

## **Estructura poblacional de los arbustos *Eupatorium buniifolium* y *Discaria americana* con relación a la pedregosidad del suelo y el pastoreo en la Sierra de la Ventana, Buenos Aires, Argentina**

MD BARRERA Y JL FRANGI

LISEA, Facultad de Ciencias Naturales y Museo - Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, UNLP  
CC 31, 1900 La Plata, Argentina

### **RESUMEN**

Se analiza la estructura de las poblaciones de un arbusto perennifolio (*Eupatorium buniifolium* Hooker et Arnott, *Compositae*) y otro espinoso-subáfilo (*Discaria americana* Gillies et Hooker, *Rhamnaceae*), vinculadas con baja y abundante pedregosidad, y leve, moderado e intenso pastoreo, en Sierra de la Ventana (38° a 38° 10'S y 61° 45' a 62° 8'W).

Mediante un Análisis de Correspondencia Canónica se reconoció que el grado de pedregosidad explicó la diferente distribución de ambas especies en la sierra. Los suelos con baja pedregosidad fueron potencialmente los mejores para ambos arbustos, como lo mostraron la mayor biomasa poblacional y tamaño de los individuos, cuando esos sitios estuvieron sometidos a intenso pastoreo. La mayor densidad de *E. buniifolium* se registró en sitios con alta pedregosidad e intenso pastoreo; sin embargo, el incremento relativo de la misma con el aumento del pastoreo, fue mayor en los sitios poco pedregosos. Los individuos de mayor peso y edad, como la mayor cobertura y biomasa poblacional, se encontraron en sitios con baja pedregosidad y, moderado o intenso pastoreo.

*D. americana* fue más abundante en suelos con nula o baja pedregosidad donde, bajo intenso pastoreo y fuegos menos frecuentes, sus individuos alcanzaron el mayor tamaño y edad, y las poblaciones su mayor densidad, biomasa y cobertura.

La competencia de las gramíneas en suelos poco o nada pedregosos sin pastoreo sería la causa más probable de la escasez de arbustos. Los suelos pedregosos restringen el grado de respuesta de los arbustos al pastoreo que presentan menor tamaño y longevidad. *E. buniifolium*, arbusto no xeromorfo y resiliente al fuego, fue el de mayor respuesta positiva al pastoreo en ambos suelos. La presencia de arbustales densos expresa un inadecuado manejo ganadero, independientemente del tipo de sustrato presente.

**Palabras clave.** Pastizales pampeanos, arbustos, pedregosidad, pastoreo, Sierra de la Ventana.

Recibido el 12 de abril de 1996. Aceptado el 2 de setiembre de 1996.

## Population structure of the shrubs *Eupatorium buniifolium* and *Discaria americana* with respect to soil stoniness and grazing in Sierra de la Ventana, Buenos Aires, Argentina

### SUMMARY

This paper analyzes the population structure of the evergreen shrub *Eupatorium buniifolium* Hooker et Arnott (*Compositae*) and the thorny with ephemeral leaves shrub *Discaria americana* Gillies et Hooker (*Rhamnaceae*) related to low and abundant soil stoniness under light, moderate and heavy grazing in Sierra de la Ventana (38° to 38° 10' S and 61° 45' to 62° 8' W). Through Canonical Correspondence Analysis it was recognized that the soil stoniness explained mainly the different distribution of both species in the mountains.

Soils with low stoniness were the best potential soils for both shrubs, as showed by larger individuals and higher population biomass when these sites were under heavy grazing.

Larger shrubs and population higher biomass in sites with low stoniness soils, supporting heavy grazing and less frequent fires, suggested that these conditions were the most favourable soils for both species. The greatest density of *E. buniifolium* was on sites with abundant stoniness and heavy grazing; despite this, the relative increment in density with grazing increase was greater on soils with low stoniness. Individuals with the greatest weight and age, and population biomass and cover, were found on sites with low soil stoniness and moderate or heavy grazing. *D. americana* was more abundant on low or non-stony soils. Under heavy grazing and less frequent fires, the shrubs life span and size were larger, and the population had higher density, biomass and cover.

On non-grazed low or non-stony soils, grass competition is the most probable cause of woody plants scarcity. Stony soils limits the degree of response to grazing showed by the smaller shrubs sizes. *E. buniifolium*, a non-xeromorphic shrub resilient to fire, showed the highest positive response to grazing on both soils. The presence of dense shrub communities in these low mountains (sierras) suggests inadequate cattle management, independently of soil types.

**Key words.** Pampa grasslands, shrubs, stoniness, grazing, Sierra de la Ventana.

### INTRODUCCIÓN

Los pastizales cubren la mayor parte de los suelos de la Sierra de la Ventana, encontrándose también algunas comunidades con arbustos (Frangi y Bottino, 1995). Entre estos últimos, se destacan *Eupatorium buniifolium* Hooker et Arnott y *Discaria americana* Gillies et Hooker. Las comunidades que integran se ubican principalmente sobre terrenos y faldeos

pedregosos y se ha planteado que su incremento es consecuencia del uso pastoril que se ha realizado de estos pastizales (Frangi, 1975; Frangi y Bottino, 1995).

El sobrepastoreo y la disminución de la frecuencia de incendios, presumiblemente interactuando, han sido indicados como causantes primordiales del incremento en el tamaño y densidad de especies leñosas en sistemas de pastizal de nuestro país (Morello,

1970; Bucher, 1987; Adámoli *et al.*, 1990, Peláez *et al.*, 1992), Estados Unidos de Norteamérica (Brown y Archer, 1987, 1989; Archer *et al.*, 1988) y África (Walter, 1964; van Vegten, 1983). Los mismos han enfatizado que el sobrepastoreo, principalmente por herbívoros domésticos, induce la destrucción de la cubierta herbácea dando lugar a ecosistemas arbustificados. Los estudios se han referido al efecto del pastoreo sobre la competencia herbácea-leñosas, la transformación del paisaje como consecuencia de los cambios fisonómicos y del ambiente físico provocados por la actividad ganadera, y las consecuencias económicas de la disminución forrajera.

El pastoreo por ganado vacuno constituye la forma más frecuente de uso de los terrenos serranos que presentan limitaciones para la actividad agrícola, debido especialmente a la pedregosidad, rocosidad, espesor del suelo o pendiente. Asimismo, el tamaño de los predios rurales en la Sierra de la Ventana y los tipos de terrenos que involucran, influyen en el régimen de pastoreo (continuo o temporario) y en la intensidad de la carga animal (Ricci, 1992). El fuego es un factor activo en las sierras bonaerenses y los pastizales y arbustos presentan adaptaciones y respuestas de post-fuego tales como xilopodios, tallos subterráneos y alta capacidad de rebrote (Frangi, 1975; Frangi *et al.*, 1980; Barrera, 1991; Frangi y Bottino, 1995).

No se dispone de conocimientos en la región acerca de cómo, incide el suelo en las respuestas de los individuos y poblaciones de arbustos al pastoreo. Nuestra hipótesis es que la arbustificación puede manifestarse en distintas estructuras poblacionales, que expresan la importancia de los arbustos y el efecto del ambiente. El objetivo del presente trabajo es reconocer cuáles son los rasgos individuales y la estructura de las poblaciones de *E. buniifolium* y *D. americana* con relación a distintos grados de pedregosidad del suelo y de pastoreo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de Estudio

La Sierra de la Ventana se ubica en la porción central del Sistema de Ventania cuya dirección es NW-SE, entre los 38°- 38° 10' S y los 61° 45' y 62° 8' W. El relieve es generalmente abrupto, con una altitud máxima de 1243 m snm. Las rocas son principalmente devónicas de la Serie (Harrington, 1947) o Grupo (Suero, 1972) Ventana. Los suelos serranos (Vargas Gil y Scoppa, 1973) pueden ser Brunizem (Argiudol típico) con espesores >120 cm y suelos de menor desarrollo que incluyen Argiudoles y Hapludoles líticos. Las medias anuales de temperatura y precipitación de Sierra de la Ventana son 14,4° C y 809-972 mm, respectivamente (Servicio Meteorológico Nacional, 1981). El tipo de clima (Thornthwaite, 1948) es C2 B' 2 r a', clima húmedo-subhúmedo, mesotermal, con pequeño o nulo déficit de agua. La primavera y verano son los períodos más lluviosos, con déficit de agua estival (Frangi y Bottino, 1995). Fitogeográficamente pertenece al Distrito Austral de la Provincia Pampeana (Cabrera, 1976).

### Sitios de Estudio

Se seleccionaron 6 sitios en los ambientes serrano e intraserrano (*sensu* Capannini *et al.*, 1971) correspondientes a distintas historias de uso con ganado vacuno y pedregosidad superficial. El sitio 1 (S1), matorral puro de *E. buniifolium*, cercano a una planicie de inundación (390 m snm), presentaba un perfil de suelo con un manto de rodados entre 25-30 cm. El sitio 2 (S2), matorral mixto de *E. buniifolium* y *D. americana*, ubicado sobre crestas y laderas de divisorias secundarias (380 m snm), con una pendiente de 20-35 % y exposición SW. El sitio 3 (S3), matorral mixto de *E. buniifolium* y *D. americana*, al pie de los

cerros más altos del sector SW, sobre un relieve suavemente ondulado (430 m snm). El suelo, franco-limoso, presentaba un perfil de 28 cm, con clastos angulosos de cuarcita, cuyo tamaño disminuye a partir de los 13 cm de profundidad. El sitio 4 (S4), matorral puro de *E. buniifolium* con escasos individuos de *D. americana*, formando una orla en el faldeo, al pie de un frente rocoso de exposición N y W de cerros bajos (370 m snm), con suelos muy pedregosos. El perfil del suelo, de 30 cm de profundidad hasta la roca de base, incluye en el A1 una elevada pedregosidad con clastos angulosos-aplanados de cuarcita de 7 a 13 cm. El sitio 5 (S5), matorral mixto de *E. buniifolium* y *D. americana*, sobre una loma (470 m snm), con exposición SW y una pendiente del 4 %. El suelo, franco-limoso, presentaba un perfil de 50 cm interrumpido por un manto calcáreo (tosca). El sitio 6 (S6), matorral mixto de *E. buniifolium* y *D. americana*, en la parte inferior de un faldeo de exposición E (410 m snm), con una pendiente del 10 %, y suelo pedregoso de 30 cm de profundidad, con pequeños bloques entre 15-20 cm.

Respecto del pastoreo, dos sitios correspondieron a lugares con baja carga animal en el pasado y sin pastoreo en los últimos 20 años (S2), y pastoreo escaso y ocasional (S6), por lo cual se los consideró de leve pastoreo. EL S1 y S3, con moderado pastoreo, lo tuvieron intenso en el pasado, pero fueron excluidos del mismo hace 20 años. El S4 y S5 han tenido una importante presión de pastoreo continuo con elevada carga animal hasta el presente y por ello se los calificó de pastoreo intenso.

### Descripción de las especies

*Eupatorium buniifolium* Hooker et Arnot (*Compositae*) es un arbusto siempreverde, de 0,80-1,50 m de alto, con forma de cono invertido (Cabrera, 1968), no palatable. Es densamente ramoso desde la base, donde presenta xilopodio (Barrera y Rivera, 1993). La raíz

principal, de 2-3 cm de diámetro, penetra hasta 50 cm en suelos profundos y presenta raíces secundarias subsuperficiales de 0,5 cm de diámetro en las inmediaciones del cuello. Los anillos de crecimiento son demarcados por la compresión radial de las fibras (Barrera y Rivera, 1993).

*Discaria americana* Gillies et Hooker (*Rhamnaceae*), es un arbusto de 0,15-2,5 m de alto; con hojas pequeñas efímeras. De sus tallos retorcidos nacen ramas espiniformes fotosintéticas (Tortosa, 1983). Su raíz principal, de 1,5-2,5 cm de diámetro, se orienta en forma horizontal en los primeros centímetros del suelo para posteriormente adoptar una orientación vertical. A más de 30-40 cm de profundidad se desarrolla una cabellera de raíces secundarias de 0,5 cm de diámetro. Se han observado tallos ramificados debajo de la superficie del suelo (Cabrera, 1968), gemíferos, con capacidad de rebrote de postfuego (Barrera, 1991). Esta especie demarca anillos de crecimiento dado por el achataamiento radial de las fibras (Barrera, 1991).

### METODOLOGÍA

El grado de pedregosidad superficial de cada sitio se estimó mediante la técnica de la línea intercepción (Canfield, 1941), empleando 10 líneas de 100 m cada una.

La densidad de los arbustos se estimó en 10 parcelas circulares de 30 m<sup>2</sup> en cada sitio. Se registraron las especies y contaron los individuos enraizados dentro de las mismas. A cada uno se les midió la altura y el diámetro basal.

La cobertura se estimó a partir de la medición, con cinta métrica, de dos diámetros perpendiculares de copa en los individuos registrados en las parcelas, asumiendo que el follaje cubre un área circular o elíptica (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

La biomasa fue estimada con el método

de análisis dimensional (Whittaker y Woodwell, 1968; Whittaker y Marks, 1975). Se cosecharon 35 individuos de cada especie, procedentes de los 6 sitios de estudio, de toda la amplitud de tamaños presente. Previo a su cosecha, se les midió la altura, dos diámetros perpendiculares de copa y el diámetro basal. Los ejemplares fueron separados en leño, hojas, tallos verdes y raíces, secados a 80° C hasta peso constante. Para predecir el peso seco de los arbustos de ambas especies, se calcularon regresiones relacionando el peso seco de los compartimientos y las variables mórficas.

Para estimar la edad de los arbustos en cada sitio, se cortó a 15 individuos una sección del tallo, a nivel del suelo en *D. americana* y de la base de la rama más gruesa en *E. buniifolium*. Los discos se lijaron hasta la clara visualización de los anillos de crecimiento. El S4 no fue muestreado, ya que se incendió con anterioridad a la fecha de muestreo. A partir de la edad y las variables mórficas (altura y diámetro) se ajustaron ecuaciones de regresión, las cuales se utilizaron junto a la densidad de los arbustos, para construir la estructura de edades de las poblaciones. Los relevamientos estructurales y cosecha de individuos fueron realizados entre los años 1985-1987.

### Análisis estadístico

Las diferencias en la densidad y el peso seco promedio por individuo de cada especie se analizó mediante un análisis de varianza (ANOVA) ( $P < 0,05$ ) de dos vías con un diseño factorial, previa transformación logarítmica (Sokal y Rohlf, 1982). Los factores utilizados fueron la pedregosidad con dos niveles (baja y alta) y el pastoreo con tres niveles (leve, moderado e intenso).

Para comparar la frecuencia de individuos por clases de edad en los diferentes sitios se utilizó un test de Chi-cuadrado ( $P < 0,05$ ).

Se llevó a cabo un ordenamiento directo

mediante un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) (ter Braak, 1987; Palmer, 1993). Las variables ambientales utilizadas fueron el grado de pastoreo y porcentaje de pedregosidad. Las variables de vegetación fueron el área de copa y el peso seco promedio individual, la densidad, la biomasa -aérea y subterránea- y el cociente biomasa subterránea/aérea. La varianza de la matriz de especies explicada por las variables ambientales fue calculada como el cociente entre la suma de autovalores canónicos y la suma de autovalores no restringidos (Borcard *et al.*, 1992).

## RESULTADOS

### Peso y edad de los individuos

Las regresiones para predecir el peso seco de *E. buniifolium* y *D. americana* estuvieron relacionadas con la altura, volumen del cono invertido y diámetro basal (Tabla 1). Asimismo,

**Tabla 1.** Parámetros de regresión para *Eupatorium buniifolium* y *Discaria americana* según  $\ln Y = a + b \ln X$ ,  $Y = a + b X^3$ , donde  $Y$  es el compartimento a predecir (g peso seco) y  $X$ : altura (cm), diámetro (cm) y volumen ( $dm^3$ ). Todas fueron significativas a  $P < 0,001$ .

*Regression parameters for Eupatorium buniifolium and Discaria americana in two forms:  $\ln Y = a + b \ln X$  and  $Y = a + b X^3$ , where  $Y$  is the predicted component (g dry weight) and  $X$ : height (cm), diameter (cm) and volume ( $dm^3$ ). All were significant at  $P < 0.001$ .*

Y	X	Ecuación	a	b	r <sup>2</sup>
<i>E. buniifolium</i>					
Leño	altura	logarítmica	-11,72	4,10	0,99
Hojas	volumen	logarítmica	0,67	0,81	0,95
Raíz	volumen	logarítmica	0,97	0,86	0,90
<i>D. americana</i>					
Leño	diámetro	cúbica	3,26	17,10	0,98
T. verdes	diámetro	cúbica	0,59	5,93	0,95
Raíz	altura	logarítmica	-4,74	2,16	0,92

mo, la edad de los individuos de cada sitio estuvo relacionada con el diámetro basal y la altura, o una combinación de ambas (Tabla 2). Debido al incendio del S4, el modelo empleado en éste se efectuó con la totalidad de los individuos de todos los sitios.

**Tabla 2.** Parámetros de regresión para *Eupatorium bunifolium* donde Y es la edad (años) y X la altura (cm), según  $Y = a + bX$ . Para *Discaria americana*,  $X = d^2h$  (d= diámetro basal, h= altura, ambos en cm), según  $\ln Y = a + b \ln X$ . n= 15, todas fueron significativas a  $P < 0,001$ .

Regression parameters for *Eupatorium bunifolium* where Y is the age (years) and X the height (cm), in the form  $Y = a + bX$ . For *Discaria americana*,  $X = d^2h$  (d= basal diameter, h= height, both in cm), in the form  $\ln Y = a + b \ln X$ . n= 15, all were significant at  $P < 0.001$ .

	Sitio	a	b	r <sup>2</sup>
<i>E. bunifolium</i>	1	0.59	0.12	0.91
	2	-0.90	0.13	0.90
	3	1.20	0.12	0.85
	4	0.24	0.14	0.94
	5	-0.87	0.18	0.91
	6	0.75	0.09	0.96
<i>D. americana</i>	2	0.93	0.28	0.86
	3	0.72	0.34	0.94
	5	1.00	0.31	0.84
	6	0.92	0.24	0.84

### Estructura de las poblaciones

*E. bunifolium*. Las densidades más altas (Tabla 3) fueron halladas en el S4 y S6. En cambio el S2 fue el de menor densidad. La cobertura varió entre 9 % (S2) y 13 % (S5), siendo en este último mayor la cobertura promedio por individuo y menor en el S4.

**Tabla 3.** Pedregosidad, grado de pastoreo, densidad ( $\pm$  error estándar) y cobertura de *Eupatorium bunifolium* para los sitios estudiados.

Stoniness, grazing intensity, density ( $\pm$  standar error) and cover of *Eupatorium bunifolium* for the studied sites.

Sitio	Pedregosidad (%)	Pastoreo (grado)	Densidad (ind.m <sup>-2</sup> )	Cobertura (%)
1	60	Moderado	0,39 $\pm$ 0,05	9
2	30	Leve	0,19 $\pm$ 0,03	4
3	8	Moderado	0,26 $\pm$ 0,04	10
4	56	Intenso	0,57 $\pm$ 0,05	10
5	5	Intenso	0,31 $\pm$ 0,04	13
6	45	Leve	0,51 $\pm$ 0,03	12

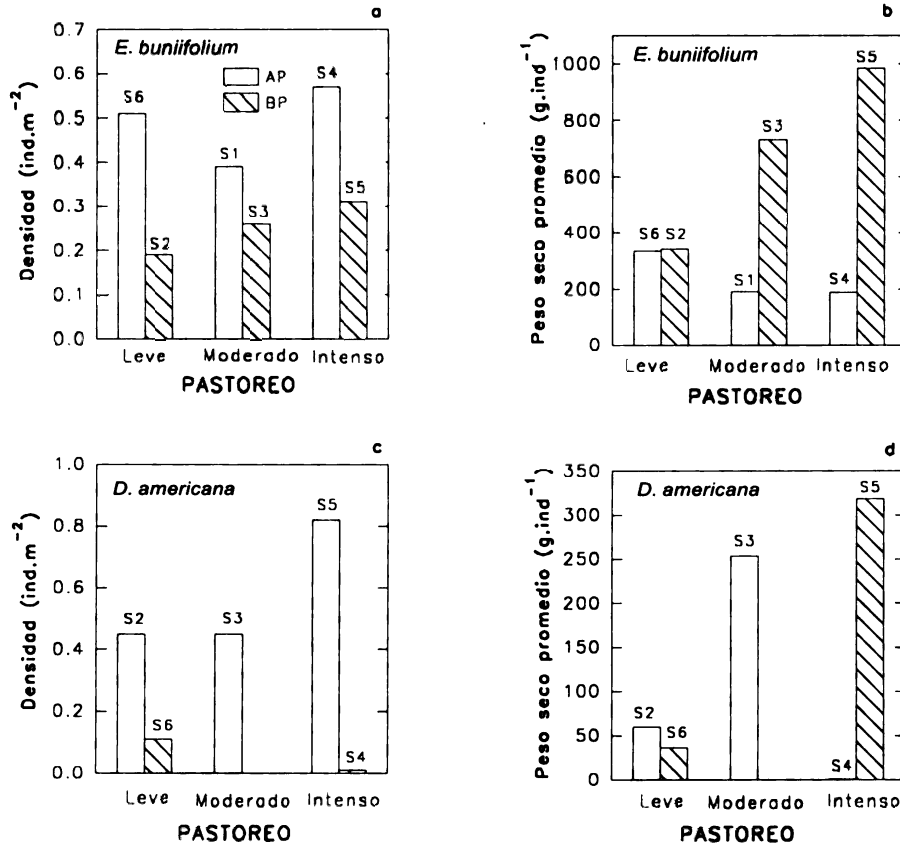
La mayor biomasa total (Tabla 4) se registró en el S5 y las menores en el S2 y S1. Los mayores porcentajes de biomasa subterránea se encontraron en el S1 y S4. El S5, S2 y S3 presentaron los menores porcentajes de biomasa foliar (17, 18 y 19 %, respectivamente), mientras que el valor más alto fue en el S1 (36 %).

La pedregosidad y el pastoreo tuvieron un efecto significativo sobre la densidad y el peso

**Tabla 4.** Biomasa (g.m<sup>-2</sup>) y cociente biomasa subterránea/aérea (S/A) de *Eupatorium bunifolium* en los sitios estudiados.

Biomass (g.m<sup>-2</sup>) and belowground/aerial biomass ratio (S/A) of *Eupatorium bunifolium* for the studied sites.

Sitio	1	2	3	4	5	6
Leño	27	39	115	50	185	93
Hojas	15	8	27	19	38	25
Total Aérea	42	47	142	69	223	119
Raíces	31	17	47	38	82	52
Total	74	65	190	107	305	171
S/A	0,73	0,37	0,33	0,56	0,37	0,44



**Figura 1.** Densidad (a,c) y peso seco promedio (b,d) de *Eupatorium buniifolium* y *Discaria americana* en sitios con alta (AP) y baja (BP) pedregosidad con relación al grado de pastoreo.

Density (a,c) and mean dry weight (b,c) of *Eupatorium buniifolium* and *Discaria americana* in sites with high (AP) and low (BP) stoniness with respect to grazing intensity.

seco promedio. La interacción de ambos factores resultó significativa sólo para el peso seco promedio (Tabla 5). La densidad aumentó conforme al incremento en la intensidad de pastoreo, tanto con alta y con baja pedregosidad (Fig. 1 a, b). El peso seco promedio, en cambio, observó un fuerte aumento con la intensidad de pastoreo en los sitios con baja pedregosidad, y en situaciones de alta pedre-

gosidad se observó una respuesta más débil y de tendencia contraria.

Las estructuras de edades (Fig. 2) mostraron que los individuos más longevos, 26 años, se encontraron en el S5, los restantes variaron entre 9 (S1) y 17 años (S3). En ninguno de los sitios fueron encontrados renovales y, de acuerdo al tipo de distribución, no hay reclutamiento. La ausencia de renovales

**Tabla 5.** Análisis de varianza de dos vías para (a) densidad y (b) peso seco promedio de *Eupatorium bunifolium*. SC: suma de cuadrados, gl: grados de libertad, CM: cuadrado medio.

Two-way analysis of variance for density (a) and mean dry weight (b) of *Eupatorium bunifolium*. SC: sum of squares, gl: degrees of freedom, CM: mean square.

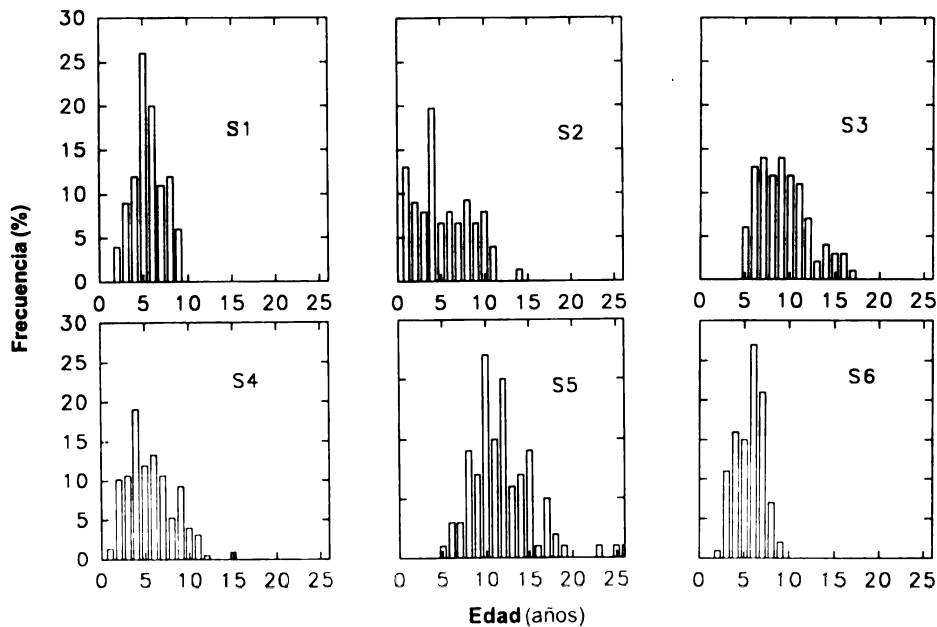
Fuente de Variación	S.C.	g.l.	C.M.	F	P
a) Pedregosidad	0,40	1	0,40	30,79	<0,01
Pastoreo	0,08	2	0,04	3,36	<0,05
Interacción	0,04	2	0,02	1,61	>0,05
Residuos	0,71	54	0,01		
b) Pedregosidad	12,85	1	12,85	36,64	<0,01
Pastoreo	0,56	2	0,28	0,80	<0,05
Interacción	9,08	2	4,54	12,95	<0,01
Residuos	18,93	54	0,35		

se repitió en los dos años posteriores al muestreo. En el **S3** y **S5** las clases más bajas fueron de 5 años, para el **S2** y **S4** las clases de 1-3 años representaron entre un 21 y 30 %,

respectivamente de la población total. Las clases más frecuentes variaron entre 4 años para el **S6** y 12 para el **S5**. La estructura de edades difirió entre sitios (Chi-cuadrado 128,07  $P < 0,05$ ) con excepción del **S3** y **S5** (Chi-cuadrado 38,45  $P > 0,05$ ).

*D. americana*. La densidad presentó las siguientes características (Tabla 6): fue nula en el **S1** y con valores muy bajos en el **S4**, en éste se contaron solamente 5 individuos/300 m<sup>2</sup>. La mayor y menor densidad fueron en el **S5** y **S2**, respectivamente. La mayor cobertura también fue en el **S5** (19%), mientras que en los restantes varió entre 0,05 % (**S4**) y 13 % (**S2**).

La mayor biomasa (Tabla 7) se registró en el **S5** y la menor en el **S4**, siendo el **S2** y **S6** los de mayor cociente biomasa subterránea/biomasa aérea (BS/BA). Los porcentajes de leño y tallos verdes, en relación a la biomasa aérea para el **S2**, **S3** y **S5**, fueron del 75 y 25 %, respectivamente. En cambio, en el **S4**, fue del 50 % para ambos comparti-



**Figura 2.** Estructura de edades de *Eupatorium bunifolium* en los sitios estudiados.  
Age structure of *Eupatorium bunifolium* in the studied sites.



**Tabla 6.** Pedregosidad, grado de pastoreo, densidad ( $\pm$  error estándar) y cobertura de *Discaria americana* en los sitios estudiados.

Stoniness, grazing intensity, density ( $\pm$  standar error) and cover of *Discaria americana* for the studied sites.

Sitio	Pedregosidad (%)	Pastoreo (grado)	Densidad (ind.m <sup>-2</sup> )	Cobertura (%)
1	60	Moderado	—	—
2	30	Leve	0,45 $\pm$ 0,04	13
3	8	Moderado	0,17 $\pm$ 0,03	3
4	56	Intenso	0,01 $\pm$ 0,01	<1
5	5	Intenso	0,82 $\pm$ 0,10	19
6	45	Leve	0,11 $\pm$ 0,04	1

**Tabla 7.** Biomasa (g.m<sup>-2</sup>) y cociente biomasa subterránea/aérea (S/A) de *Discaria americana* en los sitios estudiados.

Biomass (g.m<sup>-2</sup>) and belowground/aboveground biomass ratio (S/A) of *Discaria americana* for the studied sites.

Sitio	1	2	3	4	5	6
Leño	—	20	32	3	194	3
Tallos Ver.	—	7	11	3	67	1
Total Aérea	—	27	43	6	261	4
Raíces	—	22	9	2	84	4
Total	—	49	52	8	345	8
S/A	—	0,81	0,21	0,33	0,32	1

mientos y en el **S6**, 25 % de leño y 75 % de tallos verdes.

La pedregosidad y el pastoreo presentaron un efecto significativo sobre la densidad y el peso seco promedio. La interacción de ambos factores resultó significativa para la densidad y el peso seco promedio (Tabla 8). La densidad aumentó con el grado de pastoreo con baja pedregosidad, pero disminuyó con alta pedregosidad (Fig. 1 c,d). El peso seco

promedio aumentó con el incremento del pastoreo para baja pedregosidad, y en situaciones de alta pedregosidad se observó una respuesta contraria.

La estructura de edades (Fig. 3) también presentó los individuos más viejos en el **S3** (24 años) y **S5** (38 años) y no fueron encontrados renovales en ninguno de los sitios. La clase de 1-3 años contribuyó entre 2 y 4 % del total de individuos en el **S2**, **S3** y **S5**. Las clases más frecuentes variaron entre 6 y 10 años para el **S5** y **S2**, respectivamente. La estructura de edades de los sitios fueron significativamente diferentes (Chi-cuadrado 80,97  $P > 0,01$ ) con excepción de aquellas del **S3** y **S5** (Chi-cuadrado 36,82  $P < 0,05$ ).

**Tabla 8.** Análisis de varianza de dos vías para (a) densidad y (b) peso seco promedio de *Discaria americana*. SC: suma de cuadrados, gl: grados de libertad, CM: cuadrado medio.

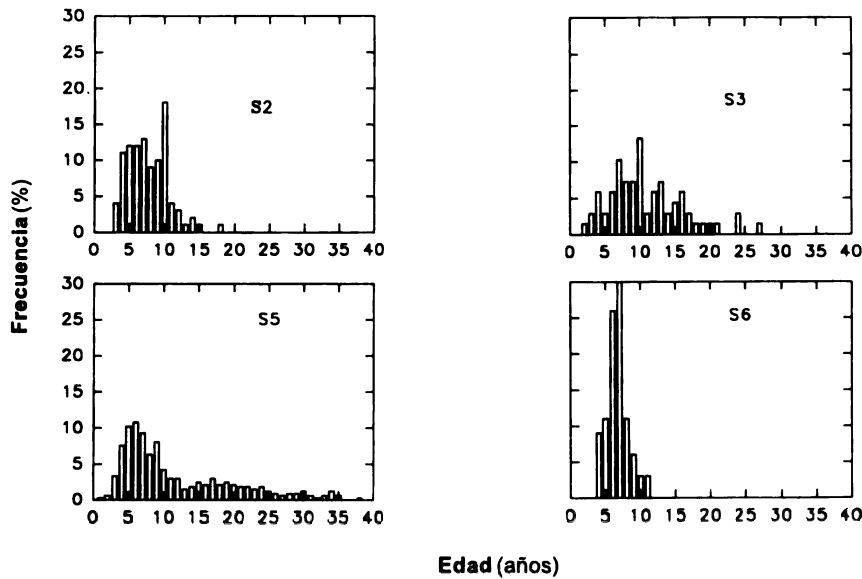
Two-way analysis of variance for density (a) and mean dry weight (b) of *Discaria americana*. SC: sum of squares, gl: degrees of freedom, CM: mean square.

Fuente de Variación	S.C.	g.l.	C.M.	F	P
a) Pedregosidad	1,66	1	1,66	124,08	< 0,01
Pastoreo	0,53	2	0,26	19,84	< 0,01
Interacción	0,49	2	0,24	18,38	< 0,01
Residuos	0,76	54	0,01		
b) Pedregosidad	1,66	1	1,66	124,08	< 0,01
Pastoreo	0,53	2	0,26	19,84	< 0,01
Interacción	0,49	2	0,24	18,38	< 0,01
Residuos	73,45	54	1,28		

### Análisis multivariado de la relación entre los datos de vegetación y ambientales

Para el eje I la pedregosidad presentó una fuerte correlación (0,89), mientras que para el eje II, la mayor (0,70) fue con el pastoreo (Fig. 4). La varianza de la matriz de especies, explicada por las variables ambientales, fue del 68 %.

Las variables de vegetación de *E. buniifolium*, más asociadas al eje I, fueron la



**Figura 3.** Estructura de edades de *Discaria americana* en los sitios estudiados.  
Age structure of *Discaria americana* in the studied sites.

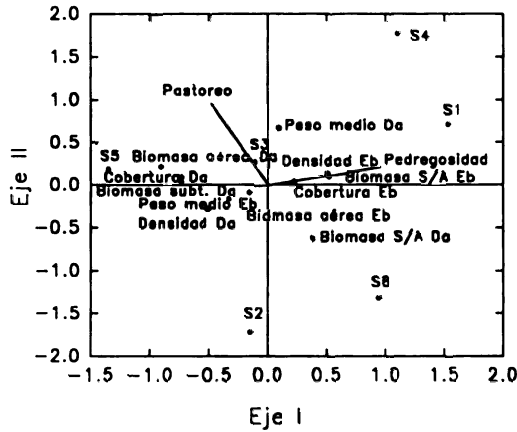
densidad y el cociente BS/BA, las cuales se incrementaron con la pedregosidad; en tanto para *D. americana* fueron el peso promedio de cada individuo y las biomásas aérea y subterránea, las cuales disminuyeron con el incremento de la pedregosidad. Con relación al eje II, las variables de la vegetación de *E. buniifolium* correlacionadas positivamente, fueron el área media de copa y el peso promedio por individuo, y la biomasa aérea; mientras que para *D. americana* también en forma positiva se relaciona el área media de copa individual. La densidad de *D. americana* es explicada de manera equitativa por ambos ejes, vinculándose negativamente con la pedregosidad y positivamente con el pastoreo.

## DISCUSIÓN

Las especies presentaron diferencias estructurales con relación a la pedregosidad y

grado de pastoreo. Los sitios con condiciones para una alta densidad de *E. buniifolium* (alta pedregosidad e intenso pastoreo), son más frecuentes en el tramo medio e inferior de las pendientes de los cerros más altos y en la casi totalidad de algunos bajos. En cambio, los individuos de mayor peso, y la mayor cobertura y biomasa poblacional para ambas especies (sitios con baja pedregosidad y moderado e intenso pastoreo), se encontraron en los fondos de valle y pie de ladera con elevada carga animal sostenida.

La densidad de *E. buniifolium* aumentó con la pedregosidad para las tres condiciones de pastoreo; el menor incremento entre los sitios **S3** y **S1**, debe atribuirse a la elevada cobertura de bloques de gran tamaño en el **S1**, que reducen el espacio disponible para los arbustos. La diferencia de aumento relativo de la densidad de *E. buniifolium* en cada tipo de suelo ocasionada por el pastoreo intenso, indica que la pedregosidad limita el incremento del número de individuos. Además,



**Figura 4.** Distribución de los sitios, variables de vegetación y ambientales sobre el I y II eje del ACC de *Eupatorium bunifolium* (Eb) y *Discaria americana* (Da). Los ejes I y II explican el 52,6 y 16,6 %, respectivamente, de la varianza de los datos de la vegetación.

Sites, vegetation and enviromental variables distribution on the I and II axes of CCA of *Eupatorium bunifolium* (Eb) and *Discaria americana* (Da). The I and II axes accounted for 52.6 and 16.6 % of the variance from vegetation variables, respectively.

el sobrepastoreo de sitios pedregosos afecta negativamente las dimensiones de los individuos, y la biomasa y cobertura poblacional; en estas condiciones, *D. americana* mostró, con excepción de la densidad, tendencias similares.

*D. americana* estuvo ausente o con una bajísima densidad en sitios fuertemente pedregosos. Ocupa lugares de baja disponibilidad de agua y sus características morfológicas y arquitecturales expresan adaptación a condiciones xéricas, resiliencia al fuego y bajo crecimiento (Barrera, 1991). Especies xeromorfas, tales como *Mulinum spinosum* y *Prosopidastrum globosum*, coexisten con ella (Frangi y Bottino, 1995).

En sustratos menos pedregosos o más profundos (con mejores posibilidades nutritivas, de retención de agua y volumen útil), el pastoreo provocaría la reducción competitiva

de las gramíneas, la frecuencia de incendios y la liberación de recursos. Esto facilita la mayor longevidad, el incremento de la biomasa y la cobertura arbustiva. La competencia entre leñosas y herbáceas sería la causa primordial de escasez o ausencia de estos arbustos en áreas de suelos profundos, poco o nada pedregosos, sin disturbio.

Spegazzini (1897) y Alboff (1895) indican que a fines del siglo XIX y principios del XX, *D. americana* era la especie arbustiva más importante en la zona. *E. bunifolium* no es mencionada o se la considera de importancia secundaria. Probablemente, el uso agropecuario posterior de estas tierras favoreció la abundancia de la última.

La persistencia del pastoreo debe cubrir al menos el período de instalación y desarrollo del sistema subterráneo, de manera tal, que los arbustos alcancen profundidades donde la eventual competencia con las gramíneas sea menor. La biomasa de raíces del S4 (Barrera, inédito) mostró que existe una distinta ocupación del suelo por parte de pastos y arbustos. En los primeros 10 cm, las gramíneas tienen 325 g.m<sup>-2</sup> contra 155 g.m<sup>-2</sup> de las leñosas. Entre los 10-20 cm la masa de raíces leñosas es mayor que la de gramíneas, 200 g.m<sup>-2</sup> versus 95 g.m<sup>-2</sup>, respectivamente. Esto refleja una partición del uso de recursos del suelo, y una relación de competencia en el sistema suelo-agua denominada modelo de la doble capa (Walter, 1971). La disminución de la biomasa de pastos incrementa la disponibilidad de agua en los horizontes inferiores y el crecimiento de las leñosas (Knoop y Walker, 1985), provocando la «intrusión de arbustos» (Walter, 1964; van Vegten, 1983). La «arbustificación» con *E. bunifolium* en sitios con suelos profundos, sobrepastoreados o decapitados para fabricación de ladrillos, es visible en otros sitios de la provincia de Buenos Aires (M. Hurtado, Com Pers, 1996).

En ambas especies las clases de edades menores estuvieron ausentes en la mayoría de los sitios, sólo escasamente representadas en condiciones de bajo pastoreo y me-

diana pedregosidad. Primack (1978) sostiene que si bien el disturbio facilita el establecimiento inicial de los arbustos, un mayor disturbio no incrementa las tasas de reclutamiento. El promedio de edad más alto y los individuos más longevos, de ambas especies, se asociaron a sitios con baja pedregosidad y moderado a fuerte pastoreo, lo que reflejaría una baja frecuencia de incendios de los potreros basales. La mayor pedregosidad suele ir asociada a ambientes más heterogéneos, donde la acumulación de combustible no es homogénea debido a la heterogeneidad del sustrato y vegetación, a distintas formas de crecimiento de los pastos (Barrera y Frangi, 1994), y selectividad por el ganado. Esto sugiere una mayor probabilidad de incendios, aún en sitios muy pastoreados.

En relación a los mecanismos de regeneración de post-quema, *E. buniifolium* posee baja mortalidad (9%), es de regeneración vegetativa obligatoria a través de xilopodios, sin germinación y resiliente al fuego (Barrera y Rivera, 1993). Tiene un reducido a nulo reclutamiento de nuevos ejemplares, que puede explicarse por una baja viabilidad de las semillas sin quema y también bajo temperaturas elevadas de postfuego (Barrera, 1991). Si bien las clases de edad más bajas no fueron abundantes, los picos observados en ciertas clases hacen suponer que hubo años de mayor producción y establecimiento de renovales o rebrote basal por parte de *E. buniifolium*.

## CONCLUSIONES

Las respuestas estructurales del estrato arbustivo en ambos tipos de suelos sometidos a pastoreo intenso muestra que la arbustificación se vincula, en los suelos pedregosos a un aumento poco manifiesto de densidad, mientras que en los suelos profundos se refleja en un mayor tamaño individual, longevidad, estructura vertical y de la biomasa poblacional.

El aumento asociado al pastoreo en los

suelos no pedregosos, indicaría mayor disponibilidad de recursos para los arbustos como consecuencia de la reducción competitiva de las gramíneas en los mejores suelos. La menor cuantía o los efectos negativos del pastoreo en los suelos pedregosos sugiere la existencia de limitaciones intrínsecas de estos sustratos para con los arbustos. Sin embargo, de ambos, *E. buniifolium* es el de mayor respuesta positiva al pastoreo, independientemente del sustrato, lo que se vincula con su morfología no xeromorfa y su capacidad de resiliencia.

## AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestro agradecimiento a Marcelo F. Arturi por su asesoramiento estadístico. Este trabajo fue realizado con subsidios de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires y del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

## BIBLIOGRAFÍA

- Adámoli J, E Sennhauser, JM Acero and A Rescia (1990) Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *Journal of Biogeography* 17: 491-500.
- Alboff N (1895) Rapport préliminaire sur une Excursion Botanique dans la Sierra de la Ventana. *Revista Museo de La Plata* 8: 181-185.
- Archer S, C Scifres and CR Bassham (1988) Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological Monographs* 58: 111-127.
- Barrera MD (1991) Estudios ecológicos en las comunidades con arbustos de la Sierra de la Ventana. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UN de La Plata, La Plata, Argentina. 135 pp.
- Barrera MD y SM Rivera (1993) El xilopodio de *Eupatorium buniifolium* Hooker & Arnott y su respuesta después del fuego. *Revista Facultad de Agronomía, La Plata* 69: 13-22.
- Barrera MD y JL Frangi (1994) Estructura de la biomasa de pastizales en Sierra de la Ventana (Buenos Aires, Argentina). *Revista Museo de La Plata* 14: 243-263.

- Borcard D, P Legendre and P Drapeau** (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- Brown JR and S Archer** (1987) Woody plant seed dispersal and gap formation in a North American subtropical savanna woodland: the role of domestic herbivores. *Vegetatio* 73: 73-80.
- Brown JR and S Archer** (1989) Woody plant invasion of grasslands: establishment of honey mesquite (*Prosopis glandulosa* var. *glandulosa*) on sites differing in herbaceous biomass and grazing history. *Oecologia* 80: 19-26.
- Bucher EH** (1987) Herbivory in arid and semi-arid regions of Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 265-273.
- Cabrera AL** (ed) (1963-1968) Flora de la Provincia de Buenos Aires. INTA Col Ci 4, 6 vol. Buenos Aires.
- Cabrera AL** (1976) Regiones Fitogeográficas Argentinas. En: Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. ACME Buenos Aires 2da edic 2: 1-85.
- Canfield R** (1941) Application of the line interception method in sampling range vegetation. *Journal of Forestry* 39: 338-394.
- Cappannini D, CD Scoppa y JR Vargas** (1971) Suelos de las Sierras Australes de la Provincia de Buenos Aires. En: Reunión sobre la Geología de las Sierras Australes. Ed CIC La Plata 203-234.
- Frangi JL** (1975) Sinopsis de las comunidades vegetales y el medio de las Sierras de Tandil. *Boletín Sociedad Argentina de Botánica* 15: 203-319.
- Frangi JL, MG Ronco, NE Sánchez, RL Vicari y GS Rovetta** (1980) Efecto del fuego sobre la composición florística y dinámica de la biomasa de un pastizal de Sierra de la Ventana (Buenos Aires, Argentina). *Darwiniana* 22: 565-585.
- Frangi JL y OJ Bottino** (1995) Comunidades vegetales de la Sierra de la Ventana, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista Facultad de Agronomía, La Plata* 71: 93-133.
- Harrington H** (1947) Explicación de las hojas geológicas 33 m y 34 m; Sierra de Curamalal y de la Ventana, Provincia de Buenos Aires. *Dir Minas y Geol, Boletín* 61. Buenos Aires. 43 pp.
- Knoop WT and BH Walker** (1985) Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern african savanna. *Journal of Ecology* 73: 235-253.
- Morello JH** (1970) Modelo de relaciones entre pastizales y leñosas colonizadoras en el Chaco Argentino. *IDIA* 276: 31-52.
- Mueller-Dombois D and H Ellenberg** (1974) Aims and Methods of Vegetation Ecology. John Wiley & Sons. 547 pp.
- Palmer MW** (1993) Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology* 74: 2215-2230.
- Peláez DV, RM Bóo and OR Elía** (1992) Emergence and seedling survival of caldén in the semiarid region of Argentina. *Journal of Range Management* 45: 564-568.
- Primack R** (1978) Effects of grazing on indigenous shrubs in tussock grassland at Cass, Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 16: 461-469.
- Ricci SE** (1992) Las comunidades vegetales relacionadas con la actividad agropecuaria en la Sierra de la Ventana (Provincia de Buenos Aires, Argentina). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP. 171 pp.
- Servicio Meteorológico Nacional** (1981) Estadísticas climatológicas 1961-1970. Secretaría de Aeronáutica. Servicio Meteorológico Nacional, Publicación B1 N° 2. Buenos Aires. 188 pp.
- Sokal RR y FJ Rohlf** (1982) *Biometría*. H. Blume, Madrid. 832 pp.
- Spegazzini C** (1896) Contribución al estudio de la Flora de la Sierra de la Ventana. M O P, provincia de Buenos Aires. 87 pp.
- Suero T** (1972) Compilación geológica de las Sierras Australes de la Provincia de Buenos Aires. MOP, LEMIT La Plata, Anales 3 (Ser II N° 216): 135-147.
- ter Braak CJF** (1987) CANOCO-a FORTRAN program for community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis. Version 2.1. ITI-TNO, Wageningen, The Netherlands.
- Tortosa R** (1983) El género *Discaria* (*Rhamnaceae*). *Boletín Sociedad Argentina de Botánica* 22: 301-335.
- Thornthwaite CV** (1948) An approach toward a rational classification of climate. *The Geographical Review* 38: 55-94.
- van Vegten JA** (1983) Thornbush invasion in a savanna ecosystem in eastern Botswana. *Vegetatio* 56: 3-7.
- Vargas Gil JR y CO Scoppa** (1973) Suelos de las sierras de la Provincia de Buenos Aires. *Revista Investigaciones Agropecuarias, Serie 3 Clima y Suelo* 10: 57-79.
- Walter H** (1964) Productivity of vegetation in arid countries, the savannah problem and bush encroachment after overgrazing. En: *Proceedings and Papers of the IUCN 9th Technical Meeting* (Nairobi, September 1963), Part III The Impact of Man on the Tropical Environment. IUCN Publications new series 4: 221-229.
- Walter H** (1971) *Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation*. Oliver and Boyd, Edinburgh. 539 pp.
- Whittaker RH and GM Woodwell** (1968) Dimension and production relations of trees and shrubs in the Brookhaven forest, New York. *Journal of Ecology* 56: 1-25.
- Whittaker RH and PL Marks** (1975) Methods of assessing terrestrial productivity. En: *Primary productivity of the biosphere*. H Lieth and RH Whittaker, Ed. Springer-Verlag. New York, New York, USA: 55-118