



## Efectos de los caballos cimarrones sobre la composición florística y la estructura de los pastizales naturales en las Sierras Australes Bonaerenses

ANA E. DE VILLALOBOS

*GEKKO (Grupo de Estudio en Conservación y Manejo). Departamentode Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional de Sur. Bahía Blanca, Pcia. de Buenos Aires, Argentina. Centro de Recursos Naturales Renovables de la Zona Semiárida (CERZOS-CONICET), Bahía Blanca, Pcia. de Buenos Aires, Argentina.*

**RESUMEN.** El objetivo del presente trabajo fue evaluar el efecto de la presencia de los caballos cimarrones sobre la composición específica y la estructura funcional de los pastizales naturales de las Sierras Australes de la Región Pampeana. Comparé la riqueza, la abundancia, la diversidad y la uniformidad de especies y la composición funcional de pastizales con distintas historias de pastoreo. La historia de pastoreo afectó todas las variables evaluadas. Los pastizales clausurados a los caballos tuvieron mayor riqueza y fueron más diversos y uniformes que los pastoreados. Además, presentaron una menor proporción de suelo desnudo y de cobertura de especies exóticas. Los caballos cimarrones también afectaron la estructura funcional. Las plantas leñosas y las plantas con estrategias que les permiten evitar el pastoreo fueron abundantes en los pastizales con caballos, mientras que la cobertura de gramíneas anuales y de cespitosas perennes fue mayor en las clausuras. El ordenamiento diferencial de las parcelas experimentales determinó asociaciones vegetales consistentes con la historia de pastoreo. Por lo tanto, la presencia de los caballos cimarrones promueve las especies resistentes al pastoreo en reemplazo de los pastos perennes, lo cual podría resultar en un proceso de degradación irreversible.

[Palabras clave: pastoreo, grupos funcionales, diversidad, riqueza de especies, plantas exóticas]

**ABSTRACT.** *Effects of feral horses on the floristic composition and the structure of natural grasslands in the Sierras Australes Bonaerenses.* The objective of this work was to evaluate the effect of the presence of feral horses on the specific composition and functional structure of the natural grasslands of the Sierras Australes of the Pampean Region. I compared the species richness, diversity, evenness and functional composition between grasslands with contrasting grazing histories. The grazing history significantly affected all the variables evaluated. The grasslands closed to feral horses had higher richness, diversity and evenness, and recorded lower proportion of bare soil and exotic plants cover than the grasslands grazed by feral horses. The functional structure also was affected for the presence of feral horses. Shrubs and plants with strategies that permit to avoid grazing were more abundant in grazed grasslands, while that those areas closed for horses recorded more cover of annual and perennial tussocks grasses. The differential arrangement of experimental plots determined different plant associations consistent with the grazing history of the different study areas. Therefore, the presence of feral horses can be expressed in modifications in the condition of the system with the advance of species resistant to the grazing in replacement of perennial grasses that could be resulting in an irreversible degradation process.

[Keywords: grazing, functional groups, diversity, species richness, alien plants]

### INTRODUCCIÓN

La presencia de grandes ungulados produce efectos significativos sobre la estructura y la composición de las comunidades vegetales como resultado del consumo de la vegetación, del pisoteo y de la deposición de orina y heces. La combinación de estos factores afecta la abundancia, la distribución y la heterogeneidad espacial y temporal de la vegetación (Vavra et al. 2007). La vegetación y los herbívoros han tenido una prolongada historia evolutiva en común, que se pone de manifiesto en características morfológicas,

fisiológicas y comportamentales de las especies interactuantes (Janis 2008). Las acciones humanas, directas o indirectas, pueden alterar esta prolongada historia evolutiva conjunta. La reducción de las poblaciones de herbívoros silvestres y su reemplazo parcial o completo por el ganado doméstico resulta en alteraciones que desafían el nivel de coadaptación alcanzado.

A menudo, el efecto de los herbívoros introducidos sobre las comunidades de pastizal es muy distinto al que producen los herbívoros nativos debido a las diferencias

Editora asociada: María Semmartin

✉ [avillalo@criba.edu.ar](mailto:avillalo@criba.edu.ar)

*Recibido: 29 de octubre de 2015*

*Aceptado: 4 de julio de 2016*

en los patrones de uso espacial y temporal del ambiente, así como en el consumo de los recursos vegetales (Allred et al. 2013). Entre los efectos del sobrepastoreo del ganado doméstico se encuentran aquellos causados por la defoliación diferencial y selectiva sobre algunas especies, que resultan en alteraciones fisiológicas y morfológicas que reducen su capacidad competitiva, así como su potencial reproductivo y productivo. Ambos factores contribuyen a la reducción de la abundancia de las plantas más palatables en favor de especies que evitan o toleran el pastoreo (Grime 1977). Existen estudios que afirman que la defoliación selectiva incrementa la riqueza y la diversidad de especies al reducir la capacidad competitiva de las especies dominantes, permitiendo un incremento en la abundancia de especies subordinadas o favoreciendo la aparición de especies usualmente ausentes en el sistema (Milchunas and Vandever 2014). Esta situación parece razonable en condiciones de herbivoría moderada. En cambio, el sobrepastoreo afectaría de forma negativa la riqueza de especies de pastizal al favorecer la persistencia de aquellas capaces de tolerar o evitar el pastoreo (Milchunas et al. 1998; Piazza et al. 2016).

Los grupos funcionales son agrupaciones de especies que comparten atributos o rasgos adaptativos morfológicos, fenológicos y fisiológicos, y que presentan respuestas similares a factores ambientales tales como los disturbios (McIntyre et al. 1995; Cornelissen et al. 2003). La importancia de los grupos funcionales reside en su capacidad de otorgar resistencia a los cambios en el sistema. Así, las comunidades más ricas en grupos funcionales resultan más resistentes (Lanta and Leps 2008). Zavaleta y Hulvey (2004) atribuyen a las gramíneas perennes de alto porte la capacidad amortiguadora de los efectos impulsados por el sobrepastoreo. Por su parte, la abundancia de los grupos funcionales en la comunidad vegetal respondería a la intensidad, extensión y frecuencia del pastoreo, favoreciendo las condiciones de sobrepastoreo a aquellas plantas que reúnan atributos de evitación y/o tolerancia frente a la acción de los grandes herbívoros, constituyéndose así en indicadores de la condición del pastizal (Sternberg et al. 2000).

Los pastizales naturales están entre los ecosistemas que las actividades humanas más han disturbado (Hannah et al. 1995). Debido a su capacidad productiva elevada y por ser áreas de asentamiento de una gran cantidad

de poblaciones, no han recibido atención desde el punto de vista conservacionista, por lo que la cantidad y la superficie de reservas naturales es escasa (Bilenca and Miñarro 2004). Esta problemática no es ajena a los pastizales naturales de la región pampeana en Argentina, que han sido sometidos a una transformación intensa como consecuencia de las actividades agropecuarias desarrolladas con intensidad desde el siglo XVII (Burkart et al. 1990). Los últimos relictos que conservan parte de la composición y la estructura original del pastizal pampeano están restringidos a áreas marginales de poco valor para las actividades agrícolas tradicionales (Zalba and Villamil 2002). En ellos se practican principalmente la ganadería o actividades recreativas (Bilenca and Miñarro 2004). Antes de la intensificación de la explotación agropecuaria en la región pampeana, la acción de los herbívoros nativos (i.e., venados, guanacos, ñandúes) se caracterizaba por un uso del paisaje que mantenía el impacto del pastoreo en niveles leves, sin mayores efectos sobre la estructura y la composición de los pastizales naturales (Chébez 1994). Los sistemas de cría extensiva de ganado doméstico alteraron de forma sustancial el patrón de uso de los pastizales y redujeron de manera drástica su abundancia en la región pampeana (Soriano et al. 1992).

La acción de los herbívoros cimarrones difiere de la situación típica del ganado doméstico. Los cimarrones como vacas, caballos y burros componen poblaciones sin manejo y con libertad de movimiento. Bajo estas circunstancias, sus efectos sobre los pastizales naturales pueden ser muy intensos, lo cual es grave cuando las áreas afectadas forman parte de ambientes de alto valor de conservación (Loucugaray et al. 2004). Esta situación se presenta en el Parque Provincial Ernesto Tornquist, creado en 1958, una de las reservas más importantes de pastizal pampeano por sus dimensiones (6700 ha) y por la alta representación de la flora vascular de la región (Long and Grassini 1997). La reserva alberga una población de caballos cimarrones que se introdujo en 1942 y alcanzó una densidad máxima de 32.5 individuos/km<sup>2</sup> en 2002. En 2008 se realizaron acciones de retiro programado de animales que redujeron esta densidad a 7.25 caballos/km<sup>2</sup> (Scorolli and Cazorla 2010). Desde entonces, la población habría mantenido una tendencia de incremento, con una densidad actual de 20 caballos/km<sup>2</sup>.

Existen evidencias que indican que la presencia de los caballos cimarrones en el Parque Tornquist afecta a la producción de gramíneas (Kristensen and Frangi 1995b), el reclutamiento de especies nativas (Loydi et al. 2012), y que promueven la dispersión y el establecimiento de especies exóticas (de Villalobos et al. 2011). Aun cuando se han estudiado los efectos de los caballos cimarrones sobre los cambios en la frecuencia de la aparición y desaparición de especies a lo largo del tiempo (de Villalobos et al. 2010), los efectos del pastoreo continuo sobre la estructura funcional del sistema, así como de la abundancia relativa de las especies, no han sido establecidos con claridad. Por lo tanto, los objetivos del trabajo fueron evaluar los efectos de la actividad de los caballos cimarrones sobre la abundancia de los grupos funcionales, de su composición específica, de la contribución relativa de especie nativas y exóticas, así como otros atributos del sistema (riqueza de especies, diversidad, uniformidad, cobertura del suelo) que permitan caracterizar los pastizales bajo distintas historias de pastoreo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Descripción del área de estudio*

El Parque Provincial Ernesto Tornquist fue creado en 1937 en la zona central de la Sierra de la Ventana, provincia de Buenos Aires (38°00' a 38°10' S - 61°45' - 62°08' O). La reserva tiene un área aproximada de 6700 ha e incluye a dos de las mayores alturas del sistema: el Cerro Destierro (1172 ms.n.m.) y el Cerro Ventana (1134 ms.n.m.) (Burgos 1968). El sistema serrano tiene una dirección general NW-SE y las pendientes pueden alcanzar valores mayores al 70%, con divisorias de aguas primarias (pendientes con orientación N-S) y secundarias (pendientes con orientación E-O) (Frangi and Bottino 1995).

Los suelos serranos se desarrollaron a partir de sedimentos loésicos que cubrieron las pendientes y las cumbres con capas de espesor variable, donde se mezclan clastos, detritos de rocas y afloramientos rocosos (Suero 1972). El clima es templado, con una precipitación anual media de 500 a 800 mm, que se concentra en primavera y fines de verano/principios de otoño y con nevadas ocasionales en invierno (Burgos 1968). La temperatura media anual es 14°C (Burgos 1968). La vegetación dominante es la estepa o pseudo estepa gramínea del distrito

Pampeano Austral, dentro de la Provincia Fitogeográfica Pampeana (Cabrera 1976). El parque incluye unas 554 especies vegetales, de las cuales las dominantes pertenecen a los géneros *Nassella*, *Piptochaetium* y *Briza*. Además, existen 17 endemismos estrictos y 20 endemismos de mayor distribución (Long and Grassini 1997).

### *Diseño de muestreo y medición de las variables*

Para la realización de los relevamientos de vegetación seleccioné dos áreas de pastizales de piedemonte (23 y 27 ha, respectivamente) bajo pastoreo continuo con caballos cimarrones, y otras dos (12 y 15 ha, respectivamente) clausuradas al pastoreo de los caballos por 10 años (control). Las áreas de estudio distaban de 500 m a 1500 m entre sí. En cada área experimental seleccionada establecí al azar 20 parcelas de 1 m<sup>2</sup> durante la primavera (fin de noviembre/principios de diciembre de 2008). En cada parcela determiné la cantidad de especies presentes y estimé la cobertura relativa de cada una de ellas de acuerdo a los rangos descriptos en la metodología modificada de Braun-Blanquet (Matteucci and Colma 1982) y la proporción de suelo desnudo. Para cada área calculé los índices de diversidad (Shannon-Wiener) y de uniformidad (Pielou) (Pielou 1975). Las especies se agruparon según la clasificación propuesta por Lavorel y colaboradores (1997), de acuerdo a su respuesta al pastoreo y de acuerdo a su origen (exóticas o nativas). La estimación de cobertura de cada grupo funcional en cada área de estudio se realizó a partir de los datos por especie.

### *Análisis estadísticos*

Para detectar diferencias de riqueza de especies, diversidad, uniformidad, contribución de especies exóticas, proporción de suelo desnudo y abundancia relativa de los distintos grupos funcionales entre las áreas con distinta historia de pastoreo, realicé sendos análisis de la varianza de dos factores (historia de pastoreo x área de estudio) siguiendo un diseño completamente al azar. Para corregir la falta de homocedasticidad y de normalidad, los datos fueron previamente transformados a la raíz cuadrada. Las medias se compararon utilizando la prueba de Tukey.

El patrón de variación de la composición de especies en las áreas estudiadas se analizó utilizando un análisis de componentes principales (ACP) (XStat 2015) basado en una matriz de correlación entre la cobertura de cada

especie (Legendre and Legendre 1998). Los datos se transformaron utilizando arcoseno de la raíz cuadrada para corregir la distorsión de la distancia euclídea en su representación espacial (Legendre and Gallagher 2001). Las especies presentes en menos del 5% del total de las parcelas se excluyeron del análisis y las variables explicativas de los resultados del ACP fueron las que tuvieron un coeficiente de correlación mayor al 50% con los primeros ejes de ordenación (Gauch 1982). Para determinar si la ordenación de las especies vegetales podía ser explicada mediante la respuesta diferencial al pastoreo de los caballos cimarrones, realicé un análisis de correlación de Pearson entre los resultados de la ordenación y la abundancia de los grupos funcionales, la riqueza de especies, los índices de diversidad y de uniformidad calculados, la proporción de especies exóticas y de suelo desnudo (Mc Cune and Grace 2002).

## RESULTADOS

De las 84 especies vegetales registradas en toda el área de estudio, 70 estuvieron asociadas a las áreas clausuradas a los caballos cimarrones, de las que 27 resultaron exclusivas. En las áreas con caballos se detectaron 54 especies, de las que 14 resultaron exclusivas. En las áreas clausuradas al pastoreo dominaron mayoritariamente los pastos perennes como *Nassella neesiana* (Trin. and Rupr.) Barkworth (90%), *N. trichotoma* (Nees) Hack. ex Arechav. (80%) y *Piptochaetium stipoides* (Trin. and Rupr.) Hack. ex Arechav. (80%). Las especies dominantes en las áreas bajo pastoreo fueron en su mayoría latifoliadas perennes como *Mimosa rocae* Lorentz and Niederl. (80%), *Modiola caroliniana* (L.) G. Don (80%), *Pfaffia gnaphaloides* (L. f.) Mart. (50%) y *Dichondra sericea* Sw. (50%), y las gramíneas perennes *Piptochaetium hackelii* (Arechav.) Parodi (90%) y *Chascolytrum subaristatum* (Lam.) Desv. (70%).

La historia de pastoreo afectó significativamente ( $P < 0.05$ ) a todas las variables evaluadas, por sobre el efecto de las áreas de estudio dentro de cada tratamiento ( $P > 0.1$ ) y la interacción entre ambos factores ( $P > 0.05$ ). Por lo tanto, utilicé un análisis de varianza simple con la totalidad de las parcelas experimentales ( $n = 40$ ) para evaluar la historia de pastoreo, obviando los contrastes de medias a posteriori, siguiendo la metodología propuesta por Stevens (1999). La riqueza de especies promedio registrada en las áreas clausuradas fue significativamente mayor

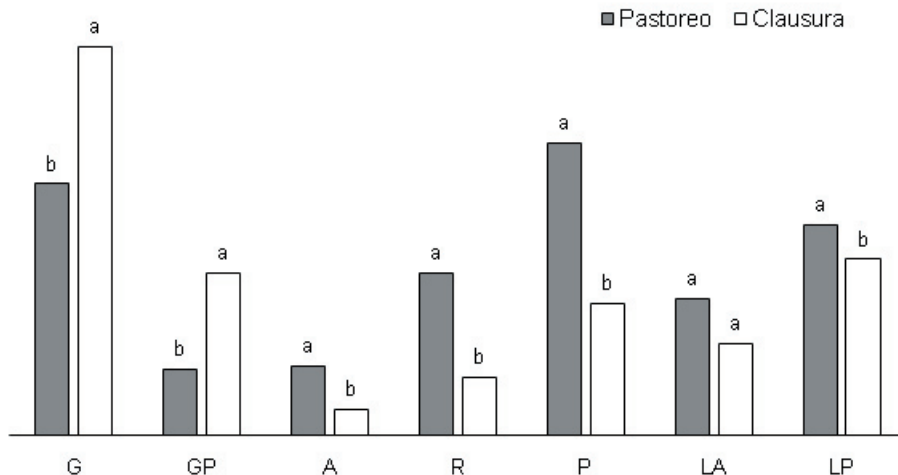
que la de las áreas bajo pastoreo ( $P < 0.05$ ). Del mismo modo, la diversidad y la uniformidad fue mayor en las áreas clausuradas ( $P < 0.05$ ). La abundancia de especies exóticas y la proporción de suelo desnudo, en cambio, resultaron significativamente mayores ( $P < 0.05$ ) en las áreas pastoreadas (Tabla 1).

**Tabla 1.** Promedio ( $\pm$ ES: error estándar) de la riqueza de especies, diversidad específica (índice de Shannon-Wiener), uniformidad (índice de Pielou), porcentaje de cobertura de especies exóticas y porcentaje de suelo desnudo en las áreas bajo pastoreo (Pastoreo) y en las áreas clausuradas al pastoreo de caballos cimarrones (Clausura). Cada valor es un promedio de  $n = 40$ . Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ).

**Table 1.** Mean ( $\pm$ SD: estándar deviation) of sp richness, specific diversity (Shannon-Wiener index), uniformity (Pielou index), percent of exotic sp cover and percent of bare soil in grazing areas (grazing) and in the clousure to horses (clousure). Each value is an average of  $n = 40$ . Different letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ).

	Pastoreo	Clausura
Riqueza de especies	23.2 $\pm$ 0.6b	37.5 $\pm$ 0.5a
Diversidad específica	1.9 $\pm$ 0.05b	3 $\pm$ 0.04a
Uniformidad	0.68 $\pm$ 0.02b	0.97 $\pm$ 0.01a
Suelo desnudo (%)	45 $\pm$ 0.3a	5 $\pm$ 0.01b
Exóticas (%)	17 $\pm$ 1.5a	5.8 $\pm$ 0.3b

Los grupos funcionales identificados fueron gramíneas y graminoides (gramíneas anuales y perennes, y otras monocotiledóneas) (45%, 36 especies), gramíneas cespitosas perennes (14%, 12 especies), hierbas en roseta (13%, 11 especies), hierbas dicotiledóneas perennes (12%, 10 especies), hierbas dicotiledóneas anuales (6%, 5 especies), leñosas (sufrutices y arbustos) (6%, 5 especies) y hierbas con crecimiento postrado (4%, 3 especies). La historia de pastoreo afectó significativamente la abundancia de los distintos grupos funcionales ( $P < 0.05$ ), y no se encontraron diferencias entre las repeticiones de las áreas bajo el mismo tratamiento (clausura o pastoreo) ( $P > 0.1$ ) ni interacciones significativas entre los factores historia de pastoreo y sitios de estudio ( $P > 0.05$ ). Las coberturas de gramíneas y graminoides y de gramíneas cespitosas perennes resultaron significativamente mayores ( $P < 0.05$ ) en las áreas sin caballos cimarrones (Figura 1). Registré una reducción no significativa de la abundancia ( $P > 0.1$ ) de especies leñosas, de plantas en roseta y de hierbas latifoliadas anuales en las áreas clausuradas que en las áreas con presencia de caballos. Tampoco la abundancia de hierbas latifoliadas perennes varió de manera significativa en función del tratamiento (Figura 1). El grupo de especies asociado al pastoreo continuo de los caballos



**Figura 1.** Cobertura promedio (%) ( $\pm$ ES) de gramíneas y graminoides (G), gramíneas perennes cespitosas (GP), arbustos (A), plantas en roseta (R), hierbas latifolias anuales (LA) y hierbas latifoliadas perennes (LP) en áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones (Pastoreo) y en áreas clausuradas (Clausura) en pastizales del Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Cada valor es un promedio de  $n=40$ . Letras distintas indican diferencias significativas entre clausura y pastoreo para un mismo grupo funcional ( $P<0.05$ ).

**Figure 1.** Average coverage (%) ( $\pm$ SD) of grasses and graminoids (G), perennial grasses (GP), shrubs (A), plants in rosette (R), annual latifolids (LA) and perennial broadleaf grasses (LP) in areas under grazing of horses (grazing) and in closed areas (Closure) in grasslands of the Provincial Park Ernesto Tornquist (Buenos Aires), each value is an average of  $n = 40$ . The same functional group ( $P < 0.05$ ).

está constituido principalmente por arbustos, especies exóticas y plantas con formas de crecimiento que evitan el pastoreo, como es el caso de las plantas de hábito prostrado y crecimiento en roseta (Figura 1).

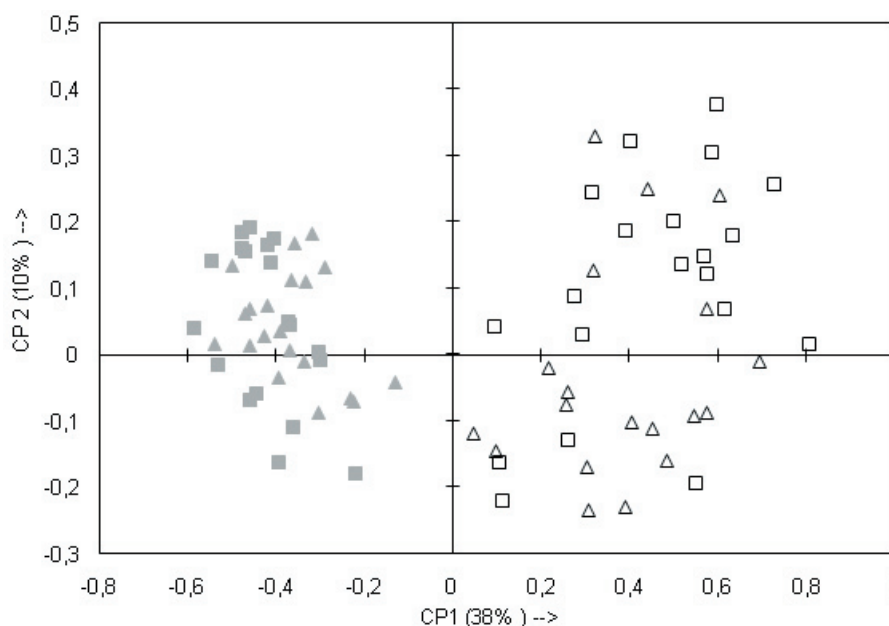
El análisis de componentes principales evidenció un patrón de variación de las muestras de vegetación provenientes de las áreas experimentales consistente con la presencia de caballos cimarrones. Las dos primeras componentes principales permitieron explicar el 48% de la varianza total de las muestras ordenadas en función de la abundancia de las especies. El primer componente (38% de la varianza) separó las muestras en dos grupos en función de su historia de pastoreo, mientras que la ordenación sobre el segundo componente no permitió una discriminación clara (Figura 2). Las muestras provenientes de las áreas clausuradas a los caballos cimarrones formaron un grupo caracterizado por mayores abundancias de *Chascolytrum brizoides* (Lam.) Essi, Longhi-Wagner and Souza-Chies, *Crepis vesicaria* L., *Eragrostis lugens* Nees, *Hordeum euclaston* Steud., *Piptochaetium stipoides* (Trin. and Rupr.) Hack. ex Arechav., *Nassella neesiana* (Trin. and Rupr.) Barkworth y *N. trichotoma* (Nees) Hack. ex Arechav., con correlaciones significativas y positivas con el primer componente principal. En el otro extremo del CP1, las parcelas provenientes de las áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones formaron un segundo grupo, asociado a altos valores de

cobertura de *Aristida spegazzinii* Arechav., *Daucus pusillus* Michx., *Dichondra sericea*, *Echium plantagineum* L., *Eryngium nudicaule* Lam., *Mimosa rocae* Lorentz and Niederl., *Piptochaetium* sp., *Plantago lanceolata* L., y *P. Myosuros* Lam. (Tabla 2).

**Tabla 2.** Coeficientes de correlación entre las especies y los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2) del análisis de muestras de vegetación de los pastizales en función de la abundancia de las especies presentes. Todas las especies listadas exhibieron valores significativos de correlación con el primer componente principal ( $P<0.05$ ).

**Table 2.** Correlation coefficients between the species and the first two main components (CP1 and CP2) of the analysis of vegetation samples of the grasslands as a function of the abundance of the present species. All species listed exhibited significant correlation values with the first major component ( $P < 0.05$ ).

Variabes	CP1	CP2
<i>Aristida spegazzinii</i>	-0.62	-0.01
<i>Chascolytrum brizoides</i>	0.57	-0.10
<i>Crepis vesicaria</i>	0.64	0.08
<i>Daucus pusillus</i>	-0.51	-0.09
<i>Dichondra sericea</i>	-0.54	-0.02
<i>Echium plantagineum</i>	-0.60	0.14
<i>Eragrostis lugens</i>	0.85	0.30
<i>Eryngium nudicaule</i>	-0.55	0.11
<i>Hordeum euclaston</i>	0.53	0.38
<i>Mimosa rocae</i>	-0.60	0.31
<i>Nassella neesiana</i>	0.70	-0.34
<i>Nassella trichotoma</i>	0.60	-0.13
<i>Piptochaetium</i> sp.	-0.59	-0.03
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0.73	-0.50
<i>Plantago lanceolata</i>	-0.53	-0.02
<i>Plantago myosuros</i>	-0.51	0.05



**Figura 2.** Diagrama de la ordenación del Análisis de Componentes Principales (ACP) de las parcelas de vegetación provenientes de dos áreas bajo pastoreo de caballos cimarrones ( $\blacktriangle$  y  $\blacksquare$ ) y de dos áreas clausuradas ( $\triangle$  y  $\square$ ) en pastizales del Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires), representadas en el plano definido por las dos primeras componentes (CP1 y CP2).

**Figure 2.** Diagram of the ordering of Principal Components Analysis (PCA) of vegetation plots from two areas under pasture of cimarron horses ( $\blacktriangle$  y  $\blacksquare$ ) and two closed areas ( $\triangle$  and  $\square$ ) in grasslands of the Ernesto Provincial Park Tornquist (Buenos Aires), represented in the plane defined by the first two components (CP1 and CP2).

El análisis de correlación de Pearson arrojó correlaciones positivas significativas entre los valores promedio de riqueza de especies, diversidad específica y uniformidad respecto de la primera componente principal, mientras que el porcentaje promedio de suelo desnudo mostró una correlación significativa y negativa con esta misma componente (Tabla 3). Las variables evaluadas no mostraron correlaciones significativas con el segundo componente principal (Tabla 3). El análisis de correlación entre la cobertura de las especies correspondientes a cada grupo funcional y

los dos primeros componentes principales mostró que las gramíneas y graminoideas y las gramíneas cespitosas perennes se correlacionaron positivamente con el primero, mientras que para los arbustos, las hierbas en rosetas y las hierbas postradas la correlación detectada fue negativa (Tabla 4). La cobertura de hierbas latifoliadas anuales o perennes no se correlacionó con el primer componente (Tabla 4). El segundo componente principal no se correlacionó de manera significativa con ninguno de los grupos funcionales definidos (Tabla 4).

**Tabla 3.** Valores de correlación entre la riqueza de especies, diversidad (índice de Shannon), uniformidad (índice de Pielou), proporción de especies exóticas y suelo desnudo, y las dos primeras componentes principales (CP1 y CP2) del análisis de muestras de vegetación de los pastizales.

**Table 3.** Correlation between species richness, diversity (Shannon index), uniformity (Pielou index), proportion of exotic species and bare soil, and the first two main components (CP1 and CP2) of the sample analysis Vegetation of the grasslands.

	CP1	<i>P</i>	CP2	<i>P</i>
Riqueza de especies	0.73	<0.001	0.12	>0.10
Diversidad	0.82	<0.001	0.20	>0.05
Uniformidad	0.83	<0.001	-0.04	>0.10
Suelo desnudo (%)	-0.80	<0.001	0.07	>0.10
Exóticas (%)	0.15	>0.100	0.07	>0.10

(*P*=probabilidad asociada a la prueba de correlación)

**Tabla 4.** Correlación entre la abundancia de los distintos grupos funcionales (gramíneas y graminoides, gramíneas perennes, arbustos, hierbas en roseta, hierbas postradas, latifoliadas anuales y latifoliadas perennes) y las dos primeras componentes principales (CP1 y CP2) del análisis de muestras de vegetación de los pastizales.

**Table 4.** Correlation between the abundance of the different functional groups (grasses and graminoids, perennial grasses, shrubs, rosette grasses, pruned grasses, annual broadleaf and perennial broadleaf) and the first two main components (CP1 and CP2) of grassland vegetation.

	CP1	P	CP2	P
Gramíneas y graminoides	0.64	<0.001	0.12	>0.10
Gramíneas perennes	0.73	<0.001	0.20	>0.10
Leñosas	-0.63	<0.001	-0.15	>0.10
Hierbas en roseta	-0.60	<0.001	-0.04	>0.10
Hierbas postradas	-0.62	<0.001	0.17	>0.10
Dicotiledóneas anuales	0.01	>0.100	-0.17	>0.10
Dicotiledóneas perennes	-0.09	>0.100	-0.19	>0.10

(P=probabilidad asociada a la prueba de correlación)

## DISCUSIÓN

Este trabajo documentó reducciones significativas en la riqueza, diversidad y uniformidad de relictos de pastizales de alto valor de conservación afectadas por el pastoreo continuo de caballos cimarrones. Las áreas sujetas a pastoreo también mostraron una mayor proporción de especies exóticas y de suelo desnudo. Estos resultados son consistentes con lo registrado en situaciones semejantes en otros pastizales (van de Koppel and Rietkerk 2000; Bullock et al. 2001; Hobbs 2001), donde los disturbios que remueven o reducen la vegetación dominante, como ocurre bajo condiciones de sobrepastoreo, favorecen a especies subordinadas, fundamentalmente hierbas anuales y arbustos, al tiempo que facilitan el avance de especies exóticas invasoras (Cushman et al. 2004; Milchunas and Vandever 2014). Es interesante señalar que el mejor estado de conservación asociado a las áreas libres de pastoreo resultó evidente, a pesar de haber estado éstas áreas clausuradas a la acción de los caballos cimarrones por un período menor a 10 años; esto denota un proceso de recuperación significativo en poco tiempo (de Villalobos and Zalba 2010). Esta capacidad de recuperación también ha sido documentada para otros pastizales del centro y este de Argentina (Sala et al. 1986; Chanton and Facelli 1991; Pucheta et al. 1998).

El pastoreo es el principal responsable de mantener la riqueza, la uniformidad y una diversidad alta de especies en los pastizales naturales debido al consumo de las especies dominantes, lo cual permite el aumento de la abundancia de especies subordinadas (Hickman et al. 2004). De manera complementaria, Stohlgren et al. (1999) afirman que la reducción en la

intensidad y la frecuencia del pastoreo podría incrementar la riqueza de especies al permitir el desarrollo de aquellas especies presentes en la comunidad suprimidas o limitadas por el sobrepastoreo. La ausencia o baja abundancia de esas especies en las áreas sobrepastoreadas reduce la diversidad del pastizal, que resulta dominado por especies que escapan al pastoreo o que son capaces de prosperar a pesar de altas presiones de herbivoría. Así, el efecto de la actividad de los herbívoros sobre la diversidad de especies dependerá, fundamentalmente, de factores tales como el tipo de herbívoro, la intensidad y la escala espacial y temporal del pastoreo. La presencia de los caballos cimarrones en los pastizales del Parque Tornquist resulta en alteraciones consistentes con las predicciones del modelo propuesto por Milchunas et al. (1988), según el cual una intensidad de pastoreo más allá de la asimilable puede vencer la resistencia natural del sistema al disturbio y reducir la diversidad de especies. El disturbio generado por el sobrepastoreo de los caballos afectó de manera significativa la composición de especies y la estructura de los pastizales serranos de piedemonte en el área de estudio principalmente a través de la alteración del balance competitivo entre especies más y menos tolerantes al pastoreo.

A lo largo de su historia, los pastizales pampeanos han estado sujetos a un pastoreo leve a moderado por herbívoros nativos como el guanaco y el ciervo de las pampas (Chébez 1994). Este tipo de pastizales es más susceptible al sobrepastoreo que los pastizales que han coevolucionado bajo la acción prolongada de grandes manadas de herbívoros de gran porte (Mack 1989). Es así que sólo aquellas especies con capacidad para crecer y propagarse bajo la presión de pastoreo ejercida por los caballos

cimarrones incrementaron su abundancia en las áreas intensamente pastoreadas del Parque Tornquist. Por ejemplo, en las áreas bajo pastoreo, especies como *Plantago* spp., *E. plantagineum* y *D. pusillus*, que poseen características típicas de evitación del pastoreo, como el crecimiento en roseta, resultaron más abundantes. Lo mismo sucedió con *M. rocae*, un arbusto de hábito postrado y con especies no palatables como *Discaria americana* Gillies and Hook., un arbusto espinoso y casi áfilo, que muestra coberturas en las áreas pastoreadas que duplican las de las áreas clausuradas. Las especies oportunistas con ciclos rápidos de crecimiento, como las anuales y las exóticas fueron más abundantes en las áreas bajo pastoreo ya que son capaces de aprovechar las condiciones generadas por el disturbio, mientras que las perennes son beneficiadas por condiciones más estables en el tiempo (Grime 1977). Según Vavra et al. (2007), el pastoreo intenso de ungulados exóticos favorece la invasión de hierbas exóticas a través de mecanismos derivados de una prolongada historia coevolutiva. Las plantas exóticas están mejor adaptadas a disturbios específicos tales como los causados por el pastoreo, el pisoteo y los movimientos de los ungulados exóticos (Vavra et al. 2007). Esto les permite ser competitivamente más capaces que las especies nativas en la explotación de los recursos y, consecuentemente, dispersarse e invadir los pastizales sobrepastoreados. *E. plantagineum* es un ejemplo de esta relación positiva entre caballos cimarrones y plantas exóticas invasoras en el área de estudio. Esta especie resulta muy abundante en las áreas bajo pastoreo, mientras que su presencia casi no se registró en las áreas clausuradas a los caballos. Resulta tóxica para el ganado y es una clara indicadora de sobrepastoreo, lo que favorece su propagación en áreas pastoreadas, pero es poco exitosa frente a la competencia con gramíneas de porte alto (Grigulis et al. 2001).

Más allá de los efectos de la herbivoría sobre la resistencia de las comunidades vegetales a la invasión, los caballos podrían favorecer a las especies exóticas a través del incremento en la proporción de suelo desnudo en las áreas pastoreadas. La reducción de la cubierta de herbáceas y el consiguiente incremento de la proporción de suelo desnudo registrados en las áreas bajo pastoreo resultan en sitios de reducida competencia o "ventanas de oportunidad" (Johnstone 1986) para el establecimiento de especies exóticas. De manera similar, los bosteaderos (acúmulos

de estiércol) de los caballos en los pastizales del Parque Tornquist son sitios donde a la reducción de la vegetación se suma el incremento en la disponibilidad de nutrientes y de humedad en el suelo, contribuyendo también al desarrollo de especies oportunistas o ruderales, convirtiéndose en centros de dispersión de plantas exóticas (Loydi and Zalba 2009).

En relación con los cambios estructurales, probablemente el principal agente responsable es la defoliación selectiva e intensa de las especies preferidas, que favorece cambios en la comunidad vegetal hacia un estado dominado por especies leñosas y herbáceas no palatables (Westoby et al. 1989). Además, el pisoteo de los caballos actúa como una fuerza complementaria al limitar el crecimiento de las hierbas y pastos de hábito erecto (Landsberg et al. 1999). La alteración de la abundancia relativa de los grupos funcionales puede tener importantes consecuencias para la estabilidad y las funciones de los ecosistemas de pastizal (Hickman et al. 2004). La comunidad vegetal de los pastizales del Parque Tornquist estaría compuesta por un grupo de especies susceptibles al pastoreo (gramíneas perennes cespitosas) y un conjunto de especies cuya abundancia se incrementa bajo alta intensidad de pastoreo (herbáceas anuales y leñosas).

La actividad de los caballos cimarrones en los pastizales serranos promovería el incremento de la abundancia de especies leñosas y latifoliadas anuales a través de dos mecanismos fundamentales: la reducción de la capacidad competitiva de los pastos perennes y la aparición de micrositos favorables para la germinación y el establecimiento de plántulas de especies herbáceas anuales y leñosas. En coincidencia con nuestros resultados, Todd y Hoffman (1999) registraron un incremento de latifoliadas anuales y geófitas en granjas de Sudáfrica dedicadas a la cría de herbívoros exóticos. Del mismo modo, documentaron el avance de arbustos no palatables y la reducción de especies perennes. Resultados similares fueron reportados en otros pastizales después de la introducción de ungulados domésticos (Johnson y Cushman 2007).

Los efectos de la actividad de los caballos cimarrones sobre la estructura de los pastizales estudiados se evidenciaron también en el análisis de ordenación efectuado mediante la técnica de análisis de componentes principales. La ordenación de la información permitió definir dos grupos



de muestras que corresponden a sendas asociaciones de especies. La interpretación de estas asociaciones sugiere que el primer eje sintetiza la respuesta de la comunidad vegetal a la presencia de los caballos, poniendo en evidencia la existencia de dos condiciones alternativas en los pastizales de piedemonte del Parque Tornquist. La ausencia de caballos define un pastizal diverso, con alto índice de uniformidad y alta proporción de especies gramíneas. En contraste, el tipo de pastizal correspondiente a las áreas bajo el pastoreo de los caballos sería más pobre en especies y con mayor proporción de arbustos, plantas postradas y en roseta, suelo desnudo y especies exóticas. El primer pastizal descrito resulta claramente más apropiado desde el punto de vista de los objetivos de conservación del área. Es interesante resaltar

la capacidad de reversión a un pastizal con mayor diversidad y riqueza específica en asociación con la remoción de los herbívoros exóticos. Sin embargo, esta recuperación podría verse condicionada cuando la presencia de los ungulados domésticos se extiende por períodos de tiempo más prolongados. Esta evidencia hace necesario implementar medidas de manejo y estrategias de control que restrinjan la actividad de los caballos cimarrones, asegurando la conservación de los pastizales serranos.

AGRADECIMIENTOS. A la Lic. Andrea Long por el asesoramiento florístico, a los guardaparques y responsables administrativos del Parque Provincial Ernesto Tornquist por la colaboración en el trabajo de campo y a CERZOS-CONICET y SGCyT de la Universidad Nacional del Sur.

## REFERENCIAS

- Allred, B.W., S. D. Fuhlendorf, T. J. Hovick, E. R. Dwaney, D. M. Engle, and A. Joern. 2013. Conservation implications of native and introduced ungulates in a changing climate. *Glob Chang Biol* 19:1875-1883.
- Bilencu, D. N., and F. Miñarro. 2004. Identificación de áreas valiosas de pastizal (AVPs) en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur del Brasil. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Burgos, J. 1968. El clima de la provincia de Buenos Aires en relación con la vegetación natural y el suelo. Pp. 33-100 en: A. L. Cabrera (ed.). Flora de la Provincia de Buenos Aires. Colección Científica INTA. Buenos Aires.
- Burkart, S. E., R. J. C. León, and C. P. Movia. 1990. Inventario fitosociológico de la depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires) en un área representativa de sus principales ambientes. *Darwiniana* 30:27-69.
- Cabrera, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. ACME. Buenos Aires.
- Chaneton, E. J., and J.M. Facelli. 1991. Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetation* 93:143-155.
- Chébez, J. C. 1994. Los Que Se Van. Especies Argentinas en Peligro. Editorial Albatros. Buenos Aires.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 51:335-380.
- Cushman, J. H., T. A. Tierney, and J. M. Hinds. 2004. Variable effects of feral pig disturbances on native and exotic plants in a California grassland. *Ecol Appl* 14:1746-1756.
- De Villalobos, A. E., and S. M. Zalba. 2010. Continuous feral horse grazing and grazing exclusion in mountain pampean grasslands in Argentina. *Acta Oecol* 36:514-519.
- De Villalobos, A. E., S. M. Zalba, and D. V. Peláez. 2011. *Pinus halepensis* invasion in mountain pampean grassland effects of feral horses grazing on seedling establishment. *Environ Res* 111:953-959.
- Frangi, J. L., and O. Bottino. 1995. Las comunidades vegetales de la Sierra de la Ventana. *Rev Fac Agron Univ Nac La Plata* 71:93-133.
- Gauch, H. G. Jr. 1982. *Multivariate Analysis in Community Structure*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Grigulis, K., A. W. Sheppard, J. E. Ash, and R. H. Groves. 2001. The comparative demography of the pasture weed *Echium plantagineum* between its native and invaded ranges. *J Appl Ecol* 38:281-290.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer Naturalist* 111:1169-1194.
- Hannah, L., J. L. Carr, and A. Lankarani. 1995. Human disturbance and natural habitat: a biome level analysis of a global data set. *Biodivers Conserv* 4:128-155.
- Hickman, K. R., D. C. Hartnett, R. C. Cochran, and C. E. Owensby. 2004. Grazing management effects on plant species diversity in tallgrass prairie. *J Range Manage* 57:58-65.
- Hobbs, R. J. 2001. Synergisms among habitat fragmentation, livestock grazing and biotic invasions in Southwestern Australia. *Conserv Biol* 15:1522-1528.
- Janis, C. 2008. An evolutionary history of browsing and grazing ungulates. Pp. 21-45 en: Gordon, I. J. and H. H. T. Prins (eds.). *The ecology of browsing and grazing*. Springer. Berlin Heidelberg.
- Johnson, B. E., and J. H. Cushman. 2007. Influence of a large herbivore reintroduction on plant invasions and community

- composition in a California grassland. *Conserv. Biol* **21**:515-526.
- Johnstone, I. M. 1986. Plant invasions windows: a time-based classification of invasion potential. *Biol Rev* **6**:369-394.
- Landsberg, J., S. Lavorel, and J. Stol. 1999. Grazing Response Groups among Understorey Plants in Arid Rangelands. *J Veg. Sci.* **10**:683-696.
- Lanta, V., and J. Leps. 2008. Effect of plant species richness on invasibility of experimental plant communities. *Plant Ecol.* **198**:253-263.
- Lavorel, S., S. Mc Intyre, J. Landsberg, and T. D. A. Forbes. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol Evol* **12**:474-478.
- Legendre, P., and E. D. Gallagher. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* **129**:271-280.
- Legendre, P., and L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*. Second English Edition. Elsevier, Amsterdam.
- Long, M. A., and C. M. Grassini. 1997. Actualización del conocimiento florístico del Parque Provincial Ernesto Tornquist. Ministerio de Asuntos Agrarios. Provincia de Buenos Aires y Universidad Nacional del Sur. Argentina.
- Loucougaray, G., A. Bonis, and J.-B. Bouzillé. 2004. Effects of grazing by horses and/or cattle on the diversity of coastal grasslands in western France. *Biol Conserv* **116**:59-71.
- Loydi, A., and S. M. Zalba. 2009. Feral horses dung piles as invasions Windows for alien plants in natural grasslands. *Plant Ecol* **201**:471-480.
- Loydi, A., S. M. Zalba, and R. A. Distel. 2012. Vegetation change in response to grazing exclusion in montane grasslands Argentina. *Plant Ecol Evol* **145**:313-322.
- Mack, R. N. 1989. Temperate grasslands vulnerable to plant invasions: Characteristics and consequences. Pp: 155-179 en: *Biological invasions: a global perspective*. J. A. Drake, H. A. Mooney, F. Dicastri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmanek and M. Williamson (eds.). Wiley, and Sons, Chinchester.
- Matteucci, S. D., and A. Colma. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Serie de biología. Monografía 22. EUDEBA.
- McCune, B., and J. B. Grace. 2002 *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Design. Glenden Beach. Oregon.
- McIntyre, S., S. Lavorel, and R. L. Tremont. 1995. Plant life history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *J Ecol* **83**:31-40.
- Milchunas, D. G., O. E. Sala, and W. K. Lauenroth. 1988. A generalized model of the effect of grazing by large herbivores on grassland community structure. *Amer Naturalist* **132**:87-106.
- Milchunas, D. G., W. K. Lauenroth, and I. C. Burke. 1998. Livestock grazing animal and plant biodiversity of short grass steppe and the relationship with ecosystem function. *Oikos* **3**:65-74.
- Milchunas, D.G., and M.W.Vandever. 2014. Grazing effects on plant community succession of early- and mid-seral seeded grassland compared to short grass steppe. *J VegSci* **25**:22-35.
- Piazza, M. V., L. A. Garibaldi, T. Kitzberger, and E. J. Chaneton. 2016. Impact of introduced herbivores on understory vegetation along a regional moisture gradient in Patagonian beech forests. *Forest Ecol Manage* **366**:11-22.
- Pielou, E. C. 1975. *Ecological Diversity*. J. Wiley & Sons, New York.
- Pucheta, E., M. Cabido, S. Díaz, and G. Funes. 1998. Floristic composition, biomass, and aboveground net plant production in grazed and protected sites in a mountain grassland of Central Argentina. *Acta Oecol* **19**:97-105.
- Sala, O. E., M. Oesterheld, R. J. C. León, and A. Soriano. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grassland of Argentina. *Vegetation* **67**:27-32.
- Scorolli, A. L., and A. C. López Cazorla. 2010. Feral horse social stability in Tornquist Park, Argentina. *Mastozool Neotrop* **17**:391-396.
- Soriano, A., R. J. C. León, O. E. Sala, R. S. Lavado, V. A. Deregis, M. A. Cahupé et al. 1992. Río de la Plata grasslands. Pp: 367-407 in: R. T. Coupland (ed.). *Ecosystems of the world. Natural grasslands. Introduction and western Hemisphere*. Elsevier, New York.
- Sternberg, M., M. Gutman, A. Perevolotsky, E. D. Ungar, and J. Kigel. 2000. Vegetation response to grazing management in a Mediterranean herbaceous community: a functional group approach. *J Appl Ecol* **37**:224-237.
- Stevens, J. P. 1999. *Intermediate statistics: A modern approach*. Lawrence Erlbaum Associates.
- Stohlgren, T. J., L. D. Schell, and B. Vandel Heuvel. 1999. How grazing and soil quality affect native and exotic plant diversity in rocky mountain grassland *Ecol Appl* **9**:45-64.
- Stringham, T. K., W. C. Krueger, and P. L. Shaver. 2003. State and transition modeling: An ecological process approach. *J Range Manage* **56**:106-113.
- Suero, T. 1972. *Compilación geológica de las Sierras Australes de la provincia de Buenos Aires*. Ministerio de Obras Públicas, LEMIT, División Geología. *Anales* **3**:135-147.
- Todd, S. W., and M. T. Hoffman. 1999. A fence-line contrast effects of heavy grazing on plant diversity and community composition in Namaqualand, South Africa. *Plant Ecol* **142**:169-178.
- Vavra, M., C. G. Parks, and M. J. Wisdom. 2007. Biodiversity, exotic plants, and herbivory: The good, the bad and the ungulate. *Forest Ecol Manage* **246**:66-72.
- Vesk, P.A., and M. Westoby. 2001. Predicting plant species' responses to grazing. *J Appl Ecol* **38**:897-909.
- Westoby, M., B. Walker, and I. Noy-Meir. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *J Range*

Manage **42**:266-274.

Zalba, S.M., and C.B.Villamil. 2002. Woody plant invasions in relictual grasslands. *Biol Inv* **4**:55-72.

Zar, J. H.1996. Biostatistical analysis. Prentice Hall, New Jersey.

Zavaleta, E. S., and K. B. Hulvey. 2004. Realistic species losses disproportionately reduce grassland resistance to biological invaders. *Science* **306**:1175-1177.