estándar). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de significancia del 5%.	128
Figura 4.22: contenido volumétrico de agua en el suelo (%), según los meses y la nodriza (<i>G. chilensis</i> y <i>L. divaricata</i>) de estudio (media +/- error estándar). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de significancia del 5%.....	128
Figura 4.23: supervivencia (%) de los plantines introducidos según el tratamiento de plantación (aislada, asociada a <i>G. chilensis</i> , asociada a <i>L. divaricata</i>) (A); y la especie (<i>P. flexuosa</i> , <i>S. aphylla</i>) (B) (media +/- error estándar). Se presenta n (tamaño de muestra), letras distintas indican diferencias significativas a un nivel del 5%.....	129
Figura 4.24: supervivencia (%) de ejemplares de <i>S. aphylla</i> (n= 96) y <i>P. flexuosa</i> (n=92)* (media +/- error estándar) en distintos tratamientos: plantados asociados a arbustos de: <i>L. divaricata</i> (Asociada a Ld n= 24) y <i>G. chilensis</i> (Asociada a Gch n=24), y Aislada (n=48). Letras distintas entre tratamientos indican diferencias significativas a un nivel de significación del 5%. *4 ejemplares de <i>P. flexuosa</i> fueron removidos por razones ajenas al experimento.....	130
Figura 4.25: crecimiento de diámetro (mm) y de altura (cm) de las plantas de <i>S. aphylla</i> luego de 30 meses de introducidas, según los distintos tratamientos: Aislada, Asociada a <i>G. chilensis</i> (Asociada Gch) y Asociada a <i>L. divaricata</i> (Asociada Ld) (media +/- error estándar). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de significancia del 5%.....	131
Figura 4.26: crecimiento de diámetro (mm) y altura (cm) de las plantas de <i>P. flexuosa</i> luego de 30 meses de introducidas según los distintos tratamientos: Aislada, Asociada a <i>G. chilensis</i> (Asociada Gch) y Asociada a <i>L. divaricata</i> (Asociada Ld) (media +/- error estándar). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de significancia del 5%.....	132

Figura 4.27: biomasa de tallo (g ind⁻¹) de plantas de *S. aphylla* después de 36 meses de introducidas, según los distintos tratamientos: Aislada, Asociada a *G. chilensis* (Asociada Gch) y Asociada a *L. divaricata* (Asociada Ld) (media +/- error estándar). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel del 5%. 133

Figura 4.28 biomasa de tallo (g ind⁻¹) de plantas de *P. flexuosa* después de 36 meses de introducidas según los distintos tratamientos: Aislada, Asociada a *G. chilensis* (Asociada Gch) y Asociada a *L. divaricata* (Asociada Ld) (media +/- error estándar). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel del 5%. 133

Figura 4.29: biomasa de la raíz (g ind⁻¹) de ejemplares de *S. aphylla* después de 36 meses de introducidas según los distintos tratamientos: Aislada, Asociada a *G. chilensis* (Asociada Gch) y Asociada a *L. divaricata* (Asociada Ld) (media +/- error estándar). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel del 5%. 134

Figura 4.30: biomasa promedio de la raíz (g ind⁻¹) de ejemplares de *P. flexuosa* de 36 meses de introducidas según los distintos tratamientos: Aislada, Asociada a *G. chilensis* (Asociada Gch) y Asociada a *L. divaricata* (Asociada Ld). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel del 5%. 134

Figura 8.1: emergencia natural de *L. divaricata* y *L. cuneifolia* en bordes de ruta N°7, altura Tratayen, Añelo. Las plantas luego son removidas con maquinaria para evitar obstrucción de la ruta. Crédito: Daniel R. Pérez 160

Figura 8.2: emergencia natural de *L. divaricata* en un potrero ubicado en Chubut. Coordenadas: 42°59'47.65"S; 65°37'5.88"O. Crédito: Adriana Beider 160

Figura 8.3: ejemplares de *L. cuneifolia* emergidos en área de Bajada del Palo, Neuquén. Coordenadas: 38°08.497'S; 68°39.690' O. Crédito: Florencia González. 161

Índice de Tablas

Tabla 2.1: Definición de los sitios, sectores y microambientes de estudio, y sus respectivas siglas..... 31

Tabla 2.2: Categorías y Rangos de coberturas según el método de Daubenmire (1959)..... 34

Tabla 2.3: Metodologías de obtención de datos de vegetación (TC: transectas de Canfield; TD: transectas de Daubenmire), variables registradas y estimadas y ecuación de cálculo o método..... 35

Tabla 2.4: matriz de los p-valor de las comparaciones entre sitios a través de la prueba de causalidad de Granger.....	39
Tabla 2.5: matriz de los p-valor de las comparaciones entre sitios a través de la prueba de causalidad de Granger.....	41
Tabla 2.6: Porcentaje de cobertura promedio (n= 16) de especies de los sitios degradados (D) y las referencias ecológicas (RE). Se consigna el tipo y forma de vida de cada especie según clasificación Stubbebdieck & Volesky (2016), arbustos (Arb), gramíneas perennes (GP), gramíneas anuales (ga); hierbas perennes (HP), hierbas anuales (ha) *Especies relevadas sólo en el método Transectas de Daubenmire. ** Especie exótica.....	46
Tabla 2.7: Forma de vida, constancia y promedios de cobertura (%), densidad (individuo/100m ²) y frecuencia (%) de las especies presentes en las explanadas (D) (n=16). Arb: Arbusto; Ga: gramínea anual; GP: gramínea perenne; HP: Hierba perenne.....	55
Tabla 2.8: cobertura relativa media (Cr) de las especies, clasificadas según Abella (2010), relevadas en los sitios de muestreo: Explanada (D) y Referencia Ecológica (RE), donde $R_m = CrD/CrRE$. Rm: cociente entre el valor de cobertura media para cada especie en D (CRd) y en RE (CrRE) (Abella, 2010).....	57
Tabla 2.9: índice de valor de importancia, calculado a partir de la suma de densidad, frecuencia y cobertura relativa de las especies relevadas en los sitios de muestreo: Explanada (D) y Referencia Ecológica (RE), agrupadas en función de su clasificación según Vasek (1983).....	58
Tabla 4.1: Resumen de variables evaluadas, unidad e instrumento de medición, ubicación del instrumento, horario, frecuencia, sitios, microambientes y cantidad de mediciones por sitio y microambiente.....	115
Tabla 4.2: correlación y p-valor de las variables con las componentes 1, 2 y 3. PAR 30, 15 y 0: Radiación fofosíticamente activa a 30, 15 y 0 cm de altura sobre el suelo. Viento 30, viento 5: velocidad del viento a 30 y 5 cm sobre el suelo, respectivamente. T_edaf: temperatura edáfica. T_aire: temperatura edáfica. Se resalta en negrita las tres primeras variables con mayor correlación con las componentes.....	122

1. **CAPÍTULO 1: Introducción y área de estudio**

1.1. Problema de investigación

La desertificación es el proceso de degradación a nivel mundial que afecta a las “tierras secas” (hiperáridas, áridas, semiáridas y subhúmedas secas), las cuales ocupan un 41 % de la superficie terrestre (Reynolds et al., 2007a; Právělie, 2016). Dicha degradación conlleva la pérdida de servicios ecosistémicos, lo que afecta directamente al bienestar de una parte importante de la población humana (Reynolds et al., 2007b; Cortina et al., 2011). Se estima que el 10-20 % de las tierras secas del mundo están desertificadas (Millennium Ecosystem Assessment, 2005a, b) y que 12 millones de hectáreas se degradan cada año (Brauch & Spring, 2011).

En la Patagonia Argentina la desertificación se comenzó a evaluar en la década de 1990, momento en el cual se advirtió que el 93,6 % del territorio estaba atravesando dicho proceso (del Valle et al., 1998). Dada la extensión del área patagónica y su heterogeneidad, se diferencian en ella distintas unidades biogeográficas (León et al., 1998; Morello et al., 2012), donde las condiciones ambientales y las actividades antrópicas que se desarrollan desencadenan distintos procesos de degradación. Esto origina la necesidad de análisis locales de las características ambientales y de las actividades antrópicas que se realizan, a fin de tomar decisiones de manejo que permitan evitar o minimizar el impacto, o bien recuperar las áreas degradadas. La restauración ecológica y todas las prácticas asociadas a ella, entre estas la rehabilitación que se basa en recuperar algún servicio o función ecosistémica, aportan herramientas para frenar el avance de la desertificación y revertir sus consecuencias (Pérez et al., 2011; James, 2013; Sacande et al., 2020). De hecho, la Agenda 2030 para el Desarrollo Sostenible entre las metas del Objetivo 15, sobre la Vida en Ecosistemas Terrestres, plantea combatir la desertificación mediante la restauración de tierras y suelos degradados (Naciones Unidas, 2018). El diseño de los planes de restauración ecológica, requiere conocer los procesos y mecanismos sucesionales que guían a una comunidad en desarrollo, ya que eso determinará si se requiere una intervención activa o no en el ecosistema perturbado. Además, permitirá estimar el tiempo que le llevará a la comunidad original restablecerse y permitirá seleccionar herramientas para replicar y acelerar el proceso sucesional natural (Abella, 2010; Clewell & Aronson, 2013; Busso & Pérez, 2018).

La provincia de Neuquén, ubicada en la porción norte de Patagonia, posee el 31,8 % de su territorio con alto grado de desertificación (del Valle, 1998; Mazzonia & Vázquez, 2009), producto de la actividad ganadera extensiva, principalmente de caprino realizada durante décadas sin el manejo adecuado, y las industrias extractivas (mínería e hidrocarburos) desarrolladas en la zona (Fiori & Zalba, 2003; Bonvissuto et al., 2008; Morello et al., 2012). Los mayores niveles de degradación en la provincia coinciden con la ubicación de una de las principales cuencas hidrocarburíferas de la Argentina, la “cuenca neuquina”, que produce el 42 % del petróleo y el 55 % del gas del país (Ponce et al., 2015).

Entre los yacimientos, Aguada Pichana ubicado en el Bajo de Añelo, es el segundo más importante de la cuenca neuquina en producción de gas (Petroquímica, 2018). El aumento de estas actividades y la degradación generada por las distintas etapas de la actividad hidrocarburífera, requiere que se avancen en las técnicas de prevención y de restauración de ambientes en las distintas fases de la actividad. Una de las etapas que mayor impacto genera es la creación de explanadas para el montaje de los equipos de perforación, su construcción implica: la eliminación de la cubierta vegetal y de los horizontes superficiales del suelo, el relleno con materiales calcáreos para aumentar la dureza del sustrato y la compactación del mismo. Al finalizar la actividad, se aplica un plan de abandono que implica la escarificación de la superficie para disminuir la dureza del sustrato, y en algunos casos se agregan sedimentos exógenos. A menudo se observa que estas actividades no serían suficientes para alcanzar en un corto plazo el objetivo de recuperar la riqueza y cobertura de la vegetación (Pérez et al., 2011, González & Pérez, 2017). En este marco, las preguntas generales que busco responder esta tesis son: ¿es posible en el corto plazo la regeneración natural de la vegetación en las explanadas creadas por la actividad hidrocarburífera en el Bajo de Añelo o se requiere aplicar técnicas de restauración?, ¿pueden las estrategias de restauración, que implican plantación de ejemplares viverizados y la utilización de nodrizas, acelerar la recuperación?, ¿hay especies más adecuadas para cumplir el rol de nodrizas? Por todo esto, y con el propósito de aportar conocimientos que contribuyan a la toma de decisiones sobre las mejores prácticas de restauración que permitan disminuir los daños producidos por impactos severos y revertir la desertificación, se plantean los siguientes objetivos:

1.2. Objetivo general e hipótesis

Objetivo: evaluar técnicas de rehabilitación de la vegetación en explanadas hidrocarburíferas abandonadas en el Bajo de Añelo, Monte Austral, teniendo en cuenta aspectos de la sucesión temprana de la vegetación, la supervivencia al plantar arbustos viverizados y el potencial uso de especies nodrizas.

Hipótesis: las explanadas hidrocarburíferas abandonadas en el Bajo de Añelo poseen características edáficas diferentes a la referencia ecológica, que dificultan la regeneración natural de la vegetación. Por ello, la rehabilitación mediante la plantación de especies nativas viverizadas y el uso de especies nodrizas, es una opción adecuada para recuperar la cobertura vegetal en menor plazo de tiempo.

1.3. Objetivos específicos, hipótesis (H) y predicciones (P)

Objetivo 1: evaluar la regeneración natural de la vegetación y las características microclimáticas y edáficas superficiales (químicas y físicas) en explanadas hidrocarburíferas con 5 años de abandono, en relación a la referencia ecológica (comunidad nativa aledaña no perturbada por la actividad hidrocarburífera).

H1) Las explanadas hidrocarburíferas abandonadas con 5 años de regeneración natural de la vegetación poseen características microclimáticas y edáficas superficiales (químicas y físicas) que se diferencian de la referencia ecológica.

P1.1) En las explanadas el contenido de materia orgánica y nutrientes será menor que en la referencia ecológica.

P1.2) En las explanadas la amplitud térmica del suelo será mayor que en la referencia ecológica, mientras que la infiltración menor.

H2) Las perturbaciones edáficas en las explanadas dificultan la regeneración natural y en 5 años post perturbación se establecen solo una pequeña porción de las especies presentes en las comunidades vegetales de referencia aledañas.

P2.1) La cobertura de especies, densidad de individuos, riqueza y diversidad de las explanadas será significativamente menor a la de las comunidades aledañas sin perturbar.

Objetivo 2: evaluar el efecto nodriza de la especie dominante sobre la emergencia natural de la vegetación en la referencia ecológica.

H3) La especie dominante de la comunidad de referencia, genera condiciones favorables bajo su dosel que facilitan la emergencia de plántulas en comunidades maduras.

P3.1) Bajo el dosel de ejemplares adultos del arbusto dominante de la comunidad de referencia los extremos de temperatura del aire y edáfica serán menores y consecuentemente el contenido de agua del suelo será mayor que en zonas desprovistas de vegetación.

P3.2) Bajo el dosel de ejemplares adultos del arbusto dominante de la comunidad de referencia la emergencia de plántulas es mayor que zonas de suelo descubierto

Objetivo 3: evaluar el efecto como nodriza de plantas establecidas naturalmente en las explanadas hidrocarburíferas, en la supervivencia y desarrollo de plantines viverizados plantados en proyectos de rehabilitación.

H4) La supervivencia y crecimiento de ejemplares viverizados plantados en áreas degradadas, se ve favorecida por las modificaciones edáficas y microclimáticas realizadas por las plantas establecidas naturalmente, que actúan como nodrizas.

P4.1) En inmediaciones a las plantas elegidas como nodriza, *Grindelia chilensis* y *Larrea divaricata*, el contenido de materia orgánica y nitrógeno será significativamente mayor respecto a las zonas de suelo desprovisto de vegetación;

P4.2) En inmediaciones a las nodrizas, las características microclimáticas serán más moderadas en comparación con el suelo descubierto, al disminuir los extremos térmicos en el aire y el suelo, la radiación fotosintéticamente activa y la intensidad del viento y, como consecuencia, aumentará el contenido de agua en el suelo;

P4.3) La supervivencia y el crecimiento de los plantines será mayor en aquellos plantados en cercanía a las nodrizas que en áreas de suelo descubierto.

1.4. Antecedentes

1.4.1. Restauración ecológica en el Monte Austral

A causa de la lenta o nula regeneración natural descrita en el Monte Austral (Reichman, 2003; Pérez et al., 2009; Bosco, 2017), la mayoría de los proyectos de restauración y rehabilitación en este territorio biogeográfico se basan en introducción de plantines viverizados (Busso & Pérez, 2018; Pérez et al. 2020). Las condiciones ambientales limitantes (escasez de agua, radiación solar y vientos intensos y suelos con bajo contenido de nutrientes) junto a los niveles de perturbación de las zonas a restaurar, requieren que la plantación sea ejecutada de manera que se maximicen las posibilidades de establecimiento y desarrollo de los plantines. Esto incluye la selección de especies marco o fundantes (Pérez et al., 2019), la adecuada viverización (Dumroese et al., 2009), la utilización de hidrogel y protectores contra herbívoros (Pérez et al., 2009; Pérez et al., 2011; Beider et al., 2013) y el uso de especies nodrizas (González, 2010a, b; González & Pérez, 2017). Otra alternativa de rehabilitación que fue evaluada en áreas de actividad hidrocarburífera en el Monte Austral, con menores esfuerzos de intervención y costos, fue la instalación de ramas (Zuleta & Li Puma, 2013; Kowaljow & Rostagno, 2013). Esta técnica consiste en la simulación de parches de vegetación mediante la construcción de un parche con ramas secas de arbustos cercanos al área de trabajo. La propuesta originalmente fue desarrollada por Tongway & Ludwig (1996) en tierras secas de Australia, donde verificaron que al cabo de tres años favoreció el aumento del nitrógeno y del carbono en el suelo, como así también incrementó la tasa de infiltración del agua, la tasa de respiración de microorganismos y moderó las temperaturas extremas. Estos cambios en el suelo promovieron el establecimiento de pastos perennes (Tongway & Ludwig, 1996).

1.4.2. Utilización de la facilitación como técnica de la restauración ecológica

Con respecto al uso de facilitación ecológica en plantaciones, son numerosas las investigaciones desarrolladas en tierras secas del mundo (Maestre et al., 2001; Maestre, 2002; Pueyo et al., 2009; Zhao et al., 2007; Soliveres et al., 2013; Kane et al., 2015), en tanto que en la porción árida y semiárida de la República Argentina la cantidad de estudios es aún reducida. Uno de esos trabajos, evaluó el efecto nodriza de *Larrea divaricata* sobre el establecimiento de dos especies de árboles en el Chaco árido (*Prosopis chilensis* y *Aspidosperma quebracho-blanco*) (Barchuk & Díaz, 2000). Los resultados mostraron que la tasa de supervivencia de *A. quebracho-blanco* fue más alta para aquellas plántulas que crecían bajo el dosel de los arbustos. Por otra parte, en la provincia fitogeográfica Patagónica, en el Distrito Subandino (Cabrera 1976), González & Ghermandi (2019) investigaron el papel de arbustos de *Acaena splendens* sobre el mantenimiento de la diversidad y su utilidad como arbusto nodriza en el reclutamiento de *Festuca pallezensis* (gramínea de alto valor forrajero) en pastizales degradados. Los

resultados mostraron que *A. splendens* actúa como especie nodriza, aumentando la riqueza y facilitando el reclutamiento de plántulas de *F. pallescens*. En el distrito La Payunia (Cabrera, 1976), González & Pérez (2017) evaluaron el rol de individuos trasplantados de la gramínea *Pappostipa speciosa* en la supervivencia y el crecimiento de plántulas de una especie arbustiva endémica (*Senna arnottiana*). Los resultados, luego de tres años, demostraron que *P. speciosa* no influyó en la supervivencia de los arbustos, pero sí tuvo un efecto positivo en el crecimiento. Por último, en la porción Austral del Monte, González (2010b) analizó el rol de arbustos de *Grindelia chilensis* sobre el establecimiento temprano (60 días post plantación) de plantines de *Senna aphylla* introducidos. Este estudio no mostró diferencias significativas entre los ejemplares ubicados bajo la influencia de la nodriza y sin ella. Por otra parte, en la misma provincia fitogeográfica, Calvo (2017) evaluó la emergencia temprana de plántulas de *Nasella tenuis* sembradas en distintos micrositios de 5 parches de vegetación (con composición específica similar y canopeo mayor a 1 m de radio). Sólo en los lugares con pastoreo intenso se observó mayor emergencia en el micrositio “Este” respecto de los micrositios “Oeste” e interparche. Esto fue originado por la protección frente al viento que proporcionaba el parche de vegetación.

1.4.3. Sucesión en el Monte Austral

La mayoría de los estudios sucesionales realizados en el Monte Austral fueron realizados en áreas afectadas por sobrepastoreo ganadero (Bisigato & Bertiller, 1997, 1999; Bisigato et al., 2002; Bisigato & Bertiller, 2004a; Pelliza et al., 2021). El análisis de la regeneración de la cobertura vegetal en áreas denudadas indica que la recuperación de la cobertura de pastos ocurre relativamente más rápido que la de los arbustos (Bisigato et al., 2002) y que está fundamentalmente regulada por la presencia de semillas viables y las tasas altas de crecimiento que tienen los pastos comparados a los arbustos (Bertiller 1998; Bisigato & Bertiller, 1999). Por otro lado, algunos trabajos mostraron que, las especies de arbustos son menos dependientes de la disponibilidad de recursos del suelo que los pastos perennes, por lo que su capacidad de regeneración no estaría asociada a la calidad del micrositio (Montaña 2001; Bisigato & Bertiller 2004a; Sala et al., 2012, Yahdjian et al., 2014). Por este motivo, a pesar de contar con bancos de semillas limitados, los arbustos serían mayoritariamente colonizadores tempranos en ambientes altamente disturbados o en sucesiones cíclicas en ecosistemas de Patagonia (Soriano et al., 1994).

Bisigato & Bertiller (1997) destacaron la importancia de los arbustos y propusieron un modelo dinámico de parches de vegetación para el Monte Austral. En ese modelo, los parches se originan cuando un arbusto coloniza áreas entre parches. Cuando ello ocurre, el arbusto mejora el microclima y facilita el establecimiento de gramíneas (Bisigato & Bertiller, 2004b). El establecimiento de especies,

posterior al incipiente parche, aporta diversidad y complejidad. Este modelo incorporó el efecto del pastoreo del ganado por ser una de las perturbaciones más frecuentes que se produce en extensas áreas del Monte Austral. Tanto la estructura de los parches como la dinámica de la vegetación se ve fuertemente afectada por el pastoreo (Bisigato & Bertiller, 1997), que inicia una secuencia de degradación en la cual los parches de vegetación más grandes y ricos se ven remplazados por otros de menor tamaño y diversidad.

Los estudios realizados hasta el momento sobre la sucesión en sitios severamente degradados por la actividad hidrocarburífera en el Monte Austral, han brindado resultados que difieren entre sí (Reichman, 2003; Dalmaso, 2006; Castro et al., 2013; Zuleta & Escartín, 2014). Reichman (2003) evaluó la regeneración natural vegetal en explanadas con distinta cantidad de años de abandono y observó que la riqueza florística, la diversidad específica y la similitud entre las comunidades perturbadas y las no alteradas por la actividad petrolera, aumentan con el tiempo post perturbación. Por su parte, Dalmaso (2006) en la provincia de Mendoza donde las comunidades estaban dominadas por *Larrea divaricata* y *Larrea cuneifolia*, solo registró especies pioneras en los bordes de áreas degradadas por la actividad petrolera. En este último trabajo la cobertura de la vegetación en explanadas hidrocarburíferas fue menor a 1 %, con presencia de solo una especie nativa perenne (*Hyalis argentea*) y tres anuales (*Adesmia grandiflora*, *Schismus barbatus* y *Cryptantha albida*), en tanto que los sitios aledaños que no fueron impactados por la actividad hidrocarburífera presentaron una cobertura de vegetación promedio del 50 %.

Por otra parte, en el Monte Austral de la provincia de Neuquén, Castro y colaboradores (2013) evaluaron la regeneración natural, después de 12 años de ocurrida la perturbación (1998), en explanadas donde se realizaron surcos para disminuir la compactación. Concluyeron que el patrón sucesional de las comunidades responde a un modelo Clementsiano, donde identificaron especies pioneras, tardías y climácicas. Finalmente, Zuleta & Escartín (2014), basados en estudios realizados en las provincias de Neuquén y Río Negro, formularon un modelo ecogeomorfológico para explicar la regeneración natural en infraestructuras petroleras abandonadas del Monte Austral. El mismo plantea cuatro umbrales: el primero, abiótico, que consistiría en la recuperación de las condiciones físicas del sustrato, y se superaría luego de 10-15 años de eliminada la perturbación. En este período colonizarían las especies pioneras mientras que los montículos, que dan origen a las islas de fertilidad, aún se encontrarían inestables. El segundo umbral sería biótico, y estaría asociado al establecimiento de las especies sucesionales tardías y se superaría a los 20-40 años. El tercero, sería un umbral biótico-abiótico que correspondería a la recuperación de la capacidad de regeneración y estabilización de las islas de fertilidad, y se alcanzaría luego de 40-50 años. Finalmente, el cuarto umbral correspondería a

la presencia estable de fauna cavícola que podría superarse luego de transcurridos más de 50-60 años de ocurrida la perturbación.

1.4.4. Interacciones bióticas en parches de vegetación:

El efecto positivo que tienen unas plantas sobre otras, por el cual se producen variaciones en las condiciones ambientales tales como la reducción de los extremos de temperatura y de la intensidad del viento, mayor humedad edáfica y nutrientes y/o la defensa frente a la herbivoría, recibe el nombre de “facilitación” (Callaway, 1995). Esta interacción ecológica ha sido señalada como uno de los factores fundamentales que contribuye al reclutamiento de nuevas plántulas y que influye en el rango de distribución y nicho ecológico de las especies (Eccles et al., 1999; Bulleri et al., 2016). Las interacciones entre especies pueden ser también negativas, por ejemplo, cuando se produce interceptación del agua de lluvia, competencia por agua, luz y nutrientes o efectos de compuestos alelopáticos, y esos efectos pueden llegar a superar a los beneficiosos según las especies implicadas, sus estados ontológicos o las condiciones ambientales reinantes (Callaway, 2007). Por ejemplo, las mismas condiciones ambientales que son beneficiosas para las plántulas (como la menor radiación solar incidente) pueden resultar negativas para plantas adultas (Schupp, 1995), lo que hace que las interacciones positivas o facilitadoras puedan volverse competitivas a medida que las plantas facilitadas avanzan en su crecimiento y desarrollo (Callaway & Walker, 1997; Miriti, 2006). Asimismo, debe considerarse que lo que puede ser beneficioso para una plántula en un determinado momento y condiciones, puede ser perjudicial en otros, sin necesidad de cambios ontogenicos (De la Cruz et al., 2008). El equilibrio entre facilitación/neutralidad/competencia es un determinante fundamental de la dinámica de las comunidades vegetales en las tierras secas (Aguiar & Sala, 1999), particularmente en el Monte Austral, las especies vegetales tardías en la sucesión emergen como estructuras claves que facilitan el establecimiento y brindan protección a otras plantas (Pelliza et al., 2021).

1.5. Marco teórico

1.5.1. Sucesión ecológica. Conceptos básicos

La sucesión ecológica puede definirse como el cambio de las comunidades en composición y estructura a lo largo del tiempo (Pickett & McDonnell, 1989; Pickett & Cadenasso, 2006). Su estudio abarca una enorme multiplicidad de procesos y tiene un gran potencial para el desarrollo de programas de gestión, conservación y restauración de ecosistemas (McIntosh, 1999; Wali, 1999). La mayoría de los estudios sobre la sucesión ecológica se han centrado en las comunidades vegetales debido a que estas

componen la mayor parte de la biomasa de los ecosistemas y resultan determinantes para la estructura y el funcionamiento de los mismos (Myster, 2001a, b).

Se diferencia la sucesión primaria de la secundaria; la primaria ocurre en superficies geológicas recientes que previamente no han sostenido comunidades vegetales (por ejemplo, islas volcánicas que emergen o áreas de retroceso de los glaciares). Mientras que la sucesión secundaria tiene lugar en sustratos edáficos con una historia previa de uso o que han mantenido comunidades vegetales anteriormente a la ocurrencia de una perturbación (Pickett & White, 1985). Las primeras etapas del proceso sucesional se conocen con el término de sucesión temprana (Rebele, 1992) y es cuando los cambios en la riqueza, la estructura, la biomasa y la composición específica de las comunidades son rápidos y marcados (Margalef, 1968; Glenn-Lewin et al., 1992; Odum, 2014). En esta etapa, las condiciones ambientales del lugar son cruciales para la germinación de semillas y establecimiento de plántulas e influyen decisivamente en las futuras transformaciones que experimentarán las comunidades vegetales (Chapin et al., 1994; del Moral, 1998, Wiegleb & Felinks, 2001).

El marco conceptual más aceptado por la comunidad científica (Walker & del Moral, 2003) considera que la sucesión es un proceso de cambio que no siempre es lineal y rara vez alcanza el equilibrio, porque los ecosistemas son entes abiertos que están afectados por un conjunto de perturbaciones que constituyen un componente natural de su dinámica (Pickett y Ostfeld, 1995). La direccionalidad mencionada por Clements (1996) ocurre solo en el sentido que hay un recambio en las especies presentes, no en el sentido de alcanzar un punto final conocido o predecible (Walker & del Moral, 2003). De esta forma, el estado natural de los ecosistemas y las comunidades no es el equilibrio, sino el cambio (Pickett y Ostfeld 1995), y está controlado por contingencias o condiciones locales como la historia específica de los sitios, la disponibilidad de semillas y propágulos, o el efecto de la herbivoría y la depredación (Pickett y Ostfeld 1995). Como las perturbaciones no se distribuyen uniformemente en el tiempo y en el espacio, el paisaje se describe como un mosaico de parches, cada uno en una etapa diferente de desarrollo sucesional (Pickett & White, 1985).

Con respecto a los mecanismos que dirigen la sucesión, los modelos desarrollados por Connell & Slatyer (1977) han sido adoptados ampliamente como hipótesis comprobables sobre cómo las interacciones entre especies impulsan la sucesión. La intención original de los modelos era centrarse en el efecto neto (positivo, neutral o negativo) de la especie pionera en el establecimiento de nuevas especies. Según la modificación del ambiente llevada a cabo por las especies pioneras y su efecto en el reclutamiento posterior de las especies tardías los modelos son: 1) Facilitación (efecto positivo): las especies de colonización temprana mejoran el establecimiento y crecimiento de especies de sucesión tardía; 2) Tolerancia (efecto neutral): las modificaciones ambientales de las especies colonizadoras no

aumentan ni disminuyen las tasas de reclutamiento y crecimiento de las especies tardías, las especies se establecen según su capacidad de dispersión y las condiciones ambientales; 3) Inhibición (efecto negativo): las primeras especies modifican el ambiente haciéndolo menos apropiado para el reclutamiento posterior de nuevas especies (Connell & Slatyer, 1977). Otro aporte particularmente interesante fueron las ideas de Grime (1979), que analizó la sucesión como un proceso poblacional dependiente de las características de las especies. En él plantea que los cambios en la dominancia de las especies se desarrollan en función de la disponibilidad de recursos existente en las distintas etapas de la sucesión.

1.5.2. Restauración Ecológica

La restauración ecológica es el proceso de asistencia a la recuperación de un ecosistema que ha sido degradado, dañado o destruido; es un proceso intencional y premeditado (SER, 2004). Existen otros términos que se utilizan indistintamente para caracterizar las acciones de recuperación de un ambiente degradado, dañado o destruido. Sin embargo, es importante conocer las diferencias entre los mismos ya que cada definición se traduce en estrategias particulares a desarrollar según: la situación de degradación, los objetivos del trabajo, y los recursos humanos y materiales que se requieren para cada caso. Los diferentes conceptos que suelen tomarse como semejantes al de restauración ecológica son: rehabilitación, reclamación, revegetación y mitigación (SER, 2004).

La *rehabilitación* es un concepto que comparte, con la restauración ecológica, el mismo enfoque de considerar a los ecosistemas históricos o preexistentes como referencias, pero enfatiza la reparación de los procesos, la productividad y los servicios del ecosistema. Sin embargo, se diferencia de la restauración, debido a que su objetivo es el restablecimiento de algunos, pero no necesariamente de todos los componentes ecosistémicos (Lamb & Gilmour, 2003; SER, 2004). De todos modos, es una actividad que contribuye a mejorar la integridad del ecosistema y la resiliencia social y ecológica, por eso se propone abordarla como una práctica dentro de la “familia de las técnicas restaurativas” (Gann et al., 2019). Por otra parte, el término *reclamación*, posee una aplicación aún más amplia que la rehabilitación, ya que sus objetivos son la estabilización del terreno, la seguridad pública, el mejoramiento estético y, por lo general, el retorno de las tierras a lo que se consideraría un propósito útil dentro del contexto regional (Lamb & Gilmour, 2003; SER, 2004). La *revegetación*, se considera un tipo de reclamación, ya que su objetivo es restablecer la cobertura vegetal, que podrá ser de sólo una especie o unas pocas especies sin que sean necesariamente nativas (SER, 2004). Por último, la *mitigación* es una acción cuya intención es compensar los daños ambientales (SER, 2004).

Según Clewell & Aronson (2013) hay distintos niveles de intervención en proyectos de restauración ecológica:

1) La *regeneración natural prescrita* es la restauración ecológica en la cual los proyectos no incluyen manipulaciones biofísicas u otro tipo de intervenciones directas. La principal acción en este tipo de proyectos consiste en la remoción de las fuentes de perturbación para permitir que se produzcan los procesos de recuperación natural. Para que se desarrollen proyectos de este tipo se requiere contar con conocimientos previos que indiquen que es probable que ocurra la recuperación exitosa sin manipulaciones biofísicas. Por ello, la regeneración natural prescrita requiere una intención previa y un plan antes de iniciar el proyecto, basado en el análisis de la situación; de no ser así, no sería prescrita. De hecho, sin la intención previa, no podría ser considerada una asistencia tal como lo define SER (2004). La regeneración natural prescrita es más difícil en los casos en los que los ecosistemas afectados carecen de vegetación o los suelos están muy perturbados; tal es el caso de los sitios afectados por la industria hidrocarburífera (Busso & Pérez, 2018).

2) La *regeneración natural asistida* implica aquellos procesos de restauración en los cuales se realizan manipulaciones biofísicas mínimas. Se puede llevar a cabo donde el ambiente físico se puede reparar con poco esfuerzo en áreas pequeñas.

3) La *reconstrucción parcial* implica mayor escala de intervención y requiere tanto de soluciones técnicas como de procesos de regeneración natural. En este nivel de intervención se trabaja, principalmente, sobre el ambiente físico para vencer las barreras que impiden que se desarrolle la regeneración natural. Ejemplos de estas actividades son la labranza de suelos y el desmalezado con maquinaria.

4) La *reconstrucción completa*, nivel en el cual todas las fases de la recuperación están caracterizadas por la manipulación del ambiente biofísico. Los proyectos dependen completamente de soluciones técnicas. Ejemplo de estos proyectos son los que involucran siembra directa y plantación.

1.6. Área de estudio

El trabajo se desarrolló en 16 sitios del yacimiento Aguada Pichana (porción este), ubicado en la Provincia de Neuquén en el Monte Austral (Roig et al., 2009) (Figura 1.1).

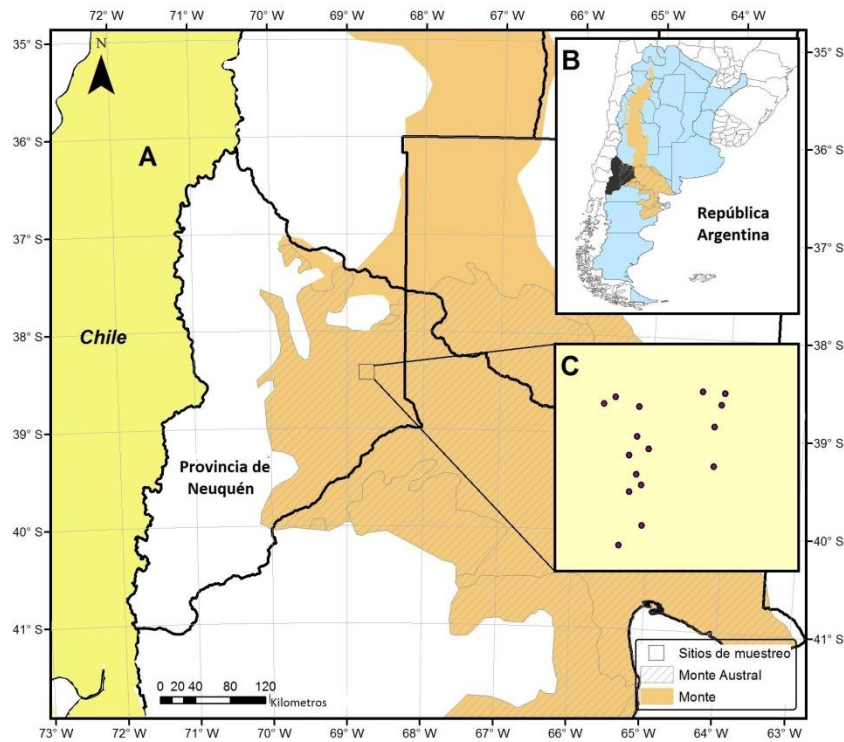


Figura 1.1: área de estudio. A: ubicación de la Provincia Fitogeográfica del Monte, distrito Austral. B: ubicación de la Provincia de Neuquén y el Monte en la República Argentina. C: ubicación de los 16 sitios de estudio. (Sistemas de coordenadas geográficas WGS-84).

El área se encuentra en la Cuenca de Añelo, conocida como “Bajo de Añelo”, una extensa cuenca cerrada de 280 km², que presenta una red radial convergente de cauces temporarios (Di Niloco & Abarca, 2020). La cota media inferior del Bajo ronda los 225 m s.n.m. y progresivamente la altura del relieve se eleva en todas las direcciones, hacia afuera, hasta llegar a los 500 m s.n.m. en la parte superior de las mesetas sedimentarias. Las precipitaciones escasas pero torrenciales ocasionan el lavado y transporte de sedimentos desde la superficie de la meseta sedimentaria, liberando sales minerales que son transportadas por escurrimiento hacia el Bajo (Di Nicola & Abarca, 2020). En la zona también se observan muchos afloramientos rocosos; los de mayor antigüedad corresponden al Grupo Neuquén, que en varios sectores se encuentran cubiertos por sedimentos de arena, arcilla y rodados patagónicos de origen aluvial y eólico (GEA, 2009; Di Nicola & Abarca, 2020). El aporte de los depósitos aluviales corresponde a los cauces temporarios (arroyos de régimen torrencial) que drenan la vertiente oriental de la Sierra de Los Chihuidos (GEA, 2009).

Los suelos en el área, descritos por Ferrer y colaboradores (2006) son Torriortentes Típicos y Torripsamientos Típicos, ambos correspondientes al Orden Entisol, según el sistema de clasificación Soil Taxonomy (1999). También se verifican afloramientos rocosos (sedimentos yesosos) con una frecuente ausencia de suelos. Ambos tipos de suelos se caracterizan por tener un nulo o incipiente desarrollo (en Neuquén, por ser suelos jóvenes), donde la mayoría de sus propiedades son consecuencia de sus materiales originarios y han sido muy poco alteradas por los factores del ambiente. La diferencia entre ellos es la textura más gruesa, el mayor drenaje y el menor contenido de materia orgánica (0,5% vs. 1%) de los Torripsamientos Típicos, con respecto a los Torriortentes Típicos (Ferrer et al., 2006).

El clima es árido, con precipitaciones que oscilan alrededor de los 140 mm anuales. En cercanías del área de estudio, durante el período comprendido entre los años 1998-2020, la precipitación media fue de 151 mm (AIC, comunicación personal). En el Monte, la relación entre precipitaciones y evapotranspiración potencial se encuentra entre 0,05 y 0,5 (Rundel et al., 2007), lo cual indica un marcado déficit hídrico. Con respecto a la temperatura, en Neuquén la media anual es de 14,4 °C (Labraga & Villalba, 2009).

La vegetación, al igual que en otros sectores del Monte Austral, conforma un mosaico de parches, algunos de alta cobertura vegetal constituidos principalmente por arbustos y otros con vegetación dispersa, o suelo desnudo (Bisigato & Bertiller, 1997; Busso & Bonvissuto, 2009). En el Monte Austral de Neuquén, los parches de vegetación están dominados por arbustos y poseen gramíneas que aportan el 3% de la cobertura del parche (Bonvissuto, 2006).

La vegetación del Monte presenta heterogeneidad, a nivel de paisaje, controlada principalmente por factores edáficos y geomorfológicos relacionados con la disponibilidad de agua (Morello, 1956; Rundel et al., 2007; Morello et al., 2012). En la porción Central y Austral del Monte dicha heterogeneidad se debe fundamentalmente a diferencias edáficas, dado que las geoformas dominantes son llanuras y mesetas (Bisigato et al., 2009). Particularmente, en el Monte Austral, según la metodología del Sistema de Clasificación de Tierras de FAO (LCCS) (Di Gregorio & Jansen, 1998) y a una escala de trabajo de 1:2.500.000, López y colaboradores (2009) describieron dos tipos de clase de cobertura en el área de estudio: Arbustal abierto sin estrato herbáceo y Arbustal disperso (Figura 1.2).

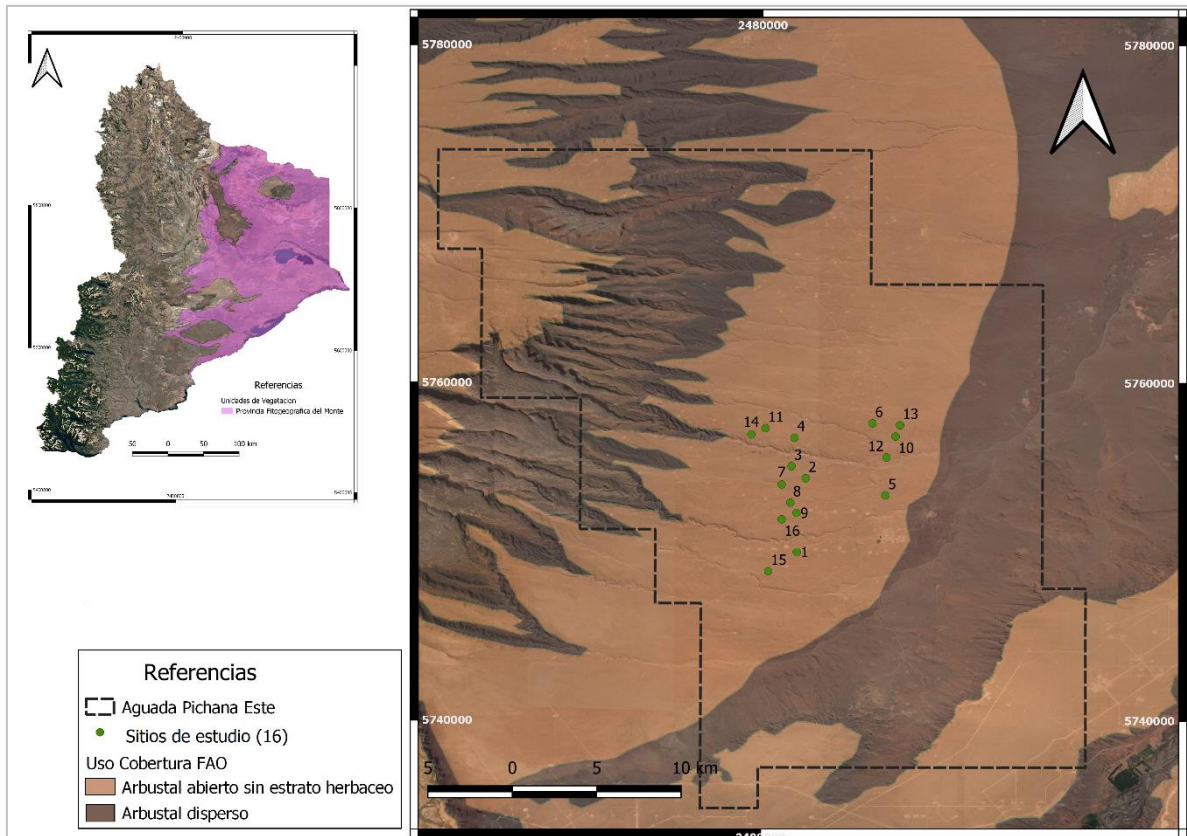


Figura 1.2: clases de cobertura del suelo en el área de estudio, según el Sistema de Clasificación de Tierras de FAO (LCCS) (Di Gregorio & Jansen, 1998) y sitios de estudio (n=16) del yacimiento hidrocarbúfero Aguada Pichana Este, ubicado en la Provincia Fitogeográfica del Monte.

A una escala de trabajo de 1: 500.000, Movia y colaboradores (1982) describieron y analizaron, en relación a las características edáficas, dos comunidades vegetales en esta área: 1) Comunidad *Larrea divaricata* dominante (estepa arbustiva media a alta, abierta, bi- o tri-estratificada) con una cobertura promedio de especies perennes que varía entre el 20-30%, que comúnmente está asociada a suelos arenosos en superficie, carentes de material fino donde no se advierten cantidades elevadas de sales, sin impedimentos aparentes para el crecimiento radicular cerca de la superficie. 2) Comunidad *L. divaricata* - *Atriplex lampa* (estepa arbustiva media a alta de *L. divaricata* y *A. lampa* dominante, triestratificada), posee una cobertura media de especies perennes de 25-35% y está asociada generalmente a suelos de textura gruesa en superficie, sin impedimentos visibles a poca profundidad. A veces se la encuentra en zonas con material fino y/o fragmentos gruesos en superficie, e incluso algunos afloramientos de areniscas consolidadas, pero en estos casos la comunidad presenta menor cobertura (10%). Con respecto a la fauna, predominan especies con características morfológicas y fisiológicas adaptadas a las zonas áridas. Entre la fauna nativa se encuentran mamíferos como el piche (*Zaedus pichi*), el huroncito patagónico (*Lyncodon patagonicus*), varias especies de tucu-tucos del

género *Ctenomys spp.*, el cuis (*Microcavia australis*), la mara (*Dolichotis patagonum*), entre otros (Ceia, 1986; Rodríguez, 2009; Roig et al., 2009). Entre los reptiles se destaca el endemismo de *Liolaemus coyumhue*, restringido al Bajo de Añelo (Ávila et al., 2009). Entre la fauna exótica hay herbívoros introducidos en la región como la liebre europea (*Lepus europaeus*) (Bonino, 2008). Con respecto a los herbívoros domésticos, en la zona se desarrolla ganadería de subsistencia, existiendo 11 puestos rurales que se dedican a la cría de ganado caprino y bovino (Farinaccio & Pérez, 2009).

En el yacimiento Aguada Pichana, desde 1996, se explotan hidrocarburos, principalmente gas, mediante métodos convencionales. Asimismo, desde el año 2017 se explota gas no convencional en la porción este del yacimiento, con proyecciones de contar a finales del año 2021 con 48 perforaciones en la formación Vaca Muerta (Petroquímica, 2018). Esto da cuenta de la gran extensión que será afectada por distintos impactos consecuencia de la exploración y explotación de hidrocarburos, tales como eliminación de la vegetación y decapitación de suelos para la creación de picadas sísmicas, construcción de caminos y explanadas de perforación, así como emplazamientos de campamentos para los operarios (Fiori & Zalba, 2003).

1.7. Bibliografía

- Abella, S. R. (2010). Disturbance and Plant Succession in the Mojave and Sonoran Deserts of the American Southwest. *International Journal of Environmental Research and Public Health* 7: 1248-1284.
- Aguiar, M. R., & Sala, O.E. (1999). Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(7), 273-277.
- Ávila, L. J., Morando, M., Pérez, D. R., & Sites Jr, J. W. (2009). A new species of *Liolaemus* from Añelo sand dunes, northern Patagonia, Neuquén, Argentina, and molecular phylogenetic relationships of the *Liolaemus wiegmanni* species group (Squamata, Iguania, Liolaemini). *Zootaxa*, 2234(1), 39-55.
- Barchuk, A. H., & Díaz, M. P. (2000). Vigor de crecimiento y supervivencia de plantaciones de *Aspidosperma quebracho-blanco* y de *Prosopis chilensis* en el Chaco árido. *Quebracho-Revista de Ciencias Forestales*, (8), 17-29.
- Beider, A., Ciano, N., & Zerrizuela, R. (2013). Revegetación artificial de taludes de locaciones en corte en la cuenca del Golfo San Jorge. En: Perez, D., A. Rovere & M. Rodriguez Araujo (eds.). *Restauración Ecológica en la Diagonal Árida de la Argentina*: 213-224. Ed. Vazquez Mazzini.
- Bertiller, M. B. (1998). Spatial patterns of the germinable soil seed bank in northern Patagonia. *Seed Science Research*, 8(1), 39-46.
- Bisigato, A., Ares, J., & Bertiller, M. (2002). Assessment of pristine vegetation structure in semiarid shrublands based on spatial explicit modeling. *Phytocoenologia*, 32(4), 581-594.
- Bisigato, A. J., & Bertiller, M. B. (1997). Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *Journal of Arid Environments*, 36(4), 639-653.
- Bisigato, A. J., & Bertiller, M. B. (1999). Seedling emergence and survival in contrasting soil microsites in the Patagonian-Monte shrubland. *Journal of Vegetation Science*. 10: 335- 342
- Bisigato, A.J., & Bertiller, M.B., (2004a). Temporal and micro-spatial patterning of seedling establishment. Consequences for patch dynamics in the southern Monte, Argentina. *Plant Ecology* 174, 235–246.
- Bisigato, A., & Bertiller, M.B., (2004b). Seedling recruitment of perennial grasses in degraded areas of the Patagonian Monte. *Journal of Range Management* 57, 191–196.

- Bisigato, A. J., Villagra, P. E., Ares, J. O., & Rossi, B. E. (2009). Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: A multi-scale approach linking patterns and processes. *Journal of arid environments*, 73(2), 182-191.
- Bonino, N. (2008). Especies exóticas invasoras en la Patagonia: el conejo europeo. Desde la Patagonia Difundiendo Saberes Vol. 6. Nº 8. Área de Recursos Naturales, Estación Experimental Agropecuaria Bariloche, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. C. C. 277, 8400. Bariloche, Argentina.
- Bonvissuto, G. L. (2006). Establecimiento de plántulas de gramíneas y arbustos dentro y entre isletas de vegetación en el monte austral neuquino. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Sur. Departamento de Agronomía. Argentina. 195 pp.
- Bonvissuto, G. L., Somlo, R. C., Lanciotti, M. L., González Carteau, A., & Busso, C. (2008). Guías de condición para pastizales naturales de “Precordillera”, “Sierras y Mesetas” y “Monte Austral” de Patagonia. *INTA EEA Bariloche—Global Environment Facility: Patagonia*.
- Bosco, T. (2017). Ecología de la regeneración de las comunidades vegetales en ecosistemas áridos del monte patagónico. Efecto del microambiente sobre los procesos de regeneración de especies con distintas estrategias ecológicas en áreas denudadas. Tesis doctoral. Centro Regional Universitario Bariloche. Universidad Nacional del Comahue.
- Brauch, H. G., & Spring, Ú. O. (2011). Securitizing land degradation and desertification: A proactive soil security concept. In *Coping with Global Environmental Change, Disasters and Security* (pp. 803-833). Springer, Berlin, Heidelberg. Bran, 1992
- Bulleri, F., Bruno, J. F., Silliman, B. R., & Stachowicz, J. J. (2016). Facilitation and the niche: implications for coexistence, range shifts and ecosystem functioning. *Functional Ecology*, 30(1), 70-78.
- Busso, C. A., & Bonvissuto, G. L. (2009). Structure of vegetation patches in northwestern Patagonia, Argentina. *Biodiversity and conservation*, 18(11), 3017-3041.
- Busso, C. A., & Pérez, D. R. (2018). Opportunities, limitations and gaps in the ecological restoration of drylands in Argentina. *Annals of Arid Zone*, 57(3&4), 191-200.
- Cabrera, A. (1976) Regiones Fitogeográficas Argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Buenos Aires.
- Callaway, R. M. (1995). Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61(4), 306-349.

- Callaway, R. M. (2007). Species-specific positive interactions. In *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. 255-293. Springer, Dordrecht.
- Callaway, R., & L. Walker (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78 (7) 1958-1965.
- Calvo, D. A. (2017). Efecto facilitador de los arbustos sobre el establecimiento de una gramínea perenne en sitios con diferentes historias de uso en el Noroeste de la Patagonia. Tesis de grado. Universidad Nacional de Río Negro.
- Castro, M. L., Zuleta, G., Pérez, A. A., Ciancio, M.E., Tchilinguirian, P., & Escartín, C. A. (2013). Rehabilitación de estepas arbustivas en locaciones petroleras del Monte Austral. Evaluación de la técnica de escarificado. I: vegetación. In: *Restauración Ecológica en la Diagonal Árida de la Argentina* (Eds. D.R. Pérez, A.E. Rovere, and M.E. Rodríguez Araujo), pp. 213-224. Vázquez Mazzini, Buenos Aires, 518 p.
- Cei, J. (1986). Reptiles del centro, centro – oeste y sur de la Argentina. Herpetofauna de zonas áridas y semiáridas. Museo regionale di scienze naturali. 527pp.
- Chapin, F. S., Walker, L. R., Fastie, C. L., & Sharman, L. C. (1994). Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs*, 64(2), 149-175.
- Clements, F. E. (1916). *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*, 242. Carnegie Institution of Washington.
- Clewell, A. F., & Aronson, J. (2013). *Ecological restoration: principles, values, and structure of an emerging profession*. Island Press.
- Connell, J. H., & Slatyer, R. O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111(982), 1119-1144.
- Cortina, J., Amat, B., Castillo, V., Fuentes, D., Maestre, F.T., Padilla, F. M., & Rojo, L. (2011) The restoration of vegetation cover in the semi-arid Iberian southeast. *Journal of arid environments* 75: 1377-1384
- Dalmasso, A. (2006). Revegetación de áreas degradadas con especies nativas en el marco de la geosinfitosociología. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Córdoba. 145 pp.

- De La Cruz, M., Romao, R. L., Escudero, A., & Maestre, F. T. (2008). Where do seedlings go? A spatio-temporal analysis of seedling mortality in a semi-arid gypsophyte. *Ecography*, 31(6), 720-730.
- del Valle, H. (1998). Patagonian soils: a regional síntesis. *Ecología Austral*. 8: 103–123.
- del Moral, R. D. (1998). Early succession on lahars spawned by Mount St. Helens. *American Journal of Botany*, 85(6), 820-828.
- Di Gregorio, A., & L. Jansen. (1998). Land Cover Clasification System: Clasification concepts and User Manual. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, 1998. ISBN: 92-5-10421.
- Di Nicolo, C.A., & Abarca, J. C. (2020). Imágenes satélite Landsat, Bajo de Añelo. En: Atlas de Neuquén desde el Satélite. Departamento de Geografía. Facultad de Humanidades. Universidad Nacional del Comahue. <https://atlasneuquen.uncoma.edu.ar/> acceso julio 2020.
- Dumroese, R. K., Luna, T., & Landis, T. D. (Eds.). (2009). *Nursery manual for native plants: A guide for tribal nurseries* (No. 730). US Department of Agriculture, Forest Service.
- Eccles, N. S., Esler, K. J., & Cowling, R. M. (1999). Spatial pattern analysis in Namaqualand desert plant communities: evidence for general positive interactions. *Plant Ecology*, 142(1-2), 71-85.
- Farinaccio, F., & Pérez, D (2009) Características del Monte y del área de estudio. Pag.: 24-33. En: Pérez, D., Rovere, A., & Farinaccio, F. (eds.). Rehabilitación en el desierto: Ensayos con plantas nativas en Aguada Pichana, Neuquén, Patagonia. Vazquez Mazzini Editores. 80 pp.
- Ferrer, J., Irisarri, J.A., & Mendia, J.M. (2006). Suelos de la Provincia de Neuquén. Buenos Aires, Argentina. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. 226 p.
- Fiori, S., & Zalba, S. (2003) Potential impacts of petroleum exploration and exploitation on biodiversity in a Patagonian Nature Reserve, Argentina. *Biodiversity and Conservation*, 12:1261–1270.
- Gann, G. D., McDonald, T., Walder, B., Aronson, J., Nelson, C. R., Jonson, J., Hallet, J., Eisenberg, C., Guariguata, M., Liu, J., Hua, F., Echeverría C., González, E., Shaw, N., Decler, K., & Dixon, J. (2019). International principles and standards for the practice of ecological restoration. *Restoration Ecology*, 27(S1), S1-S46.
- GEA. 2009. Geólogos asociados. Informe Ambiental 33. Pozos horizontales: APW.H-12 y APW.H-13 (Aguada Pichana). Provincia del Neuquén.

Glenn-Lewin, D. C., Peet, R. K., & Veblen, T. T. (Eds.). (1992). *Plant succession: theory and prediction* (Vol. 11). Springer Science & Business Media.

González, F. (2010a). Reintroducción de especies nativas de dos grupos funcionales en sitios con degradación severa de La Payunia de Neuquén, Argentina. Tesis de grado. Universidad Nacional del Comahue.

González, F. (2010b) Supervivencia temprana de *Senna aphylla* (Fabaceae) plantada aislada y asociada a un sub-arbusto nativo. Pág.: 61-65. En: Pérez D., A. Rovere & F. Farinaccio (eds). Rehabilitación en el desierto. Ensayos con plantas nativas en Aguada Pichana, Neuquén, Argentina. Vázquez Mazzini Editores. 80 pp.

Gonzalez, S. L., & Ghermandi, L. (2019). Dwarf shrub facilitates seedling recruitment and plant diversity in semiarid grasslands. *PloS one*, 14(2), e0212058.

González, F.M., & Pérez, D.R. (2017) Contributions of ecological facilitation for restoring environments with high conservation value in the Argentine Patagonia. *Phyton, International Journal of Experimental Botany* 86: 332-339.

Grime, J. P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, Chichester. 222 pp.

James J.J., Sheley R.L., Erickson T., Rollins K.S., Taylor M.H., & Dixon K.W. (2013). A systems approach to restoring degraded drylands. *Journal of Applied Ecology* 50: 730-739

Kane, J. M., Dugi, F. L., & Kolb, T. E. (2015). Establishment and growth of pinon pine regeneration vary by nurse type along a soil substrate age gradient in northern Arizona. *Journal of Arid Environments*, 115, 113-119.

Kowaljow, E., & Rostagno, M. (2013). Enramado y riego como alternativas de rehabilitación de regiones semiáridas afectadas por el tendido de ductos. *Ecología Austral* 23: 62-69.

Labraga, J.C., & Villalba, R. (2009). Climate in the Monte Desert: Past trends, present conditions, and future projections. *Journal of arid environments* 73: 154-163.

Lamb, D., & Gilmour, D. (2003). Rehabilitation and restoration of degraded forests. IUCN. The World conservation Union. Switzerland.

León, R. J., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J. M., & Soriano, A. (1998). Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología austral*, 8(2), 125-144.

López, C., Ayesa, J., Umaña, F., Bran, D. & Lagorio, P. (2009). Comunicación técnica relevamiento integrado N°134, Área Recursos Naturales. Monitoreo del Uso y Coberturas del Suelo con Sensores Remotos. Provincias de Río Negro y Neuquén. Ediciones Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria Centro Regional Patagonia Norte Estación Experimental Agropecuaria Bariloche

Maestre, F. (2002). La restauración de la cubierta vegetal en zonas semiáridas en función del patrón espacial de factores bióticos y abióticos. Tesis doctoral. Biblioteca virtual Miguel D. Cervantes

Maestre, F., T. Bautista S., Cortina J. & Bellot J. (2001). Potential of using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecological Applications* 11: 1641-1655

Margalef, R. (1968). Perspectives in ecological theory. University of Chicago Press.

Mazzonia, E., & Vazquez, M. (2009). Desertification in Patagonia. *Developments in earth surface processes*, 13, 351-377.

McIntosh, R. P. (1999). The succession of succession: a lexical chronology. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 80(4), 256-265.

Millennium Ecosystem Assessment (2005a) Ecosystems and Human Well-Being: Current State and Trends. Island Press, Washington, DC.

Millennium Ecosystem Assessment (2005b) Ecosystems and Human Well-Being: Desertification Synthesis. World Resources Institute, Washington, DC.

Miriti, M. N. (2006). Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology*, 94(5), 973-979.

Montaña, C., Seghieri, J., & Cornet, A. (2001). Vegetation dynamics: recruitment and regeneration in two-phase mosaics. In *Banded vegetation patterning in arid and semiarid environments* (pp. 132-145). Springer, New York, NY.

Morello, J. (1956). Estudios Botánicos en las Regiones Áridas de la Argentina. *Revista Agronómica del Noroeste Argentino*. 2(1): 78 – 152.

Morello, J., Matteucci, S.D, Rodríguez, A. F., & Silva, M.E (2012). Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos. 1ra edición. Buenos Aires, Argentina. Orientación Gráfica Eds.

Movia, C.P, Ower, G.H & Pérez, C.E (1982). Estudio de la Vegetación Natural de la Provincia de Neuquén. Tomo I: Relevamiento. Ministerio de Economía y Hacienda. Subsecretaría de Estado de Recursos Naturales. Argentina.

Myster, R. W. (2001a). Mechanisms of plant response to gradients and after disturbances. *The Botanical Review*, 67(4), 441-452.

Myster, R. W. (2001b). What is ecosystem structure? *Caribbean Journal of Science*, Vol. 37, No. 1-2, 132-134.

Naciones Unidas (2018), La Agenda 2030 y los Objetivos de Desarrollo Sostenible: una oportunidad para América Latina y el Caribe (LC/G.2681-P/Rev.3), Santiago

Odum, E.P. (2014) The strategy of Ecosystem development. In: Ndubisi F.O. (eds) *The Ecological Design and Planning Reader*. DC. pp 203-216. Island Press, Washington.

Pelliza, Y. I., Fernandez, A., Saiz, H., & Tadey, M. (2021). Together we stand, divided we fall: Effects of livestock grazing on vegetation patches in a desert community. *Journal of vegetation science*, 32(2), e13015.

Pérez, D., Farinaccio, F., González, F., Lagos, L., Rovere, A., & Díaz, M. (2011). Rehabilitation and restoration: a concrete possibility to combat desertification in arid and semi-arid ecosystems of Patagonia. COP9: Convención de las Naciones Unidas sobre la lucha contra la Desertificación. Buenos Aires.

Pérez, D., Rovere, A., & Farinaccio, F. (2009). Rehabilitación en el desierto. Ensayos con plantas nativas en Aguada Pichana, Neuquén, Argentina. Vázquez Mazzini Editores. 80 pp.

Pérez, D. R., Pilustrelli, C., Farinaccio, F. M., Sabino, G., & Aronson, J. (2020). Evaluating success of various restorative interventions through drone-and field-collected data, using six putative framework species in Argentinian Patagonia. *Restoration Ecology*, 28, A44-A53.

Petroquímica. 2018. Planes para globalizar el gas. Disponible en: <https://www.revistapetroquimica.com/los-planes-para-globalizar-el-gas-neuquino/>. (último acceso en enero de 2021).

Pickett, S. T., & Cadenasso, M. L. (2006). Advancing urban ecological studies: frameworks, concepts, and results from the Baltimore Ecosystem Study. *Austral Ecology*, 31(2), 114-125.

Pickett, S.T.A. & White, P.S. (1985) *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando.

Pickett, S. T., & McDonnell, M. J. (1989). Changing perspectives in community dynamics: a theory of successional forces. *Trends in Ecology & Evolution*, 4(8), 241-245.

Pickett, S. T., & Ostfeld, R. S. (1995). The shifting paradigm in ecology. *A new century for natural resources management*, 261-278.

Ponce, J.J., Montagna, A.O. & Carmona, N. (2015). Geología de la Cuenca Neuquina y sus sistemas petroleros: una mirada integradora desde los afloramientos al subsuelo. Primera edición. Fundación YPF. Ciudad Autónoma de Buenos Aires. Universidad Nacional de Río Negro. Viedma. 152 pp.

Právělie, R. (2016). Drylands extent and environmental issues. A global approach. *Earth-Science Reviews*, 161, 259-278.

Pueyo, Y., Alados, C. L., García-Ávila, B., Kéfi, S., Maestro, M., & Rietkerk, M. (2009). Comparing direct abiotic amelioration and facilitation as tools for restoration of semiarid grasslands. *Restoration Ecology*, 17(6), 908-916.

Rebele, F. (1992). Colonization and early succession on anthropogenic soils. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 201-208.

Reichmann, L.G. (2003). Cambios florísticos y recuperación natural de ambientes degradados por prácticas petroleras en el monte austral. Tesis de Licenciatura. Facultad de Cs. Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Buenos Aires. 54 pp.

Reynolds, J.F., Smith, D.M.S., Lambin, E.F., Turner, B.L., Mortimore, M., Batterbury, S.P., Downing, T.E., Dowlatabadi, H., Fernández, R.J., Herrick, J.E., Huber-Sannwald, E., Jiang, H., Leemans, R., Lynam, T., Maestre, F.T., Ayarza, M. & Huber-Sannwald, E (2007 a) Global desertification: building a science for dryland development. *Science* 316: 847-851.

Reynolds, J. F., Maestre, F. T., Kemp, P. R., Stafford-Smith, D. M., & Lambin, E. (2007b). Natural and human dimensions of land degradation in drylands: causes and consequences. In *Terrestrial ecosystems in a changing world* (pp. 247-257). Springer, Berlin, Heidelberg.

Rodríguez, D. (2009). Modeling habitat use of the threatened and endemic mara (*Dolichotis patagonum*, Rodentia, Caviidae) in agricultural landscapes of Monte Desert. *Journal of Arid Environments*, 73(4-5), 444-448.

- Roig, F.A., Roig-Juñent, S., & Corbalan, V. (2009). Biogeography of the monte desert. *Journal of Arid Environments*, 73: 164–172
- Rundel, P., Villagra, P.E., Dillon, M.O., Roig-Juñent, S.A., & Debandi, G. (2007). Arid and semi-arid ecosystems. In: Veblen, T.T., Young, K., Orme, A.E. (Eds.). *The Physical Geography of South America*. Oxford University Press, pp. 158–183.
- Sacande M., Parfondry M. & Cicatiello, C. (2020). La restauración en acción contra la desertificación. Manual de restauración a gran escala para apoyar la resiliencia de las comunidades rurales de la Gran Muralla Verde de África. Roma, FAO. <https://doi.org/10.4060/ca6932es>.
- Sala, O. E., Golluscio, R. A., Lauenroth, W. K., & Roset, P. A. (2012). Contrasting nutrient-capture strategies in shrubs and grasses of a Patagonian arid ecosystem. *Journal of arid environments*, 82, 130-135.
- Schupp, E. W. (1995). Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, 82(3), 399-409.
- SER (2004). Society for Ecological Restoration. Principios de SER International sobre la restauración ecológica. Disponible en: www.ser.org.
- Soil Survey Staff (1999). Soil taxonomy. A basic system of soil classification for making and interpreting soil surveys. 2nd Edition. Agric. Handbook 436. Washington, DC, Natural Resources Conservation Service, United States Department of Agriculture.
- Soliveres, S., García-Palacios, P., Maestre, F. T., Escudero, A., & Valladares, F. (2013). Changes in rainfall amount and frequency do not affect the outcome of the interaction between the shrub *Retama sphaerocarpa* and its neighbouring grasses in two semiarid communities. *Journal of arid environments*, 91, 104-112.
- Soriano, A., Sala, O. E., & Perelman, S. B. (1994). Patch structure and dynamics in a Patagonian arid steppe. *Vegetatio*, 111(2), 127-135.
- Tongway, D. J., & Ludwig, J. A. (1996). Rehabilitation of semiarid landscapes in Australia. I. Restoring productive soil patches. *Restoration Ecology*, 4(4), 388-397.
- Wali, M. K. (1999). Ecological succession and the rehabilitation of disturbed terrestrial ecosystems. *Plant and soil*, 213(1-2), 195-220.

Walker, L., & del Moral, R. (2003) Primary succession and Ecosystem Rehabilitation. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Wiegleb, G., & Felinks, B. (2001). Primary succession in post-mining landscapes of Lower Lusatia—chance or necessity. *Ecological Engineering*, 17(2-3), 199-217.

Yahdjian, L., Gherardi, L., & Sala, O. E. (2014). Grasses have larger response than shrubs to increased nitrogen availability: a fertilization experiment in the Patagonian steppe. *Journal of Arid Environments*, 102, 17-20.

Zhao, H. L., Zhou, R. L., Su, Y. Z., Zhang, H., Zhao, L. Y., & Drake, S. (2007). Shrub facilitation of desert land restoration in the Horqin Sand Land of Inner Mongolia. *Ecological engineering*, 31(1), 1-8.

Zuleta, G., & Escartín C. (2014) Regeneración post-disturbio en ambientes degradados por la actividad petrolera en Nor-Patagonia. En: Aspectos ecológicos, microbiológicos y fisiológicos de la restauración de ambientes degradados de zonas áridas. Aportes de investigaciones de Argentina, Chile, Venezuela y México. Experimentia IV.

Zuleta, G. A., & Li Puma, M. (2013). Diseño de enramados para rehabilitar montículos naturales en locaciones petroleras del Monte Austral. En: *Rehabilitación en la Diagonal Árida de la Argentina*. Pérez D, AE Rovere y ME Rodríguez Araujo (Eds). Buenos Aires: Vázquez Mazzini. Pág, 180-201.

2. CAPÍTULO 2:

Características abióticas y bióticas de la regeneración natural de explanadas hidrocarburíferas del Monte

Austral

2.1. Introducción

Las actividades económicas que mayor contribución han realizado a la degradación del Monte Austral son: la ganadería realizada desde fines del siglo XIX (Navarro Floria, 2002; Tadey, 2006; Tadey & Farji-Brener, 2007) con sobrecarga en al menos el 60 % del Monte (Villagra et al., 2009) y la industria extractiva de gas, petróleo y minerales, realizada en los últimos 100 años y que ha originado perturbaciones severas sin precedentes (Morello et al., 2012). En particular, la explotación hidrocarburífera contempla la creación de explanadas para la instalación de torres de perforación o de infraestructura de alojamiento del personal, que implica la eliminación total de la vegetación nativa (desmonte), la alteración y reemplazo del suelo (decapitación, adición de áridos y compactación) y la modificación total del microrelieve, ya que se eliminan las características islas de fertilidad del Monte (Castro, 2012). Las islas de fertilidad o “nebkhas” son micro-sitios generados por las plantas, ricos en nutrientes, donde se acumulan sedimentos, materia orgánica y semillas (Schlesinger et al., 1996; El Bana et al, 2003; Luo et al., 2016; Luo et al.,2020). Estas islas aumentan la heterogeneidad en los recursos del suelo e influyen no solo sobre el establecimiento de plántulas (Maestre et al., 2003) y las interacciones planta-planta (Aguiar & Sala, 1999; Luo et al., 2020), sino también sobre la distribución y diversidad de las especies y la productividad de las comunidades vegetales (Anderson et al., 2004). La rehabilitación de las explanadas en el Monte Austral es un desafío para revertir los procesos de desertificación que se desarrollan en la zona (Pérez et al., 2011), ya que como en otras tierras secas del mundo, la regeneración natural de la biodiversidad luego de perturbaciones severas puede requerir décadas y hasta centurias (Vasek, 1983; Gabbert et al., 1995; Bainbridge, 2007; Abella, 2010). No obstante, la mayoría de las áreas disturbadas de Monte, como las de otros desiertos, se han dejado libradas a los procesos naturales de recuperación (Bainbridge, 2007) debido al elevado costo humano y económico que implican las técnicas de restauración ecológica (Pérez et al., 2009; Abella et al., 2010). La decisión sobre prescribir la regeneración natural requiere un acabado conocimiento de los procesos sucesionales del lugar, lo que permitiría (1) determinar si es necesaria una intervención activa o no y consecuentemente reducir tiempos y costos; (2) propiciar la rehabilitación replicando y acelerando el proceso sucesional natural; (3) estimar el tiempo que le llevará a la comunidad original restablecerse, y así fortalecer decisiones de protección de comunidades vegetales que requieran largos plazos de recuperación (Abella, 2010).

El estudio de la sucesión en tierras secas ha sido dificultoso por las lentas tasas de recambio de las comunidades perennes (Abella, 2010). Desde los trabajos pioneros de Muller (1940) y Shreve (1942) que planteaban que el reemplazo de especies a lo largo del tiempo (y consiguientemente la sucesión) no ocurría en los desiertos, hasta las recientes investigaciones que analizan las comunidades que se establecen y recambian luego de una perturbación, se ha discutido sobre los factores que influyen en

el establecimiento de especies en zonas áridas (Abella, 2010; Butterfield & Briggs, 2011). Se abordó, por ejemplo, el rol de la frecuencia e intensidad de las perturbaciones (Webb et al., 1987; Wilby & Shachak, 2000), la importancia de la identidad biogeográfica, de los suelos y la edad de la comunidad vegetal afectada, así como los efectos de los factores climáticos (lluvias y temperaturas) (Carpenter et al., 1986; López et al. 2005; Príncipe et al. 2014; Schlaepfer et al. 2014). Recientemente, investigaciones referidas a la sucesión en tierras secas analizan la regeneración natural como una forma viable de restauración de campos de cultivos abandonados comúnmente conocidos como “*old fields*” (Zivec et al. 2021).

En el Monte Austral, la regeneración natural de la vegetación en sitios desmontados por la actividad hidrocarburífera ha sido analizada por varios autores en los últimos 15 años (Roig, 1989; Reichman, 2003; Dalmaso, 2006; Castro et al., 2013; Zuleta & Escartín, 2014). Sin embargo, las interpretaciones de los resultados y las conclusiones de esas investigaciones no siempre coinciden entre sí, ni con la literatura internacional de tierras secas. Entre las diferencias podemos mencionar a las formas de vida que colonizarían, el tiempo estimado para el restablecimiento de las comunidades originales y los cambios que ocurrirían en las propiedades del suelo (Vasek, 1983; Abella, 2010). También en la provincia del Monte, se ha estudiado la sucesión en relación a la variación de grupos funcionales de flora y fauna a lo largo de un gradiente de pastoreo (Chillo & Ojeda, 2014), y sus resultados aportan información valiosa para la restauración de ese ecosistema, pero es necesario avanzar en investigaciones equivalentes para otros tipos de perturbaciones. Validar, en explanadas hidrocarburíferas del bajo de Añelo (Monte Austral de Neuquén) los modelos y datos presentados por otros autores en el Monte Austral, permitiría avanzar en el conocimiento de los patrones sucesionales tempranos y establecer nuevos fundamentos para desarrollar estrategias de rehabilitación en sitios severamente degradados. En este contexto, el objetivo del capítulo fue evaluar la regeneración natural de la vegetación y las características microclimáticas y edáficas superficiales (químicas y físicas) en explanadas hidrocarburíferas con 5 años de abandono, en relación a la referencia ecológica (comunidad nativa aledaña no perturbada por la actividad hidrocarburífera).

Las hipótesis y predicciones fueron:

H1) Las explanadas hidrocarburíferas abandonadas poseen características microclimáticas y edáficas superficiales (químicas y físicas) que se diferencian de la referencia ecológica y en ellas se desarrollan procesos sucesionales distintos a los de una sucesión secundaria sin grandes modificaciones del suelo.

P1.1) En las explanadas el contenido de materia orgánica y nutrientes será menor que en la referencia ecológica.

P1.2) En las explanadas la amplitud térmica del suelo será mayor que en la referencia ecológica, mientras que la infiltración menor.

H2) Las perturbaciones edáficas en las explanadas dificultan la regeneración natural y en 5 años post perturbación se establecen un bajo número de las especies presentes en las comunidades vegetales de referencia aledañas.

P2.1) La cobertura de especies, densidad de individuos, riqueza y diversidad de las explanadas será significativamente menor a la de las comunidades aledañas sin perturbar.

2.2. Materiales y métodos

2.2.1. Diseño de muestreo

Los sitios de muestreo se encuentran en el yacimiento hidrocarburífero Aguada Pichana, ubicado en una cuenca cerrada de 280 km² perteneciente a la provincia de Neuquén, denominada Bajo de Añelo. Se seleccionaron 16 sitios ubicados entre los 69°25' - 68°54' de longitud Oeste y los 38°20' - 38°15' de latitud Sur (ver: área de estudio, pág. 13). En cada sitio se identificaron dos sectores: explanadas hidrocarburíferas con cinco años de abandono, denominadas áreas degradados (D) y comunidades adyacentes, testigos, denominadas referencia ecológica (RE) (Figura 2.1). Las áreas D, al momento de abandono, estaban rellenas con material alóctono y estaban escarificadas según lo establecido por la normativa ambiental de Neuquén (ley 1875). Este procedimiento consiste en la descompactación mecánica de la capa superficial de la explanada mediante un escarificador/desgarrador montado en la parte posterior de una motoniveladora. En RE se eligieron dos microambientes particulares para la toma de datos: desprovistos de vegetación (Sd), y a sotavento de parches de vegetación de *Larrea divaricata Cav* (Pv), que fue la especie más representativa de la fisonomía del lugar (Tabla 2.1). Los sectores RE se ubicaron aproximadamente a 50 m de los D, bajo el supuesto que esta distancia es suficiente para descartar posibles efectos de borde (Reichmann, 2003).

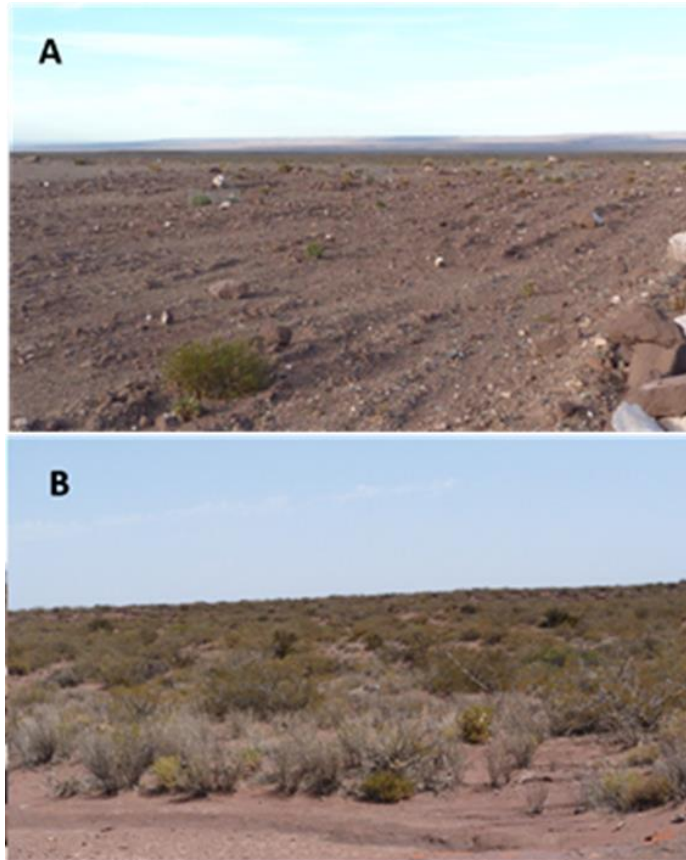


Figura 2.1: (A) vista general de un sector D (explanada). (B). Vista general de un sector RE (Referencia Ecológica).

Tabla 2.1: Definición de los sitios, sectores y microambientes de estudio, y sus respectivas siglas.

Sitios	Sectores	Microambientes	Siglas
1	Degradado		1D
	Referencia Ecológica	Suelo descubierto	1 Sd RE
		Parche de vegetación	1 Pv RE
2	Degradado		2D
	Referencia Ecológica	Suelo descubierto	2 Sd RE
		Parche de vegetación	2 Pv RE
.			
.			
16	Degradado		16D
	Referencia Ecológica	Suelo descubierto	16 Sd RE
		Parche de vegetación	16 Pv RE

2.2.2. Características microclimáticas

En tres de los sitios (2, 6 y 9), se registró la temperatura edáfica con una frecuencia de 2 horas durante 2 años, desde el invierno de 2012 al invierno de 2014, en D, Sd RE y Pv RE. Para esto se utilizaron *data loggers* iButton (Termochon) ubicados a -5 cm de la superficie del suelo. Asimismo, se colocaron en el borde oeste de las explanadas instrumentos de medición de la temperatura y la humedad del aire a 1 m sobre el suelo (HOBO serie U10), configurado para tomar registros cada 4 horas a fin de verificar que los sitios poseen características similares respecto a la temperatura y humedad del aire, de manera de ser considerados réplicas para el análisis de la temperatura edáfica de los microambientes (Figura 2.2).

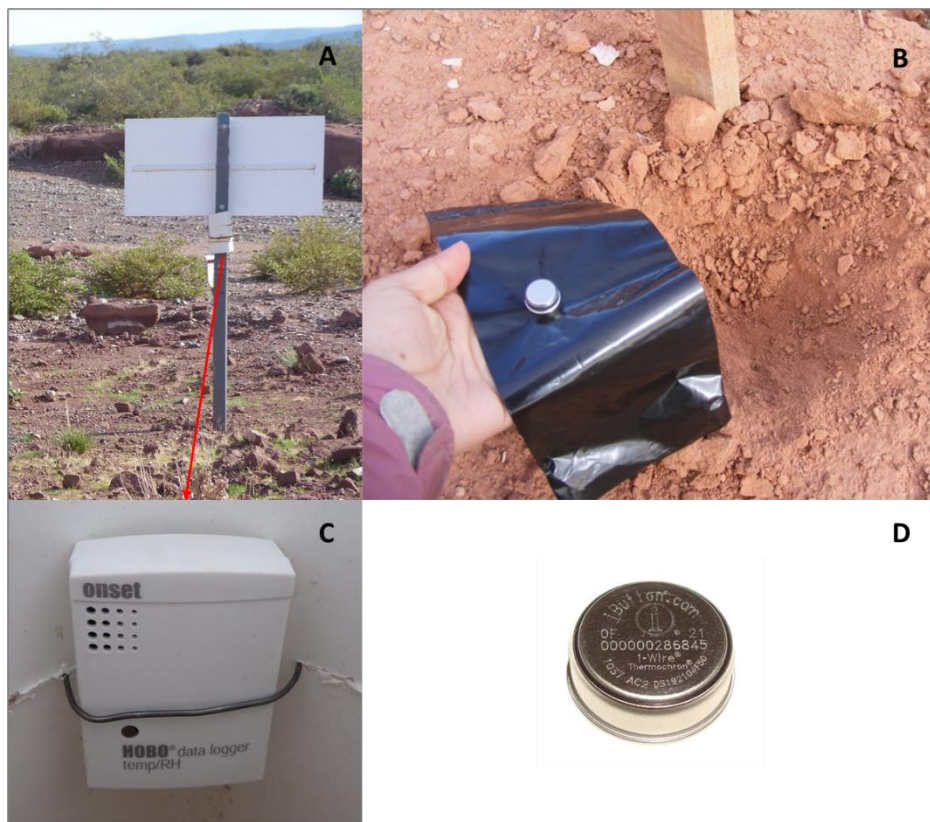


Figura 2.2: instrumentos de medición utilizados: HOBO serie 10 para medir temperatura y humedad del aire a 1 m sobre el suelo (A) y data loggers i-button para registrar la temperatura edáfica a – 5 cm de la superficie (B); se muestra el detalle de los mismos (C y D respectivamente).

2.2.3. Características edáficas

Se tomaron muestras de suelo en los 16 sitios en D, Sd RE y Pv RE. En total se extrajeron 48 muestras compuestas de 20 submuestras cada una, extraídas de los primeros 15 cm de suelo, que se utilizaron para realizar análisis fisicoquímicos. En el caso de la infiltración, para cada sitio se obtuvieron 5 medidas *in situ* en D, Sd RE y Pv RE. Las 5 medidas se resumieron en un solo valor promedio.

Las características edáficas superficiales de los suelos se analizaron en términos de: infiltración *in situ* mediante el infiltrómetro a disco Minidisk Infiltrometer, Decagon Device Inc. (Dohnal et al., 2010), textura por el método de Bouyoucus (Dewis & Freitas, 1970), pH (método potenciométrico en la pasta saturada de suelo), conductividad eléctrica (puente de Whiston, medido en el extracto de saturación del suelo) y carbono orgánico por el método de Walkley & Black (1934). También se estableció el contenido de nitrógeno con el método de Kjeldahl (Bremner & Mulvaney, 1982) y fósforo extractable (en los sitios RE) mediante el método de Olsen (Olsen et al., 1954).

2.2.4. Características de la vegetación

Se utilizaron dos métodos para describir las comunidades en RE y D: el método de transectas de intercepción lineal de Canfield (Matteucci & Colma, 1982) y el método de Daubenmire (1959). Este último se realizó debido a la baja densidad de plantas y a la distribución no homogénea de la vegetación (principalmente en D). Las plantas observadas fueron identificadas hasta el nivel de especie, utilizando el apoyo de claves taxonómicas de especies de la flora de Patagonia (Correa, 1971 - 1999).

La longitud de las transectas de Canfield (TC) fue de 25 m (unidad de muestreo) y la cantidad de unidades fue determinada mediante un muestreo preliminar utilizando como criterio la estabilización de la riqueza. En los sitios RE la cantidad mínima de unidades de muestreo que permitió la estabilización de la riqueza fue 6, mientras que en los sitios D, el número mínimo fue 4.

En RE el método de Daubenmire se aplicó con 3 transectas de 50 m de longitud cada una sobre las cuales se ubicaron cada 2 m las unidades de muestreo con marcos de 20 x 50 cm (25 lecturas por transecta). En D se trazaron 4 transectas de 25 m de longitud, sobre las que se establecieron 125 marcos de lectura consecutivos, de las mismas dimensiones que los utilizados en RE. Se aumentó el esfuerzo de muestreo en los sitios degradados ya que la vegetación presente era muy rala. La lectura dentro de los marcos se realizó siguiendo una escala con seis categorías de cobertura (Daubenmire, 1953). Cada especie relevada recibió un número que varió entre 1 y 6 al cual le corresponde un valor de cobertura equivalente al punto medio del intervalo que representa, tal como se muestra en la Tabla 2.2. Asimismo, se registró la cantidad de individuos por especie establecidos en cada marco, con la cual se calculó la densidad (n° de plantas/m²).

Tabla 2.2: Categorías y Rangos de coberturas según el método de Daubenmire (1959).

Categorías de Cobertura	Rango de Cobertura (%)	Punto medio del Rango
1	0-5	2,5
2	5-25	15
3	25-50	37,5
4	50-75	62,5
5	75-95	85
6	95-100	97,5

Las variables a considerar a partir de los datos obtenidos por el método de **Daubenmire** fueron: **composición** florística, **densidad** (individuos/m²), **frecuencia relativa** y **constancia** de las especies (porcentaje de sitios en los cuales estuvo presente cada una de las especies). A partir del método de **Canfield** se obtuvo la **cobertura aérea** para cada sitio, y se calculó **riqueza** (n° de especies), **cobertura relativa** (%), **diversidad (H')** mediante índice de Shannon (Shannon & Weaver, 1949; Magurran, 1989), **equitatividad (J)** (Moreno, 2001) y el **índice de similitud de ambientes** Sorensen cuantitativo (Moreno, 2001) (Tabla 2.2). El rango de valores que pueden tomar los índices de similitud de ambientes varía entre cero (sin especies compartidas) y uno (superposición completa de especies); se sugieren cuatro grados de similitud para establecer el estado de una comunidad relativa a la comunidad potencial o testigo (Ratliff, 1993): similitud baja (0 - 0,25), moderada (0,26 – 0,50), alta (0,51 – 0,75) y muy alta o completa (0,76 – 1,00).

Como se explicó anteriormente, con los datos de cobertura obtenidos por el método de Canfield, y los de frecuencia y densidad (por el método de Daubenmire) se calculó el Índice Valor de Importancia (IVI) de las especies en los sitios D y RE (Tabla 2.3). El IVI es un descriptor de la importancia ecológica de una determinada especie dentro de una comunidad. Resulta de la sumatoria de la dominancia (en este trabajo expresada en términos de cobertura), densidad y frecuencia, por lo que es un predictor más robusto de la importancia de cada especie, que sus parámetros evaluados individualmente (Mateucci & Colma, 1982; Mostacedo & Fredericksen, 2000).

A continuación, se resumen las variables que se utilizaron en la descripción de las comunidades y los métodos de los cuales surgen los datos (Tabla 2.3).

Tabla 2.3: Metodologías de obtención de datos de vegetación (TC: transectas de Canfield; TD: transectas de Daubenmire), variables registradas y estimadas y ecuación de cálculo o método.

Método de obtención de datos	Variable registrada	Variable estimada/Método de análisis	Ecuación de Cálculo/Método
TC	Cobertura relativa	Clasificación	Análisis Cluster
		Ordenación	Análisis de Componentes Principales
		Riqueza	Correspondencia Canónica
		Riqueza	Número de especies
		Densidad por especie	Número de individuos /m ²
TD	Abundancia	Frecuencia	$F_i = (n_i/M) * 100$
		Índice de Diversidad de Shannon-Wiener	$H' = - \sum p_i * \ln p_i$
		Índice de Equitatividad de Pielou	$J' = H'/H' \text{ max}$
TC y TD		Índice de Similitud Sorensen Cuantitativo	$Sq = 2 pN / aN + bN$
		Índice de Valor de Importancia por especie	$IVI = \text{cob relat} + \text{densidad relat} + \text{frec relat}$

n_i = número de apariciones de una determinada especie. M = número de apariciones de todas las especies. p_i = abundancia relativa. H'_{max} = diversidad máxima esperada. pN = sumatoria total de la abundancia más baja de c/u de las especies compartidas entre ambos sitios. aN = número total de individuos en el sitio a. bN = número total de individuos en el sitio b.

2.2.5. Rol de las especies según su respuesta a la perturbación

A partir del IVI se aplicó la clasificación de Vasek (1983) para establecer el rol de las especies según su respuesta a la perturbación. Las tres categorías de especies planteadas por ese autor incluyen:

- 1) colonizadoras tempranas. Son especies que responden fuertemente y de manera positiva a la perturbación, que no se encuentran en las comunidades maduras y tienen IVI altos en áreas perturbadas;
- 2) oportunistas de ciclos de vida largo. Son importantes en las comunidades maduras, pero también exhiben capacidades para colonizar. Corresponden a especies que se encuentran tanto en comunidades maduras como en áreas perturbadas con valores variables de IVI.
- 3) perennes de ciclo de vida largo. Se recuperan lentamente luego de una perturbación; corresponden a especies con IVI altos en las comunidades maduras y nulos o muy bajos en áreas perturbadas. La

presencia en estas zonas se da generalmente a partir de estructuras vegetativas residuales de individuos que habitaban el área pre-perturbación.

Asimismo, se comparó el tipo de respuesta de las especies a la perturbación mediante el cálculo de la relación media (R_m) como el cociente entre el valor de cobertura media para cada especie en D y en RE (Abella, 2010). La relación R_m permitió clasificar las especies en tres categorías que se pueden asociar al modelo C-S-R *sensu* Grime (Grime, 1979): ruderales (R), ($R_m > 1,5$) especies con mayor abundancia en zonas perturbadas que en el ecosistema de referencia; versátiles o tolerantes al estrés (S) ($1,5 < R_m < 0,5$), especies con abundancia similar en zonas disturbadas y baja en el ecosistema de referencia; competidoras (C) ($R_m < 0,5$), especies con mayor abundancia en el ecosistema de referencia que en zonas perturbadas.

2.2.6. Análisis estadísticos

Los datos de temperatura y humedad del aire a 1 m de altura se midieron a intervalos regulares por lo cual fueron analizados como series temporales. Para ello primero se calcularon las temperaturas y humedad relativa media por día, de acuerdo al sitio y las fechas. Luego se graficaron ambas variables como una serie de tiempo y se aplicó una regresión “loess”, que suaviza la variable dependiente a partir de la variable independiente (tiempo) a través del parámetro de suavizado α' (Montgomery et al., 2007; Faraway, 2016). Finalmente, la comparación de series de tiempo se realizó mediante el test de causalidad de Granger (Granger, 1969). Dicho test es una prueba de hipótesis estadística para determinar si una serie de tiempo es útil para pronosticar otra serie de tiempo. La prueba utiliza las siguientes hipótesis nula y alternativa: H0) la serie de tiempo x no causa la serie de tiempo Granger y ; H1) la serie de tiempo x causa la serie de tiempo de Granger y .

Las temperaturas edáficas se analizaron mediante modelos lineales mixtos que son apropiados para modelar datos longitudinales, para ello se trabajó con la mediana de la amplitud de la temperatura diaria, dado que se detectaron varios valores anómalos en las temperaturas mínimas registradas por uno de los dataloggers. Se realizaron los modelos considerando como efecto aleatorio el sitio y se evaluó secuencialmente, en distintos modelos, la significancia del microambiente, año y estación como efectos fijos, así como sus interacciones. Resultó el modelo más parsimonioso el que trabaja con los sitios como efecto aleatorio y microambiente y estación como efectos fijos. Se utilizó en la modelación el paquete lme4, del lenguaje estadístico R. Los supuestos del modelo fueron verificados y se requirió la corrección de la matriz de variancias y covariancias del error, mediante la varibialidad de las estaciones,

para confirmar la homogeneidad de varianza. Los factores evaluados fueron los microambientes como efecto fijo y los sitios como aleatorios.

Las diferencias en las características edáficas (infiltración, textura, pH, conductividad eléctrica, carbono orgánico, contenido de nitrógeno y fósforo extractable) entre los microambientes (D, Sd RE y Pv RE) se analizaron mediante el uso combinado de: 1) métodos multivariados descriptivos como el análisis de componentes principales (ACP) para establecer relaciones entre dichas características y los microambientes (D, Sd RE y Pv RE) y 2) análisis de la varianza no paramétrico Kruskal Wallis, dado que los datos no tenían una distribución normal, aún transformándolos.

Con los datos de cobertura de especies, obtenidos por TC como se explicó en la sección anterior, se realizó un análisis de *cluster* aplicando la distancia euclídea y el agrupamiento mediante el método de vinculación promedio; asimismo se realizó un ACP con el fin de establecer patrones similares de vegetación en los sectores de muestreo D y RE. Para analizar el grado de recuperación de los sectores D se compararon las riquezas de RE y D mediante curvas de rarefacción y extrapolación de la riqueza construidas mediante el software online Inext, los análisis se realizaron con 100 aleatorizaciones y extrapolando al doble del número de individuos de la comunidad con menor individuos muestreados (Chao et al., 2016). También se determinaron diferencias en los sectores D y RE mediante un análisis de agrupamiento K-means con las variables: cobertura total y diversidad de Shannon de los sectores, el número de cluster se determinó por validación cruzada. El método de K-medias basa su funcionamiento en agrupar los datos de entrada en un total de K conjuntos definidos por un *centroide*, cuya distancia con los puntos que pertenecen a cada uno de los datos es la menor posible (Palacio et al., 2020). Los análisis estadísticos fueron realizados con los softwares SPSS Inc, InfoStat (Di Rienzo et al., 2011), R versión 4.1.3 y Canoco 4.5 para Windows en los casos de ACP y ACC (Braak & Smilauer, 2002). En todos los casos se acompañaron los valores promedio de las variables con el error estándar de los mismos ($E.E = \text{Desvío estándar}/\sqrt{n}$)

2.3. Resultados:

2.3.1. Características microclimáticas

La temperatura media de los tres sitios estuvo comprendida entre los 17,14 °C y 17,46 °C, mientras que la temperatura mínima entre -7,66 °C y -8,98 °C y la máxima entre los 42,4 °C y 42,76° C (Figura 2.3).

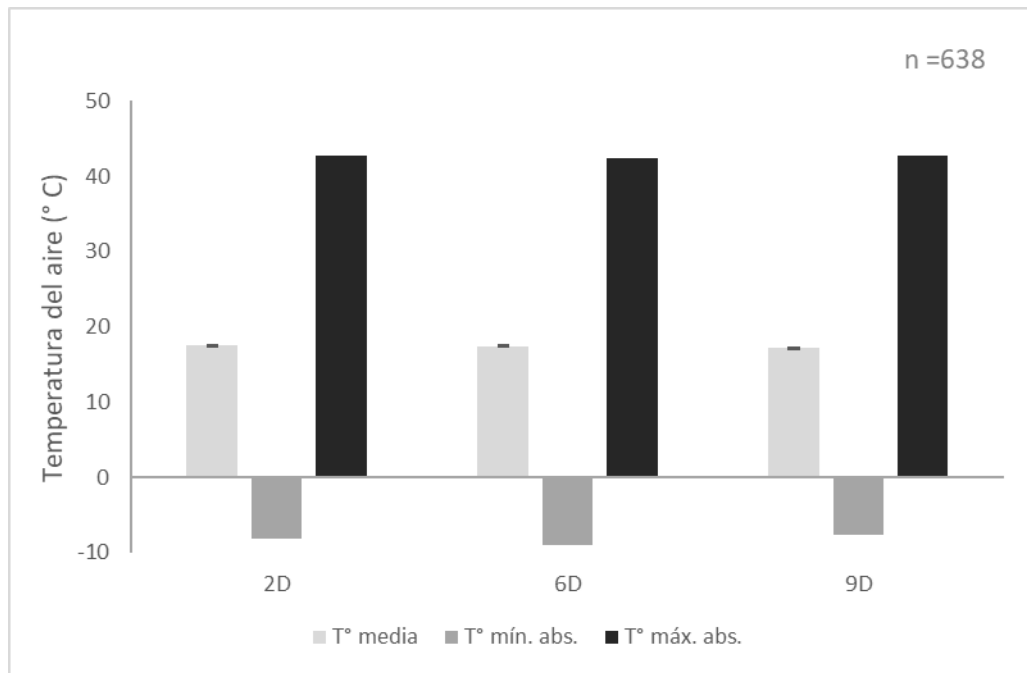


Figura 2.3: temperatura del aire (°C) media, mínima absoluta y máxima absoluta en los sitios 2D, 6D y 9D. Las barras sobre la temperatura media representan el error estándar (n=638).

Los análisis de series temporales en la temperatura del aire, a 1 m sobre el suelo, mostraron que las series de tiempo de los tres sitios no son distintas, ya que son indistintamente Granger causándose entre sí (Figura 2.4; Tabla 2.4).

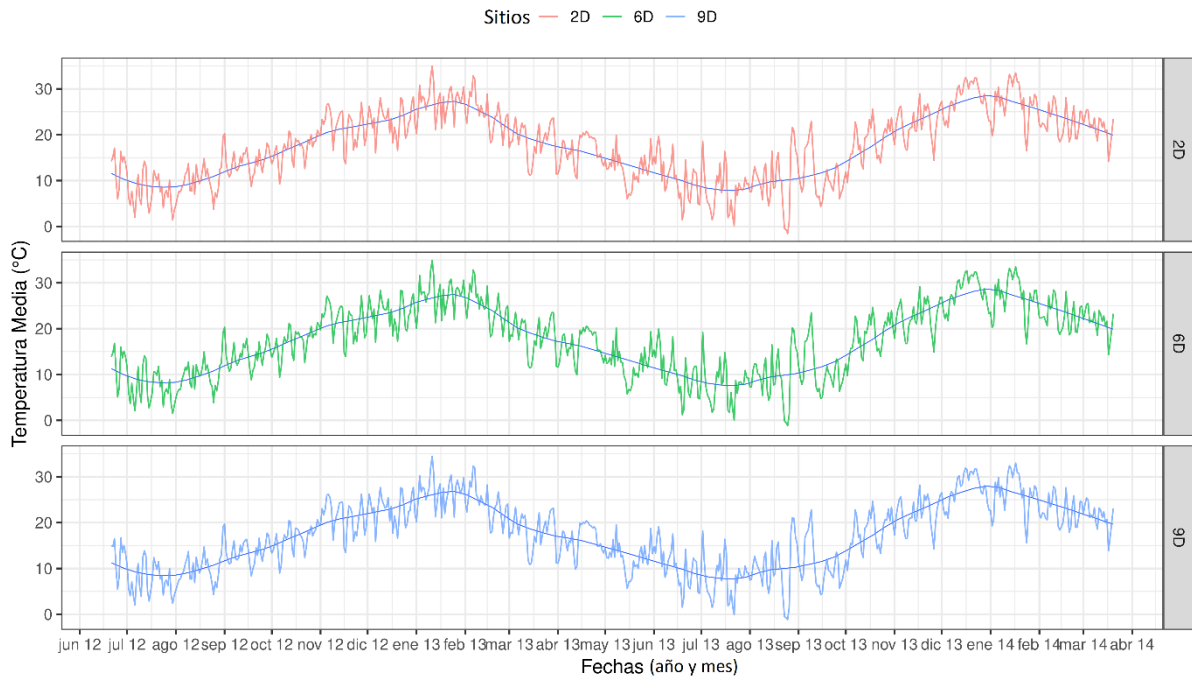


Figura 2.4: temperatura media diaria de los sitios 2D, 6D y 9D desde junio del 2012 hasta abril del 2014. La curva sobre los registros representa la regresión Loess aplicada en el análisis

Tabla 2.4: matriz de los p-valor de las comparaciones entre sitios a través de la prueba de causalidad de Granger.

	X 2D	X 6D	X 9D
Y 2 D	1,00	$1,61 e^{-3}$	$2,64 e^{-4}$
Y 6 D	0,0016	1,00	$3,48 e^{-10}$
Y 9 D	0,00026	$3,48 e^{-10}$	1,00

La humedad relativa media del aire en los tres sitios estuvo comprendida entre 36,64 % y 39,13 %; mientras que la humedad relativa mínima absoluta fue de 15 % en los tres sitios y la máxima absoluta estuvo comprendida entre 99,52 % y 103,26 %.

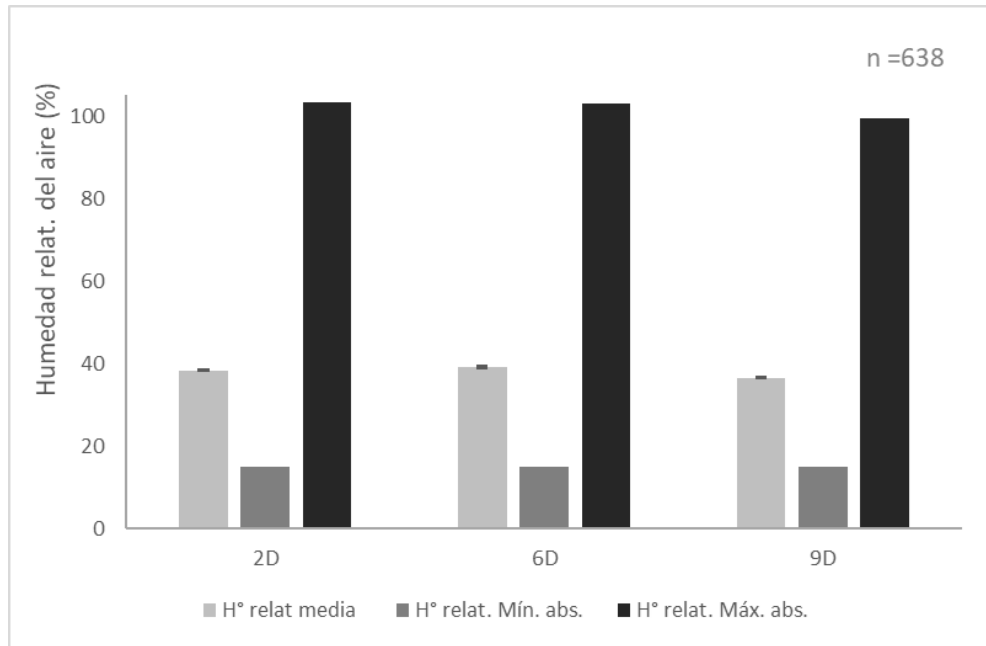


Figura 2.5: humedad relativa media, mínima absoluta y máxima absoluta (%) de los sitios 2D, 6D y 9D. Las barras sobre la humedad relativa media representa el error estándar (n= 638).

El análisis de las series temporales de la humedad relativa del aire, mostró que la serie del sitio 6D no presenta causalidad Granger por los sitios 2D ni 9D, ya que no se rechazó la hipótesis nula que establecía que la serie de tiempo 2D no causa la serie de tiempo D6 ($p=0,07$), también ocurrió lo mismo al comparar 9D y 6D ($p=0,06$) (Tabla 2.5). No obstante, las diferencias fueron muy pequeñas, reflejadas en el p-valor y visualizadas en la figura 2.6.

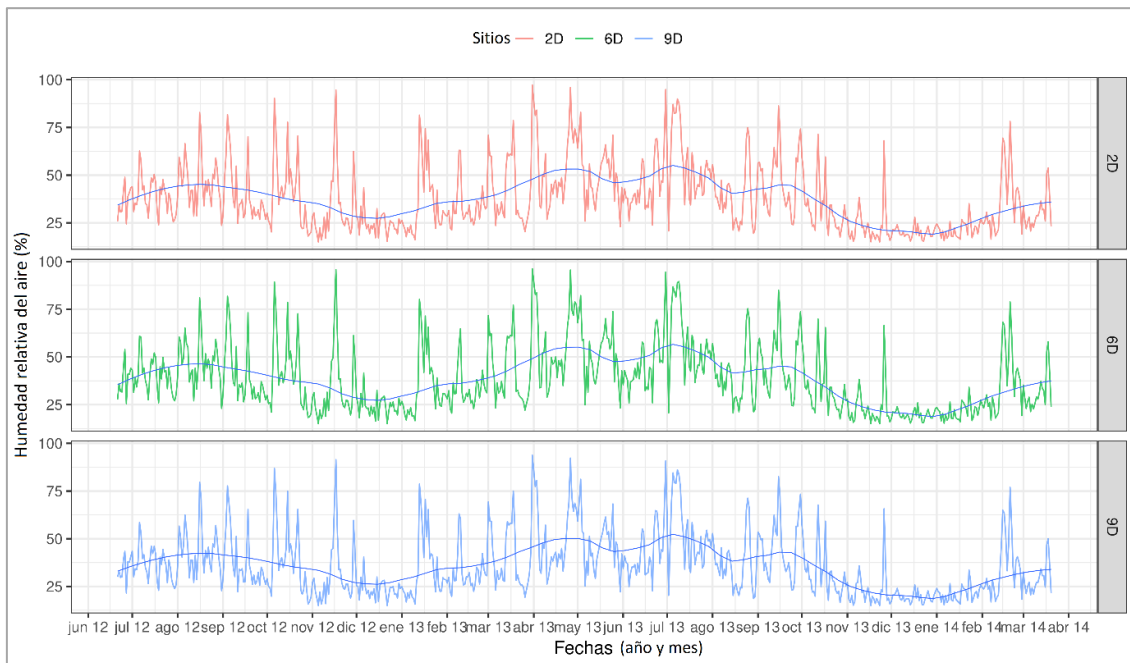


Figura 2.6: humedad relativa media del aire diaria, de los sitios 2D, 6D y 9D desde junio del 2012 hasta abril del 2014. La curva sobre los registros representa la regresión Loess aplicada en el análisis

Tabla 2.5: matriz de los p-valor de las comparaciones entre sitios a través de la prueba de causalidad de Granger.

	X 2D	X 6D	X 9D
Y 2 D	1.00	0,071	0,039
Y 6 D	0,071	1,00	0,065
Y 9 D	0,039	0,065	1,00

En relación a las temperaturas edáficas (a 5 cm de profundidad), el modelo lineal mixto, aplicado a la mediana de la amplitud termica diaria, que mejor se ajustó fue el que consideró como efectos fijos los microambientes y estación (sin interacción, ya que no fue significativa) y, efecto aleatorio los sitios. La comparación entre pares de la mediana la amplitud térmica diaria en cada estación, mediante el test de Tukey, mostró que en verano los valores fueron mayores respecto a invierno ($t=4,31$; $p = 0,003$) y otoño ($t=3,68$; $p=0,0025$), pero no se diferenció de la primavera ($t=1,52$; $p= 0,43$). Mientras que en primavera la mediana de la temperatura fue similar al otoño ($t=-1,87$; $p=0,24$) e invierno ($t=-2,53$; $p=0,063$) (Figura 2.7).

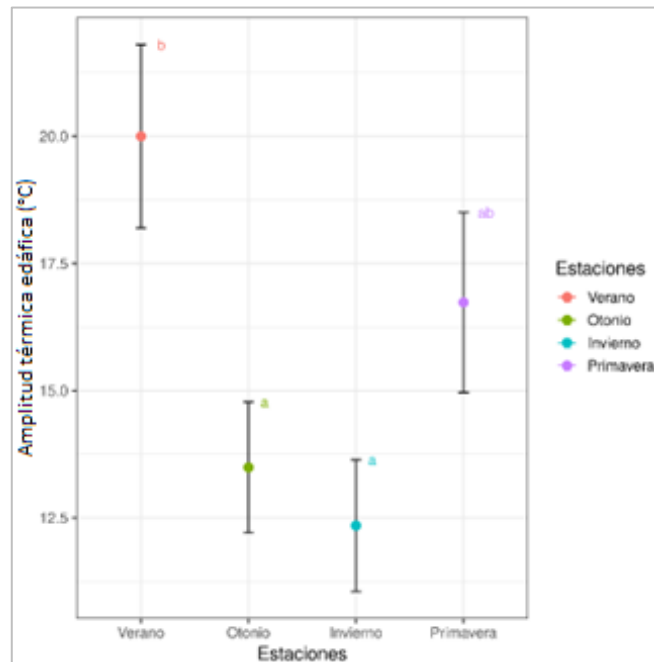


Figura 2.7: valores medios y error estándar de la mediana de amplitud termica (- 5 cm) diaria en las estaciones: verano (n=513), otoño (n=500), invierno (n=462) y primavera (n=313). Letras distintas indican diferencias significativas $\alpha = 5\%$.

La comparación entre pares de la mediana de la amplitud térmica diaria de los microambientes, mediante el test de Tukey, mostró que Sd se diferenció de D ($t = -5,24$; $p < 0,0001$) y Pv ($t = -4,76$; $p < 0,0001$), por presentar la mayor mediana de la amplitud térmica edáfica. Los microambientes Pv y D no se diferenciaron ($t = -0,5$; $p = 0,87$) (Figura 2.8)

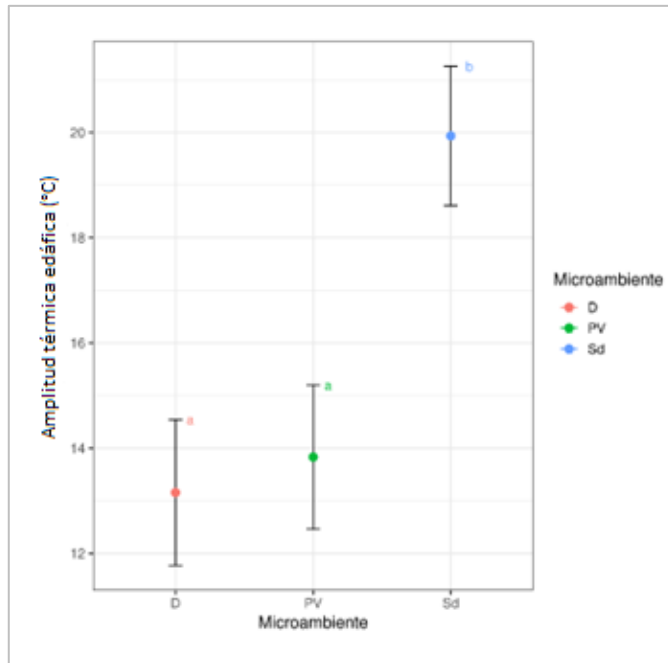


Figura 2.8: valores medios y error estándar de la mediana de la temperatura edáfica (-5 cm) diaria en los microambientes Degradado (D) (n=453), Pv (parche de vegetación) (n=647) y Sd (suelo descubierto) (n=658). Letras distintas indican diferencias significativas $\alpha = 5\%$.

A modo descriptivo se presenta un gráfico de la temperatura edáfica promedio diario (medida cada dos horas) en D, Sd RE y Pv RE de los sitios 2D, 6D, 9D, durante el primer día de cada estación (Figura 2.9).

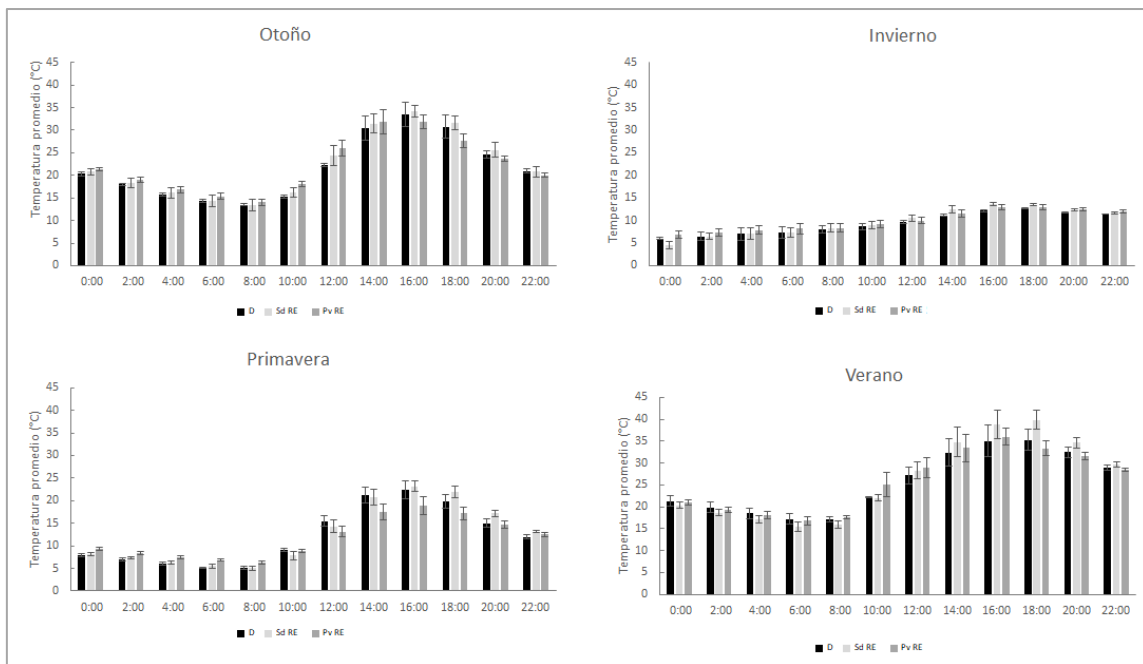


Figura 2.9: temperaturas edáficas promedio (n=3) en intervalos de dos horas, durante el primer día de cada estación, en los tres ambientes de estudio: Explanada (D), Suelo descubierto (RE Sd) y Parche de vegetación en la Referencia Ecológica (RE Pv). Las barras sobre las columnas indican el error estándar

2.3.2. Comparación de características edáficas superficiales

El análisis de componentes principales realizado sobre las variables edáficas superficiales (pH, CE, CO, N, infiltración y contenido de arcilla, limo y arena), muestra la segregación de los sitios sobre la componente 1 (que resume el 71,4% de la variabilidad), diferenciando los sectores D (asociados a mayor contenido de arcilla y limo, y valores más altos de conductividad eléctrica) de los RE (asociados a mayor velocidad de infiltración y mayor contenido de arena, nitrógeno y carbono orgánico). La componente 2 resume el 19,5% de la variabilidad y sobre ella se diferencia un microambiente de suelo descubierto de RE (2Sd), el cual presenta menor contenido de limo y mayor de arcilla (Figura 2.10)

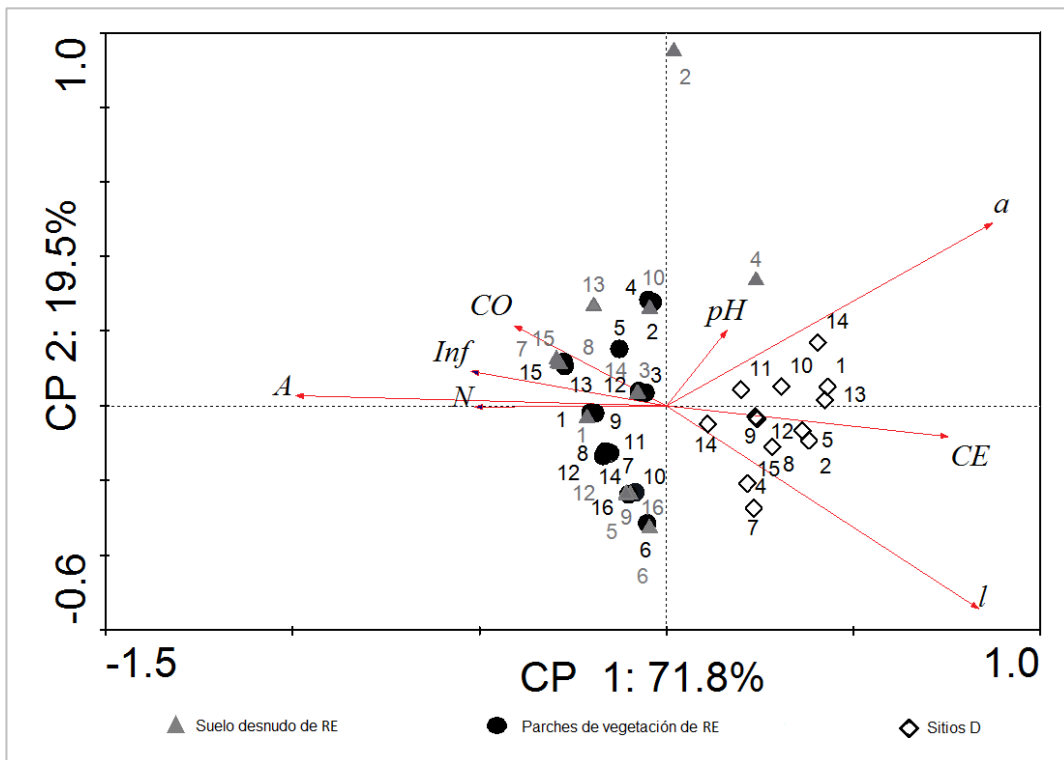


Figura 2.10: análisis de componentes principales basado en las características edáficas superficiales de los sitios de estudio: porcentaje de arena (A), limo (l) y arcilla (a) y carbono orgánico (CO), contenido de nitrógeno (N) capacidad de infiltración (Inf), pH y conductividad eléctrica (CE) de los sectores degradados (D), sobre explanadas de explotación hidrocarburífera (n = 16), y sectores testigo (Referencia Ecológica) ubicado bajo parches de vegetación (RE Pv) y suelo desnudo (RE Sd) ($n_{pv} = 16$ y $n_{sd} = 16$)

En D la composición textural fue significativamente distinta a RE, se encontró mayor contenido de arcilla ($H=20,53$; $p<0,0001$) y limo ($H=27,39$; $p<0,0001$). La velocidad de infiltración ($H=32,79$; $p<0,0001$), fue significativamente menor con respecto a las áreas bajo parche de vegetación, pero similar a las de suelo descubierto (Figura 2.8). La CE fue significativamente mayor ($H=33,68$; $<0,0001$) respecto a los dos ambientes de RE estudiados, mientras que el pH fue algo mayor (0,17), pero significativamente ($H=8,81$; $p=0,012$) distinto de los parches de vegetación y similar al de suelo

descubierto. Finalmente, el contenido de N fue significativamente ($H=16,14$; $p=0,0003$) menor que en los parches de vegetación de RE (Figura 2.9). En RE la granulometría y la velocidad de infiltración fueron similares en los microambientes de suelo descubierto y bajo los parches de vegetación, y las demás características edáficas presentaron diferencias significativas. Se observaron mayores contenidos de nitrógeno (N), carbono orgánico (CO), materia orgánica (MO) y conductividad eléctrica (CE) bajo el parche de vegetación (Pv), mientras que en Sd el pH fue más elevado (Figuras 2.11 y 2.12).

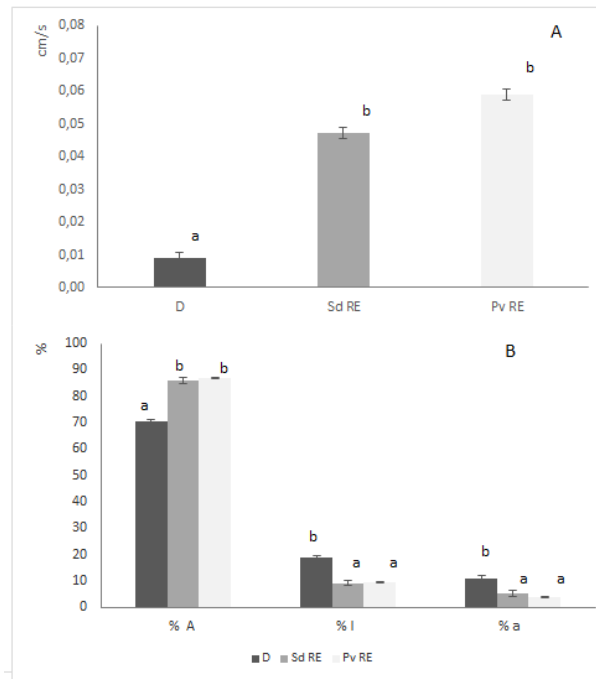


Figura 2.11: A) velocidad de infiltración (cm/s), y B) proporciones de arena (A); limo (I); arcilla(a) de los sitios ($n=16$) correspondientes a los microambientes de estudio: degradados (D) y parches de vegetación de la referenica ecológica (Pv RE) y suelo desnudo de la referenica ecológica (Sd RE). Letras distintas expresan diferencias significativas entre microambientes a un nivel de significación del 5%. Las barras sobre las columnas indican el error estándar.

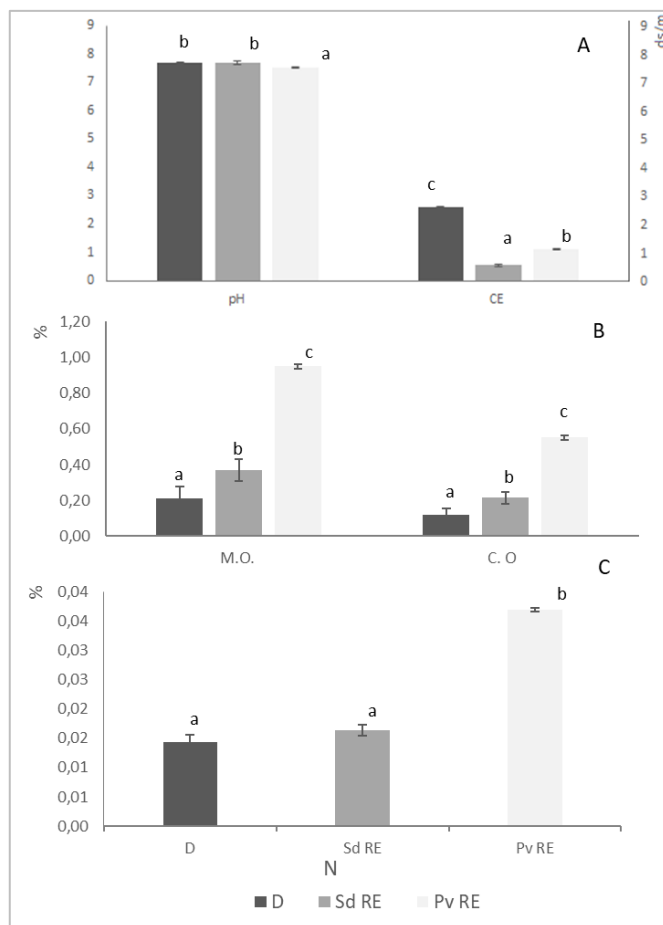


Figura 2.12: A) pH; conductividad eléctrica (CE); contenido de B) materia orgánica (MO), carbono orgánico (CO) y C) nitrógeno (N) promedio de los sitios (n=16) correspondientes a los microambientes de estudio: degradados (D) y parches de vegetación de la referencia ecológica (Pv RE) y suelo desnudo de la referencia ecológica (Sd RE). Letras distintas expresan diferencias significativas entre microambientes a un nivel de significación del 5%. Las barras sobre las columnas indican el error estándar.

2.3.3. Vegetación

2.3.3.1.1. Composición de especies

A partir de la comparación de los métodos de relevamiento de vegetación utilizados, se decidió utilizar según la variable a estudiar un método en particular (Anexo 1). La composición de especies se analizó con los datos obtenidos por TD, el cual relevó en total 38 especies (37 nativas, 1 exótica) en la comunidad de la referencia ecológica (RE), mientras que en las degradadas (D), 15 especies (14 nativas y 1 exótica) (Tabla 2.6). La especie exótica, *Schismus arabicus*, se relevó en el 81,25% de los sitios D mientras que en RE se identificó en el 43,75%.

En RE, con una cobertura total entre 30 - 40%, la forma de vida predominante fue la de arbustos (71,05% de las especies), seguida de gramíneas perennes (13,16%), hierbas anuales (7,89%), hierbas perennes (5,26%) y gramíneas anuales (2,63%). En D, con una cobertura total siempre inferior a 7%,

también predominaron los arbustos (56,25% de las especies), seguidos de gramíneas perennes (18,75%), hierbas perennes (12,5%), hierbas anuales (6,25%) y gramíneas anuales (6,25%).

Tabla 2.6: Porcentaje de cobertura promedio (n= 16) de especies de los sitios degradados (D) y las referencias ecológicas (RE). Se consigna el tipo y forma de vida de cada especie según clasificación Stubbeldieck & Volesky (2016), arbustos (Arb), gramíneas perennes (GP), gramíneas anuales (ga); hierbas perennes (HP), hierbas anuales (ha) *Especies relevadas sólo en el método Transectas de Daubenmire. ** Especie exótica.

Especie	Forma de vida	D	RE
<i>Arjona patagonica</i>	HP	0,001	0,06
<i>Acantholippia seriphioides</i>	Arb	0	0,80
<i>Adesmia filipes</i> *	ha	0	0,14
<i>Atriplex lampa</i>	Arb	0,01	0,96
<i>Bougainvillea spinosa</i>	Arb	0,02	0,96
<i>Bromus sp.</i>	ha	0,03	0,06
<i>Chuquiraga erinacea</i>	Arb	0	0,12
<i>Chuquiraga rosulata</i>	Arb	0	0,11
<i>Ephedra ochreatea</i>	Arb	0	0,36
<i>Fabiana peckii</i>	Arb	0	1,10
<i>Gallardoia fischeri</i> *	Arb	0	0,01
<i>Gochnatia glutinosa</i>	Arb	0	3,67
<i>Grindelia chilensis</i>	Arb	1,12	0,70
<i>Gutierrezia sp.</i>	Arb	0,05	3,18
<i>Hoffmannseggia erecta</i>	Arb	0,01	0,01
<i>Hyalis argentea</i> var. <i>latisquama</i>	Arb	0,01	0,35
<i>Larrea cuneifolia</i>	Arb	0,50	0,98
<i>Larrea divaricata</i>	Arb	0,71	12,62
<i>Lycium chilense</i> var. <i>chilense</i>	Arb	0	0,44
<i>Monttea aphylla</i> var. <i>aphylla</i>	Arb	0	2,77
<i>Mulguraea ligustrina</i> var. <i>ligustrina</i> *	Arb	0	0,004
<i>Neosparton aphyllum</i>	Arb	0	0,06
<i>Panicum urvilleanum</i>	GP	0,004	0,20
<i>Pappostipa speciosa</i>	GP	0,004	0,64
<i>Parquinsonia praecox</i>	Arb	0	0,37
<i>Plantago patagonica</i>	ha	0	0,001
<i>Poa lanuginosa</i> var. <i>lanuginosa</i>	GP	0	0,03
<i>Poa ligularis</i> var. <i>ligularis</i>	GP	0	0,03
<i>Prosopidastrum globosum</i>	Arb	0	0,02
<i>Prosopis flexuosa</i> var. <i>depressa</i>	Arb	0	2,75
<i>Retanilla patagonica</i>	Arb	0	0,35
<i>Schinus johnstonii</i>	Arb	0	1,24
<i>Schismus arabis</i>	ga	1,10	0,14
<i>Senecio filaginoides</i>	Arb	0,02	0,05
<i>Senecio goldsackii</i> Phil.	Arb	0	0,11
<i>Senecio subulatus</i> var. <i>subulatus</i>	Arb	0,03	0,01
<i>Senna aphylla</i>	Arb	0	0,29
sp1 (gramínea)	GP	0,004	0,04

2.3.3.1.2. Clasificación de comunidades según cobertura

El análisis florístico en función de la cobertura obtenida mediante TC y representado por el dendrograma de distancias euclídeas permitió separar los sitios de muestreo en cuatro grupos a una distancia menor de 11,26 (Figura 2.13). El grupo 1 reunió los 16 sitios D caracterizados por baja cobertura de vegetación y con presencia de *Larrea divaricata*, *Grindelia chilensis* y *Schismus arabicus*. El grupo 2 solo estuvo conformado por dos sitios RE (denominados 6RE y 13RE) que presentaron elevados porcentajes de cobertura de *Larrea cuneifolia* (superiores al 5%). El grupo 3 agrupa ocho RE que presentaron como especie dominante a *L. divaricata*. El grupo 4 reúne dos RE (denominados 2RE y 11RE) que presentan valores relativamente elevados de cobertura de *Monttea aphylla* (superiores al 8%).

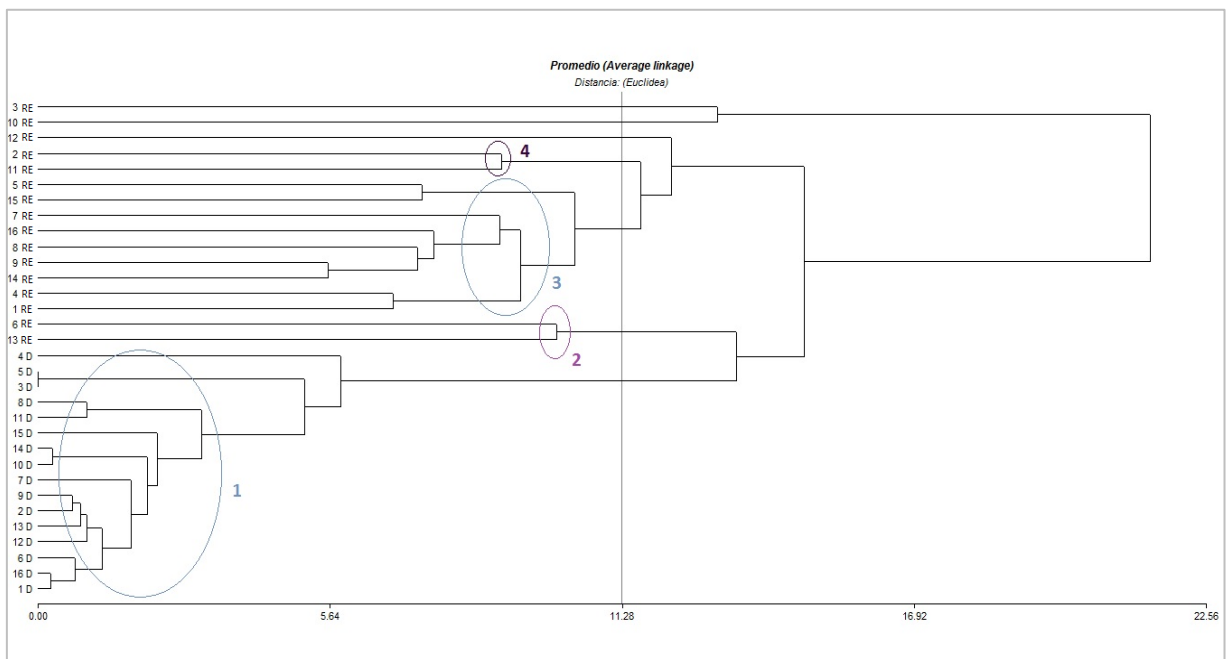


Figura 2.13: dendrograma de similitud, basado en la cobertura relativa por especie de plantas registradas en las dos situaciones (D y ER), de los 16 sitios de muestreo, se representan en ovalos numerados los grupos formados. Distancia euclídea, método de agrupamiento vinculación promedio.

2.3.3.1.3. Ordenamiento de comunidades según coberturas (ACP)

El análisis de componentes principales realizado sobre la cobertura de las especies que integran la vegetación de todos los sectores (D y RE), mostró la segregación de los sectores sobre la componente 1 (que resume el 65,2% de la variabilidad) diferenciando la situación D en la porción negativa de la componente (asociados a mayor cobertura de *Senecio subulatus*, *S. arabicus* y *G. chilensis*) de los RE en la porción positiva (vinculados a la presencia de *L. divaricata*, *P. flexuosa* y *M. aphylla*

principalmente) (Figura 2.14). La componente 2 resumió el 8,9% de la variabilidad y diferenció los sectores 6 RE y 13 RE del resto, por su alta cobertura de *G. glutinosa* y *L. cuneifolia*.

Los sectores D mostraron gran homogeneidad entre sí con respecto a los RE, que se encuentran dispersos a lo largo de los ejes de ordenamiento. Para mayor detalle de las coberturas de especies por sectores (RE y D) ver Anexo 2.

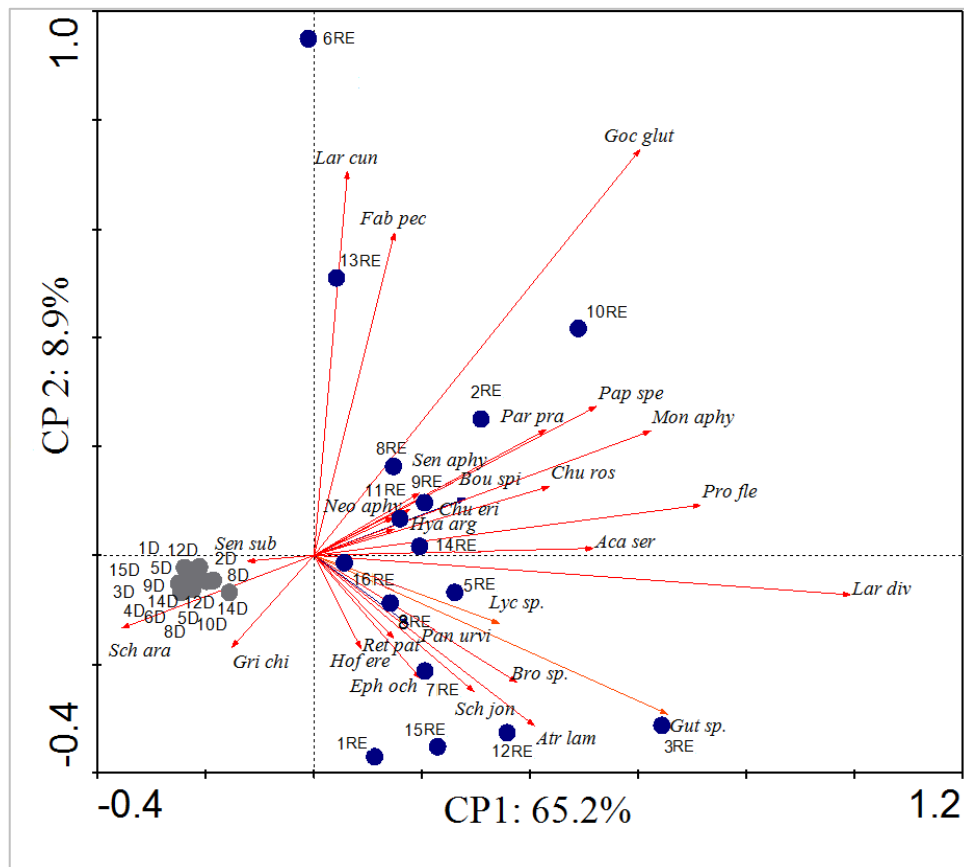


Figura 2.14: biplot (especies y sitios) del análisis de componentes principales realizado con la cobertura de vegetación de todos los sitios (D y RE, $n_D=16$ $n_{RE}=16$). Los puntos representan los sitios y las siglas indican las primeras tres letras del género y epíteto de las especies.

2.3.3.1.4. Comunidades RE y su relación con variables abióticas (suelo)

Los patrones de vegetación existentes en las comunidades RE se analizaron mediante ACP sobre la cobertura de especies. La mayoría de las comunidades RE se agruparon en la porción central de los ejes y sólo se diferenciaron a lo largo de la componente 1 (que resume el 38,1% de la variabilidad), los sitios 3 y 12 (grupo A) en su porción positiva (con alta cobertura de *L. divaricata*) de los sitios 13 y 6 (grupo B) en la parte negativa (con predominio de *L. cuneifolia*, *F. peckii* y *G. glutinosa*). La segunda componente resume el 16,9% de la variabilidad y diferenció el sitio 1 (con alta cobertura de *Gutierrezia* sp.) del sitio 10 (con alta cobertura de *Pappostipa speciosa*, *Parkinsonia praecox* y *Prosopis flexuosa*) (Figura 2.15).

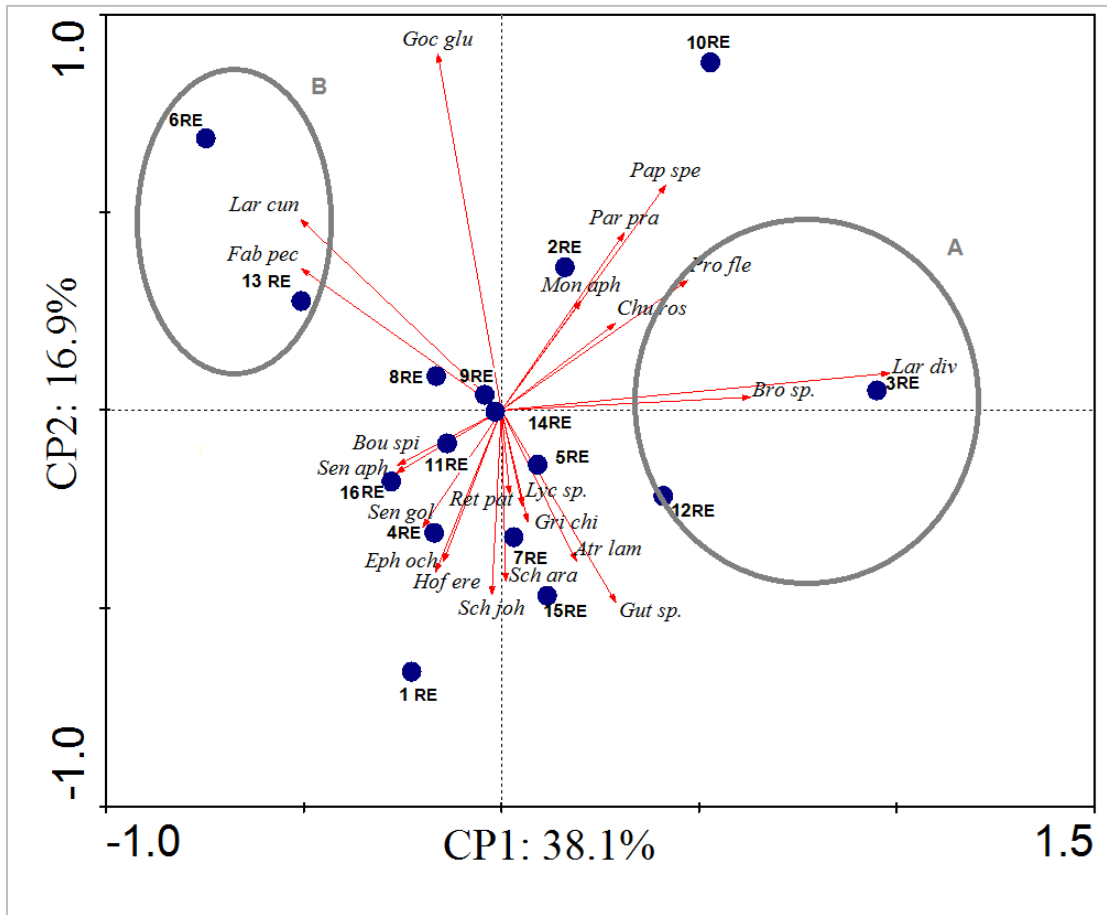


Figura 2.15: gráfico de componentes principales basado en la cobertura de especies de la referencia ecológica (RE, n=16). Los puntos representan los sitios, los círculos la agrupación de sitios a lo largo de los componentes y las siglas indican las primeras tres letras del género y epíteto de las especies

El ACC realizado con variables edáficas superficiales y coberturas de especies en RE (Figura 2.16) muestra la segregación de los sitios sobre el eje 1 (que resume el 16,2% de la variabilidad de los datos), diferenciando grupos en función de la textura. Los sitios del grupo **A**, sobre la porción positiva del eje 1, se diferencian del resto por poseer suelos con mayor contenido de arcilla. Sobre dicha porción del eje, también aumenta la cobertura de *L. cuneifolia* (sitio 13), *Prosopidastrum globosum* (sitio 14) y *Parkinsonia praecox* (sitio 10). El segundo eje resume el 12,1% de la variabilidad y diferencia, dentro del grupo A, a los sitios con suelos de mayor pH (sitio 9), CE (sitios 6, 9 y 2) y concentración de fósforo (sitios 9, 2), de los sitios con mayor CO (4, 8, 6, 14). Las especies con mayor cobertura en esos sitios son: *B. spinosa* (sitios 4 y 14) y *F. peckii* (sitios 6, 8 y 4).

Los sitios que se segregan sobre la porción negativa del eje 1, son diferenciados por el eje 2 en: los de suelo con mayor contenido de arena (grupo C) y los de suelo con más limo (grupo B), que a su vez tienen mayor concentración de N y P. El grupo B reúne los sitios 1, 5, 16 y 15 y tienen alta cobertura de: *H. erecta*, *E. ochreata*, *A. patagonica*, *S. johnstonii* y *P. patagonica*. El grupo C, donde los suelos

contienen mayor contenido de arena, está compuesto por los sitios 11 y 7, este último con la presencia de *R. patagonica*, la cual se encuentra sólo en el sitio 7, en tanto que *P. ligularis* y *S. subulatus* solo están presentes en el sitio 11. El sitio 3 presenta valores intermedios de arena, limo y arcilla y es el único en que se relevó *Bromus* sp.

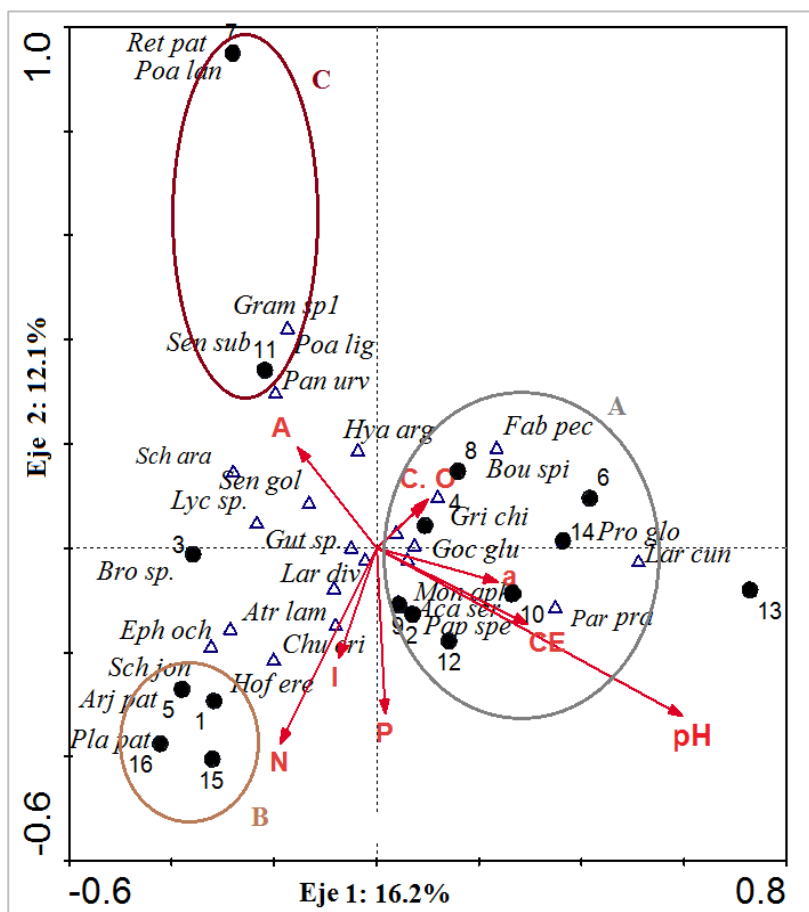


Figura 2.16: diagrama de ordenación CCA de sitios RE en función a la cobertura de especies y a variables edáficas superficiales: contenido relativo (%) de arena (A), limo (I), arcilla (a), concentración de nitrógeno (N) y carbono orgánico (CO) del suelo, conductividad eléctrica (CE) y pH. Los puntos indican los sitios (de 1 al 16), los triángulos las especies, las letras y círculos indican la agrupación de los sitios a través de los ejes, Grupo A: 6, 8, 4, 10, 9, 2, 12 (porción positiva del eje 1). Grupo B: 5, 1, 16 y 15 (porción negativa del eje 2). Grupo C: 7 y 11 (porción positiva del eje 2). Las siglas indican las primeras tres letras del género y epíteto de las especies.

2.3.3.1.5. Comunidades D y su relación con variables abióticas (suelo)

El ACP realizado sobre las coberturas de vegetación mostró la segregación de los sitios sobre la componente 1 (que resume el 53 % de la variabilidad), diferenciando en su porción positiva al grupo A caracterizado por una cobertura de vegetación superior al 2 % que incluye el aporte de varias especies (sitios 4, 8, 10, 11 y 14). El eje negativo de la CP 1 reúne los sitios 2, 6, 9, 12, 13, 15 y 16 (grupo B) con predominio de *L. divaricata* (con un rango de coberturas de 0,23 a 2,84 %). La segunda componente

resume el 37,8 % de la variabilidad y diferencia el sitio 3 que posee alta cobertura de *S. arabicus* y *Bromus* sp. (superior al 5 %) (Figura 2.17).

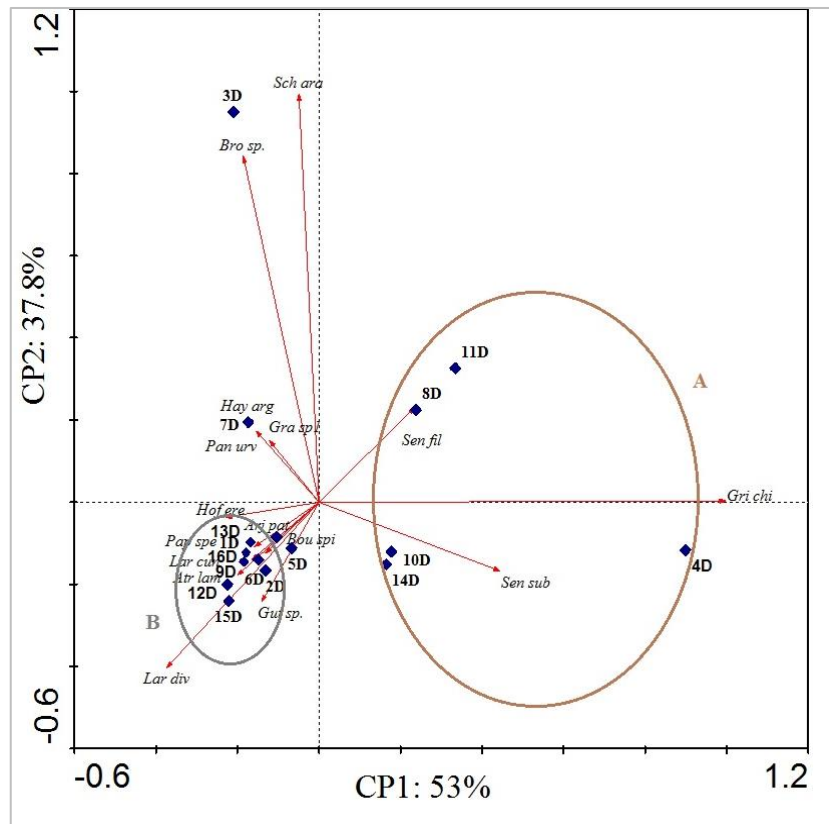


Figura 2.17: gráfico de componentes principales basado en la cobertura de especies de los sectores degradados (D, del 1 al 16)). Los círculos y letras indican la agrupación de los sitios en función de las componentes Grupo A: 4, 8, 10, 11 y 14 (porción positiva de la componente 1). Grupo B: 2, 6, 9, 12, 13, 15 y 16 (porción negativa de la componente 2). Los rombos representan los sitios y las siglas indican las primeras tres letras del género y epíteto de las especies.

El ACC realizado con variables edáficas superficiales y coberturas de especies en D, mostró la segregación de los sitios sobre el eje 1 (que resume el 18,5 % de la variabilidad de los datos), diferenciando grupos en función de la textura. Sobre la porción positiva se ubican los sitios 1, 10 y 12 que tienen mayor contenido de arena y nitrógeno (grupo A) y mayor cobertura de *A. lampa*, *Gutierrezia* sp. y *S. subulatus*. Sobre la parte negativa los sitios 3 y 11 que poseen mayor contenido de arcilla y conductividad eléctrica; en esta porción la cobertura de *S. arabicus* y *Bromus* sp. son mayores (Figura 2.18).

El segundo eje resume el 11,34% de la variabilidad y diferencia, en su porción negativa, los sitios 5, 7 y 16, con mayor contenido de limo, pH y carbono orgánico (grupo B). Las especies que caracterizan este grupo son: *P. urvilleanum*, *H. argentea*, *P. speciosa*, *A. patagonica* y *Graminea* sp.

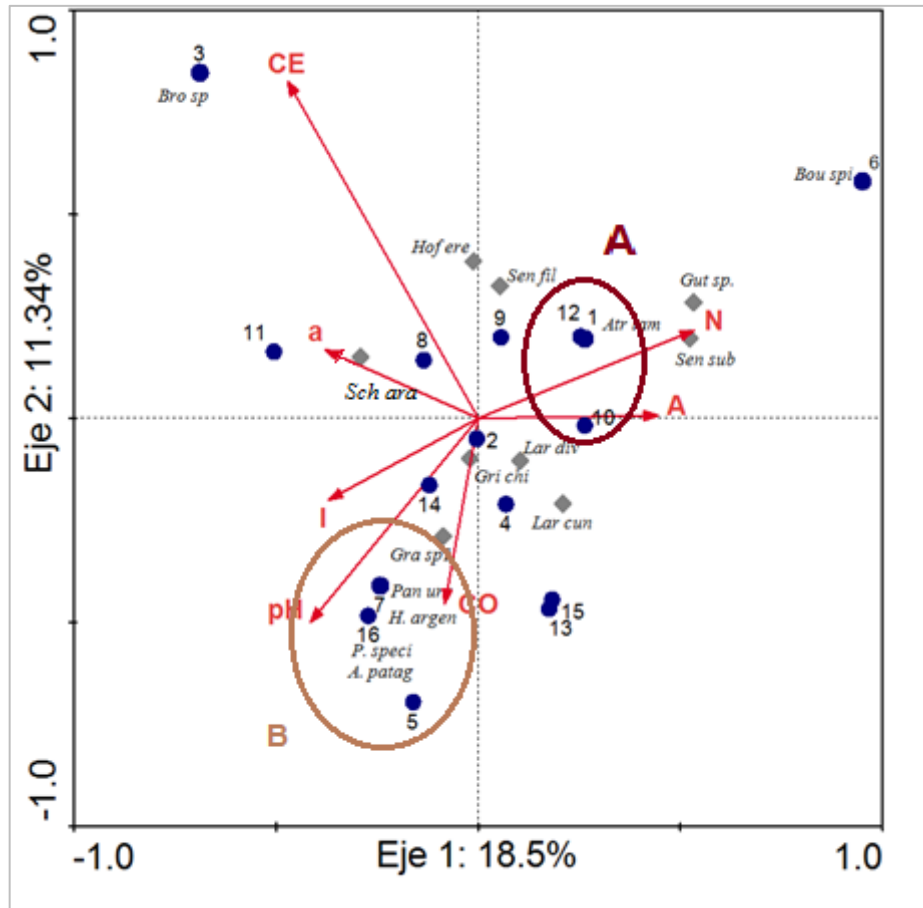


Figura 2.18: diagrama de ordenación CCA de sectores (D, del 1 al 16) en función de la cobertura de especies y de variables edáficas superficiales (A: contenido de arena, I: contenido de limo, a: contenido de arcilla, N: nitrógeno, CO: carbono orgánico, CE: conductividad eléctrica y pH). Los puntos representan los sitios, los rombos las especies, las letras y círculos indican la agrupación de los sitios a través de los ejes, Grupo A: 1, 10 y 12 (porción positiva del eje 1). Grupo B: 5, 7 y 16 (porción negativa del eje 2). Las siglas indican las primeras tres letras del género y epíteto de las especies.

2.3.3.1.6. Análisis comparativo de las comunidades D y ER.

Las comunidades D y RE presentaron un índice de similitud de 0,08 (Sørensen cuantitativo) que se ubica en la escala de similitud baja ($Sq < 0,25$). La comparación de riqueza mediante la construcción de curvas de rarefacción mostró que RE posee mayor riqueza que D; para un tamaño de muestra de 1.903 individuos la riqueza observada en RE fue de 38, mientras que la riqueza rarefaccionada en D fue de 9,31 (Figura 2.19).

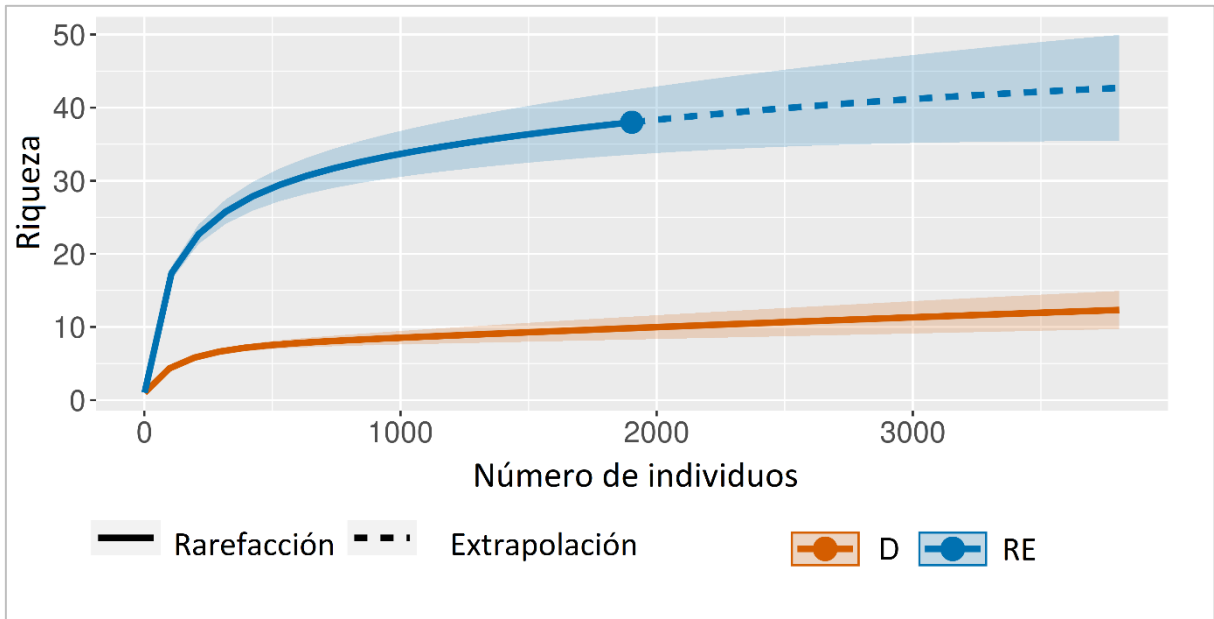


Figura 2.19: curva de rarefacción (línea sólida) y extrapolación (línea punteada) de la riqueza de las áreas degradadas (D) y la referencia ecológica (RE) en función al número de individuos muestreados. La zona sombreada en las curvas representa el intervalo de confianza al 95%.

El análisis de clasificación K-medias realizado con la cobertura total y diversidad de RE y D, dio como resultado dos cluster. El cluster 1 con una cobertura total de 2,84 % y una diversidad de 0,75, agrupó los sectores D; mientras que el cluster 2 con una cobertura total de 35,61 y una diversidad de 2,14 agrupó los sectores RE (Figura 2.20).

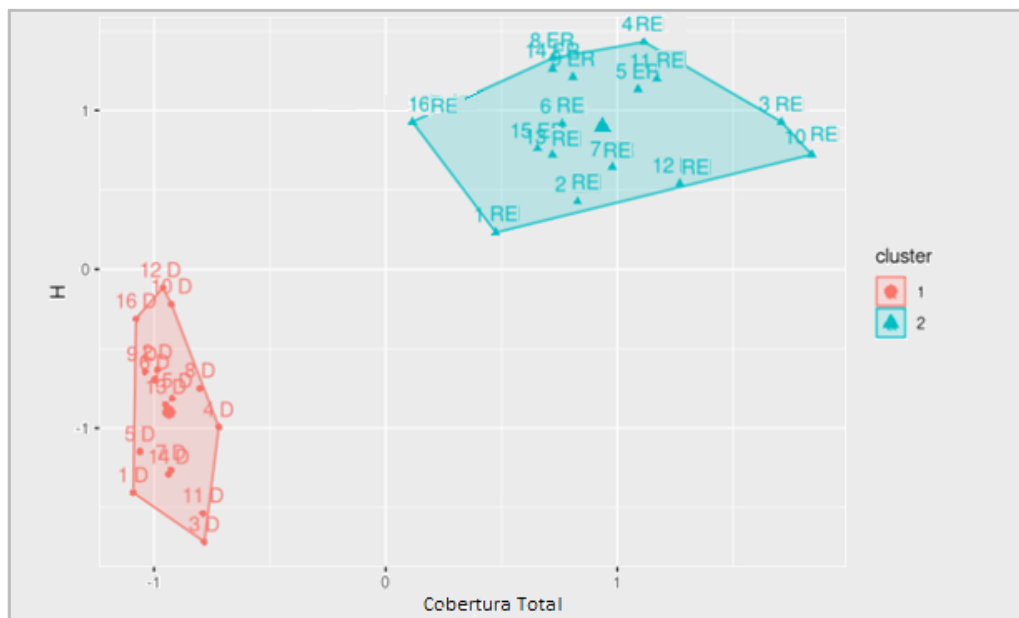


Figura 2.20: gráfico de cluster formados a partir de la cobertura total y diversidad de Shannon (H) de los sectores RE y D (n=16).

La cobertura en RE es hasta 196 veces mayor que en D (1RE= 27,84 % vs. 1D=0,14 %). En el caso de riqueza y diversidad, D presenta valores que constituyen el 39,47 % y 16,57% de los alcanzados en RE, respectivamente (Figura 2.21). En el 81,25% de los casos, en RE los individuos están distribuidos más equitativamente entre las especies.

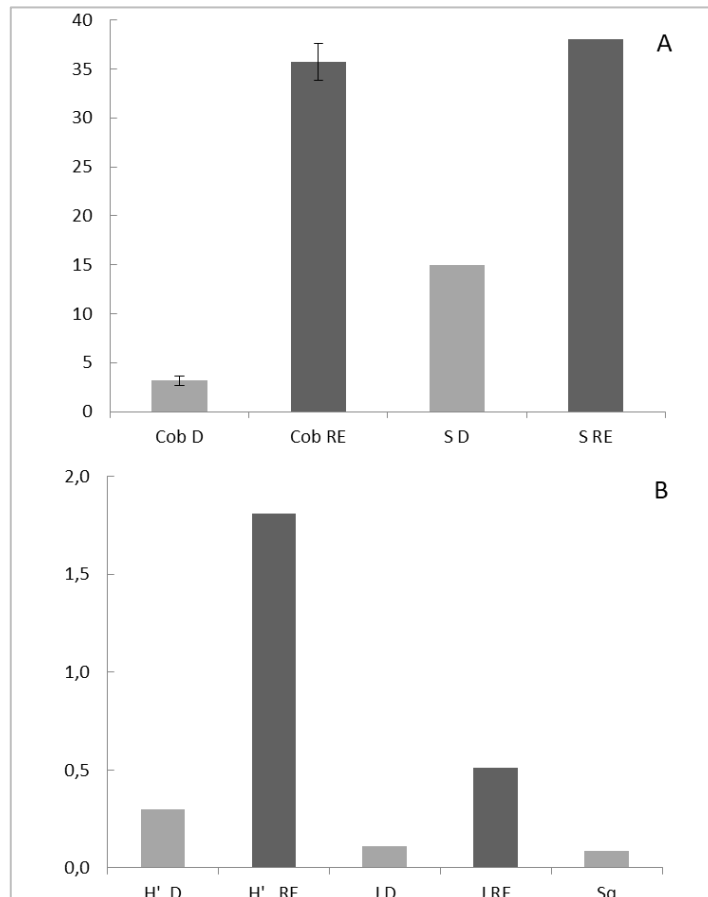


Figura 2.21: A) Porcentaje de Cobertura total promedio (n= 16) de la vegetación (Cob), Riqueza acumulada de especies (S) en explanadas (D) y Referencia Ecológica (RE); B) Índice de Diversidad de Shannon (H'), índice de equitatividad (J) en explanadas (D) y Referencia Ecológica (RE) e Índice de similitud de Sorensen cuantitativo (Sq). Las barras sobre las columnas indican el error estándar.

En RE: los valores de cobertura variaron entre 21,24 % y 51,43 % (promedio 35,61 %), mientras que en D la cobertura varió entre 0,14 % y 6,61 %, (promedio 2,84 %). Las especies con mayor cobertura promedio fueron *L. divaricata* (12,54 %), *Gochnatia glutinosa* (3,7 %), *Gutierrezia sp.* (3,15 %), *Monttea aphylla* (2,77 %) y *Prosopis flexuosa* (2,68 %), mientras que en D fueron *Grindelia chiloensis* (1,15%), *S. arabicus* (0,75 %) y *L. divaricata* (0,71 %).

La densidad de arbustos fue 6,6 veces mayor que en D (0,18 ind/m² vs 0,027 ind/m²). En RE las especies que presentaron mayor densidad fueron *S. arabicus* (9,08 ind/m²), *P. urvilleanum* (2,72 ind/m²),

Gutierrezia sp. (0,78 ind/m²), *H. erecta* (0,70 ind/m²), *G. chilensis* (0,575 ind/m²) y *L. divaricata* (0,48 ind/m²). Mientras que en D las especies con mayor densidad fueron: *S. arabicus* (9,69 ind/m²), *G. chilensis* (0,18 ind/m²) y una gramínea (Sp1 0,076 ind/m²).

Con respecto a la frecuencia promedio, las especies con valores mayores fueron: *L. divaricata* (18,91 % +/- 2,08 E.E), *S. arabicus* (17,49 % +/- 4,55 E.E), *P. urvilleanum* (11,54 % +/- 3,37 E.E), *Gutierrezia sp.* (9,72 % +/- 1,62 E.E), *G. glutinosa* (8,14 % +/- 1,77 E.E) y *H. erecta* (6,92 % +/- 1,71 E.E). En tanto que en D las especies con frecuencias porcentuales promedios mayores fueron: *S. arabicus* (12,39% +/- 0,37 E.E), *G. chilensis* (2,44 % +/- 0,70 E.E) y *L. divaricata* (1,44 % +/- 0,37 E.E).

2.3.3.1.7. Colonización de los sectores D.

La riqueza en D fue de 15 especies, la forma de vida predominante fueron los arbustos (60 % de las especies), seguida en la misma proporción (13,33 %) por gramíneas perennes, hierbas perennes y gramíneas anuales. Las especies perennes con mayor constancia, es decir las que tuvieron mayor presencia en los sitios, fueron: *G. chilensis* (87,5 %), *L. divaricata* (81,25 %) y *Gutierrezia sp.* (50 %), mientras que la especie anual con mayor constancia fue *S. arabicus* (93,75 %). La especie con mayor cobertura, densidad y frecuencia relativa promedio fue la exótica *S. arabicus*. El arbusto con mayor cobertura fue *L. divaricata* (1,5 %) seguido por *G. chilensis* (0,71 %), mientras que en términos de densidad y frecuencia presentó mayores valores *G. chilensis* (18,47 ind/100 m² y 2,44 %), seguida por *L. divaricata* (4 ind/100m² y 1,44 %, respectivamente) (Tabla 2.7). Las especies con mayor frecuencia en D, también lo fueron en ER. Solo la especie *Bromus sp.* que presentó valores intermedios de frecuencia en D estuvo ausente en ER (Figura 2.22).

Tabla 2.7: forma de vida, constancia y promedios de cobertura (%), densidad (individuo/100m²) y frecuencia (%) de las especies presentes en las explanadas (D) (n=16). Arb: Arbusto; Ga: gramínea anual; GP: gramínea perenne; HP: Hierba perenne.

Especies	Forma de vida	Cob (%) promedio	Densidad promedio (indiv/100m ²)	Frec (%) promedio	Constancia (%)
<i>Grindelia chilensis</i>	Arb	1,15	18,47	2,44	87,50
<i>Larrea divaricata</i>	Arb	0,71	4,00	1,44	81,25
<i>Gutierrezia sp.</i>	Arb	0,05	4,53	0,61	50,00
<i>Atriplex lampa</i>	Arb	0,01	0,27	0,10	18,75
<i>Senecio filaginoides</i>	Arb	0,02	0,13	0,04	12,50
<i>Bougainvillea spinosa</i>	Arb	0,02	0,13	0,03	6,25
<i>Larrea cuneifolia</i>	Arb	0,06	0,13	0,08	6,25
<i>Senecio subulatus</i>	Arb	0,05	0,18	0,03	6,25

<i>Lycium chilense</i>	Arb	0,0003	0,13	0,01	6,25
<i>Schismus arabicus</i>	ga	0,75	969,5	12,39	93,75
<i>Bromus sp.</i>	ga	0,01	4,18	0,16	18,75
<i>SP1 (graminea)</i>	GP	0,004	8,00	0,49	36,25
<i>Panicum urvilleanum</i>	GP	0,01	0,18	0,01	6,25
<i>Hoffmansegia erecta</i>	HP	0,005	2,00	0,24	31,25
<i>Hyalis argentea</i>	HP	0,01	0,00	0,01	6,25

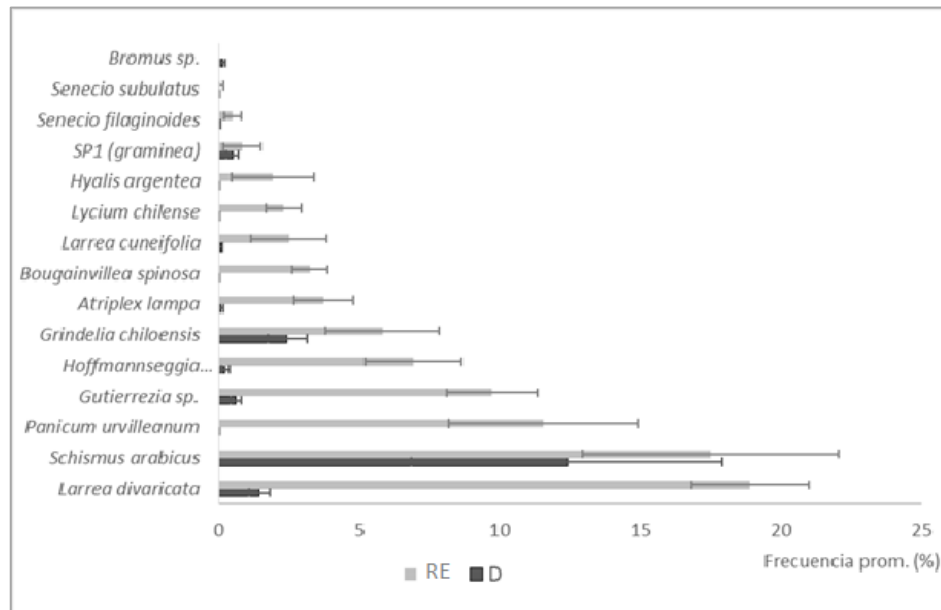


Figura 2.22: frecuencias promedio (%) y error estándar (n=16) de especies comunes en D (explanadas) y RE (referencia ecológica).

2.3.3.1.8. Clasificación de las especies según su respuesta a la perturbación

Según el criterio de clasificación de Abella (2010) las especies corresponden a los siguientes grupos: 1- Ruderales; 2-Versátiles; 3-Competidoras (Tabla 2.8). Mientras que según Vasek (1983) se pueden clasificar en: 1- Especies de larga vida que responden negativamente a las perturbaciones; 2- Colonizadoras tempranas; 3-Especies de larga vida oportunistas con capacidad de colonizar; 4- Especies de comportamiento dudoso o sin rol definido (Tabla 2.9).

Tabla 2.8: cobertura relativa media (Cr) de las especies, clasificadas según Abella (2010), relevadas en los sitios de muestreo: Explanada (D) y Referencia Ecológica (RE), donde $Rm = CrD/CrRE$. Rm: cociente entre el valor de cobertura media para cada especie en D (CRd) y en RE (CrRE) (Abella, 2010).

Especies	Rm	Cr D	Cr RE
Ruderales		%	
<i>sp1 (graminea)</i>	77,68	12,59	0,16
<i>Schismus arabicus</i>	11,75	49,65	4,22
<i>Senecio subulatus</i> var. <i>Subulatus</i>	2,93	0,02	0,01
<i>Grindelia chilensis</i>	1,71	6,01	3,52
Versátiles			
<i>Larrea divaricata</i>	0,96	25,17	26,32
<i>Senecio filaginoides</i>	0,88	0,39	0,44
Competidoras			
<i>Atriplex lampa</i>	0,30	1,12	3,75
<i>Gutierrezia</i> sp.	0,15	1,26	8,25
<i>Bougainvillea spinosa</i>	0,13	0,46	3,44
<i>Panicum urvilleanum</i>	0,10	0,22	2,12
<i>Lycium chilense</i>	0,07	0,15	2,07
<i>Hoffmannseggia erecta</i>	0,03	0,02	0,83
<i>Larrea cuneifolia</i>	0,02	0,15	6,20
<i>Hyalis argentea</i> var. <i>Latisquama</i>	0,02	0,02	1,29
<i>Acantholippia seriphoides</i>	0,00	0,00	2,44
<i>Adesmia filipes</i>	0,00	0,00	0,48
<i>Parkinsonia praecox</i>	0,00	0,00	1,62
<i>Chuquiraga erinacea</i>	0,00	0,00	0,39
<i>Chuquiraga rosulata</i>	0,00	0,00	0,13
<i>Ephedra ochreatea</i>	0,00	0,00	0,47
<i>Fabiana peckii</i>	0,00	0,00	2,18
<i>Gallardoia fischeri</i>	0,00	0,00	0,04
<i>Gochnatia glutinosa</i>	0,00	0,00	13,09
<i>Monttea aphylla</i>	0,00	0,00	6,01
<i>Mulguraea ligustrina</i>	0,00	0,00	0,01
<i>Neosparton aphyllum</i>	0,00	0,00	0,20
<i>Pappostipa speciosa</i>	0,00	0,00	1,12
<i>Plantago patagónica</i>	0,00	0,00	0,01
<i>Poa lanuginosa</i> var. <i>lanuginosa</i>	0,00	0,00	0,01
<i>Poa ligularis</i> var. <i>ligularis</i>	0,00	0,00	0,06
<i>Prosopidastrum globosum</i>	0,00	0,00	0,71
<i>Prosopis flexuosa</i> var. <i>depressa</i>	0,00	0,00	5,84
<i>Retanilla patagonica</i>	0,00	0,00	0,30
<i>Schinus johnstonii</i>	0,00	0,00	1,62
<i>Senecio goldsackii</i>	0,00	0,00	0,07
<i>Senna aphylla</i>	0,00	0,00	0,58

Tabla 2.9: índice de valor de importancia, calculado a partir de la suma de densidad, frecuencia y cobertura relativa de las especies relevadas en los sitios de muestreo: Explanada (D) y Referencia Ecológica (RE), agrupadas en función de su clasificación según Vasek (1983).

	Forma de Vida	D	RE
Especies de larga vida que responden negativamente a la perturbación			
<i>Acantholippia seriphioides</i>	Arb		8,12
<i>Chuquiraga erinacea</i>	Arb		1,34
<i>Chuquiraga rosulata</i>	Arb		0,53
<i>Ephedra ochreatea</i>	Arb		0,91
<i>Fabiana peckii</i>	Arb		3,69
<i>Gallardoia fischerii</i>	Arb		0,21
<i>Gochnatia glutinosa</i>	Arb		21,36
<i>Monttea aphylla</i>	Arb		11,45
<i>Mulguraea ligustrina</i>	Arb		0,34
<i>Neosparton aphyllum</i>	Arb		0,62
<i>Parkinsonia praecox</i>	Arb		2,13
<i>Prosopidastrum globosum</i>	Arb		1,30
<i>Prosopis flexuosa</i> var. <i>depressa</i>	Arb		10,23
<i>Retanilla patagónica</i>	Arb		0,97
<i>Schinus johnstonii</i>	Arb		2,84
<i>Senecio goldsacki</i>	Arb		0,46
<i>Senna aphylla</i>	Arb		1,23
<i>Pappostipa speciosa</i>	GP		6,53
<i>Poa lanuginosa</i> var. <i>lanuginosa</i>	GP		0,12
<i>Poa ligularis</i> var. <i>ligularis</i>	GP		0,57
Oportunistas de larga vida			
<i>Atriplex lampa</i>	Arb	1,70	7,61
<i>Bougainvillea spinosa</i>	Arb	0,61	6,58
<i>Gutierrezia sp</i>	Arb	5,08	20,79
<i>Larrea cuneifolia</i>	Arb	0,58	9,93
<i>Larrea divaricata</i>	Arb	33,51	44,83
<i>Lycium chilense</i>	Arb	0,10	4,40
<i>Senecio filaginoides</i>	Arb	0,61	3,36
<i>Senecio subulatus</i>	Arb	0,31	0,12
<i>Hyalis argentea</i> var. <i>latisquama</i>	Arb	0,09	4,39
<i>Hoffmannseggia erecta</i>	HP	1,52	10,60
<i>Panicum urvilleanum</i>	GP	0,30	27,14
Pioneras perennes			
<i>Sp1 (Graminea)</i>	GP	16,05	1,52
<i>Grindelia chilensis</i>	Arb	21,24	11,63
Otras			

<i>Adesmia filipes</i>	<i>Ha</i>		0,64
<i>Bromus sp.*</i>	<i>Ga</i>	4,16	
<i>Plantago patagonica</i>	<i>Ha</i>		1,41
<i>Schismus arabicus</i>	<i>Ga</i>	214,25	70,14

* pionera anual

2.4. Discusión

La comparación de las características abióticas de las explanadas y la referencia ecológica, así como los estudios de vegetación confirmaron parcialmente las hipótesis de trabajo. Por un lado, se confirma que las explanadas hidrocarburíferas abandonadas poseen características microclimáticas y edáficas superficiales distintas a la referencia ecológica (H1). No obstante, se rechaza parcialmente la hipótesis 2 ya que, si bien la regeneración natural fue limitada, con el establecimiento de menos de 3 individuos perennes por m² y una cobertura cercana al 0,1 %, se observaron 15 especies con capacidad de colonizar las explanadas. Las características edáficas de las áreas degradadas fueron diferentes en términos de temperatura, conductividad eléctrica (mayor salinidad), granulometría (menos arenosas), con menor infiltración, nutrientes y materia orgánica. De esa manera, sobre un sustrato, diferente al de la referencia ecológica, se puede suponer que los procesos sucesionales desencadenados fueron distintos a los de una sucesión secundaria en sitios sin grandes modificaciones del suelo.

2.4.1. Diferencias del medio abiótico entre D y RE

La composición textural, entre otros factores, determina la conductividad térmica de los suelos (Porta et al., 1999). En este estudio, la temperatura edáfica no se comportó como se esperaba, se predecía mayor amplitud térmica en la explanada debido a la escasez de cobertura vegetal y presencia de grava en superficie. No obstante, D presentó menor mediana de la amplitud térmica a 5 cm de profundidad y pudo deberse al menor contenido de arena respecto a Sd RE (70,33% vs. 85,79%), que originó menor conductividad térmica del suelo (Porta et al., 1999) y por lo tanto valores menos extremos de temperatura. En Pv el contenido de arena fue mayor que en Sd (86,9% vs. 85,79%), no obstante, la amortiguación de la radiación solar por parte de la vegetación habría disminuido la temperatura del suelo. Resultados similares fueron observados por Rodríguez Araujo (2021) durante el verano, en una explanada cercana al área de estudio donde la temperatura del suelo fue alrededor de 5° C mayor en la explanada respecto a zonas bajo parches de vegetación.

Los suelos en D y RE también se diferenciaron según la conductividad eléctrica, velocidad de infiltración y contenido de nutrientes. En D el suelo está fuertemente modificado debido a la eliminación de los horizontes superficiales; presenta una capa superficial, producto de una mezcla irregular de materiales con características físico químicas diferentes a la de los suelos de las comunidades de referencia, situación similar a la descrita por Becker y colaboradores (2013) en explanadas hidrocarburíferas en el centro este de la provincia de Neuquén. La conductividad eléctrica de los sitios no presentó valores limitantes para el desarrollo de las especies nativas de Monte (Villagra et al., 2011). En la referencia ecológica, se observaron valores de conductividad eléctrica levemente mayores en las zonas desprovistas de vegetación respecto a las áreas bajo los parches de vegetación y podrían deberse a

que en esas zonas donde se maximiza la absorción de agua del suelo, se acumularon los iones de sales excluidas por las raíces que no fueron arrastrados hacia los niveles profundos del suelo presuntamente por bajo drenaje (Phillips, 1994). En zonas del Monte Austral Chubutense y en el de Río Negro (Bisigato & Bertiller, 1999; Cecchi, 2000) también se observaron situaciones similares de acumulación de sales bajo los parches de vegetación. Por otra parte, el pH del sustrato de las explanadas no fue significativamente diferente respecto a las áreas de suelo descubierto de la referencia ecológica, por lo que no se sería un limitante para el desarrollo de las especies nativas. Esos suelos, carentes de vegetación, presentaron valores de pH levemente mayores que las zonas cercanas a los parches de vegetación donde la materia orgánica de dichos parches ejerce un efecto acidificador (Castelli et al., 1995; del Valle, 1996; Bonvissuto, 2006).

La velocidad de infiltración en las áreas de suelo descubierto de la referencia ecológica fue más alta que en los suelos degradados de las explanadas, situación similar a la observada por Rodríguez Araujo (2021) en un trabajo realizado en explanadas cercanas a las de estudio, y por Kowaljow & Rostagno (2008) en suelos degradados por la construcción de cañerías de gas. En este estudio, las diferencias estarían explicadas por el mayor contenido de arena y materia orgánica en las áreas de suelo descubierto que otorgaría mayor porosidad y mejoraría la estructura del suelo favoreciendo la infiltración. Asimismo, aunque el mayor contenido de arcilla y limo en D podría conferirle mejores propiedades físicas al suelo, el bajo porcentaje de materia orgánica no favorecería la formación y estabilización de agregados dificultando la aireación y movimiento de agua en el suelo (Porta et al., 1999). El valor medio de infiltración bajo los parches de *L. divaricata* aunque fue alto presentó mucha heterogeneidad, lo cual podría estar relacionado con niveles variables de acumulación de metabolitos secundarios del arbusto en el suelo. Recientes investigaciones (Rajnoch et al., 2020) muestran que la acumulación de metabolitos secundarios carbonados en el suelo, bajo el canopeo de *L. divaricata*, aumenta la dureza superficial de los suelos y la repelencia del agua y consecuentemente, disminuye la infiltración.

El menor contenido de materia orgánica en D es similar a lo encontrado en otras zonas del Monte Austral donde se ha producido impacto por sobrepastoreo (Bisigato & Bertiller, 1999; Tadey-Farji-Brener, 2007), por desmonte y compactación de suelos por la construcción de gasoductos (Kowaljow & Rostagno, 2008) y por denudación de suelos por construcción de electroductos y gasoductos (Bosco, 2017). El menor contenido de nitrógeno en D y en Sd RE respecto a los parches de vegetación (Pv RE), es un patrón que se da en distintas zonas del Monte. En el Monte Austral chubutense se ha planteado que las perturbaciones, y la consecuente menor cobertura vegetal, producen una desaceleración del ciclaje de nutrientes (Bertiller et al., 2004). Asner y colaboradores (2004) también plantean la

reducción de nutrientes en sitios deteriorados por sobrepastoreo, mientras que Tadey (2006) no observó diferencias en el contenido de nutrientes del suelo desnudo bajo un gradiente de pastoreo. En relación a la comparación de nitrógeno en D y Sd RE ambos tienen similar contenido, lo cual puede estar explicado por la falta de vegetación y la consecuente ausencia de microorganismos simbiotes que fijan nitrógeno atmosférico. La movilidad de nutrientes en los ecosistemas secos se ve disminuida, por ello el contenido levemente mayor de materia orgánica en Sd RE puede deberse al aporte que realizaría la mesofauna del sitio (Porta et al., 1999). Si bien el establecimiento y desarrollo de vegetación en ambientes áridos se ve fuertemente influenciado por la disponibilidad de agua y nutrientes (Noy-Meir, 1973; Golodets et al., 2013), se han documentado casos en los cuales mejoras en el contenido de nutrientes no aumentan el desarrollo de las plantas en condiciones de estrés hídrico (Fernández et al., 2014). En el Monte Austral, Farji-Brener & Tadey (2017) observaron que, en micrositios de depósito de mantillo de hormigas cortadoras, se establecían plantulas y se producía un aumento notablemente del contenido de nutrientes por la actividad de las hormigas, pero ello no mejoró el desarrollo de las plantas durante el período de estudio. Las diferencias químicas y físicas de los suelos en D y RE mencionadas en este apartado, principalmente las vinculadas al movimiento de agua en el suelo constituirían un fuerte condicionante para el establecimiento de especies vegetales, coincidiendo con los trabajos de Wallace et al. (1980) y Schlesinger & Pilmais (1998).

2.4.2. Caracterización de la vegetación

2.4.2.1. Características de los RE

Las comunidades de estudio se diferenciaron según la dominancia de *L. divaricata*, *L. cuneifolia* y *M. aphylla*. Los primeros estudios en la región realizados por Movia y colaboradores (1982) distinguieron las unidades denominadas: "*L. divaricata*" asociada a suelos arenosos en superficie, sin cantidades elevadas de sales y "*L. divaricata* - *A. lampa*", vinculada a suelos de textura gruesa en superficie, sin impedimentos visibles a poca profundidad. En la presente tesis, no se verificó la existencia de la segunda comunidad posiblemente la discrepancia con el trabajo de Movia et al (1982) se debe a la escala local del trabajo de tesis frente a la regional (escala 1:500.000). Con respecto a las coberturas de *L. divaricata* y *L. cuneifolia* y la relación con las características edáficas, hay diferencias entre los autores que han realizado relevamientos en el Monte. Morello (1956) afirma que *L. divaricata* es más tolerante que *L. cuneifolia* a suelos salinos y a suelos con poco contenido de oxígeno; Roig (1980) y Dalmaso & Márquez (2004), mencionan que la primera predomina en suelos pedregosos y profundos y *L. cuneifolia*, en suelos areno-arcillosos o arcillosos. En el presente estudio, los mayores valores de cobertura de *L. cuneifolia* se asociaron a mayor contenido de arcilla y valores de pH superiores a 7,6; mientras que los valores de *L. divaricata* no mostraron una tendencia clara.

La cobertura total de vegetación en RE varió entre 21,24 % y 51,43 % (promedio 35,61 %), con baja cobertura de especies anuales. Este rango coincide con el 20-30% de cobertura de especies perennes observado por Movia y colaboradores (1982) para la unidad *L. divaricata* dominante y con otras áreas del Monte de Neuquén con cargas ganaderas de 0,02 a 0,07 ind/ha (Tadey & Farji-Brener, 2007), y es próximo a las coberturas del 18 % al 26 % relevado por Farinaccio & Pérez (2009) en zonas cercanadas al área de estudio. En los sitios de estudio la carga ganadera, si bien no fue medida, no se observaron grandes diferencias ya que ninguno estuvo próximo a puestos rurales ni constituían parcelas de pastoreo intensivo y no se observó durante ninguno de los muestreos presencia de herbívoros exóticos.

2.4.2.2. Sucesión ecológica temprana en sitios degradados

Los resultados muestran que en D (explanadas) la vegetación es mucho más homogénea que en RE y no ha sido capaz de recuperarse naturalmente a niveles mínimos, ya que luego de cinco años mantiene bajos valores de cobertura vegetal, riqueza y diversidad de especies. Esto coincide con lo observado en otros sitios afectados por la actividad hidrocarburífera en el Monte (Farinaccio & Pérez, 2009; Castro et al., 2013) y en la provincia Patagónica (Fiori & Zalba, 2003; González & Pérez, 2017). No obstante, se observó una importante cantidad de especies con capacidad de establecerse en las explanadas luego de cinco años de abandono, contrariamente a lo informado en trabajos anteriores en sitios con afectación de suelo en otros desiertos del mundo y en el Monte. En desiertos mexicanos se observó la colonización de ocho especies luego de siete años de sucesión secundaria en un matorral de *Larrea tridentata* (Ugalde et al., 2008), mientras que en el Monte Austral luego de cinco años de abandono se identificaron cuatro especies colonizando tanto canteras (Farinaccio & Pérez, 2009) como explanadas (Castro, 2012). El ensamble de especies que coloniza los sitios perturbados puede influir fuertemente en la sucesión y en las características de la comunidad emergente (White & Jentsch, 2004; Ugalde et al., 2008). En este trabajo se analizó la colonización según formas de vida y categorías propuestas por Abella (2010). En general, se observó que luego de cinco años de abandono, los sitios severamente degradados fueron colonizados tanto por arbustos, como por hierbas perennes y anuales. Estos resultados difieren con los de anteriores investigaciones realizadas en el Monte Chubutense, donde se menciona a los arbustos como colonizadores de sitios desprovistos de vegetación (interparches) (Bertiller et al., 2002; Bisigato & Bertiller, 2004). También se ha mencionado para la misma zona, que las especies herbáceas perennes tienen mayor reclutamiento y supervivencia en la periferia de parches de vegetación que en suelo desnudo (interparches) (Bisigato & Bertiller, 2004). Según Vasek (1983) en otras tierras secas del mundo, las herbáceas anuales tendrían la capacidad de habitar tanto zonas degradadas como no degradadas y en términos de la sucesión de un ecosistema árido, se las puede encontrar en seres tempranas y tardías del mismo (Vasek, 1983; Abella et al., 2007). No obstante, en

explanadas abandonadas en tierras secas de Norteamérica, dominadas por *Artemisia* sp., se observa que aún en condiciones ideales, en cuanto al enriquecimiento del banco de semillas del suelo mediante la siembra de un mix especies, no se observaron hierbas anuales luego de 7 años. Tampoco aumentó significativamente la tasa de establecimiento de arbustos comparado con un proceso sin intervención (Rottler et al., 2017). De hecho, estudios de la regeneración natural de explanadas hidrocarburíferas en comunidades de *Artemisia* sp. no reportan recuperación de las hierbas luego de 87 años de ocurrida la perturbación (Avirmed et al., 2015).

El estudio de la regeneración natural en las explanadas puso de manifiesto que las especies que logran establecerse con mayor frecuencia (*G. chilensis*, *L. divaricata* y *Gutierrezia* sp.) recuperarían más rápido los valores de densidad que la cobertura, lo cual puede deberse a la ocurrencia de años favorables que permitieron el establecimiento de plántulas, pero que no implica gran crecimiento de la biomasa aérea, ya que para alcanzar plantas de gran cobertura se requiere la acumulación de varios periodos favorables de precipitaciones, que raramente ocurren en las tierras secas (Bartolome & Heady, 1978; Avirmed et al., 2015). En estudios de regeneración natural de comunidades de *Artemisia* sp. afectadas por explanadas hidrocarburíferas (entre 36-90 años post perturbación) se observó que los arbustos regeneraron más rápido la densidad que la cobertura o la biomasa (Avirmed et al., 2015). Abella (2010) en su estudio de la sucesión de los desiertos de Sonora y Mojave, también menciona que la riqueza de especies a menudo se recupera más rápido que la cobertura vegetal en sitios perturbados.

2.4.2.3. Rol de las especies según su respuesta a la perturbación

El análisis de las especies que colonizaron las explanadas y la asociación con las estrategias ruderales, versátiles y competidoras, mostró llamativamente que la colonización la realizaron mayoritariamente especies que fueron agrupadas como competidoras, seguida de las ruderales y versátiles. Entre ellas se diferenció, según Vasek (1983), a un grupo de arbustos oportunistas de larga vida, integrado por *Gutierrezia* sp., *A. lampa*, *B. spinosa*, *L. cuneifolia*, *L. chilense* y *Hyalis argentea*, la hierba perenne *Hoffmannseggia erecta* y la gramínea perenne *P. urvilleanum*. El género *Gutierrezia* incluye algunas especies de zonas áridas mencionadas como resistentes al estrés, y capaces de dominar en ambientes con 220 mm de precipitación media anual. Su éxito en estos sitios estaría vinculado a su capacidad de producir gran cantidad de semillas (Osman & Pieper, 1988). Este rasgo de vida coincide con las especies de *Gutierrezia* del Monte Austral, ya que se menciona la alta proporción de semillas del género en el banco de semillas de explanadas petroleras abandonadas (Rodríguez Araujo et al. 2017). A diferencia de lo mencionado por Bosco (2017), que señaló a *A. lampa* y *L. chilense* como especies pioneras, este

trabajo las clasifica según su presencia en los sitios de relevamiento en la categoría de competidoras con frecuente presencia en etapas tardías de la sucesión. En tanto que *B. spinosa* fue reportada en etapas avanzadas de la sucesión en el trabajo realizado por Castro et al. (2013) y en este estudio se clasifica como competidora.

Las especies que fueron categorizadas como *ruderales* tienen antecedentes de colonizar con altísima preponderancia estadios tempranos de la sucesión. *G. chilensis* ha sido descrita como pionera en canteras superficiales del Monte Austral (Farinaccio & Pérez, 2009) y de la Estepa Patagónica, distrito La Payunia (González & Pérez, 2017). También se la observó colonizando picadas en la Estepa Patagónica, distrito del golfo San Jorge (Rueter & Rodríguez, 2013). *Senecio subulatus* fue señalada como especie pionera de explanadas hidrocarburíferas del Monte Austral en el trabajo realizado por Castro et al. (2013). Por otra parte, las gramíneas perennes no han sido reportadas colonizando sitios con denudación de suelos (como explanadas, canteras o picadas) pero sí en zonas perturbadas por sobre pastoreo de la Estepa Patagónica; en esas circunstancias y con disponibilidad de recursos, estas especies aparecerían antes que los arbustos (Bisigato et al., 2002). Un estudio que confirma esta característica en la colonización fue realizado por Bosco (2017), quien no detectó pastos perennes en micrositios que carecían de mantillo. Por último, *Schismus arabicus*, por tratarse de una especie anual, sería común en distintas etapas serales, predominando en estadios tempranos (Vasek, 1983).

Las especies *versátiles*, cuya abundancia en zonas perturbadas y naturales fue similar, tienen antecedentes contrastantes. La posibilidad de establecimiento de *L. divaricata* en sitios perturbados o monte maduro fue mencionada por diversos autores. Dalmaso (2006) y Castro y colaboradores (2013) citan a esta especie como climáxica, capaz de habitar sitios disturbados, solo después de que otras especies han mejorado las condiciones ambientales. Sin embargo, en un trabajo reciente (Dalmaso & Carretero, 2021) se la menciona como colonizadora inicial en surcos. Por otra parte, Reichman (2003) la observó en las explanadas desde los primeros años post abandono y propuso que los individuos establecidos provenían de rebrotes de propágulos vegetativos que pudieron haber quedado luego del desmonte. A diferencia de lo mencionado por los autores citados, en el presente estudio se comprueba la capacidad colonizadora inicial de *L. divaricata* en sitios degradados y se observa que los ejemplares provienen de semillas. Probablemente, como lo observan Dalmaso & Carretero (2021), *L. divaricata* tenga potencial de colonizar en estadios tempranos de la sucesión en determinadas condiciones del sustrato. En este trabajo y en observaciones en campo de equipos de investigación de tres provincias Neuquén (LARREA), Mendoza y Chubut (Beider) (com. pers.), se han encontrado plántulas de *L. divaricata* colonizando profusamente suelos con alta permeabilidad (Ver Anexo 3). Investigaciones recientes dan datos sobre su germinación con altos valores cuando se le aplica tratamiento de

escarificación mecánica (Hernández et al., 2020). Asimismo, muestra la capacidad de establecerse mediante siembra directa en campo (Rodríguez Araujo, 2021; Hernández com. pers). En cuanto a *Senecio filaginoides*, especies del género fueron citadas como colonizadoras en zonas áridas de Patagonia (Feijóo et al., 2005).

Las especies con capacidad de regeneración vegetativa merecen una consideración especial. Por ejemplo, *H. argentea* fue catalogada como especie pionera en la investigación de Castro y colaboradores (2013). Sin embargo, según la clasificación seguida en este trabajo integra el elenco de especies competidoras, con mayor presencia en estadíos tardíos, y no aparece como colonizadora en los 16 sitios degradados estudiados. *H. erecta*, otra especie que produce propágulos vegetativos, fue mencionada como colonizadora para suelos modificados, arenosos y pedregosos (Ulibarri, 1979). El sistema radicular de especies del género *Hoffmannseggia*, como *H. erecta*, es extenso y se desarrolla en un corto periodo luego de la germinación, lo que le permite garantizar su expansión una vez establecidos algunos ejemplares (Krauss et al., 2007). Sin embargo, en el presente trabajo no se encuentra colonizando sitios degradados, en tanto que está presente en la RE.

En síntesis, los resultados de este trabajo, muestran coincidencia con los antecedentes en cuanto a la lentitud con la que se produciría el proceso de regeneración y la falta de evidencia del inicio de formación temprana de montículos. Si bien se verifica que las coberturas son bajas en los primeros años post-perturbación, la cantidad de especies capaces de colonizar es alta. Como ocurre en los procesos de regeneración de la vegetación, la disponibilidad de semillas (influenciada por la cercanía a la fuente de propágulos) y la existencia de sitios seguros fueron determinantes para el reclutamiento (Harper et al. 1965; Eriksson & Ehrlén, 1992) y probablemente las características edáficas influyeron en la determinación de las especies que pudieron establecerse y desarrollarse en las explanadas durante los primeros 5 años de regeneración natural (Bolling & Walker, 2000; Costatini et al. 2016). La categorización de las especies que colonizaron las explanadas según su respuesta a la perturbación, en base los trabajos de Vasek (1983) y Abella (2010); constituye una herramienta para identificar aquellas especies con capacidad de desarrollarse con pocos recursos y por lo tanto apropiadas para la rehabilitación de áreas severamente degradadas del Monte Austral. Nuevas investigaciones en diferentes suelos, comunidades de referencia y tipo de perturbación, permitirán avanzar progresivamente en la comprensión de los procesos de regeneración natural en zonas áridas, fundamentales para la toma de decisiones en restauración y rehabilitación ecológica.

2.5. Bibliografía:

- Abella, S. R. (2010). Disturbance and Plant Succession in the Mojave and Sonoran Deserts of the American Southwest. *International Journal of Environmental Research and Public Health* 7: 1248-1284.
- Abella, S. R., Newton, A. C. & Bangle, D. N. (2007). Plant succession in the eastern Mojave desert: an example from Lake Mead National recreation area, southern Nevada. *Crossosoma*, 33, 45.
- Aguiar, M. R., & Sala, O. E. (1999). Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(7), 273-277.
- Anderson, T. M., McNaughton, S. J., & Ritchie, M. E. (2004). Scale-dependent relationships between the spatial distribution of a limiting resource and plant species diversity in an African grassland ecosystem. *Oecologia*, 139(2), 277-287.
- Asner, GP, Elmore A.J., Olander L.P., Martin R.E. & Harris A.T. (2004). Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual. Review of Environment Resource*, 29:261-299.
- Avirmed, O., Lauenroth, W. K., Burke, I. C., & Mobley, M. L. (2015). Sagebrush steppe recovery on 30–90-year-old abandoned oil and gas wells. *Ecosphere*, 6(7), 1-10.
- Bainbridge D.A. (2007). A guide for desert and dryland restoration: new hope for arid lands. *Island Press*.
- Bartolome, J. W., & Heady, H. F. (1978). Ages of big sagebrush following brush control. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives*, 31(6), 403-406.
- Becker, G., Bustos J., López C. & Ayesa J. (2013). Experiencias de revegetación de explanadas con especies nativas. In: Pérez, D., A. Rovere & M. Rodríguez Araujo (eds.), pp. 202-212. *Restauración Ecológica en la Diagonal Árida de la Argentina*. Ed. Vazquez Mazzini.
- Bertiller, M. B., Sain, C. L., Bisigato, A. J., Coronato, F. R., Aries, J. O., & Graff, P. (2002). Spatial sex segregation in the dioecious grass *Poa ligularis* in northern Patagonia: the role of environmental patchiness. *Biodiversity & Conservation*, 11(1), 69-84.
- Bertiller, M., Bisigato A., Carrera, A. & del Valle, H. (2004). Estructura de la vegetación y funcionamiento de los ecosistemas del Monte Chubutense. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 39 (3-4):139-158.
- Bisigato, A., Ares, J. & Bertiller, M. (2002). Assessment of pristine vegetation structure in semiarid shrublands based on spatial explicit modeling. *Phytocoenologia*, 32(4), 581-594.

- Bisigato, A. & Bertiller, M. (1999). Seedling emergence and survival in contrasting soil microsites in the Patagonian-Monte shrubland. *Journal of Vegetation Science*. 10: 335- 342
- Bisigato, A. & Bertiller, M. (2004). Seedling recruitment of perennial grasses in degraded areas of the Patagonian Monte. *Journal of Range Management* 57: 191–196.
- Bolling, J. D., & Walker, L. R. (2000). Plant and soil recovery along a series of abandoned desert roads. *Journal of Arid Environments*, 46(1), 1-24.
- Bonvissuto, G. L. (2006). Establecimiento de plántulas de gramíneas y arbustos dentro y entre isletas de vegetación en el monte austral neuquino. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Sur. Departamento de Agronomía. Argentina. 195 pp.
- Bosco T. (2017). Ecología de la regeneración de las comunidades vegetales en ecosistemas áridos del monte patagónico. Efecto del microambiente sobre los procesos de regeneración de especies con distintas estrategias ecológicas en áreas denudadas. Tesis doctoral. Centro Regional Universitario Bariloche. Universidad Nacional del Comahue.
- Braak, C. & Smilauer, P. (2002). CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Ithaca NY, USA: www.canoco.com (Microcomputer Power).
- Bremner, J.M. & Mulvaney, C.S. (1982). Nitrogen-total. En: Page, A.L.; Miller, R.H. & Keeney, D.R., eds. Methods of soil analysis. Part 2 - Chemical and microbiological properties. 2 ed. Madison, Soil Science Society of America, Pag: 595-624. (Agronomy, 9)
- Butterfield, B. J. & Briggs, J. M. (2011). Regeneration niche differentiates functional strategies of desert woody plant species. *Oecologia*, 165(2), 477-487.
- Carpenter, D.E., Barbour, M.G. & Bahre, C.J (1986). Old field succession in Mojave Desert scrub. *Madroño*. 33:111–122.
- Castelli, L., Lazzari, M. A., Landriscini, M. R., & Miglierina, A. M. (1995). Características químicas de un suelo superficial del sur del Caldenal (Provincia de La Pampa, Argentina). *Ciencia del suelo*, 13(1), 44-46.
- Castro, M. (2012). Cambios florísticos y rehabilitación de estepas arbustivas semiáridas en locaciones petroleras escarificadas de Nor Patagonia. Argentina. Tesis de Maestría. Universidad de Maimónides. Argentina.

Castro, M. L., Zuleta, G., Pérez, A. A., Ciancio, M.E., Tchilinguirian, P. and Escartín, C. A. (2013). Rehabilitación de estepas arbustivas en locaciones petroleras del Monte Austral. Evaluación de la técnica de escarificado. I: vegetación. In: *Restauración Ecológica en la Diagonal Árida de la Argentina* (Eds. D.R. Pérez, A.E. Rovere, and M.E. Rodríguez Araujo), pp. 213-224. Vázquez Mazzini, Buenos Aires, 518 p.

Cecchi, G.A. (2000). Relación entre la textura y salinidad de la superficie del suelo y la cobertura herbácea en islas de vegetación del monte rionegrino. En: *Actas XVII C.AC.S.*, Mar del Plata, 11-14 de abril.

Chao, A., Ma, K. H., and Hsieh, T.C. (2016) iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/inext-online/.

Chillo, V., & Ojeda, R. (2014). Disentangling ecosystem responses to livestock grazing in drylands. *Agriculture, ecosystems & environment*, 197, 271-277.

Costantini, E. A., Branquinho, C., Nunes, A., Schwilch, G., Stavi, I., Valdecantos, A., & Zucca, C. (2016). Soil indicators to assess the effectiveness of restoration strategies in dryland ecosystems. *Solid Earth*, 7(2), 397-414.

Correa, M. N. (1971). Flora Patagónica. Compositae. Colección Científica (Argentina), 8.

Correa, M. N. (1984). Flora patagónica: Parte IV b Dicotyledones dialipétalas (Droseraceae a Leguminosae). *Colec Cient. INTA, Buenos Aires, Argentina*.

Correa, M. N. (1999). Flora Patagónica. Dicotiledóneas Gamopétalas (Ericaceae a Calyceraceae). *Colec Cient. INTA, Buenos Aires, Argentina*.

Dalmaso, A. (2006). Revegetación de áreas degradadas con especies nativas en el marco de la geosinfitosociología. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Córdoba. 145 pp.

Dalmaso, A., & Carretero, E. M. (2021). Restauración de ambientes degradados: aspectos teóricos y prácticos en tierras secas de Argentina. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Instituto de Investigaciones de las Zonas Áridas. Unidad de Geobotánica y Fitogeografía; *Multequina*. 30; 2; 7-2021: 1-17.

- Dalmaso, A. D., & Marquez, J. (2004). Vegetación de la Pampa del Acequión y alrededores (San Juan). *Multequina*, 13(1), 15-31.
- Daubenmire, R. (1959). A canopy-coverage method of vegetational analysis. *Northwest Sci.* 33:43-64.
- del Valle, H. F. (1996). Procesos de fragmentación de paisajes y suelos a diferentes escalas en un sector de la biozona del monte patagónico (Chubut). Tesis doctoral. Universidad Nacional del Sur.
- Dewis, J. & F. Freitas (1970). Métodos físicos y químicos de análisis de suelos y aguas. 252 p. Boletín sobre suelos Nº 10. 252 p. FAO, Roma, Italia.
- Di Rienzo, J. A., Casanoves F., Balzarini, M. G., Tablada, L. & Robledo Y. C (2011). InfoStat versión 2011. *Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>*, 8, 195-199.
- Dohnal, M., J. Dusek & T. Vogel (2010) "Improving hydraulic conductivity estimates from Minidisk Infiltrometer measurements for soils with wide pore-size distributions" *Soil Sci. Soc. Am. J.* 74:804811.
- El-Bana, M. I., Nijs, I., & Khedr, A. H. A. (2003). The importance of phytogenic mounds (Nebkhas) for restoration of arid degraded rangelands in Northern Sinai. *Restoration Ecology*, 11(3), 317-324.
- Eriksson, O., & Ehrlén, J. (1992). Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia*, 91(3), 360-364.
- Faraway, J. (2016). Extending the Linear Model With R. Second Edition. Chapman & Hall/CRC Taylor & Francis. Cap 14.
- Farinaccio, F. & Pérez, D (2009) Características del Monte y del área de estudio. Pag.: 24-33. En: Pérez D.; A. Rovere & Farinaccio, F (eds.). Rehabilitación en el desierto: Ensayos con plantas nativas en Aguada Pichana, Neuquén, Patagonia. Vazquez Mazzini Editores. 80 pp.
- Farji-Brener, A. G., & Tadey, M. (2017). Consequences of leaf-cutting ants on plant fitness: integrating negative effects of herbivory and positive effects from soil improvement. *Insectes Sociaux*, 64(1), 45-54.
- Feijóo, M. S., Arce, M. E., & D'Ambrogio, A. (2005). Variación morfoanatómica en una población de *Senecio filaginoides* (Asteraceae). *Polibotánica*, (19), 1-17.
- Fernandez, A., Farji-Brener, A.G. & Satti, P. (2014) Moisture enhances the positive effect of leaf-cutting ant refuse dumps on soil biota activity. *Austral Ecol* 39:198–203

Fiori, S & S. Zalba (2003). Potential impacts of petroleum exploration and exploitation on biodiversity in a Patagonian Nature Reserve, Argentina. *Biodiversity and Conservation*, 12:1261–1270.

Gabbert, W.D, Schultz, B.W, Angerer, J.P & Ostler, W.K (1995). Plant succession on disturbed sites in four plant associations in the northern Mojave Desert Proceedings: Wildland Shrub and Arid Land Restoration Symposium, General Technical Report INTGTR315; Roundy BA, McArthur ED, Haley JS, Mann DK, compilers. US Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station; Ogden, UT, USA: 183–188.

Golodets, C., Sternberg, M., Kigel, J., Boeken, B., Henkin, Z., Seligman, N. A. G., & Ungar, E. D. (2013). From desert to Mediterranean rangelands: will increasing drought and inter-annual rainfall variability affect herbaceous annual primary productivity?. *Climatic Change*, 119(3), 785-798.

González, F.M. & Pérez, D.R. (2017). Contributions of ecological facilitation for restoring environments with high conservation value in the Argentine Patagonia. *Phyton, International Journal of Experimental Botany* 86: 332-339.

Granger, C. W. J. (1969): Investigating causal relations by econometric models and cross spectral methods. *Econometrica*. 37,424-438

Grime, J. P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, Chichester. 222 pp.

Harper, J., J. Williams, and G. Sagar. 1965. The behaviour of seeds in soil. I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. *Journal of Ecology* 53:273–286.

Hernández, J. A., Pérez, D. R., & Busso, C. A. (2020). Germination of *Larrea divaricata* Cav, an important shrub species to restore desertified arid ecosystems. *Journal of Arid Environments*, 179, 104175.

Kowaljow, E., & Rostagno, C. (2008). Efectos de la instalación de un gasoducto sobre algunas propiedades del suelo superficial y la cobertura vegetal en el NE de Chubut. *Ciencia del suelo* 26(1): 51-62.

Kraus, T. A., Grosso, M. A., Basconsuelo, S. C., Bianco, C. A., & Malpassi, R. N. (2007). Morphology and anatomy of shoot, root, and propagation systems in *Hoffmannseggia glauca*. *Plant Biology*, 9(6), 705-712.

- López, B. C., Sabaté, S., Gracia, C. A., & Rodríguez, R. (2005). Wood anatomy, description of annual rings, and responses to ENSO events of *Prosopis pallida* HBK, a wide-spread woody plant of arid and semi-arid lands of Latin America. *Journal of Arid Environments*, 61(4), 541-554.
- Luo, W., Zhao, W., & Liu, B. (2016). Growth stages affect species richness and vegetation patterns of nebkhas in the desert steppes of China. *Catena*, 137, 126-133.
- Luo, W., Zhao, W., Liu, B., & Zhou, H. (2020). Nebkhas play important roles in desertification control and biodiversity protection in arid and semi-arid regions of China. *Ecosystem Health and Sustainability*, 6(1), 1844550.
- Maestre, F. T., Cortina, J., Bautista, S., Bellot, J., & Vallejo, R. (2003). Small-scale environmental heterogeneity and spatiotemporal dynamics of seedling survival in a degraded semiarid ecosystem. *Ecosystems*, 6, 630-643.
- Magurran, A. (1989). Diversidad ecológica y su medición. Ediciones vedrá. Barcelona, España. 200 pp.
- Matteucci, S. & Colma, A. (1982). Metodología para el estudio de la vegetación. Sec. Gral. OEA, Washington DC. 168 pp.
- Montgomery, D., Peck, E., and Vining, G. (2007). Introducción al Análisis de Regresión Lineal Grupo Editorial Patria, 3a. edición edition. Cap 7.
- Morello, J. (1956). Estudios Botánicos en las Regiones Áridas de la Argentina. *Revista Agronómica del Noroeste Argentino*. 2(1): 78 – 152.
- Morello, J., Matteucci, S.D, Rodríguez, A. F & Silva, M.E. (2012). Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos. 1ra edición. Buenos Aires, Argentina. Orientación Gráfica Eds.
- Moreno, C. (2001). Manual de métodos para medir la biodiversidad. Universidad Veracruzana. 49 pp.
- Mostacedo, B. & Fredericksen, T. (2000). Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal., 1o ed. Santa Cruz de la Sierra.
- Movia, C.P, Ower, G.H & Pérez, C.E (1982). Estudio de la Vegetación Natural de la Provincia de Neuquén. Tomo I: Relevamiento. Ministerio de Economía y Hacienda. Subsecretaría de Estado de Recursos Naturales. Argentina.
- Muller, C.H. (1940). Plant succession in the *Larrea fluorensia* climax. *Ecology*, 21:206–212.

- Navarro Floria, P. (2002). El desierto y la cuestión del territorio en el discurso político argentino sobre la frontera Sur. *Revista Complutense de Historia de América*. 28: 139-168.
- Noy-Meir, I. (1973). Desert ecosystems: Environment and producers. *Annual review of Ecology and systematic*, 4: 25-51.
- Olsen, S. R. (1954). Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate (No. 939). US Department of Agriculture.
- Osman, A. & Pieper, RD. (1988). Growth of *Gutierrezia sarothrae* seedlings in the field. *J Range Manag* 41:92–93.
- Pérez, D., Rovere, A. & Farinaccio, F. (2009). Rehabilitación en el desierto. Ensayos con plantas nativas en Aguada Pichana, Neuquén, Argentina. Vázquez Mazzini Editores. 80 pp.
- Pérez, D., Farinaccio, F., González, F., Lagos, L., Rovere, A., & Díaz, M. (2011). Rehabilitation and restoration: a concrete possibility to combat desertification in arid and semi-arid ecosystems of Patagonia. COP9: Convención de las Naciones Unidas sobre la lucha contra la Desertificación. Buenos Aires.
- Porta, J., López-Acevedo, M. & Roquero, C. (1999). Edafología. Para la agricultura y el medio ambiente. 2° edición. Ediciones Mundi-prensa. Madrid. 849 pp.
- Príncipe, A., Nunes, A., Pinho, P., Do Rosário, L., Correia, O., & Branquinho, C. (2014). Modeling the long-term natural regeneration potential of woodlands in semi-arid regions to guide restoration efforts. *European Journal of Forest Research*, 133(4), 757-767.
- Rajnoch, M. G., Pérez, D. R., & Ravetta, D. A. (2020). La capacidad de producir metabolitos secundarios carbonados: ¿podría ser un carácter de interés entre especies seleccionadas para la restauración de zonas áridas? *Boletín de la Red de Restauración Ecológica de la Argentina*; 4, 26-29.
- Ratliff, R. D. (1993). Viewpoint: trend assessment by similarity--a demonstration. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives*, 46(2), 139-141.
- Reichmann, L.G. (2003). Cambios florísticos y recuperación natural de ambientes degradados por prácticas petroleras en el monte austral. Tesis de Licenciatura. Facultad de Cs. Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Buenos Aires. 54 pp.

Rodríguez Araujo, M.E (2021) Rehabilitación ecológica de sitios degradados por disturbios severos en el Monte Austral Neuquino: evaluación de la siembra directa con especies nativas. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata.

Rodríguez Araujo, M. E., Pérez, D. R., & Bonvissuto, G. L. (2017). Seed germination of five *Prosopis* shrub species (Fabaceae-Mimosoideae) from the Monte and Patagonia phytogeographic provinces of Argentina. *Journal of Arid Environments*, 147, 159-162.

Roig, F.A. (1980). Flora de la reserva ecológica de Ñacuñan, Cuaderno técnico 3-80- ladina, Mendoza, 1980.

Roig, F. A. (1989). Análisis de la vegetación. En: Detección y Control de la Desertificación. Conferencias, trabajos y resultados del Curso Latinoamericano, Mendoza, Argentina, 1-25 de octubre de 1987. CONICET, IADIZA, CRICYT: 86-90.

Rottler, C. M., Burke, I. C., Palmquist, K. A., Bradford, J. B., & Lauenroth, W. K. (2018). Current reclamation practices after oil and gas development do not speed up succession or plant community recovery in big sagebrush ecosystems in Wyoming. *Restoration Ecology*, 26(1), 114-123.

Rueter, B.L. & Rodríguez, F.J (2013). Restauración natural en picadas petroleras en dos distritos de la provincia fitogeográfica patagónica. In *Restauración Ecológica en la Diagonal Árida de la Argentina* (Eds. D.R. Pérez, A.E. Rovere, and M.E. Rodriguez Araujo), Pág: 351-358. Vázquez Mazzini, Buenos Aires, 518 p.

Schlaepfer, D. R., Lauenroth, W. K., & Bradford, J. B. (2014). Natural regeneration processes in big sagebrush (*Artemisia tridentata*). *Rangeland Ecology & Management*, 67(4), 344-357.

Shannon C. & W. Weaver (1949). The mathematical theory of communication. Pág: 14-27, 82-103, 104-107. The University of Illinois, Urbana, IL.

Shreve F. (1942). The desert vegetation of North America. *Bot. Rev.*;8:195–245.

Sokal, R. & Rohlf, F. (1999). Introducción a la bioestadística. México. Editorial Reverté, S.A.

Schlesinger, W. H., Raikes, J. A., Hartley, A. E., & Cross, A. F. (1996). On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems: ecological archives E077-002. *Ecology*, 77(2), 364-374.

Schlesinger, W. & Pilmanis, A (1998). Plant-soil interactions in deserts. *Biogeochemistry* 42: 169-187.

- 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(1), 109-116.
- Tadey, M., & Farji-Brener, A. G. (2007). Discriminating direct and indirect effects of exotic grazers on native plant cover in the Monte desert of Argentina. *Journal of arid environments*, 69(3), 526-536.
- Ulibarri, E. (1979). Las especies argentinas del género *Hoffmannseggia* Cav. Leguminosae-Caesalpinioideae. *Darwiniana*, 22, 135-158.
- Vasek, F.C. (1983) Plant succession in the Mojave Desert. *Crossosoma* 9:1-23.
- Villagra, P.E., Defosse´. G.E , del Valle, H.F., Tabeni, S., Rostagno, M., Cesca, E. & Abraham, E. (2009). Land use and disturbance effects on the dynamics of natural ecosystems of the Monte Desert: Implications for their management. *Journal of Arid Environments* 73 (2), 202-211
- Villagra, P. E., Giordano, C., Alvarez, J. A., Bruno Cavagnaro, J., Guevara, A., Sartor, C., ... & Greco, S. (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(1), 29-42.
- Walkley, A. & Black, A. (1934). An examination of the Degtjareff method for determining organic carbon in soils: Effect of variations in digestion conditions and of inorganic soil constituents. *Soil Science*. 63:251-263.
- Wallace, A., Romney, E.M. & Hunter, R.B. (1980). The challenge of a desert: revegetation of disturbed lands. *Great Basin Nature Memoirs*. 4:214–223
- Webb, R.H., Steiger, J.W. & Turner R.M. (1987). Dynamics of Mojave Desert shrub assemblages in the Panamint Mountains, California. *Ecology*. 1987;68:478–490.
- White, P. S., & Jentsch, A. (2004). Disturbance, succession, and community assembly in terrestrial plant communities. In: *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice*. In: Temperton, V., Jobbs, P., Nuttle, T. & Halle, S (Eds.). Society for Ecological Restoration International. Pág: 342-366.
- Wilby, A., & Shachak, M. (2000). Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: pattern in the process of granivory. *Oecologia*, 125(4), 495-503.
- Zivec, P., Balcombe, S., McBroom, J., Sheldon, F., & Capon, S. J. (2021). Patterns and drivers of natural regeneration on old-fields in semi-arid floodplain ecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 316, 107466.

Zuleta, G. & Escartín C. (2014). Regeneración post-disturbio en ambientes degradados por la actividad petrolera en Nor-Patagonia. En: Aspectos ecológicos, microbiológicos y fisiológicos de la restauración de ambientes degradados de zonas áridas. Aportes de investigaciones de Argentina, Chile, Venezuela y México. Experimentia IV

**3. CAPÍTULO 3: Rol
de *Larrea divaricata* en la emergencia de
plántulas en el Monte Austral**

3.1. Introducción

La existencia de parches, constituidos por especies leñosas y herbáceas alternados con áreas de suelo con baja o nula cobertura, es una característica de la vegetación de los ecosistemas áridos y semiáridos del mundo (Ludwig & Tongway, 1995; Aguiar & Sala, 1999; El Bana et al., 2003). En general, los parches de vegetación son zonas “sumidero”, donde se acumulan agua, sedimentos y nutrientes, provenientes de la escorrentía (Bisigato & Bertiller, 2004; Luo et al., 2016). Además, modifican el microambiente y la disponibilidad de recursos (Ludwig & Tongway, 1995), tienen un importante rol en el ciclaje de nutrientes (Bertiller et al., 2002; Prieto, 2011), así como en la distribución de semillas y reclutamiento de plántulas (Puigdefábregas, 2005; Bonvissuto, 2006; Luo et al., 2016). Con relación al efecto en la distribución espacial de las semillas a escala local, pequeñas obstrucciones naturales en el suelo, como los depósitos de mantillo bajo los parches de vegetación, favorecerán la acumulación de semillas (Aguiar & Sala, 1997; Flores & Jurado, 2003). Puntualmente, en el Monte bajo el dosel de las especies leñosas se encuentran áreas con mayor densidad de semillas en el banco del suelo (Marone et al., 2004), probablemente entrampadas por una mayor cantidad de mantillo acumulado (Álvarez et al., 2009). Asimismo, la germinación y el establecimiento de las plántulas suelen ser mayores bajo la protección de los parches (Bisigato & Bertiller, 1999; Busso et al., 2012) debido a la menor radiación solar y amplitud térmica diaria y, consecuentemente, el mayor contenido de agua en el suelo (Bertiller et al., 2002; Bonvissuto, 2006). A su vez, la mayor presencia de mantillo incrementa la concentración de algunos nutrientes (Abril et al., 2009; Pucheta et al., 2006; Méndez et al., 2004; Asner et al., 2003) que pueden mejorar las condiciones para el establecimiento de plántulas.

Lo anteriormente expuesto sugiere que los arbustos del Monte facilitarían el establecimiento temprano de otras especies menos tolerantes, tal como ocurre en otras zonas áridas y semiáridas (Aguiar & Sala, 1994; Padilla & Pugnaire, 2006). El efecto favorable que tienen unas plantas sobre otras, mediante la mejora de las condiciones ambientales bajo su dosel y/o la defensa frente a la herbivoría, recibe el nombre de “facilitación” (Callaway, 1995). Es uno de los factores que interviene en el reclutamiento de nuevas plántulas y que contribuye a ampliar el rango de distribución y nicho de las especies (Eccles et al., 1999, Bulleri et al., 2016). Sin embargo, la intercepción del agua de lluvia por parte de los doseles de las plantas adultas (Tielborger & Kadmon, 2000), la mayor competencia por agua y nutrientes debajo de los parches de vegetación (Bisigato & Bertiller, 2004), y los efectos de la hojarasca de especies que liberan metabolitos secundarios (Seggesso et al., 2019), producen efectos negativos que pueden llegar a superar a los beneficios, según las especies y las condiciones ambientales (Callaway, 2007).

En la Estepa patagónica, el efecto facilitador de arbustos adultos sobre el establecimiento de pastos perennes fue estudiado por distintos autores (Soriano et al., 1994; Aguiar & Sala, 1994), quienes describen que los arbustos tienen capacidad de colonizar zonas de suelo descubierto y que al crecer generan condiciones favorables para el establecimiento de un denso anillo de pastos a su alrededor. Al aumentar la densidad de pastos, comienzan a prevalecer las interacciones de competencia entre los mismos, que pueden superar a los beneficios brindados por la facilitación del arbusto. En el Monte Austral, los arbustos también tienen capacidad de colonizar áreas de suelo descubierto (Bertiller et al., 2004; Capítulo 2 de la presente tesis) pero no existen generalizaciones sobre las interacciones que desarrollaría con otras especies ni formas de vida. Varios estudios de interacciones planta-planta en el Monte Austral se han realizado en el contexto de la ganadería. Por ejemplo, se ha analizado como el efecto indirecto del pastoreo (modificaciones en la cobertura del ensamblaje circundante de plantas) pueden influir de manera positiva o negativa a una especie de interés y como ese efecto dependerá de la identidad de la especie implicada (Tadey & Farji-Brener, 2007). También se demostró que en un gradiente de pastoreo las interacciones positivas tienen preponderancia, principalmente, cuando intervienen especies tempranas de la sucesión ya que establecen asociaciones con un importante número de especies y son las menos afectadas en su cobertura y abundancia por el pastoreo, pudiendo beneficiar el establecimiento de otras especies (Pelliza et al., 2021).

El arbusto característico del Monte, *Larrea divaricata*, ha sido descrito con distintos roles en relación al establecimiento de plantas bajo su dosel. Por ejemplo, Rossi (2004) menciona a esta especie como nodriza en la sucesión post fuego de una zona del Monte de la provincia de Mendoza, donde se observó una mayor presencia, cobertura y riqueza de especies bajo su dosel; mientras que, en comunidades maduras del mismo sitio, sin degradación, las plantas de *L. divaricata* no mostraron un rol claro de facilitadoras. Bonvissuto (2006) en una zona del Monte en la provincia de Neuquén, afectada por pastoreo, determinó que bajo la influencia de ejemplares adultos de *L. divaricata* se genera un microambiente favorable que determina mayor germinación y establecimiento de pastos perennes respecto a zonas de suelo descubierto. Asimismo, Barchuk & Díaz (2000), señalan que *L. divaricata* actúa como nodriza en el reclutamiento de *Aspidosperma quebracho-blanco*, pero que competiría con *Prosopis chilensis*, siendo mayores tanto el crecimiento como el vigor de éste fuera de la cobertura de *L. divaricata*. Por otra parte, recientes investigaciones (Segesso et al., 2019) mostraron que las interacciones bióticas donde interviene *L. divaricata* se complejizan, ya que esta especie posee altas concentraciones de metabolitos secundarios, principalmente fenoles solubles en sus hojas verdes y senescentes (Carrera et al., 2005; Campanella & Bertiller, 2008), que tienen efectos potenciales sobre el reclutamiento de pastos dependiendo la especie.

En este contexto, el objetivo del capítulo fue evaluar el efecto nodriza de la especie dominante, *Larrea divaricata*, sobre la emergencia natural de la vegetación en comunidades maduras del Monte Austral. La Hipótesis planteada fue que *L. divaricata* genera condiciones favorables bajo su dosel que facilitan la emergencia de plántulas. Se predijo que bajo el dosel de ejemplares adultos de *L. divaricata* los extremos de temperatura del aire y suelo serán menores y consecuentemente el contenido de agua del suelo será mayor que en zonas desprovistas de vegetación. Asimismo, se espera que esto determinaría mayor emergencia de plántulas bajo el dosel de *L. divaricata*.

3.2. Materiales y Métodos

3.2.1. Diseño de muestreo

Se realizaron muestreos de emergencia de plántulas en 6 sitios ubicados en el Yacimiento Aguada Pichana, ubicado al norte de la ciudad de Añelo, provincia de Neuquén, entre los 69°25'-68°54' de longitud Oeste y los 38°20'-38°15' de latitud Sur. Los sitios de muestreo fueron los denominados 2 RE, 4 RE, 8 RE, 9 RE, 10 RE, 11 RE y 12 RE, como se señaló en el capítulo 2 de la presente tesis, y se ubicaron en zonas entre los 400 y 500 m.s.n.m., en una cuenca endorreica conocida como "cuenca de Añelo" (Figura 3.1).

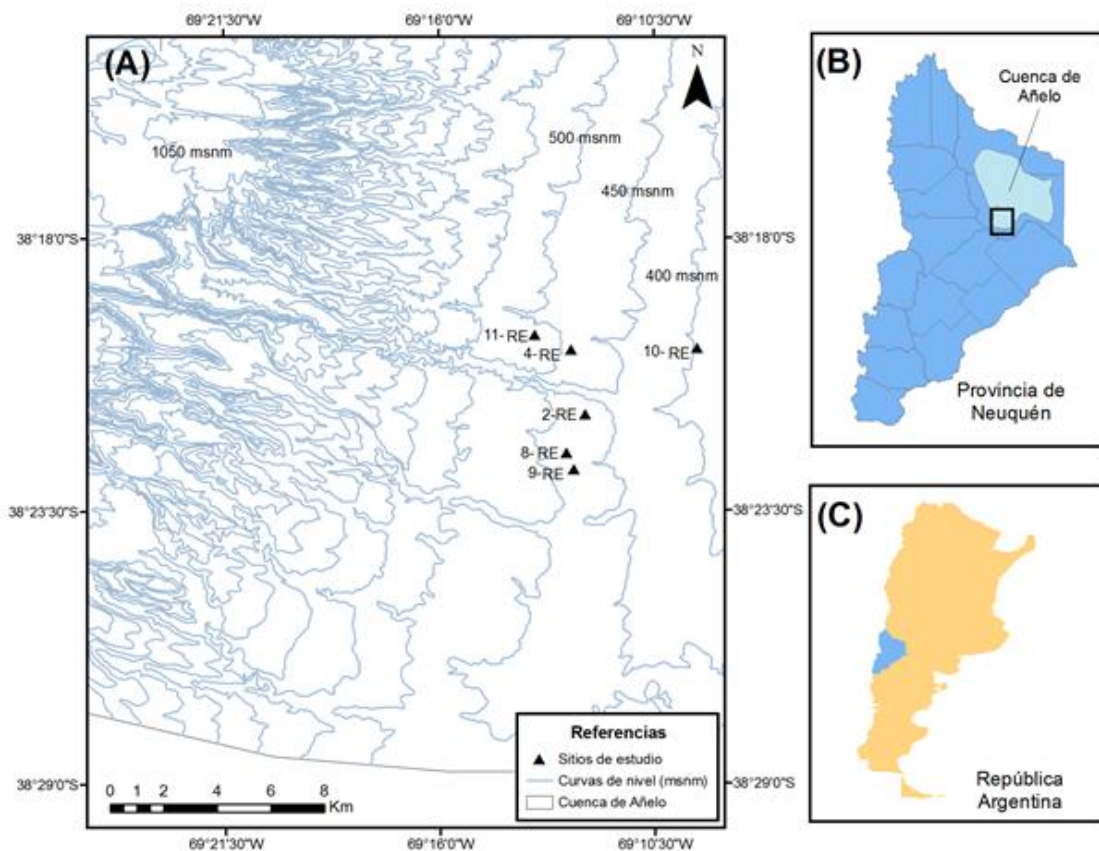


Figura 3.1: ubicación de los sitios de experimentación en el yacimiento Aguada Pichana (A). Representación del área dentro de la cuenca de Añelo, en la provincia de Neuquén. Se señalan los sitios de muestreo: 11-RE; 4-RE; 10-RE; 2-RE; 8-RE; 9 RE (de

acuerdo con la denominación utilizada en el capítulo 2 de la presente tesis) y las curvas de nivel. (B) ubicación de la cuenca de Añelo en la provincia de Neuquén; (C) Ubicación de dicha provincia en la República Argentina.

En cada sitio se trabajó en tres microambientes: 1) interparche, es decir zonas de suelo descubierto entre los parches de vegetación; 2) a sotavento (NE) de los parches de vegetación conformados por *L. divaricata*; y 3) a barlovento (SO) de dichos parches (Figura 3.2). Se trabajó con tres réplicas por microambiente, y para delimitarlos y protegerlos de los herbívoros de la zona, se colocaron mallas metálicas que formaron clausuras de 2,86 m².



Figura 3.2: Microambientes de estudio: (1) interparche; (2) barlovento y sotavento del parche de vegetación dominado por *L. divaricata*.

3.2.2. Variables estudiadas

3.2.2.1. Variables ambientales

Como las precipitaciones son cruciales en los procesos de germinación y emergencia natural de la vegetación, se solicitó a la central meteorológica La Higuera, ubicada aproximadamente a 25 km del

área de estudio, los registros de precipitaciones totales mensuales y media histórica (serie 1998-2020). Para caracterizar los microambientes de estudio se tomaron mediciones instantáneas de las siguientes variables en tres de los sitios de estudio: a) **temperatura del aire** (termómetro digital Delta Trak) a 10 cm del suelo b) **temperatura edáfica a -5 cm** mediante termómetro digital (Delta Trak) y c) **humedad del suelo** mediante la técnica de reflectometría de dominio temporal (“Time domain reflectometry” en lo sucesivo TDR). Este último método determina el contenido volumétrico de agua en el suelo (%) a partir de variaciones en la constante dieléctrica, permitiendo la realización de medidas de manera rápida y no destructiva (Anisko et al., 1994). El instrumento medidor fue un TDR Fieldscout modelo 300; las sondas de 20 cm de longitud se enterraron verticalmente (Figura 3.3).



Figura 3.3: instrumentos de medición utilizados: a la izquierda, termómetro digital Delta Trak; a la derecha, TDR Fieldscout modelo 300.

Los registros se tomaron a sotavento y barlovento de los parches de vegetación y en áreas de interparche, en tres réplicas por microambiente por sitio. Para que las comparaciones sean válidas, las mediciones se tomaron tratando que los registros en los distintos sitios fueran lo más próximos en el tiempo posible. Para tener mayor cantidad de registros que permitan una mejor caracterización de los microambientes de estudio las mediciones de la temperatura edáfica y ambiental se tomaron en otoño y primavera durante dos años (invierno 2012 a invierno 2014). Los registros se tomaron al amanecer, al mediodía y al atardecer del día de muestreo. Por otra parte, para caracterizar los microambientes en términos de contenido de hídrico del suelo, se midió la humedad edáfica de ellos en los seis sitios de muestreo. La frecuencia de medición fue mensual y se registró durante las dos estaciones de muestreo de emergencia de plántulas (otoño y primavera).

3.2.2.1. Emergencia de plántulas

La emergencia se determinó mediante el conteo mensual de todas las nuevas plántulas emergidas durante la primavera de 2012 (septiembre, octubre y noviembre) y el otoño de 2013 (marzo, abril, mayo) en los microambientes de estudio: interparche, sotavento y barlovento. Las plántulas emergidas fueron contadas e identificadas a nivel de especie; para evitar dobles registros en los conteos, cada individuo fue identificado con banderillas plásticas de color (Figura 3.4). Con los resultados del censo se calculó la densidad de plántulas emergidas, expresada como individuos/m², variable con la cual se formularon los modelos estadísticos. Para simplificar dichos modelos, las especies emergidas se clasificaron en tres formas de vida: arbustos, hierbas (gramíneas y latifoliadas) perennes y anuales.

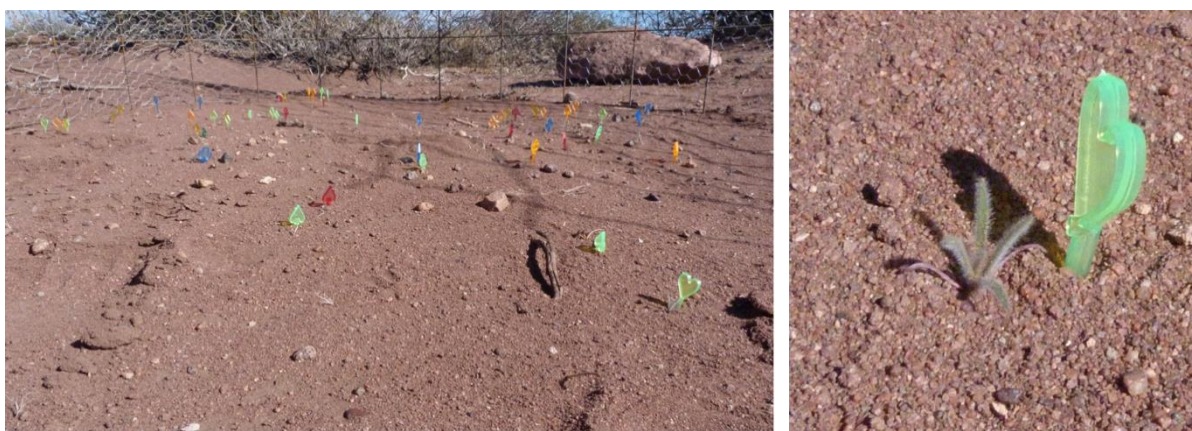


Figura 3.4: identificación de plántulas emergidas mediante estacas plásticas de color (izquierda); detalle de ejemplar de *Plantago patagonica* (derecha).

3.2.3. Análisis estadístico

Las características ambientales (temperatura del aire, temperatura edáfica y contenido volumétrico de agua en el suelo) se analizaron mediante modelos lineales mixtos. En el caso de la temperatura del aire y edáfica se analizaron considerando efectos fijos: horario, estación, microambiente y sus interacciones; y los efectos aleatorios los sitio y años. Mientras que en el análisis del contenido volumétrico de agua en el suelo los factores fijos evaluados inicialmente fueron: estación, microambiente y sus interacciones; y efecto aleatorio los sitios. Como existió heteroscedasticidad y no pudo corregirse por la modelación de las matrices de varianza y covarianza se formuló un nuevo modelo cambiando la estación por los meses de muestreo y resultó en una mejor modelación. Se utilizó en la modelación el paquete lme4, del lenguaje estadístico R. Se verificó el cumplimiento de los supuestos de los modelos y en los casos que fue necesario se corrigió la heteroscedasticidad mediante la modelación de las matrices de varianza y covarianza.

La emergencia de las plántulas, en términos de densidad (ind/m^2), fueron analizadas en cada estación, mediante modelos lineales generalizados mixtos, con distribución Poisson y función de enlace log. Se realizó un modelo por cada forma de vida, los factores fijos fueron los microambientes (interparche, sotavento, barlovento) y el efecto aleatorio los sitios. La riqueza de las especies emergidas en los microambientes se analizó con curvas de rarefacción y extrapolación basadas en el número de individuos muestreados, construidas mediante el software en línea iNEXT, desarrollado por Chao et al. (2016). Con dicho software se realizaron también curvas de completitud de la muestra para estimar la efectividad del muestreo. Para construir las curvas mencionadas los análisis se realizaron con 100 aleatorizaciones y extrapolando al doble del número de individuos del microambiente con menor individuos muestreados. El software utilizado en los modelos lineales mixtos y en los modelos lineales generalizados mixtos fue R versión 4.1.3 y se trabajó con un nivel de significación del 5 %. En todos los casos se acompañaron los valores promedio de las variables con el error estándar de los mismos ($\text{E.E} = \text{Desvío estándar}/\sqrt{n}$).

3.3. Resultados.

3.3.1. Variables ambientales:

Las precipitaciones (totales mensuales) durante los dos períodos de estudio (primavera 2012 y otoño 2013) fueron muy inferiores durante septiembre de 2012 y mayo de 2013, respecto a la media histórica de la zona (período comprendido entre los años 1998-2020). Por otra parte, durante los meses de octubre 2012 y marzo y abril de 2013, la precipitación fue el doble de la histórica, mientras que en noviembre 2012 la triplicó (Figura 3.5).

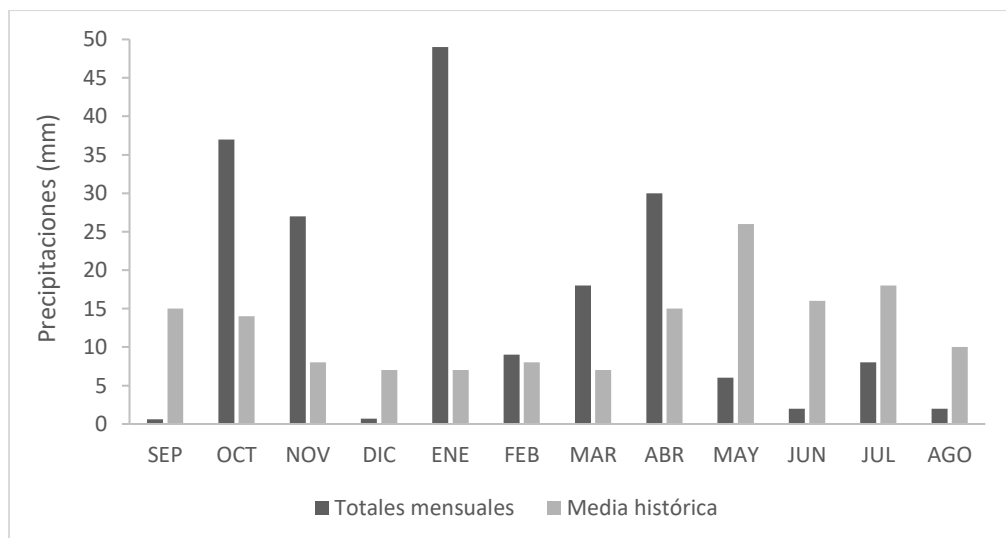


Figura 3.5: precipitaciones mensuales (mm) totales registradas durante el periodo de estudio en la estación La Higuera. Se muestra también la media histórica de precipitaciones (1998-2020).

El modelo lineal mixto aplicado a la temperatura del aire que mejor se ajustó fue el que analizó como efecto aleatorio la combinación sitio y año; y como efectos fijos: la estación, horario y su interacción (microambiente no fue significativo por lo cual no se incluyó en el modelo). La interacción fue significativa ($X^2 = 78,55$; $p = 2,2 \cdot 10^{-16}$) y las comparaciones de a pares, mediante el Test de Tukey, mostraron que las mayores temperaturas del aire se detectaron en primavera al atardecer y mediodía, y las menores durante el amanecer de otoño (Figura 3.6).

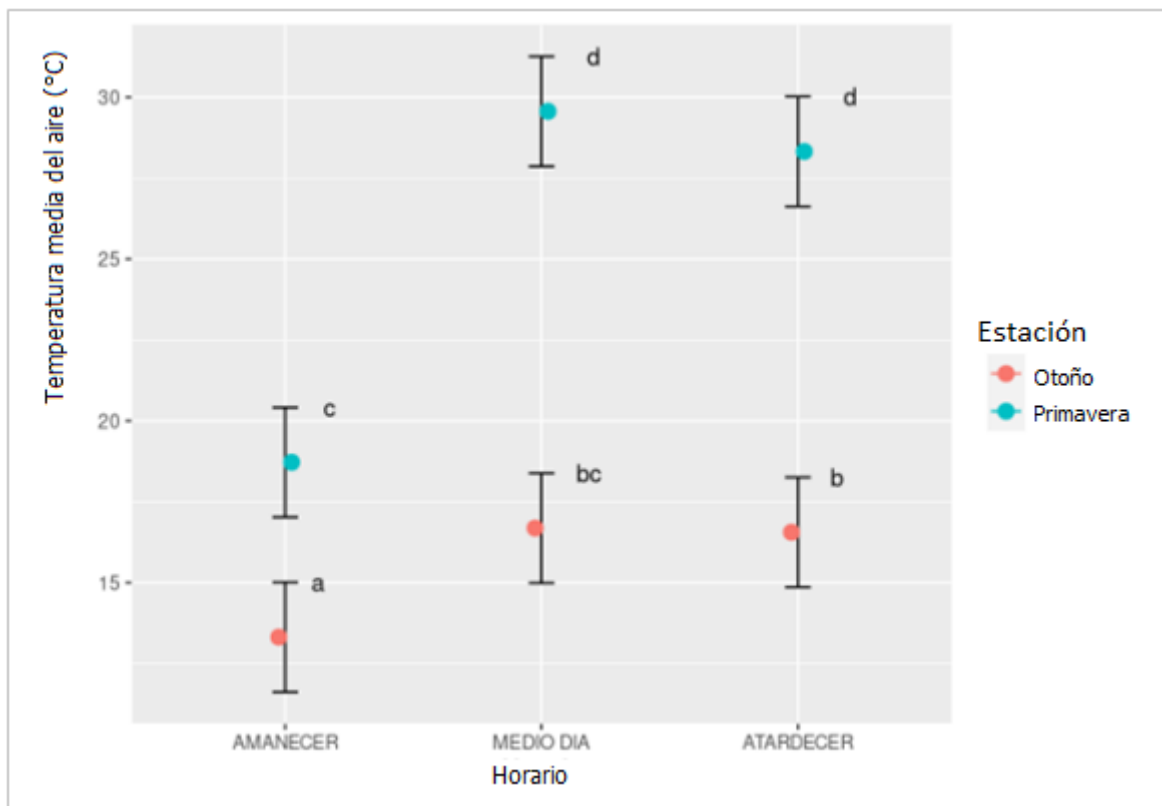


Figura 3.6: temperatura media del aire (°C) registrada a 10 cm sobre el suelo +/- error estándar (n=54), según estación (otoño, primavera) y horario (amanecer, medio día, atardecer). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de significancia del 5%.

En cuanto a las *temperaturas edáficas a -5 cm*, el modelo lineal mixto ajustado mostró que los efectos de microambiente, horario, época y las interacciones horario-época ($X^2 = 77,18$; $p=2,2 \cdot 10^{-16}$) y horario-microambiente ($X^2 = 19,45$; $p=0,0006$) fueron significativos. Las comparaciones de a pares mediante Tukey considerando la interacción horario-época, mostró un comportamiento similar al de las temperaturas del aire ya que las mayores temperaturas ocurrieron en primavera durante el medio día y el atardecer, y las temperaturas más bajas en amanecer de otoño (Figura 3.7). Mientras que el análisis de a pares considerando la interacción horario-microambiente, mostró que las mayores temperaturas

se observan en el interparche durante el mediodía, en sotavento durante medio día y en interparche al atardecer (Figura 3.8).

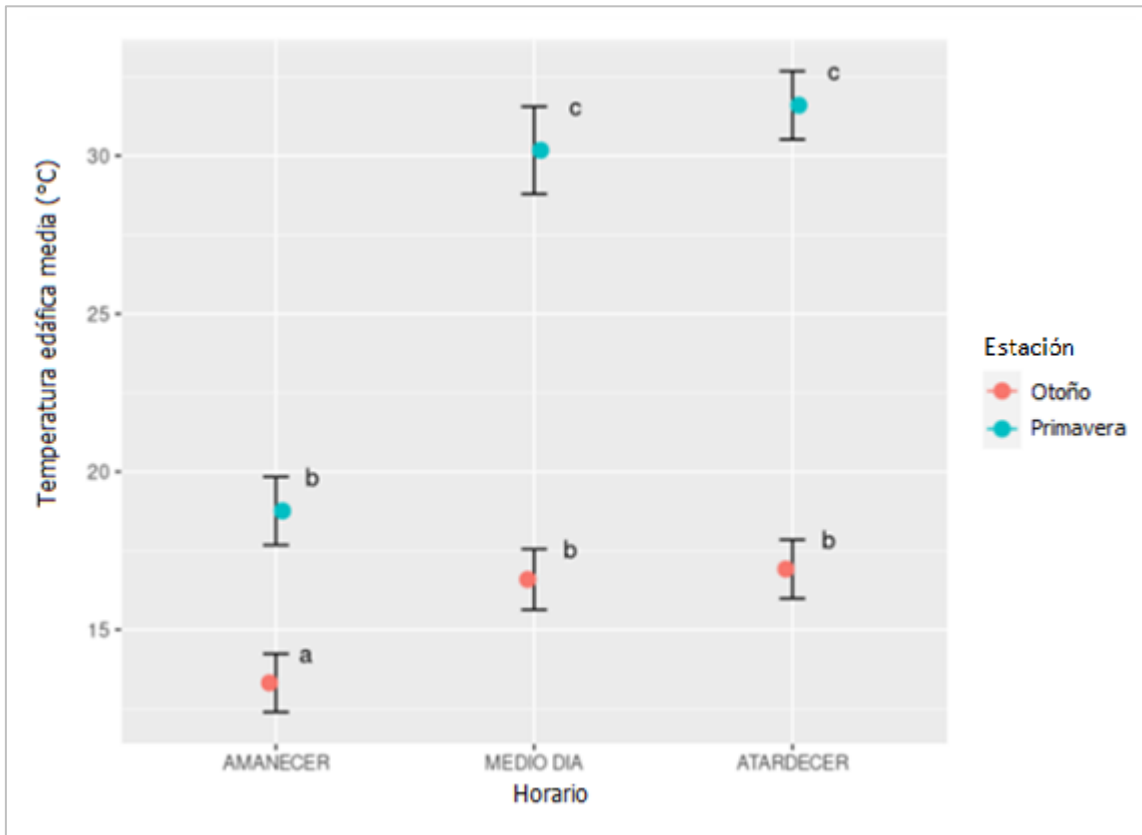


Figura 3.7: temperatura edáfica (°C), media +/- error estándar (n=54), según estación (otoño, primavera) y horario (amanecer, medio día, atardecer). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de 5%.

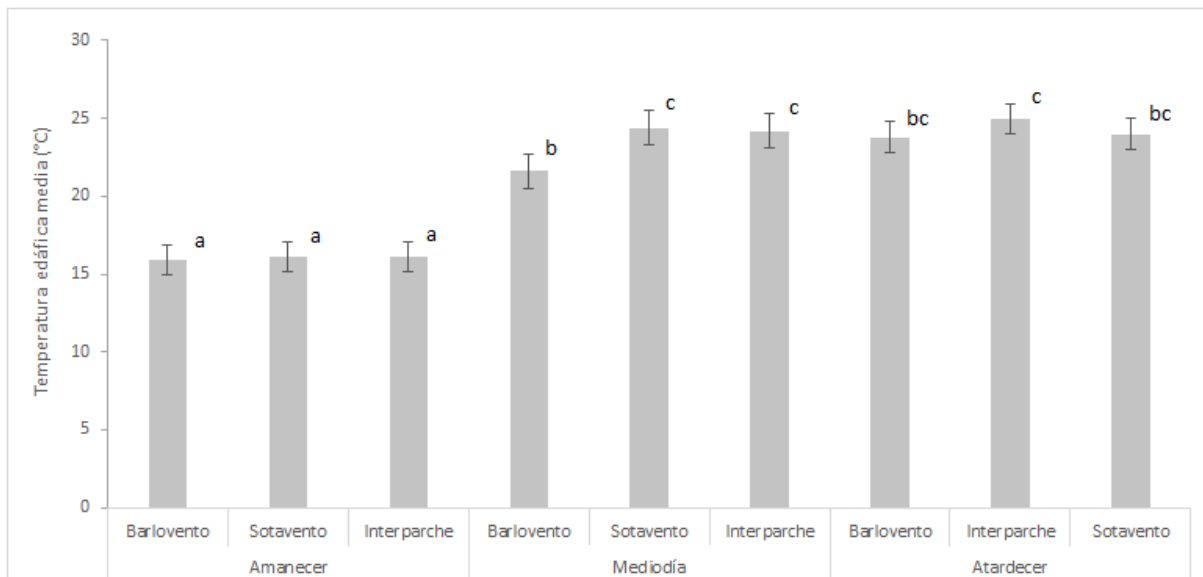


Figura 3.8: temperatura edáfica (°C), media +/- error estándar (n=108), según microambiente (barlovento, sotavento, interparche) y horario (amanecer, medio día, atardecer). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de significancia del 5%.

Con relación al análisis del contenido volumétrico de agua en el suelo, el modelo lineal mixto que mejor ajuste tuvo fue el que consideró efecto aleatorio la combinación de sitio y año, y efectos aleatorios los meses y microambiente (la interacción entre factores no fue significativa), ese modelo mostró que solo el efecto del mes fue significativo ($\chi^2 = 138,03$; $p < 2,2e^{-16}$). Las comparaciones de a pares mediante el test de Tukey, expusieron que abril fue el mes con mayor contenido de agua en el suelo (Figura 3.9).

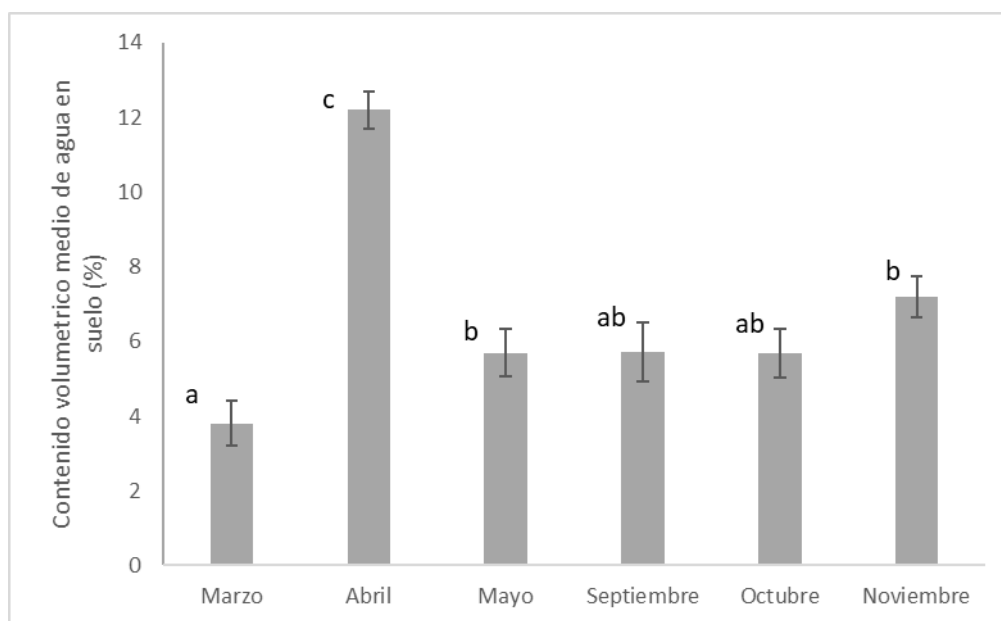


Figura 3.9: contenido volumétrico de agua en el suelo (%), medio +/- error estándar (n=54), en los meses de muestreo. Letras diferentes indican diferencias significativas a un nivel de significancia del 5%.

3.3.2. Emergencia

3.3.2.1. Otoño

La emergencia acumulada de plántulas en otoño, expresada en densidad (ind/m²), ocurrió principalmente en el mes de abril, en el cual las precipitaciones rondaron los 30 mm, duplicando la media histórica del mes. Las formas de vida con mayor abundancia fueron las hierbas anuales, seguida por los arbustos y las hierbas perennes (Figura 3.10).

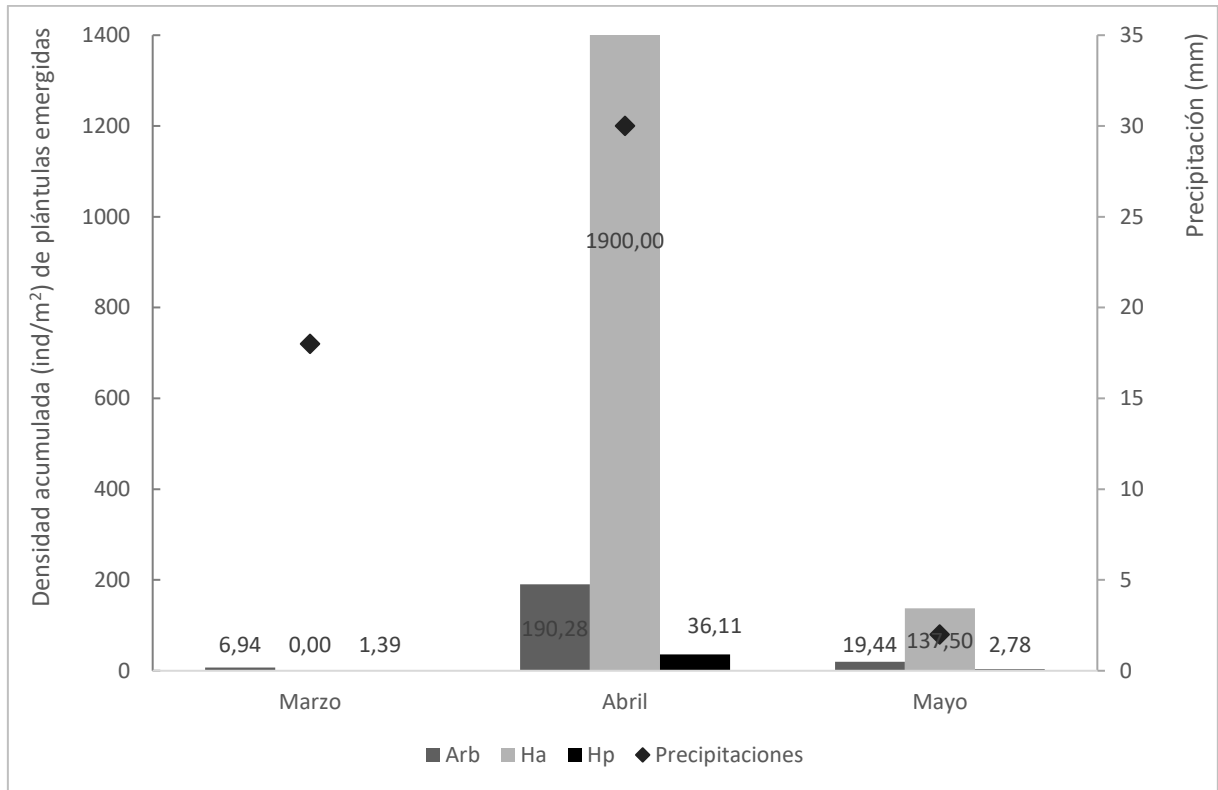


Figura 3.10: densidad acumulada (ind/m²) de plántulas emergidas durante marzo, abril y mayo en los sitios de estudio, discriminadas según su forma de vida (Arb: arbustos, Ha: hierbas anuales; Hp: hierbas perennes). Se indica en el eje vertical secundario y en rombos sobre el gráfico las precipitaciones acumuladas (mm) en el área en cada mes.

Con respecto a la emergencia de plántulas según los microambientes, la riqueza específica de los micrositos fue: 14 a sotavento, 13 en interparche y 8 a barlovento. Las curvas de rarefacción mostraron que, la riqueza en sotavento fue mayor a la de barlovento, pero no fue diferente respecto a interparche dado que los intervalos de confianza al 95% se solapan (Figura 3.11). También se observó mayor cantidad de individuos en sotavento, seguida de barlovento y por último interparche. La completitud de la muestra, estimada según el parámetro de cobertura de la muestra en función al número de individuos, fue de 0,998 en barlovento, 0,997 en interparche y 0,995 en sotavento (Figura 3.12).

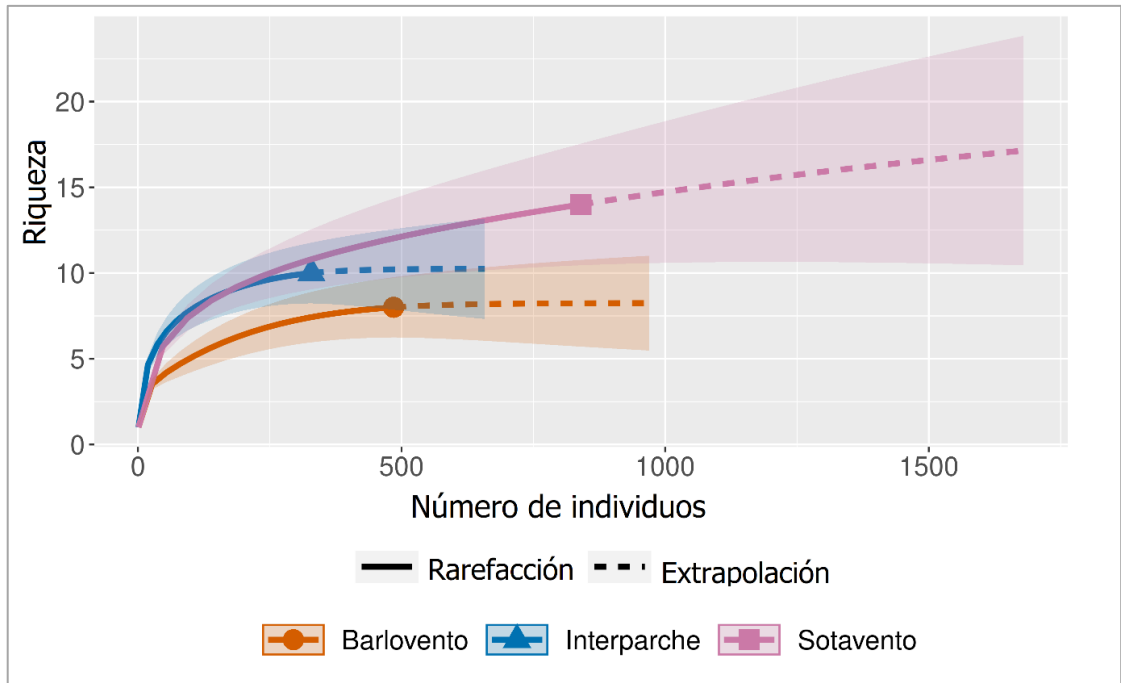


Figura 3.11: Curvas de rarefacción (línea continua) y extrapolación (línea punteada) de la riqueza durante el otoño, basadas en la cantidad total de individuos en los microambientes (barlovento, interparche, sotavento). La zona sombreada en las curvas representa el intervalo de confianza al 95%; la superposición entre estos indica que los micrositios poseen similar riqueza.

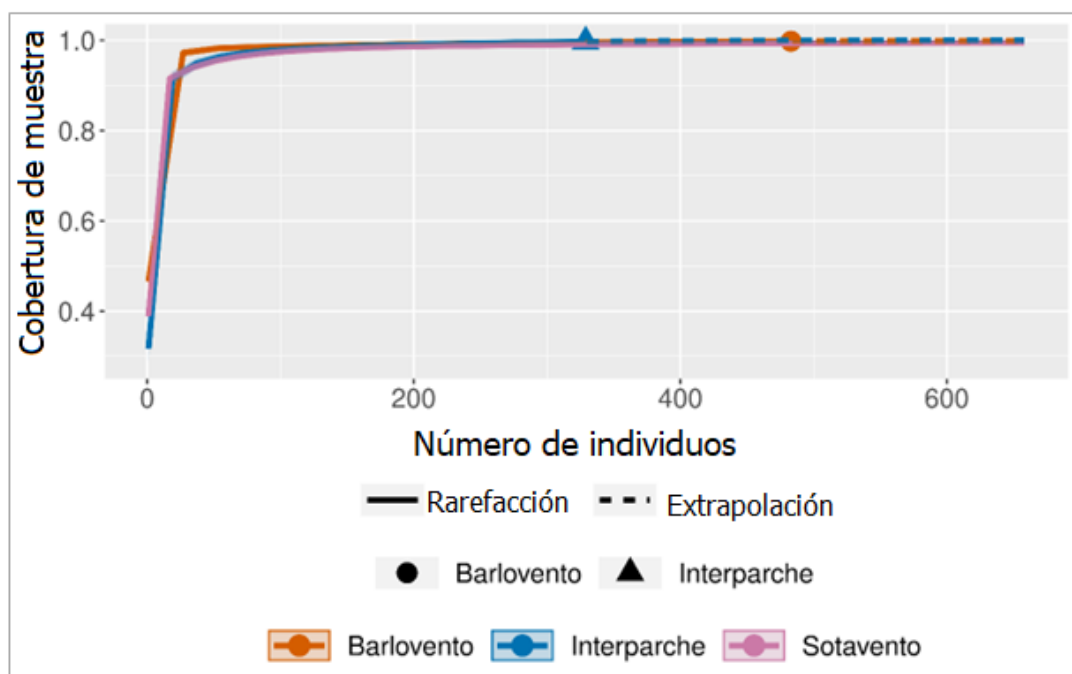


Figura 3.12: Curvas de cobertura de muestra (rarefaccionadas en línea sólida y extrapoladas en línea punteada) formuladas mediante el software Inext, a partir del número de individuos muestreados durante otoño, en cada uno de los microambientes (barlovento, interparche y sotavento).

Las especies *Erodium cicutarium*, *Gutierrezia sp* y *Habranthus jamesonii* solo estuvieron presentes a sotavento del parche de vegetación, mientras que *S. aphylla* sólo se registró en el interparche. Por otra parte, las especies que estuvieron presentes en todos los microambientes, enumeradas según su densidad promedio de emergencia decreciente, fueron: *Schismus arabicus*, *Pectocarya linearis*, *Grindelia chilensis*, *Plantago patagonica*, *Larrea divaricata*, *Hoffmannseggia erecta* y *Calycera crassifolia* (Tabla 3.2).

Tabla 3.2: Densidad promedio (n =18), expresada como n° de individuos/m², y riqueza de las plántulas emergidas en los distintos microambientes (interparche, sotavento y barlovento), durante otoño.

Especie	Forma de vida	Microambiente		
		Interparche	Sotavento	Barlovento
<i>Adesmia filipes</i>	Ha	0,04	0,08	0,00
<i>Bougainvillea spinosa</i>	Arb	0,04	1,00	0,00
<i>Bromus tectorum</i> (exótica)	Ha	0,06	0,00	0,00
<i>Calycera crassifolia</i>	Hp	0,12	0,23	0,15
<i>Erodium cicutarium</i>	Ha	0,00	0,08	0,00
<i>Gilia crassifolia</i>	Ha	0,02	0,39	0,00
<i>Grindelia chilensis</i>	Arb	0,76	4,48	4,86
<i>Gutierrezia sp.</i>	Arb	0,00	0,15	0,00
<i>Habranthus jamesonii</i> *	Hp	0,00	0,08	0,00
<i>Hoffmannseggia erecta</i> **	Hp	0,06	0,39	0,31
<i>Larrea divaricata</i>	Arb	0,45	2,16	0,39
<i>Panicum urvilleanum</i>	Hp	0,00	0,00	0,08
<i>Pappostipa speciosa</i> **	Hp	0,00	0,08	0,00
<i>Pectocarya linearis</i>	Ha	4,58	33,02	11,42
<i>Plantago patagónica</i>	Ha	0,60	1,70	0,39
<i>Prosopis flexuosa</i>	Arb	0,02	0,00	0,00
<i>Schismus arabicus</i>	Ha	4,16	37,65	28,01
<i>Senna aphylla</i>	Arb	0,06	0,00	0,00
Riqueza específica		13	14	8

* especie provista de bulbo subterráneo, fue identificada durante la floración ** Plántula y/o vástago

Los modelos lineales generalizados mixtos aplicados para el análisis de la emergencia, según la forma de vida, en los distintos ambientes diferenciaron el microambiente interparche del resto, donde todas las formas de vida (arbustos; hierbas perennes; hierbas anuales) presentaron menores densidades. El análisis de la emergencia de los arbustos ($X^2=67,91$; $p<0,0001$) y las hierbas anuales ($X^2= 90,44$; $p<0,0001$) muestra que los microambientes barlovento y sotavento también se diferenciaron, detectándose en éste los mayores valores de densidad de plántulas emergidas. En el caso de las hierbas perennes ($X^2 = 7,21$; $p=0,027$), los microambientes barlovento y sotavento no se diferenciaron (Figura 3.13).

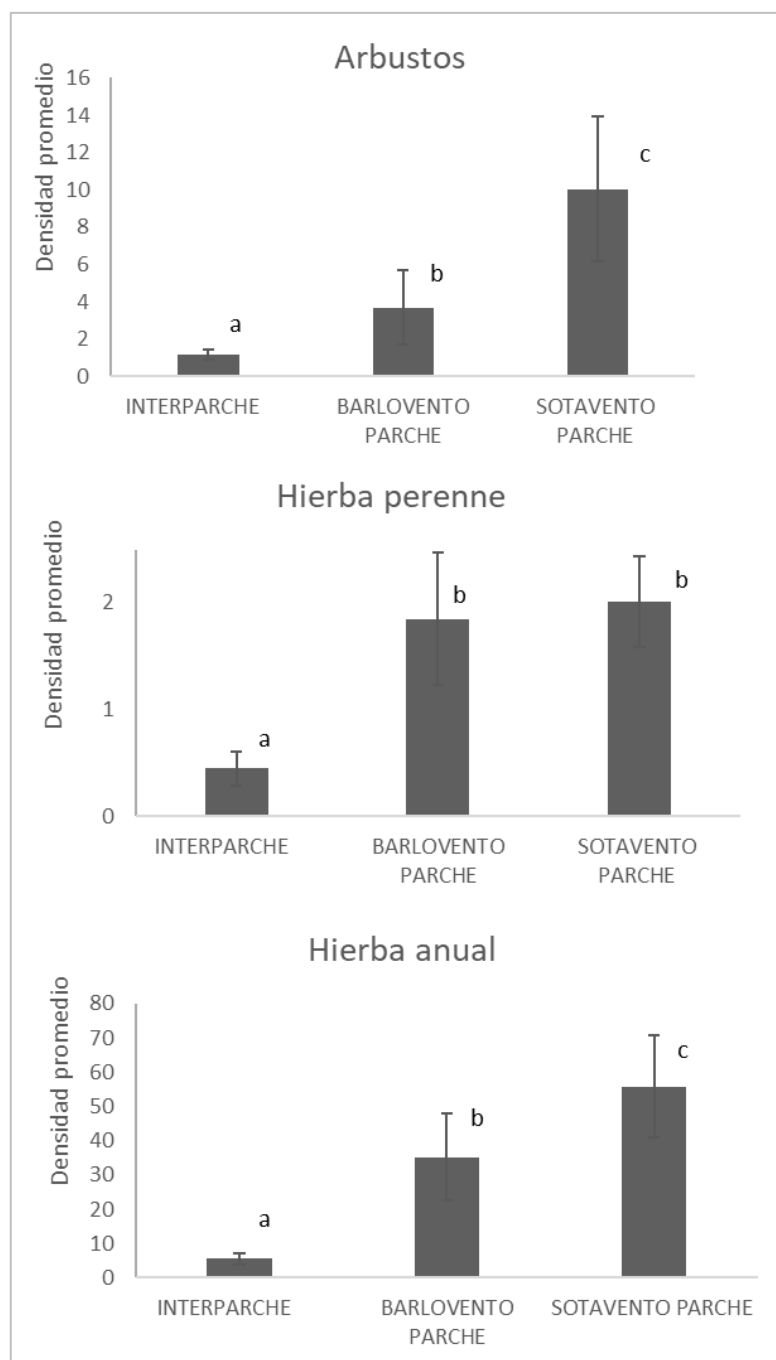


Figura 3.13: Densidad promedio (ind/m² ± error estándar) de plántulas emergidas, durante otoño, en los microambientes de estudio (interparche, barlovento; sotavento) según la forma de vida: arbusto; hierba perenne; hierba anual. (n=18) Letras distintas indican diferencias significativas de la densidad de plántulas entre microambientes a un nivel de 5%.

3.3.2.2. Primavera

La emergencia de plántulas (principalmente de hierbas anuales y perennes) ocurrió mayormente en el mes de octubre, en el cual las precipitaciones rondaron los 37 mm. Las formas de vida con mayor abundancia son las hierbas anuales, seguida por las hierbas perennes y arbustos (Figura 3.14).

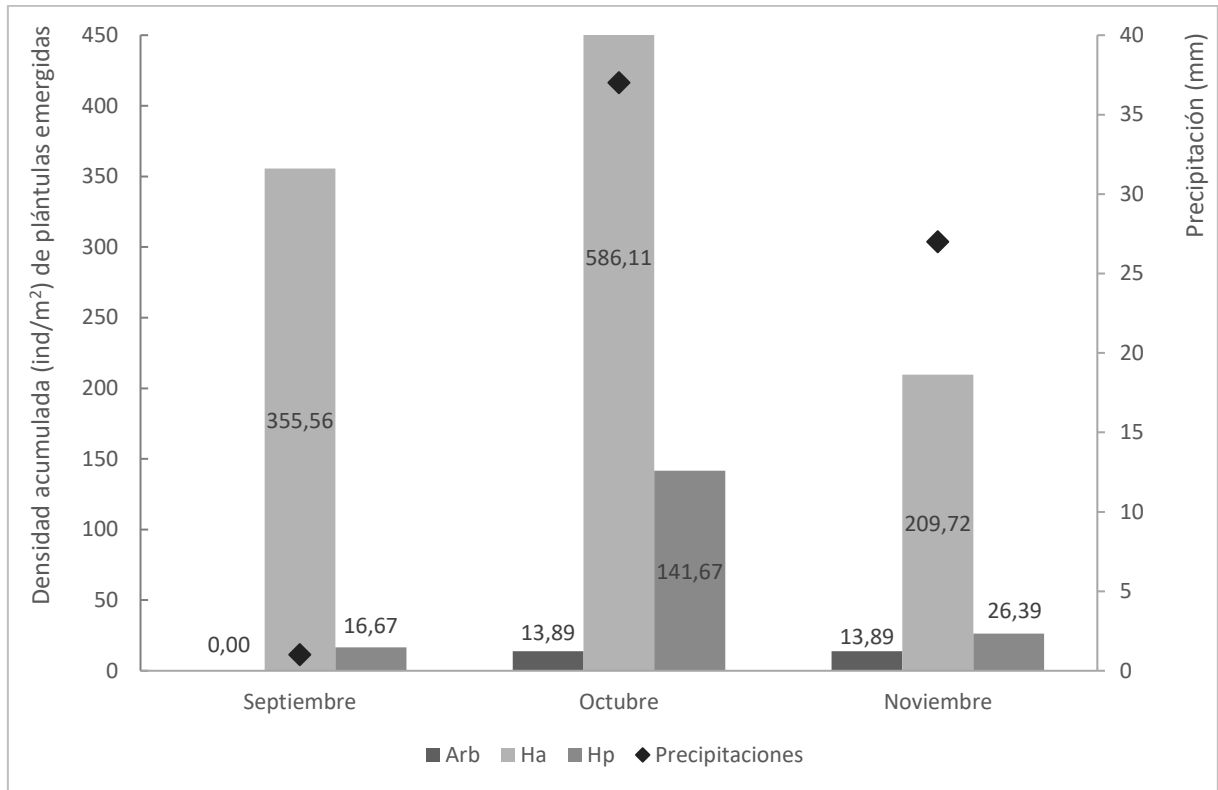


Figura 3.14: densidad acumulada (ind/m²) de plántulas emergidas durante septiembre, octubre y noviembre en los sitios de estudio, discriminadas según su forma de vida (Arb: arbustos, Ha: hierbas anuales; Hp: hierbas perennes). Se indica en el eje vertical secundario y en rombos sobre el gráfico las precipitaciones acumuladas (mm) en el área, en cada mes,

Con respecto a la emergencia de plántulas según los microambientes, todos presentaron la misma riqueza acumulada (12). Al rarefacionar los datos de riqueza se confirma que no hay diferencias en la riqueza en los distintos microambientes (Figura 3.15). La completitud de la muestra, estimada según el parámetro de cobertura de la muestra en función al número de individuos, fue de 0,978 en barlovento, 0,990 en interparche y 0,993 en sotavento (Figura 3.16).

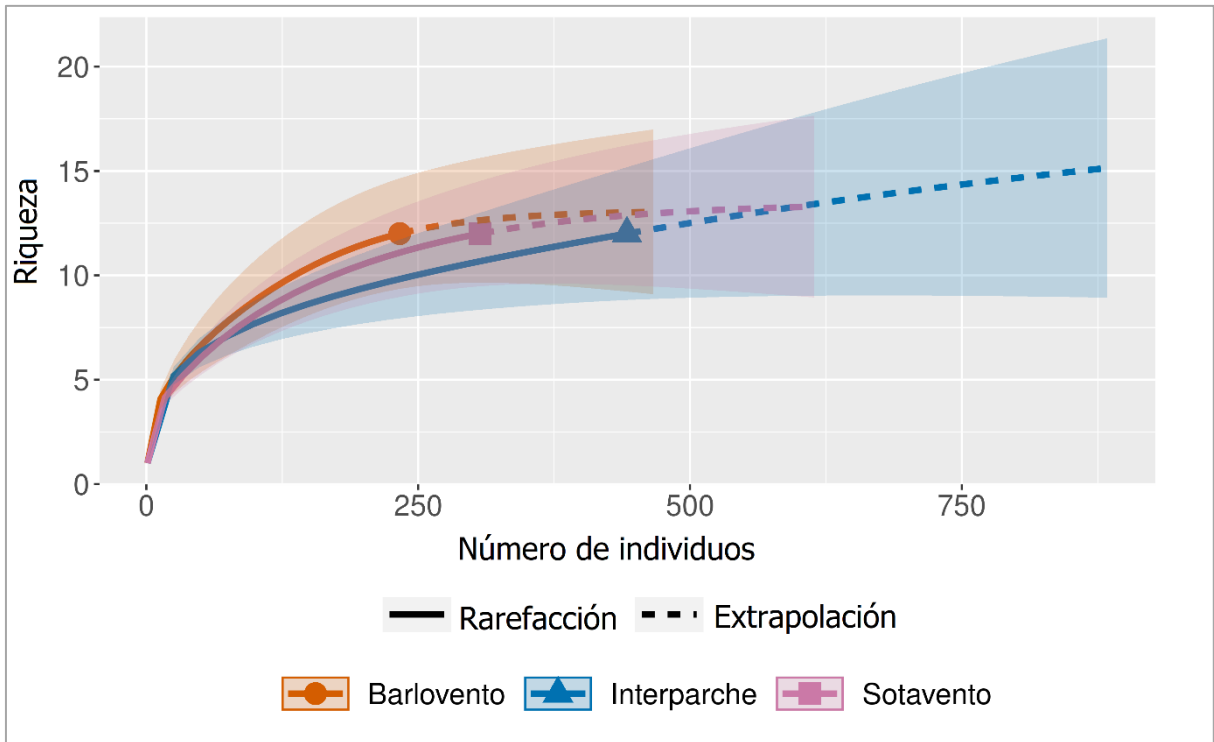


Figura 3.15: Curvas de rarefacción (línea continua) y de extrapolación (línea punteada) de la riqueza durante la primavera, basadas en la cantidad de individuos en los microambientes. La zona sombreada en las curvas representa el intervalo de confianza al 95%, la superposición de estos indica que los micrositios no se diferencian en su riqueza.

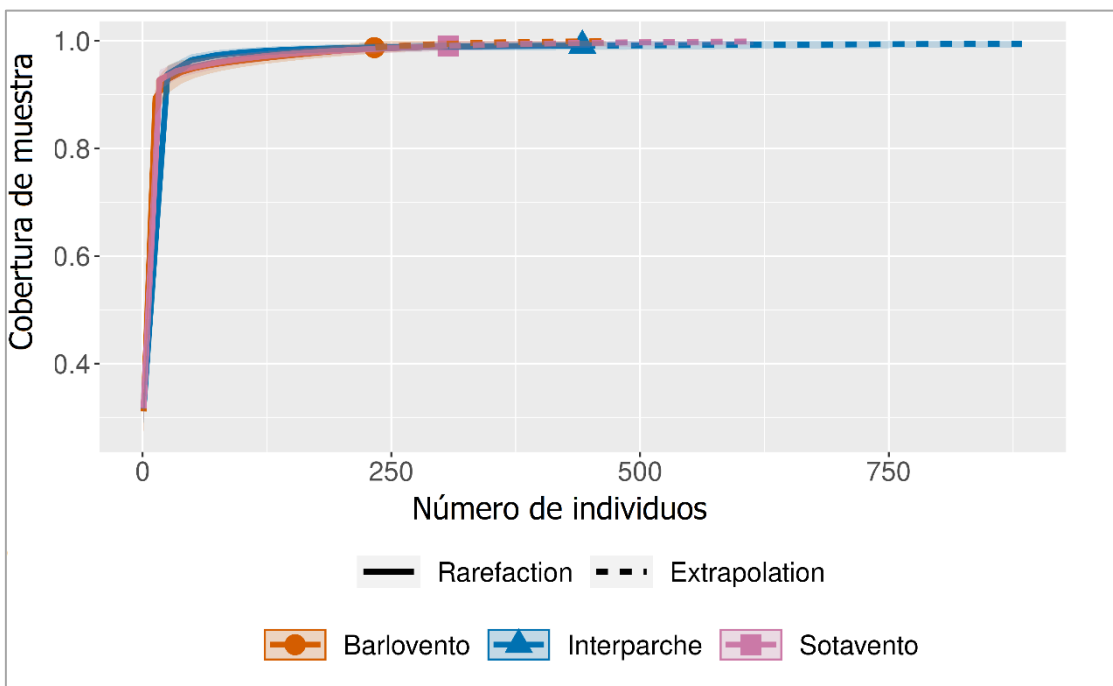


Figura 3.16: Curvas de cobertura de muestra formuladas a mediante el software Inext, a partir del número de individuos muestreados durante primavera, en cada uno de los microambientes (barlovento, interparche y sotavento).

Las especies *Bromus sp.* y *Poa lanuginosa* solo estuvieron presentes a sotavento del parche de vegetación. Mientras que *P. speciosa* solo se observó a barlovento y *Adesmia filipes* en interparche. Por otra parte, las especies que estuvieron presentes en todos los microambientes, enumeradas según densidad promedio de emergencia decreciente, fueron: *Pectocarya linearis*, *S. arabicus*, *H. erecta*, *Plantago patagonica*, *E. cicutariun*, *L. divaricata* y *Panicum urvilleanum* (Tabla 3.3).

Tabla 3.3: densidad promedio (n =18) expresada como n° de individuos/m² y riqueza, de las plántulas emergidas en los distintos microambientes (interparche, sotavento y barlovento) durante primavera.

Especie	Forma de vida	Microambiente		
		Interparche	Sotavento	Barlovento
<i>Adesmia filipes</i>	Ha	0,04	0,00	0,00
<i>Bromus tectorum</i> (exótica)	Ha	0,00	0,15	0,00
<i>Calycera crassifolia</i>	Hp	0,00	0,15	0,15
<i>Erodium cicutariun</i>	Ha	0,25	0,23	0,85
<i>Grindelia chiloensis</i>	Arb	0,04	0,00	0,08
<i>Gutierrezia sp.</i>	Arb	0,02	0,00	0,08
<i>Habranthus jamesonii</i>	Hp	0,00	0,08	0,08
<i>Hoffmannseggia erecta</i> **	Hp	0,64	3,94	2,55
<i>Hyalis argentea</i> **	Arb	0,04	0,08	0,00
<i>Larrea divaricata</i>	Arb	0,10	0,46	0,23
<i>Panicum urvilleanum</i>	Hp	0,14	0,39	0,23
<i>Pappostipa speciosa</i>	Hp	0,00	0,00	0,08
<i>Pectocarya linearis</i>	Ha	4,02	9,18	7,56
<i>Plantago patagónica</i>	Ha	1,46	0,15	0,15
<i>Poa lanuginosa</i> **	Hp	0,00	0,08	0,00
<i>Schismus arabicus</i>	Ha	2,43	8,95	6,17
<i>Senecio filaginoides</i>	Arb	0,02	0,00	0,00
Riqueza específica		12	12	12

* Especie provista de bulbo subterráneo, fue identificada durante la floración. ** Plántula y/o vástago

Los modelos lineales generalizados mixtos aplicados para el análisis de la densidad de las hierbas anuales ($X^2 = 17,02$; $p = 0,0002$) y perennes ($X^2 = 17,70$; $p < 0,0001$) diferenciaron el microambiente a sotavento, con mayor emergencia de plántulas, del de barlovento e interparche. En el caso de los arbustos ($X^2 = 11,23$; $p = 0,0036$), la emergencia fue mayor a barlovento y sotavento, sin diferencias significativas entre ambos, pero con la tendencia de mayor emergencia promedio a barlovento que a sotavento (0,83 ind/m² vs. 0,49 ind/m²) (Figura 3.17).

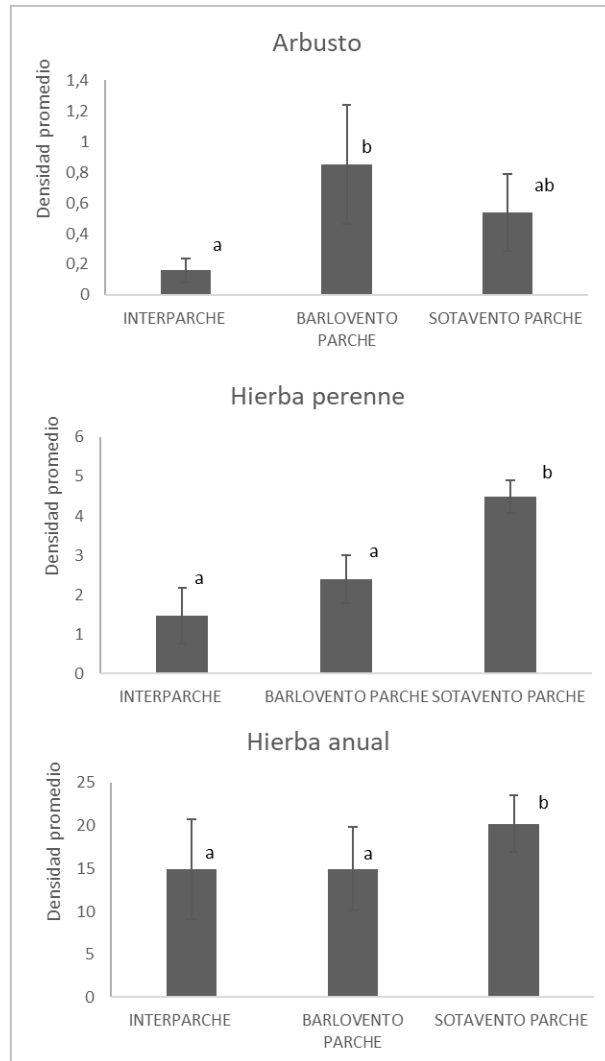


Figura 3.17: Densidad promedio (ind/m² ± error estándar) de plántulas emergidas, durante primavera, en los diferentes microambientes (interparche, barlovento; sotavento) según la forma de vida: Arbusto; Hierba perenne; Hierba anual. (n=18). Letras distintas indican diferencias significativas de la densidad de plántulas entre microambientes a un nivel de 5%.

3.4. Discusión:

En tierras secas la emergencia y reclutamiento de plántulas suele verse favorecida por plantas nodrizas (Soriano et al., 1994; Bertiller et al., 20004; Pelliza et al., 2021). En este estudio la hipótesis fue que *Larrea divaricata* genera condiciones favorables bajo su dosel que facilitan la emergencia de plántulas; la misma se cumplió parcialmente ya que si bien bajo el dosel de *L. divaricata*, la emergencia fue mayor, principalmente en la orientación sotavento, no se observaron mejoras en todas las condiciones ambientales esperadas. Si bien las temperaturas edáficas bajo el dosel de *L. divaricata*, en la orientación barlovento, fueron menores durante el mediodía y atardecer respecto a las zonas desprovistas de vegetación, no se registraron diferencias en el contenido volumétrico de agua en el suelo. Estos resultados concuerdan con otros similares en la misma área de estudio (Rodríguez Araujo, 2021), quién detectó mediante sondas edáficas de registro continuo de la humedad leves diferencias (2,64 vs 2,76%) entre áreas bajo parches de vegetación y sitios completamente desprovistos de vegetación. Existen, también, antecedentes en el Monte Austral de Chubut sobre mayor contenido de agua en el suelo en áreas de interparche, que fueron atribuidos a un mayor consumo de agua en los parches de vegetación por parte de las plantas que lo integran (Bisigato & López Laphitz, 2009; Kowaljow et al., 2017). También, en el Monte Austral de Río Negro se ha reportado menor contenido de agua en el suelo bajo parches de *L. divaricata* por Kröpfl y colaboradores (2002), quienes informan que la cubierta de dicho arbusto intercepta el 22,4% de la precipitación, reduciendo el contenido de agua en el suelo. Estos trabajos confirman que la disponibilidad de agua en tierras secas es sumamente heterogénea, debido a la variación temporal y espacial de los patrones de precipitación y a la compleja redistribución del agua de lluvia en la superficie del suelo (Noy-Meir, 1973; Tongway & Ludwig, 1996). Por otra parte, se observó mayor contenido de agua en el suelo durante el mes de abril, producto de las precipitaciones acumuladas durante ese mes. Asimismo, la emergencia registrada a finales de abril también fue la más alta poniendo de manifiesto que en este mes el contenido de agua en el suelo no fue limitante en la germinación y emergencia de semillas, a diferencia de lo que ocurre con frecuencia en las tierras secas (James et al., 2011; Commander et al., 2019). Como las condiciones climáticas propias de cada año pueden afectar o favorecer la emergencia de las plántulas en los distintos microambientes, deberían realizarse nuevas investigaciones con mayor período de estudio.

Las hierbas perennes emergieron en mayor cantidad durante los meses más lluviosos, durante otoño o primavera, mientras que los arbustos mostraron similar comportamiento solo en otoño ya que en primavera la cantidad de plántulas emergidas no se vió favorecida por un aumento de la precipitación. Esto concuerda con investigaciones de Bisigato & Bertiller (2004), quienes observaron que en el Monte Austral de Chubut los pastos son más dependientes que los arbustos de las precipitaciones previas para su reclutamiento. Si bien en la presente tesis no se evaluó el establecimiento de las plántulas, la

germinación y emergencia son cuellos de botella cruciales en los procesos de reclutamiento (Larson et al., 2015; Commander et al., 2019). Asimismo, los resultados muestran un patrón coincidente con otros estudios realizados en el Monte Austral, en los que se observaron mayores densidades de pastos y arbustos bajo la influencia de los parches de vegetación (Bisigato & Bertiller, 2004). Bonvissuto (2006) en un estudio donde evaluó la emergencia y supervivencia de cinco especies (*Atriplex lampa*, *Elymus erianthus*, *Larrea divaricata*, *Pappostipa speciosa* y *Poa ligularis*) sembradas en distintos microambientes, bajo parches de vegetación de *L. divaricata* y *A. lampa* y en áreas de interparche, determinó mayores valores para las gramíneas perennes bajo los parches, mientras que las especies arbustivas, al igual que en este trabajo, presentaron bajos valores en todos los microambientes. En particular, en el análisis comparativo de la emergencia entre los dos microambientes bajo los parches de vegetación, se observan los mayores valores de emergencia en sotavento. Sin embargo, las cantidades emergidas de cada forma de vida cambian según la estación de año. Durante otoño, sotavento presentó mayores valores de riqueza y emergencia de plántulas de todas las formas de vida comparado con barlovento. Esto puede ser causado por el resguardo del viento brindado por *L. divaricata* que se vería reflejado en una mayor acumulación de semillas y en la formación de micrositios seguros para la emergencia de plántulas. Esta protección posiblemente evitaría la desecación y el daño abrasivo de partículas transportadas por el viento (Defossé et al. 1997, Whitford 2002, Caballero et al. 2008, Busso et al. 2012). En primavera, el patrón fue similar en hierbas perennes y anuales, pero en el caso de los arbustos no hubo diferencias significativas entre los microambientes. Planteamos como posibles explicaciones a este resultado la emergencia previa de plántulas en otoño que pudieron haber disminuido la cantidad de semillas en el banco de semillas de suelo y otros factores que pueden influir en la germinación y emergencia como pueden ser predación, pérdida de viabilidad de semillas, temperaturas edáficas óptimas para la ruptura de dormancias, competencia por el agua con hierbas (Bisigato 2000; Commander et al., 2019; Rodríguez Araujo, 2021). En el caso de las hierbas perennes y anuales, ambas presentaron mayor emergencia a sotavento (NE) de los parches de vegetación en las dos estaciones de estudio, lo cual se puede atribuir al resguardo del viento por parte de *L. divaricata* que ocasionaría un banco de semillas de mayor tamaño, como se explicó anteriormente. Sin embargo, esto es contrario a lo descrito por Leder (2017) quién en el monte de Rio Negro no encontró diferencias significativas en la emergencia de arbustos, gramíneas perennes y plantas anuales entre las orientaciones barlovento y sotavento en islas de arbustos de 1,5 m de diámetro. Se requiere completar estos resultados con estudios de bancos de semillas del suelo para confirmar las hipótesis. Además, en futuros trabajos sobre germinación y emergencia en parches de *L. divaricata* debería contemplarse el posible efecto de los metabolitos secundarios hidrófobos que exuda la especie y que genera una costra impermeable en el suelo (Rajnoch et al., 2020). Los

antecedentes respecto a esa temática indican que el efecto en la germinación y supervivencia de plántulas dependerían de la especie implicada, *P. ligularis* disminuyó la germinación un 18 %, sin efectos en la supervivencia cuando fue propagada en sustratos con metabolitos secundario de *L. divaricata*, mientras que *Nasella tenuis* disminuyó entre 2-69 % la germinación y entre 21-45 % la supervivencia (Segesso et al., 2019). Finalmente, futuras investigaciones deberían avanzar en la evaluación del establecimiento y crecimiento temprano tanto de las plántulas como de plantines introducidos en los parches de vegetación dominados por *L. divaricata*.

3.5. Bibliografía

- Abril, A., Villagra, P., & Noe, L. (2009). Spatiotemporal heterogeneity of soil fertility in the Central Monte desert (Argentina). *Journal of Arid Environments*, 73(10), 901-906.
- Aguiar, M. R., & Sala, O. E. (1994). Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos*, 26-34.
- Aguiar, M. R., & Sala, O. E. (1997). Seed distribution constrains the dynamics of the Patagonian steppe. *Ecology*, 78(1), 93-100.
- Aguiar, M. R., & Sala, O. E. (1999). Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(7), 273-277.
- Álvarez, J. A., Villagra, P. E., Rossi, B. E., & Cesca, E. M. (2009). Spatial and temporal litterfall heterogeneity generated by woody species in the Central Monte desert. *Plant Ecology*, 205(2), 295-303.
- Anisko, T., NeSmith, D. S., & Lindstrom, O. M. (1994). Time-domain reflectometry for measuring water content of organic growing media in containers. *HortScience*, 29(12), 1511-1513.
- Asner, G. P., Borghi, C. E., & Ojeda, R. A. (2003). Desertification in central Argentina: changes in ecosystem carbon and nitrogen from imaging spectroscopy. *Ecological applications*, 13(3), 629-648.
- Barchuk, A. H., & Díaz, M. P. (2000). Vigor de crecimiento y supervivencia de plantaciones de *Aspidosperma quebracho-blanco* y de *Prosopis chilensis* en el Chaco árido. *Quebracho-Revista de Ciencias Forestales*, (8), 17-29.
- Bertiller, M., Bisigato, A., Carrera, A., & del Valle H. (2004). Estructura de la vegetación y funcionamiento de los ecosistemas del Monte Chubutense. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 39 (3-4):139-158.
- Bertiller, M. B., Sain, C. L., Bisigato, A. J., Coronato, F. R., Aries, J. O., & Graff, P. (2002). Spatial sex segregation in the dioecious grass *Poa ligularis* in northern Patagonia: the role of environmental patchiness. *Biodiversity & Conservation*, 11(1), 69-84.
- Bisigato, A.J. (2000). Dinámica de la vegetación en áreas pastoreadas del extremo austral de la Provincia Fitogeográfica del Monte. Tesis Doctoral: Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Bisigato, A., & Bertiller, M. (1999). Seedling emergence and survival in contrasting soil microsites in the Patagonian-Monte shrubland. *Journal of Vegetation Science*. 10: 335- 342.

- Bisigato, A., & Bertiller, M. (2004). Seedling recruitment of perennial grasses in degraded areas of the Patagonian Monte. *Journal of Range Management* 57: 191–196.
- Bisigato, A. J., & Laphitz, R. M. L. (2009). Ecohydrological effects of grazing-induced degradation in the Patagonian Monte, Argentina. *Austral Ecology*, 34(5), 545-557.
- Bonvissuto, G. L. (2006). Establecimiento de plántulas de gramíneas y arbustos dentro y entre isletas de vegetación en el monte austral neuquino. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Sur. Departamento de Agronomía. Argentina. 195 pp.
- Bulleri, F., Bruno, J. F., Silliman, B. R., & Stachowicz, J. J. (2016). Facilitation and the niche: implications for coexistence, range shifts and ecosystem functioning. *Functional Ecology*, 30(1), 70-78.
- Busso, C. A., Bonvissuto, G. L., & Torres, Y. A. (2012). Seedling recruitment and survival of two desert grasses in the monte of Argentina. *Land Degradation & Development*, 23(2), 116-129.
- Caballero, I., Olano, J. M., Loidi, J., & Escudero, A. (2008). A model for small-scale seed bank and standing vegetation connection along time. *Oikos*, 117(12), 1788-1795.
- Callaway, R. M. (1995). Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61(4), 306-349.
- Callaway, R. M. (2007). Species-specific positive interactions. In *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. 255-293. Springer, Dordrecht.
- Campanella, M. V., & Bertiller, M. B. (2008). Plant phenology, leaf traits and leaf litterfall of contrasting life forms in the arid Patagonian Monte, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 19(1), 75-85.
- Carrera, A.L., Vargas, D.N., Campanella, M.V., Bertiller, M.B., Sain, C.L., & Mazzarino, M.J. (2005). Soil nitrogen in relation to quality and decomposability of plant litter in the Patagonian Monte, Argentina. *Plant Ecology*, 181, 139–151
- Chao, A., Ma, K. H., and Hsieh, T.C. (2016) iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/inext-online/.
- Commander, L.E., Merino-Martín, L., Elliott, C.P., Miller, B.P., Dixon, K. and Stevens, J. (2019). Demographic, seed and microsite limitations to seedling recruitment in semi-arid mine site restoration. *Plant and Soil*, 1-17.

- Defossé, G. E., Bertiller, M. B., & Robberecht, R. (1997). Effects of topography, soil moisture, wind and grazing on *Festuca* seedlings in a Patagonian grassland. *Journal of Vegetation Science*, *8*(5), 677-684.
- Eccles, N. S., Esler, K. J., & Cowling, R. M. (1999). Spatial pattern analysis in Namaqualand desert plant communities: evidence for general positive interactions. *Plant Ecology*, *142*(1-2), 71-85
- El-Bana, M. I., Nijs, I., & Khedr, A. H. A. (2003). The importance of phytogenic mounds (Nebkhas) for restoration of arid degraded rangelands in Northern Sinai. *Restoration Ecology*, *11*(3), 317-324.
- Flores, J., & Jurado, E. (2003). Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science*, *14*(6), 911-916.
- James, J. J., Svejcar, T. J., & Rinella, M. J. (2011). Demographic processes limiting seedling recruitment in arid grassland restoration. *Journal of Applied Ecology*, *48*(4), 961-969.
- Kröpfl, A. I., Cecchi, G. A., Villasuso, N. M., & Distel, R. A. (2002). The influence of *Larrea divaricata* on soil moisture and on water status and growth of *Stipa tenuis* in southern Argentina. *Journal of Arid Environments*, *52*(1), 29-35.
- Kowaljow, E., Gonzalez-Polo, M., & Mazzarino, M. J. (2017). Understanding compost effects on water availability in a degraded sandy soil of Patagonia. *Environmental Earth Sciences*, *76*(6), 255.
- Larson, J. E., Sheley, R. L., Hardegree, S. P., Doescher, P. S., & James, J. J. (2015). Seed and seedling traits affecting critical life stage transitions and recruitment outcomes in dryland grasses. *Journal of Applied Ecology*, *52*(1), 199-209.
- Leder, C. V. (2017). Banco de semillas y reclutamiento de plántulas en una estepa arbustivo-graminosa del Monte oriental rionegrino y su relación con la historia de uso de la tierra. Tesis Doctor en Biología. Universidad Nacional del Sur.
- Ludwig, J. A., & Tongway, D. J. (1995). Spatial organisation of landscapes and its function in semi-arid woodlands, Australia. *Landscape Ecology*, *10*(1), 51-63.
- Luo, W., Zhao, W., & Liu, B. (2016). Growth stages affect species richness and vegetation patterns of nebkhas in the desert steppes of China. *Catena*, *137*, 126-133.
- Marone, L., Cueto, V. R., Milesi, F. A., & Casenave, J. L. D. (2004). Soil seed bank composition over desert microhabitats: patterns and plausible mechanisms. *Canadian Journal of Botany*, *82*(12), 1809-1816.

- Méndez, E., Guevara, J. C., & Estevez, O. R. (2004). Distribution of cacti in *Larrea spp.* shrublands in Mendoza, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 58(4), 451-462.
- Noy-Meir I (1973) Desert ecosystems: Environment and producers. *Annual review of Ecology and systematic*, 4: 25-51
- Padilla, F. & Pugnaire, F. (2006). The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environments* 4: 196-202.
- Pelliza, Y. I., Fernandez, A., Saiz, H., & Tadey, M. (2021). Together we stand, divided we fall: Effects of livestock grazing on vegetation patches in a desert community. *Journal of vegetation science*, 32(2), e13015.
- Prieto, L.H., Bertiller, M.B., Carrera, A.L., & Olivera, N.L. (2011). Soil enzyme and microbial activities in a grazing ecosystem of Patagonian Monte, Argentina. *Geoderma* 162: 281-287
- Puigdefábregas, J. (2005). The role of vegetation patterns in structuring runoff and sediment fluxes in drylands. *Earth Surface Processes and Landforms: The Journal of the British Geomorphological Research Group*, 30(2), 133-147.
- Pucheta, E., Llanos, M., Meglioli, C., Gaviorno, M., Ruiz, M., & Parera, C. (2006). Litter decomposition in a sandy Monte desert of western Argentina: Influences of vegetation patches and summer rainfall. *Austral Ecology*, 31(7), 808-816.
- Rajnoch, M. G., Pérez, D. R., & Ravetta, D. A. (2020). La capacidad de producir metabolitos secundarios carbonados: ¿podría ser un carácter de interés entre especies seleccionadas para la restauración de zonas áridas? *Boletín de la Red de Restauración Ecológica de la Argentina*; 4, 26-29.
- Rodríguez Araujo, M.E (2021). Rehabilitación ecológica de sitios degradados por disturbios severos en el Monte Austral Neuquino: evaluación de la siembra directa con especies nativas. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata.
- Rossi, B. E. (2004). Flora y vegetación de la Reserva de Biosfera de Ñacuñán después de 25 años de clausura. Heterogeneidad espacial a distintas escalas. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Cuyo. Mendoza.
- Segesso, L., Carrera, A. L., Bertiller, M. B., & Cisneros, H. S. (2019). Soluble phenolics extracted from *Larrea divaricata* leaves modulate soil microbial activity and perennial grass establishment in arid ecosystems of the Patagonian Monte, Argentina. *Plant Ecology*, 220(4-5), 441-456.

Soriano, A., Sala, O. E., & Perelman, S. B. (1994). Patch structure and dynamics in a Patagonian arid steppe. *Vegetatio*, *111*(2), 127-135.

Tadey, M., & Farji-Brener, A. G. (2007). Discriminating direct and indirect effects of exotic grazers on native plant cover in the Monte desert of Argentina. *Journal of arid environments*, *69*(3), 526-536.

Tielborger, K., & Kadmon, R. (2000). Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology*, *81*(6), 1544-1553.

Tongway, D. J., & Ludwig, J. A. (1996). Rehabilitation of semiarid landscapes in Australia. I. Restoring productive soil patches. *Restoration Ecology*, *4*(4), 388-397.

Whitford, W. G. (2002). *Ecology of Desert Systems*. Elsevier.

4. CAPÍTULO 4: Evaluación de especies pioneras del Monte Austral como nodrizas en ensayos de rehabilitación de sitios afectados por la actividad hidrocarburífera en la Patagonia argentina

4.1. Introducción

La Patagonia árida y semiárida argentina es una extensa región de gran interés ecológico por sus dos provincias fitogeográficas vulnerables (Monte y Estepa Patagónica), y por poseer máxima prioridad regional de conservación por su flora, en Argentina y en América Latina (Beeskow et al., 2005; Dinerstein et al., 1995; Chehébar et al. 2013). En esta región el problema de la desertificación alcanza niveles graves y muy graves (del Valle et al., 1998). Las actividades ganaderas, hidrocarburíferas, así como la extracción desmedida de leña y la introducción de especies exóticas han degradado, dañado o destruido gran parte de este valioso patrimonio natural (Morello et al., 2012). Estudios realizados en esta región determinaron una lenta regeneración post-perturbación de la vegetación (Fiori & Zalba, 2003; Pérez et al., 2009; González et al., 2013; Zuleta & Escartín, 2014; González & Pérez, 2017); como consecuencia, se hace necesaria la intervención activa del hombre mediante la rehabilitación y/o restauración ecológica (Lake, 2013; Mc Donald et al., 2016). En la Patagonia, particularmente en la provincia de Neuquén, la rehabilitación mediante la reintroducción de plantas nativas fue propuesta como un procedimiento concreto para revertir la degradación de sitios desertificados y el éxito de sus resultados ha sido demostrado tanto con relevamientos tradicionales en terreno, como con nuevas tecnologías de censos mediante drones (Pérez et al., 2020).

El uso de especies nativas como nodrizas es una alternativa aún poco explorada en la restauración de zonas áridas de la Patagonia (González, 2010; González & Pérez, 2017), a diferencia de lo que ocurre en otros ambientes del mundo como en bosques húmedos (Gómez-Aparicio et al., 2004; De Paz et al., 2019), en bosques estacionalmente secos (Lebrija-Trejos et al., 2010) y en ecosistemas áridos y semiáridos de Europa (Maestre, 2002; Padilla & Pugnaire, 2006; Soliveres, 2011). La potencial importancia de esta línea de trabajo en la Patagonia árida radica en que, en las tierras secas donde las condiciones ambientales son extremas, se ha señalado que la facilitación ecológica podría tener un papel fundamental para soportar y mantener la biodiversidad (Pugnaire, 2010). Se ha propuesto que entre las ventajas que brindan las plantas nodrizas se incluyen la protección frente al viento y la radiación solar directa, lo cual contribuye a una disminución de la pérdida de agua, y un aumento de la humedad, de los nutrientes y de la oxigenación del suelo, además de brindar protección contra la herbivoría (Callaway & Walker, 1997; Pugnaire et al., 2004; Padilla & Pugnaire, 2006; Loayza et al., 2017). Sin embargo, los resultados de las interacciones pueden presentar una alta variabilidad, no solo en función de las condiciones ambientales reinantes, sino también del efecto de la identidad y características ecológicas de las especies implicadas (Callaway & Walker, 1997; Miriti, 2006; Butterfield & Briggs, 2011). La facilitación dependerá de las ventajas que ofrece la planta nodriza y cuáles son las necesidades de las plantas “facilitadas” para su establecimiento (Verdú & Valiente-Banuet, 2008; Siles et al., 2010; Paterno et al., 2016). Asimismo, el efecto facilitador puede modificarse o incrementarse

con la disminución del estrés mediante riegos estivales (Padilla & Pugnaire, 2009), ya que bajo condiciones extremas las nodrizas no suelen ser capaces de mejorar suficientemente las condiciones ambientales (Maestre & Cortina, 2004; Holmgren & Scheffer, 2010).

La selección de especies nodrizas constituye un desafío importante debido a la escasez de información sobre sucesión ecológica y ecofisiología de las especies nativas, que permitan identificar especies aptas para tolerar ambientes severamente degradados (Abella, 2010) y consecuentemente actuar como nodrizas. En ecosistemas semiáridos patagónicos, se ha planteado la hipótesis de que la sucesión ecológica comienza con arbustos que colonizan suelos desnudos y que posteriormente generan condiciones beneficiosas que facilitan el establecimiento de pastos (Soriano et al., 1994; Aguiar & Sala, 1999). Este proceso también se ha descrito para la vegetación de otros desiertos del mundo (Mauchamp et al., 1993; Schlesinger & Pilmanis, 1998), por lo cual varias especies de arbustos se han utilizado con frecuencia como plantas nodrizas en proyectos de restauración (Tirado & Pugnaire, 2003; Padilla & Pugnaire, 2009). Otra opción es utilizar como nodrizas a las plantas establecidas naturalmente (Henríquez & Lusk, 2005), opción que se evaluó en el presente trabajo. Como se describió en el capítulo 3 de la presente tesis, en el área de estudio se reconocieron 10 especies arbustivas que logran establecerse naturalmente en las explanadas hidrocarbúrficas, de las cuales las más frecuentes fueron *Grindelia chilensis* y *Larrea divaricata*. Como especies a introducir se escogieron dos arbustos presentes en las comunidades maduras del área de estudio: *Prosopis flexuosa* var. *depressa* y *Senna aphylla* ya que poseen rasgos claves para lograr la restauración exitosa de ecosistemas áridos: ser fijadoras de nitrógeno y/o carecer de hojas o poseer muy pocas (Padilla et al., 2009).

En este marco, el objetivo del capítulo fue evaluar el efecto como nodriza de plantas establecidas naturalmente en explanadas hidrocarbúrficas (*Larrea divaricata* y *Grindelia chilensis*), en la supervivencia y desarrollo de plantines viverizados (*Prosopis flexuosa* var. *depressa* y *Senna aphylla*), plantados en un proyecto de rehabilitación. La hipótesis fue que la supervivencia y crecimiento de ejemplares viverizados plantados en áreas degradadas, se ve favorecida por las modificaciones edáficas y microclimáticas realizadas por las plantas establecidas naturalmente, que actúan como nodrizas. Las predicciones fueron: 1) en inmediaciones a las nodrizas, *Grindelia chilensis* y *Larrea divaricata*, el contenido de materia orgánica y nitrógeno será significativamente mayor respecto a las zonas de suelo desprovisto de vegetación; 2) en inmediaciones a las nodrizas, las características microclimáticas serán más moderadas en comparación con el suelo descubierto, al disminuir los extremos térmicos en el aire y el suelo, la radiación fotosintéticamente activa y la intensidad del viento y, como consecuencia, aumentará el contenido de agua en el suelo; 3) la supervivencia y el crecimiento

de los plantines será mayor en aquellos plantados en cercanía a las nodrizas que en áreas de suelo descubierto.

4.2. Materiales y métodos:

4.2.1. Diseño experimental

Para evaluar el efecto potencial de facilitación de *Grindelia chilensis* y *Larrea divaricata* sobre la supervivencia y crecimiento de *Prosopis flexuosa* y *Senna aphylla*, se realizó la plantación en 7 sitios del yacimiento Aguada Pichana (provincia de Neuquén), entre los 69°25'-68°54' de longitud Oeste y los 38°20'-38°15' de latitud sur (Figura 4.1). La selección de los sitios se basó en el análisis de la sucesión temprana (capítulo 3 de la presente tesis) en 16 explanadas hidrocarburíferas, con cinco años de abandono. Se seleccionaron aquellas explanadas que estuvieran colonizadas por ejemplares de *Grindelia chilensis* o *Larrea divaricata*, de un porte tal (0,5-0,6 m de altura) que pudieran tener algún efecto microclimático. Los sitios de trabajo fueron: D2, D4, D6, D8, D9, D10 y D11 (Figura 4.1).

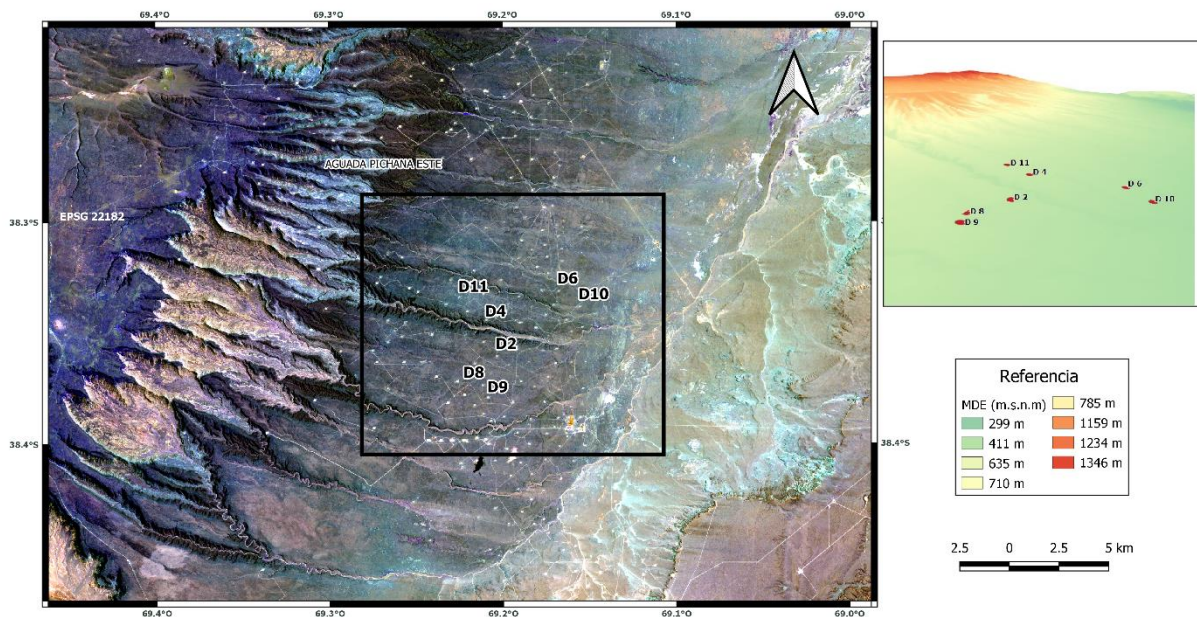


Figura 4.1: ubicación de los sitios de experimentación (D2, D4, D6, D8, D9, D10 y D11) en el yacimiento Aguada Pichana (Bloque Este). Se presenta en un recuadro el modelo de elevación de altura. (Sistemas de coordenadas WGS-84). Las alturas entre sitios de muestreo oscilan entre 415 (D10) y 498 msnm (D11)

En los sitios D4, D8 y D10, la colonizadora predominante fue *G. chilensis*, en D2, D6 y D9 fue *L. divaricata* y en D11 colonizaron ambas especies de manera similar, de modo que ambas especies se evaluaron como potenciales nodrizas (Figura 4.2).

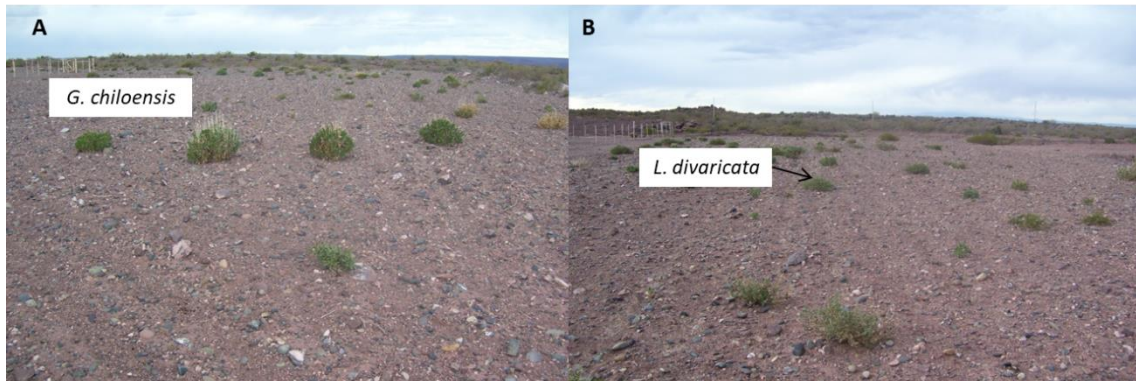


Figura 4.2: A) vista general de una explanada colonizada por *G. chilensis* B). Vista general de una explanada colonizada por *L. divaricata*.

La plantación se realizó en junio de 2012, siguiendo un diseño factorial con dos factores: especie (dos niveles: *S. aphylla*; *P. flexuosa*) y tratamiento (tres niveles: asociada a *L. divaricata*; asociada a *G. chilensis*; aislada, es decir, sin la influencia de otra planta). Los hoyos de plantación se realizaron de forma manual, con una profundidad de 40 cm y se les agregó medio litro de hidrogel, previamente hidratado. La utilización de hidrogel es una práctica generalizada en trabajos de restauración en zonas áridas (Pérez et al., 2009; González & Pérez, 2017). Dado que las precipitaciones durante los dos años previos a la plantación fueron significativamente menores a la media anual del área (86,7-83,08 mm vs. 136 mm) se realizó un riego mensual con un litro de agua por planta durante los primeros 8 meses de implantación, siguiendo las recomendaciones de Padilla y Pugnaire (2009) quienes registraron mayores supervivencia cuando las plantas fueron regadas hasta finalizar el primer verano post trasplante. En base a antecedentes de herbivoría en ensayos de restauración realizados en zonas cercanas al estudio (Solans et al., 2021), se protegieron las plantaciones de los herbívoros del área mediante mallas de hierro revestidas con alambre tejido (Figura 4.3).



Figura 4.3: secuencia de plantación: A) hoyo manual B) colocación de hidrogel en el pozo de plantación C) Colocación del plantín y recubrimiento con sustrato de la explanada D) Protección de los plantines con malla.

En todos los sitios, excepto en D11, se plantaron 12 ejemplares de cada especie a reintroducir (*S. aphylla* y *P. flexuosa*), seis por tratamiento (aislada / asociada a *L. divaricata* o a *G. chilensis*, según el sitio de trabajo). En D11, la cantidad de ejemplares fueron 24 de cada especie ya que allí fueron evaluadas como nodrizas las dos especies colonizadoras (*L. divaricata* y *G. chilensis*). Las plantas reintroducidas, de 9 meses de edad, se obtuvieron mediante viverización a partir de semillas, siguiendo protocolos que aseguraron la diversidad genética deseable para la restauración, los mismos consistieron básicamente en recolectar al menos 30 ejemplares por especie, seleccionar individuos adultos y sanos, no recolectar más del 20 % de las semillas maduras y sanas disponibles en el momento de la colecta y respetar los ecotipos locales (Bainbridge, 2007; Ulian et al., 2008; Bischoff et al., 2010; Vander Mijnsbrugge et al., 2010). A los 10 meses de iniciada la experiencia, uno de los sitios (2D) fue afectado por maniobras de la actividad hidrocarbúrfica y removieron cuatro de los ejemplares reintroducidos de *P. flexuosa*, quedando así sólo cuatro aislados y cuatro asociados a la nodriza *L. divaricata*.

4.2.2.Descripción de las especies:

La elección de las especies se basó en el análisis de vegetación realizado en el capítulo 3 de la presente tesis. Las especies escogidas como nodrizas fueron aquellas con mayor frecuencia en explanadas hidrocarburíferas. Mientras que, en el caso de las especies a introducir, se escogieron dos arbustos fijadores de nitrógeno, del elenco presente en el ecosistema de referencia.

4.2.2.1. Especies a ensayar como nodrizas

Grindelia chiloensis (Asteraceae) es un arbusto muy resinoso; con tallo erecto ramificado, redondo y esponjoso, que alcanza 30-50 cm de altura; tiene hojas alargadas e irregularmente dentadas, de 2,3-4,2 cm de largo y 0,6-1,2 cm de ancho; las flores se agrupan en capítulos (Correa, 1988; Sancho, 2020) (Figura 4.4). Los frutos son aquenios pequeños, chatos, marrones y las semillas son dispersadas por el viento (Gandullo, 2004). Produce resinas diterpénicas (Ravetta & McLaughlin, 1997; Ravetta & Soriano, 1998) que tienen valor industrial (Wassner & Ravetta, 2000).



Figura 4.4: *Grindelia chiloensis*: a la izquierda, individuo adulto; a la derecha, detalle de las flores.

Larrea divaricata Cav. (Zygophyllaceae): es una especie arbustiva, de hasta 3 m de altura, ramosa, de tallos leñosos cilíndricos. Las hojas son bifolioladas, con un pequeño mucrón central. Las flores tienen cinco pétalos. El fruto es una cápsula indehiscente, hirsuto, fácilmente separable en cinco partes o mericarpios (Figura 4.5). Las semillas son lisas de alrededor de 4 mm (Correa, 1988; Gandullo, 2004). Su distribución abarca trece provincias de Argentina desde Salta hasta Chubut (Instituto de Botánica Darwinion, 2019). Es una especie representativa de la fisonomía del Monte y es frecuente pionera en explanadas hidrocarburíferas del Monte Austral (capítulo 3 de la presente tesis). Ha sido mencionada como planta nodriza en ecosistemas del Monte Austral, generando un microambiente particular debajo de su follaje, que facilita la emergencia y supervivencia de gramíneas perennes (Bonvissuto & Busso, 2013). Asimismo, en la sucesión post fuego de una zona del Monte Central, se ha descrito su

influencia en la distribución y establecimiento de otras especies, por lo que se la define como especie estructuradora en esa etapa (Rossi, 2004)



Figura 4.5: *Larrea divaricata*: imagen superior, individuo adulto; abajo, detalle de las hojas y flor (izquierda) y del fruto (derecha).

4.2.2.2. *Especies a reintroducir*

Prosopis flexuosa var. *depressa* DC (Fabaceae): es un arbusto de 0,5-2,5 m de alto con ramas basales enterradas, semienterradas o reptantes, y de follaje deciduo. Las espinas son fuertes, generalmente menores a 2 cm de longitud, en ocasiones hasta 4 cm. Las hojas bipinnadas, normalmente 1-yugas, a veces 2-yugas; pecíolo de 1-5 cm de largo; pinnas de 6-13 cm, con alrededor de 20 pares de folíolos entre 4-10 mm de largo por 1-2 mm de ancho cada uno (Correa, 1988; Gandullo, 2004). Inflorescencia en racimos densos de 4-8 cm de largo, rojizos, flores pubescentes, tanto en el cáliz como en la corola, pétalos amarillos, estambres numerosos (Figura 4.6). El fruto es una legumbre recta o curvada de 10-25 cm de largo y 0,7-1,2 cm de ancho. Sus frutos son apetecidos por el ganado y la fauna silvestre (Villagra et al., 2010; Beider, 2012).

Es una especie representativa del Monte y habita las provincias de San Juan, Mendoza, Neuquén, La Pampa, Río Negro y llega hasta el norte de Chubut; es común en suelos profundos y arenosos (Roig,

1987). La especie presenta gomas de potencial valor industrial (Vilela & Ravetta, 2005) y tiene otros usos como alimento, forrajero e industrial y leña (Gandullo, 2004).



Figura 4.6: *Prosopis flexuosa*: a la izquierda, individuo adulto; a la derecha, detalle de las hojas y flores

Senna aphylla (Cav.) H.S. Irwin & Barneby (Fabaceae): es un arbusto generalmente pequeño, de 0,40-1,50 m de altura (Figura 4.7). Las ramas son verdes y delgadas, con aspecto desordenado. Las hojas son muy pequeñas y escamosas, de 0,5-2,0 mm. Sus flores son amarillas muy vistosas y se ubican en racimos simples. Su fruto es una legumbre levemente arqueada a la madurez, las semillas son pequeñas, oscuras y rugosas (Correa, 1988; Gandullo, 2004). Es una especie característica de la provincia fitogeográfica del Monte. No posee valor forrajero, es usada para fabricar escobas y con fines medicinales (Farinaccio et al., 2021) y para construir techos de enramadas (comunicación personal con pobladores rurales). Es una planta interesante para cultivarla como ornamental (Abalos, 2016).



Figura 4.7: *Senna aphylla*: a la izquierda, ejemplar adulto; a la derecha, detalle de flores.

4.2.3. Variables evaluadas

4.2.3.1. Propiedades edáficas superficiales de los microambientes de plantación

Para analizar el efecto de los tratamientos sobre la textura y composición físico química del suelo, independientemente de la especie plantada, se establecieron 3 tratamientos: I) suelo descubierto (sin nodriza); II) con nodriza *L. divaricata*; III) con nodriza *G. chilensis*. Para evaluar los cambios temporales, se tomaron muestras de suelo en el momento previo a la introducción de los plantines (junio 2012) y luego de tres años de implantación (junio 2015). En cada fecha, se tomaron muestras compuestas de suelo de los siete sitios de muestreo en áreas desprovistas de vegetación de todos los sitios (Sd) y en inmediaciones de las plantas nodrizas, a sotavento del viento predominante, que es donde se acumula más materia orgánica y partículas del suelo. En cuatro sitios se tomaron muestras a sotavento de *L. divaricata* (SoLd), y en otros cuatro se muestreó a sotavento de *G. chilensis* (SoGc). Las muestras se extrajeron de los primeros 15 cm del suelo con pala. En cada fecha de muestreo se analizaron 15 muestras en total (7 de Sd, 4 SoLd y 4 SoGc), cada una de ellas compuestas por submuestras del mismo tratamiento que fueron mezcladas para alcanzar homogeneidad. Las muestras se extrajeron de los primeros 15 cm del suelo con pala. En 2012, previo a la plantación, se tomaron 20 submuestras en los sectores de suelo descubierto (Sd), que carecían completamente de vegetación, en tanto que a sotavento de las nodrizas cada muestra se compuso de cinco submuestras para no alterar el micrositio de la planta. En 2015, las muestras correspondientes a Sd se tomaron en las proximidades del plantín introducido, y estuvieron compuestas por cinco submuestras cada una, para evitar alterar los plantines introducidos. Los análisis fisicoquímicos realizados fueron: textura por el método de Bouyoucus (Dewis & Freitas, 1970); pH por el método potenciométrico en la pasta saturada

de suelo; conductividad eléctrica (dS/m), mediante Puente de Whiston, medida en el extracto de saturación del suelo; carbono orgánico (%), por el Método de Walkley & Black (1934); contenido de nitrógeno (%) con el método de Kjeldahl (Bremner & Mulvaney, 1982).

4.2.3.2. *Características microclimáticas*

Para establecer el efecto de las plantas nodrizas sobre el microclima y comprobar en cuanto atenúan los extremos térmicos, la insolación y la intensidad del viento, así como su influencia en la humedad del suelo, se analizaron gradientes microclimáticos. Dichos gradientes, se evaluaron desde desde la superficie del suelo hasta los 30 cm, que es la altura promedio que se espera que alcancen los plantines en los primeros años de su introducción. Estos gradientes se analizaron en tres sitios (D9, D10 y D11). Los registros se tomaron en la proximidad de tres ejemplares de cada especie nodriza y en tres puntos con suelo descubierto, en cada sitio. Las mediciones se tomaron en las distintas estaciones del año (frecuencia trimestral, a finales de cada estación), en días despejados, durante dos años (invierno 2012 a invierno 2014), al amanecer, al mediodía y al atardecer. Como en los ambientes áridos, la humedad del suelo puede ser limitante en el desarrollo de los plantines, esta variable se midió mensualmente durante el primer año de implantación y posteriormente, una vez al final de cada estación.

Dado que en esta zona la velocidad máxima promedio del viento durante los tres años previos al ensayo, registrada por la estación meteorológica más cercana, fue en promedio de 33,47 km/h (AIC, 2012), se consideró que este factor podría jugar un rol importante en las características de los microclimas. Por ello se compararon tres microambientes en cada sitio de muestreo: a sotavento y a barlovento de la especie nodriza, y en áreas próximas de suelo descubierto. Considerando que la dirección del viento más frecuente es del SO, la posición a sotavento fue al NE de la planta y la de barlovento al SO. Se tomaron mediciones instantáneas de las siguientes variables: a) temperatura edáfica a -5 cm mediante termómetro digital (Delta Trak); b) temperatura del aire (termómetro digital Delta Trak) a 10 cm del suelo; c) velocidad instantánea del viento (anemómetro SkyWatch Xplorer), a 5 y 30 cm sobre el suelo a barlovento y a sotavento de la nodriza; d) radiación fotosintéticamente activa (PAR) a tres alturas (0; 15 y 30 cm) mediante el instrumento Field Scout Quantum que mide el Flujo de Fotones Fotosintéticos (en $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), en horas cercanas al mediodía (periodo comprendido entre las 12:00 y las 14:00 horas); e) humedad del suelo mediante la técnica de reflectometría de dominio temporal ("Time Domain Reflectometry" en lo sucesivo TDR), la cual determina el contenido volumétrico de agua en el suelo (%) a partir de variaciones en la constante dieléctrica, obteniéndose medidas de manera rápida y no destructiva (Anisko et al., 1994). El instrumento utilizado fue un TDR Fieldscout modelo 300 y las sondas fueron de 20 cm de longitud, las mediciones se realizaron por la

mañana para estandarizar la franja horaria de registro de los datos. A modo de resumen, en la tabla 4.1 se presenta el detalle de las variables medidas y las metodologías utilizadas.

Tabla 4.1: Resumen de variables evaluadas, unidad e instrumento de medición, ubicación del instrumento respecto la superficie del suelo, horario, frecuencia, sitios, microambientes y cantidad de mediciones por sitio y microambiente.

Variable	Unidad de medida	Instrumento de medición	ubicación del instrumento	Horario	Frecuencia	Sitios de medición	Microamb.	Cantidad de mediciones por sitio y tratamiento
Temperatura edáfica	°C	termómetro digital Delta Trak	-5 cm	Amanecer Mediodía Atardecer	Estacional	3	Sotavento Barlovento Suelo descubierto	3
Temperatura del aire	°C	termómetro digital Delta Trak	10 cm	Amanecer Mediodía Atardecer	Estacional	3	Sotavento Barlovento Suelo descubierto	3
Velocidad del viento	m/s	anemómetro SkyWatch Xplorer	5 y 30 cm	Amanecer Mediodía Atardecer	Estacional	3	Sotavento Barlovento Suelo descubierto	3
Radiación fotosintéticamente activa (PAR)	μmol m ⁻² s ⁻¹	Field Scout Quantum	0, 15 y 30 cm	Mediodía	Estacional	3	Sotavento Barlovento Suelo descubierto	3
Contenido volumétrico de agua en el suelo	%	TDR Fieldscout modelo 300	-20 cm	Mañana	Mensual (1° año) Estacional (2° año)	3	Sotavento Barlovento Suelo descubierto	3

4.2.3.3. Caracterización de la respuesta de los plantines:

Para evaluar el efecto de las modificaciones microambientales producidas por las nodrizas sobre los plantines introducidos y comparar los tres tratamientos analizados (asociada a *L. divaricata*; asociada a *G. chilensis* y aislada) se evaluó la supervivencia, crecimiento y biomasa de los mismos. La supervivencia y el crecimiento se determinaron a los 30 meses de plantados, evaluándose este último en función de la altura de la planta y el diámetro del tallo de los plantines. La altura se midió con cinta métrica desde el nodo cotiledonar hasta la última rama verde, mientras que el diámetro se midió a la altura del nodo cotiledonar mediante un calibre digital, se escogió realizarlo a esa altura ya que al perder los cotiledones permanece en el plantín una marca que sirve como referencia en los muestreos. Para la determinación de la biomasa, a los 36 meses se extrajeron de raíz, tres plantines por especie, tratamiento y sitio, cuando fue posible; en total se extrajeron 94 ejemplares, 45 de *S. aphylla* y 49 de *P. flexuosa*. En laboratorio, se fraccionaron los ejemplares removidos separando raíces y tallos, para

evaluar biomasa aérea y radical. Posteriormente se secaron en estufa (San Jor) a 60 °C durante 72 h, hasta peso constante y se pesaron con una balanza de precisión (0,0001g; Oahus corporation).

4.2.4. Análisis estadísticos:

Inicialmente, se analizaron las características edáficas superficiales (pH, CE, contenido de MO, N, arena, limo y arcilla) bajo las nodrizas, mediante la comparación de los tratamientos: “con *L. divaricata*” y “con *G. chilensis*” en el año 2012 y en el año 2015 (de manera separada). Como no se observaron diferencias significativas, se consideraron de manera grupal las muestras bajo la denominación “con nodriza” y se las comparó con el tratamiento “suelo descubierto”, en dos años: 2012 y 2015 (de manera separada). Para esos análisis se utilizó la prueba no paramétrica de Mann Whitney. Luego, se analizaron las variables edáficas mencionadas anteriormente, mediante la comparación las muestras pareadas “con nodriza año 2012” y “con nodriza año 2015”; también se compararon “Suelo descubierto año 2012” y “Suelo descubierto año 2015”. Estos análisis de comparación temporal se realizaron mediante el test no paramétrico de comparación de medias Wilcoxon de observaciones pareadas.

Las variables microclimáticas (intensidad de viento, temperatura del aire, temperatura edáfica y PAR) fueron analizadas mediante un análisis de componente principales, a fin de determinar aquellas que tienen mayor importancia en las características microclimáticas de los microambientes. Sobre las primeras tres variables con mayor importancia en los componentes principales se realizaron modelos lineales mixtos. Los efectos fijos considerados fueron: nodriza, microambientes, estación y sus interacciones; mientras que los efectos aleatorios fueron los años y sitios. Los modelos fueron evaluados secuencialmente para evaluar la significancia de cada uno de los factores y alcanzar el modelo más parsimonioso. Se utilizó en la modelación el paquete lme4, del lenguaje estadístico R. Los supuestos de los modelos fueron verificados y se realizaron correcciones de la matriz de variancias y covariancias del error en los casos en que se tuvo que corregir la heterocedasticidad. Por último, el contenido volumétrico de agua en el suelo fue analizado mediante modelos lineales generalizados dado que los datos tuvieron una distribución gamma.

La supervivencia de las especies introducidas se evaluó mediante un Modelo lineal generalizado mixto, con distribución binomial y función de enlace logit. Se consideraron efectos fijos los tratamientos (con tres niveles: aislada, asociada a *L. divaricata* y asociada a *G. chilensis*) y la especie introducida (con dos niveles: *P. flexuosa* var. *depressa* y *S. aphylla*); como efecto aleatorio los sitios (7 niveles). También se evaluó por separado el efecto de los tratamientos para cada especie, en este caso para cada especie introducida se realizó un modelo que consideró efecto fijo los tratamientos y aleatorio los sitios. El crecimiento y la biomasa de tallo y raíz se evaluaron para cada especie de manera separada, mediante

un modelo lineal mixto. Los factores fijos fueron los tratamientos con tres niveles (aislada, asociada a *L. divaricata* y asociada a *G. chilensis*) y los factores aleatorios los sitios, con 7 niveles. En los casos de las alturas y los diámetros se trabajó con la altura a los 6 meses como covariable para modelar los crecimientos. A dicha covariable se la log-transformó para mejorar las condiciones de linealidad y normalidad. Los análisis estadísticos fueron realizados mediante los softwares R versión 4.1.3 e Infostat versión 2011 (Di Rienzo et al., 2011) y se trabajó con un nivel de significación del 5 %. En todos los casos se acompañaron los valores promedio de las variables con el error estándar de los mismos (E.E = Desvío estándar/ \sqrt{n})

4.3. Resultados

4.3.1. Comparación de características edáficas superficiales

La comparación de los tratamientos con nodriza *G. chilensis* y con nodriza *L. divaricata* no mostraron diferencias significativas entre sí en el año 2012 (Figura 4.8) ni el 2015 (Figura 4.9).

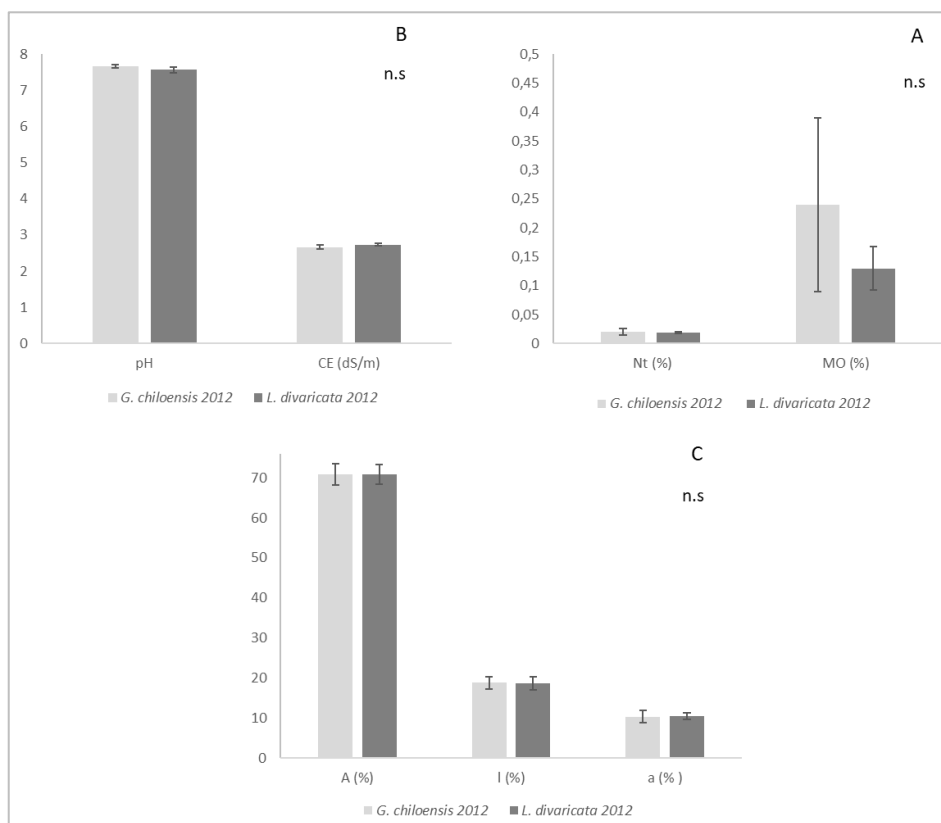


Figura 4.8: análisis comparativo de a pares del Nt: nitrógeno total (%) y MO: materia orgánica (%) (A); pH; CE: conductividad eléctrica (dS/m) (B); contenido de A: arena (%); l: limo (%); a: arcilla (%) (C) del suelo con nodriza *G. chilensis* y *L. divaricata*, en muestras extraídas en el año 2012. Se presentan los valores medio (n=4), +/- error estándar. n.s = no significativo a un nivel de significancia del 5%.

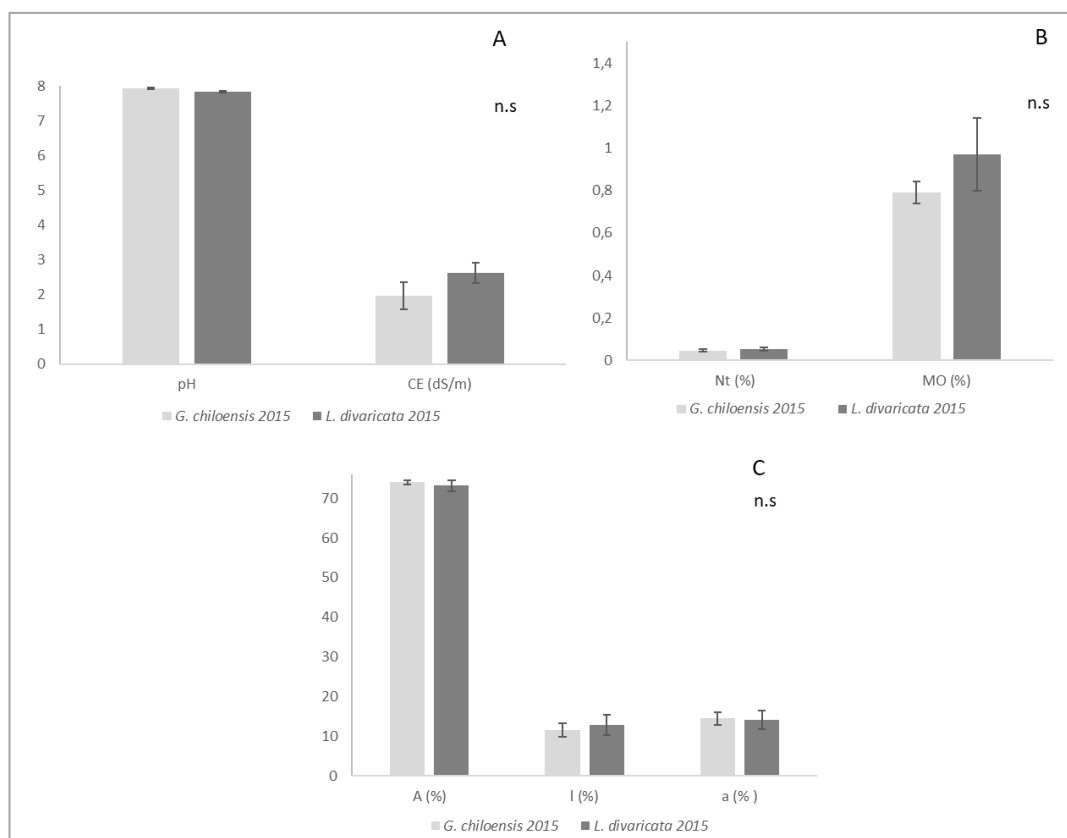


Figura 4.9: análisis comparativo de a pares del pH; CE: conductividad eléctrica (dS/m) (A); Nt: nitrógeno total (%) y MO: materia orgánica (%) (B); contenido de A: arena (%); l: limo (%); a: arcilla (%) (C) del suelo con nodriza *G. chilensis* y *L. divaricata*, en muestras extraídas en el año 2015. Se presentan los valores medio (n=4), +/- error estándar. n.s = no significativo a un nivel de significancia del 5%.

Al no diferenciarse las características edáficas superficiales de las nodrizas, se agruparon las muestras de ambas especies para realizar el análisis comparativo con nodrizas vs. suelo descubierto y también el análisis temporal. Al inicio de la experiencia en 2012, la comparación de las características edáficas superficiales de los tratamientos con nodriza y suelo descubierto, mediante la prueba no paramétrica de Wilcoxon, solo mostró diferencias significativas en el pH ($W=35,50$; $p=0,027$) (Figura 4.10); en 2015, tanto el contenido de nitrógeno ($W=69,50$; $p=0,028$) como de materia orgánica ($W=68,50$; $p=0,041$) fueron significativamente diferentes entre los tratamientos, mientras que el pH no presentó diferencias significativas (Figura 4.11).

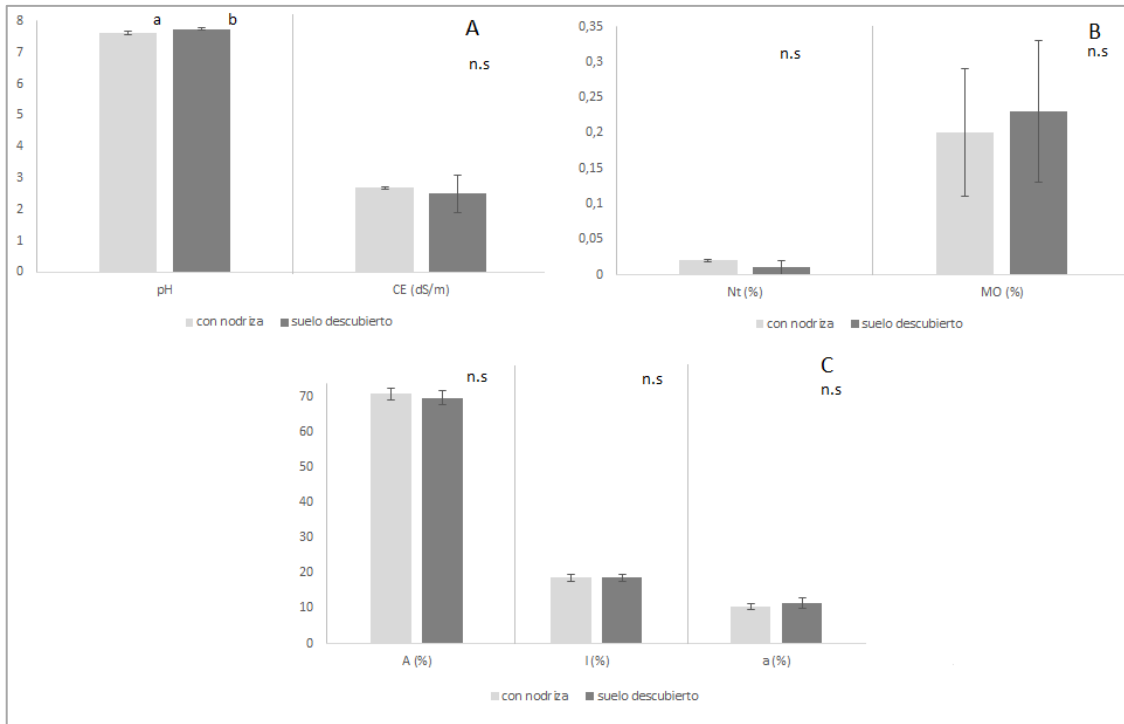


Figura 4.10: Análisis comparativo de a pares del pH; CE: conductividad eléctrica (dS/m) (A); Nt: nitrógeno total (%) y MO: materia orgánica (%) (B); contenido de A: arena (%); l: limo (%); a: arcilla (%) (C) del suelo con nodriza (n= 8) y en suelo descubierto (n=7), en muestras extraídas al inicio del experimento (año 2012). Se presentan los valores medio, +/- error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. n.s = no significativo a un nivel de significancia del 5%.

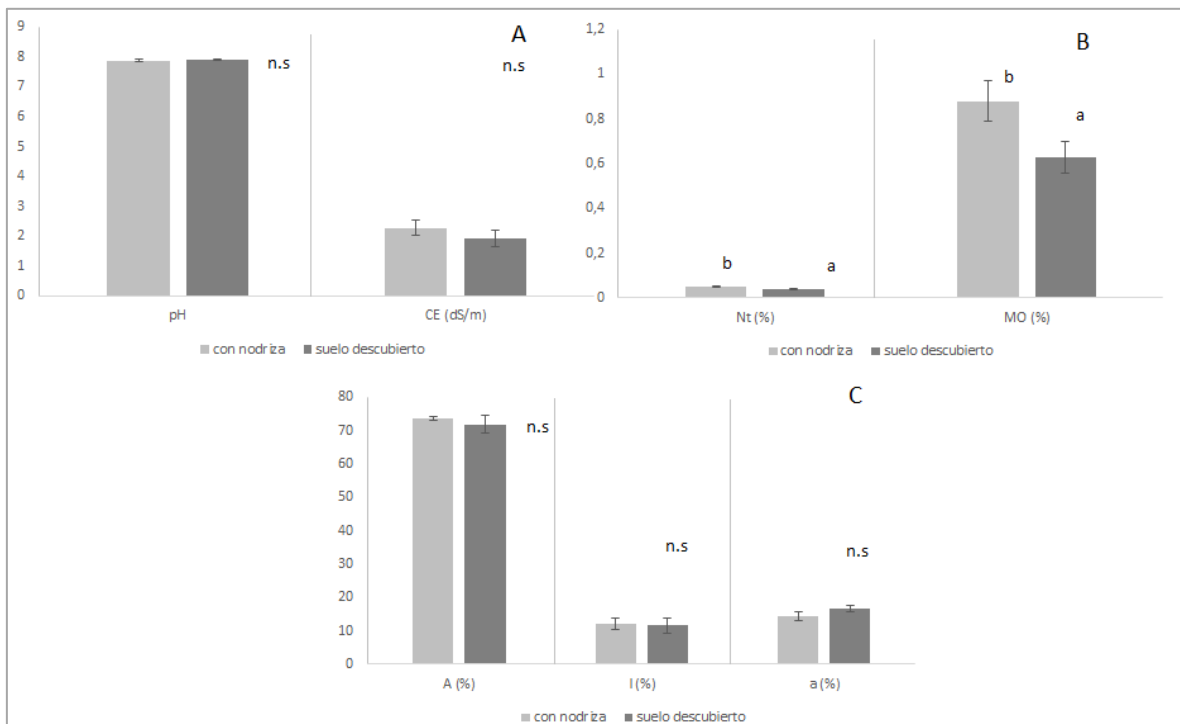


Figura 4.11: Análisis comparativo de a pares del pH; CE: conductividad eléctrica (dS/m) (A); Nt: nitrógeno total (%) y MO: materia orgánica (%) (B); contenido de A: arena (%); l: limo (%); a: arcilla (%) (C) del suelo con nodriza (n= 8) y en suelo descubierto (n=7), en muestras extraídas al final del experimento (año 2015). Se presentan los valores medio, +/- error estándar.

estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. n.s = no significativo a un nivel de significancia del 5%.

La comparación de las características edáficas superficiales entre el muestreo del año 2012 y del 2015, antes y después de 3 años de la introducción de los plantines, mediante la comparación de muestras pareadas de Wilcoxon mostraron para 2015: a) aumento del pH tanto con nodriza ($Z = -2,37$; $p = 0,022$) como sin nodriza ($p = 0,025$); b) aumento en el contenido de nitrógeno tanto con nodriza ($Z = -2,53$; $p = 0,0072$) como sin nodriza ($Z = -2,37$; $p = 0,013$); c) aumento del contenido de materia orgánica en el tratamiento con nodriza ($Z = -2,52$; $p = 0,0082$); d) disminución en el contenido de limo en el tratamiento con nodriza ($Z = 2,38$; $p = 0,0062$) y e) cambios en la composición textural en el tratamiento sin nodriza, aumento en la fracción arcilla ($Z = -2,37$; $p = 0,016$) y disminución de la fracción limo ($Z = 2,03$; $p = 0,034$) (Figuras: 4.12 y 4.13).

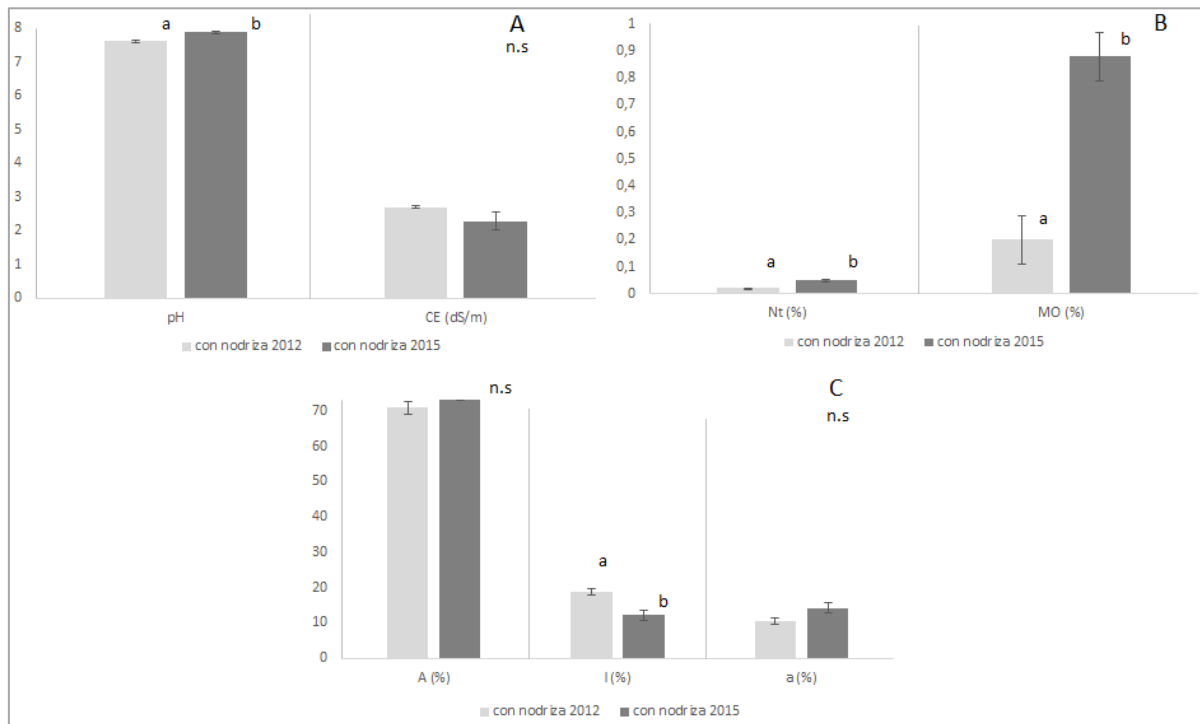


Figura 4.12: análisis comparativo entre años (2012 y 2015) de las características edáficas bajo las nodrizas: pH; CE: conductividad eléctrica (dS/m) (A); Nt: nitrógeno total (%) y MO: materia orgánica (%) (B); contenido de A: arena (%); l: limo (%); a: arcilla (%) (C). Se presentan los valores medio, +/- error estándar (n=8). Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. n.s = no significativo a un nivel de significancia del 5%.

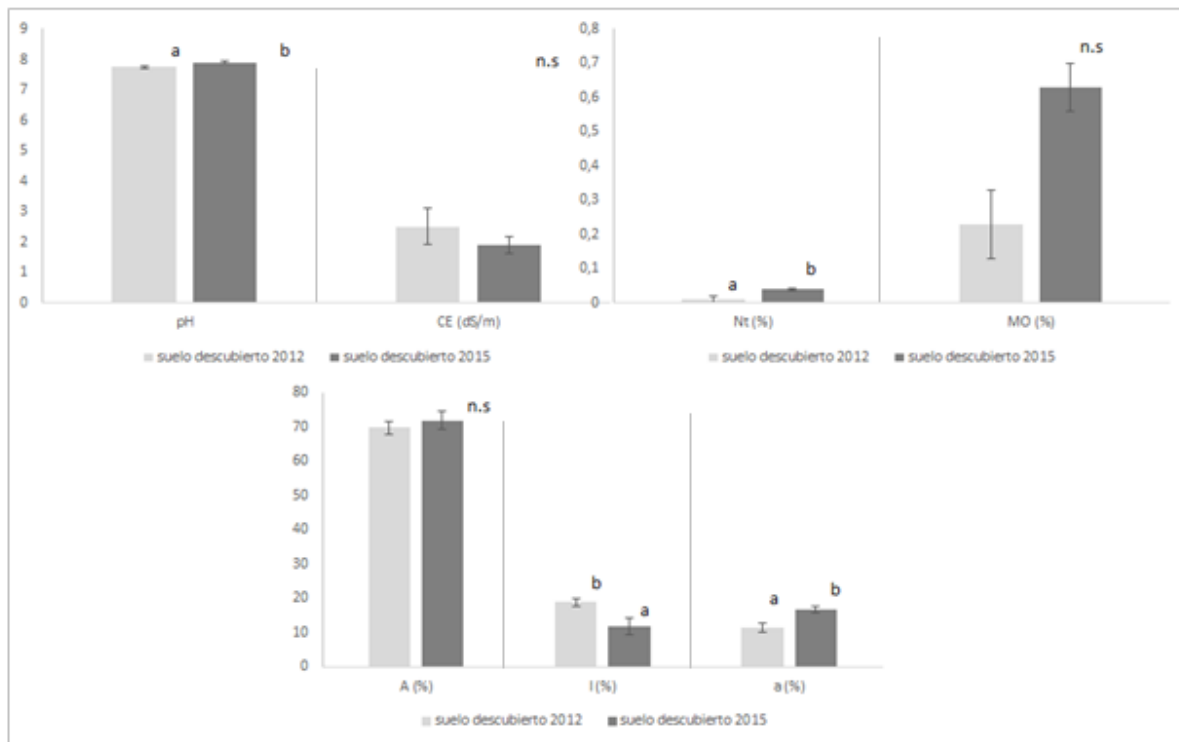


Figura 4.13: Análisis comparativo entre años (2012 y 2015) de las características edáficas en suelo descubierto: pH; CE: conductividad eléctrica (dS/m) (A); Nt: nitrógeno total (%) y MO: materia orgánica (%) (B); contenido de A: arena (%); l: limo (%); a: arcilla (%) (C). Se presentan los valores medio, +/- error estándar (n=7). Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. n.s = no significativo a un nivel de significancia del 5%.

4.3.2. Características microclimáticas

El Análisis de Componentes Principales realizado con las características microclimáticas de los microambientes mostró que las temperaturas edáficas y del aire están muy correlacionadas al igual que la PAR a las tres alturas medidas (0, 15 y 30 cm sobre el suelo). También demostró que las variables que tuvieron mayor correlación con las componentes fueron: PAR 15 con la componente 1, temperatura edáfica con la componente 2 y velocidad del viento a 5 cm sobre el suelo con la componente 3 (Figura 4.14; Tabla 4.2) por lo cual dichas variables fueron analizadas con Modelos Lineales Mixtos.

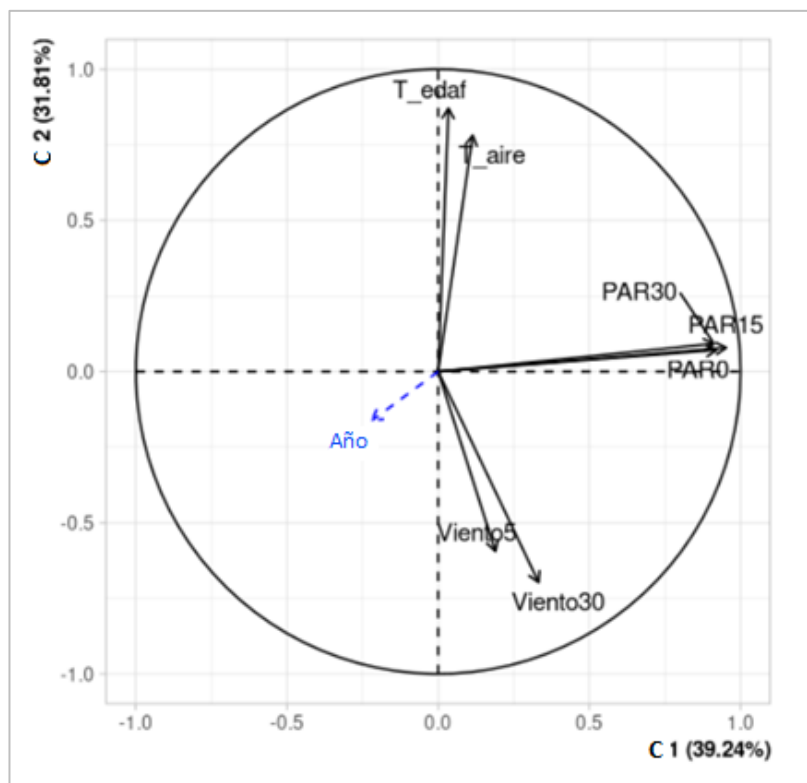


Figura 4.14: Gráfico de componentes principales basado en las variables microclimáticas de los microambientes de estudio. PAR 30, 15 y 0: Radiación fotosintéticamente activa a 30, 15 y 0 cm de altura sobre el suelo. Viento 30, viento 5: velocidad del viento a 30 y 5 cm sobre el suelo, respectivamente. T_edaf: temperatura edáfica. T_aire: temperatura edáfica.

Tabla 4.2: correlación y p-valor de las variables con las componentes 1, 2 y 3. PAR 30, 15 y 0: Radiación fotosintéticamente activa a 30, 15 y 0 cm de altura sobre el suelo. Viento 30, viento 5: velocidad del viento a 30 y 5 cm sobre el suelo, respectivamente. T_edaf: temperatura edáfica. T_aire: temperatura del aire. Se resalta en negrita las tres primeras variables con mayor correlación con las componentes.

<i>Componente 1</i>		
Variable	correlación	p- valor
PAR 15	0,95	7,09 e⁻¹⁴⁵
PAR 0	0,92	1,07 e ⁻¹¹⁴
PAR 30	0,91	1,17 e ⁻¹⁰⁸
Viento 30	0,33	1,37 e ⁻⁸
Viento 5	0,18	1,52 e ⁻³
Año	-0,21	2,03 e ⁻⁴
<i>Componente 2</i>		
Variable	correlación	p- valor
T° edáfica	0,87	4,61 e⁻⁸⁷
T° aire	0,78	2,45 e ⁻⁵⁸
Año	-0,16	6,8 e ⁻³
Viento 5	-0,59	6,42 e ⁻²⁸
Viento 30	-0,69	9,2 e ⁻⁴²
<i>Componente 3</i>		

Variable	correlación	p-valor
Viento 5	0,69	1,23 e⁻⁴⁰
T aire	0,55	1,25 e ⁻²³
Viento 30	0,5	3,36 e ⁻¹⁹
T edáfica	0,41	5,68 e ⁻¹³
PAR 15	0,12	4,12 e ⁻²
PAR 0	0,16	5,26 e ⁻³
Año	0,19	8,8 e ⁻⁴

Para formular el modelo lineal mixto más parsimonioso que ajuste la PAR 15 se inició evaluando un modelo lineal mixto completo que consideró como efecto aleatorio a los años y sitios y, como efectos fijos: nodriza, microambientes, estación y sus interacciones. En este modelo los efectos aleatorios no fueron significativos, por lo que se retiró el efecto año, el efecto sitio se mantuvo dada la naturaleza longitudinal de los datos (medidas repetidas). En cuanto a los efectos fijos, solo resultó significativa la interacción estación*microambiente (F= 2,56; p= 0,019). En síntesis, el modelo final evaluó como efecto fijo la interacción estación*microambiente y como aleatorio los sitios. Se cumplió con el supuesto de normalidad y la homocedasticidad de los residuos, previa corrección de la matriz de varianza y covarianza. La prueba de comparación de a pares de Tukey mostró que la PAR a 15 cm del suelo fue menor en barlovento durante otoño e invierno respecto a los microambientes sotavento e interparche; y los valores más altos se dieron en suelo descubierto durante el invierno tardío (Figura 4.15).

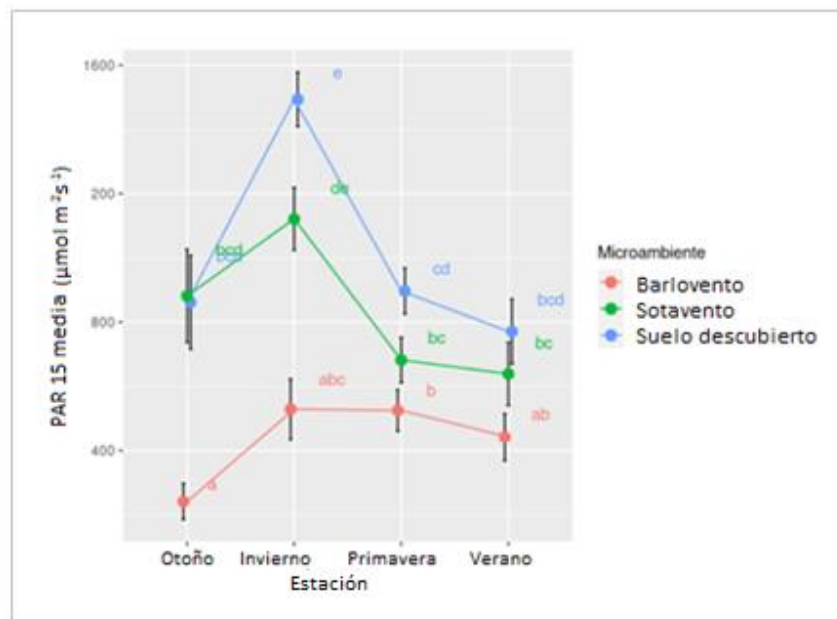


Figura 4.15: Radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), media \pm error estándar (n=24), a 15 cm sobre el suelo (PAR 15) según las estaciones (otoño, invierno, primavera y verano) y los microambientes de estudio (barlovento, sotavento y suelo descubierto). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de significancia del 5%.

A modo descriptivo se muestra la disminución promedio de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) realizado por las plantas nodrizas. Solo durante verano en cercanía de *G. chilensis* la PAR presentó valores superiores al 90% del presente en el suelo descubierto (Figura 4.16).

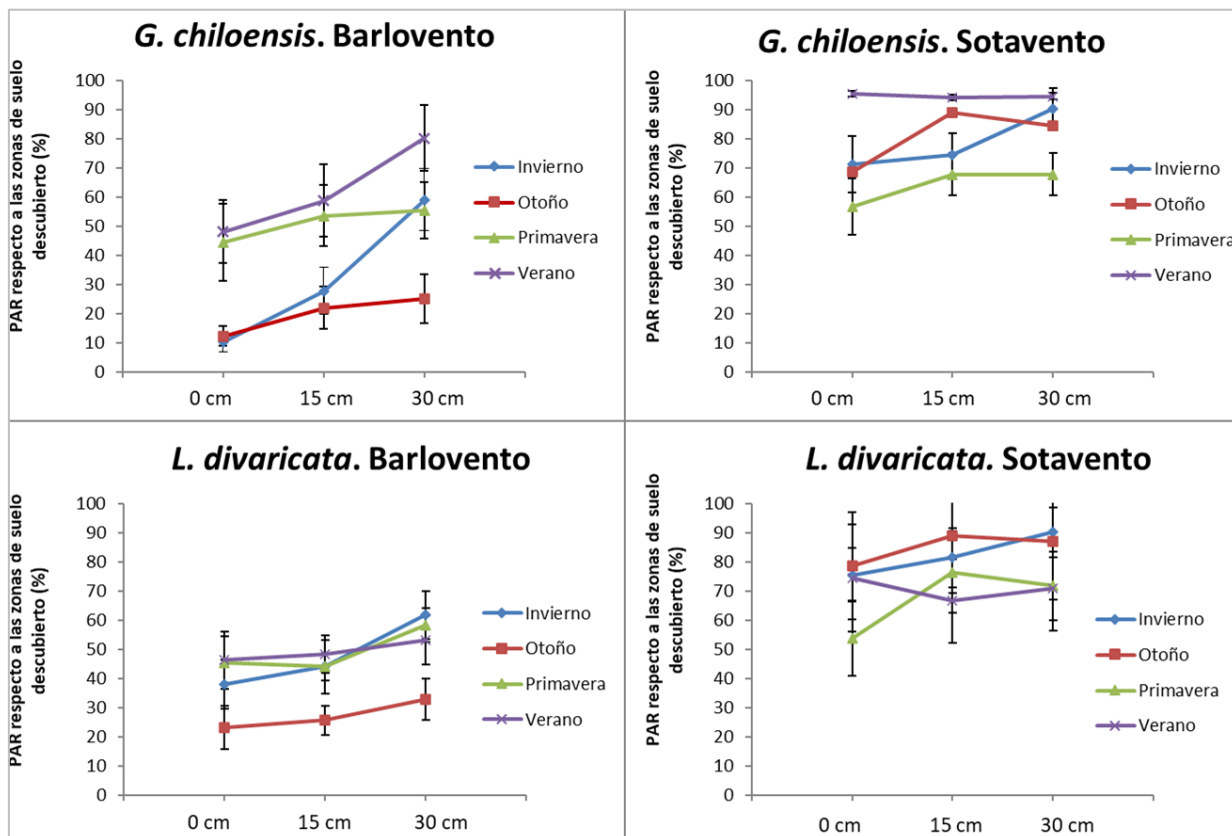


Figura 4.16: Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR) a tres alturas (0, 15 y 30 cm) en los microambientes sotavento (orientación NE) y barlovento (orientación SO) de las especies *L. divaricata* y *G. chilensis* durante las estaciones (invierno, otoño, primavera y verano), medida como porcentaje de la PAR presente en las zonas de suelo descubierto. Los datos representan la media y el error estándar (n=12).

Para evaluar la temperatura edáfica se formuló un modelo lineal mixto con los siguientes factores, fijos: nodriza, estación, microambiente y sus interacciones; efectos aleatorios: sitios. Las interacciones nodriza*estación ($F=4,67$; $p=0,0034$), nodriza*microambiente ($F=3,83$; $p=0,023$) y estación*microambiente ($F=4,19$; $p=0,0005$) fueron significativas. Las comparaciones de tukey considerando la interacción estación*microambiente, mostraron que las menores temperaturas edáficas fueron en barlovento durante otoño e invierno, sin diferenciarse en esas estaciones sotavento e interparche entre sí. En primavera, se diferenció barlovento de suelo descubierto con los valores más bajos, mientras que sotavento tuvo valores intermedios. Durante el verano no se diferenciaron los microambientes (Figura 4.17).

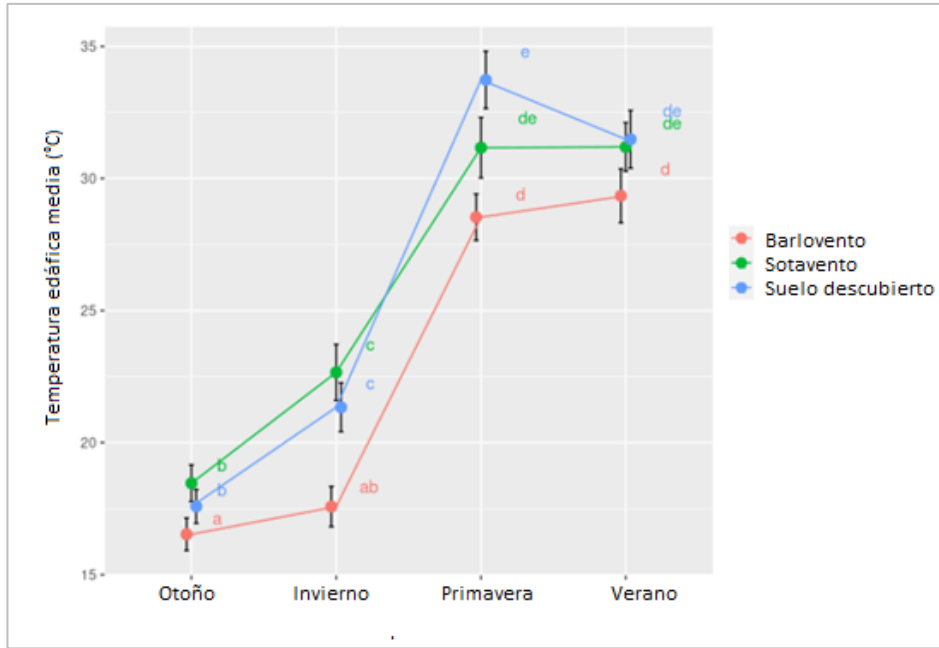


Figura 4.17: temperatura edáfica (° C), media +/- error estándar (n=24), según las estaciones (otoño, invierno, primavera, verano) y microambientes (barlovento, sotavento, suelo descubierto) de estudio. Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de significancias del 5%.

El test de Tukey, considerando la interacción nodriza*microambiente, mostró que las temperaturas edáficas fueron más bajas a barlovento sin diferenciarse entre las especies nodrizas, mientras que en sotavento y en suelo descubierto fueron similares (Figura 4.18).

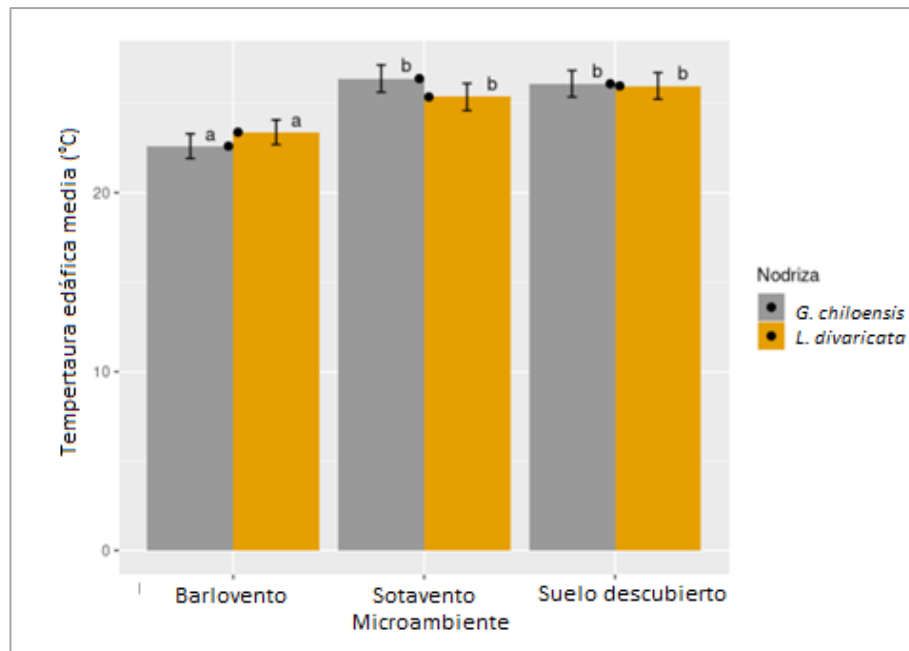


Figura 4.18: temperatura edáfica (° C), media +/- error estándar (n=48), según los microambientes (barlovento, sotavento, suelo descubierto) y nodrizas (*G. chilensis*, *L. divaricata*) de estudio. Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de significancias del 5%.

Por último, el análisis de Tukey considerando la interacción estación*nodriza mostró que las temperaturas edáficas más bajas se dieron durante otoño e invierno y las más altas en primavera y verano, sin diferenciarse en ninguna estación los microambientes bajo la nodriza *G. chilensis* y bajo *L. divaricata* (Figura 4.19).

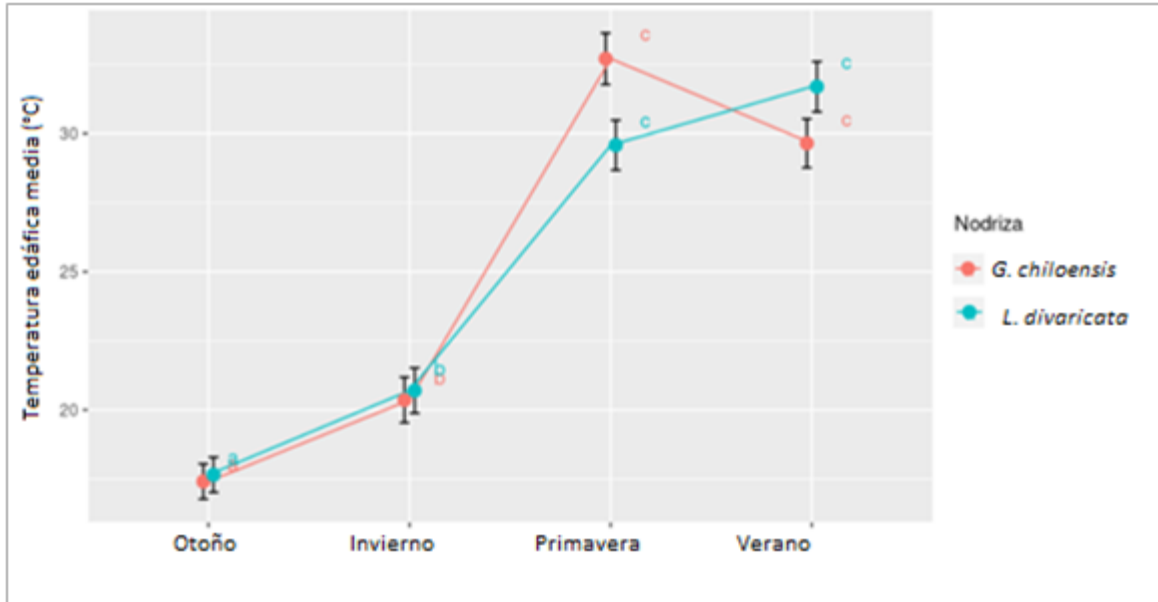


Figura 4.19: temperatura edáfica (° C), media +/- error estándar (n=24), según las estaciones (otoño, invierno, primavera, verano) y nodrizas (*G. chilensis*, *L. divaricata*) de estudio. Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de significancia del 5%.

En cuanto a la velocidad del viento a 5 cm sobre el suelo, dado que fueron escasos los valores distintos que cero no fue posible modelarla y se recurrió a un análisis descriptivo (sin diferenciar los horarios de medición), tanto de la velocidad a los 5 cm como a los 30 cm. De esta manera, en la figura 4.20 se observa en todas las estaciones menor velocidad de viento a sotavento de las plantas colonizadoras, con respecto a los tratamientos a barlovento y en suelo desprovisto de vegetación.

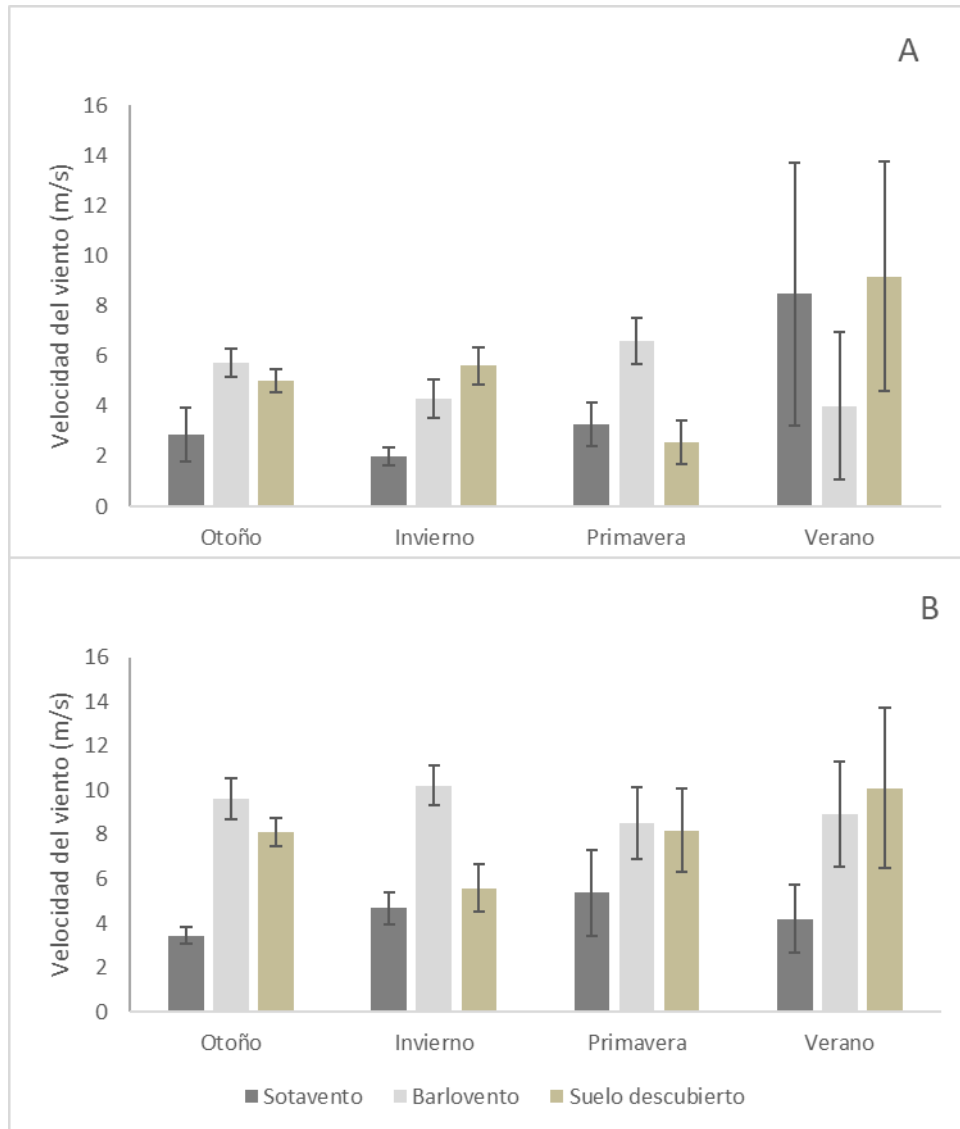


Figura 4.20: velocidad del viento instantánea (m/s) de los tratamientos: sotavento, barlovento y suelo descubierto (promedio +/- error estándar), a dos alturas desde el suelo: 15 cm (A) y 30 cm (B), en cada estación del año: otoño (n = 36), invierno (n = 30), primavera (n = 9) y verano (n = 4).

Con relación al *contenido volumétrico de agua en el suelo*, el modelo lineal generalizado mixto formulado consideró efectos fijos: mes, nodriza y microambiente, y sus interacciones; los efectos aleatorios fueron los sitios. La variable tuvo una distribución gamma y la función de enlace utilizada fue “inversa”. El resultado del modelo verificó que las interacciones nodriza*microambiente ($X^2 = 13,36$; $p = 0,0012$) y mes*nodriza ($X^2 = 31,29$; $p = 0,00052$), fueron significativas. El análisis considerando la interacción nodriza*microambiente mostró que en barlovento de la nodriza *G. chilensis* hubo mayor contenido volumétrico de agua en el suelo (6,39 % +/- 0,66) (Figura 4.21).

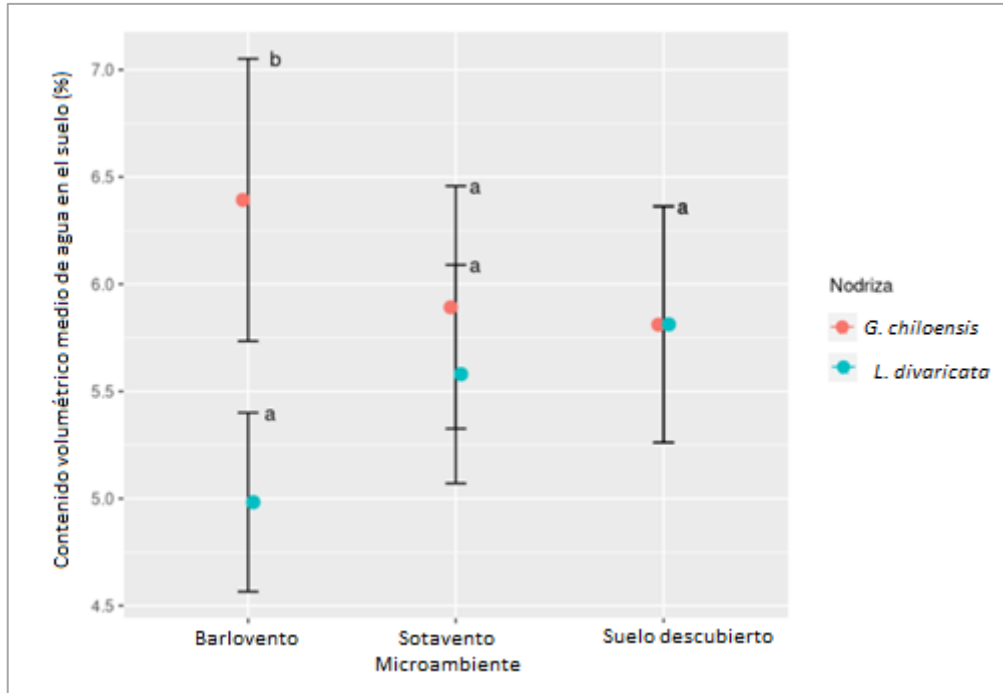


Figura 4.21: contenido volumétrico de agua en el suelo (%) según microambiente (barlovento, sotavento, suelo descubierto) y nodriza (*G. chilensis* y *L. divaricata*) (media +/- error estándar). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de significancia del 5%.

El test de Tukey, considerando la interacción nodriza*mes mostró que el mayor contenido de agua en bajo *L. divaricata* se dio en mayo, el valor presentó mucho error estándar por lo cual no se diferenció del contenido de agua bajo *G. chilensis* en la mayoría de los meses. Asimismo, se observó que los valores más bajos se dieron en julio y febrero para ambas especies (Figura 4.22).

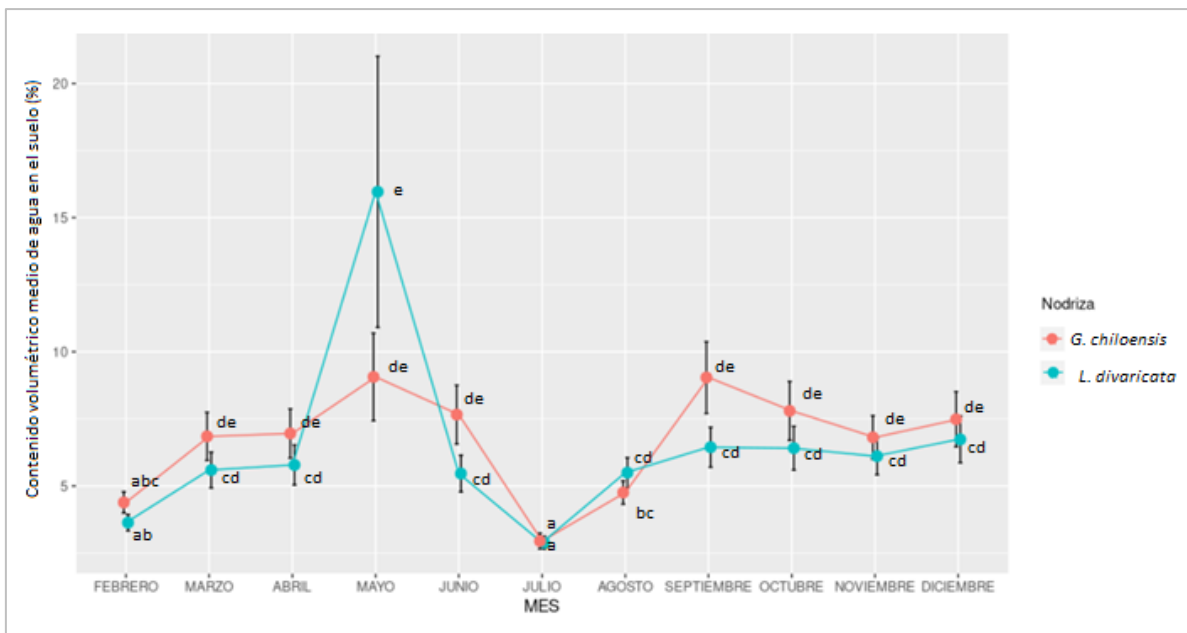


Figura 4.22: contenido volumétrico de agua en el suelo (%), según los meses y la nodriza (*G. chilensis* y *L. divaricata*) de estudio (media +/- error estándar). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de significancia del 5%.

4.3.3. Evaluación de la facilitación

Luego de 30 meses de introducidos los plantines, se evaluó la supervivencia mediante modelos lineales generalizados mixtos, el modelo que analizó la supervivencia considerando la especie introducida ($X^2=25,26$; $p<0,0001$) y los tratamientos ($X^2=4,44$; $p<0,024$) mostró que ambos efectos fueron significativos sin interacción entre los mismos ($X^2 = 0,46$; $p=0,79$). La comparación de a pares mediante la prueba de Wald de los tratamientos mostró que la menor supervivencia se dio en los ejemplares asociados a *G. chilensis* (72,88%), mientras que en la comparación entre especies introducidas los valores más bajos se dieron en *S. aphylla* (72,19% vs. 97,91%) (Figura 4.23).

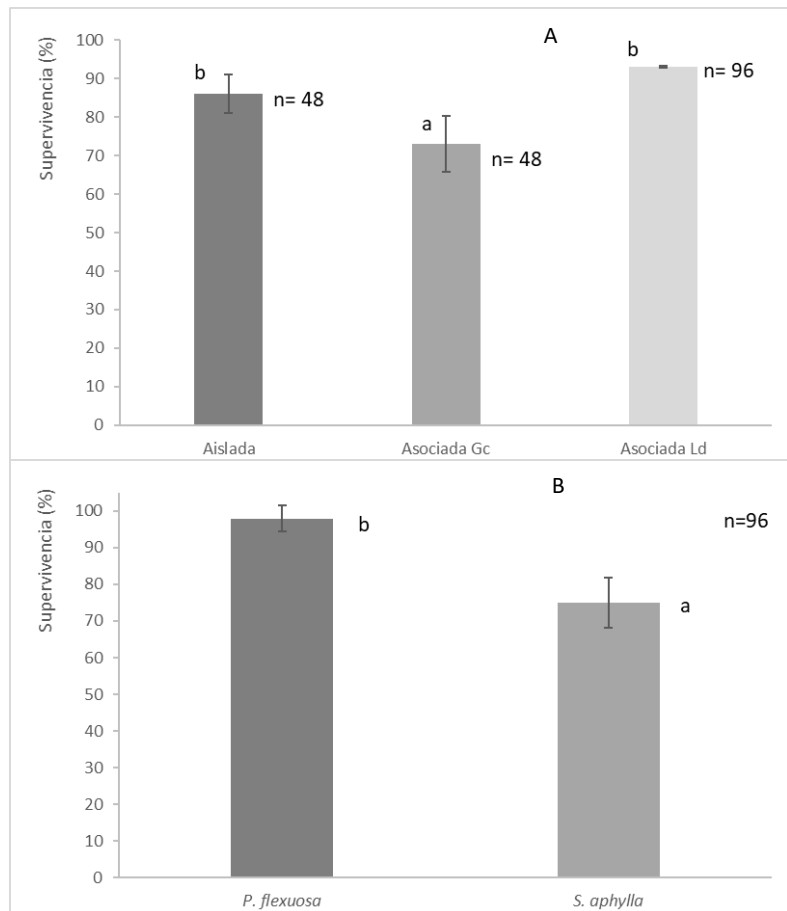


Figura 4.23: supervivencia (%) de los plantines introducidos según el tratamiento de plantación (aislada, asociada a *G. chilensis*, asociada a *L. divaricata*) (A); y la especie (*P. flexuosa*, *S. aphylla*) (B) (media +/- error estándar). Se presenta n (tamaño de muestra), letras distintas indican diferencias significativas a un nivel del 5%.

Posteriormente el análisis de la supervivencia realizado para cada especie por separado, mostró que hubo efectos significativos de los tratamientos en la supervivencia de *S. aphylla* ($X^2=6,59$; $p = 0,037$). En las comparaciones de a pares entre tratamientos (mediante la prueba de Wald) se observaron diferencias entre los tratamientos asociada a *L. divaricata* (supervivencia promedio 87,47%; error

estándar: 4,17) y asociada a *G. chilensis* (supervivencia promedio: 54,12; E.E: 7,97). Los ejemplares aislados (supervivencia promedio 74,97%; error estándar: 8,34) no se diferenciaron de los asociados a las nodrizas. En el caso de *P. flexuosa* no se observaron diferencias significativas ($X^2=3,14$; $p=0,21$) entre los tratamientos; en todos los casos la supervivencia fue mayor al 90% (Figura 4.24).

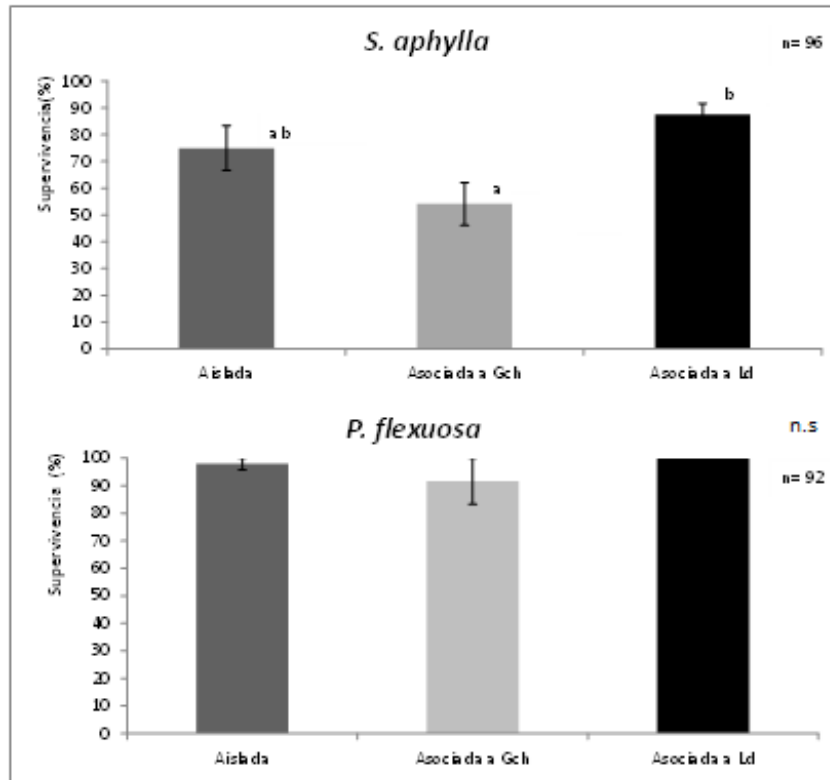


Figura 4.24: supervivencia (%) de ejemplares de *S. aphylla* (n= 96) y *P. flexuosa* (n=92)* (media +/- error estándar) en distintos tratamientos: plantados asociados a arbustos de: *L. divaricata* (Asociada a Ld n= 24) y *G. chilensis* (Asociada a Gch n=24), y Aislada (n=48). Letras distintas entre tratamientos indican diferencias significativas a un nivel de significación del 5%. *4 ejemplares de *P. flexuosa* fueron removidos por razones ajenas al experimento.

Con relación al crecimiento, se encontraron diferencias significativas sólo en el diámetro del tallo en ambas especies introducidas. En el caso de *S. aphylla*, su diámetro crece significativamente menos ($p=0.0012$) cuando se la planta asociada a *L. divaricata* que cuando se la asocia a *G. chilensis* o se la planta aisladamente (Figura 4.25).

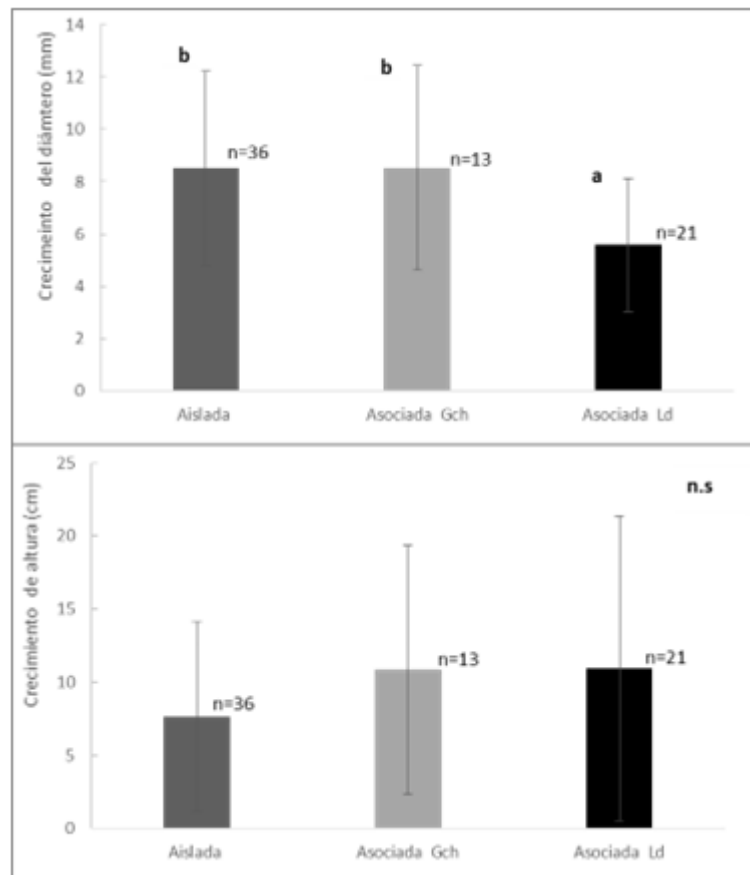


Figura 4.25: crecimiento de diámetro (mm) y de altura (cm) de las plantas de *S. aphylla* luego de 30 meses de introducidas, según los distintos tratamientos: Aislada, Asociada a *G. chilensis* (Asociada Gch) y Asociada a *L. divaricata* (Asociada Ld) (media +/- error estándar). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de significancia del 5%.

En el caso de *P. flexuosa*, el diámetro fue significativamente mayor ($p=0,019$) cuando creció aislada, que cuando se la plantó asociada a *G. chilensis* o *L. divaricata* como nodrizas (Figura 4.26). Si bien la altura no mostró diferencias significativas entre tratamientos, en promedio también fue mayor cuando creció aislada o en asociación con *G. chilensis*.

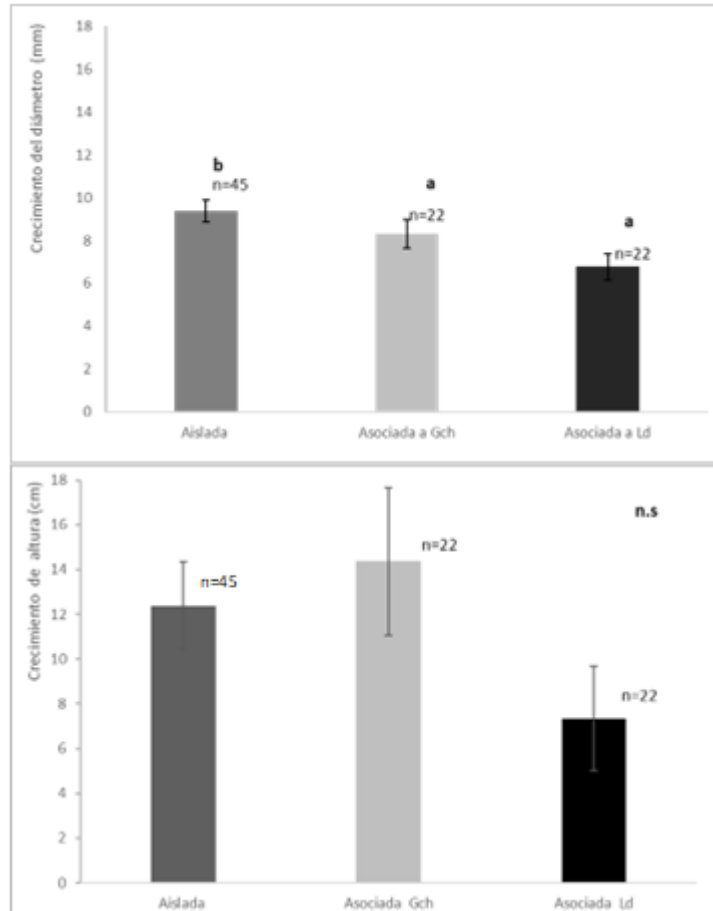


Figura 4.26: crecimiento de diámetro (mm) y altura (cm) de las plantas de *P. flexuosa* luego de 30 meses de introducidas según los distintos tratamientos: Aislada, Asociada a *G. chilensis* (Asociada Gch) y Asociada a *L. divaricata* (Asociada Ld) (media +/- error estándar). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel de significancia del 5%.

Con relación al análisis de biomasa, se encontraron diferencias significativas entre tratamientos, en el peso del tallo y la raíz de las especies estudiadas. En cuanto al peso de los tallos, se encontraron diferencias entre tratamientos tanto en *S. aphylla* ($F= 14,03$; $p<0.001$) como en *P. flexuosa* ($F= 5,14$; $p=0,0113$). En el caso de *S. aphylla*, la comparación de a pares mostró que la biomasa de los tallos del tratamiento Aislada difiere significativamente con respecto al Asociado a *G. chilensis* ($p=0,0116$), y de manera altamente significativa con respecto al Asociado a *L. divaricata* ($p=0,000013$) (Figura 4.27). La biomasa de los tallos de *S. aphylla* fue menor cuando el plantín estuvo Asociado a *L. divaricata*, siguiendo una tendencia semejante a los diámetros.

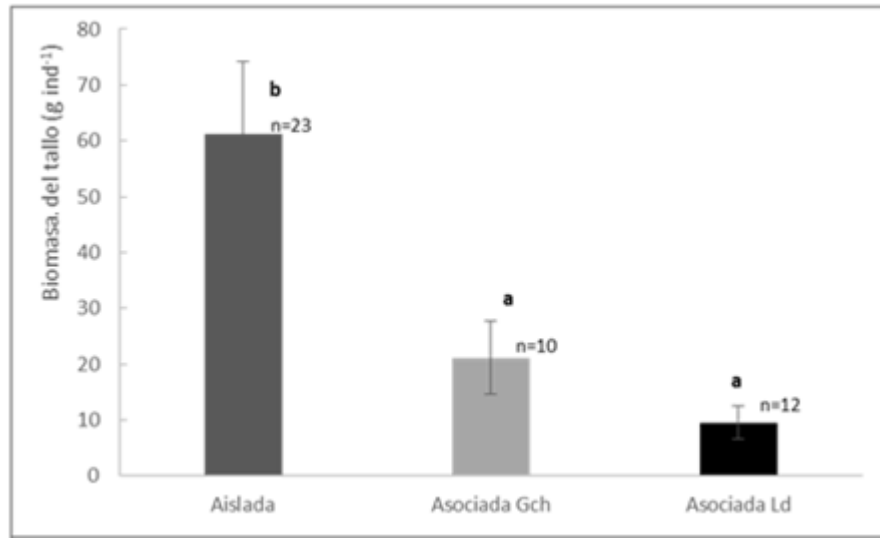


Figura 4.27: biomasa de tallo (g ind⁻¹) de plantas de *S. aphylla* después de 36 meses de introducidas, según los distintos tratamientos: Aislada, Asociada a *G. chilensis* (Asociada Gch) y Asociada a *L. divaricata* (Asociada Ld) (media +/- error estándar). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel del 5%.

En el caso del peso del tallo de ejemplares de *P. flexuosa*, se detectaron diferencias significativas ($p=0,00516$) entre los tratamientos de plantación Aislada y Asociada a *L. divaricata*, donde los valores de biomasa fueron mucho mayores en el primero (Figura 4.28). Esto fue semejante a lo observado en el crecimiento del diámetro, donde los mayores valores se presentaron en el tratamiento Aislada y los menores valores cuando estuvieron asociados a *L. divaricata*.

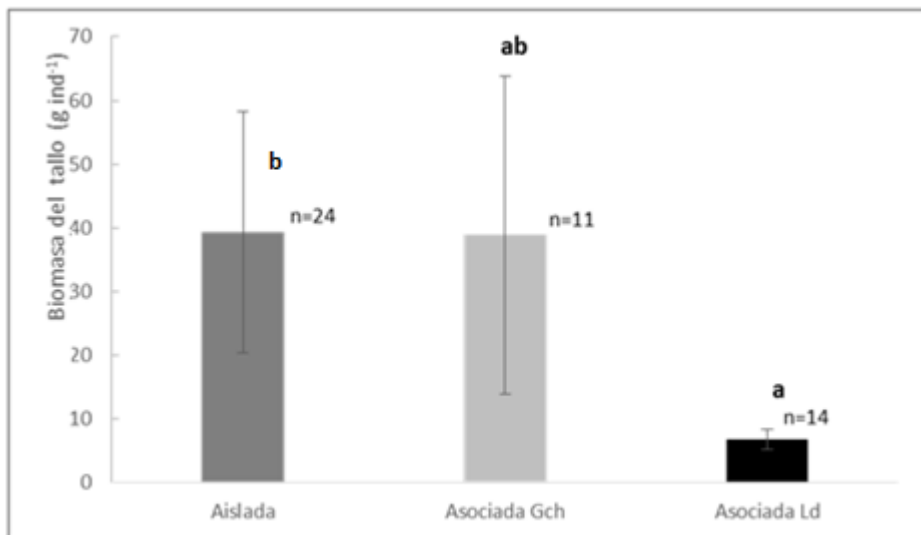


Figura 4.28 biomasa de tallo (g ind⁻¹) de plantas de *P. flexuosa* después de 36 meses de introducidas según los distintos tratamientos: Aislada, Asociada a *G. chilensis* (Asociada Gch) y Asociada a *L. divaricata* (Asociada Ld) (media +/- error estándar). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel del 5%.

Con respecto al peso de las raíces se observaron diferencias significativas entre tratamientos en las dos especies probadas: *S. aphylla* ($F= 18,52$; $p=0,0001$) y *P. flexuosa* ($F=5,65$; $p=0,0069$). En el caso de los ejemplares de *S. aphylla* el peso de las raíces fue diferente entre todos los tratamientos,

comparados de a pares. Los pesos más altos se dieron en el tratamiento Aislada, seguido de Asociada a *G. chilensis* y finalmente de Asociada a *L. divaricata* (Figura 4.29)

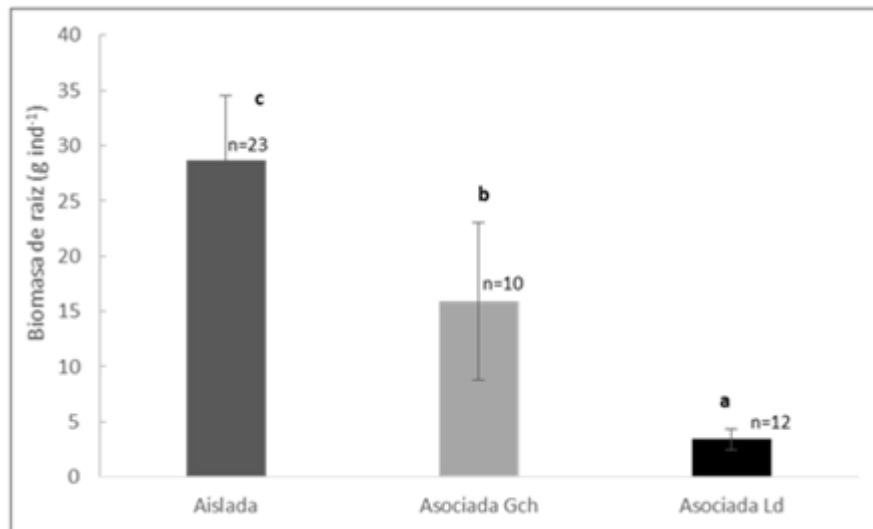


Figura 4.29: biomasa de la raíz (g ind⁻¹) de ejemplares de *S. aphylla* después de 36 meses de introducidas según los distintos tratamientos: Aislada, Asociada a *G. chilensis* (Asociada Gch) y Asociada a *L. divaricata* (Asociada Ld) (media +/- error estándar). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel del 5%.

En el caso de la raíz de *P. flexuosa*, el tratamiento Aislada difiere significativamente del Asociada a *L. divaricata* ($p=0,00366$), en el cual se observan los menores valores de biomasa (Figura 4.30). Si bien el mayor promedio del peso del tallo se dio en el tratamiento Asociada a *G. chilensis*, el error estándar fue el doble que el observado en el tratamiento Aislada.

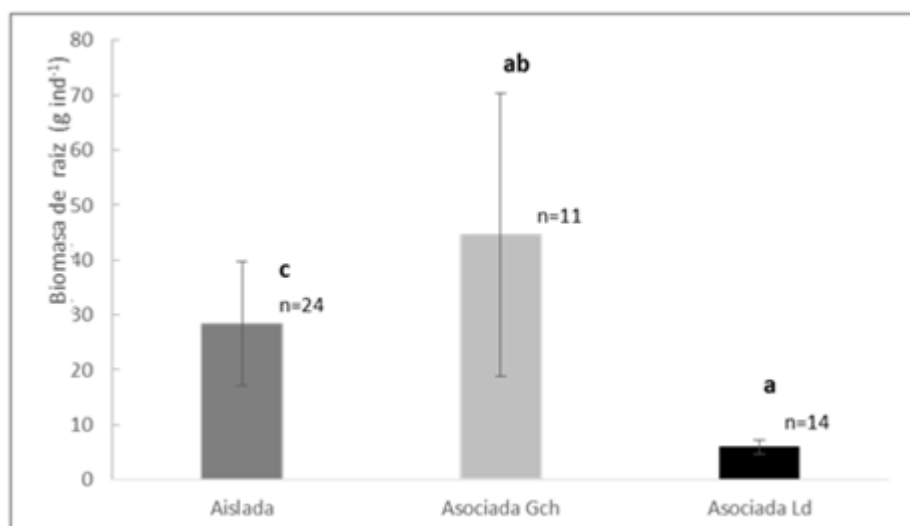


Figura 4.30: biomasa promedio de la raíz (g ind⁻¹) de ejemplares de *P. flexuosa* de 36 meses de introducidas según los distintos tratamientos: Aislada, Asociada a *G. chilensis* (Asociada Gch) y Asociada a *L. divaricata* (Asociada Ld). Letras distintas indican diferencias significativas a un nivel del 5%.

4.4. Discusión

En este capítulo se puso a prueba la hipótesis que enunciaba que la supervivencia y crecimiento de ejemplares viverizados plantados en áreas degradadas, se ve favorecida por las modificaciones edáficas y microclimáticas realizadas por las plantas establecidas naturalmente, que actúan como nodrizas. Los resultados nos llevan a rechazar parcialmente la misma, ya que las especies evaluadas como nodrizas generaron condiciones microclimáticas beneficiosas (temperaturas del aire y edáficas más moderadas, sombreado, resguardo del viento) en varias estaciones del año; que se reflejó en un mayor contenido de agua en el suelo a barlovento de *G. chilensis*. No obstante, no se produjo un aumento de la supervivencia ni del crecimiento de los plantines introducidos. En relación a las características edáficas superficiales, las mismas no fueron modificadas sólo por las nodrizas. Si bien el aumento de materia orgánica se debería, principalmente, al efecto de la nodriza por el aporte de hojarasca y por la retención del mantillo transportado por el viento (Lozano et al., 2017), el aumento en el contenido de nitrógeno luego de tres años de ensayo podría deberse a la fijación de nitrógeno realizado por bacterias del género *Rhizobium*, simbiosis de especies leguminosas tales como las plantadas, y por la actividad de microorganismos de vida libre presentes en el rizoplasma de las plantas (Ayangbenro & Babalola, 2021).

Efecto de las nodrizas sobre las características edáficas superficiales

Grindelia chilensis y *Larrea divaricata* producen condiciones edáficas similares en estadíos tempranos de la sucesión en sitios severamente degradados. Si bien se desconocen en detalle las características del mantillo que produce cada especie y cuáles son los productos de su descomposición, sí se ha estudiado en términos de grupo funcional. En el Monte Austral se ha observado que el aporte de nutrientes de arbustos siempre verdes al suelo, en muestras colectadas bajo parches de vegetación dominados por *L. divaricata*, se caracteriza por una mayor concentración de nitrógeno inorgánico que el que aportan los pastos perennes (Bosco, 2017). Al final del experimento, el mayor contenido de materia orgánica (MO) y nitrógeno (N) en cercanía de las nodrizas vs. las zonas de suelo descubierto (1,4 y 1,25 veces más, respectivamente), coincide con lo descrito en otros ecosistemas del Monte donde se reporta entre 1,23 y 3,7 veces más MO y entre 1,2 y 5 veces más N bajo los parches de vegetación, que en las zonas de suelo descubierto (Bisigato et al., 2009). En general, la mayor concentración de nutrientes en el suelo cubierto con vegetación es atribuida a una retroalimentación positiva entre la cobertura vegetal y los recursos del suelo. En esa retroalimentación participarían distintos mecanismos: la caída de la hojarasca y el aporte de raíces muertas (Rossi & Villagra, 2003), depósito de suelo y MO bajo la cubierta de vegetación, arrastrados por el viento (Rostagno et al., 1991) y por la lluvia (Rossi, 2004).

El análisis temporal de las características edáficas superficiales a sotavento de la nodriza y en suelo descubierto mostró luego de tres años, un aumento en el contenido de N en ambos tratamientos y la comparación entre tratamientos mostró mayor contenido de este nutriente bajo las nodrizas. En ambos tratamientos los plantines introducidos (*P. flexuosa* var. *depressa* y *S. aphylla*) que pertenecen a la familia Fabaceae pudieron haber realizado fijación del nitrógeno atmosférico a través de microorganismos simbiotes (Geesing et al., 2000), lo que explica el aumento de nitrógeno luego de tres años. Estudios previos muestran que las especies con capacidad de fijar N incrementan los niveles de este nutriente en el suelo, así como la biomasa bajo su dosel en ambientes áridos (Blaser et al., 2013). En el caso de las nodrizas, al efecto de la leguminosa se le podría haber sumado la acción de los microorganismos fijadores de vida libre (Álvarez, 2014; Ayangbenro & Babalola, 2021) aunque estas afirmaciones a modo de hipótesis deben evaluarse en futuros trabajos. Con respecto al aumento de la materia orgánica, el mismo podría ser explicado por el efecto de la hojarasca aportada por la nodriza y por la retención del mantillo transportado por el viento que realiza la misma (Rossi & Villagra, 2003).

Ha sido ampliamente estudiado que los aumentos en el contenido de MO modifican fuertemente las propiedades físicas del suelo, incluyendo la estructura, densidad, infiltración del agua y temperatura (Boix-Fayos et al., 2001; Pugnaire et al., 2004). Asimismo, un incremento de la MO del suelo contribuye a disminuir el pH (Ritchie & Dolling, 1985); sin embargo, en este experimento el pH aumentó levemente en los dos tratamientos, un 3,4% en el tratamiento sotavento de la nodriza y 5,5% en suelo descubierto. En este caso sería más relevante el aporte de material carbonatado depositado por el viento desde los ambientes circundantes, ya que el bajo de Añelo se caracteriza por poseer suelos con moderados tenores de sales, muchas veces con presencia de carbonatos, que se pueden presentar en superficie o acumularse a profundidades medias de 30 cm (Pereyra et al. 2011); asimismo en esta región el viento tiene un papel fundamental como agente formador (Di Niloco & Abarca, 2020).

Efecto de las nodrizas sobre variables microclimáticas

En las tierras secas, la vegetación tiene gran influencia sobre las características microclimáticas, las temperaturas del aire y edáficas suelen ser menores bajo la vegetación debido a la reducción de la radiación solar incidente (Pugnaire et al., 2011; Lozano et al., 2017). En este estudio las temperaturas del aire y edáficas estuvieron relacionadas y fueron menores en barlovento durante otoño e invierno, dichas diferencias estarían determinadas por el sombreado de la nodriza durante los momentos de mayor radiación, especialmente en invierno, donde la declinación solar es mayor y provoca diferencias más marcadas que en el resto del año. También por ese motivo, a sotavento (NE) de la nodriza la temperatura edáfica fue mayor, similar a la del suelo desprovisto de vegetación. Las temperaturas edáficas más elevadas en el suelo descubierto se deben a dos factores: la ausencia de vegetación para

interceptar parte de la radiación solar incidente (Chazdon, 1988) y el menor contenido de materia orgánica que origina menor capacidad calórica del suelo y consecuentemente mayores fluctuaciones térmicas (Porta et al., 1999). Esta tendencia también se mantuvo en verano; aunque las diferencias no fueron significativas, los valores más altos se dan en el suelo descubierto, donde la temperatura fue 2°C mayor que a sotavento (NE) de las plantas nodrizas. Diferencias microclimáticas en relación con las orientaciones norte y sur de parches de vegetación fueron descritas en otras zonas del Monte por Rossi & Villagra (2003) y Rossi (2004), quienes observaron mayor radiación, mayores temperaturas y mayor déficit hídrico del suelo en la orientación norte.

En otros estudios, los micrositios bajo el dosel de las especies leñosas presentan menor radiación y temperatura del suelo y del aire, en comparación con el suelo descubierto, lo que origina menores pérdidas por evaporación de agua del suelo (Franco & Nobel, 1988; Valiente-Banuet & Ezcurra, 1991; Callaway, 1992; Maestre et al., 2003, Lozano et al., 2017). En el presente estudio, las tendencias mencionadas por estos autores se dieron sólo a barlovento (SO) de *G. chiloenesis* donde el contenido de agua en el suelo fue mayor y la radiación fotosintéticamente activa fue menor, así como las temperaturas edáficas durante otoño, invierno y primavera. No obstante, debería profundizarse los estudios para determinar porque no fue similar el comportamiento de agua en el suelo bajo *L. divaricata*, probablemente se puede deber a las características del sistema radicular de *L. divaricata*. El cual está compuesto por una raíz principal profunda, pivotante y por raíces superficiales (sistema dimórfico) que le otorga ventajas en la adquisición de recursos de los horizontes superficiales del suelo (Passera & Borsetto, 1989). Asimismo, se resalta que el contenido volumétrico del agua bajo las nodrizas probablemente no fue tan contrastante a la del suelo descubierto debido al porte del canopeo de las plantas nodrizas, ya que este influye sobre la calidad de la sombra generada y, por lo tanto, en la temperatura bajo su cobertura (Martens et al., 2000; Lozano et al., 2020).

En relación a la radiación fotosintética activa, si bien otros autores (Maestre, 2002) han evaluado la misma en el marco de estudios de especies nodrizas con fines de restauración ecológica, en este trabajo no se encontró relación entre esa variable y el desarrollo de los plantines. Si bien los valores de PAR fueron menores en inmediaciones de las nodrizas, presentaron mucha variabilidad en cada tratamiento y altura de medición en las distintas estaciones del año, poniendo en evidencia que la luz es el recurso más variable para las plantas, especialmente cuando se encuentran bajo el follaje de otro individuo (Bazzaz, 1996).

Efecto de la nodriza sobre la supervivencia y crecimiento de los plantines.

La supervivencia ni del crecimiento de las especies introducidas se vieron afectadas por el aumento de materia orgánica y nitrógeno en las inmediaciones de las plantas ensayadas como nodrizas, ni por la amortiguación de las condiciones ambientales adversas: menor temperatura edáfica (durante mediodía y atardecer de primavera), menor PAR y protección frente a ráfagas de viento. *Senna aphylla* presentó menores valores de supervivencia que *Prosopis flexuosa*, lo que indicaría su menor tolerancia para desarrollarse en ambientes con mayores limitaciones. Asimismo, la supervivencia de *S. aphylla* fue menor cuando se la plantó asociada a *G. chiloensis*, lo que podría atribuirse a la gran cantidad de metabolitos secundarios de esta última, que podrían inhibir la germinación y el crecimiento del tallo y la raíz de otras especies (Wassner & Ravetta, 2005). No obstante, los estudios sobre el efecto de los metabolitos secundarios generados por plantas del desierto, en el desarrollo de otras especies no puede generalizarse, ya que influirían de distinta manera según la especie implicada (Segesso et al., 2019), por ello se requieren estudios particulares del efecto de los metabolitos secundarios de *G. chiloensis* sobre el desarrollo de *S. aphylla*.

Prosopis flexuosa var. *depressa* no presentó diferencias entre los tratamientos, lo cual se podría explicar por las características de las especies de este género, entre ellas: ser en su gran mayoría freatófitas, resistentes a la salinidad, a la alcalinidad y al frío (Passera, 2000). Particularmente, la baja mortandad de *P. flexuosa* var. *depressa* en los tratamientos concuerda con lo observado por Villagra et al. (2005) en la reserva Ñacuñan (provincia de Mendoza), donde reportan bajas tasas de mortalidad de juveniles en un período de 10 años, demostrando que los individuos que logran superar las limitaciones ambientales iniciales, pueden llegar a establecerse. Asimismo, Pérez y colaboradores (2020) reportan supervivencias promedio del 88% en individuos plantados durante la rehabilitación de una cantera de áridos ubicada en el Bajo de Añelo, a pocos kilómetros del área del presente estudio. La capacidad de *P. flexuosa* var. *depressa* para establecerse en ambientes limitantes podría estar explicada por su sistema radical de rápido crecimiento, con una raíz principal dominante y ramificaciones laterales conspicuas que aseguran gran capacidad de exploración en profundidad (Dalmaso et al., 1994).

Con relación al crecimiento, las dos especies introducidas presentaron significativamente menores valores de diámetro y biomasa de raíz y de tallo, cuando se plantaron asociadas a *L. divaricata*. Estos resultados sugieren interacciones de competencia entre las especies (*L. divaricata*- *S. aphylla* y *L. divaricata*-*P. flexuosa*) en los estadios tempranos de la sucesión. *L. divaricata*, al poseer un sistema radicular dimórfico (Passera & Borsetto, 1989) tendría ventajas en la adquisición de recursos frente a los ejemplares plantados, que durante los primeros estadios de su implantación absorberían recursos

de los horizontes superficiales del suelo. Un estudio realizado en el Monte de la provincia de Río Negro, acerca de la influencia de *L. divaricata* sobre la humedad del suelo, demostró efectos negativos en los primeros 10 cm del suelo durante las épocas frías, afectando el crecimiento y el potencial hídrico de las hojas del pasto *Pappostipa tenuis*, que concentra el 64% de sus raíces a esa profundidad (Kröpfl et al., 2002).

En el tratamiento Aislada, las plantas introducidas presentaron mayor biomasa radical y aérea, coincidiendo con el crecimiento del diámetro del tallo. Resultados similares se observaron en un trabajo realizado por Boetto (2011) bajo un gradiente de precipitaciones (de 912 mm a 100 mm) en el Monte, donde se estudió la emergencia y crecimiento de ejemplares de *P. flexuosa* bajo simulación de mecanismos nodriza (sombreo, fertilidad de suelo) y remoción de nodrizas. En ese caso *P. flexuosa* mostró un comportamiento dispar a lo largo del gradiente; en sitios con precipitaciones intermedias, su emergencia y crecimiento fue dependiente de la oferta de sombra, pero en los sitios más secos fue más independiente, y las mayores tasas de crecimiento se observaron en sectores descubiertos de vegetación. En el presente estudio se observó que sin la presencia de las plantas nodrizas, los plantines logran mayor desarrollo radicular posiblemente por una elevada asignación de los fotoasimilados a la porción subterránea que les otorga mayor habilidad para tomar recursos como el agua o nutrientes, siendo este uno de los atributos que caracterizan a las plantas que se desarrollan en ambientes con baja disponibilidad de recursos (Grime, 1977; Chapin, 1980, Lloret et al., 1999).

La importancia de la facilitación ha sido descrita para tierras secas de todo el mundo (Franco-Pizaña et al., 1995; Pugnaire et al., 1996). No obstante, los efectos positivos de la facilitación pueden actuar simultáneamente con mecanismos competitivos, y el efecto final de una especie sobre otra depende de la importancia que uno u otro mecanismo adquiera en un ambiente determinado (Callaway & Walker, 1997; Holmgren et al., 1997). Asimismo, el balance relativo de esas interacciones puede cambiar durante el ciclo de vida de cada especie (Walker et al., 2003), particularmente con el crecimiento relativo o con cambios de tamaño (Callaway & Walker, 1997). Esto explicaría los distintos roles descritos para *L. divaricata* en diversos trabajos; por ejemplo, Rossi (2004) la menciona como nodriza en la sucesión post fuego de una zona del Monte de la provincia de Mendoza, donde intervienen ejemplares adultos (tamaño superior a 1,5 m de altura) y plántulas establecidas naturalmente. Lo mismo verificó Bonvissuto (2006) en una zona del Monte en la provincia de Neuquén afectada por sobrepastoreo, donde ejemplares adultos de *L. divaricata* se comportaron como nodrizas al generar un microambiente favorable bajo su dosel. En el presente trabajo, los ejemplares de *L. divaricata* eran juveniles de bajo porte (0,5-0,6 m) y no se verificaron efectos facilitadores, esto se explica por lo descrito por Lozano y colaboradores (2020), quienes indican que el efecto positivo de las

nodrizas sobre la biomasa bajo su dosel aumenta a medida que se incrementa el tamaño de las mismas ya que el aumento en la humedad del suelo y la disminución de la temperatura bajo el dosel, se relacionan con el tamaño de la nodriza. Por otra parte, el rol de nodriza es dependiente de la identidad de las especies involucradas; por ejemplo, en plantaciones experimentales, Barchuk & Díaz (2000) señalan que *L. divaricata* actúa como nodriza en el reclutamiento de *Aspidosperma quebracho-blanco*, pero que competiría con *Prosopis chilensis*, siendo mayores, tanto el crecimiento como el vigor de este árbol, fuera de la cobertura de *L. divaricata*.

4.5. Bibliografía:

- Abalos, R. (2016). Plantas del Monte argentino. Guía de campo. *Ecoval*. 220 pag. ISBN 9789874003065
- Abella, S. R. (2010). Disturbance and Plant Succession in the Mojave and Sonoran Deserts of the American Southwest. *International Journal of Environmental Research and Public Health* 7: 1248-1284.
- AIC (2012). Autoridad Interjurisdiccional de Cuencas. Informes hidrometeorológicos). Comunicación personal
- Aguiar, M. R., & Sala, O. E. (1999). Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(7), 273-277.
- Anisko, T., NeSmith, D. S., & Lindstrom, O. M. (1994). Time-domain reflectometry for measuring water content of organic growing media in containers. *HortScience*, 29(12), 1511-1513.
- Álvarez, A. S. (2014) El aporte de microorganismos promotores del crecimiento vegetal en interacción con especies vegetales de interés en procesos de restauración ecológica de zonas áridas y semiáridas *Experimentia* 4. Instituto de Investigaciones de las Zonas Áridas. Unidad de Geobotánica y Fitogeografía; 4-39.
- Ayangbenro, A. S., & Babalola, O. O. (2021). Reclamation of arid and semi-arid soils: The role of plant growth-promoting archaea and bacteria. *Current Plant Biology*, 25, 100173.
- Bainbridge D.A. (2007). A guide for desert and dryland restoration: new hope for arid lands. *Island Press*.
- Barchuk, A. H., & Díaz, M. P. (2000). Vigor de crecimiento y supervivencia de plantaciones de *Aspidosperma quebracho-blanco* y de *Prosopis chilensis* en el Chaco árido. *Quebracho-Revista de Ciencias Forestales*, (8), 17-29.
- Bazzaz, F. A., & Bazzaz, F. (1996). *Plants in changing environments: linking physiological, population, and community ecology*. Cambridge University Press.
- Beeskow, A., Monsalve M., & Duro V. (2005) Identificación de áreas de mayor diversidad en endemismos vasculares en la región patagónica argentina. *Anales Instituto Patagonia* (Chile) 33: 5-20.
- Beider, A. (2012). Viverización de especies nativas de zonas áridas. *Experimentia-Revista de Transferencia Científica*, 2, 9-67.

Bischoff, A., Steinger, T., & Müller-Schärer, H. (2010). The importance of plant provenance and genotypic diversity of seed material used for ecological restoration. *Restoration ecology*, 18(3), 338-348.

Bisigato, A. J., Villagra, P. E., Ares, J. O., & Rossi, B. E. (2009). Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: A multi-scale approach linking patterns and processes. *Journal of arid environments*, 73(2), 182-191.

Blaser, W. J., Sitters, J., Hart, S. P., Edwards, P. J., & Olde Venterink, H. (2013). Facilitative or competitive effects of woody plants on understory vegetation depend on N-fixation, canopy shape and rainfall. *Journal of Ecology*, 101(6), 1598-1603.

Boetto, M. N. (2011). Mecanismos de regeneración y supervivencia de especies arbóreas nativas y el papel ecológico de las leñosas en un gradiente de déficit hídrico en la zona semiárida-árida Argentina. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Escuela para Graduados

Boix-Fayos, C., Calvo-Cases, A., Imeson, A. C., & Soriano-Soto, M. D. (2001). Influence of soil properties on the aggregation of some Mediterranean soils and the use of aggregate size and stability as land degradation indicators. *Catena*, 44(1), 47-67.

Bonvissuto, G. L. (2006) Establecimiento de plántulas de gramíneas y arbustos dentro y entre isletas de vegetación en el monte austral neuquino. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Sur. Departamento de Agronomía. Argentina. 195 pp.

Bonvissuto, G.L & Busso C. (2013). Capítulo 8: Establecimiento de plántulas en microambientes del monte austral Neuquino. En: Pérez, D.R., Rovere, A.E., & Rodríguez Araujo, M.E. Restauración Ecológica en la Diagonal Árida de la Argentina. Editorial Vazquez Mazzini Editores. ISBN: 978-987-9132-40-1

Bosco T. (2017). Ecología de la regeneración de las comunidades vegetales en ecosistemas áridos del monte patagónico. Efecto del microambiente sobre los procesos de regeneración de especies con distintas estrategias ecológicas en áreas denudadas. Tesis doctoral. Centro Regional Universitario Bariloche. Universidad Nacional del Comahue

Bremner, J.M.. & Mulvaney, C.S. (1982). Nitrogen-total. En: PAGE, A.L.; MILLER, R.H. & KEENEY, D.R., eds. Methods of soil analysis. Part 2 - Chemical and microbiological properties. 2 ed. Madison, Soil Science Society of America, Pag: 595-624. (Agronomy, 9)

- Butterfield, B. J., & Briggs, J. M. (2011). Regeneration niche differentiates functional strategies of desert woody plant species. *Oecologia*, 165(2), 477-487.
- Callaway, R. M. (1992). Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. *Ecology*, 73(6), 2118-2128.
- Callaway, R., & Walker, L. (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78 (7) 1958-1965
- Chapin III, F. S. (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual review of ecology and systematics*, 11(1), 233-260.
- Chazdon, R. L. (1988). Sunflecks and their importance to forest understorey plants. In *Advances in ecological research* (Vol. 18, pp. 1-63). Academic Press.
- Chehébar, C., Novaro, A., Iglesias, G., Walker, S., Funes, M., Tammone, M., & Didier, K. (2013). Identificación de áreas de importancia para la biodiversidad en la estepa y el monte de Patagonia. *ErreGé y Asociados imprenta*, 112.
- Correa, M. N. (1988). *Flora Patagónica: Dicotyledones Dialipétalas (Oxalidaceae a Cornaceae)* (Vol. 8). Colección Científica del INTA.
- Dalmasso, A., Masuelli, R., & Salgado, O. (1994). Relación vástago-raíz durante el crecimiento en vivero de tres especies nativas del Monte *Prosopis chilensis*, *Prosopis flexuosa* y *Bulnesia retama*. *Muldequina*, (3), 35-43.
- Del Valle, H. (1998). Patagonian soils: a regional síntesis. *Ecología Austral*. 8: 103–123.
- De Paz, M., Gobbi, M., & Raffaele, E. (2019). Revisión de las experiencias de revegetación con fines de restauración en bosques de la Argentina. *Ecología austral*, 29(2), 194-207.
- Dewis, J. & Freitas, F. (1970). Métodos físicos y químicos de análisis de suelos y aguas. 252 p. Boletín sobre suelos Nº 10. 252 p. FAO, Roma, Italia.
- Dinerstein, E., Olson, D. M., Graham, D. J., Webster, A. L., Primm, S. A., Bookbinder, M. P., & Ledec, G. (Eds.). (1995). A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean. The World Bank.

Di Nicolo, C.A., & Abarca, J. C (2020). Imágenes satélite Landsat, Bajo de Añelo. En: Atlas de Neuquén desde el Satélite. Departamento de Geografía. Facultad de Humanidades. Universidad Nacional del Comahue. <https://atlasneuquen.uncoma.edu.ar/> acceso julio 2020.

Di Rienzo, J. A., Casanoves F., Balzarini, M. G., Tablada, L., & Robledo Y. C (2011). InfoStat versión 2011. *Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>, 8, 195-199.*

Farinaccio, F. M., Ceccon, E., & Pérez, D. R. (2021). Starting points for the restoration of desertified drylands: puesteros' cultural values in the use of native flora. *Ecosystems and People*, 17(1), 476-490.

Fiori, S., & Zalba, S. (2003). Potential impacts of petroleum exploration and exploitation on biodiversity in a Patagonian Nature Reserve, Argentina. *Biodiversity and Conservation*, 12:1261–1270

Franco, A. C., & Nobel, P. S. (1988). Interactions between seedlings of *Agave deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology*, 69(6), 1731-1740.

Franco-Pizaña, J., Fulbright, T. E., & Gardiner, D. T. (1995). Spatial relations between shrubs and *Prosopis glandulosa* canopies. *Journal of Vegetation Science*, 6(1), 73-78.

Gandullo, R. (2004). Flora típica de las Bardas de Neuquén y sus alrededores de Neuquén. Petrobrás. Neuquén, Argentina, 267 pp.

Geesing, D., Felker, P., & Bingham, R. L. (2000). Influence of mesquite (*Prosopis glandulosa*) on soil nitrogen and carbon development: Implications for global carbon sequestration. *Journal of Arid Environments*, 46(2), 157-180.

Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J. M., Hódar, J. A., Castro, J., & Baraza, E. (2004). Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological applications*, 14(4), 1128-1138.

González, F. (2010). Reintroducción de especies nativas de dos grupos funcionales en sitios con degradación severa de La Payunia de Neuquén, Argentina. Tesis de grado. Universidad Nacional del Comahue

González, F., Pérez, D., Bonvissuto, G., & Kristensen, M. (2013). Recuperación natural de vegetación impactada por la actividad hidrocarburífera en el Monte Austral Neuquino. *Revista de la Sociedad Argentina de Botánica* 48 (Supl.) 40 pp.

- González, F.M., & Pérez, D.R. (2017). Contributions of ecological facilitation for restoring environments with high conservation value in the Argentine Patagonia. *Python, International Journal of Experimental Botany* 86: 332-339.
- 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(982), 1169-1194.
- Henriquez, J. M., & Lusk, C. H. (2005). Facilitation of *Nothofagus antarctica* (Fagaceae) seedlings by the prostrate shrub *Empetrum rubrum* (Empetraceae) on glacial moraines in Patagonia. *Austral Ecology* 30:885–890.
- Holmgren, M., Scheffer, M., & Huston, M. A. (1997). The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1966-1975.
- Holmgren, M., & Scheffer, M. (2010). Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited. *Journal of Ecology*, 98(6), 1269-1275.
- Instituto de Botánica Darwinion (2019). Catalogo de las plantas Vasculares del Conosur. Acceso septiembre 2019 <http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/fa.htm>
- Kröpfl, A. I., Cecchi, G. A., Villasuso, N. M., & Distel, R. A. (2002). The influence of *Larrea divaricata* on soil moisture and on water status and growth of *Stipa tenuis* in southern Argentina. *Journal of Arid Environments*, 52(1), 29-35.
- Lake, P. S. (2013). Resistance, resilience and restoration. *Ecological management & restoration*, 14(1), 20-24.
- Lebrija-Trejos, E., Meave, J. A., Poorter, L., Pérez-García, E. A., & Bongers, F. (2010). Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12(4), 267-275.
- Lloret, F., Casanovas, C., & Penuelas, J. (1999). Seedling survival of Mediterranean shrubland species in relation to root: shoot ratio, seed size and water and nitrogen use. *Functional Ecology*, 13(2), 210-216.
- Loayza, A. P., Herrera-Madariaga, M. A., Carvajal, D. E., García-Guzmán, P., & Squeo, F. A. (2017). Conspecific plants are better ‘nurses’ than rocks: consistent results revealing intraspecific facilitation as a process that promotes establishment in a hyper-arid environment. *AoB Plants*, 9(6), plx056.

- Lozano, Y. M., Armas, C., Hortal, S., Casanoves, F., & Pugnaire, F. I. (2017). Disentangling above-and below-ground facilitation drivers in arid environments: the role of soil microorganisms, soil properties and microhabitat. *New Phytologist*, *216*(4), 1236-1246.
- Lozano, Y. M., Hortal, S., Armas, C., & Pugnaire, F. I. (2020). Complementarity in nurse plant systems: soil drives community composition while microclimate enhances productivity and diversity. *Plant and Soil*, 1-12.
- Maestre, F. (2002). La restauración de la cubierta vegetal en zonas semiáridas en función del patrón espacial de factores bióticos y abióticos. Tesis doctoral. Biblioteca virtual Miguel D. Cervantes.
- Maestre, F. T., Bautista, S., & Cortina, J. (2003). Positive, negative, and net effects in grass–shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology*, *84*(12), 3186-3197.
- Maestre, F. T., & Cortina, J. (2004). Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *271*(suppl_5), S331-S333.
- Martens, S. N., Breshears, D. D., & Meyer, C. W. (2000). Spatial distributions of understory light along the grassland/forest continuum: effects of cover, height, and spatial pattern of tree canopies. *Ecological modelling*, *126*(1), 79-93.
- Mauchamp, A., Montaña, C., Lepart, J., & Rambal, S. (1993). Ecotone dependent recruitment of a desert shrub, *Flourensia cernua*, in vegetation stripes. *Oikos*, 107-116.
- McDonald, T., Gann, G., Jonson, J., & Dixon, K. (2016). International standards for the practice of ecological restoration—including principles and key concepts.(Society for Ecological Restoration: Washington, DC, USA.). *Soil-Tec, Inc., © Marcel Huijser, Bethanie Walder*.
- Miriti, M. N. (2006). Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology*, *94*(5), 973-979.
- Morello, J., Matteucci, S.D, Rodríguez, A. F & Silva, M.E (2012) Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos. 1ra edición. Buenos Aires, Argentina. Orientación Gráfica Eds.
- Padilla, F. M., Ortega, R., Sánchez, J., & Pugnaire, F. I. (2009). Rethinking species selection for restoration of arid shrublands. *Basic and Applied Ecology*, *10*(7), 640-647.
- Padilla, F. & Pugnaire, F. (2006). The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environments* 4: 196-202.

- Padilla, F. & Pugnaire, F. (2009). Species identity and water availability determine establishment success under the canopy of *Retama sphaerocarpa* shrubs in a dry environment. *Restoration Ecology* 17:900-907.
- Paterno, G. B., Siqueira Filho, J. A., & Ganade, G. (2016). Species-specific facilitation, ontogenetic shifts and consequences for plant community succession. *Journal of Vegetation Science*, 27(3), 606-615.
- Passera, C. B. (2000). Fisiología de *Prosopis* spp. *Multequina*, 9(2), 53-80.
- Passera, C. B., & Borsetto, O. (1989). Aspectos ecológicos de *Atriplex lampa*. *Investigación agraria. Producción y protección vegetales*, 4(2), 179-198.
- Pérez, D., Rovere, A. & Farinaccio, F. (2009). Rehabilitación en el desierto. Ensayos con plantas nativas en Aguada Pichana, Neuquén, Argentina. Vázquez Mazzini Editores. 80 pp.
- Pérez, D. R., Pilustrelli, C., Farinaccio, F. M., Sabino, G., & Aronson, J. (2020). Evaluating success of various restorative interventions through drone-and field-collected data, using six putative framework species in Argentinian Patagonia. *Restoration Ecology*, 28, A44-A53.
- Pereyra, F., Irisarri, J. & Ferrer, J. (2011). Suelos: factores de formación, procesos pedogenéticos y distribución. Relatorio del XVIII Congreso Geológico Argentino. Neuquén
- Porta, J., López-Acevedo, M., & Roquero, C. (1999). Edafología. Para la agricultura y el medio ambiente. 2° edición. Ediciones Mundi-prensa. Madrid. 849 pp.
- Pugnaire, F. (2010). Positive plant interactions and community dynamics. CRC Press . 178 pp
- Pugnaire, F. I., Haase, P., & Puigdefabregas, J. (1996). Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology*, 77(5), 1420-1426.
- Pugnaire, F. I., Armas, C., & Valladares, F. (2004). Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science*, 15(1), 85-92.
- Pugnaire, F. I., Armas, C., & Maestre, F. T. (2011). Positive plant interactions in the Iberian Southeast: mechanisms, environmental gradients, and ecosystem function. *Journal of Arid Environments*, 75(12), 1310-1320.
- Ravetta, D. A., Mclaughlin, S. P., & O'Leary, J. W. (1997). Evaluation of salt tolerance and resin production in coastal and central valley accessions of *Grindelia* species (Asteraceae). *Madrono*, 74-88.

- Ravetta, D. A., & Soriano, A. (1998). Alternatives for the development of new industrial crops for Patagonia. *Ecología Austral*, (02), 297-307.
- Ritchie, G. S. P., & Dolling, P. J. (1985). The role of organic matter in soil acidification. *Soil Research*, 23(4), 569-576.
- Roig, F. A. (1987). Árboles y Arbustos de *Prosopis flexuosa* y *P. alpataco*. *Parodiana*, 5 (1), 49-64.
- Rostagno, C. M., Del Valle, H. F., & Videla, L. (1991). The influence of shrubs on some chemical and physical properties of an aridic soil in north-eastern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 20(2), 179-188.
- Rossi, B. E., & Villagra, P. E. (2003). Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understory species in arid Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 14(4), 543-550.
- Rossi, B. E. (2004). Flora y vegetación de la Reserva de Biosfera de Ñacuñán después de 25 años de clausura. Heterogeneidad espacial a distintas escalas. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Cuyo. Mendoza.
- Sancho, G. (2020). Asteraceae, parte 16. En: Anton, M.A, & Zuloaga, F.O (directores), Flora Argentina. 1 de septiembre de 2020. <<http://www.floraargentina.edu.ar>>
- Segesso, L., Carrera, A. L., Bertiller, M. B., & Cisneros, H. S. (2019). Soluble phenolics extracted from *Larrea divaricata* leaves modulate soil microbial activity and perennial grass establishment in arid ecosystems of the Patagonian Monte, Argentina. *Plant Ecology*, 220(4-5), 441-456.
- Schlesinger, W. H., & Pilmanis, A. M. (1998). Plant-soil interactions in deserts. *Biogeochemistry*, 42(1), 169-187.
- Solans, M., Pelliza, Y. I., & Tadey, M. (2022). Inoculation with native actinobacteria may improve desert plant growth and survival with potential use for restoration practices. *Microbial ecology*, 83(2), 380-392.
- Soliveres, S. (2011). Efectos del estrés abiótico y factores bióticos en las interacciones planta-planta: implicaciones para el funcionamiento y la restauración de los ecosistemas semiáridos. *Ecosistemas*, 20(2-3).
- Soriano, A., Sala, O. E., & Perelman, S. B. (1994). Patch structure and dynamics in a Patagonian arid steppe. *Vegetatio*, 111(2), 127-135.

- Siles, G., Rey, P. J., & Alcántara, J. M. (2010). Post-fire restoration of Mediterranean forests: testing assembly rules mediated by facilitation. *Basic and Applied Ecology*, *11*(5), 422-431.
- Tirado, R., & Pugnaire, F. I. (2003). Shrub spatial aggregation and consequences for reproductive success. *Oecologia*, *136*(2), 296-301.
- Ulian, T., Rovere, A., & Muñoz, B. (2008). Taller sobre conservación de semillas para la restauración ecológica. *Ecosistemas*, *17*(3): 147-148.
- Valiente-Banuet, A., & Ezcurra, E. (1991). Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *The Journal of Ecology*, 961-971.
- Vander Mijnsbrugge, K., Bischoff, A., & Smith, B. (2010). A question of origin: where and how to collect seed for ecological restoration. *Basic and Applied Ecology*, *11*(4), 300-311.
- Verdú, M., & Valiente-Banuet, A. (2008). The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *The American Naturalist*, *172*(6), 751-760.
- Vilela, A. E., & Ravetta, D. A. (2005). Gum exudation in South-American species of *Prosopis* L. (Mimosaceae). *Journal of arid environments*, *60*(3), 389-395.
- Villagra, P. E., Villalba, R., & Boninsegna, J. A. (2005). Structure and growth rate of *Prosopis flexuosa* woodlands in two contrasting environments of the central Monte desert. *Journal of Arid Environments*, *60*(2), 187-199.
- Villagra, P. E., Vilela, A., Giordano, C., & Alvarez, J. A. (2010). Ecophysiology of *Prosopis* species from the arid lands of Argentina: what do we know about adaptation to stressful environments? In *Desert plants* (pp. 321-340). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Walker, L. R., & Del Moral, R. (2003). Primary succession and ecosystem rehabilitation. Cambridge University Press.
- Walkley, A. & Black, A. (1934) An examination of the Degtjareff method for determining organic carbon in soils: Effect of variations in digestion conditions and of inorganic soil constituents. *Soil Science*. *63*:251-263.
- Wassner, D., & Ravetta, D. (2000). Vegetative propagation of *Grindelia chiloensis* (Asteraceae). *Industrial Crops and Products*, *11*(1), 7-10.

Wassner, D. F., & Ravetta, D. A. (2005). Temperature effects on leaf properties, resin content, and composition in *Grindelia chiloensis* (Asteraceae). *Industrial Crops and Products*, 21(2), 155-163.

Zuleta, G., & Escartín C. (2014). Regeneración post-disturbio en ambientes degradados por la actividad petrolera en Nor-Patagonia. En: Aspectos ecológicos, microbiológicos y fisiológicos de la restauración de ambientes degradados de zonas áridas. Aportes de investigaciones de Argentina, Chile, Venezuela y México. Experimentia IV

5. CAPÍTULO 5: Conclusiones y recomendaciones

5.1. Conclusiones

Esta tesis de investigación se enmarcó en una problemática de alcance mundial que es la desertificación y degradación de tierras áridas. Aquí se presentan las conclusiones derivadas de un estudio local que abordó aspectos básicos para la comprensión de los procesos de regeneración natural de la vegetación e interacciones de especies, que permiten diseñar planes de rehabilitación ecológica. La evaluación de técnicas de rehabilitación de la vegetación en explanadas hidrocarburíferas abandonadas en el Bajo de Añelo, Monte Austral, teniendo en cuenta aspectos de la sucesión temprana de la vegetación, la supervivencia al plantar arbustos viverizados y el potencial uso de especies nodrizas, permitieron abordar las conclusiones que se describen en este apartado.

La evaluación de la regeneración natural de la vegetación y las características microclimáticas y edáficas superficiales en explanadas hidrocarburíferas con 5 años de abandono, en relación a la referencia ecológica, permitió responder si es posible en el corto plazo la regeneración natural de la vegetación en las explanadas, o si es conveniente pensar en aplicar técnicas de restauración activa. La hipótesis 1, referida a este tema, fue corroborada y planteó que *las explanadas hidrocarburíferas abandonadas poseen características microclimáticas y edáficas superficiales que se diferencian de la referencia ecológica*. En cambio, la hipótesis 2 fue parcialmente refutada ya que *las perturbaciones edáficas en las explanadas dificultaron la regeneración natural*, en términos de cobertura, densidad y diversidad de especies establecidas. Pero *lograron establecerse 14 especies nativas y 1 exótica presentes en las comunidades vegetales de referencia aledañas*, lo que supera a lo ocurrido en estudios de otros autores comparables con este. Se concluye que los tratamientos de abandono de las explanadas determinaron características edáficas, microclimáticas y en la vegetación significativamente diferentes a las de sectores sin perturbar (referencia ecológica) en los siguientes aspectos:

- Las explanadas presentaron mayores valores de conductividad eléctrica (entre un 79 % y 57 % mayores), mayor contenido de arcilla y limo (aproximadamente el doble para ambas fracciones), menor contenido de arena (alrededor de 20%) y materia orgánica (entre 44 % y 78 % menor) y menor velocidad de infiltración (80% menor), respecto a las zonas de suelo descubierto y bajo parches de vegetación en la referencia ecológica.
- Particularmente, sólo respecto a los parches de vegetación de la referencia ecológica las explanadas tuvieron valores de pH 2% mayores y 75 % menos de contenido de nitrógeno.

- A diferencia de lo esperado, la mediana de la amplitud térmica diaria del suelo de las explanadas fue 7°C menor respecto al suelo descubierto de la referencia ecológica, sin diferenciarse de los parches de vegetación.
- La cobertura de especies vegetales, densidad de individuos de especies nativas, riqueza y diversidad de las explanadas representan aproximadamente el 8 %, 5 %, 40 % y 35%, respectivamente, de los valores de las comunidades aledañas sin perturbar.

Como ocurre en otros desiertos, el parámetro de la vegetación que se recuperó más rápido fue la riqueza, mientras que la cobertura presentó valores muy bajos. Las especies con mayor constancia en las explanadas incluyeron a especies ruderales (*Grindelia chilensis*), versátiles (*Larrea divaricata*) y competidoras (*Gutierrezia sp.* y *A. lampa*) que se establecieron a partir de semillas y alcanzaron valores de cobertura comprendidos entre 0,2-0,36, en los primeros 5 años post disturbio. Presentar luego de 5 años una cobertura vegetal de 2,8%, que representa el 7,8 % de la característica en la zona, pone de manifiesto la lentitud del proceso de regeneración natural de la vegetación sobre las explanadas. Para acelerar estos procesos resulta de interés evaluar la posibilidad de aplicar técnicas de rehabilitación para recuperar la cobertura vegetal en un menor plazo de tiempo.

Dado que *Larrea divaricata* conformó el elenco de especies que colonizó la explanada y fue dominante en la referencia ecológica (12,62% de cobertura), se evaluó su efecto de nodriza sobre la emergencia natural de la vegetación en esa comunidad. La hipótesis 3 de esta tesis que formuló que *la especie dominante de la comunidad de referencia, genera condiciones favorables bajo su dosel que facilitan la emergencia de plántulas en comunidades maduras*, se corroboró parcialmente. De las variables microclimáticas medidas, solo la temperatura edáfica fue diferente (2,6 °C menor durante el mediodía) a barlovento de *L. divaricata* respecto del suelo descubierto. Esto pone de manifiesto que las diferencias microclimáticas de los microambientes de estudio, en el período de muestreo analizado, no se relacionan con los valores de emergencia natural, que fueron mayores en sotavento respecto al suelo descubierto (90% mayor en otoño y 35% mayor en primavera) y barlovento (40 % mayor en otoño y un 28 % mayor en primavera). Una explicación posible de estos resultados es que en sotavento se presentan los mayores valores de emergencia debido a la protección frente al viento dominante, la acumulación de sedimentos y semillas que se produciría en ese microambiente. Finalmente, si bien el análisis de los patrones de emergencia observados podría enriquecerse si se dispusiera de datos sobre el tamaño y composición del banco de semillas en los diferentes microambientes y con períodos de muestreo que abarquen variaciones climáticas interanuales, este estudio ofrece una aproximación del rol que *L. divaricata* cumple sobre los patrones de emergencia natural.

Por último, como la regeneración natural de la vegetación en las explanadas hidrocarburíferas abandonadas es un proceso relativamente lento se analizó la conveniencia de usar técnicas de rehabilitación mediante la plantación de especies nativas viverizadas y el uso de especies nodrizas para recuperar la cobertura vegetal en un menor plazo de tiempo. Se corroboró parcialmente la hipótesis 4 que enunciaba que *la supervivencia y crecimiento de ejemplares viverizados, se ve favorecida por las modificaciones edáficas y microclimáticas ejercidas por las plantas establecidas que actúan como nodrizas*. De todas las variables edáficas y microclimáticas estudiadas, las dos especies evaluadas como nodrizas (*L. divaricata* y *G. chiloensis*) modificaron: a) el contenido de materia orgánica y nitrógeno, sobre este último también tuvo efecto la leguminosa plantada (con un 29 % y 20% más de cada elemento respecto el suelo descubierto), b) la radiación fotosintéticamente activa (61,15 % menor en promedio entre las estaciones del año), c) la temperatura edáfica en el microambiente barlovento durante el otoño (2° C respecto sotavento y 1,1°C respecto suelo descubierto), invierno (5 °C respecto sotavento y 3,7 °C respecto suelo descubierto) y primavera (5,2 °C respecto a suelo descubierto). Mientras que sólo *G. chiloensis* modificó el contenido volumétrico de agua en el suelo, con mayores valores en el microambiente barlovento (22% mayor respecto a barlovento de *L. divaricata* y 10% mayor que en suelo descubierto). Pero estas modificaciones no se vieron reflejadas en una mayor supervivencia ni crecimiento de los plantines introducidos. Luego de tres años-post plantación la supervivencia promedio de *S. aphylla* en todos los tratamientos fue de 72,19 % y de 96,52% en *P. flexuosa* var. *depressa*. La supervivencia solo fue diferente en *S. aphylla* (20 % menor) cuando se la plantó asociado a *G. chiloensis*. Mientras que algunas variables de crecimiento (biomasa de tallo y raíz en *S. aphylla* y crecimiento del diámetro en *P. flexuosa*) fueron mayores cuando los plantines se plantaron aislados, es decir en áreas de suelo descubierto. Esto constituye un indicio de competencia entre las especies *G. chiloensis*-*S. aphylla* y *L. divaricata*-*P. flexuosa* en estadios tempranos de la sucesión ecológica, que requiere profundizar su estudio.

5.2. Recomendaciones

Como contribución a la gestión de la conservación y recuperación de áreas severamente degradadas del Monte Austral, surgen de este trabajo las siguientes implicancias para la práctica:

1. Dada la lentitud de los procesos regeneración natural de las explanadas degradadas analizadas, se considera apropiado, en sustratos equivalentes a los estudiados en este trabajo, implementar estrategias de rehabilitación o restauración ecológica para acelerar la revegetación de las explanadas abandonadas y aumentar la cobertura vegetal para minimizar los procesos erosivos.

2. Como las características edáficas superficiales de las explanadas abandonadas dificultan los procesos de regeneración, se considera apropiado, como primera medida de rehabilitación utilizar como material de relleno el suelo de "destape", suelo de los primeros horizontes, que genera la industria en sus actividades (construcción de nuevas explanadas, caminos, gasoductos, etc) de manera que las características edáficas no resulten tan contrastantes a las locales. Complementariamente se recomienda aplicar técnicas de laboreo del suelo para aumentar la tasa de infiltración (por ejemplo, micro poceado, zanjas) y agregar enmiendas orgánicas dado que la materia orgánica resultó mucho menor a la del suelo sin perturbar.

3. Se recomienda implementar estrategias de rehabilitación para aumentar la tasa de crecimiento de las especies que logran colonizar las explanadas abandonadas, entre ellas la protección frente a herbívoros mediante mallas antiherbívoras individuales, la bibliografía desaconseja colocar cercos en toda el área degradada ya que la fauna aporta materia orgánica con sus heces y cumple un rol importante en la dispersión de varias especies de la zona.

4. El elenco de 14 especies nativas que pudieron establecerse naturalmente en las explanadas muestra la potencialidad de esas especies para desarrollarse en ambientes muy degradados, muchas de las cuales aún no han sido utilizadas en estudios de rehabilitación y restauración. Se considera necesario avanzar en el estudio de la germinación y viverización de las mismas para evaluar uso en siembras y plantaciones en la región.

5. Como la supervivencia de los ejemplares de *P. flexuosa* var. *depressa* fue en promedio del 96,5 % se recomienda utilizarla en plantaciones, sin necesidad de utilizar nodrizas. Asimismo, sería apropiado evaluar el rol de esta especie como "especie fundante" (framework) en la sucesión ecológica de sitios severamente degradados.

6. Anexo 1

Recuadro 1: Comparación de métodos de muestreo de vegetación.

Tanto en las explanadas (D) como en las referencias ecológicas (RE) los métodos Transectas de Canfield y Transectas de Daubemire mostraron diferencias significativas en cuanto a la estimación de riqueza y cobertura de vegetación, a partir de la comparación de muestras pareadas de Wilcoxon (Figura I). En D, el método TD relevó en el 93,75% de los casos más especies que TC ($p < 0,0001$), mientras que sólo en el 12,5% determinó la misma cantidad con ambos métodos. En cambio, en la estimación de la cobertura en el 75% de los casos fueron mayores cuando se obtuvieron por TC ($p = 0,0042$). En los sectores RE el método TD relevó en el 75% de los casos más especies que TC ($p = 0,002$), mientras que en el restante 25% ambos métodos detectaron la misma cantidad de especies. En relación a la cobertura, en el 93,75% de los casos, los valores fueron superiores con TC ($p = 0,001$) y sólo en el 6,25% de los sitios, con TD.

El método TC subestimó la riqueza, por consiguiente, se utilizó TD para las estimaciones de este parámetro, y otros asociados al mismo como los índices de diversidad y similitud. La cobertura estimada fue significativamente diferente entre métodos y se optó por utilizar la obtenida por TC debido a que el dato surge de una medición directa y no de una estimación visual como el que resulta de TD.

Por ello, en el capítulo 2 de la presente tesis se analizaron los datos de cobertura obtenidos por el método de líneas de intercepción de Canfield, mientras que el análisis de riqueza se hizo a partir de los datos obtenidos con el método de Daubemire.

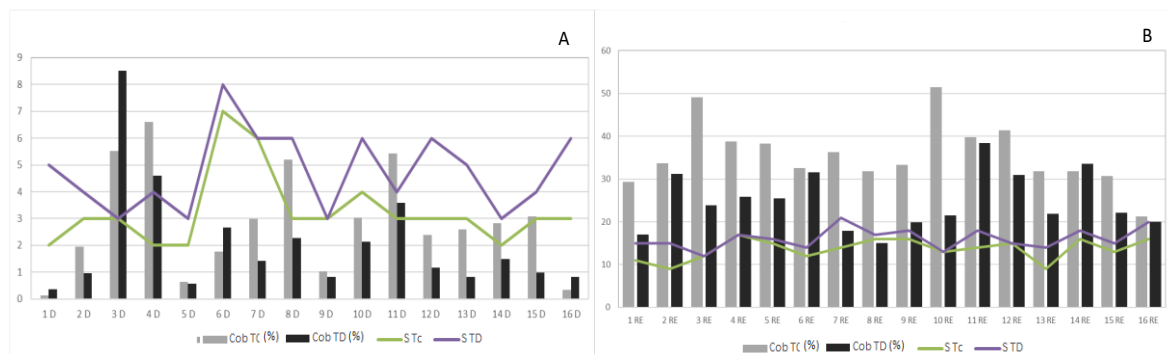


Figura I: Coberturas de la vegetación (Cob %) y riqueza (S) estimada por los métodos Transectas de Canfield (TC) y Transectas de Daubemire (TD) en: A) las 16 referencias ecológicas (RE) y B) las 16 áreas degradadas (D). Las líneas verdes

7. Anexo 2

Tabla 6.1: Porcentaje de cobertura media (n=4 en D; n=6 en ER) de especies, relevada por el método de Transectas de Canfield, de los 16 sitios, degradados (D) y ecosistemas de referencia (ER). Se consigna el tipo y forma de vida de cada especie según clasificación Stubbeldieck & Volesky (2016), arbustos (Arb), gramíneas perennes (GP), gramíneas anuales (Ga); hierbas perennes (HP), hierbas anuales (ha) *Especies relevadas sólo en el método Transectas de Daubenmire. ** Especie exótica.

Especie	Forma de vida	3 D	5 D	1 D	4 D	11 D	14 D	2 D	8 D	9 D	15 D	7 D	13 D	10 D	6 D	12 D	16 D	1 ER	3 ER	5 ER	4 ER	7 ER	15 ER	16 ER	9 ER	8 ER	2 ER	6 ER	12 ER	13 ER	10 ER	11 ER	14 ER	
<i>Arjona patagonica</i>	HP																0,0 2			0,9 2														
<i>Parkinsonia praecox</i>	Arb																											1,9 7	1,2 7	2,6 2				
<i>Larrea cuneifolia</i>	Arb												0,5 9			0,2 4												5,2 1	0,1 5	8,8 9	1,3 8			
<i>Poa lanuginosa</i> var. <i>lanuginosa</i>	GP																					0,0 3												
<i>Retanilla patagonica</i>	Arb																					5,6 1												
<i>Neosparton aphyllum</i>	Arb																							0,9 4										
<i>Chuquiraga rosulata</i>	Arb																		0,7 5						0,5 7		0,3 7							
<i>Senecio goldsackii</i>	Arb																			0,6 7	0,2 7		0,4 7	0,2 7										
<i>Ephedra ochreatea</i>	Arb																0,9 6				0,3 9	1,3 7	2,2 9	0,6 8										
<i>Chuquiraga erinacea</i>	Arb																						0,6 3	1,0 8	0,1 9	0,0 7								
<i>Panicum urvilleanum</i>	GP											0,0 7										1,8 9	0,8 9	0,1 9	0,1 7							0,0 8	0,0 2	
<i>sp1 (Graminea)</i>	GP											0,0 5	0,0 1								0,0 5	0,0 7										0,5 1		

<i>Monttea aphylla</i> var. <i>aphylla</i>	Arb																		3,1	0,8	3,0		1,8		2,5	2,5	9,4	2,5	4,9	1,3	2,4	8,0	1,6					
<i>Lycium chilense</i> var. <i>chilense</i>	Arb																		0,5	3,0	0,8	0,9		1,0	0,0	0,2						0,3						
<i>Prosopidastrum globosum</i>	Arb																																	0,3				
<i>Senecio filaginoides</i>	Arb					0,1																			0,0								0,3	0,5				
<i>Senecio subulatus</i> var. <i>subulatus</i>	Arb																																	0,1				
<i>Schinus johnstonii</i>	Arb																																		4,4			
<i>Poa ligularis</i> var. <i>ligularis</i>	GP																																		0,4			
<i>Mulguraea ligustrina</i> var. <i>ligustrina</i> *	Arb																																					
<i>Plantago patagonica</i>	Ha																																					
<i>Adesmia filipes</i> *	Ha																																				1,9	
<i>Gallardoia fischeri</i> *	Arb																																					
Cobertura total		5,5	5,5	0,1	6,6	5,4	2,8	1,9	5,1	1,0	3,0	2,9	2,5	3,0	1,7	2,3	0,3	29,	49,	37,	38,	36,	30,	21,	33,	31,	33,	32,	40,	33,	51,	38,	31,					
		2	2	4	1	2	3	6	9	2	7	8	6	3	1	9	5	35	12	38	6	41	7	84	37	56	92	57	96	17	42	82	83					

8. Anexo 3

Registro fotográfico de emergencia de plantulas de *Larrea sp.* en zonas degradadas.



Figura 8.1: emergencia natural de *L. divaricata* y *L. cuneifolia* en bordes de ruta N°7, altura Tratayen, Añelo. Las plantas luego son removidas con maquinaria para evitar obstrucción de la ruta. Crédito: Daniel R. Pérez



Figura 8.2: emergencia natural de *L. divaricata* en un potrero ubicado en Chubut. Coordenadas: 42°59'47.65"S; 65°37'5.88"O. Crédito: Adriana Beider



Figura 8.3: ejemplares de *L. cuneifolia* emergidos en área de Bajada del Palo, Neuquén. Coordenadas: 38°08.497'S; 68°39.690'O. Crédito: Florencia González.