



Fachinales de *Prosopis caldenia* intervenidos por distintos manejos: Análisis desde su banco de semillas

RICARDO D. ERNST¹✉; CARLA E. SUÁREZ²; HÉCTOR D. ESTELRICH²; ERNESTO F. MORICI^{1,2} & MARILINA A. CAMPOS¹

¹Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de La Pampa. ²Facultad de Agronomía. Universidad Nacional de La Pampa.

RESUMEN. En los pastizales de la región semiárida central de la Argentina se observa un aumento de leñosas y de especies de bajo valor forrajero. Su recuperación como sitios de pastoreo depende del banco de semillas, de su composición y su dinámica ante distintas intervenciones. El objetivo fue determinar la composición y la abundancia de especies del banco de semillas del suelo germinable (BSSG) y su relación con la comunidad vegetal en distintos parches de vegetación de un área de renoval-fachinal de caldén intervenida con distintas técnicas de manejo. El trabajo se desarrolló en un ambiente con una cobertura de leñosas superior a 75%. Mediante un rolado selectivo y una quema controlada se establecieron cuatro tratamientos: testigo (T), quemado (Q), rolado (R) y rolado+quemado (R+Q). En cada uno se tomaron muestras de suelo en parches abiertos (predominio de gramíneas-herbáceas) y cerrados (con un estrato-arbóreo arbustivo) para estudiar el BSSG y se evaluó la abundancia-cobertura de la vegetación. Los datos se analizaron mediante los índices de similitud de Jaccard y Raup-Crick, NMDS, ANOVA, clúster a dos vías y PerMANOVA. En el BSSG se identificaron 34 especies y en la comunidad vegetal se registraron 61 especies. El 27% de las especies del BSSG fueron gramíneas perennes, la mayoría forrajeras. La similitud entre el BSSG y la vegetación, entre tratamientos y parches de vegetación, fue baja. Sin embargo, el BSSG tuvo una similitud alta entre todos los tratamientos. Las gramíneas perennes forrajeras tuvieron mayor densidad de plántulas en los parches abiertos. Con respecto a los tratamientos, se observó menor densidad en T y mayor en los tratamientos disturbados. Las gramíneas no forrajeras perennes y las gramíneas y dicotiledóneas anuales emergieron más en los parches cerrados. Las especies exóticas aumentaron con los disturbios y tuvieron los mayores valores en R. En estos sistemas sometidos a variados disturbios, los parches de vegetación generan una heterogeneidad espacial que actúa como factor determinante de la composición y la dinámica del BSSG. En consecuencia, los parches de vegetación y el banco de semillas del suelo, como memoria de las comunidades, constituyen elementos a tener en cuenta para restaurar estos sistemas.

[Palabras clave: restauración, lignificación, disturbios, parches, BSSG]

ABSTRACT. *Prosopis caldenia* encroachments intervened by different management techniques: Analysis from its seedbank. Argentina's central semiarid area is characterized by an important increase of woody species and non-palatable grasses. The recovery of its grazing sites depends on the seed bank composition and dynamics under different management practices. The aim of this study was to analyse the composition and abundance of viable seed bank (BSSG) and its relationship with the plant community in different patches of vegetation in a caldén encroachment under different management practices. This work was carried out in a degraded caldén woodland with a woody cover greater than 75%. After a selective rolling and a controlled burning, four treatments were obtained: control (T), burned (Q), rolled (R) and rolled+burned (R+Q). At each treatment site, in open patches (with a predominance of grasses and herbaceous plants) and closed ones (with a woody layer) vegetation cover was evaluated and soil samples were taken for GSSB analysis. Data were analysed using the Jaccard and Raup-Crick similarity index, NMDS, ANOVA, two-way cluster and PerMANOVA. Sixty-one species were recorded in the plant community and a 34 species were identified in the GSSB. The 26.5% of GSSB species were perennial grasses, mostly forage grasses (GFP). The similarity between the vegetation-BSSG in each treatment was low. However, the BSSG had a high similarity between all the treatments. Treatment patches had higher GFP seedling density than the Control. GFP seedling density was higher in open patches. Non-forage perennial grasses (GNFP) and GA+DA had higher seedling density in close patches. Exotic species density was higher in the treatment sites than in the Control, reaching higher values in the R site. In managed sites, heterogeneity in vegetation patches determines vegetation composition and GSSB dynamics. Therefore, the soil seed bank as a memory of the communities and vegetation patches are key elements to consider for the restoration of these systems.

[Keywords: restoration, lignification, disturbances, vegetation patches, GSSB]

INTRODUCCIÓN

Los pastizales de regiones áridas y semiáridas manifestaron cambios importantes en su estructura y composición como consecuencia de los numerosos disturbios a los que fueron sometidos; entre ellos, la herbivoría y los incendios (Quiroga et al. 2009; Distel 2016). Una de las consecuencias más notorias de este deterioro fue el incremento de leñosas y de especies de bajo valor forrajero (Estelrich et al. 2005; Álvarez et al. 2012; Vásquez et al. 2013; De María et al. 2016). En la región semiárida central de la Argentina, este proceso de intensa degradación se inició con el ingreso del ganado doméstico (Bucher 1987; Archer 1995; Naito and Cairns 2011) y, actualmente, son frecuentes grandes áreas cubiertas por renovales y pajonales que, a su vez, coinciden con la ocurrencia de incendios (Estelrich et al. 2005).

La presencia y el aumento de la vegetación leñosa en estas comunidades genera condiciones ambientales diferenciales, con una disminución en la calidad y la cantidad de luz que llega al suelo, que repercute en la composición y la dinámica del pastizal (Leder et al. 2017; Álvarez Redondo and Adema 2018; Suárez et al. 2018). Estas condiciones, acentuadas por el pastoreo de herbívoros domésticos, constituyen fuerzas que seleccionan comunidades vegetales pobres desde el punto de vista de su diversidad florística y producción forrajera (Estelrich et al. 2005; Morici et al. 2009), cuya persistencia está muy relacionada con el banco de semillas del suelo (Harper 1977; Thompson and Grime 1979; Soriano 1990).

La restauración de estas áreas cubiertas por renovales-fachinales y pajonales, y su recuperación como sitios de pastoreo dependen del banco de semillas del suelo, de su composición y su dinámica frente a distintas intervenciones (Bedoya-Patiño et al. 2010; Kalamees et al. 2012). En este sentido, la expresión del BSS es el resultado de un proceso dinámico definido tanto por factores intrínsecos, condicionados por la estructura de la vegetación, como por factores extrínsecos; entre éstos, los disturbios son uno de los principales (Gianaccini et al. 2009; Morici et al. 2009; Bedoya-Patiño et al. 2010; Ernst et al. 2015; Ernst et al. 2017). En cuanto a los primeros, se demostró que los cambios en la calidad de luz, en la temperatura y en la humedad del suelo pueden provocar respuestas diferenciales en la germinación

de las semillas (Fenner and Thompson 2005; Álvarez et al. 2012). Además, en cuanto a los segundos, algunos estudios muestran el efecto que los disturbios por pastoreo originan sobre la fecundidad de las especies forrajeras y las no forrajeras de los pastizales de la región (Estelrich et al. 2005; Morici et al. 2009). En las especies forrajeras, en general por cuestiones de manejo, se observan restricciones en la producción de semillas; y como consecuencia, un empobrecimiento en su participación relativa del BSS (Ernst et al. 2015; Martín et al. 2018; Ernst et al. 2017). Por el contrario, la presencia de las especies no forrajeras como las pajas, es altamente dominante, aun en parches de vegetación donde pudieran predominar forrajeras (Estelrich et al. 2005; Morici et al. 2009; Rauber et al. 2014).

El objetivo del presente trabajo fue estudiar el grado de asociación entre la composición del banco de semillas del suelo germinable (BSSG) y la composición de la comunidad establecida en distintos parches de vegetación de un área de renoval-fachinal de caldén intervenida con distintas técnicas de manejo. Simultáneamente, se buscó evaluar el impacto de la heterogeneidad espacial de la vegetación sobre la riqueza y composición del BSSG.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se encuentra ubicada en el Establecimiento "Bajo Verde", campo experimental de la Universidad Nacional de La Pampa, Departamento Toay, provincia de La Pampa (36°28'48" S - 64°35'03" O; 235 m s. n. m.) (Figura 1). El trabajo se desarrolló en un potrero de 200 ha caracterizado por la presencia de un bosque degradado de caldén (*Prosopis caldenia* Burk.) cuya historia reciente de pastoreo consistió en la permanencia de ganado bovino de cría durante dos meses al año en otoño e invierno, con cargas moderadas (6-7 ha.UG⁻¹.año⁻¹). Esta fisonomía, renoval-fachinal, presentó una cobertura de leñosas superior a 75% con una altura variable del estrato de 1 a 3 metros. Parte de la superficie del potrero fue sometida a un rolado selectivo y a una posterior quema controlada.

Diseño de los tratamientos

Para definir los tratamientos consideraron las áreas del potrero sometidas a diferentes intervenciones (áreas roladas en el año 2013 y áreas quemadas en el año 2015). De esta

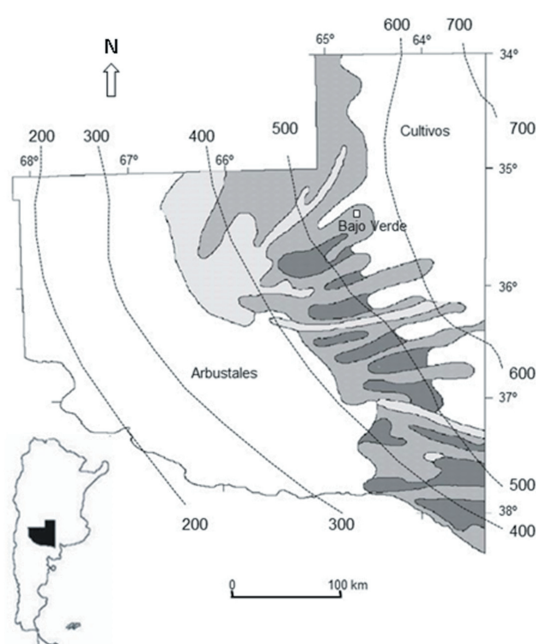


Figura 1. Ubicación del área de estudio. En gris intermedio: área con bosque de *Prosopis caldenia*; en gris claro: área de pastizal samófilo; en gris oscuro: área con pastizales bajos. Líneas punteadas: isohietas.

Figure 1. Location of the study area. In intermediate gray: *Prosopis caldenia* woodland area; in light gray: sandy grassland area; in dark gray: low grassland area. Dotted lines: isohyet.

manera, se obtuvieron cuatro situaciones de renewal-fachinal: testigo (T), quemado (Q), rolado (R) y rolado+quemado (R+Q).

Para cada tratamiento se establecieron dos fajas de 100 m², dentro de las cuales se tomaron muestras de suelo en dos situaciones contrastantes de cobertura de vegetación: parches abiertos (A) y cerrados (C) (20 muestras de suelo [10 en A y 10 en C] x 4 tratamientos; $n=20$; $N=80$). Los parches abiertos, sin presencia de leñosas, tuvieron un estrato graminoso-herbáceo con predominio de gramíneas forrajeras como *Poa ligularis* acompañada por *Piptochaetium napostaense*. Los parches cerrados presentaron un estrato arbóreo o arbustivo, con predominio de *Prosopis caldenia* acompañado por *Condalia microphylla*, *Schinus johnstonii*, *Lycium chilense* y *Ephedra triandra*, y un estrato graminoso-herbáceo donde predominaron especies no forrajeras como *Nassella trichotoma*, *Nassella tenuissima* y *Jarava ichu*.

Extracción y análisis del banco de semillas del suelo

El muestreo se realizó en marzo de 2018, luego de producida la lluvia de semillas de

gramíneas y dicotiledóneas, mediante un cilindro de 7 cm de diámetro con el que se extrajeron los cuatro primeros centímetros del suelo, incluyendo la broza. Las muestras fueron secadas al aire y, posteriormente, se dispusieron en bandejas de germinación para registrar la emergencia de las plántulas, de acuerdo con el método de BSSG (Roberts 1981; Piudo and Caverio 2005). La experiencia se realizó en un invernadero automatizado con un período de luz de 12 horas diarias, a una temperatura aproximada de 10 °C por la noche y de 20 °C durante el día. Las bandejas se regaron por primera vez a capacidad de campo y luego semanalmente según el requerimiento del sustrato.

Una vez producida la germinación de las semillas se contaron las plántulas que emergieron durante ocho meses (hasta que no se visualizó ninguna otra germinación). La identificación de plántulas se realizó durante los dos primeros meses en forma diaria, y los últimos meses en forma semanal (para más detalles ver Ernst et al. 2015). Para clasificar las especies en función de su calidad forrajera y no forrajera se tuvo en cuenta el grado de uso y preferencia de las mismas por parte del ganado bovino (Cano 1988; Rúgolo de Agrasar et al. 2005; Morici et al. 2009).

Relevamiento de la vegetación

Para registrar la presencia de la casi totalidad de especies que conforman la comunidad se realizaron censos florísticos (Mueller-Dombois and Elleberg 1974; Braun-Blanquet 1979) siguiendo el diseño usado en el BSSG. Los muestreos se realizaron en diciembre y en marzo, en coincidencia con el período reproductivo.

Análisis de datos

Para evaluar la similitud entre el BSSG y la vegetación se utilizaron los índices de Jaccard y Raup-Crick, que se basan en datos de presencia-ausencia. El índice de Jaccard (Jaccard 1912) no hace ponderación y excluye las ausencias conjuntas (Magurran 1988; Rodríguez Zalazar et al. 2001; Kalacska et al. 2004; Hu et al. 2019). Por su parte, el índice de Raup-Crick (Raup and Crick 1979) usa una aleatorización (Monte Carlo) que compara el número observado de especies que ocurren en ambas asociaciones con la distribución de co-ocurrencias de 1000 repeticiones aleatorias del grupo de muestras (Raup and Crick 1979; Chase et al. 2011). Para ambos casos, la

información fue presentada a través de un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) (Taguchi and Oono 2005) para representar la distribución de los distintos tratamientos en dos dimensiones, usando como medida de distancia la correspondiente a cada índice. Para testear las diferencias se utilizó la prueba de permutación ANOSIM (Clarke 1993). Por otra parte, los valores del índice de Raup-Crick se estandarizaron (β_{RC}) mediante la fórmula propuesta por Chase et al. (2011), en la cual se sustrae 0.5 al valor original obtenido y se multiplica por dos. Este análisis se utilizó para inferir cuál o cuáles son los eventos que explicarían la disimilitud entre las comunidades (Chase et al. 2011). Así, valores de $\beta_{RC} \approx 0$ (Similitud_{observada} $\approx$ Similitud_{esperada}) implican que los eventos estocásticos estructuran las comunidades con una elevada dispersión entre los ambientes; valores de $\beta_{RC} \approx 1$ (Similitud_{observada} $<$ Similitud_{esperada}) implican que los filtros ambientales de tipo determinísticos favorecen la disimilitud en la composición de especies, fuerzas bióticas o limitación en la dispersión conducen a la diferenciación en comunidades adyacentes; valores de $\beta_{RC} \approx -1$ (Similitud_{observada} $>$ Similitud_{esperada}) implica que los filtros ambientales determinísticos compartidos generan mayor similitud entre los sitios como resultados de factores abióticos.

La densidad de plántulas se analizó siguiendo una estructura factorial con parcelas divididas, donde las parcelas principales fueron las intervenciones y las subparcelas, los parches abiertos y cerrados de vegetación. Las plántulas fueron agrupadas en gramíneas forrajeras perennes (GFP), gramíneas no forrajeras perennes (GNFP), gramíneas y dicotiledóneas anuales (GA+DA), exóticas (Ex).

Los datos fueron transformados como $W = \sqrt{P+1}$ (donde P es la variable) para cumplir con el supuesto de homogeneidad de varianza (Sokal and Rohlf 1981). Para las diferencias entre las medias se usó la prueba de Tukey (a un nivel de confianza de 0.05).

Se realizó un análisis de clúster a dos vías con el método de Ward, y como medida de similitud, la distancia euclídea; para esto se construyó una matriz de covarianza de 80 censos $\times$ 13 especies. Las especies consideradas para este análisis fueron las que presentaron una frecuencia igual o superior al 50% en algunos de los tratamientos; de esta manera se mantuvo un balance apropiado de muestras

y de variables (densidad por especie). Se aplicó la prueba de aleatorización PerMANOVA para establecer si existen diferencias en cuanto a la composición de especies entre los parches abiertos y cerrados de vegetación y los tratamientos. Todos los análisis y los gráficos se realizaron utilizando el paquete estadístico Infostat versión 2018 (Di Renzo et al. 2018), PCOrd 6 (McCune and Mefford 2011) y PAST ver. 3.26 (Hammer et al. 2001).

RESULTADOS

En la comunidad vegetal se registraron 61 especies, comprendidas en 21 familias y representadas, en su mayoría, por Asteraceae y Poaceae (60% en conjunto). El 59% de las especies relevadas fueron de ciclo perenne y el 79% son consideradas no forrajeras (Tabla 1). En el BSSG se identificaron 34 especies, comprendidas en 13 familias entre las que también se destacaron las Asteraceae y Poaceae. El 27% de las especies encontradas fueron gramíneas perennes, de las cuales el 65% fueron forrajeras. El 74% de las especies restantes fueron gramíneas y dicotiledóneas anuales, entre las que se observaron un 35% de exóticas. Cabe destacar que no se registraron plántulas de leñosas en ninguno de los tratamientos.

La similitud en la composición de especies presentes en el BSSG y la vegetación, entre tratamientos y parches de vegetación, fue baja. El análisis NMDS mediante los índices de Jaccard y de Raup-Crick mostraron dos agrupamientos; por un lado, el BSSG y por otro, la vegetación (Jaccard: Eje1=0.75; Eje2=0.06; stress=0.16; ANOSIM: $P < 0.001$; $R = 0.999$; Raup-Crick: Eje1=0.73; Eje2=0.14; stress=0.15; ANOSIM: $P < 0.001$; $R = 0.94$) (Figura 2a y b). Además, ambos índices también mostraron que el BSSG tuvo una alta similitud y no presentó diferencias entre tratamientos ni parches de vegetación (Jaccard: Eje1=0.62; Eje2=0.39; stress=0.08, ANOSIM: $P = 0.33$, $R = 0.09$; Raup-Crick: Eje1=0.43, Eje2=0.14, stress=0.10, ANOSIM: $P = 0.25$, $R = 0.25$). Los valores del índice de Raup-Crick estandarizado (β_{RC}) para el BSSG y su correspondiente comunidad vegetal indicaron que en la estructuración de la comunidad intervienen no sólo efectos aleatorios ambientales (factores estocásticos) sino también filtros ecológicos (factores determinísticos) (predominio de valores de $\beta_{RC} \approx 0$ y $\beta_{RC} \approx -1$). Sin embargo, al analizar los valores del índice estandarizado para el BSSG o la comunidad vegetal de forma aislada la

Tabla 1. Composición florística de la comunidad vegetal y del banco de semilla germinable, ciclo de vida y calidad forrajera de las especies. D: dicotiledóneas; M: monocotiledóneas; A: anuales; P: perennes; F: forrajera; NF: no forrajera. BSSG: banco de semillas germinable.

Table 1. Floristic composition of the plant community and the germinable seed bank, species life cycle and forage quality. D: dicotyledons; M: monocotyledonous; A: annual; P: perennial; F: forage; NF: no forage. BSSG: germinable seed bank.

Especies	Familia	Clase botánica	Ciclo de Vida	Calidad Forrajera	Presencia	
					BSSG	Vegetación
<i>Acaena myriophylla</i>	Rosaceae	D	P	NF	--	x
<i>Amelichloa brachychaeta</i>	Poaceae	M	P	NF	--	x
<i>Aphanes parodii</i>	Rosaceae	D	A	NF	x	x
<i>Aristida pallens</i>	Poaceae	M	P	NF	--	x
<i>Austrobrickellia patens</i>	Asteraceae	D	P	NF	--	x
<i>Baccharis artemisioides</i>	Asteraceae	D	P	NF	--	x
<i>Baccharis crispa</i>	Asteraceae	D	P	NF	--	x
<i>Baccharis gilliesii</i>	Asteraceae	D	P	NF	--	x
<i>Baccharis glutinosa</i>	Asteraceae	D	P	NF	--	x
<i>Baccharis ulicina</i>	Asteraceae	D	P	NF	--	x
<i>Bowlesia incana</i>	Apiaceae	D	A	NF	x	x
<i>Bromus catharticus</i>	Poaceae	M	A	F	x	x
<i>Cardus thoermeri</i>	Asteraceae	D	A	NF	x	x
<i>Cerastium glomeratum</i>	Cariophyllaceae	D	A	NF	x	--
<i>Chascolytrum subaristatum</i>	Poaceae	M	P	F	x	x
<i>Chenopodium album</i>	Quenopodiaceae	D	A	NF	x	--
<i>Condalia microphylla</i>	Rhamnaceae	D	P	NF	--	x
<i>Conyza blakei</i>	Asteraceae	D	A	NF	x	x
<i>Cyclospermum leptophyllum</i>	Apiaceae	D	A	NF	x	--
<i>Daucus pucillus</i>	Apiaceae	D	A	NF	x	x
<i>Descurainaea erodiifolia</i>	Brassicaceae	D	A	NF	x	x
<i>Dichondra microcalyx</i>	Convolvulaceae	D	P	NF	--	x
<i>Digitaria californica</i>	Poaceae	M	P	F	x	x
<i>Erodium cicutarium</i>	Geraniaceae	D	P	F	--	x
<i>Facelis retusa</i>	Asteraceae	D	A	NF	x	--
<i>Galium richardianum</i>	Rubiaceae	D	P	NF	--	x
<i>Gaillardia megapotamica</i>	Asteraceae	D	P	NF	--	x
<i>Gamochaeta peregrina</i>	Asteraceae	D	A	NF	x	--
<i>Gamochaeta subfalcata</i>	Asteraceae	D	A	NF	x	x
<i>Geranium molle</i>	Geraniaceae	D	A	NF	x	--
<i>Heterotheca subaxillaris</i>	Asteraceae	D	A	NF	x	x
<i>Hipochaeris pampasica</i>	Asteraceae	D	P	NF	--	x
<i>Hordeum stenostachys</i>	Poaceae	M	A	NF	x	x
<i>Jarava ichu</i>	Poaceae	M	P	NF	x	x
<i>Junellia hookeriana</i>	Verbenaceae	D	P	NF	--	x
<i>Lamium amplexicaule</i>	Lamiaceae	D	A	NF	x	--
<i>Lycium chilense</i>	Solanaceae	D	P	NF	--	x
<i>Lycium gilliesianum</i>	Solanaceae	D	P	NF	--	x
<i>Medicago minima</i>	Fabaceae	D	A	F	x	x
<i>Nassella longiglumis</i>	Poaceae	M	P	F	--	x
<i>Nassella tenuis</i>	Poaceae	M	P	F	--	x
<i>Nassella tenuissima</i>	Poaceae	M	P	NF	x	x
<i>Nassella trichotoma</i>	Poaceae	M	P	NF	x	x
<i>Nierembergia aristata</i>	Solanaceae	D	P	NF	--	x
<i>Oenothera parodiana</i>	Onagraceae	D	A	NF	x	--
<i>Parietaria debilis</i>	Urticaceae	D	A	NF	x	x
<i>Phalaris angusta</i>	Poaceae	M	A	F	x	x
<i>Phaffia gnaphaloides</i>	Amarantaceae	D	P	NF	--	x
<i>Piptochaetium napostaense</i>	Poaceae	M	P	F	x	x
<i>Plantago patagonica</i>	Plantaginaceae	D	A	NF	x	x
<i>Poa ligularis</i>	Poaceae	M	P	F	x	x
<i>Prosopis caldenia</i>	Fabaceae	D	P	F	--	x
<i>Pseudognaphalium gaudichaudianum</i>	Asteraceae	D	A	NF	x	--
<i>Salsola kali</i>	Quenopodiaceae	D	A	NF	x	x
<i>Schinus fasciculatus</i>	Anacardiaceae	D	P	NF	--	x
<i>Senecio subulatus</i>	Asteraceae	D	P	NF	--	x
<i>Setaria leucopila</i>	Poaceae	M	P	F	x	--
<i>Sonchus oleraceus</i>	Asteraceae	D	A	NF	x	--
<i>Sphaeralcea crispa</i>	Malvaceae	D	P	NF	--	x
<i>Sporobolus cryptandrus</i>	Poaceae	M	P	F	x	x
<i>Taraxacum officinale</i>	Asteraceae	D	P	NF	--	x

3). Las gramíneas forrajeras perennes tuvieron mayor densidad de plántulas en los parches de vegetación abiertos, y con respecto a los tratamientos, se observó menos cantidad en los testigos y aumentó en los disturbados. Se observaron diferencias significativas entre el R y Q con el T. En los parches de vegetación abiertos del R y del Q se registraron los mayores valores de estas especies (Figura 3a). Las gramíneas no forrajeras perennes tuvieron mayor densidad de plántulas emergidas en los parches de vegetación cerrados, principalmente en los tratamientos que involucraron el rolado (Figura 3b).

Las gramíneas y dicotiledóneas anuales también tuvieron mayor densidad de plántulas emergidas en los parches de vegetación cerrados, y con respecto a los tratamientos, si bien no hubo diferencias, se observó mayor densidad en los T y Q. La mayor cantidad de plántulas germinadas se observó en los parches de vegetación cerrados del Q con dominancia de *Phalaris angusta* (Figura 3c; Tabla 3). Dentro de este grupo, las exóticas estuvieron presente en todas las áreas, con diferencias entre los tratamientos R y R+Q respecto al T. En el R se destacó *Heterotheca subaxillaris* por su alta densidad de plántulas (Figura 3d; Tabla 3). Con respecto a los parches

Al comparar la densidad de plántulas de las gramíneas forrajeras y no forrajeras perennes, y de las gramíneas y dicotiledóneas anuales, se observaron diferencias significativas entre los parches de vegetación, los tratamientos y la interacción entre ambos. En cuanto a las exóticas, un subgrupo dentro de las gramíneas y dicotiledóneas anuales, se observaron diferencias sólo entre los tratamientos (Figura

Table 2. Standardized Raup-Crick Similarity Values (β_{RC}) according to Chase et al. (2011) of the germinable seed bank and the vegetation from open and closed vegetation patches of sites with different treatments. Gray squares = $\beta_{RC} \approx 0$: Similarity observed $\approx$ Similarities expected (between -0.5 and 0.5). White squares = $\beta_{RC} \approx 1$: Similarity observed < Similarities expected. Black squares = $\beta_{RC} \approx -1$: Similarity observed > Similarities expected. T: control, Q: burned, R: rolled and RQ: rolled+burned, C: closed, A: open.

[illegible]

Tabla 3. Densidad (plántulas/m²) y frecuencia (%) de las especies presentes en el BSSG según los tratamientos y parches de vegetación. GFP: gramíneas forrajeras perennes; GFNP: gramíneas no forrajeras perennes; GA+DA: gramíneas y dicotiledóneas anuales; D: densidad; F: frecuencia; C: cerrado; A: abierto; Ex: exóticas. *Especies utilizadas para los análisis multivariados.

Table 3. Density (seedlings/m²) and frequency (%) of the species present in the BSSG according to treatments and vegetation patches. GFP: perennial forage grasses; GFNP: perennial non-forage grasses; GA+DA: annual grasses and annual dicotyledons; D: density; F: frequency; C: closed; A: open; Ex: exotic. *Species used for multivariate analyses.

Grupo de especies	Especies	Testigo				Quemado				Rolado				Rolado-Quemado			
		D		F		D		F		D		F		D		F	
		C	A	C	A	C	A	C	A	C	A	C	A	C	A	C	A
GFP	<i>Chascolytrum subaristatum</i>	0	0	0	0	26	0	10	0	947	1158	40	50	816	0	50	0
	<i>Digitaria californica</i>	26	0	10	0	0	0	0	0	0	26	0	10	26	26	10	10
	<i>Piptochaetium napostaense*</i>	26	184	10	30	0	1053	0	100	79	1868	30	90	211	1526	40	70
	<i>Poa ligularis*</i>	474	2184	30	40	3474	11158	50	90	1421	22368	70	100	1053	4868	90	100
	<i>Setaria leucopila</i>	0	0	0	0	26	0	10	0	26	105	10	20	0	0	0	0
	<i>Sporobolus cryptandrus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	53	0	20	0
	Total	526	2368			3526	12211			2474	25526			2158	6421		
GNFP	<i>Jarava ichu*</i>	2079	1368	90	80	3079	947	100	60	15553	3289	100	100	10579	1211	80	100
	<i>Nassella tenuissima*</i>	289	105	50	20	421	0	60	0	5289	2474	100	90	5158	1474	100	70
	<i>Nassella trichotoma</i>	0	79	0	20	0	0	0	0	553	605	50	60	342	1289	50	50
	Total	2368	1553			3500	947			21395	6368			16079	3974		
GA+DA	<i>Aphanes parodii</i>	0	5868	0	70	132	737	10	60	0	79	0	10	0	158	0	30
	<i>Bowlesia incana</i>	237	158	30	40	711	53	50	10	132	26	20	10	0	132	0	10
	<i>Bromus catharticus*</i>	4921	553	100	90	4737	3816	90	100	1868	1132	90	60	1316	1526	60	90
	<i>Cardus thoermieri</i>	0	132	0	20	0	0	0	0	105	26	30	10	263	53	30	20
	<i>Ex</i>																
	<i>Cerastium glomeratum*</i>	526	816	50	60	2289	868	70	70	4737	5158	90	90	5026	1421	80	60
	<i>Glenopodium album*</i>	3184	684	100	100	2579	1579	90	90	2132	842	100	60	3053	763	100	80
	<i>Ex</i>																
	<i>Conyza blakei</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	263	0	10	0	868	0	20	0
	<i>Cyclospermum leptophyllum</i>	0	0	0	0	158	0	20	0	0	79	0	10	26	26	10	10
	<i>Daucus pusillus</i>	763	500	50	60	158	132	0	40	263	1237	50	80	368	1526	50	100
	<i>Descurainaea erodifolia</i>	3184	1447	70	70	3447	0	90	0	658	289	70	30	1816	184	70	40
	<i>Facelis retusa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	79	0	30
	<i>Gamochaeta peregrina</i>	105	0	20	0	0	26	0	10	53	26	20	10	0	0	0	0
	<i>Gamochaeta subfalcata*</i>	1421	605	70	40	1895	79	50	20	3605	4237	60	100	2421	2184	80	70
	<i>Geranium molle</i>	105	211	30	20	211	0	20	0	0	0	0	0	26	0	10	0
	<i>Ex</i>																
	<i>Heterotheca subaxillaris*</i>	1895	605	70	60	2553	184	90	50	6763	5395	90	100	6184	2447	90	90
	<i>Ex</i>																
	<i>Hordeum stenostachys</i>	368	368	40	30	474	211	50	20	0	0	0	0	53	0	20	0
	<i>Lamium amplexicaule</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	26	0	10	0	289	0	20
	<i>Ex</i>																
	<i>Medicago minima</i>	0	0	0	0	79	0	10	0	0	105	0	20	79	684	20	50
	<i>Ex</i>																
	<i>Oenothera parodiana</i>	53	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	26	0	10
	<i>Parietaria debilis</i>	1447	632	40	40	8553	289	100	40	4500	579	50	50	2447	395	80	40
	<i>Phalaris angusta*</i>	19526	3026	100	100	32842	1605	90	50	895	289	50	30	237	0	40	0
	<i>Plantago patagonica*</i>	0	105	0	20	0	974	0	90	26	1053	10	50	263	1263	50	80
	<i>Pseudognaphalium gaudichaudianum*</i>	526	316	30	20	132	0	10	0	105	211	20	20	0	184	0	20
	<i>Salsola kali*</i>	26	184	10	40	53	1711	10	70	26	2316	10	60	368	2289	30	90
	<i>Ex</i>																
	<i>Sonchus oleraceus</i>	0	211	0	30	0	26	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Ex</i>																
	Total	38289	16421			61000	12289			26132	23105			24816	15632		

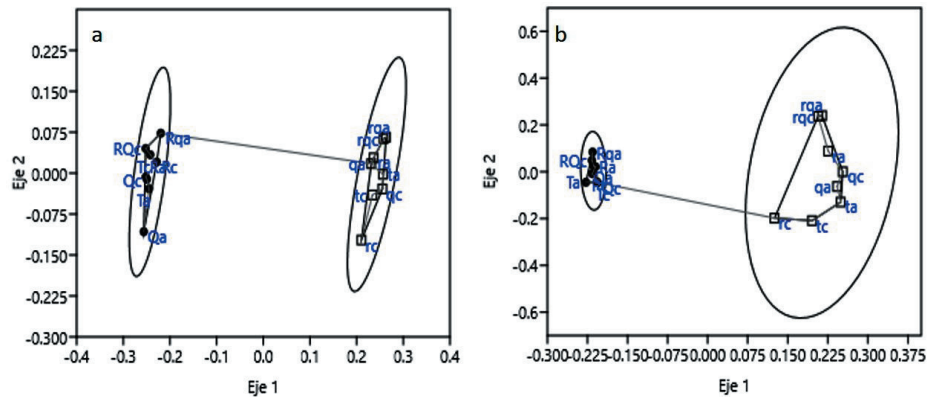


Figura 2. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) a partir del índice de similitud de Jaccard (a) y el índice de Raup-Crick (b), de la composición del banco de semillas germinable y de la comunidad vegetal entre tratamientos y parches. Letras minúsculas indican la comunidad vegetal. Letras mayúsculas indican el banco de semillas germinable. T: testigo; R: rolado; Q: quemado; RQ: rolado+quemado; A: abierto; C: cerrado.

Figure 2. Non-metric multidimensional scale analyses (nMDS) using the Jaccard similarity index (a) and Raup-Crick index (b), the germinable seeds bank composition and the plant community, between treatments and patches of vegetation. Lowercase letters indicate the plant community. Capital letters indicate the germinable seed bank. T: control; Q: burned; R: rolled; RQ: rolled+burned; A: open; C: closed.

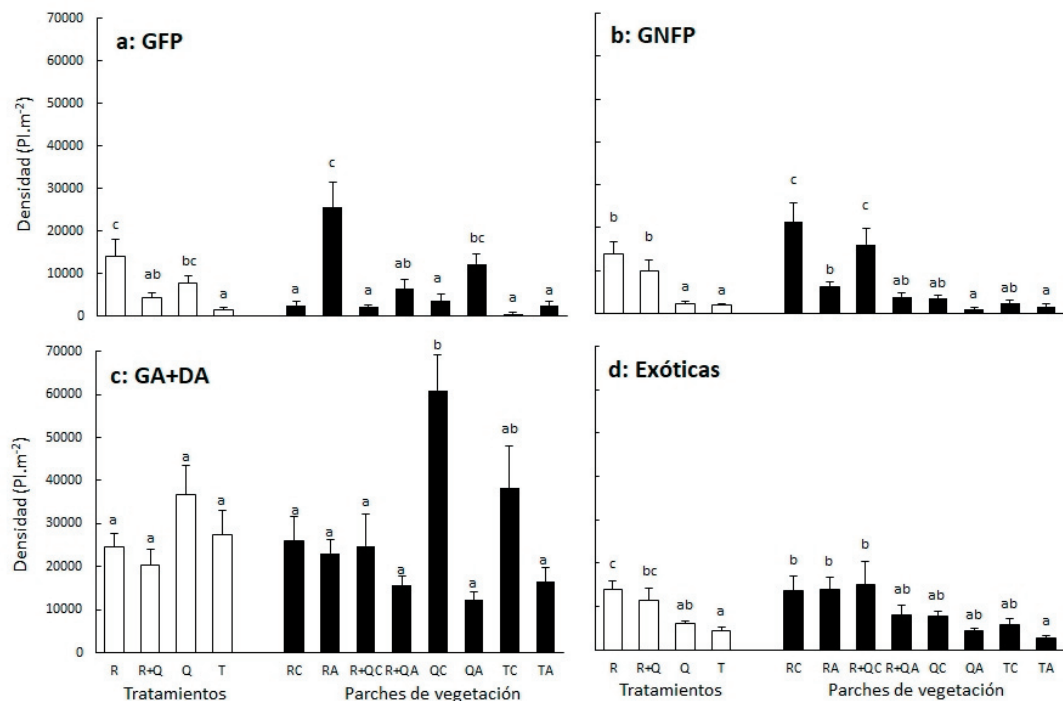


Figura 3. Densidad total (plántulas/m²) de las especies presentes en el BSSG, analizadas por grupo de especies para cada tratamiento (R: rolado; R+Q: rolado+quemado; Q: quemado; T: testigo). A su vez, cada tratamiento se divide según el parche de vegetación (RC: rolado cerrado; RA: rolado abierto; R+QC: rolado+quemado cerrado; R+QA: rolado+quemado abierto; QC: quemado cerrado; QA: quemado abierto; TC: testigo cerrado; TA: testigo abierto). GFP: gramíneas forrajeras perennes; GNFP: gramíneas no forrajeras perennes; GA+DA: gramíneas anuales y Dicotiledóneas anuales. Letras distintas indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre los tratamientos (barras blancas). Letras distintas indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre los parches de vegetación de todos los tratamientos (barras negras).

Figure 3. Total density (seedlings/m²) of the species present in the GSSB, analysed by group of species for each treatment and in turn (R: rolled; R+Q: rolled+burned; Q: burned; T: control). Each treatment is divided according to the vegetation patch (RC: closed rolling; RA: open rolling; R+QC: rolled+burned closed; R+QA: rolled+burned open; QC: burned closed; QA: burned open; TC: closed control; TA: open control). GFP: perennial forage grasses; GNFP: perennial non-forage grasses; GA+DA: annual grasses and annual dicotyledons. Different letters indicate significant differences ($P < 0.05$) between treatments (white bars). Different letters indicate significant differences ($P < 0.05$) between the vegetation patches of all the treatments (black bars).

de vegetación, los cerrados tuvieron la mayor densidad de semillas germinadas.

A partir del análisis de clasificación a dos vías se identificaron tres agrupaciones (57.7% de información para los tratamientos y 39.4% de información para las especies; porcentajes de encadenamiento=27.27; 13.11) (Figura 4). El grupo 1 estuvo integrado por los parches de vegetación abiertos de todos los tratamientos, caracterizado por *Poa ligularis*, que fue la más abundante, acompañada por *Cerastium glomeratum*, *Gamochaeta subfalcata* y *Heterotheca subaxillaris*. El grupo 2 estuvo conformado por los parches de vegetación cerrados de los tratamientos R y R+Q, con predominio de *Jarava ichu*, acompañada de *Heterotheca subaxillaris*, *Cerastium glomeratum* y *Nassella tenuissima*. Por último, el grupo 3 estuvo conformado por los parches de vegetación cerrados de los tratamientos T y Q, caracterizado por *Phalaris angusta*, que se destacó por su alta densidad, y otras acompañantes como *Bromus catharticus*, *Chenopodium album*, *Heterotheca subaxillaris* y *Gamochaeta subfalcata* (Figura 4). En cuanto a la composición de especies del BSSG, el

análisis de PerMANOVA mostró que hubo interacción entre los parches de vegetación y los tratamientos ($F=39.135$, $P=0.002$).

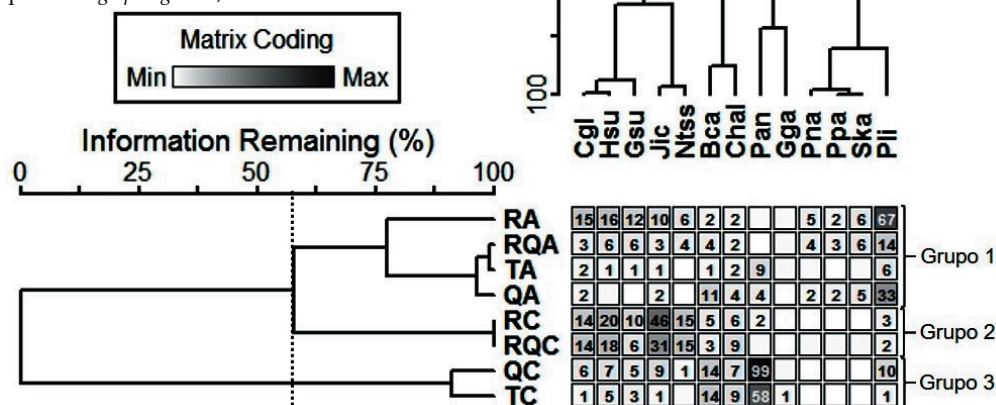
DISCUSIÓN

Numerosos trabajos mencionan la importancia del banco de semillas para restaurar las comunidades vegetales degradadas, con distintos tipos de manejo o intervenciones (Wang et al. 2010; Bertiller and Carrera 2015; Montoya et al. 2017; Hu et al. 2019). En este sentido, los trabajos que analizan la similitud entre banco de semillas y vegetación obtuvieron resultados muy dispares, independientemente de los índices utilizados (Márquez et al. 2002; Caballero et al. 2008; Kassahun et al. 2009; Montoya et al. 2017; Görzen et al. 2019; Hu et al. 2019), relacionados con los sistemas ecológicos y el grado de disturbio al que fueron sometidos (Wang et al. 2013).

En este trabajo se destacan dos aspectos importantes. Por un lado, la semejanza entre los BSSG y, por otro, la disimilitud entre

Figura 4. Análisis de clúster a dos vías. Distribución de los tratamientos y parches de vegetación estudiados en relación a las especies más representativas en el BSSG. TC: testigo cerrado; TA: testigo abierto; RC: rolado cerrado; RA: rolado abierto; R+QC: rolado+quemado cerrado; R+QA: rolado+quemado abierto; QC: quemado cerrado; QA: quemado abierto. Pli: *Poa ligularis*; Pna: *Piptochaetium napostaense*; Jic: *Jarava ichu*; Ntss: *Nassella tenuissima*; Bca: *Bromus catharticus*; Cgl: *Cerastium glomeratum*; Chal: *Chenopodium album*; Gsu: *Gamochaeta subfalcata*; Gga: *Pseudognaphalium gaudichaudianum*; Hsu: *Heterotheca subaxillaris*; Pan: *Phalaris angusta*; Ppa: *Plantago patagonica*; Ska: *Salsola kali*.

Figure 4. Two-way cluster analysis. Distribution of the treatments and patches of vegetation studied in relation to the most representative species in the GSSB. TC: closed control; TA: open control; RC: closed rolling; RA: open rolling; R+QC: rolled+burned closed; R+QA: rolled+burned open; QC: burned closed; QA: burned open. Pli: *Poa ligularis*; Pna: *Piptochaetium napostaense*; Jic: *Jarava ichu*; Ntss: *Nassella tenuissima*; Bca: *Bromus catharticus*; Cgl: *Cerastium glomeratum*; Chal: *Chenopodium album*; Gsu: *Gamochaeta subfalcata*; Gga: *Pseudognaphalium gaudichaudianum*; Hsu: *Heterotheca subaxillaris*; Pan: *Phalaris angusta*; Ppa: *Plantago patagonica*; Ska: *Salsola kali*.



el BSSG y la comunidad vegetal. Así, la homogeneidad observada en la composición del BSSG a nivel de parches de vegetación se podría explicar por su tamaño reducido y por la estructura de la vegetación, más que por las especies individuales allí presentes. Al respecto, Caballero et al. (2008) mencionan que el efecto parche se extiende fuera de sus límites, creando un gradiente en la composición y densidad del BSS. Esto podría provocar que los parches de vegetación abiertos y cerrados estén influenciados entre sí (Estelrich et al. 2005; Caballero et al. 2008; Morici et al. 2009; Leder et al. 2017). Mientras tanto, en la disimilitud observada entre la comunidad vegetal y el BSSG, un factor importante es la escala temporal que define a ambos, ya que las comunidades vegetales resultantes de las distintas intervenciones son más jóvenes que el banco de semillas (Hopfensperger 2007; Hu et al. 2019). Esto revela la importancia del rol del banco de semilla como 'memoria' de las comunidades (Templeton and Levin 1979; Maraño 2011; Hu et al. 2019).

Los parches de vegetación cerrados, más allá de los tratamientos, se caracterizaron por especies con características similares en sus semillas, que les permitieron concentrarse en estos lugares (i.e., gramíneas no forrajeras perennes, gramíneas y dicotiledóneas anuales). Estos grupos presentan semillas livianas y pequeñas, con estructuras de dispersión principalmente anemófilas (Rúgolo de Agrasar et al. 2005; Suárez et al. 2010; Suárez and Estelrich 2018), que son fácilmente interceptadas debido a la complejidad de la estructura vertical de los estratos inferiores de vegetación y broza (Caballero et al. 2008). Esto asegura la emergencia de plántulas en áreas con mayor cobertura y mejores condiciones de humedad y nutrientes (Noellemeyer et al. 2006; Gili et al. 2010; Suárez et al. 2018). Por otra parte, en los parches de vegetación abiertos, las mayores densidades de las gramíneas forrajeras perennes estarían asociadas a la historia reciente de pastoreo moderado (Hu et al. 2019; Estelrich et al. 2005) y a la mayor cantidad de luz que llega al suelo (Ernst et al. 2017), ya que en condiciones de sombreado estas especies tendrían menor emergencia, crecimiento y supervivencia, junto con una menor tolerancia al pastoreo (Estelrich et al. 2005). En función de lo antes mencionado, los parches de vegetación abiertos tienen una composición diferente a los cerrados, y a su vez dentro de estos últimos, se observa una distinción entre los provenientes de áreas menos y más disturbadas.

Teniendo en cuenta los distintos tratamientos y las técnicas de manejo aplicadas, el incremento en la densidad de semillas germinadas de las gramíneas forrajeras y no forrajeras perennes observado en las áreas con intervención mecánica (R y R+Q) se explicaría a partir del efecto que provoca el rolado sobre el suelo. En las áreas roladas, esta acción origina un proceso de liberación competitiva del espacio por desarraigo y muerte de individuos (Dreber and Esler 2011), junto con un aumento del contenido de carbono orgánico y de nitrógeno total en los primeros centímetros del suelo (Somovilla Lumbrera et al. 2019). Además, observamos la formación de microcuencas sobre la superficie, que junto con la mayor llegada de luz (Suárez et al. 2018) favorecería el ingreso de semillas de estas especies al BSS y su establecimiento posterior.

En el mismo sentido, se observó que en todas las áreas intervenidas también aumentó la densidad de plántulas emergidas de las especies exóticas (Gillfedder and Kirkpatrick 1993; Hu et al. 2019), con los máximos valores en el tratamiento rolado. Estos resultados ponen de manifiesto la vulnerabilidad del sistema a la invasión de estas especies (Lonsdale 1999; Davis et al. 2000; Huston 2004; Suárez et al. 2019) y coinciden con lo reportado por distintos autores para otros pastizales de Sudamérica (Fonseca et al. 2013) y del mundo (Foxcroft et al. 2010).

La ausencia de plántulas de leñosas en el BSSG se debería a la inmadurez del estrato de leñosas del sistema, dominado por ejemplares de caldén en estado pre-reproductivo que aún no alcanzaron la floración-fructificación. Además, no se detectó la presencia de ganado bovino que favorezca la diseminación desde otros potreros.

En este trabajo se identifica la heterogeneidad de la vegetación, definida a partir de los mosaicos de vegetación, como uno de los factores determinantes de la composición y abundancia del BSS, que funcionaría como la memoria de las comunidades vegetales. Ambos son aspectos fundamentales para el manejo o la restauración de estas áreas afectadas por distintas actividades antrópicas (Chaudhary et al. 2009; Golos and Dixon 2014).

AGRADECIMIENTOS. El trabajo fue financiado por el programa POIR de la UNLPam (Proyectos Orientados a la Investigación Regional), por el Proyecto de Investigación

N° 37/2014 “Efecto del Rolado Selectivo y la Quema Controlada sobre el Banco de Semillas” del Dpto. de Recursos Naturales, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales UNLPam y por proyectos específicos de la Facultad de Agronomía, UNLPam. Se agradece la colaboración de Nicolás Parodi y Mauro

Pérez Payeras por las tareas de muestreo, al Dr. Alberto Pilati por las sugerencias realizadas y a la Dra. Patricia Torres por sus valiosos aportes y sugerencias en los análisis estadísticos. A su vez, se agradecen las valiosas sugerencias realizadas por los revisores anónimos de este trabajo.

REFERENCIAS

- Álvarez Redondo, M., and E. Adema. 2018. Capacidad de retención de agua por el dosel de los arbustos en la región árida-semiárida central de Argentina. *Semiárida. Revista de la Facultad de Agronomía. UNLPam* **28**(1):31-40. [https://doi.org/10.19137/semiarida.2018\(01\).3140](https://doi.org/10.19137/semiarida.2018(01).3140).
- Álvarez, L. J., H. E. Epstein, J. Li, and G. S. Okin. 2012. Aeolian process effects on vegetation communities in an arid grassland ecosystem. *Ecology and Evolution* **2**(4):809-821. <https://doi.org/10.1002/ece3.205>.
- Archer, S. 1995. Tree-grass dynamics in a *Prosopis*-thornscrub savanna parkland: Reconstructing the past and predicting the future. *Ecoscience* **2**(1):83-99. <https://doi.org/10.1080/11956860.1995.11682272>.
- Bedoya-Patiño, J. G., J. V. Estévez-Varón, and G. J. Castaño-Villa. 2010. Banco de semillas del suelo y su papel en la recuperación de los bosques tropicales. *Boletín Científico de Museos de Historia Natural* **14**(2):77-91.
- Bertiller, M. B., and A. L. Carrera. 2015. Aboveground Vegetation and Perennial Grass Seed Bank in Arid Rangelands Disturbed by Grazing. *Rangeland Ecology and Management* **68**(1):71-78. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2014.12.008>.
- Braun-Blanquet, J. 1979. *Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Ed. Blume.
- Bucher, E. H. 1987. Herbivoría en las regiones áridas y semiáridas de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* **60**:265-273.
- Caballero, I., J. M. Olano, A. Escudero, and J. Loidi. 2008. Seed bank spatial structure in semi-arid environments: beyond the patch-bare area dichotomy. *Plant Ecology* **195**:215-223. <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9316-7>.
- Cano, A. E. 1988. *Pastizales naturales de La Pampa. Tomo I: Descripción de las especies más importantes*. Convenio AACREA - Provincia de La Pampa. Zona semiárida. Pp. 456.
- Chase, J. M., N. J. B. Kraft, K. G. Smith, M. Yellend, and B. D. Inouye. 2011. Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in α -diversity. *Ecosphere* **2**(2):1-11. <https://doi.org/10.1890/ES10-00117.1>.
- Chaudhary, V. B., M. A. Bowker, T. E. O'Dell, J. B. Grace, A. E. Redman, M. C. Rillig, and N. C. Johnson. 2009. Untangling the biological contributions to soil stability in semiarid shrublands. *Ecological Applications* **19**(1):110-122. <https://doi.org/10.1890/07-2076.1>.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* **18**:117-143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>.
- Davis, M. A., P. J. Grime, and K. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* **88**:528-534. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x>.
- Demaría, M. R., J. P. Martini, and D. F. Steinaker. 2016. Actualización del límite occidental del pastizal pampeano. *Ecología Austral* **26**:59-63. <https://doi.org/10.25260/EA.16.26.1.0.141>.
- Di Rienzo, J. A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. González, M. Tablada, and C. W. Robledo. 2018. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Distel, R. A. 2016. Grazing ecology and the conservation of the Caldenal rangelands, Argentina. *Journal of Arid Environment* **134**:49-55. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2016.06.019>.
- Dreber, N., and K. J. Esler. 2011. Spatio-temporal variation in soil seed banks under contrasting grazing regimes following low and high seasonal rainfall in arid Namibia. *Journal of Arid Environments* **75**:174-184. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.09.007>.
- Ernst, R. D., E. Morici, H. D. Estelrich, W. A. Muiño, and M. A. Ruiz. 2015. Efecto de la quema controlada sobre el banco de semillas de gramíneas en diferentes parches del bosque de caldén en la región semiárida central Argentina. *Archivos de Zootecnia* **64**(287):245-254. <https://doi.org/10.21071/az.v64i247.404>.
- Ernst, R., V. Vásquez, D. Estelrich, and E. Morici. 2017. Banco de semillas de gramíneas en fachinales intervenidos mediante rolado selectivo. *Semiárida. Revista de la Facultad de Agronomía. UNLPam* **27**(1):27-39. [https://doi.org/10.19137/semiarida.2017\(01\).27-39](https://doi.org/10.19137/semiarida.2017(01).27-39).
- Estelrich, H. D., C. C. Chirino, E. Morici, and B. Fernández. 2005. Dinámica de áreas naturales cubiertas por bosque y pastizal en la región semiárida central de Argentina - Modelo Conceptual. Pp.351-364 *en* J. Paruelo, M. Oesterheld and M. Aguiar (eds.). *Heterogeneidad de la Vegetación. Libro homenaje a Rolando León*. Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires.
- Fenner, M., and K. Thompson. 2005. *The ecology of seed*. Cambridge University Press. United Kingdom.
- Fonseca, C. R., D. L. Guadagnin, C. E. S. Masciadri, P. Germain, and S. M. Zalba. 2013. Invasive alien plants in the Pampas grasslands: a tri-national cooperation challenge. *Biological Invasions* **15**:1751-1763. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0406-2>.
- Foxcroft, L. C., D. M. Richardson, M. Rejmánek, and P. Pyšek. 2010. Alien plant invasions in tropical and sub-tropical savannas: patterns, processes and prospects. *Biological Invasions* **12**:3913-3933. <https://doi.org/10.1007/s10530-010->

- 9823-7.
- Gianaccini, F., R. Scaramuzzino, and E. Requesens. 2009. Banco de semillas en ambientes de las sierras de Azul (Buenos Aires, Argentina) con distinta intensidad de disturbios. *Agriscientia* **26**(2):71-79.
- Gilfedder, L., and J. B. Kirkpatrick. 1993. Germinable soil seed and competitive relationships between a rare native species and exotics in a semi-natural pasture in the midlands. Tasmania. *Biological Conservation* **64**:113-119. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(93\)90647-J](https://doi.org/10.1016/0006-3207(93)90647-J).
- Gili, A. A., R. Trucco, S. Niveyro, M. Balzarini, H. D. Estelrich, A. Quiroga, and E. Noellemeyer. 2010. Soil texture and carbon dynamics in savannah vegetation patches of Central Argentina. *Forest, Range and Wildland Soils* **74**:647-657. <https://doi.org/10.2136/sssaj2009.0053>.
- Golos, P. J., and K. W. Dixon. 2014. Waterproofing topsoil stockpiles minimizes viability decline in the soil seed bank in an arid environment. *Restoration Ecology* **22**(4):495-501. <https://doi.org/10.1111/rec.12090>.
- Görzen, E., K. Borisova, A. Fenesi, E. Ruprecht, and T. W. Donath. 2019. Effects of woody species encroachment and fire on vegetation and the soil seed bank in dry grasslands of Transylvania. *Applied Vegetation Science* **22**:1-14. <https://doi.org/10.1111/avsc.12435>.
- Hammer, O., D. A. T. Harper, and P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* **4**(1):9pp.
- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. London: Academic Press.
- Hopfensperger, K. N. 2007. A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. *Oikos* **116**:1438-1448. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15818.x>.
- Hu, A., J. Zhang, X. Chen, S. Chang, and F. Hou. 2019. Winter Grazing and Rainfall Synergistically Affect Soil Seed Bank in Semiarid Area. *Rangeland. Ecology and Management* **72**:160-167. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2018.07.012>.
- Huston, M. A. 2004. Management strategies for plant invasions: manipulating productivity, disturbance, and competition. *Diversity and Distributions* **10**:167-178. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00083.x>.
- Jaccard, P. 1912. The distribution of the flora of the alpine zone. *New Phytology* **11**:37-50. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1912.tb05611.x>.
- Kalacska, M., G. A. Sanchez-Azofeifa, J. C. Calvo-Alvarado, M. Quesada, B. Rivard, and D. H. Janzen. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management* **200**:227-247. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.001>.
- Kalamees, R., K. Püssa, K. Zobel, and M. Zobel. 2012. Restoration potential of the persistent soil seed bank in successional calcareous (alvar) grasslands in Estonia. *Applied Vegetation Science* **15**:208-218. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2011.01169.x>.
- Kassahun, A., H. A. Snyman, and G. N. Smit. 2009. Soil seed bank evaluation along a degradation gradient in arid rangelands of the Somali region, eastern Ethiopia. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **129**:428-436. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.10.016>.
- Leder, C. V., G. Peter, F. A. Funk, and D. V. Pelaez. 2017. Consequences of anthropogenic disturbances on soil seed bank diversity and nurse shrub effect in a semiarid rangeland. *Biodiversity Conservation* **26**:2327-2346. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1358-0>.
- Lonsdale, W. M. 1999. Global Patterns of Plant Invasions and the Concept of Invasibility. *Ecology* **80**(5):1522-1536. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1522:GPOPIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1522:GPOPIA]2.0.CO;2).
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey. Pp. 179. <https://doi.org/10.1007/978-94-015-7358-0>.
- Marañón, T. 1995. Ecología de los bancos de semilla en el suelo: una revisión de estudios españoles. *Revista Pastos* **25**(1):3-25.
- Márquez, S., G. Funez, M. Cabido, and E. Pucheta. 2002. Efectos del pastoreo sobre el banco de semillas germinable y la vegetación establecida en pastizales de montaña del centro de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* **75**: 327-337. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2002000200006>.
- Martin, M., E. F. A. Morici, and H. Petruzzi. 2018. Efecto del tiempo de pastoreo sobre el banco de semillas y los parámetros estructurales de *Piptochaetium napostaense*. Semiárida. *Revista de la Facultad de Agronomía UNLPam* **2**: 9-15. [https://doi.org/10.19137/semiaria.2018\(02\).9-15](https://doi.org/10.19137/semiaria.2018(02).9-15).
- McCune, B., and M. J. Mefford. 2011. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- Montoya, E., C. E. Suárez, E. Morici, and H. D. Estelrich. 2017. Banco de semillas en un pastizal intervenido de La Pampa: datos preliminares en el marco de su restauración. XXXVI Jornadas Argentinas de Botánica, XXVIII Reunión Anual de la Sociedad de Botánica de Chile y II Reunión Científica de la Asociación Micológica Carlos Spegazzini. **52**:231.
- Morici, E., V. Doménech García, G. Gómez Castro, A. Kin, A. M. Saenz, and C. M. Rabotnikof. 2009. Diferencias estructurales entre parches de pastizal del caldenal y su influencia sobre el banco de semillas, en la provincia de La Pampa, Argentina. *Agrociencia* **43**:529-537.
- Mueller-Dombois, D., and H. Ellemberg. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. Wiley International (eds.).
- Naito, A. T., and D. M. Cairns. 2011. Patterns and processes of global shrub expansion. *Progress in Physical Geography* **35**(4):423-442. <https://doi.org/10.1177/0309133311403538>.
- Noellemeyer, E., A. R. Quiroga, and D. Estelrich. 2006. Soil quality in three range soils of the semi-arid Pampa of Argentina. *Journal of Arid Environments* **65**:142-155. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2005.07.007>.

- Piudo, M. J., and R. Y. Caverro. 2005. Banco de semillas: comparación de metodologías de extracción, de densidad y de profundidad de muestreo. Publicaciones de Biología. Universidad de Navarra. Serie Botánica **16**:71-85.
- Quiroga, E., L. Blanco, and E. Oriente. 2009. Evaluación de estrategias de rehabilitación de pastizales áridos. *Ecología Austral* **19**:107-117.
- Rauber, R., D. Steinaker, M. Demaría, and D. Arroyo. 2014. Factores asociados a la invasión de pajas en bosques de la región semiárida central argentina. *Ecología Austral* **24**:320-326. <https://doi.org/10.25260/EA.14.24.3.0.9>.
- Raup, D. M., and R. E. Crick. 1979. Measurement of faunal similarity in paleontology. *Journal of Paleontology* **53**: 1213-1227.
- Roberts, H. A. 1981. Seed banks in soils. *Advances in Applied Biology* **6**:1-55.
- Rodriguez-Salazar, M. E., S. Álvarez-Hernández and E. Bravo-Núñez. 2001. Coeficientes de asociación. Pp. 34-35 *en* Plaza y Valdéz (eds.). México.
- Rúgolo de Agrazar, Z. E., P. E. Steibel, and H.O. Troiani. 2005. Manual ilustrado de las gramíneas de la provincia de La Pampa. (Ed. Universidad Nacional de La Pampa y Universidad Nacional de Río Cuarto. Córdoba).
- Sokal, R. R., and F. J. Rohlf. 1981. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. W. H. Freeman and Company. New York.
- Somovilla Lumbreras, D., R. Páez, E. G. Jobbágy, and M. D. Noretto. 2019. Cambios en el contenido de carbono orgánico del suelo tras el rolado de bosques secos en San Luis (Argentina). *Ecología Austral* **29**:112-119. <https://doi.org/10.25260/EA.19.29.1.0.815>.
- Soriano, A. 1990. Missing strategies for water capture in the Patagonian semi-desert. *Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* **5**:135-139.
- Suárez, C. E., M. G. Ronco, and H. D. Estelrich. 2010. Distribución y Estructura de una Población de *Heterotheca subaxillaris* (Lam.) Britt and Rusby (falso alcanfor) en la provincia de La Pampa, Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía. UNLPam* **21**:19-30.
- Suárez, C. E., and D. Estelrich. 2018. *Heterotheca subaxillaris* (Lam.). Pp. 435-448 *en* O. A. Fernández, E. S. Leguizamón and M. Acciaresi (eds.). *Malezas e Invasoras de la Argentina. Historia y Biología. Tomo III*.
- Suárez, C. E., H. D. Estelrich, E. A. F. Morici, R. D. Ernst, N. Sawczuk, M. Pérez Payeras, et al. 2018. Evaluación de la vegetación en renovales de *Prosopis caldenia* intervenidos con distintas técnicas de manejo. Pp. 294-305 *en* V. Rusch, G. Caballé, S. Varela and J. P. Diez (eds.). *Actas. IV Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles*. Ediciones INTA.
- Suárez, C. E., E. Montoya, E. Morici, H. D. Estelrich, and R. D. Ernst. 2019. Intervenciones en el caldenal: ¿Favorece el ingreso de las especies exóticas? XXXVII Jornadas Argentinas de Botánica. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* **54**:159-160.
- Taguchi, Y. H., and Y. Oono. 2005. Relational patterns of gene expression via non-metric multidimensional scaling analysis. *Bioinformatics* **21**:730-740. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bti067>.
- Templeton, A. R., and D. A. Levin. 1979. Evolutionary consequences of seed pools. *American Naturalist* **114**:232-249. <https://doi.org/10.1086/283471>.
- Thompson, K., and J. P. Grime. 1979. Seasonal variation in seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* **67**:893-921. <https://doi.org/10.2307/2259220>.
- Vázquez, P., E. Adema, and S. Aimar. 2013. Dinámica de la fenología de la vegetación a partir de series temporales de NDVI de largo plazo en la provincia de La Pampa. *Ecología Austral* **23**:77-86. <https://doi.org/10.25260/EA.13.23.2.0.1163>.
- Wang, N., J. Y. Jiao, Y. F. Jia, W. J. Bai, and Z. G. Zhang. 2010. Germinable soil seed bank sand the restoration potential of abandoned cropland on the Chinese Hilly-Gullied Loes Plateaux. *Environmental Management* **46**:367-377. <https://doi.org/10.1007/s00267-010-9535-x>.
- Wang, Y., D. Jiang, O. Toshio, and Q. Zhou. 2013. Recent Advances in Soil Seed Bank Research. *Contemporary Problems of Ecology* **6**(5):520-524. <https://doi.org/10.1134/S1995425513050181>.