



Universidad Nacional del Comahue
Centro Regional Universitario Bariloche

**DINÁMICA DE ARBUSTOS EN LA ESTEPA NORPATAGÓNICA
EN RELACIÓN A VARIACIONES EN EL CLIMA Y EN LA
FRECUENCIA DE FUEGO**

Trabajo de Tesis para optar al título de Doctora en Biología
Mg. Mónica Irma de Torres Curth
Directora: Dra. Luciana Ghermandi

2018

A mis hijos María Luz, Francisco y Martín,
que son mi motor, mi norte y mi sostén.

A las mujeres de mi familia

A mi hija

A mi abuela Luz

A mi mamá

A mi hermana

y a mis sobrinas

Y a todas las mujeres que hacen de su cotidianeidad una lucha.

Índice

Resumen	9
Abstract.....	13
Agradecimientos	17
Prólogo	19
A.1. Importancia de este estudio	19
A.2. Objetivos.....	21
A.2.1. Objetivo General.....	21
A.2.2. Objetivos Específicos	21
A.3. Hipótesis	22
A.4. Hoja de ruta	22
Capítulo 1. Introducción	25
1.1. Primera parte: Arbustización.....	25
1.1.1. Causas de la arbustización.....	27
1.1.2. Los ecosistemas semiáridos y los incendios.....	29
1.1.3. Estrategias de regeneración post-incendio	32
1.1.4. Las relaciones entre las plantas: facilitación, competencia e inhibición	35
1.1.5. El enfoque de esta tesis.....	37
1.2. Segunda parte: Modelos demográficos	40
1.2.1. Los modelos matemáticos en ecología.....	40
1.2.2. Demografía y modelos demográficos	40
1.2.3. Modelos matriciales para poblaciones estructuradas	42
1.2.4. Modelos para poblaciones estructuradas en ambientes variables	44
1.2.4.1. Definición general del modelo	45
1.2.4.2. Requerimientos para su implementación.....	47
1.2.4.3. Resultados que se obtienen de las simulaciones	47
Capítulo 2. Metodología general	55
2.1. Área de estudio	55
2.2. Especies en estudio	57
2.2.1. <i>Fabiana imbricata</i>	57
2.2.2. <i>Senecio bracteolatus</i>	58
2.2.3. <i>Mulinum spinosum</i>	59
2.3. Experimentos de germinación y supervivencia de plántulas	61
2.4. Datos de campo	62

2.4.1. Monitoreo a campo de plantas de <i>S. bracteolatus</i>	62
2.4.2. Otros datos de campo	64
2.5. Bases de datos	65
2.5.1. Tablas de precipitaciones.....	65
2.5.2. Tamaño de incendios	65
2.6. Modelos demográficos	66
2.7. Evaluación de la convergencia y robustez de los supuestos	67
2.8. Validación de los modelos	68
2.9. Análisis estadísticos	69
Capítulo 3: Modelos demográficos	71
3.1. Introducción.....	71
3.2. <i>Fabiana imbricata</i>	71
3.2.1. Lo que sabemos de esta especie	72
3.2.1.1. Experimento de remoción del dosel y mezcla del suelo	73
3.2.1.2. Disponibilidad y distribución de semillas en el perfil del suelo	73
3.2.1.3. Efecto del lixiviado sobre la germinación de las semillas	74
3.2.1.4. Efecto del calor en la emergencia de las plántulas	75
3.2.1.5. Reclutamientos datados de <i>F. imbricata</i>	76
3.2.2. Modelo demográfico y estimación de parámetros	76
3.2.2.1. La dinámica ambiental: La matriz de transición de estados.....	77
3.2.2.2. La dinámica poblacional. Matrices de proyección	79
3.2.2.3. Estimación de parámetros.....	80
3.2.2.4. Superficie quemada SQ.....	82
3.2.2.5. Crecimiento poblacional bajo variabilidad ambiental	84
3.2.3. Cómo funciona el modelo	84
3.2.4. Resultados	86
3.2.4.1. Resultados de los experimentos.....	86
3.2.4.2. Resultados del modelo.....	87
3.3. <i>Senecio bracteolatus</i>	95
3.3.1. Lo que sabemos de esta especie	95
3.3.2. Modelo demográfico	99
3.3.3. Definición y estimación de parámetros	101
3.3.4. Variables que regulan los parámetros del modelo	101
3.3.4.1. Superficie quemada SQ	102
3.3.4.2. Disponibilidad de micrositio bajo coirón y de claros	102

3.3.4.3. Producción de semillas por adulto	103
3.3.4.4. Probabilidad de emergencia de plántulas.....	105
3.3.4.5. Supervivencia de juveniles y adultos.....	106
3.3.4.6. Tasa de rebrote de juveniles y adultos	106
3.3.5. La matriz de proyección.....	107
3.3.6. Parámetros del modelo	109
3.3.6.1. Número de plántulas por adulto bajo coirón o en claros	109
3.3.6.2. Crecimiento de plántulas y juveniles	109
3.3.6.3. Estasis de juveniles y de adultos.....	110
3.3.6.4. Probabilidad de transición de juveniles a adultos	111
3.3.6.5. Probabilidad de rebrote de juveniles y adultos	112
3.3.7. Crecimiento poblacional bajo variabilidad ambiental.....	112
3.3.8. Cómo funciona el modelo	113
3.3.9. Resultados	115
3.3.9.1. Resultados de los experimentos.....	115
3.3.9.2. Resultados del modelo	116
3.4. <i>Mulinum spinosum</i>	124
3.4.1. Lo que sabemos de esta especie	124
3.4.2. Modelo demográfico	128
3.4.3. Definición y estimación de parámetros.....	130
3.4.4. La matriz de proyección.....	130
3.4.5. Parámetros del modelo	131
3.4.5.1. Probabilidad de alcanzar el estado reproductivo	131
3.4.5.2. Número de plántulas por planta reproductiva.....	131
3.4.5.3. Estasis y probabilidad de transición.....	133
3.4.5.4. Probabilidad de rebrote.....	135
3.4.6. Crecimiento poblacional bajo variabilidad ambiental.....	135
3.4.7. Cómo funciona el modelo	135
3.4.8. Resultados	137
3.4.8.1. Resultados de los experimentos	137
3.4.8.2. Resultados del modelo	141
Capítulo 4. Discusión general	147
4.1. <i>Fabiana imbricata</i>	148
4.2. <i>Senecio bracteolatus</i> y <i>Mulinum spinosum</i>	152
4.3. Las estrategias de regeneración postfuego	156

4.4. Las relaciones entre las plantas: inhibición, facilitación y competencia.....	159
4.5. Los arbustos, el clima y el fuego	161
4.6. Arbustización, biodiversidad y productividad de los pastizales.....	162
4.7. Conclusiones.....	166
4.7.1. Los modelos matemáticos en el estudio de poblaciones y comunidades	166
4.7.2. Proyecciones a futuro	168
4.7.3. Para finalizar.....	169
Referencias Bibliográficas	173
Apéndice 1	185
Apéndice 2.....	195

Resumen

Los pastizales constituyen uno de los ecosistemas más extensos del planeta y proveen de una amplia gama de bienes y servicios ambientales. En pastizales áridos y semiáridos se ha observado a nivel global un proceso caracterizado por el aumento en la densidad y cobertura de arbustos, fenómeno conocido como arbustización. Es un proceso frecuente, modulado por modificaciones en los regímenes de incendios y en eventos asociados al cambio climático, tales como sequías o precipitaciones superiores a valores normales. Aun cuando el fuego es un factor importante en la regulación del balance entre los arbustos y los pastos, la relación entre el fuego y la arbustización no sigue un patrón general. Varios estudios mostraron que la supresión del fuego favorece el avance de los arbustos sobre los pastizales, mientras que otros han encontrado un patrón opuesto, indicando un aumento de la cobertura de arbustos al aumentar la frecuencia de incendios. En esta tesis desarrollamos modelos matemáticos para estudiar las consecuencias demográficas de las variaciones en la frecuencia y tamaño de los incendios, combinadas con variaciones en la precipitación sobre las poblaciones de tres arbustos nativos dominantes de la estepa norpatagónica. Las especies que utilizamos para realizar el presente estudio poseen diferentes estrategias de regeneración post fuego. *Fabiana imbricata* es una semillera obligada, y *Senecio bracteolatus* y *Mulinum spinosum* son rebrotantes, aunque la primera posee una estrategia mixta, y la segunda es una rebrotante obligada. Para nuestro estudio elegimos modelos matriciales estocásticos, que han sido muy usados para estudios demográficos en ambientes temporalmente variables. Para parametrizar los modelos utilizamos datos obtenidos de monitoreos y experimentos de campo e invernadero, bases de datos disponibles y fuentes bibliográficas. Estos modelos nos permitieron analizar escenarios hipotéticos que contemplan el decrecimiento gradual de la frecuencia de fuego desde un incendio al año hasta la exclusión de fuego, combinados con las variaciones en las precipitaciones de primavera y verano. Nuestros resultados aportan evidencia acerca de los efectos positivos del fuego sobre la arbustización en un ambiente semiárido de clima mediterráneo. En términos generales encontramos que las poblaciones de los tres arbustos estudiados muestran una tendencia creciente bajo una amplia gama de frecuencias de fuego. Nuestro estudio indica que *F. imbricata* alcanza una tasa de crecimiento máximo, que depende del tamaño de los incendios y del intervalo de retorno de fuego. Por su parte *S. bracteolatus* y *M. spinosum*, aumentan su tasa de

crecimiento poblacional a medida que aumenta el intervalo de retorno de fuego, alcanzando un valor aproximadamente constante (8,49% y 5,56% anual) después de un intervalo de retorno de 16 y 50 años respectivamente. Los únicos casos en que estas poblaciones muestran una tendencia decreciente son con incendios muy frecuentes (anual o bianual). Para *F. imbricata*, se prevé un decrecimiento poblacional si el fuego fuera eliminado (exclusión), y con un intervalo de retorno de fuego de 75 años o más, si los incendios son chicos. En cuanto a la tasa de crecimiento poblacional de *S. bracteolatus* y *M. spinosum*, nuestros resultados muestran un patrón similar, observándose un aumento paulatino de la misma a medida que aumenta el intervalo de retorno de fuego, haciéndose asintótica a un valor constante. A partir de un intervalo de retorno de 4 años la población de *S. bracteolatus* muestra una tendencia creciente, haciéndose independiente de la frecuencia de fuego para intervalos de retorno mayores a 14 años, alcanzando un crecimiento anual de aproximadamente el 8,5%. Para *M. spinosum* las proyecciones indican que la población tiene una dinámica creciente para todas las frecuencias analizadas, excepto para el caso de un incendio al año. La tasa de crecimiento poblacional se vuelve independiente del intervalo de retorno de fuego, estabilizándose en un valor cercano al 5,6% anual para intervalos de retorno de fuego superiores a 50 años. Las plantas que viven en ambientes con fuegos recurrentes, han adquirido a lo largo de su evolución una serie de rasgos que les permiten persistir en la comunidad. Estos rasgos tienen pues, un valor adaptativo. Los principales son la supervivencia al fuego y la capacidad de reclutamiento postfuego. Los resultados obtenidos de nuestros modelos sugieren que poseer la capacidad de rebrote permitiría a *S. bracteolatus* y *M. spinosum* sobrevivir y persistir, aún a incendios recurrentes. Asimismo, dan evidencias del alto potencial que tienen estas especies de avanzar sobre los pastizales del noroeste de la Patagonia en distintos escenarios. En nuestros modelos hemos introducido dos tipos de variabilidad: demográfica y ambiental. La primera se refiere a las distintas respuestas ante las mismas condiciones ambientales. Esta estocasticidad se ve reflejada en el modelo en funciones de distribución de probabilidades que corresponden a estos procesos, cuyos parámetros fueron estimados a partir de las respuestas individuales. En estos casos, en cada iteración del modelo, el valor que asume el elemento correspondiente de la matriz o el parámetro involucrado en su cálculo, se sortea de dicha distribución, introduciendo así la estocasticidad. La estocasticidad ambiental se refiere a la variación en las respuestas poblacionales a

cambios en las condiciones ambientales (como por ejemplo la probabilidad de germinación de las semillas bajo distintos niveles de riego). Esta variabilidad se introduce en el modelo a partir de funciones que se definen en base a aquellas variables que regulan el proceso, en las que, si bien está involucrada la respuesta individual (a partir de las réplicas por nivel de análisis), su incidencia en las estimaciones está más fuertemente relacionada con la forma en que las variables ambientales influyen sobre los procesos demográficos. Usualmente, en escalas temporales acotadas, los estudios experimentales y datos de campo pueden capturar mucha de la estocasticidad demográfica, pero no tanto de la estocasticidad ambiental, debido a que estos procesos requieren de mayores escalas temporales de análisis, y muchas veces de la ocurrencia de eventos difíciles de observar. En la posibilidad de explorar distintas escalas temporales y comparar la respuesta poblacional en distintos escenarios hipotéticos de interés, radica la riqueza de la construcción y análisis de modelos matemáticos. Los estudios tendientes a conocer la dinámica de estos ambientes en diferentes condiciones de clima y de régimen de fuego son importantes en cuanto no sólo aportan información para la preservación del ecosistema, sino que también pueden contribuir a que las medidas de manejo que se tomen en cuanto a su uso sean compatibles con la conservación

Abstract

Grasslands are one of the most extensive ecosystems of the planet and provide a wide variety of environmental goods and services. In arid and semi-arid grasslands worldwide, it has been observed a process characterized by an increase in shrub density and cover, a phenomenon known as shrub encroachment. It's a frequent process, modulated by modifications in regime's fire and in events associated with climate change, such as droughts or rainfall above normal values. Even though fire is an important factor that regulates the balance between shrubs and grasses, the relationship between fire and shrub does not follow a general pattern. Several studies showed that fire's suppression favors the advance of shrubs over the pastures, while others have found an opposite pattern, indicating an increase in shrub cover, as the frequency of fires increases. In this thesis, we have developed mathematical models to study the demographic consequences of variations in fire's frequency and size, combined with precipitation variations on the populations of three dominant native shrubs of the North Patagonian steppe. The species used for the present study have different post-fire regeneration strategies. *Fabiana imbricata* is a forced seeder, where *Senecio bracteolatus* and *Mulinim spinosum* are resprouters, although the first one has a mixed strategy and the second one is an obligate resprouter. The mathematical tools chosen were the stochastic matrix models, which have been widely used for demographic studies in temporarily variable environments. To parameterize the models, we used data obtained from both monitoring and field and greenhouse experiments, as well as available databases and bibliographic sources. These models allowed us to analyze hypothetical scenarios that contemplate the gradual decrease of fire frequency from one fire per year to the exclusion of fire, combined with the variations in spring and summer rainfalls. Our results provide evidence about the positive effects of fire on shrubs encroachment in a semi-arid Mediterranean climate. We find that the population growth rate of the three studied shrubs show an increasing tendency under a wide range of fire frequencies. Our study indicates that *F. imbricata* reaches a maximum growth rate, which depends on fire size and fire return interval. On the other hand, *S. bracteolatus* and *M. spinosum* increase their population growth rate, as the fire return interval increases, reaching an approximately constant value (8.49% and 5.56% per year) after a return interval of 16 and 50 years respectively. The only cases in which these populations show a decreasing tendency are with very frequent fires (annual or

biannual). For *F. imbricata*, a population decrease is also expected if the fires were eliminated (exclusion), and with a return interval of fire of 75 years or more, if the fires are small. Regarding the population growth rate of *S. bracteolatus* and *M. spinosum*, our results showed a similar pattern, observing a gradual increase as the fire return interval increases, becoming asymptotic at a constant value. From a return interval of 4 years, the population of *S. bracteolatus* shows a growing trend, becoming independent of the fire frequency for return intervals greater than 14 years, reaching an annual growth of approximately 8.5%. For *M. spinosum* the projections indicate that the population has an increasing dynamic for all frequencies analyzed, except for the case of one fire per year. The rate of population growth becomes independent of the fire return interval, stabilizing at a value close to 5.6% per year, for fire return intervals greater than 50 years. The plants that live in environments with recurring fires, have acquired throughout their evolution a series of traits that allow them to persist in the community. These traits therefore have an adaptive value. The main traits are survival to fire and the capacity of post-fire recruitment. The results obtained from our models suggest that having the ability to resprout would allow *S. bracteolatus* and *M. spinosum* to survive and persist even with recurrent fires. They also show evidence of the high potential of these species to advance over the grasslands of northwestern Patagonia in different scenarios. In our models, we have introduced two types of variability: demographic and environmental. The first one refers to the different responses to the same environmental conditions. This stochasticity is reflected in the model in probability's distribution functions that correspond to these processes, whose parameters were estimated from the individual responses. In these cases, in each iteration of the model, the value assumed by the corresponding element of the matrix or the parameter involved in its calculation is drawn from this distribution, thus introducing stochasticity. Environmental stochasticity refers to the variation in population responses to changes in environmental conditions (such as the probability of germination of seeds under different irrigation levels). This variability is introduced in the model from functions defined from the variables that regulate the process, in which, although the individual response is involved (based on the replications by level of analysis) its incidence in the estimates is more strongly related to the way in which environmental variables influence demographic processes. Usually, in limited time scales, experimental studies and field data can capture much of the demographic stochasticity, but not so much of

environmental stochasticity, because these processes require larger temporal scales of analysis and, often, the occurrence of events that are difficult to observe. In the possibility of exploring different time scales and comparing the population response in different hypothetical scenarios of interest, lies the richness of the construction and analysis of mathematical models. Studies that aim to know the dynamics of these environments in different climate conditions and fire regimes are important, as that they not only provide information for the preservation of the ecosystem, but also can contribute to the compatibility of management measures to be taken with conservation.

Agradecimientos

Mi agradecimiento a la Universidad pública, en especial a la Universidad Nacional del Comahue, en la que me formé y sigo formándome, y en la cual he transcurrido más de 35 años de trabajo.

A mis primeros maestros en la ciencia: Cristina Ferraris, Raquel Santinelli y Betty Camuyrano que me guiaron en mis inicios en matemática, y a Eddy Rapoport que me abrió las puertas al mundo de los modelos y de la matemática aplicada a la ecología. Me inculcaron la pasión por el conocimiento y fueron el puntapié inicial para llegar a este punto.

A Luciana, mi directora, con quien compartimos un largo camino que empezó mucho tiempo antes del inicio de este proyecto, que tuvo la paciencia de guiarme y la generosidad de brindarme su conocimiento, por su apoyo académico, moral y, sobre todo, por su cariño.

A Juan M. Morales, quien me acompañó en el inicio de este trabajo.

A Vivi Zimmerman, que me auxilió en los enredados procesos de pensar los modelos.

A Jorgelina Franzese y Sofia Gonzalez, quienes siempre estuvieron dispuestas a darme una mano, que leyeron versiones preliminares de los capítulos y que me brindaron generosamente las bases de datos que crearon con tanto esfuerzo de campo.

A Marina Arbetman, por su apoyo, por su alegría, y por haber sido parte de todo. Su amistad me enriquece y me alienta a ser mejor.

A mis compañeros de tareas docentes, quienes me dieron su apoyo permanente en el dictado de clases, especialmente a Gabriela Pfister y René Cejas que se hicieron cargo del dictado de mis materias mientras escribía esta tesis. También a mis colegas del Departamento de Matemática que decidieron darme el espacio para poder concretar esta etapa.

A Agustín Sáez que me auxilió en algunos recovecos estadísticos.

A Estela Raffaele por sus consejos, su calidez y su permanente apoyo, a Miriam Gobbi que me mimó de la mejor manera posible

A Cecilia Ezcurra, por sus palabras de aliento, y por su amistad.

A los evaluadores de esta tesis, la Dra. Graciela Canziani, el Dr. Sebastián Risau y el Dr. Juan Paritsis, por sus conceptos, por su lectura paciente y por sus aportes, que enriquecieron este trabajo.

A mis compañeros del Laboratorio Ecotono que me acompañaron en este proceso.

Este trabajo recibió el aporte de subsidios de la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional del Comahue, proyectos B131, B156, y B190.

Prólogo

A.1. Importancia de este estudio

Los pastizales constituyen uno de los ecosistemas más extensos del planeta ocupando alrededor del 40 % del área terrestre (sin contar Groenlandia y la Antártida). Proveen de una amplia gama de bienes y servicios ambientales entre los que se incluyen la producción de forraje para ganado doméstico, el mantenimiento de biodiversidad, el reciclado de agua y nutrientes, el almacenamiento de carbono y la provisión de un medioambiente apto para realizar actividades recreativas (Shantz, 1954; Suttie et al., 2015; White et al., 2000). En Argentina el 70% de la superficie continental está cubierta por pastizales naturales (Beguet, 2002).

En los sistemas áridos y semiáridos a nivel global se ha observado un proceso de reemplazo de pastos por plantas leñosas (Archer, 1996, 2010). Este proceso, conocido como arbustización, es un fenómeno caracterizado por un aumento en la densidad y cobertura de arbustos, particularmente en pastizales (Van Auken, 2009). Sin embargo, los estudios en pastizales áridos y semiáridos muestran resultados contrastantes respecto de la variación de la abundancia y cobertura de arbustos en ambientes sometidos a disturbios recurrentes como los incendios. Así, en algunos estudios se ha encontrado que la presencia de fuego reduce la abundancia de arbustos mientras que, en otros, tiende a aumentarla. Otras investigaciones sugieren que los cambios climáticos a largo plazo asociados al fenómeno El Niño Oscilación Sur (ENOS) favorecen el establecimiento de plántulas de arbustos, y consecuentemente, el avance de los mismos sobre el pastizal.

En nuestra región, durante un episodio El Niño las precipitaciones pueden aumentar hasta cuatro veces el valor promedio, mientras que en años La Niña ocurrirán severas sequías (Daniels y Veblen, 2000). En los últimos 100 años se han registrado cerca de 30 eventos El Niño y unos 20 La Niña. Modelos recientes de cambio climático sugieren que la frecuencia de estos fenómenos tendrá una tendencia a aumentar en las

próximas décadas, lo cual se traduciría en la Patagonia noroccidental en un aumento de la frecuencia de primaveras muy húmedas, seguidas de veranos secos y calurosos, con abundante acumulación de material vegetal. Los estudios tendientes a conocer la dinámica de estos ambientes en diferentes condiciones de clima y de régimen de fuego son importantes en cuanto a que no sólo aportan información para la preservación del ecosistema, sino que también pueden contribuir a que las medidas de manejo que se tomen en cuanto a su uso sean compatibles con la conservación.

Los estudios orientados a comprender los mecanismos que regulan la estructura y complejidad de las comunidades naturales han adoptado enfoques empíricos y en menor escala enfoques matemáticos que, aunque existentes, no siempre están integrados en el mismo estudio (Codling y Dumbrell, 2012). La propuesta de esta tesis es integrar ambos enfoques para dar respuestas a preguntas que no sería posible responder solamente a partir de estudios de campo, dada no sólo la limitación de las escalas de tiempo involucradas sino también a la peligrosidad de realizar ensayos a campo que involucran eventos destructivos como el fuego, o de simular variaciones climáticas.

Para esto resulta adecuado el uso de modelos matemáticos, que ofrecen la posibilidad de estudiar diferentes escenarios hipotéticos. Por otra parte, la simulación a partir de modelos matemáticos facilita la obtención de réplicas que permiten realizar análisis adecuados, y explorar las implicaciones de cambios para los cuales los experimentos a gran escala son muy costosos o logísticamente muy complejos. Dentro de la amplia gama de modelos disponibles para este tipo de estudios, elegimos a los modelos matriciales estocásticos, que explicaremos detalladamente en la segunda parte del Capítulo 1. Estos modelos en muchas de sus variantes han sido muy utilizados para estudios demográficos en ambientes temporalmente variables, y son una herramienta ideal para extrapolar observaciones a nivel individual a la futura performance de una población (Caswell, 2001; Morris y Doak, 2002)

Nuestros resultados aportarán a entender los efectos de las variaciones en el régimen de fuego y en el clima sobre la dinámica de arbustos en un ecosistema semiárido de clima mediterráneo y, por lo tanto, brindar información que permita la generación y aplicación de políticas de manejo para preservar las funciones y servicios ecosistémicos, y mantener los recursos forrajeros de los pastizales.

A.2. Objetivos

A.2.1. Objetivo General

Como objetivo general de esta tesis nos propusimos indagar el fenómeno de la arbustización en la estepa patagónica noroccidental en escenarios de cambio climático, que implican variaciones en las precipitaciones y en los regímenes de incendios. Nos interesa analizar la forma en que las distintas frecuencias de fuego y variaciones en los regímenes de precipitación influyen en la dinámica poblacional de arbustos nativos. Para ello estudiamos la dinámica poblacional de tres arbustos nativos: palo-piche (*Fabiana imbricata* Ruiz & Pav., Solanaceae), charcao verde (*Senecio bracteolatus* Hook & Arn, Asteraceae) y neneo (*Mulinum spinosum* (Cav.) Persoon, Apiaceae), especies que poseen distintas estrategias de regeneración post fuego. Estudiamos de qué manera las variaciones en las precipitaciones y en la frecuencia y tamaño de los incendios tienen la capacidad de modificar la dinámica demográfica de estas especies, y como consecuencia, deducir patrones y procesos a nivel de comunidad y de paisaje.

A.2.2. Objetivos Específicos

Específicamente en este estudio nos hemos propuesto

1. Estudiar y documentar el ciclo de vida de *Fabiana imbricata*, que no rebrota postfuego y recluta temprana y masivamente desde el banco de semillas (reclutadora), y elaborar un modelo demográfico.
2. Estudiar y documentar el ciclo de vida de *Senecio bracteolatus*, que rebrota postfuego y recluta tempranamente pero no masivamente a partir de semillas dispersadas desde los parches no quemados (estrategia mixta), y elaborar un modelo demográfico.
3. Estudiar y documentar el ciclo de vida de *Mulinum spinosum*, que rebrota postfuego y no recluta tempranamente (rebrotante), y elaborar un modelo demográfico.
4. Analizar la dinámica poblacional de estos arbustos en ambientes temporalmente variables, explorando escenarios hipotéticos que presenten variación en la

frecuencia y tamaño de los incendios y en las precipitaciones de primavera y verano.

A.3. Hipótesis

Las preguntas que guiaron nuestro estudio fueron ¿de qué manera las distintas frecuencias de fuego combinadas con variaciones climáticas influirían en el avance de las poblaciones de arbustos?, ¿cómo modifican estas variaciones la estructura y composición de la comunidad de la estepa arbustiva del noroeste de la Patagonia? y ¿de qué manera la estrategia de regeneración postfuego podría influir en la dinámica de las especies de interés en ambientes con fuegos recurrentes?

Estas preguntas conducen al planteo de tres hipótesis:

1. El aumento de la frecuencia de incendios y de las precipitaciones de primavera incide en el crecimiento poblacional de *F. imbricata*, *S. bractelatus* y *M. spinosum*.
2. El aumento de la frecuencia de fuego y de las precipitaciones de primavera inciden en el balance de arbustos y pastos en la estepa norpatagónica, disminuyendo su valor productivo.
3. Las distintas estrategias de regeneración postfuego inciden en la dinámica a largo plazo de estas especies. La especie semillera, *F. imbricata*, disminuye su tasa de crecimiento poblacional a medida que disminuye la frecuencia de incendios, mientras que las especies rebrotantes, *S. bractelatus* y *M. spinosum*, aumentan su tasa de crecimiento poblacional.

A.4. Hoja de ruta

Este trabajo se compone de 4 capítulos. En el Capítulo 1, desarrollaremos el marco teórico en el que se encuadra este estudio. Lo dividiremos en dos partes. En la primera nos centraremos en revisar conceptos relacionados con la problemática de la arbustización. La segunda parte la dedicaremos a una explicación de las herramientas matemáticas utilizadas para este estudio. En el Capítulo 2 haremos una descripción

metodológica general que es común a los modelos del capítulo siguiente. En el Capítulo 3 desarrollaremos en detalle, modelos demográficos estocásticos para las tres especies que hemos seleccionado: *F. imbricata*, *S. bracteolatus* y *M. spinosum* con sus metodologías y características específicas. Para cada especie haremos el análisis de la dinámica poblacional en ambientes temporalmente variables. Por último, discutiremos los resultados de los tres modelos en conjunto en el Capítulo 4 en el contexto del marco teórico propuesto.

Nota

El primer modelo que desarrollamos fue el de *F. imbricata*. Se trata de un modelo más sencillo, comparado con los otros dos, no en cuanto a la determinación de los parámetros, que fue basada en datos de campo y experimentales, sino en cuanto a su estructura. La estocasticidad en este caso, se incorporó en el modelo a través de las probabilidades de ocurrencia de un número finito de estados ambientales, como veremos más adelante. No introducimos estocasticidad demográfica debido principalmente a que los datos de campo disponibles son insuficientes para ello, ya que en el área de estudio se registró un único incendio en 1999, seguido de una primavera húmeda, como veremos en el Capítulo 3. Los modelos correspondientes a la dinámica poblacional de *S. bracteolatus* y *M. spinosum* son un poco más complejos, introduciendo no sólo la estocasticidad ambiental (ya no un número finito de estados posibles) sino, además, en la respuesta de los parámetros demográficos a las distintas condiciones del ambiente.

El modelo de *F. imbricata* se realizó a partir de una discusión y complejización de un modelo previo desarrollado en Ghermandi et al. (2010). Fue publicado (de Torres Curth et al., 2012) y constituye el artículo de respaldo de esta tesis, razón por la cual optamos por no modificarlo, aun cuando introducimos algunas variables de análisis que no están incluidas en el artículo mencionado, como la variación en el tamaño de los incendios.

Capítulo 1. Introducción

1.1. Primera parte: Arbustización

En los sistemas áridos y semiáridos se ha observado a nivel global un proceso de reemplazo de pastos por plantas leñosas, tanto nativas como exóticas (Fig. 1.1) (Archer, 1996, 2010). Este proceso, conocido como arbustización, es un fenómeno caracterizado por un aumento en la densidad y cobertura de arbustos, particularmente en pastizales y bosques abiertos (Van Auken, 2009). La superficie actualmente afectada por la arbustización se ha estimado en unos 330 millones de hectáreas en Estados Unidos y unos 13 millones de hectáreas en África (Eldridge et al., 2011).



Figura 1. 1. Los puntos en el mapa representan registros de pastizales invadidos por arbustos (tomado de Archer, 2010)

Existe consenso acerca de las causas de la invasión de arbustos, que son relativamente bien conocidas e incluyen una multiplicidad de factores relacionados con el sobrepastoreo, la presencia de plantas exóticas, cambios en la frecuencia de incendios, cambios en los usos de la tierra (por ejemplo la recuperación natural de zonas abandonadas afectadas por disturbios antrópicos), cambios climáticos a largo plazo como alteraciones en los patrones y abundancias de precipitaciones, y aumentos en la

deposición de dióxido de carbono y nitrógeno (Eldridge et al., 2011; Soliveres et al., 2014; Van Auken, 2000). Sin embargo hay menos certezas tanto acerca de la forma en que estos factores inciden sobre este proceso, como acerca de sus consecuencias ecológicas (Soliveres et al., 2014).

La arbustización está conceptualmente ligada con dos procesos: la desertificación y la pérdida de biodiversidad. La concepción de que el avance de los arbustos sobre los pastizales es negativo, suele asociarse con la pérdida de las funciones de los ecosistemas. Esto se basa en el supuesto de que la arbustización provoca pérdida de biodiversidad y modifica la organización espacial y la funcionalidad de comunidades y ecosistemas (Eldridge et al., 2011; Maestre et al., 2009; Paruelo et al., 1998). Sin embargo una revisión reciente encontró poca evidencia para apoyar el argumento de que la arbustización tiene un impacto global negativo en los ecosistemas áridos y semiáridos (Eldridge et al., 2011). La investigación actual sugiere que la magnitud, y particularmente el signo de los efectos de arbustización en los ecosistemas es muy variable y puede depender de factores ambientales y del grado de dominancia de los arbustos (Soliveres y Eldridge, 2014). Por ejemplo, Maestre et al. (2009) realizaron un estudio en pastizales mediterráneos degradados dominados por *Stipa tenacissima* para evaluar los efectos de la invasión de arbustos sobre la estructura y composición de la comunidad y sobre diversos indicadores de la función del ecosistema. Encontraron que la invasión de arbustos aumentó la riqueza de plantas vasculares y se relacionó con una mayor fertilidad del suelo. También Soliveres et al. (2014) sostienen que a bajas densidades de arbustos, los aumentos en la cobertura y densidad de leñosas aumentan la heterogeneidad del hábitat lo que conduce a una mayor diversidad de plantas y a una mayor heterogeneidad de recursos. Sin embargo, a mayores densidades de arbustos, las crecientes densidades tienen una influencia homogeneizadora, y consecuentemente, conducen a una disminución de la riqueza de especies.

Asimismo, una gran cantidad de literatura sugiere que la invasión de arbustos es una expresión ecológica de degradación o desertificación (expresión extrema de la degradación). El paradigma de la desertificación surgió de una extensa investigación en pastizales dominados por arbustos en el desierto de Chihuahua al sudoeste de los Estados Unidos (Schlesinger et al., 1990), en los que se encontraron evidencias de que el avance de los matorrales y la desertificación están íntimamente relacionados. Los

cambios en el ambiente biótico y abiótico, el aumento de la erosión del suelo, la reducción de las funciones del ecosistema y la pérdida irreversible a largo plazo de la productividad secundaria, son manifestaciones típicas de desertificación (Eldridge et al., 2011). La pérdida del suelo supuestamente causada por la arbustización es considerada por muchos ecólogos de todo el mundo como un precursor de la desertificación, y se justifica en la tendencia de los matorrales a alterar la distribución espacial de los recursos (Archer, 2010). Sin embargo, algunos estudios ponen en cuestión este paradigma.

Los estudios relativos a la incidencia de la arbustización sobre la desertificación, a menudo se restringen a unas pocas áreas de estudio, y documentan un estrecho rango de posibles impactos sobre la biota y los procesos del ecosistema. Por otra parte, la arbustización es un fenómeno visto típicamente en el contexto de la producción ganadera. Los ambientes arbustizados se consideran generalmente de menor valor productivo que los pastizales, debido a que tienen una menor disponibilidad de forraje. Por ello, la disminución en la productividad de los pastizales se considera directamente relacionada con la degradación y la desertificación. En Australia, por ejemplo, el aumento de la densidad y la invasión de arbustos en pastizales áridos y semiáridos, sabanas y bosques han sido citados como las formas más obvias y comunes de desertificación. Sin embargo, los efectos de la arbustización sobre la productividad son complejos, pudiendo mostrar disminuciones en ambientes xéricos, y grandes aumentos en sitios de mayor precipitación (Eldridge et al., 2011).

1.1.1. Causas de la arbustización

Unas de las hipótesis más discutidas respecto de la dinámica de los arbustos en los pastizales se refieren a dos tipos de controles: “*bottom-up*”, relacionados con el uso de los recursos, y “*top-down*” referidos a los efectos de los disturbios en la vegetación, principalmente fuego y herbivoría. El primero, y el más estudiado, es el de la diferenciación de nichos, que asume que, en estos ambientes, el agua es el principal limitante, y que los arbustos, debido a su desarrollo radicular, acceden a capas más profundas del suelo, y consecuentemente pueden aprovechar este recurso de manera

diferencial. Existen evidencias a favor (Golluscio et al., 1998; Sala et al., 1989) y en contra de esta hipótesis (House et al., 2003; Sankaran et al., 2005).

La segunda hipótesis, que se relaciona con el objetivo de esta tesis, se concentra en el “cuello de botella” demográfico causado por los disturbios, debido a que el pastoreo, los incendios, o variaciones extremas en las precipitaciones limitan el crecimiento y el reclutamiento de las plantas o el balance de las interacciones positivas y negativas entre grupos funcionales (Bond y Van Wilgen, 1996; Cipriotti et al., 2014). Nos concentraremos entonces en los disturbios. Un disturbio se define como cualquier suceso discreto que irrumpe en un ecosistema, comunidad o en la estructura de una población y cambia el ambiente físico o la disponibilidad de recursos (Pickett y White, 1985). Este concepto es relativo tanto a las dimensiones espaciales como temporales del sistema en estudio (Sousa, 1984). Los agentes de disturbio pueden ser tanto fuerzas físicas como biológicas. Los primeros, posiblemente los más frecuentemente asociados con el término disturbio son sequías, inundaciones, deslaves, vientos extremos, incendios, variabilidad en las temperaturas y en las precipitaciones, etc., mientras que los segundos, incluyen procesos que van desde la depredación hasta comportamientos no depredatorios que sin embargo producen la muerte o el desplazamiento de otros individuos (White, 1979).

Los disturbios pueden actuar a cualquier nivel de organización: individual, poblacional, de comunidad, de ecosistema o de paisaje, y en cada uno de estos niveles se ven afectados distintos componentes estructurales (Pickett et al., 1989). Por ejemplo, a nivel poblacional, los disturbios inciden en la densidad y estructura de la población, a la vez que podrían influir en la reproducción y supervivencia de los individuos. A nivel comunidad, los efectos estructurales estarían dados sobre su disposición espacial, así como en la composición y riqueza de especies, tanto como sobre la disponibilidad y niveles de acceso a los recursos y sobre las relaciones intraespecíficas. A nivel de paisaje pueden influir en el tipo de elementos que componen el paisaje y la configuración espacial de estos elementos (Sousa, 1984; White, 1979). De modo complementario, la reocupación de los espacios afectados por un disturbio depende de la morfología, fisiología, y ecología reproductiva de las especies previamente presentes en el sitio o las que pueden llegar desde sitios aledaños, de la intensidad del disturbio y de las características físicas del ambiente afectado, y también del tiempo transcurrido

desde el disturbio (Lloret y Vilà, 1997). Uno de los principales cambios de la estructura de la vegetación en los pastizales áridos y semiáridos es el cambio de la densidad de arbustos (Van Auken, 2009) que es el foco de interés de esta tesis.

Los regímenes de disturbios varían considerablemente a lo largo de la escala espacial, temporal y localmente, los patrones de disturbios dependen de una multitud de factores tanto físicos como biológicos y antrópicos (Bond y Van Wilgen, 1996; Pickett y White, 1985; Sousa, 1984). Cómo caracterizar el régimen de disturbios depende del tipo de fuerza disruptiva y de respuesta que está siendo estudiada. Concentrándonos en el fuego que es el disturbio que nos interesa, los descriptores más comúnmente usados son el tamaño, la magnitud, la frecuencia, estacionalidad y la predictibilidad que definen al régimen de incendios de un determinado sitio. Como veremos a continuación, la forma en que el fuego influye en la dinámica de los arbustos ha sido objeto de un gran número de estudios sobre todo en ambientes de clima mediterráneo (Bond y Midgley, 2001; Franzese et al., 2009; Keeley y Zedler, 1978).

1.1.2. Los ecosistemas semiáridos y los incendios

Los incendios constituyen uno de los factores de disturbio más importantes en la estructuración de estos ecosistemas (Pausas, 2012; Pausas et al., 2006), lo cual resulta de una compleja interacción entre las fuentes de ignición, las características del ambiente, la topografía y la vegetación. En muchos ambientes, los incendios ocurren por causas antrópicas, lo cual aumenta considerablemente su frecuencia. Además de los volcanes, los rayos son la única fuente de ignición natural (Van Auken, 2000). Sumado al factor antrópico, los cambios en el clima podrían variar la cantidad e intensidad de tormentas de rayos (White, 1979). Los incendios afectan la heterogeneidad espacial y temporal de las comunidades vegetales (Collins y Smith, 2006) e influyen en su dinámica, repercutiendo en el reclutamiento, crecimiento, supervivencia y reproducción de los individuos (Sousa, 1984). El fuego es uno de los disturbios que tiene la capacidad de matar plantas adultas (Bond y Van Wilgen, 1996) creando un mosaico de parches de vegetación en distintos estados sucesionales, lo cual lo convierte en un importante agente estructurador de las comunidades vegetales (Pickett y White, 1985).

Aunque algunos autores reportan una relación positiva entre los incendios y la invasión de arbustos (Ghermandi et al., 2010; Oddi et al., 2010; Van Auken, 2000), otros muestran resultados opuestos (Guevara et al., 1999; Heisler et al., 2004; Roques et al., 2001). Estos resultados contrastantes pueden deberse a múltiples factores tales como las características de las especies, la frecuencia e intensidad de los incendios y las condiciones ambientales (Bond y Van Wilgen, 1996). Por ejemplo, Roques et al. (2001) en las sabanas del sudeste de Sudáfrica, encontraron que los incendios frecuentes, facilitados por la baja presión de pastoreo previenen la arbustización, y que cuando están acoplados con sequías, los incendios pueden reducir las densidades de los arbustos. Heisler et al. (2004) en pastizales méxicos al este de Estados Unidos encontraron un incremento en la abundancia de arbustos debido a la supresión del fuego, e hipotetizan que, con el restablecimiento del régimen de incendios se prevendría la conversión de pastizales en matorrales. Bellingham y Sparrow (2000), por su parte desarrollaron un modelo según el cual la frecuencia de fuego se relaciona con la arbustización, según el mecanismo de reclutamiento postfuego de las especies involucradas. Encontraron que las plantas que reclutan postfuego sólo por semillas (arbustos no rebrotantes), incrementarían su población con frecuencias de fuego bajas y muy altas, mientras que las rebrotantes se verían favorecidas a frecuencias de fuego intermedias.

Otros estudios hechos en base a modelos matriciales periódicos señalan que la mayoría de las especies leñosas muestran un decrecimiento en sus números poblacionales a altas frecuencias de fuego y un incremento bajo fuegos infrecuentes, al contrario de lo que ocurre con las especies herbáceas (Hoffmann, 1998). Para varias especies de arbustos en las sabanas de Brasil, los estudios predicen que, si cada especie es capaz de persistir sólo bajo un estrecho rango de frecuencias de fuego, podrían esperarse grandes cambios en la composición de especies en respuesta a cambios en la frecuencia de fuego (Hoffmann, 1998). Otro estudio mostró que los arbustos que sólo reclutan por semillas, como *Cistus*, pueden ser abundantes en la comunidad si logran alcanzar la madurez reproductiva entre dos incendios consecutivos (Pausas, 2001). También, consistentemente con otras especies de arbustos que crecen en pastizales se encontró que existe una frecuencia crítica de fuego que permite la persistencia de dos especies del género *Ulex* (Stokes et al., 2004). Estos autores encontraron que con una frecuencia de un incendio al año las poblaciones estudiadas del género *Ulex* tienen una

tendencia decreciente. Los intervalos mínimos de retorno del fuego que permiten persistencia fueron entre 3 y 4 años, y la tasa máxima de crecimiento poblacional ocurre a intervalos de retorno de fuego de 16 años, y se vuelve independiente de la frecuencia de fuego a intervalos de retorno más largos. En Argentina, estudios en el centro de la provincia fitogeográfica del Monte (Mendoza) mostraron que el fuego contribuye a la conversión de los matorrales en comunidades con un balance más favorable para las especies herbáceas (Guevara et al., 1999).

En los pastizales norpatagónicos, algunos estudios comprobaron que el fuego favorece la expansión del arbusto *F. imbricata* (Dudinszky y Ghermandi, 2013; Ghermandi et al., 2013, 2010; Oddi et al., 2010). A escala de paisaje, la heterogeneidad espacial y el régimen de fuego crean un mosaico de vegetación formado por el pastizal (dominado por pastos perennes con plantas dispersas de *S. bracteolatus* y *M. spinosum*) y parches formados por los matorrales de *F. imbricata* (Ghermandi et al., 2004; Ghermandi et al., 2013). Estos pastizales precordilleranos reciben una precipitación anual de más de 500 mm que los hace aptos para la cría de ganado por lo que tienen un alto valor económico (Easdale y Madariaga, 2009). Utilizando técnicas dendrocronológicas y de análisis de imágenes satelitales se mostró que, a escala de paisaje, *F. imbricata* ha avanzado sobre el pastizal durante las últimas cuatro décadas. Sin embargo, dado que el fuego interactúa con diversos factores del espacio físico, su efecto no fue el mismo en todo el paisaje. La dinámica de los matorrales está influenciada por factores ambientales, especialmente topográficos. Los matorrales, y por ende los focos de arbustización postfuego se encontraron en las laderas y en relación a los roquedales. Los roquedales no son afectados por los incendios y en ellos se encuentran las plantas de *F. imbricata* más longevas (más de 150 años) que producen las semillas a partir de las cuales se crean los matorrales postfuego. En este sentido los roquedales pueden ser considerados refugios del fuego para esta especie (Oddi, 2013). *Fabiana imbricata* es un arbusto no palatable por lo que su avance disminuiría el valor de estos ambientes como unidad productiva.

Otro factor que se vincula con el avance de los arbustos se relaciona con las variaciones climáticas, que pueden asociarse a los eventos El Niño Oscilación Sur (ENOS). Durante estos eventos en ciertas regiones del mundo la precipitación puede incrementarse dramáticamente llegando a ser hasta cuatro veces más abundante que el

promedio, mientras que en otras regiones se registran severas sequías (Holmgren et al., 2001). En el noroeste de la Patagonia se registran inviernos y primaveras muy lluviosos durante El Niño y veranos secos y calurosos durante la fase La Niña. Las precipitaciones abundantes de primavera permiten una mayor acumulación de biomasa, que se transforma en combustible potencialmente disponible para los incendios en los veranos secos y calurosos (Daniels y Veblen, 2000). En esta región en los últimos 100 años el régimen de fuego ha sido afectado tanto por la variación climática como por la actividad antrópica (Veblen et al., 1999). Estas variaciones en el ambiente configuran un conjunto de escenarios posibles en los cuales las comunidades vegetales pueden desarrollarse.

1.1.3. Estrategias de regeneración post-incendio

La ocurrencia de un incendio crea nichos de recuperación a través de cambios en las condiciones ambientales que varían la forma en que coexisten las especies en el ecosistema. La liberación de recursos y la eliminación de agentes patógenos o de sustancias alelopáticas del suelo, cambian las condiciones para la recuperación de la vegetación post-incendio (Whelan, 1995). La capacidad de recuperación de los ambientes al fuego se relaciona principalmente con el potencial de restablecimiento que poseen las especies presentes (Bond y Van Wilgen, 1996). Existen dos mecanismos por medio de los cuales las poblaciones responden a los incendios: el rebrote a partir de tejidos sobrevivientes de las plantas afectadas por el fuego, y el reclutamiento de plántulas (Bond y Midgley, 2001; Pausas et al., 2004). Como consecuencia del fuego, las plantas leñosas pueden morir o rebrotar. El rebrote es un mecanismo que permite a las plantas individuales, regenerar después de la eliminación de la biomasa aérea. Se produce a partir de rizomas y raíces gemíferas. Los tejidos meristemáticos que inician el rebrote se localizan en distintas partes según la especie, lo cual redundo en diferentes respuestas al fuego (Lloret and Vilà, 1997; Montès et al., 2004). El segundo mecanismo se produce a través de la reproducción sexual, ya sea por semillas dispersadas desde las áreas no quemadas o presentes en el banco de semillas del suelo (Bond y Van Wilgen, 1996). En contraste con lo que ocurre con el rebrote, la reproducción sexual está sujeta a toda clase de vicisitudes, incluyendo la depredación de las semillas, la mortalidad de las

plántulas y la competencia (Bond y Midgley, 2003). Para algunas especies el reclutamiento desde semillas es estimulado por el fuego.

Según las estrategias principales de que las plantas disponen para su recuperación postfuego, las especies pueden clasificarse en cuatro grandes categorías. Las rebrotantes obligadas, que son plantas que dependen del rebrote para regenerar después del fuego (rebrotantes sin capacidad de reclutamiento postfuego). Estas plantas no germinan después del fuego porque carecen de un banco de semillas resistente al mismo. El reclutamiento puede ocurrir durante el intervalo libre de incendios, pero la terminología se refiere estrictamente a las condiciones postfuego. Las semilleras facultativas, que son plantas que tienen ambos mecanismos: de regeneración y reclutamiento postfuego, es decir, que pueden rebrotar y germinar después de ocurrido un incendio (estrategia mixta). En tercer lugar, las semilleras obligadas, plantas que no rebrotan y que dependen de la germinación de sus semillas para regenerar postfuego. En este caso el reclutamiento es masivo. Todas las plantas rebrotantes producen semillas, pero las semillas de las rebrotantes obligadas suelen ser de corta vida y las plántulas se establecen sólo en períodos entre incendios, mientras que las semilleras facultativas regeneran por rebrote y por germinación de sus semillas rápidamente después del incendio. Por último, las colonizadoras postfuego, plantas que carecen de un mecanismo de rebrote, pero reclutan después del fuego semillas dispersadas de parches no quemados o de poblaciones fuera del perímetro de fuego (Pausas y Keeley, 2014).

En la dinámica poblacional de las especies de los ecosistemas semiáridos, están involucrados procesos ecológicos que condicionan la evolución demográfica a largo plazo, tanto procesos intrínsecos como extrínsecos. Dentro de los primeros se encuentra la capacidad de regeneración post fuego que, como vimos, depende de las características de las especies o factores que inciden en la susceptibilidad de las plantas, como la cantidad de biomasa seca, la arquitectura de la planta, o componentes químicos (Bond y Van Wilgen, 1996; Christensen, 1985). Los procesos extrínsecos se relacionan con variables externas que inciden en los procesos intrínsecos, fundamentalmente las variaciones en la precipitación y la presencia de disturbios como el fuego y el pastoreo.

En ecosistemas propensos al fuego como lo es la estepa norpatagónica, las plantas comparten varias características que pueden ser vitales para su continuidad en la

comunidad que habitan. Estos atributos vitales son definidos como rasgos esenciales para la supervivencia de las especies en ambientes sujetos a disturbios recurrentes (Noble y Slatyer, 1977). La forma en que una especie arriba a un sitio disturbado o persiste en el mismo es un atributo vital, *sensu* Noble y Slatyer (1977). Las condiciones requeridas para el establecimiento y crecimiento de las plantas constituyen el segundo atributo crítico.

Como hemos ido viendo a lo largo del desarrollo de las secciones anteriores, los disturbios producen cambios estructurales en las comunidades, que dependen de la capacidad de las plantas de sobrevivir, de las características propias de las especies que la componen y de su estado en el momento del incendio (por ejemplo, cantidad de biomasa acumulada, contenido de humedad, edad). En las áreas incendiadas, los arbustos rebrotantes se benefician con la liberación de recursos, recolonizándolas rápidamente. Por ejemplo, aun cuando en condiciones usuales, los mejores sitios para el establecimiento de plántulas de *S. bracteolatus* sean los micrositos bajo coirón como veremos en la sección siguiente, la ocurrencia de fuego que abre espacios libres de competencia, combinada con condiciones meteorológicas favorables (como serían temperaturas moderadas y precipitaciones abundantes) proveen una oportunidad para el reclutamiento masivo de *S. bracteolatus* debido al aumento del espacio disponible (Franzese et al., 2009; Gonzalez et al., 2010). En las especies perennes, la recuperación postfuego por rebrote es frecuente y permite su persistencia a escala de sitio (Bond y Midgley, 2001; Ghermandi et al., 2004). A nivel poblacional, la habilidad de rebrotar reduce el recambio poblacional minimizando el efecto del disturbio y la dependencia de la población de la reproducción por semillas (Bond y Midgley, 2001).

Los disturbios estocásticos como los incendios y las sequías, pueden ser recurrentes para las plantas longevas y pueden constituir un componente importante dentro de su ciclo de vida. En ambientes propensos al fuego, muchas especies se establecen inmediatamente después del disturbio cuando los niveles de competencia son bajos. Concentrándonos en las especies que nos interesan en este estudio, podemos señalar que, en la estepa norpatagónica, luego de un incendio *F. imbricata* recluta masiva y sincrónicamente. Esto se debe en parte a un mecanismo fisiológico mediante el cual el humo estimula la germinación de las semillas (Dudinszky y Ghermandi, 2013). A su vez, los incendios crean un ambiente favorable para la germinación y

establecimiento de las plántulas a través de la liberación de recursos y de la remoción de las sustancias autoalelopáticas que produce *F. imbricata* (Dudinszky, 2015). Sin embargo, el mecanismo de reclutamiento postfuego de esta especie es aún más complejo dado que involucra la exposición de las semillas enterradas en el suelo (en el banco de semillas) y la dependencia de primaveras lluviosas (Ghermandi et al. 2013).

En general, la capacidad de rebrote basal es una estrategia presente en especies que crecen en sitios sometidos a disturbios severos como los incendios (Bellingham y Sparrow, 2000). En nuestra área de estudio, *M. spinosum* forma rebrotes a partir de yemas basales y exhibe una rápida recuperación de la biomasa aérea en las áreas incendiadas lo cual favorecería su dominancia en sectores de los pastizales del NO de la Patagonia sometidos a disturbios frecuentes (Damascos et al., 2008; Damascos y Ghermandi, 2007). Por su parte, *S. bracteolatus* presenta una estrategia mixta de rebrote y reclutamiento de plantas a partir de semillas que forman un banco transitorio, habiéndose observado pulsos de reclutamiento postfuego. Se ha mostrado que esta especie es una de las primeras en rebrotar postfuego (Franzese et al., 2009; Ghermandi et al., 2004). La presencia de *M. spinosum* y de *S. bracteolatus* en la comunidad de estepa se asocia generalmente a la degradación del pastizal por sobrepastoreo (Bertiller y Bisigato, 1998).

1.1.4. Las relaciones entre las plantas: facilitación, competencia e inhibición

El reclutamiento de las especies está limitado por las condiciones ambientales y en muchos casos depende en gran medida de la interacción entre las plantas, especialmente los mecanismos de inhibición, competencia y facilitación. La inhibición es el mecanismo por el cual las especies presentes en la comunidad modifican las condiciones ambientales de modo de impedir el crecimiento de individuos de otras especies. La alelopatía es una forma de inhibición, consistente en la influencia negativa que una planta puede tener en la germinación, crecimiento y supervivencia de otras plantas debido a la liberación de compuestos tóxicos llamados “aleloquímicos” (Arroyo et al., 2015). Por ejemplo, en el noroeste de las Patagonia, en ausencia de fuego *F. imbricata* inhibe el reclutamiento de plántulas a través de sustancias autoalelopáticas. La ocurrencia de un incendio elimina estas sustancias, permitiendo así la aparición

masiva de plántulas (Dudinszky, 2015). La facilitación, por su parte, ocurre cuando una planta adulta (nodriza) incrementa la probabilidad de emergencia, supervivencia, crecimiento y aptitud (*fitness* en inglés) de plántulas espacialmente asociadas (Callaway, 2008). Las plantas nodrizas benefician a las plántulas que se establecen bajo su protección, amortiguando las condiciones microclimáticas, es decir, reduciendo la radiación y, por ende, la temperatura superficial del suelo, disminuyendo la evapotranspiración durante el día y el riesgo de congelamiento durante la noche, así como brindando a las plántulas protección de los herbívoros (Callaway, 2008). Inversamente, la competencia ocurre cuando una planta que crece cerca de otra, ve disminuida su aptitud como consecuencia de la limitación de recursos (espacio, agua, nutrientes, luz). Sin embargo, las relaciones que se establecen entre las especies de la comunidad son dinámicas y cambian en el tiempo de acuerdo al estadio de desarrollo de la planta o de la variación de las condiciones ambientales, por lo que la dinámica del reclutamiento de las especies depende del balance entre estos dos mecanismos, que pueden ocurrir sucesivamente incluso durante el ciclo de vida de dos individuos de especies diferentes que se encuentren creciendo juntos (Holzapfel y Mahall, 1999).

Un ejemplo del cambio cualitativo en la relación entre individuos de dos especies se ha documentado en el noroeste de la Patagonia para *Pappostipa speciosa*, que actúa como especie facilitadora para el reclutamiento de *S. bracteolatus* (Ferrante et al., 2014; Franzese et al., 2009; Sala y Lauenroth, 1982). Aunque los coirones actúan como nodrizas de las plántulas de *S. bracteolatus* en las primeras etapas del desarrollo, al alcanzar mayor tamaño las plantas compiten fuertemente con los coirones. Esta relación, primero de facilitación y luego de competencia entre estas dos especies, juega un importante rol en la determinación de la abundancia de *S. bracteolatus* en este ecosistema (Franzese et al. 2009, Gonzalez et al., 2010).

La magnitud y aún la dirección (positiva o negativa) de la relación neta entre plantas puede cambiar como consecuencia de las alteraciones en el ambiente causadas por disturbios, como el pastoreo (López y Cavallero, 2017) o el fuego (Franzese, 2006; Siles et al., 2008). El efecto de las interacciones entre plantas sobre la estructura y la diversidad de las comunidades vegetales ha sido un tema central en la ecología durante el último medio siglo. En las teorías ecológicas clásicas, la estructura y diversidad de la comunidad era explicada en términos de interacciones competitivas entre plantas, ya

que, en comunidades de productividad media a alta, la disminución de la diversidad de plantas se explica por el aumento de la competencia y la exclusión de especies con menor capacidad competitiva. Sin embargo, en los últimos años, muchos estudios han reconocido el papel clave de las interacciones positivas en la diversidad. La facilitación es especialmente relevante en ecosistemas con gran variabilidad climática, por ejemplo, con años muy lluviosos seguidos por períodos secos, como el noroeste de la Patagonia, donde la presencia de plantas nodrizas permite la persistencia de especies intolerantes al estrés mediante la expansión de micrositios adecuados para el establecimiento y persistencia. Por lo tanto, las interacciones positivas son cruciales para aumentar, mantener o prevenir la pérdida de la diversidad de especies, no solo a nivel local, sino también a escala regional y global (Arroyo et al., 2015).

1.1.5. El enfoque de esta tesis

La conservación y manejo de recursos en ecosistemas semiáridos representa un desafío debido a su sensibilidad a los cambios en el uso de la tierra y a los disturbios a los que usualmente están sometidos (House et al., 2003). Después de un incendio, el establecimiento de nuevos individuos cambia la composición de la comunidad y la abundancia relativa de las distintas especies que la componen, lo que contribuye a la heterogeneidad de la comunidad (Gibson, 2013; Gonzalez et al., 2010). La comprensión de las respuestas de la comunidad a los disturbios requiere tanto del conocimiento de los patrones como de los procesos. Los patrones se centran en las especies, mientras que los procesos consideran los conjuntos de especies que juegan un rol equivalente en los ecosistemas. Estos conjuntos de especies se conocen comúnmente como "grupos funcionales" y la comprensión de la dinámica de estos grupos proporciona una visión general del funcionamiento de los ecosistemas (Enright et al., 2014)

Las consecuencias a largo plazo de los disturbios son difíciles de predecir, especialmente cuando se involucran procesos que dependen del intervalo de tiempo de observación. Los cambios en el uso de la tierra, o el cambio climático modifican el régimen de incendios en los ambientes mediterráneos. Los modelos de la dinámica de la vegetación pueden ayudar a predecir las consecuencias de estos cambios en los ecosistemas mediterráneos. Modelar la dinámica de la vegetación en ecosistemas

propensos a fuego requiere de dos procesos. El primero, se basa en observaciones de campo y experimentos, que permite producir modelos descriptivos (a menudo estadísticos), conocidos como “modelos basados en eventos”, que son una descripción simplificada de la respuesta de la vegetación a los eventos de disturbio. El segundo consiste en incluir en modelos de simulación el conocimiento ecológico de cómo funcionan las plantas (por ejemplo, la dinámica de su ciclo de vida) y los resultados de los modelos descriptivos obtenidos a partir de las mediciones y la experimentación. El modelo resultante de estos dos procesos permite simular la dinámica de la vegetación a largo plazo y evaluar la respuesta de las poblaciones y las comunidades en escenarios hipotéticos, o evaluar opciones de gestión. Ambos procesos suponen que la mejor forma de entender la dinámica de las poblaciones y consecuentemente de las comunidades de plantas es trabajar a partir del conocimiento de cómo funcionan las especies individuales (Pausas, 1998). Este último enfoque es el que daremos a esta tesis. El esquema que se muestra en la Figura 1.2 da cuenta de las interrelaciones conceptuales que involucran el objeto de estudio de esta tesis.

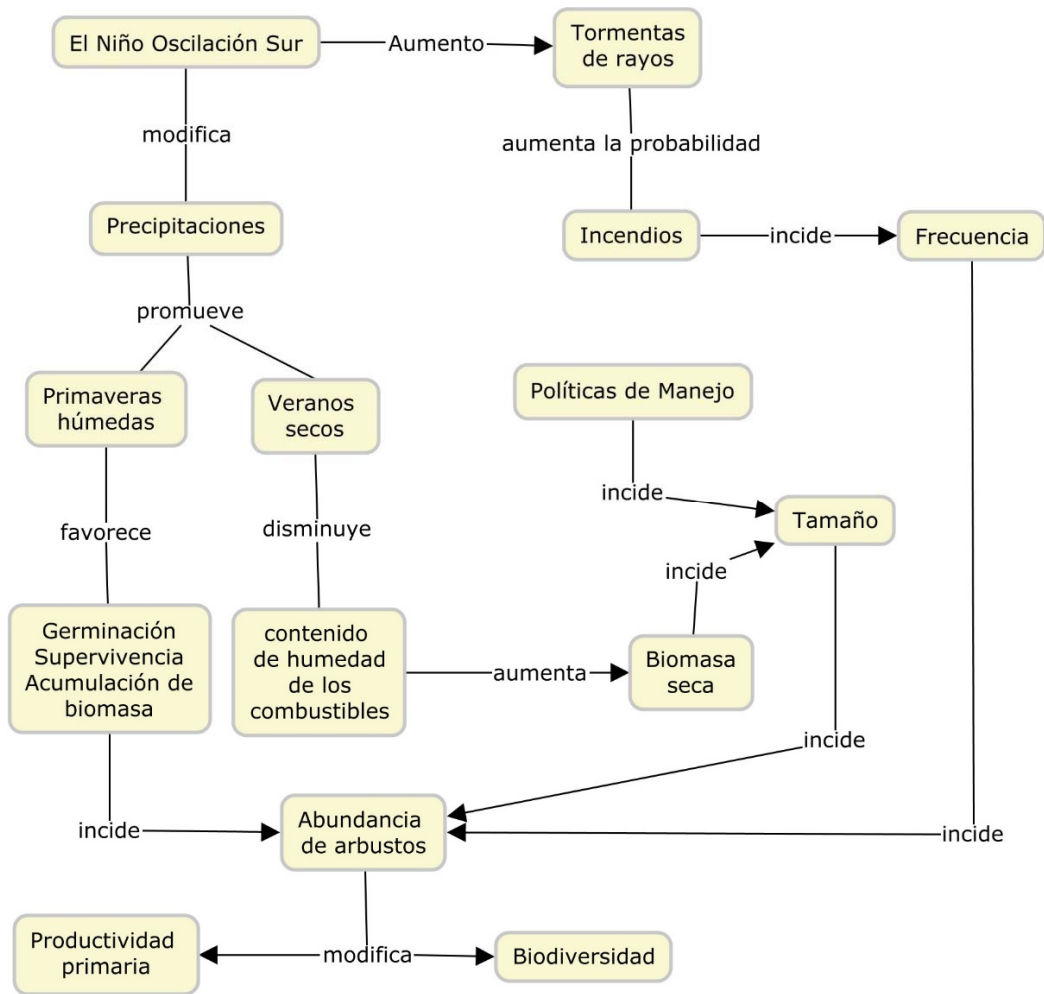


Figura1. 2. Esquema conceptual de los aspectos teóricos involucrados en esta tesis

1.2. Segunda parte: Modelos demográficos

1.2.1. Los modelos matemáticos en ecología

Uno de los desafíos centrales en ecología es comprender los mecanismos que regulan la estructura y complejidad de poblaciones y comunidades naturales. Históricamente las investigaciones han adoptado enfoques matemáticos y empíricos, aunque no siempre integrados en el mismo estudio. La teoría ecológica y los modelos matemáticos están ligados por un proceso de retroalimentación. La teoría ecológica provee de explicaciones de los patrones observados, en el marco de las cuales los modelos son formulados. Por otra parte, el proceso de evaluar modelos y contrastarlos con los datos, permite analizar qué mecanismos ecológicos subyacen y regulan el sistema en estudio. Una de las principales ventajas de la modelización teórica es que es posible explorar una amplia gama de escenarios que simplemente no serían posibles experimentalmente o mediante observaciones de campo (Codling y Dumbrell, 2012).

1.2.2. Demografía y modelos demográficos

La demografía busca comprender la forma en que las tasas vitales (supervivencia, crecimiento, reproducción, etc.) estructuran las poblaciones. La variación en estas tasas vitales representa un filtro clave que subyace y conecta muchos aspectos de la ecología y la evolución (Griffith et al., 2016; Metcalf y Pavard, 2007). La demografía constituye una de las herramientas más importantes para la descripción cuantitativa de las poblaciones. Estudia sus características en cuanto a su estructura y aspectos dinámicos, y a través de la forma en que la variación individual contribuye a la performance de la población. Estas características individuales determinan procesos demográficos poblacionales como natalidad, mortalidad, supervivencia, migración, crecimiento y reclutamiento, entre otros. Los estudios demográficos permiten estimar la dinámica a largo plazo de la población, identificar las etapas del ciclo de vida que ejercen un mayor efecto sobre esta dinámica, y cuantificar la relevancia de determinados procesos demográficos en relación a la dinámica global de la población. A partir del estudio demográfico es posible inferir las probabilidades de persistencia a largo plazo (análisis

de viabilidad poblacional) y realizar simulaciones y proyecciones en escenarios hipotéticos (Caswell, 2001; Mandujano et al., 2001; Olmsted y Alvarez-Buylla, 1995). El valor de la demografía radica en la posibilidad de utilizar modelos numéricos capaces de representar la gran variedad y complejidad de ciclos de vida que presentan los diferentes organismos en la naturaleza. Los modelos demográficos permiten tener una buena aproximación al estudio de las poblaciones como unidades ecológicas (Bierzychudek, 1992). Este vínculo entre las diferencias y variaciones individuales en los procesos demográficos, especialmente la supervivencia y la reproducción, es la base de las poblaciones estructuradas, un tema que constituye el núcleo de la demografía.

Hay un número creciente de estudios demográficos que relaciona la dinámica poblacional de diversas especies en ambientes sometidos a disturbios y que utilizan herramientas matemáticas en su análisis. Trabajos pioneros en este sentido son Pascarella y Horvitz (1998) y Tuljapurkar y Orzack (1980). En particular el estudio de los efectos del fuego sobre las poblaciones de plantas, sobre los que volveremos más adelante, uno de los primeros trabajos se debe a Silva et al. (1991). Un tipo particular de modelos matemáticos son los modelos demográficos, modelos de formulación matemática cuyo objeto es el estudio de la dinámica demográfica de poblaciones.

Los modelos demográficos son herramientas potentes para analizar los cambios en las poblaciones (Bond y Van Wilgen, 1996). Los organismos individuales son los que nacen, crecen, maduran, se reproducen y mueren. La ocurrencia de estos eventos a nivel individual depende del ambiente y de las particularidades de ese individuo. A nivel poblacional, la ocurrencia de estos eventos se traduce en tasas de natalidad, crecimiento, maduración y mortalidad, que en su conjunto se denominan parámetros demográficos. Colectivamente estas tasas representan el flujo de los individuos a través del ciclo de vida, y la dinámica de la población está definida por estas tasas (Caswell, 2001). Vale decir, el estudio de la dinámica de una población requiere de la traducción de variables ecofisiológicas medidas a nivel individual, en parámetros demográficos, como atributos emergentes de la población (Rabinovich, 1978).

Muchos organismos, especialmente aquellos que tienen una vida larga, a menudo difieren en aspectos importantes que afectan sus contribuciones actuales y futuras al crecimiento de la población. En estos casos, suele considerarse el ciclo de

vida dividido en por categorías o estados. Se han utilizado dos enfoques generales para definir categorías para modelos en poblaciones estructuradas: métodos analíticos y clasificaciones basadas en criterios biológicos (Horvitz y Schemske, 1995). Los métodos analíticos maximizan los tamaños de muestra intra-clase y minimizan el error de las estimaciones (Moloney, 1986; Vandermeer, 1978), mientras que los criterios biológicos dependen del tamaño, edad, género, estados reproductivos, desarrollo o alguna combinación de estos atributos (por ejemplo ver Kaye et al., 2001; Lediuk et al., 2016; Lefkovitch, 1965; Usher, 1969). Dentro de cada categoría los individuos se consideran equivalentes, pudiendo diferir sus características entre categorías.

1.2.3. Modelos matriciales para poblaciones estructuradas

Los modelos demográficos para poblaciones estructuradas son muy diversos y esta diversidad se debe principalmente a los supuestos y el marco conceptual en el que se encuadran. Estos modelos proporcionan un marco matemático conveniente para conectar la variación en las tasas vitales a lo largo del ciclo de vida de un organismo con su dinámica poblacional (Tuljapurkar y Caswell, 1997). Estos modelos han sido formulados a partir de ecuaciones diferenciales en derivadas parciales (Kermack y McKendrick, 1939; McKendrick, 1926), álgebra matricial (Caswell, 2001; Lefkovitch, 1965; Leslie, 1945), ecuaciones diferenciales con retardo (Nisbet, 1997), ecuaciones integro-diferenciales, las más conocidas de las cuales son utilizadas en los modelos integrales de proyección (IPM por sus siglas en inglés) (Easterling et al., 2000; Ellner y Rees, 2006) y otros marcos matemáticos que escapan a nuestro interés.

Una cuestión básica para el desarrollo de un modelo demográfico es la forma en que se considerará la variación del tiempo, es decir, si se lo tomará como una variable discreta o continua. Los datos de campo provienen necesariamente de observaciones en tiempo discreto, más aún, a menudo se recolectan en intervalos de tiempo regulares, por lo que es más práctico modelar el tiempo como una variable discreta. Existe cierta controversia acerca de los méritos relativos del modelado en tiempo discreto versus el tiempo continuo (Deng, 2008). Sin embargo, en la mayoría de la literatura acerca modelos en ecología de poblaciones estructuradas, el tiempo se modela como una variable discreta, criterio que conservaremos en este estudio.

Para una población en la que el ciclo de vida de los organismos se divide en una cantidad finita de categorías y es modelada en tiempos discretos, la evolución de la población puede describirse utilizando una matriz, denominada matriz de proyección de población. Las propiedades de la matriz, por ejemplo su espectro, determinan el comportamiento de las soluciones del modelo (Briggs et al., 2010). Estos modelos se denominan modelos matriciales para poblaciones estructuradas.

Definido en términos muy generales, el análisis demográfico a través de modelos matriciales para poblaciones estructuradas (en adelante modelos matriciales) se refiere al uso de métodos cuantitativos para predecir el estado futuro de una población o conjunto de poblaciones de interés para la conservación o manejo, con objetivos principales como: evaluar riesgo de extinción de especies amenazadas, ofrecer guías de manejo, por ejemplo identificando estadíos clave en el ciclo de vida de los organismos, determinando el tamaño óptimo para asegurar un determinado nivel poblacional para una especie en riesgo de extinción, estableciendo pautas de explotación para asegurar la persistencia de la población bajo aprovechamiento, etc. Estos objetivos ilustran algunas de las muchas maneras en que los modelos cuantitativos de crecimiento poblacional pueden ayudar a esclarecer cuestiones importantes en biología de conservación. Estos modelos se basan en análisis de datos y métodos de modelado que varían ampliamente tanto en complejidad como en el tipo y cantidad de datos que requieren (Crone et al., 2011).

Los trabajos pioneros en modelos matriciales de dinámica de poblaciones fueron desarrollados por Leslie (1945) para poblaciones estructuradas por edades, basados en los trabajos de Bernardelli (1941) y Lewis (1942), y posteriormente generalizados por Lefkovitch (1965) para poblaciones estructuradas categorías definidas en base a otros criterios diferentes de la edad. En este tipo de modelos, Lefkovitch utiliza como criterio de clasificación otros aspectos del desarrollo individual que influyen más fuertemente que la edad en los parámetros demográficos (ver Hartshorn (1975); Sarukhán y Gadgil, (1974); Usher (1969); Werner y Caswell (1977) por poner algunos ejemplos de trabajos pioneros en este aspecto). En cuanto a las herramientas matemáticas que estos modelos utilizan, se incluyen dentro del campo del Álgebra Lineal, especialmente, la Teoría de Matrices (por ejemplo ver Gantmacher, 1959). La popularidad de estos modelos se basa fundamentalmente en la sencillez de su formulación, en su potencial para ensamblar

datos complejos en un marco matemáticamente tratable, en sus sólidos fundamentos matemáticos y en la clara interpretación biológica de sus resultados (Salguero-Gómez et al., 2015). El mayor potencial de estos modelos radica en que permiten examinar la forma en que las características individuales de los organismos contribuyen a la dinámica global de la población. A pesar del hecho de la no linealidad que se reconoce en la mayoría de los paradigmas de la teoría moderna de ecología de poblaciones, estos modelos (que son lineales) son ampliamente utilizados en la práctica como una herramienta para evaluar el potencial de crecimiento de una población en un entorno determinado (Salguero-Gómez y de Kroon, 2010; Salguero-Gómez y Plotkin, 2010), y su uso ha aumentado en todo el mundo.

1.2.4. Modelos para poblaciones estructuradas en ambientes variables

La división del ciclo de vida en categorías permite la incorporación explícita de uno de los aspectos fundamentales del estudio de la demografía, ya que no todos los individuos en una población contribuyen por igual a su dinámica. Por ejemplo, las plántulas tienen una baja supervivencia y ninguna función reproductiva, mientras que las plantas grandes suelen tener una alta supervivencia y un gran rendimiento reproductivo. El primer paso en la formulación de modelos matriciales, es determinar un número apropiado de categorías en las que se dividirá el ciclo de vida de los organismos de la población, que será la dimensión de la matriz de proyección. Idealmente las categorías deberían agrupar sólo individuos con tasas demográficas similares. Esto puede hacerse subdividiendo la población en un gran número de categorías. Sin embargo, el aumento del número de categorías trae aparejada la necesidad de una gran cantidad de datos para la estimación de los parámetros de las matrices de proyección. Moloney (1986) y Vandermeer (1978) ofrecen diversos métodos para equilibrar estos objetivos que parecen entrar en conflicto. También Ramula y Lehtilä (2005) estudiaron los efectos de la dimensión de la matriz de proyección en la tasa de crecimiento poblacional para 37 especies de plantas, sugiriendo que en especies leñosas el valor de la tasa de crecimiento poblacional se mantiene prácticamente sin cambios cuando se modifica la dimensión de la matriz, esto es, que cuando se consideran más subdivisiones en el ciclo de vida de

estas especies, la estimación de la tasa de crecimiento poblacional no mejora significativamente.

1.2.4.1. Definición general del modelo

Los modelos matriciales describen la dinámica de las poblaciones a través de un intervalo de proyección discreto, descrito por la ecuación:

$$n(t + 1) = M \cdot n(t)$$

donde $n(t)$ y $n(t + 1)$ son vectores de estado de la población, en los que cada componente representa la cantidad de individuos en cada etapa del ciclo de vida en los tiempos t y $t + 1$ respectivamente, y M es la matriz de proyección de la población. Aunque el intervalo de proyección puede corresponder a cualquier intervalo de tiempo que sea conveniente, lo usual para especies con reproducción anual es un año. Como ya mencionamos, la matriz de proyección es una matriz cuya dimensión coincide con el número de categorías estadías en que ha sido dividido el ciclo de vida de un organismo de la especie en estudio (y consecuentemente con la dimensión del vector de estado). La naturaleza de la matriz de proyección M determina el tipo de modelo.

Si los elementos de la matriz M son constantes en el tiempo, los modelos son determinísticos. Estos elementos suelen ser valores promedio para las observaciones sobre todos los individuos censados. Sin embargo, es posible tener en cuenta en la definición de los parámetros del modelo, no sólo las contribuciones medias sino la variabilidad intrínseca de estos valores, a través del uso de una distribución adecuada para cada parámetro del modelo, cuyos parámetros (los de la distribución) pueden estimarse a partir de las observaciones. En este último caso, es importante elegir una distribución de probabilidad apropiada. Los modelos en los que los elementos de M varían en el tiempo, es decir, $M = M(t)$, incluyen modelos periódicos, dependientes de la densidad y estocásticos, dependiendo de la naturaleza de la variación en $M(t)$. Todos estos tipos de modelos son revisados en Caswell (2001).

Hay básicamente dos tipos de estocasticidad. Uno es la estocasticidad ambiental, que se refiere a la variación en los parámetros poblacionales debida a la variación en las

condiciones ambientales. Por ejemplo, el reclutamiento de plántulas varía según la abundancia de precipitación en la primavera. Otro tipo de estocasticidad, la estocasticidad demográfica, se refiere a la posible variación en la respuesta de los organismos aún bajo las mismas condiciones ambientales, por ejemplo, el porcentaje de germinación de semillas sometidas al mismo volumen de riego. Para incluir la variabilidad ambiental en cada iteración, de acuerdo con alguna regla probabilística, se puede seleccionar una matriz completa dentro de un conjunto finito de matrices con elementos constantes o seleccionar los valores de parámetros (dentro de un conjunto finito o infinito de parámetros tomados de una distribución) (Fieberg y Ellner, 2001). Si el parámetro es una probabilidad (por ejemplo, la supervivencia) la distribución beta es una candidata ideal debido a que varía entre 0 y 1 y tiene una forma flexible, regulada por el valor de sus parámetros. Para otros casos, como pueden ser tasas de reclutamiento, las distribuciones lognormal o gama son buenas opciones. Cuando se dispone de los valores máximo y mínimo, la distribución uniforme o triangular son las mejores opciones (Caswell, 2001).

El valor de los modelos estocásticos en dinámica de poblaciones reside en que proporcionan información valiosa para explorar y comparar la respuesta de una población ante diferentes grados de variabilidad ambiental, simulando diferentes escenarios (reales o de posible interés) que evalúen la respuesta de las poblaciones a diversos conjuntos de condiciones ambientales. La teoría de modelos matriciales estocásticos ha sido ampliamente desarrollada por Caswell (2001); Morris y Doak (2002) Tuljapurkar y Caswell (1997) y Tuljapurkar y Orzack (1980) entre otros, y abunda la bibliografía donde estos modelos son aplicados al estudios poblacionales. De hecho, existe una base de datos denominada COMPADRE Plant Matrix, un repositorio en línea de acceso abierto de dinámica de poblaciones de plantas que, en su versión 3.0, contiene matrices de proyección más de 900 especies de plantas, así como información complementaria que permite la interpretación en profundidad de la demografía de la especie, tal como la ubicación geográfica de las poblaciones en estudio, la ecorregión, los períodos de estudio, la forma de crecimiento de la planta y otros descriptores (Salguero-Gómez et al., 2015).

En las últimas décadas se han desarrollado modelos para poblaciones de plantas que incluyen el estudio de la dinámica poblacional estocástica bajo el impacto de

incendios, inundaciones o huracanes (Caswell y Kaye, 2001; Pascarella y Horvitz, 1998; Smith et al., 2005) aplicados a una variedad de especies, incluidas especies amenazadas e invasoras (Gaoue et al., 2011; García, 2007; Koop y Horvitz, 2005; Lediuk et al., 2016).

1.2.4.2. Requerimientos para su implementación

En cualquiera de los casos, ya sea que se trate de estocasticidad demográfica o ambiental, la población varía a través de un ambiente descrito por una secuencia aperiódica de matrices de proyección. En un ambiente constante, el Teorema de Fuerte Ergodicidad (ver Caswell 2001, pág. 84) garantiza que, bajo determinadas condiciones para la matriz de proyección, la estructura de la población converge independientemente de las condiciones iniciales. En este caso las poblaciones se denominan ergódicas. Para que una población sea ergódica, la matriz de proyección deberá ser *primitiva*, es decir, debe existir una potencia $k > 0$ tal que la matriz elevada a la potencia k tiene todas sus componentes positivas. En el caso de modelos para ambientes variables contamos con un teorema análogo, el Teorema de Ergodicidad Débil. Este teorema señala que en el caso en que la variación ambiental está caracterizada por una secuencia de matrices $M(t)$ tomadas de un conjunto ergódico (esto es, que existe un valor $p > 0$, tal que para cualquier producto longitud p de las matrices del conjunto (con repeticiones permitidas) todos los elementos de la matriz producto son mayores que cero), las diferencias entre las estructuras resultantes de cualquier condición inicial tienden a cero (Caswell, 2001). Este teorema fue generalizado por Cohen (1986), en un teorema que muestra que si las matrices provienen de un conjunto ergódico, la población converge a una distribución estacionaria.

1.2.4.3. Resultados que se obtienen de las simulaciones

Para los modelos matriciales estocásticos (al igual que en el caso determinístico) pueden obtenerse varios resultados que describen la dinámica poblacional a través de la selección estocástica de matrices o de parámetros. Los principales son:

- la tasa estocástica de crecimiento poblacional, normalmente denotada con λ_S . Este valor se obtiene por simulación numérica y los distintos métodos estiman $\log \lambda_S$,
- un intervalo de confianza para el estimador de $\log \lambda_S$,
- la matriz de sensibilidades,
- la matriz de elasticidades,
- la proyección poblacional para las distintas simulaciones.

Tasa estocástica de crecimiento poblacional y su intervalo de confianza

Un estimador adecuado y comúnmente usado para evaluar la tendencia a largo plazo de la población es la tasa estocástica de crecimiento poblacional λ_S que se estima a partir de $\log \lambda_S$. Al igual que en el caso determinístico, la comparación de $\log \lambda_S$ con cero es un indicador de la variación a largo plazo de la población. Si $\widehat{\log \lambda_S} > 0$ la población tiene una dinámica asintótica creciente, si es $\widehat{\log \lambda_S} < 0$ tiene una dinámica decreciente y si $\widehat{\log \lambda_S} = 0$ no se esperan cambios en los números poblacionales (o si λ_S es mayor, menor o igual a 1, respectivamente).

Esta tasa se define como:

$$\log \lambda_S = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \cdot \log \frac{N(t)}{N(0)}$$

donde $N(t)$ es el número total de individuos de la población al tiempo t (la suma de las componentes del vector de estado $n(t)$) y $N(0)$ es cualquier población inicial.

La dinámica resultante del modelo depende de los supuestos respecto a los procesos que generan las matrices de proyección (Caswell, 2001). La mayoría de las aplicaciones en biología de la conservación suponen que los procesos estocásticos que generan las matrices de proyección son cadenas de Markov. En estos casos, la dinámica a largo plazo de la población es independiente de la población inicial. A medida que t se hace más grande, el logaritmo del tamaño de la población $\log(N(t))$ tendrá una distribución aproximadamente gaussiana (Fieberg y Ellner, 2001).

Dado que el cálculo analítico de la ecuación anterior no es siempre posible, la estimación puede obtenerse por simulación numérica como:

$$\widehat{\log \lambda_S} = \frac{1}{T} [\log N(T) - \log N(0)]$$

proyectando una población inicial arbitraria $N(0)$, donde T es una cantidad de unidades de tiempo sobre la cual itera el modelo (Caswell, 2001; Tuljapurkar et al., 2003). La ley de los grandes números y sus generalizaciones (ver Caswell 2001, p, 393) garantiza la convergencia de este cálculo con probabilidad 1 si T es suficientemente grande. En la práctica Caswell sugiere $T \geq 10.000$.

La Figura 1.3. muestra un ejemplo de la estimación de la tasa de crecimiento poblacional calculada a partir de uno de los modelos que desarrollaremos en el Capítulo 3 (*S. bracteolatus*) con su banda de confianza, considerando una frecuencia de fuego de una vez cada 6 años.

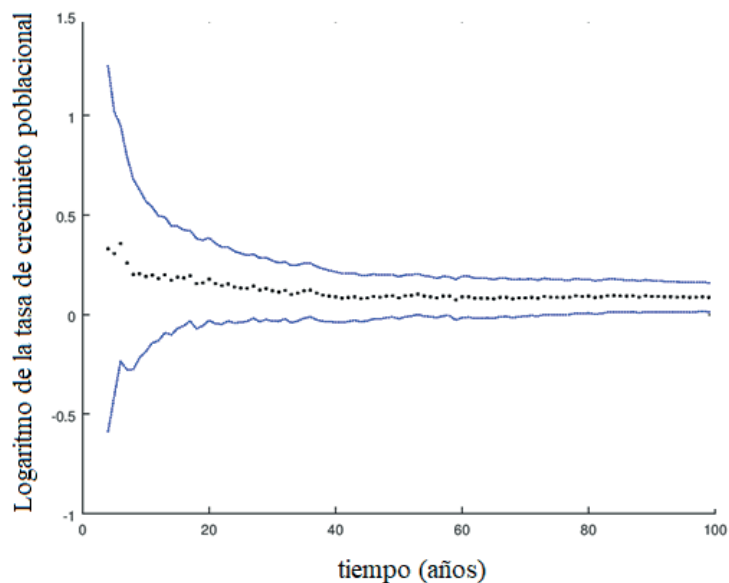


Figura 1.3. Simulaciones para la estimación del $\log(\lambda_S)$ para *S. bracteolatus*, considerando una frecuencia de fuego de una vez cada 6 años, para los primeros 100 años de la simulación. La línea negra muestra la tendencia convergente del valor estimado. Las líneas azules la banda de confianza para el estimador.

Se muestran los primeros 100 años de la simulación. Se observa que el estimador promedio tiene escasa variabilidad entre repeticiones (100 en este caso), aún para

tiempos muy breves. En la medida que t se hace más grande, se estrecha la banda de confianza.

Existe también otra forma de cálculo además de la simulación numérica, conocida como la aproximación de Tuljapurkar (ver Morris y Doak, 2002, pág. 498), quien desarrolló una aproximación basada en el supuesto de que la variación entre las matrices anuales no es grande. Si existe alguna duda acerca de si la variación en los elementos de la matriz es lo suficientemente pequeña como para justificar el uso de la aproximación de Tuljapurkar, los estimadores $\log \lambda_S$ deben calcularse con ambos métodos y evaluar si las dos estimaciones difieren sustancialmente. Aunque el método de simulación es más preciso cuando hay un gran grado de variación en los elementos de la matriz, si la variación es pequeña o moderada, la aproximación de Tuljapurkar es útil porque puede calcularse, mientras que se necesitan muchos miles de ejecuciones para calcular $\log \lambda_S$ por simulación.

La precisión de este estimador puede ser calculado calculando la varianza $V(r(t))$ y el intervalo de confianza:

$$\left[\widehat{\log \lambda_S} - 1,96 \sqrt{\frac{V(r(t))}{T}}, \widehat{\log \lambda_S} + 1,96 \sqrt{\frac{V(r(t))}{T}} \right]$$

donde $V(r(t))$ es la variancia de $r(t) = \log(N(t+1)) - \log N(t)$ para $t = 1, \dots, T$ (Caswell, 2001).

Análisis de sensibilidades y elasticidades

Los resultados que se obtienen del análisis del modelo estocástico, son un conjunto de indicadores demográficos (como la tasa estocástica de crecimiento poblacional, la estructura estable de la población, por ejemplo). Estos indicadores, son función de las tasas vitales, y a través de ellas, de variables ambientales y biológicas. Los resultados de los análisis de perturbaciones (que incluye el análisis de sensibilidades y elasticidades) son a menudo más interesantes, robustos y útiles que la estimación de parámetros misma (Caswell, 2001). Este análisis puede ser utilizado por ejemplo para predecir los resultados de cambios en las tasas vitales, que podrían ser impuestos por cambios en el

ambiente o por decisiones de manejo o diseñar futuros esquemas de muestreo. Los errores en la estimación de las tasas vitales producen errores en los estadísticos demográficos. Los más importantes son aquellos que se cometen en los parámetros demográficos a los cuales la tasa de crecimiento poblacional es más sensible. Esta información podría usarse para diseñar esquemas de muestreo que focalicen en la estimación de las tasas vitales que más importan (Caswell, 2001; Morris y Doak, 2002).

El análisis de sensibilidades permite distinguir aquellos procesos cuya variación afectarían en mayor medida la tasa de crecimiento poblacional, es decir, a mayores valores de sensibilidad de un elemento de la matriz de proyección, a pequeñas perturbaciones en ese parámetro, podrían esperarse mayores variaciones en la tasa de crecimiento poblacional. Es importante notar que en el caso determinístico, la sensibilidad del autovalor dominante (que representa la tasa de crecimiento poblacional) a perturbaciones en el elemento a_{ij} de la matriz de proyección, está definida por la derivada parcial de esa tasa de crecimiento poblacional con respecto a dicho elemento de la matriz. La sensibilidad de λ_s a perturbaciones en el elemento a_{ij} de la matriz M_t , se define como:

$$s_{ij} = \frac{\partial \lambda_s}{\partial a_{ij}} = \lambda_s \frac{\partial \log(\lambda_s)}{\partial a_{ij}}$$

donde i y j corresponden a la fila y columna respectivamente, en la que se ubica el elemento a_{ij} en la matriz. La matriz de sensibilidades es del mismo orden que la matriz de proyección, en la cual cada elemento representa sensibilidad de la tasa de crecimiento poblacional a pequeñas perturbaciones en los parámetros demográficos.

En un ambiente variable, el elemento a_{ij} de la matriz puede tener diferentes valores en cada estado del ambiente, y tampoco tenemos un autovalor dominante, sino que tenemos una estimación (usualmente numérica) de la tasa estocástica de crecimiento poblacional. Por lo tanto, la “derivada” de la tasa estocástica de crecimiento con respecto a a_{ij} no es un número único sino un conjunto de números (uno para cada estado del ambiente) que conforman una derivada funcional (Tuljapurkar et al., 2003). El cálculo de las sensibilidades puede hacerse computacionalmente.

La matriz de elasticidades (o sensibilidades proporcionales) por su parte, es una matriz del mismo orden donde cada elemento representa la contribución relativa de cada elemento a_{ij} de la matriz M_t a la constitución de la tasa de crecimiento poblacional λ_s . Así, una elasticidad de 0,6 indica que el 60% del valor de la tasa de crecimiento poblacional es debido a ese proceso. Como la suma de las elasticidades es 1, pueden interpretarse individualmente o agrupadas según un criterio de interés, como podría ser, por ejemplo, agrupar todas las elasticidades que corresponden a los aportes de una categoría a todas las demás, o las que corresponden a un mismo proceso demográfico.

Las elasticidades se definen como:

$$e_{ij} = \frac{\partial \log(\lambda_s)}{\partial \log(a_{ij})}$$

Para detalles de la implementación del cálculo ver Caswell (2001), pág. 405-407, o Morris y Doak (2002), Capítulo 9.

Estructura poblacional a largo plazo

En el caso determinístico, el Teorema de Perron Frobeniüs (Gantmacher, 1959) asegura que si la matriz de proyección es primitiva, la estructura de la población converge exponencialmente a una distribución proporcional al autovector dominante (a derecha) de dicha matriz. Cuando se introduce estocasticidad, el modelo fluctúa bajo el impacto de la variación ambiental y demográfica. Todo el proceso recae en la generación de la secuencia de matrices que gobernará la dinámica de la población. En los casos de modelos no determinísticos, la distribución de los individuos en las categorías del ciclo de vida, se da como un vector de abundancias relativas, es decir:

$$w(t + 1) = \frac{M(t) \cdot w(t)}{\|M(t) \cdot w(t)\|}$$

con $w(0)$ el vector inicial definido de modo que $\|w(0)\| = 1$.

Cohen (1977a, 1977b, 1976, citado en Caswell 2001) mostró que la distribución de probabilidad de del vector de estado $w(t)$ (de norma 1) converge a una distribución

estacionaria independientemente de la condición inicial. El cálculo de la distribución estable es extremadamente complejo (Caswell, 2001).

En el Capítulo 3 usaremos estos modelos para analizar y describir la dinámica poblacional de tres arbustos nativos de la Patagonia en un ambiente temporalmente variable, donde la variabilidad ambiental se considera sujeta principalmente a dos factores: la ocurrencia (frecuencia, tamaño e intensidad) de incendios en el verano, y la abundancia de precipitación, tanto en primavera (época de germinación y establecimiento de plántulas) como en verano (época de ocurrencia de los incendios).

Capítulo 2. Metodología general

En este capítulo describimos el área de estudio en la que se recolectaron los datos de campo, la descripción botánica de las especies estudiadas, los experimentos de invernadero realizados que son comunes a las tres especies con las que desarrollaremos los modelos del capítulo siguiente y las bases de datos disponibles que fueron utilizadas para la estimación de los parámetros de distribuciones y funciones que utilizamos en la elaboración de los modelos. Aspectos metodológicos específicos de cada modelo se desarrollarán en cada caso. Todos los procedimientos descriptos en este capítulo son propios de esta tesis.

2.1. Área de estudio

El área de estudio se ubica en la Estancia San Ramón, Departamento de Pilcaniyeu, Provincia de Río Negro (41°03'S - 71°01'O), 30 km al este de San Carlos de Bariloche, en el ecotono entre el bosque andino patagónico y la estepa patagónica (Fig. 2.1). El clima es de tipo mediterráneo con precipitaciones acumuladas en otoño-invierno y un moderado déficit hídrico en la época estival. La temperatura media es de 7,4°C, con una máxima media del mes más cálido (enero) de 21,7°C, y una mínima media del mes más frío (julio) de -3,4°C.

La precipitación media anual es de 580 mm. Los vientos dominantes en la región son del sector oeste - noroeste, siendo más frecuentes en los meses de primavera y verano, con velocidades medias de 30 a 35 km/h que acentúan el déficit hídrico en la estación cálida (estación meteorológica Ea. San Ramón, años 1927- 2015, datos no publicados). La vegetación está dominada por las gramíneas perennes *Pappostipa speciosa* y *Festuca pallesens* acompañadas por los arbustos *Acaena splendens*, *M. spinosum* y *S. bracteolatus*, dispersos en el pastizal y *Discaria articulata* y *F. imbricata* formando matorrales.

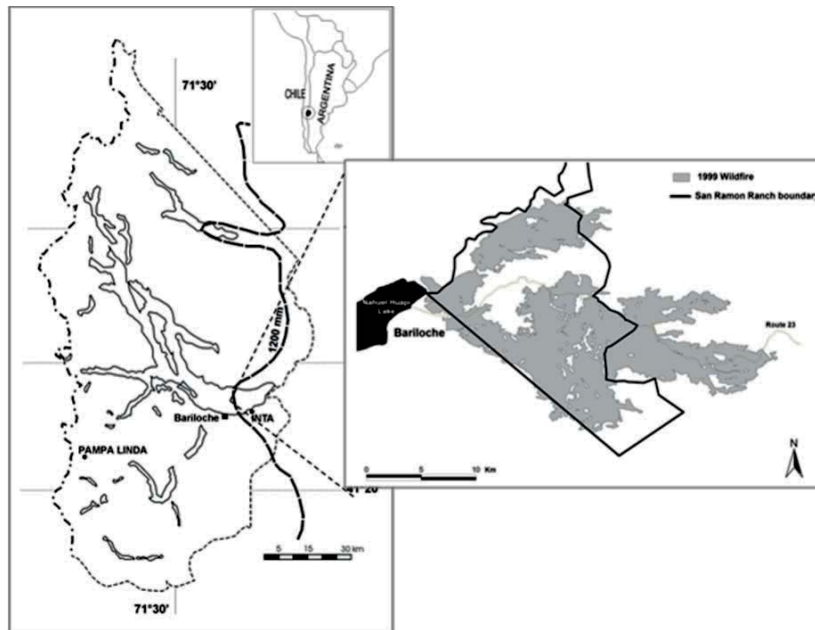


Figura 2.1. Área de estudio. En la región ampliada se muestran los límites, en negro, de la estancia San Ramón mientras el área gris indica el área quemada en enero de 1999 (modificado de Oddi et al., 2010).

El área está dominada por un paisaje volcánico erosivo, suavizado por los avances glaciarios del Pleistoceno, dando origen a un relieve ondulado con afloramientos rocosos (Fig. 2.2). En general, los suelos son Haploxeroles, moderadamente profundos a profundos, de texturas franco-arenosas y bien provistos de materia orgánica (López et al., 1996).



Figura 2.2. Panorámica del área de estudio (enero 2004). Actualmente la zona se encuentra modificada por el nuevo trazado de la Ruta Nacional 23.

2.2. Especies en estudio

2.2.1. *Fabiana imbricata*

Fabiana imbricata Ruiz et Pavón (Solanaceae, palo piche) es una de las cinco especies de arbustos del género *Fabiana* que crecen en la Patagonia. Su distribución se extiende desde el sur de Mendoza hasta el centro de Chubut en la Argentina y desde Atacama hasta Valdivia en Chile (Correa, 1999), encontrándose en el ecotono bosque-estepa. Se trata de un arbusto leñoso de hasta 3 m de altura con tallos densamente hojosos y pubescentes, cuya reproducción ocurre solamente por semillas y que no rebrota post-fuego (Fig. 2.3a). Es un arbusto longevo y se han datado plantas de más de 150 años (Oddi et al., 2010). La corteza es rugosa, cubierta por asperezas que son los remanentes de ramas u hojas caídas (Fig. 2.3b). El período de floración se extiende de septiembre a enero y las semillas maduran de marzo a abril. Las flores son de color blanco o violáceo y se presentan en las ramitas axilares o terminales (Fig. 2.3c). Su fruto es una cápsula de unos seis milímetros de longitud que contiene en promedio 16 semillas muy pequeñas (0,09 mg, Gonzalez y Ghermandi, datos no publicados; Fig. 2.6a). La producción de semillas por planta es elevada y se estimó en 200.000 (Ruede, 2006; Gonzalez and Ghermandi, 2008).

La reproducción por semillas es lo que le permite mantener y expandir sus poblaciones. Las semillas se dispersan por gravedad y, por sus características morfológicas, es posible inferir que son longevas y, por ende, formadoras de bancos persistentes (Gonzalez y Ghermandi, 2008). Esta especie es característica de la estepa del noroeste de la Patagonia donde forma grandes matorrales monoespecíficos y coetáneos que se ubican a media ladera, decreciendo su densidad al llegar a los roquedales, donde se encuentran los ejemplares más antiguos refugiados por la dinámica de avance y retracción debida a los incendios (Oddi, 2013) (Fig. 2.3a).

a)



b)



c)



d)

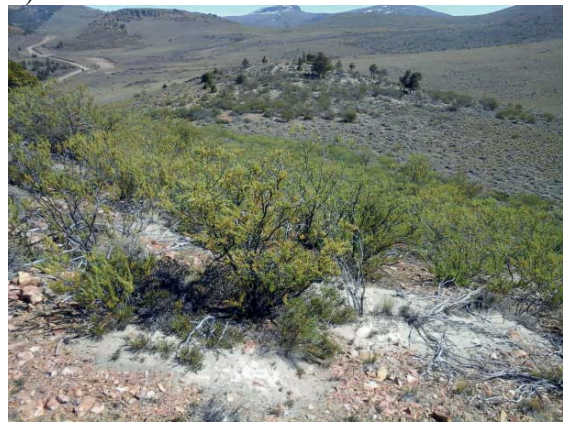


Figura 2.3. a) Planta adulta de *F. imbricata* en flor. b) Detalle de una rama donde puede verse la corteza rugosa, c) Detalle de las flores y c) Matorral de *F. imbricata* creciendo a media ladera (estancia San Ramón).

2.2.2. *Senecio bracteolatus*

Senecio bracteolatus Hook. & Arn. (Asteraceae, charcao o charcao verde), es una de las 270 especies del género *Senecio* en la Argentina. Es un arbusto endémico del noroeste de la Patagonia, cuya distribución va desde el norte de la provincia de Neuquén hasta el noreste de la provincia de Chubut, formando poblaciones dispersas. Mide entre 40 y 100 cm de altura, posee tallos erectos hojosos hasta el ápice y es densamente ramoso desde la base (Correa, 1999; Franzese, 2006). Florece al final de la primavera, fructifica al inicio del otoño y las semillas (Fig. 6b) se dispersan por el viento (dispersión anemófila) a finales del verano (Fig. 2.4). Alcanza la madurez reproductiva a los 5 años, forma

capítulos numerosos en los extremos de las ramas y produce abundantes semillas (entre 8.000 y 80.000 por planta) muy pequeñas (1,03 mg) que forman bancos transitorios. En relación a los incendios posee una estrategia mixta: por rebrote y reclutando a partir de las semillas. Se encuentra un mayor establecimiento de plántulas protegidas por coirones (efecto nodriza) que en claros y bajo arbustos de la propia especie (Franzese et al., 2009; Gonzalez and Ghermandi, 2012).

a)



b)



c)



Figura 2.4. a) Planta adulta de *Senecio bracteolatus*. b) Detalle del aquenio con pappus c) Detalle de la inflorescencia

2.2.3. *Mulinum spinosum*

Mulinum spinosum (Cav.) Persoon (Apiaceae, neneo) es un arbusto hemisférico en forma de cojín que alcanza los 70 cm de altura. Las hojas son espinosas y desprenden un aroma intenso y característico (Fig. 2.5). Florece a fines de la primavera y principios del verano (noviembre-enero) (Damascos y Ghermandi, 2007) y produce semillas aladas (4,9 mg, Gonzalez y Ghermandi, datos no publicados) a fines del verano (Fig.

2.6c), que se dispersan algo por viento, siendo su dispersión principal por gravedad (Fernández et al., 2002; Gonzalez y Ghermandi, 2012) (Fig. 2.5).

Es la especie más ampliamente distribuida del género *Mulinum*, y la única que presenta áreas de distribución disjuntas, ya que además de vivir a lo largo de los Andes y la Patagonia -desde San Juan hasta Santa Cruz en el oeste y el sur de Argentina y las regiones limítrofes de Chile-, también lo hace en las Sierras Pampeanas (provincia de San Luis) y en la Sierra de la Ventana (provincia de Buenos Aires) o sea en el centro de la Argentina (Fernández et al., 2017).



Figura 2.5. a) Sector invadido por *M. spinosum* en otoño. Puede observarse la acumulación de biomasa seca en pie. b) Vista de la planta cuando ya ha dispersado las semillas. Se ven brotes de la nueva temporada de crecimiento. c) Planta en flor. d) Detalle de la flor.

2.3. Experimentos de germinación y supervivencia de plántulas

Entre febrero y abril de 2010 se cosecharon semillas de *S. bracteolatus*, *F. imbricata* y *M. spinosum*, seleccionadas al azar de varias plantas adultas ($n > 10$). Asimismo, se recolectó tierra en el área de estudio que fue esterilizada en estufa a 100°C por 48 hs. En octubre se dispusieron en invernadero 112 bandejas de 10 x 13cm con tierra estéril tamizada en las que se sembraron 10 semillas por bandeja. Las semillas fueron cuidadosamente seleccionadas bajo microscopio para evitar sembrar aquellas depredadas o vanas (método por presión) (Fig. 2.6). Las bandejas fueron sometidas a cuatro regímenes de riego: bajo, moderado, alto y muy alto, según los cálculos y metodología descriptos a continuación. Los monitoreos se hicieron semanalmente durante tres meses (Fig. 2.7). Una vez finalizado el experimento, las plantas fueron trasladadas en macetas a jardín común y se monitoreó su supervivencia anualmente hasta la floración.



Figura 2.6. Semillas de a) *Fabiana imbricata*, b) *Senecio bracteolatus* y c) *Mulinum spinosum*.

Para el cálculo del volumen de riego se tomó la serie 1928 – 2015 de precipitación acumulada mensual en la estación meteorológica San Ramón. Se

consideró la precipitación de primavera como la precipitación acumulada de los meses de septiembre, octubre y noviembre. Estas sumas fueron divididas en cuartiles, y el punto medio de cada cuartil fue considerado indicador de cada uno de los niveles de riego. Luego, para el cálculo de la cantidad de agua a utilizar en el experimento de germinación, se escaló esta cantidad a la superficie de la bandeja. El volumen de agua calculado fue dividido en partes iguales para realizar riegos regulares tres veces a la semana por tres meses.

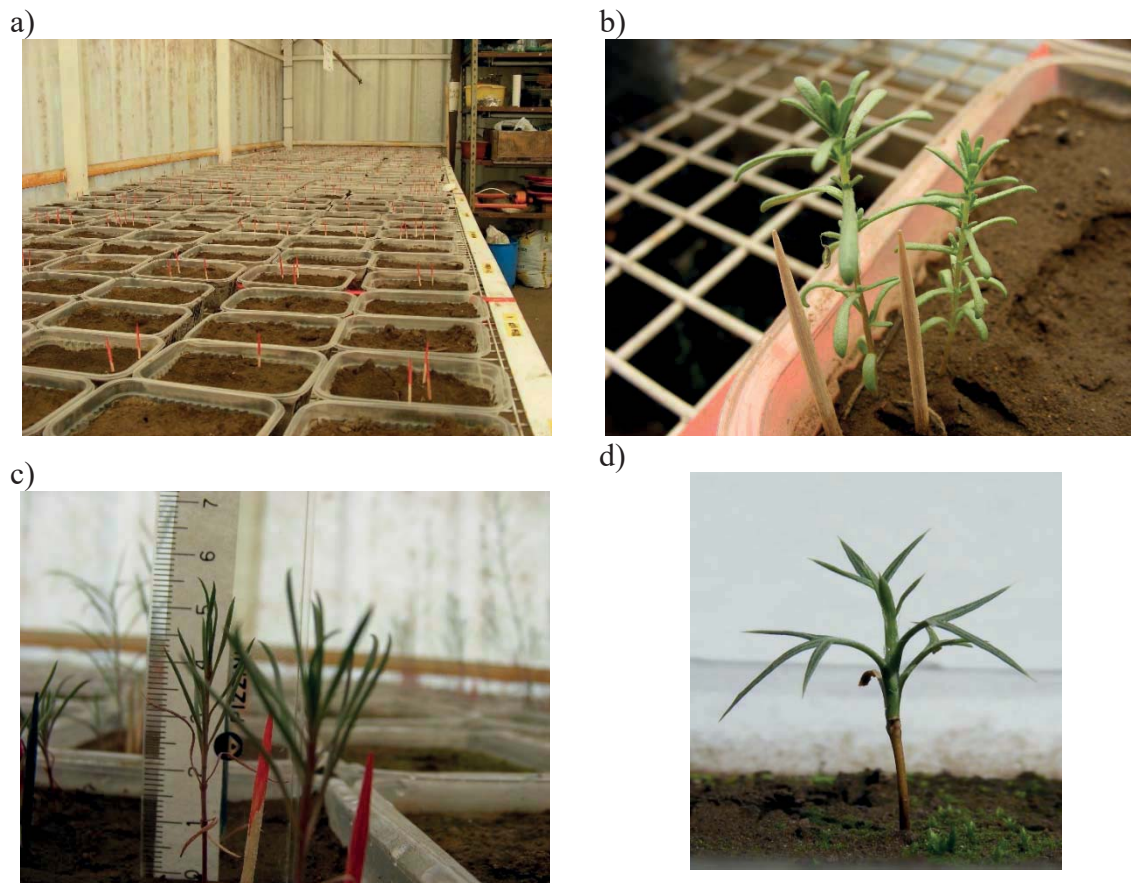


Figura 2.7. a) Experimento de germinación de las tres especies con cuatro niveles de riego. Plántulas de: b) *Fabiana imbricata*, c) *Senecio bracteolatus* y d) *Mulinum spinosum*.

2.4. Datos de campo

2.4.1. Monitoreo a campo de plantas de *S. bracteolatus*

En diciembre de 2012 se delimitó una parcela de 10 m x10m ubicada en una clausura para evitar el ganado. Se identificaron todos los individuos adultos (con evidencias de

estructuras reproductivas), juveniles (plantas sin evidencias de estructuras reproductivas y más de dos ramificaciones y tallo lignificado) y plántulas (plantas sin ramificaciones o con hasta 2 ramitas y con tallo no lignificado). Cada planta fue marcada con una estaca y una etiqueta que permitiera su identificación al año siguiente (Fig. 2.8). La parcela fue monitoreada en diciembre de 2013 momento en el cual se identificaron las plántulas nuevas, establecidas en la primavera del 2013. Esto permitió dividir el conjunto de plántulas en dos categorías: plántulas *P2* (establecidas el año anterior, con hasta dos ramificaciones, y con tallo no lignificado) y plántulas *P1*, plantas de menos de un año (establecidas entre los muestreos 2012 y 2013, más chicas que las anteriores, sin ramificaciones). Además de la supervivencia en cada planta marcada se registró: altura, número de ramificaciones y evidencias de floración.

a)



b)



c)



Figura 2.8. a) Parcela delimitada en el área de estudio, b y c) plantas marcadas para su monitoreo.

2.4.2. Otros datos de campo

Además, para la estimación de los parámetros de los modelos poblacionales se utilizaron bases de datos preexistentes, cuyas metodologías describimos brevemente a continuación.

Transectas. En dos pastizales postfuego y en uno testigo dentro del área de estudio se colocaron tres transectas de 100 m de longitud por sitio, desde el borde del matorral y perpendiculares a él. Cada 10 m se ubicó una estaca y en cada estaca dos cuadrados de 1 m de lado, divididos en 100 cuadrados de 10 cm de lado. En cada uno, desde 1999 a 2007, se realizaron mediciones de cobertura por especie en los tres sitios, y sólo en el sitio testigo este monitoreo sigue en curso. De esta manera se tienen datos de cobertura por especie y totales a lo largo del tiempo (Ghermandi, 2006; Ghermandi et al., 2004). Estos datos son utilizados para la estimación de la disponibilidad de micrositos bajo coirón y de claros para el modelo de *S. bracteolatus*, y para la definición de una variable utilizada en los modelos como proxy de la intensidad de fuego.

Parcelas circulares post fuego. A partir de enero 2001 hasta 2006 se monitoreó en un postfuego en la Ea. San Ramón la ocupación del espacio y el reclutamiento de los todos los arbustos presentes en cinco parcelas de 10 m de diámetro (78,5 m²). (Ghermandi et al., 2006). Se registró el número de plántulas por especie y el número de plantas rebrotantes. Además, se midieron dos diámetros máximos de copa y la altura de todos los individuos y se registró la aparición de flores y frutos.

Quema de plantas individuales. Con el objetivo de evaluar la capacidad de regeneración postfuego de los arbustos *M. spinosum* y *S. bracteolatus* se aplicaron dos tratamientos de quema de plantas individuales. La quema se realizó con un quemador a gas portátil y la temperatura se midió con termocuplas conectadas a un *datalogger*. Se seleccionaron plantas de tamaño similar (entre 40 y 70 cm de diámetro) en una clausura que excluye el ganado doméstico y se aplicaron dos tratamientos: temperatura baja (entre 200°C y 500°C) y alta (entre 500°C y 900°C). Durante dos ciclos de crecimiento post-quema (septiembre 2008-marzo 2010) se midieron mensualmente la altura, el diámetro basal y la longitud de las ramas de los arbustos en las plantas que recibieron tratamiento y en plantas control. Se calculó el porcentaje de mortalidad y de plantas con rebrotes y la tasa relativa de crecimiento de los mismos. Al finalizar los dos ciclos de

crecimiento estudiados se determinó la biomasa aérea generada por los rebrotes (Gonzalez et al., 2015).

2.5. Bases de datos

Otras fuentes de información que utilizamos para la construcción de los modelos fueron las bases de datos (de elaboración propia) que describiremos a continuación.

2.5.1. Tablas de precipitaciones

Se utilizaron los datos de las precipitaciones registrados en la estación meteorológica ubicada en el área de estudio (Ea. San Ramón), en el período 1927-2015. A partir de éstos se calculó la precipitación acumulada de primavera como la suma de las precipitaciones de septiembre, octubre y noviembre y la de verano como la suma de las precipitaciones de diciembre, enero y febrero.

2.5.2. Tamaño de incendios

Construimos una base de datos de incendios modificada de de Torres Curth et al. (2008) que abarca el período 1984-2004, ubicados en el área de estudio y aledañas. La base fue completada con datos de Oddi y Ghermandi (2016, 2015) para incendios anteriores (desde 1973) y posteriores (hasta 2011) quienes trabajaron en un área casi coincidente con aquella utilizada por de Torres Curth et al (2008) aunque más al este del ejido de Bariloche. En estos trabajos se utilizaron técnicas dendrocronológicas e imágenes satelitales. De esta manera, resultaron seleccionados 596 incendios. Los valores de las áreas fueron convertidos a proporciones del área de estudio. En los modelos que desarrollaremos en los capítulos siguientes esta base de datos se utilizará de distintos modos, lo cual será explicado en la metodología específica de cada modelo.

2.6. Modelos demográficos

Para cada especie se desarrolló un modelo demográfico estocástico para la dinámica poblacional, usando un modelo matricial de Lefkovich, $n(t + 1) = M(t) \cdot n(t)$ (Caswell, 2001), donde el vector $n(t)$ representa la estructura de la población en cada unidad de tiempo t , y $M(t)$ es la matriz de proyección para cada tiempo t , como explicamos en el Capítulo 1. Detalles específicos sobre cada uno de los modelos se expondrán en el capítulo siguiente.

El objetivo de este estudio es analizar la forma en que la frecuencia y tamaño de los incendios y la variación de las precipitaciones de primavera y/o verano inciden en la dinámica poblacional a largo plazo de cada especie. Para ello realizamos simulaciones numéricas variando la frecuencia de incendios.

Para cada frecuencia de fuego se obtienen los siguientes resultados:

- $\log(\lambda_s)$: logaritmo natural de la tasa de crecimiento poblacional estocástica,
- El intervalo de confianza del estimador
- La media del estimador para las repeticiones y su intervalo de confianza
- Matrices de sensibilidades y elasticidades calculadas como la matriz promedio de las repeticiones (ver Capítulo 1)
- Vector de estado promedio: distribución proporcional de los individuos de la población en las categorías definidas, una vez alcanzada la estabilidad

Cada simulación consistió en 10000 iteraciones (siguiendo a Caswell, 2001). Dado que los modelos introducen estocasticidad se realizaron 100 réplicas de cada simulación, obteniendo para cada resultado estimado, además del intervalo de confianza del estimador para cada simulación, una media de las repeticiones y un intervalo de confianza. Además, realizamos un test de Kruskal-Wallis con un nivel de significación del 5% para diferencias de medias y para diferencias con 0.

2.7. Evaluación de la convergencia y robustez de los supuestos

Existen varios teoremas que permiten evaluar la ergodicidad de una matriz o un conjunto de matrices a partir de propiedades de los dígrafos que las representan.

Resumidamente puede decirse que.

1. Definición: Un dígrafo es fuertemente conexo si dado cualquier par ordenado de nodos existe un camino que parte del primero y llega al segundo (en ese orden).
2. Definición: Una matriz es A primitiva si $A \geq 0$ y existe $p > 0$ tal que $A^p > 0$.
3. Teorema: Si dígrafo es fuertemente conexo, existe un circuito que contiene a todos los nodos.
4. Teorema: Si un dígrafo fuertemente conexo con un bucle en al menos uno de sus nodos. Entonces, su matriz es primitiva.
5. Teorema: Si la matriz de proyección (asociada al dígrafo del ciclo de vida) es primitiva, entonces es ergódica

Las demostraciones pueden verse en de Torres Curth y Montoro (2001)

En el caso estocástico, aun cuando los elementos de la matriz de proyección cambian en el tiempo son siempre positivos, por lo que existen argumentos teóricos (que no desarrollaremos aquí) para garantizar la ergodicidad de un conjunto de matrices de proyección a partir de evaluar si el dígrafo que las representa es fuertemente conexo. Esto garantizaría la convergencia del método a los resultados explicitados en la segunda parte del Capítulo anterior. También esto puede evaluarse numéricamente. Para cada especie y para cada corrida del modelo calculamos la matriz producto de todas las matrices de proyección utilizadas y chequeamos que fuera estrictamente positiva. Este procedimiento se repitió 100 veces para cada caso.

También testeamos la robustez de los supuestos, frente a la posible incertidumbre de los parámetros. Para el caso del modelo de *F. imbricata*, cuyas matrices de proyección tienen un componente determinístico, Los resultados dependen de los valores específicos de los parámetros (Tabla 3.1, Cap. 3) y, por lo tanto, es importante evaluar la sensibilidad de nuestros resultados a la incertidumbre inevitable en estas estimaciones. Para probar sistemáticamente la robustez, siguiendo a Claessen et al. (2005), creamos 1000 conjuntos de parámetros diferentes eligiendo todos los

valores de los parámetros de forma aleatoria a partir de una distribución uniforme que oscila entre el $\pm 25\%$ alrededor de la estimación original. Para cada conjunto de parámetros aleatorios, calculamos numéricamente las elasticidades correspondientes a cada parámetro. Este procedimiento se llevó a cabo para los parámetros correspondientes al reclutamiento (elemento a_{14} de la matriz de proyección) para el caso de verano con fuego seguido de primavera húmeda (*VF-PH*) y para el caso de verano con fuego seguido de primavera normal (*VF-PN*). También para el caso se la supervivencia de plántulas *P1* a plántulas *P2*, para los casos de veranos con fuego y primavera húmeda (*VF-PH*) y verano sin fuego y primavera húmeda (*VsF-PH*). Para el caso de *S. bracteolatus* y *M. Spinosum*, dado que la variación de los parámetros se produce naturalmente al seleccionar sus valores de distribuciones, se evaluó la variación de las elasticidades para 100 simulaciones para cada frecuencia de fuego. Los resultados de estos análisis se muestran en el Apéndice 2.

2.8. Validación de los modelos

Aunque el estudio de la historia de fuego del área de estudio es incipiente y no se conoce con precisión, hay suficiente información disponible para testear la performance de los modelos. Para testear la capacidad de los modelos de predecir la abundancia relativa de cada especie en estudio usamos datos disponibles de trabajos de campo. En el área de estudio se estimó un intervalo de retorno de fuego de 30-35 años (Oddi y Ghermandi, 2016). Para *S. bracteolatus*, se cuenta con datos en un sitio testigo (no quemado en los últimos 30 años), los cuales fueron comparados con las proyecciones del modelo para un intervalo de retorno de 30 años. Se utilizó un Test *t* para evaluar si la proyección del modelo difiere significativamente de las observaciones de campo. Además, para *S. bracteolaus* y *M. spinosum*, se cuenta con datos en un período de 7 años postfuego. En este caso, se compararon con las proyecciones del modelo para un intervalo de retorno de 7 años.

Para *F. imbicata* no existen datos de distribución poblacional además de los utilizados para la parametrización del modelo. Para estos casos, es posible realizar una validación conceptual (Rykiel, 1996), basada en que las teorías y supuestos subyacentes al modelo conceptual son correctas, o al menos justificables, y que la representación del

modelo, su estructura, lógica, matemática y las relaciones causales son razonables para el uso previsto del modelo. La validez conceptual depende de proporcionar una explicación científicamente aceptable de las relaciones causa-efecto incluidas en el modelo. Otro mecanismo de validación para estos casos es la comparación de los resultados del modelo con los de otros modelos construidos sobre condiciones similares. En el caso de los modelos estocásticos, la regularidad de los resultados también es una medida de la confiabilidad del modelo. Todos estos procedimientos fueron llevados a cabo en los tres modelos.

2.9. Análisis estadísticos

En términos generales, las estimaciones de parámetros de distribuciones y funciones definidas para cada modelo se calcularon mediante la función *mle2* (Maximum-Likelihood Estimation) del paquete *bbmle* de R (Bolker, 2017), que permite estimar parámetros de cualquier modelo usando técnicas de máxima verosimilitud. Se evaluaron diferentes modelos y se eligió el más adecuado utilizando el criterio de información de Akaike (AIC) que permite seleccionar el mejor modelo dentro de un conjunto de modelos obtenidos a partir del mismo conjunto de datos. La función de máxima verosimilitud se obtiene considerando la función de densidad de probabilidades como una función de los parámetros de la distribución. El resumen del método muestra los parámetros estimados, los errores estándar aproximados y un test para la diferencia con cero de los parámetros basado en este error estándar y en el supuesto de que la distribución de la muestra de los parámetros estimados es normal (Collier, 2013). Elegido el modelo que presupone que más probablemente caracteriza el conjunto de datos, de parámetros desconocidos, *mle2* procede a maximizar la función de verosimilitud (ver por ejemplo Bolker, 2017). En la descripción metodológica de cada capítulo presentamos sólo el modelo elegido en cada caso.

Para la determinación de las diferencias en el tamaño medio de plantas en el caso de *M. spinosum*, se realizó un ANOVA. A posteriori se realizó el Test HSD de Tukey, para verificar las diferencias entre medias ($p < 0,05$). Para verificar si existió alguna diferencia significativa entre los tratamientos de germinación, se realizó un análisis factorial de la varianza utilizando un modelo lineal generalizado (MLG), el cual

es adecuado cuando la variable respuesta son datos de conteo expresados como proporciones, los cuales poseen una estructura binomial del error. Por lo tanto, en este caso se aplicó un MLG con una distribución binomial del error a la cual le corresponde una relación logit.

Capítulo 3: Modelos demográficos

3.1. Introducción

En este capítulo desarrollamos los modelos demográficos de las tres especies de arbustos elegidas. En cada sección incluiremos la información de base con la que se cuenta para cada especie, que justifica las decisiones que tomamos en el diseño de cada modelo y completan la información requerida para la estimación de los parámetros. Asimismo, explicaremos la definición del modelo y de los parámetros, y los resultados obtenidos en cada caso. Si bien los modelos son todos matriciales cada uno tiene sus particularidades que son propias de las características de la especie y de la información disponible. Los tres incluyen estocasticidad a través de los incendios y de las lluvias de primavera y verano, dos factores relevantes en la dinámica poblacional de estos arbustos que crecen en ambientes semiáridos del noroeste de la Patagonia. La estocasticidad se incluye de distintas maneras en cada modelo y permite evaluar la influencia de la variabilidad de estos factores ambientales en la dinámica poblacional.

3.2. *Fabiana imbricata*

En esta sección evaluamos por medio de un modelo matricial estocástico la dinámica demográfica de *F. imbricata*. Nuestro análisis integra la influencia de la frecuencia y el tamaño de los incendios y las variaciones de las precipitaciones acumuladas de primavera en la dinámica poblacional de esta especie. Para hacer esto calculamos la tasa estocástica de crecimiento poblacional λ_S (Caswell, 2001) para frecuencias de incendios que van de uno por año hasta la exclusión y para diferentes distribuciones hipotéticas de los tamaños de los mismos, incorporando la variabilidad climática asociada a la frecuencia del fenómeno ENOS (El Niño Oscilación Sur), que impacta generalmente en la zona de estudio con lluvias de primavera superiores al promedio (Daniels y Veblen, 2000). Con el objeto de analizar cuáles procesos demográficos tienen mayor

influencia en la tasa de crecimiento poblacional, llevamos a cabo también un análisis de elasticidades y sensibilidades descrito en el Capítulo 1, segunda parte.

Como vimos anteriormente, es posible incorporar en los modelos demográficos dos formas de estocasticidad: la estocasticidad ambiental, producto de la variación propia de las condiciones ambientales en las que se desarrollan los organismos, y la estocasticidad demográfica, que representa la variación en la respuesta de los procesos demográficos a las mismas condiciones ambientales (Morris y Doak, 2002). Los modelos demográficos pueden incluir una o ambas. La elección depende de varios factores, pero principalmente de la disponibilidad de información. En el caso de *F. imbricata* utilizamos un modelo que incorpora estocasticidad ambiental. A continuación, haremos un resumen de la información de la que disponemos para esta especie, luego desarrollaremos el modelo y finalmente mostraremos los resultados obtenidos.

3.2.1. Lo que sabemos de esta especie

En el área de estudio *F. imbricata* forma matorrales generalmente ubicados a media ladera, aun cuando es posible encontrar individuos aislados en ambientes muy disturbados, como las banquinas de las rutas y caminos (Anchorena y Cingolani, 2002). Los matorrales cubren áreas que van desde pocas decenas de metros cuadrados hasta varias hectáreas, son coetáneos, monoespecíficos, con una cobertura de esta especie superior al 50% y una densidad de arbustos de entre 1,5 y 2,8 individuos por metro cuadrado (Ghermandi et al., 2013; Ruete, 2006).

En los últimos veinte años se realizaron en el área de estudio muchos trabajos de los cuales se pudo obtener la información necesaria a la construcción del modelo. Estos incluyeron experimentos de invernadero y monitoreos de campo, que describiremos a continuación. Para evitar la repetición de citas, mencionamos acá los artículos que respaldan la información que detallamos en las sub-secciones siguientes. Estos son: de Torres Curth et al. (2012); Dudinszky (2015); Dudinszky y Ghermandi (2013); Ghermandi et al. (2013, 2010); Oddi (2013); Oddi et al. (2010); Oddi y Ghermandi

(2016, 2015) y Ruete (2006). El trabajo de Ruete (2006) es una tesis de licenciatura de la cual fui codirectora.

A continuación, resumiremos los principales estudios realizados con el fin de conocer la disponibilidad de semillas y sus requisitos para germinar.

3.2.1.1. Experimento de remoción del dosel y mezcla del suelo

En octubre de 2001 se delimitaron en la estancia San Ramón (noroeste de Río Negro) 16 parcelas de 10 m de diámetro cada una (78,5 m²), en dos matorrales de *F. imbricata* con orientación y pendiente similares. En ocho parcelas, se cortaron todos los arbustos al nivel del suelo (tratamiento de remoción del dosel arbustivo), mientras que las restantes se dejaron intactas (control). En el tratamiento de remoción del dosel, en la mitad de cada parcela también se eliminó la vegetación herbácea y se mezclaron los horizontes superficiales del suelo hasta una profundidad de 10 cm para exponer las semillas de esta especie que estuvieran enterradas (remoción del dosel + mezcla del suelo). Las semillas de esta especie son muy pequeñas y se entierran naturalmente luego de su dispersión. Durante ocho años (hasta enero de 2009) se monitoreó la aparición de plántulas de *F. imbricata*, la cual fue extremadamente baja (del orden de 1 plántula cada 10 m²) y ocurrió en una sola de las parcelas. Esta densidad de plántulas representó menos del 0,001% del banco de semillas superficial estimado por el método de separación manual de semillas (ver abajo). Solo una plántula sobrevivió al último monitoreo.

3.2.1.2. Disponibilidad y distribución de semillas en el perfil del suelo

En abril de 2004, se realizó un muestreo para evaluar la disponibilidad y distribución de las semillas en el banco de semillas del suelo. Se recolectaron muestras de suelo a dos profundidades (1 cm y entre 1 y 6 cm), que luego se estratificaron a 5°C durante dos meses. Para estimar la cantidad de semillas presentes en el banco, en septiembre de 2004, la mitad de las muestras se colocaron en invernadero durante 10 meses. Las macetas se regaron regularmente y la emergencia de las plántulas se registró

semanalmente (método de emergencia de plántulas). En las muestras de suelo restantes se separaron manualmente las semillas y se contaron bajo microscopio (método de extracción manual). Se encontraron muchas semillas siendo su número aún alto a una profundidad de 1-6 cm, lo que indica que las semillas se entierran fácilmente. Esta característica es típica de las especies formadoras de bancos longevos y, por ende, persistentes. En el trabajo de Gonzalez y Ghermandi (2012), se encontró que abundancia de semillas utilizando el método de extracción manual respecto del método de emergencia de plántulas, lo cual sugiere la presencia de algún tipo de dormancia.

3.2.1.3. Efecto del lixiviado sobre la germinación de las semillas

Para evaluar el efecto del lixiviado de hojas y la disponibilidad de luz en la germinación de las semillas, en marzo de 2005, se realizaron experimentos en cámara de germinación combinando dos tratamientos (con y sin lixiviado) con luz o en oscuridad. Para preparar el lixiviado, se realizó una infusión utilizando hojas de *F. imbricata* simulando la extracción natural por lluvia de sustancias autoalelopáticas solubles que podrían estar presentes en la hojarasca. Se monitoreó la germinación de semillas semanalmente y se encontró que la adición de lixiviado y la oscuridad disminuyeron la germinación (Fig. 3.1)

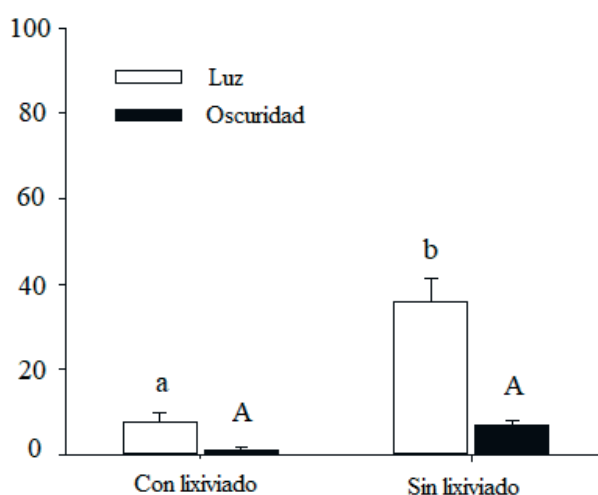


Figura 3.1. Porcentajes de germinación (media \pm de) en condiciones de luz y oscuridad y con y sin agregado de lixiviado de hojas. Las letras mayúsculas muestran diferencias entre los niveles de lixiviado dentro de la condición de oscuridad, y las minúsculas lo mismo, para las condiciones de luz ($n=10$, $p < 0.05$).

3.2.1.4. Efecto del calor en la emergencia de las plántulas

En noviembre de 2008, se probó el efecto del calor en la emergencia de las plántulas al exponer las semillas a altas temperaturas en una estufa durante 5 minutos. Se realizaron tres tratamientos: 80°C, 120°C y control. Las temperaturas seleccionadas estuvieron dentro del rango de temperatura que las semillas enterradas experimentan en los suelos superficiales durante los incendios de pastizales (Franzese y Ghermandi, 2012; Wright y Bailey, 1982). Después del tratamiento, las semillas se sembraron en macetas que contenían tierra esterilizada, se colocaron en invernadero, se regaron diariamente. Las autoras encontraron que emergencia de las plántulas se controló semanalmente durante tres meses. El calor tuvo un efecto negativo sobre la germinación en comparación con el control (Gonzalez y Ghermandi, 2012).

Resumiendo, la información detallada en las secciones anteriores indica que *F. imbricata* posee requerimientos particulares para la germinación. Si bien el porcentaje de germinación es bajo, la abundancia de semillas acumuladas en el banco y su longevidad garantizan la disponibilidad de las mismas para que, en caso de que se den las condiciones adecuadas, pueda producirse un reclutamiento masivo de plántulas. La producción de semillas, además, se estimó en unas 200.000 por planta (Ruete, 2006). Diez meses después de un incendio de grandes dimensiones ocurrido en nuestra área de estudio en enero de 1999 se detectaron varios focos de arbustización, uno de los cuales fue monitoreado. La densidad fue calculada en 165 plántulas/m² ($ds = 28$ plántulas/m²) (Ghermandi et al., 2010). A partir de los resultados descriptos en las secciones anteriores, se puede afirmar que los mecanismos responsables del reclutamiento de esta especie incluyen: 1) la exposición de las semillas normalmente enterradas a la superficie, lo cual ocurre como consecuencia de la voladura de la capa superficial del suelo en el postfuego temprano, 2) el aumento de la disponibilidad de luz, que ocurre con la eliminación de la vegetación, 3) la eliminación de las sustancias autoalelopáticas por el fuego, y 4) abundantes lluvias de primavera. Si estas condiciones no se suceden inmediatamente luego de un incendio, probablemente las plántulas no se establezcan debido a que las semillas se entierran a una profundidad tal que no permitiría su germinación (Ghermandi et al., 2013b). Sin embargo, la especie es muy longeva (más de 150 años) por lo cual es muy probable que los matorrales se vean afectados por un incendio seguido de una primavera húmeda al menos una vez antes de morir por

senescencia. Esta combinación de factores es la que favorece el reclutamiento de nuevas plantas, lo cual garantiza su permanencia en el ecosistema.

3.2.1.5. Reclutamientos datados de *F. imbricata*

Fabiana imbricata no recluta en los matorrales maduros posiblemente debido a la presencia de sustancias autoalelopáticas, como muestran los resultados de los experimentos realizados. Luego de los incendios, y dadas las condiciones explicadas en la sección anterior, suele reclutar masivamente desde los bordes de los matorrales. Utilizando técnicas dendrocronológicas fueron detectados cinco pulsos masivos de reclutamiento, todos relacionados con incendios ocurridos en diferentes fechas (Ghermandi et al., 2010; Oddi et al., 2010; Oddi y Ghermandi, 2016, 2015). Estos resultados muestran que *F. imbricata* necesita del fuego seguido de primaveras húmedas para reclutar siendo una típica especie reclutadora *sensu* Keeley et al.(2012) (Ghermandi et al., 2013).

A escala de paisaje, Oddi y Ghermandi (2016) encontraron que durante la ventana temporal estudiada (1968 - 2011) el avance de *F. imbricata* fue de un 20% (sobre una superficie estudiada de aproximadamente 23500 ha). En ese estudio se encontró que los individuos que crecen en los roquedales y que no fueron afectados por los incendios son mucho más longevos que aquellos que se encuentran en el ecotono entre matorral y pastizal o, los muy escasos, que se encuentran rodeados de la matriz del pastizal. De hecho, el fuego no quema matorrales enteros, a menos que estos no se encuentren en la matriz del pastizal. Debido a la poca continuidad de combustible en la media ladera y al alto grado de rocosidad del suelo en los roquedales, normalmente el fuego se detiene, dejando sectores de los matorrales sin quemar. Estos resultados muestran que en los últimos 40 años y a escala de paisaje, *F. imbricata* ha avanzado sobre el pastizal (Oddi y Ghermandi, 2016).

3.2.2. Modelo demográfico y estimación de parámetros

En esta sección llamaremos “estado ambiental” (EA) a un conjunto específico de condiciones ambientales definidas por la presencia/ausencia de fuego en verano y por la

abundancia/déficit de precipitación en primavera subsiguiente (Fig. 3.2). Los estados ambientales se suceden uno a otro (según pasa el tiempo) gobernados por una matriz de transición de estados que llamamos C y que definiremos a continuación.

La población responde de manera diferente a distintas condiciones del ambiente, es decir, los parámetros del modelo constituidos por procesos demográficos (ver Capítulo 1) serán distintos en un estado ambiental que en otro. De esta manera, para cada estado ambiental posible se construye una matriz de proyección poblacional específica para ese conjunto de condiciones ambientales, que llamaremos M_i , y definiremos más adelante. La frecuencia de incendios naturales es una variable exploratoria, que se relaciona con la variación en la cantidad y frecuencia de tormentas de rayos en escenarios de cambio climático. Nos interesa analizar y comparar la dinámica poblacional de *F. imbricata* en distintos escenarios hipotéticos en los que los incendios tengan diferentes frecuencias. A estos escenarios hipotéticos, los llamaremos “escenarios ambientales”. El modelo desarrollado para esta especie combina la dinámica demográfica propia de la especie y la dinámica estocástica del ambiente.

Por último, también consideramos como variable de análisis el tamaño de los incendios, estudiando cuatro situaciones que serán contrastadas con los resultados obtenidos en de Torres Curth et al. (2012) y que describiremos más adelante (ver “Definición de SQ ”). A continuación, en primer lugar, explicitaremos el modelo que describe la dinámica del ambiente y, en segundo lugar, las características generales del modelo poblacional, para luego desarrollar un modelo completo que acopla la dinámica ambiental con la dinámica poblacional en cada conjunto de condiciones ambientales.

3.2.2.1. La dinámica ambiental: La matriz de transición de estados

Para modelar la dinámica ambiental consideramos dos variables como las más relevantes desde el punto de vista de su influencia en la dinámica poblacional (Fig. 3.2), la presencia de fuego en el verano, y la abundancia de precipitación de primavera. La probabilidad de ocurrencia de un incendio se calculó -en base a la frecuencia de fuego- como la probabilidad condicional de que ocurra (o no) un fuego en verano (VF o VsF) siendo que ocurrió (o no) un fuego en verano el año anterior. Análogamente, dado que

el establecimiento de plántulas se observó solamente en primaveras de precipitación abundante (Ghermandi et al., 2013, 2010), consideraremos dos categorías posibles relativas a la abundancia de precipitación en primavera: primaveras húmedas o normales-secas (PH o PN). De esta manera definimos 4 estados ambientales:

- verano con fuego seguido de primavera húmeda ($VF-PH$)
- verano con fuego seguido de primavera normal o seca ($VF-PN$)
- verano sin fuego seguido de primavera húmeda ($VsF-PH$)
- verano sin fuego seguido de primavera normal o seca ($VsF-PN$)

La dinámica ambiental se modeló como un proceso lineal de Markov de orden 1 descrito por una matriz de transición C de orden 4, donde cada fila y columna corresponden a uno de cuatro estados ambientales descriptos, y cada elemento c_{ij} es la probabilidad condicional de que el ambiente pase del estado j en el tiempo t al estado i en $t + 1$. Cada elemento de la matriz se calculó como función de la frecuencia de fuego y la abundancia de precipitación de primavera. La probabilidad de ocurrencia de un incendio se calculó numéricamente a partir de la frecuencia.

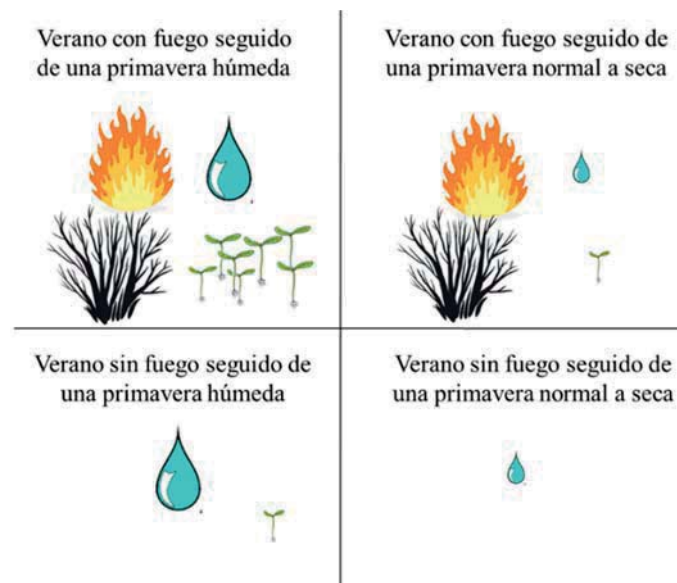


Figura 3.2. Esquema conceptual de los cuatro estados ambientales definidos para el modelo: verano con fuego y primavera posterior húmeda ($VF-PH$, arriba, izquierda), verano con fuego y primavera posterior normal a seca ($VF-PN$, arriba, derecha), verano sin fuego y primavera posterior húmeda ($VsF-PH$, abajo, izquierda) y verano sin fuego y primavera posterior normal a seca ($VsF-PN$, abajo, derecha). El primer conjunto de condiciones ambientales es el más favorable para el reclutamiento de *F. imbricata*.

Consideramos 21 diferentes escenarios ambientales teniendo en cuenta las siguientes frecuencias de fuego: anual (1), una vez cada 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 20, 30, 40, 50, 75, 80, 90, 100, 130 y 150 años, y exclusión de fuego (E). La ocurrencia de primaveras húmedas se calculó a partir de una serie de datos de precipitación acumulada de primavera (septiembre-noviembre) para el período 1928 - 2015 (ver Capítulo 2).

3.2.2.2. La dinámica poblacional. Matrices de proyección

Dentro de cada estado ambiental definido anteriormente (que combina la presencia/ausencia de fuego en el verano con la abundancia de precipitación de la primavera siguiente), se modeló la dinámica poblacional usando un modelo matricial de Lefkovich de la forma $n(t + 1) = M_i \cdot n(t)$, donde $n(t)$ es el vector de estado poblacional en el tiempo t en el que cada componente representa la cantidad de individuos en cada categoría en el tiempo t , y M_i es la matriz de proyección de la población para el estado ambiental i ($VF-PH, VF-PN, VsF-PH$ y $VsF-PN$).

Para la construcción de las matrices de proyección, el ciclo de vida de la planta se consideró dividido en 4 categorías, en base a un criterio que combina edad y estatus reproductivo: plántulas del presente año ($P1$), es decir, las plántulas germinadas en la última primavera, plántulas del año anterior ($P2$), es decir, plántulas que habiendo germinado la primavera anterior, sobrevivieron un año, juveniles (J), plantas que tienen más de dos años, que ya presentan un tronco lignificado y aún no han alcanzado su estado reproductivo, y adultos (A), plantas de seis años o más, reproductivas. Dada la alta producción de semillas por adulto que se acumulan en un banco persistente, dentro del ciclo de vida, no incluimos la categoría “semillas” por no ser limitante para el reclutamiento. La Figura 3.3 muestra el modelo conceptual del ciclo de vida de *F. imbricata* y la influencia sobre los procesos demográficos de los factores ambientales considerados en este estudio.

Los parámetros a estimar en el presente modelo son α_i : probabilidades de transición, es decir la probabilidad de que un individuo que en el tiempo t se encuentra en la categoría i , pase a la siguiente categoría en una unidad de tiempo (de t a $t + 1$), γ_i : estasis, es decir, la probabilidad de que un individuo que en el tiempo t se encuentra en

la categoría i , permanezca en la misma categoría en una unidad de tiempo, y κA : reclutamiento, es decir, la cantidad de plántulas producidas por adulto presente en el tiempo t . Estos parámetros presentan variaciones según las diferentes condiciones ambientales (ocurrencia/no ocurrencia de un incendio en verano y su tamaño en caso de ocurrir, y abundancia de precipitación de primavera). Para la estimación de los parámetros se utilizó la información recopilada en la bibliografía y de estudios descriptos más arriba, más los datos obtenidos de la experimentación. La unidad de tiempo de iteración del modelo se tomó de un año.

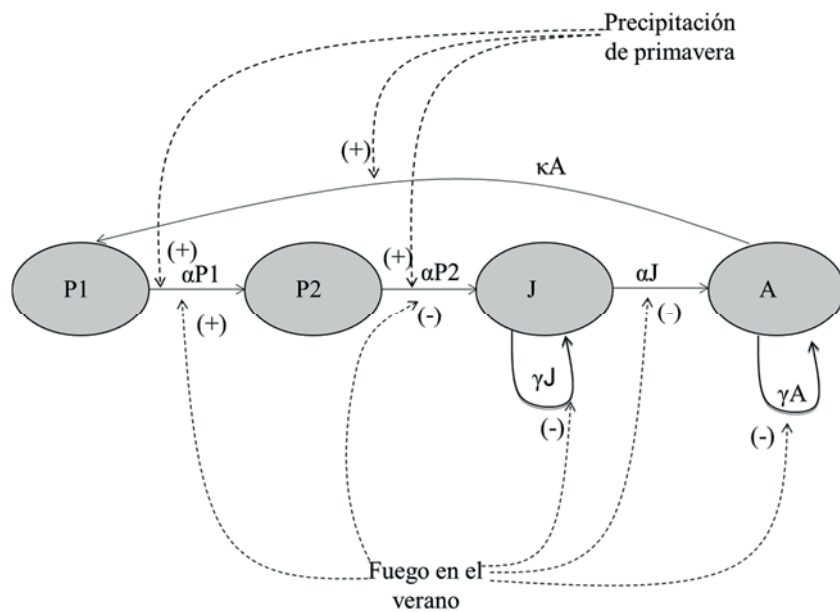


Figura 3.3. Modelo conceptual del ciclo de vida de *F. imbricata* y la influencia sobre los procesos demográficos de los factores ambientales considerados en el modelo. Cada círculo representa una categoría en el ciclo de vida: plántulas del primer año ($P1$), plántulas del año anterior ($P2$), juveniles (J) y adultos (A). Las flechas llenas representan los procesos demográficos que vinculan una categoría con otra de t a $t + 1$. α_i : probabilidades de transición de una categoría a la siguiente, γ_i : estasis, κA : reproducción. Las líneas punteadas representan la influencia (+/-) sobre cada proceso demográfico de los factores ambientales considerados.

3.2.2.3. Estimación de parámetros

La emergencia anual de plántulas fue estimada como el porcentaje de germinación en condiciones de invernadero usando cuatro niveles de riego: muy alto, alto (como simulaciones de primaveras húmedas), medio y bajo (como simulaciones de primaveras normales y secas). A partir de estos datos estimamos el número de nuevas plántulas por

adulto, utilizando la densidad de adultos promedio del matorral (Ruete, 2006). Como ya mencionamos, en enero de 1999 se produjo en el área de estudio un incendio que afectó el 70% de su superficie. En noviembre de ese mismo año, en la primavera post fuego se registró una precipitación acumulada septiembre-noviembre superior a la media histórica más un desvío estándar (145,8 mm). Esa primavera se registró un alto reclutamiento y una alta supervivencia de plántulas de *F. imbricata* en el verano sucesivo. Se estimó una cantidad de 165 nuevas plántulas por metro cuadrado. Estos resultados permitieron escalar la cantidad de plántulas por adulto estimada a partir de los datos de invernadero a la superficie quemada susceptible de ser colonizada, que representa el espacio disponible para el reclutamiento de las plántulas. De allí, la cantidad de plántulas por individuo adulto en las condiciones de un postfuego con primavera húmeda resulta en 583 plántulas por adulto por año (elemento de la fila 1 columna 4 de la matriz de proyección para el caso VF- PH).

Para el caso de la cantidad de plántulas por individuo adulto en condiciones postfuego con primavera normal/seca, la cantidad de plántulas fue estimada a partir del resultado anterior, ponderado por la tasa de germinación promedio obtenida en los experimentos de germinación, resultando en 71,4 plántulas por adulto por año. (elemento de la fila 1 columna 4 de la matriz de proyección para el caso VF- PN). Dado que en ambientes sin fuego los reclutamientos de *F. imbricata* son escasos y puntuales (Ghermandi et al., 2010), establecimos para esos casos un valor de reclutamiento muy bajo (0,01 y 0,001 plántulas por adulto para primaveras húmedas y normales/secas, respectivamente, elemento de la fila 1 columna 4 de la matriz de proyección para el caso VsF- PH y VsF- PN). sólo a los efectos de garantizar las propiedades de las matrices para su análisis. Para primaveras normales a secas, las transiciones de plántulas *P1* a plántulas *P2*, de plántulas *P2* a juveniles fueron calculadas a partir de monitoreos postfuego (Ghermandi et al., 2010). En el caso de primaveras húmedas, las transiciones fueron obtenidas de Ruete (2006). En los escenarios sin fuego, la supervivencia observada a campo de plantas juveniles y adultos fue del 100%. Si los parámetros de la matriz de proyección que corresponden a este proceso fueran 1, esto implicaría la inmortalidad de los individuos de estas categorías, lo cual ciertamente no es el caso. Atribuimos arbitrariamente una mortalidad por razones ajenas al fuego del 0,01 para los adultos (uno cada 100) y 0,02 (2 cada 100) para los juveniles (resultando en probabilidades de supervivencia de 0,99 y 0,98 respectivamente). Supusimos que la mortalidad debida al

fuego afectaría a los individuos de todas las categorías con la misma probabilidad. La edad reproductiva se estimó a partir de las plantas monitoreadas en jardín común, como el tiempo mínimo hasta la aparición de flores y frutos.

En un trabajo anterior (de Torres Curth et al., 2012) realizamos un modelo de la dinámica de esta especie suponiendo que cada vez que ocurre un fuego afecta la población ocasionando una mortalidad del 70% en todas las categorías. Pese a la subjetividad de este supuesto, ese estudio permitió la comparación del efecto de las distintas frecuencias de fuego sobre la dinámica de la población. Este supuesto se basó en el hecho de que, como mencionamos más arriba, en el incendio ocurrido en enero de 1999 en el área de estudio el área afectada por el fuego fue del 70%. Para corregir esa subjetividad en el modelo que desarrollamos en esta sección supusimos que cada vez que ocurre un incendio, la superficie afectada es variable, y afecta a la población en una proporción SQ como definiremos a continuación. Además, supusimos que la mortalidad de individuos y el reclutamiento post fuego son proporcionales a este valor.

3.2.2.4. Superficie quemada SQ

Para evaluar la influencia del tamaño de los incendios sobre la dinámica poblacional de esta especie, consideramos cuatro posibilidades para la distribución de las proporciones de área quemada. A partir de la base de datos de incendios (ver Capítulo 2), estimamos los parámetros de una distribución Beta utilizando la función *mle2* (Maximum-Likelihood Estimation) del paquete *bbmle* de R (Bolker, 2017). La distribución Beta es una distribución continua con un rango de variación entre 0 y 1, con parámetros de

forma α y β , con media $m = \frac{\alpha}{\alpha+\beta}$ y desvío estándar $s = \sqrt{\frac{\alpha\beta}{(\alpha+\beta)^2(\alpha+\beta+1)}}$ (Bolker, 2008).

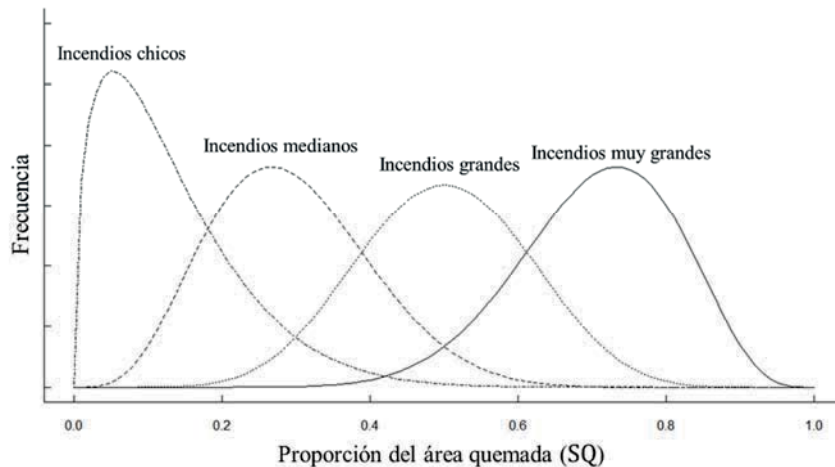


Figura 3.4. Distribución de la proporción de área quemada (SQ) utilizada en las simulaciones según cuatro modelos hipotéticos. Las curvas corresponden a una mayor frecuencia de incendios chicos (estimada a partir de registros de incendios, línea con punto y raya), medianos (curva rayada), una mayor frecuencia de incendios grandes (curva de puntos), una mayor frecuencia de incendios muy grandes (línea llena). Los gráficos son ilustrativos.

Esta distribución permitirá representar un escenario hipotético de incendios chicos. Además de la distribución de áreas porcentuales estimada en base a estos datos, analizamos otros tres casos hipotéticos más: 1) un escenario con preponderancia de incendios medianos, $SQ \sim B(43,100)$, con media $m = 0,3$ y desvío estándares $\approx 0,04$; 2) un escenario con preponderancia de incendios grandes $SQ \sim B(75,75)$, con media $m = 0,5$ y desvío estándar $ds \approx 0.04$; y 3) un escenario con preponderancia de incendios muy grandes, $SQ \sim B(100,43)$, con media $m = 0,7$ y desvío estándares $\approx 0,04$ (Fig. 3.4). El criterio de selección de los parámetros de estas distribuciones fue el de hacer coincidir la media (para el caso de incendios muy grandes), con el valor $SQ = 0,7$ utilizado en de Torres Curth et al., (2012). Todos los procedimientos que se describen a continuación se repitieron para los cuatro casos y se compararon con los resultados obtenidos en de Torres Curth et al. (2012).

3.2.2.5. Crecimiento poblacional bajo variabilidad ambiental

Para cada escenario ambiental, definido por una frecuencia de fuego distinta, generamos una secuencia de estados ambientales utilizando la matriz de transición de estados correspondiente C (por ejemplo, $VsF-PN - VsF-PN - VF-PN - VsF-PN - VsF-PN - VsF-PH - VsF-PN - \dots$). Una vez establecida una secuencia de estados ambientales se asignó a cada uno la matriz de proyección correspondiente (ver Tabla 3.2). A través de esta secuencia de matrices se proyectó una población inicial arbitraria y se calculó la tasa estocástica de crecimiento poblacional λ_S por simulación numérica como describimos en el Capítulo 1. También calculamos los intervalos de confianza para el estimador y de las repeticiones. Para cada escenario ambiental, llevamos a cabo un análisis de elasticidades y sensibilidades, descrito en el Capítulo 1. Los detalles de las definiciones y procedimientos pueden encontrarse en (Caswell, 2001).

3.2.3. Cómo funciona el modelo

Para realizar las simulaciones del modelo escribimos un código interactivo con el lenguaje GNU Octave versión 4.0.0 (Eaton et al., 2015). El usuario elige una frecuencia de fuego, una distribución de tamaños de incendios SQ , una cantidad de unidades de iteración (unidades de tiempo, que llamamos T) y la cantidad de réplicas (repeticiones de las simulaciones) que se desea obtener. La simulación inicia con un vector de estado arbitrario $n(0)$. La teoría señala que, si las matrices de proyección son primitivas e irreducibles, el resultado de las simulaciones es independiente de las condiciones iniciales (Caswell, 2001). Para nuestro modelo hemos definido las matrices de modo que se cumplan estas propiedades. En cada iteración (que corresponde a una unidad de tiempo, en nuestro caso un año) el programa sorteó un número aleatorio que se compara con $1/\text{frecuencia de fuego}$, se define el valor de una variable dicotómica que vale 1 si se produce un incendio y 0 en otro caso. Si ocurre un incendio, el programa determina una proporción de superficie afectada por el incendio, sorteada de la distribución de tamaños de incendios elegida. A continuación se sorteó una secuencia de estados ambientales (a partir de la matriz de transición de estados C), por ejemplo, $VsF-PN - VsF-PN - VF-PN - VsF-PN - VsF-PN - VsF-PH - VsF-PN - \dots$ de longitud T . Cada estado ambiental

está definido por la presencia/ausencia de fuego en el verano y la abundancia de precipitación en primavera.

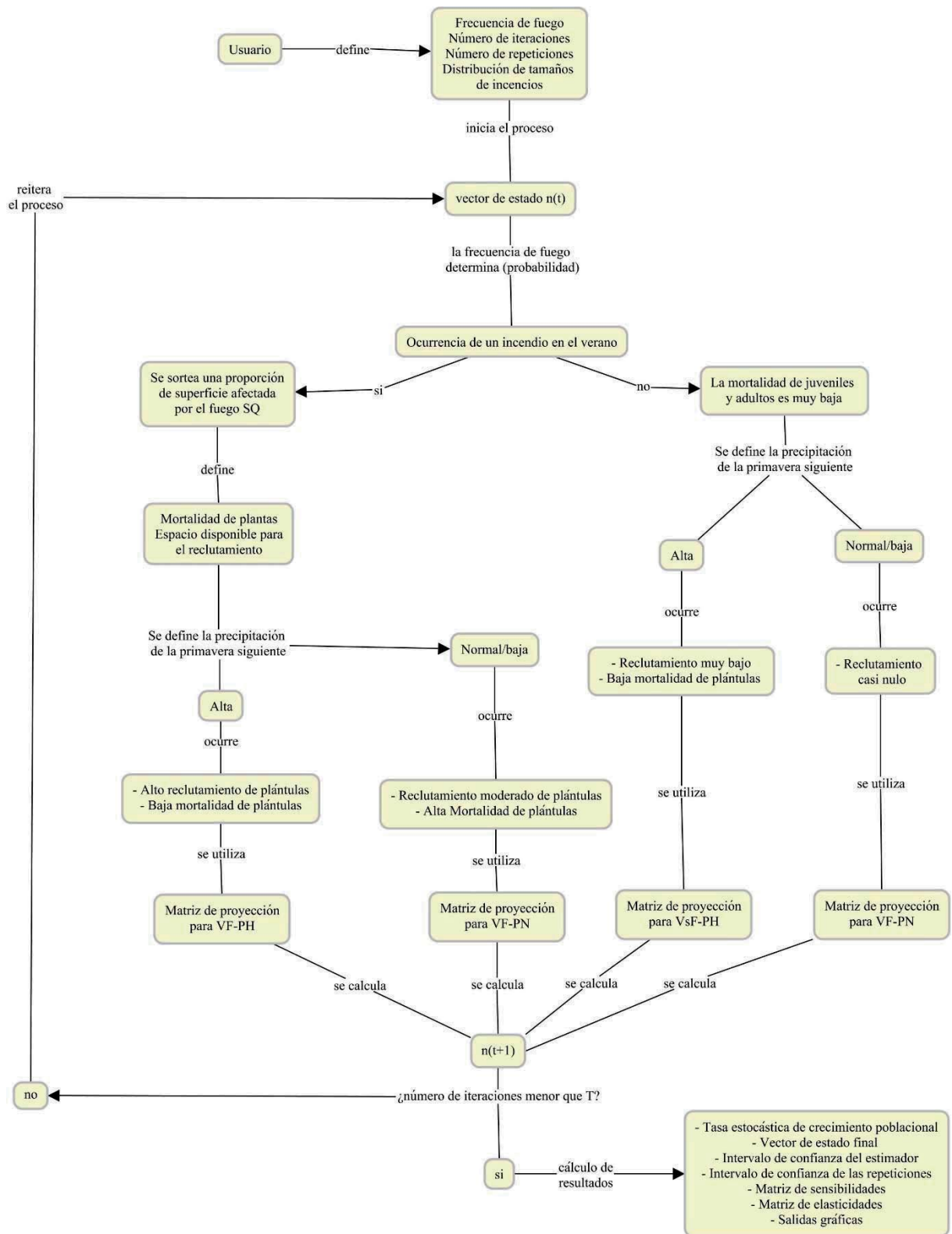


Figura 3.5. Esquema conceptual del funcionamiento del modelo. El proceso se repite tantas veces como réplicas se desea obtener.

En caso de presencia de fuego, en cada paso se tiene una proporción de superficie quemada sorteada de la distribución correspondiente. A cada estado ambiental el programa asigna la matriz de proyección correspondiente (Tabla 3.2), en las que algunos parámetros están afectados por SQ . De esta manera, queda definida una secuencia estocástica de matrices de proyección. En cada paso se guarda el vector de estado y se calcula la población total. Finalizado el número de iteraciones requerido T , se calcula el logaritmo de la tasa estocástica de crecimiento poblacional $\log(\lambda_S)$ por dos métodos distintos (estimación por simulación y por el método de aproximación de Tuljapurkar, ver detalles en Morris y Doak (2002), Capítulo 7), el intervalo de confianza de cada estimación, el intervalo de confianza de las repeticiones, la variancia de los errores de las repeticiones, que permite hacer una evaluación de la convergencia de las simulaciones, el vector de estado promedio con los errores respectivos para cada elemento y varias salidas gráficas (Figura 3.5).

3.2.4. Resultados

3.2.4.1. Resultados de los experimentos

En los experimentos de invernadero encontramos que la emergencia de plántulas fue muy baja o nula en condiciones de riego que simulaban primaveras normales y secas, mientras que fue mayor en promedio, pero extremadamente variable en los tratamientos de riego que simulaban primavera húmeda y muy húmeda (germinación entre 8,5% y 15% y entre 15% y 21% respectivamente). La cantidad de plántulas para los tratamientos de riego alto y muy alto no mostraron diferencias significativas (K-W, $p < 0,05$) (Fig. 3.6.).

La supervivencia de plántulas después de tres meses de iniciado el experimento fue del 94% para los tratamientos de riego alto y muy alto. Una sola plántula sobrevivió con riego moderado. Una vez transcurrido este período, las plántulas fueron trasplantadas a macetas y llevadas a jardín común. A la primavera siguiente, el 80% de las plántulas aún estaban vivas. A los seis años de permanecer en jardín común, la totalidad estaban vivas y el 80% fructificó.

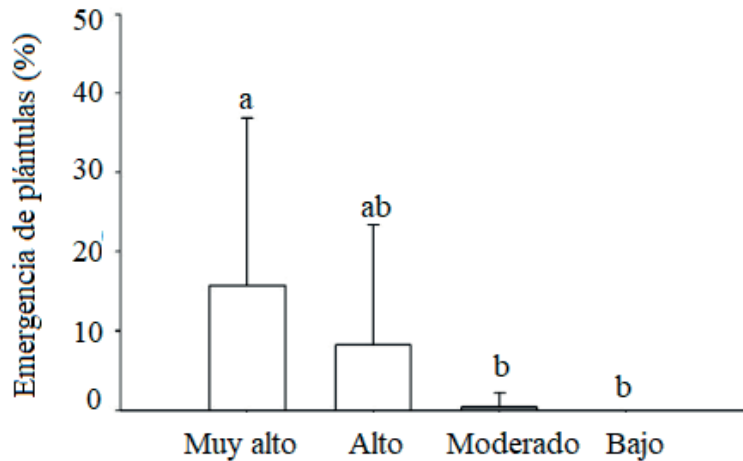


Figura 3.6. Porcentaje de emergencia de plántulas (media \pm de) en los cuatro tratamientos de riego: muy alto, alto, moderado y bajo. Letras distintas muestran diferencias entre tratamientos (n=28, $p < 0.05$).

3.2.4.2. Resultados del modelo

La Tabla 3.2 muestra los parámetros de las matrices de proyección para cada estado ambiental. En los estados ambientales con fuego, por tratarse de una proporción, se verifica que $0 < SQ \leq 1$, y su valor es tomado según las distribuciones descriptas.

Escenarios con fuego								
EA	Verano con fuego – primavera húmeda				Verano con fuego – primavera normal/seca			
	P1	P2	J	A	P1	P2	J	A
P1	0	0	0	583.SQ	0	0	0	71,4.SQ
P2	0,94.SQ	0	0	0	0,005.SQ	0	0	0
J	0	0,8.SQ	0,65.SQ	0	0	0,11SQ	0,65.SQ	0
A	0	0	0,33.SQ	0,99.SQ	0	0	0,33.SQ	0,99.SQ

Escenarios sin fuego								
EA	Verano sin fuego – primavera húmeda				Verano sin fuego – primavera normal/seca			
	P1	P2	J	A	P1	P2	J	A
P1	0	0	0	0,01	0	0	0	0,001
P2	0,94	0	0	0	0,005	0	0	0
J	0	0,8	0,65	0	0	0,11	0,65	0
A	0	0	0,33	0,99	0	0	0,33	0,99

Tabla 3.2: Matrices de proyección para cada estado ambiental (EA) definido para el modelo: verano con fuego seguido de primavera húmeda, verano con fuego seguido de primavera normal o seca, verano sin fuego seguido de primavera húmeda y verano sin fuego seguido de primavera normal o seca. Las categorías P1 y P2, J y A corresponden a plántulas del presente año, del año anterior, juveniles y adultos, respectivamente. SQ es la proporción de área quemada en cada unidad de tiempo, que se estima según la distribución elegida.

La estimación de los parámetros para la distribución de SQ en base a los incendios registrados en el área de estudio entre 1976 y 2011 (ver Capítulo 2, bases de datos) dio como resultado $\alpha = 1,1$ y $\beta = 22,74$. La media de los valores estimados de $\log \lambda_S$ para 100 réplicas de la estimación para cada escenario ambiental (frecuencias desde una vez al año hasta la exclusión de fuego) con los intervalos de confianza del 95% para los estimadores (calculado sobre la variancia de las tasas de variación anuales a lo largo de la secuencia de estados ambientales) y los intervalos de confianza del 95% para las repeticiones se pueden ver en el Apéndice 1. Los estimadores de $\log \lambda_S$ para todas las frecuencias de fuego estudiadas mostraron diferencias significativas con cero (K-W, $p < 0,05$). Las medias de los estimadores de $\log \lambda_S$ mostraron diferencias significativas entre las distintas frecuencias de fuego (K-W, $p < 0,05$) excepto para las frecuencias una vez cada 7, 8 y 9 años, sólo en el escenario de incendios muy grandes. La estimación de $\log \lambda_S$ para el caso de la exclusión de fuego dio como resultado $\log \lambda_S = -0,0099$, y el intervalo de confianza para las 100 réplicas es $[-0,00986, -0,00993]$, proyectando un decrecimiento poblacional del 1% anual (bajo los supuestos del modelo), hasta la extinción.

En el trabajo de de Torres Curth et al. (2012), donde se realizó un modelo con un tamaño fijo de superficie quemada $SQ = 0,7$, se encontró que para las frecuencias de fuego entre anual y una vez cada dos años la estimación de la tasa de crecimiento poblacional $\widehat{\lambda}_S < 1$ ($\log \widehat{\lambda}_S < 0$) es la misma que para frecuencias menores a una vez cada 150 años y la exclusión. La tasa de crecimiento poblacional alcanzó su máximo para una frecuencia de un incendio vez cada 7 años (Fig. 3.7). Ya que no se observaron diferencias significativas entre los estimadores para frecuencias entre una vez cada 6 y una vez cada 10 años, con una frecuencia de fuego de una vez cada 6-10 años, las tasas de crecimiento poblacional alcanzará su valor máximo entre un 6,1% y un 6,6% anual. En los escenarios en los cuales la población disminuye, el decrecimiento va de 2,5% anual para un fuego cada 4 años, hasta un 21,6% para la frecuencia de fuego anual, alcanzando un 4,2% de decrecimiento anual en el caso de la exclusión.

En el presente estudio, en todos los casos la estimación de $\log \lambda_S$ fue significativamente distinta de cero (K-W, $p < 0,05$) (es decir, $\lambda_S \neq 1$). Para las simulaciones basadas en una distribución de incendios chicos, encontramos que $\lambda_S > 1$ para una frecuencia de incendios desde anual hasta una vez cada 50 años, y que $\lambda_S <$

1 para frecuencia de incendios menores. El estimador mostró una tendencia decreciente con el aumento del intervalo de retorno de fuego. Para un escenario hipotético con una preponderancia de incendios medianos, la tendencia es similar, y resultó $\lambda_S > 1$ para todas las frecuencias analizadas excepto para el caso una vez cada 150 años. Análogamente a lo encontrado en el caso anterior, el estimador mostró una tendencia decreciente con el aumento del intervalo de retorno de fuego. En el caso de incendios grandes, encontramos que $\lambda_S > 1$ para todas las frecuencias de fuego analizadas. Aun para el caso de incendios muy infrecuentes (uno cada 150 años), el modelo prevé un incremento poblacional, que alcanzaría el 0,04% anual. Para el escenario de incendios muy grandes, encontramos que $\lambda_S > 1$ para un amplio rango de intervalos de retorno de fuego, que va desde un incendio cada tres años hasta un incendio cada 130 años, y que $\lambda_S < 1$ para un incendio anual o cada dos años y un incendio cada 150 años. La simulación para el caso de los incendios muy grandes mostró casi exactamente el mismo patrón que los resultados obtenidos en de Torres Curth et al. (2012).

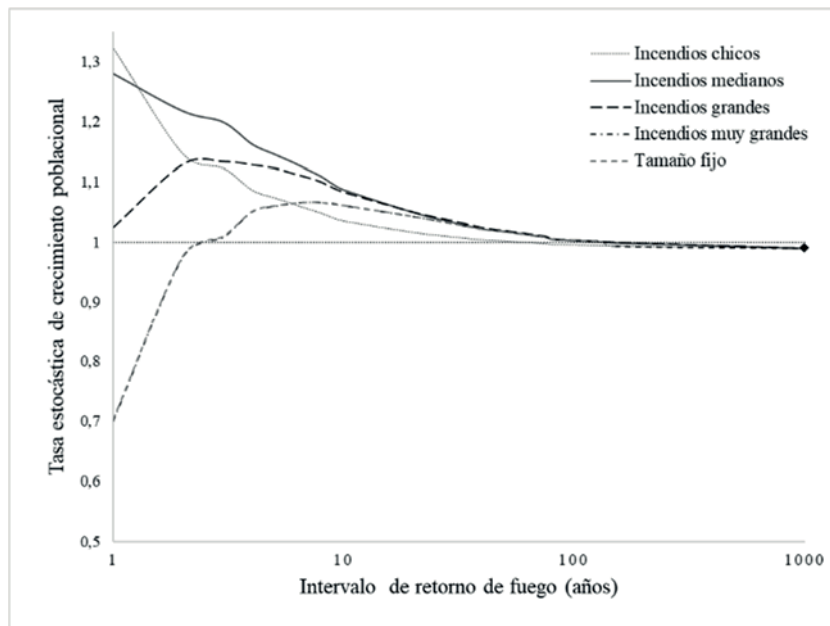


Figura 3.7. Estimador de la tasa estocástica de crecimiento poblacional ($\bar{\lambda}_S$) promedio para 100 repeticiones de la simulación. En el eje horizontal se muestra el intervalo de retorno de fuego en escala logarítmica. La línea horizontal marca el estado de equilibrio $\lambda_S = 1$. Cada curva presenta los resultados según el tamaño de los incendios: chicos (línea de puntos), medianos (llena), grandes (rayas), muy grandes (punto y raya) coincidente con los resultados obtenidos en de Torres Curth et al. (2012). A la derecha muestra el valor de $\bar{\lambda}_S$ para la exclusión de fuego. No se dibujan las bandas de confianza por ser muy estrechas. Los valores de los intervalos de confianza se pueden ver en la Tabla 1 del Apéndice 1

El valor máximo en la tasa estocástica de crecimiento poblacional varió según el tamaño promedio de los incendios. Para los casos de preponderancia de incendios chicos y medianos λ_5 alcanzó su máximo (32% y 28% respectivamente) para una frecuencia de un fuego al año. En los otros dos casos, incendios grandes y muy grandes, la tasa λ_5 fue máxima para una frecuencia de fuego de una vez cada tres años (13,3% anual) y para un incendio cada 7 a 9 años (entre 6,3% y 6,7% anual), respectivamente (Fig. 3.7). Nuestro modelo indica que, para el intervalo de retorno de fuego de 30 años, estimado para el área de estudio (Oddi y Ghermandi, 2015), la tasa estocástica de crecimiento poblacional varía según el tamaño preponderante de los incendios (Tabla 3.3)

$\bar{\lambda}_5$	Tamaño de los incendios			
	Chicos	Medianos	Grandes	Muy grandes
Intervalo de retorno 30 años	0,9	3,3	3,5	4,2

Tabla 3.3: Tasa de crecimiento poblacional (en porcentaje) para un intervalo de retorno de fuego de 30 años, según el tamaño de los incendios.

Aun cuando se observa un crecimiento poblacional, en los distintos escenarios, cambia la estructura de la población. En el caso incendios chicos, la mayor proporción de individuos (un 77% aproximadamente para una frecuencia de fuego anual) corresponde a la categoría de adultos, seguida por las plántulas $P1$ (15%), plántulas $P2$ y juveniles. A medida que aumenta el intervalo de retorno de fuego, aumenta la proporción de adultos en desmedro de las proporciones de los individuos de las otras categorías (Fig. 3.8a). Para el caso de incendios medianos, grandes y muy grandes, para frecuencias de fuego altas, las mayores proporciones de individuos se concentran en plántulas $P1$ y $P2$, seguidas de juveniles y adultos, proporciones que se invierten en la medida que disminuye la frecuencia de fuego. Para el caso de incendios muy grandes, cuando la tasa de crecimiento poblacional es máxima (para un intervalo de retorno de fuego de entre 6 y 10 años), la población estaría constituida en su mayor proporción por adultos (entre un 48% y un 50%), seguida por juveniles (aproximadamente un 21%) y plántulas (entre un 29% y un 31%). A medida que la frecuencia de fuego disminuye la proporción de adultos aumenta alcanzando más del 90% a intervalos de retorno mayores a 75 años (Fig. 3.8d). Un patrón similar se encuentra para el escenario de incendios grandes. En estos casos, la proporción de juveniles y adultos se encuentra entre el 38% y el 50%, y al igual que en el caso anterior, la proporción aumenta a medida que

disminuye la frecuencia de fuego (Fig. 8c). En el caso de incendios medianos, la proporción de individuos adultos y juveniles, cuando la tasa de crecimiento poblacional es máxima, es inferior al 10%, pero a frecuencias de fuego menores a una vez cada 20 años, el porcentaje de adultos y juveniles supera el 90% de la población (Fig. 3.8b).

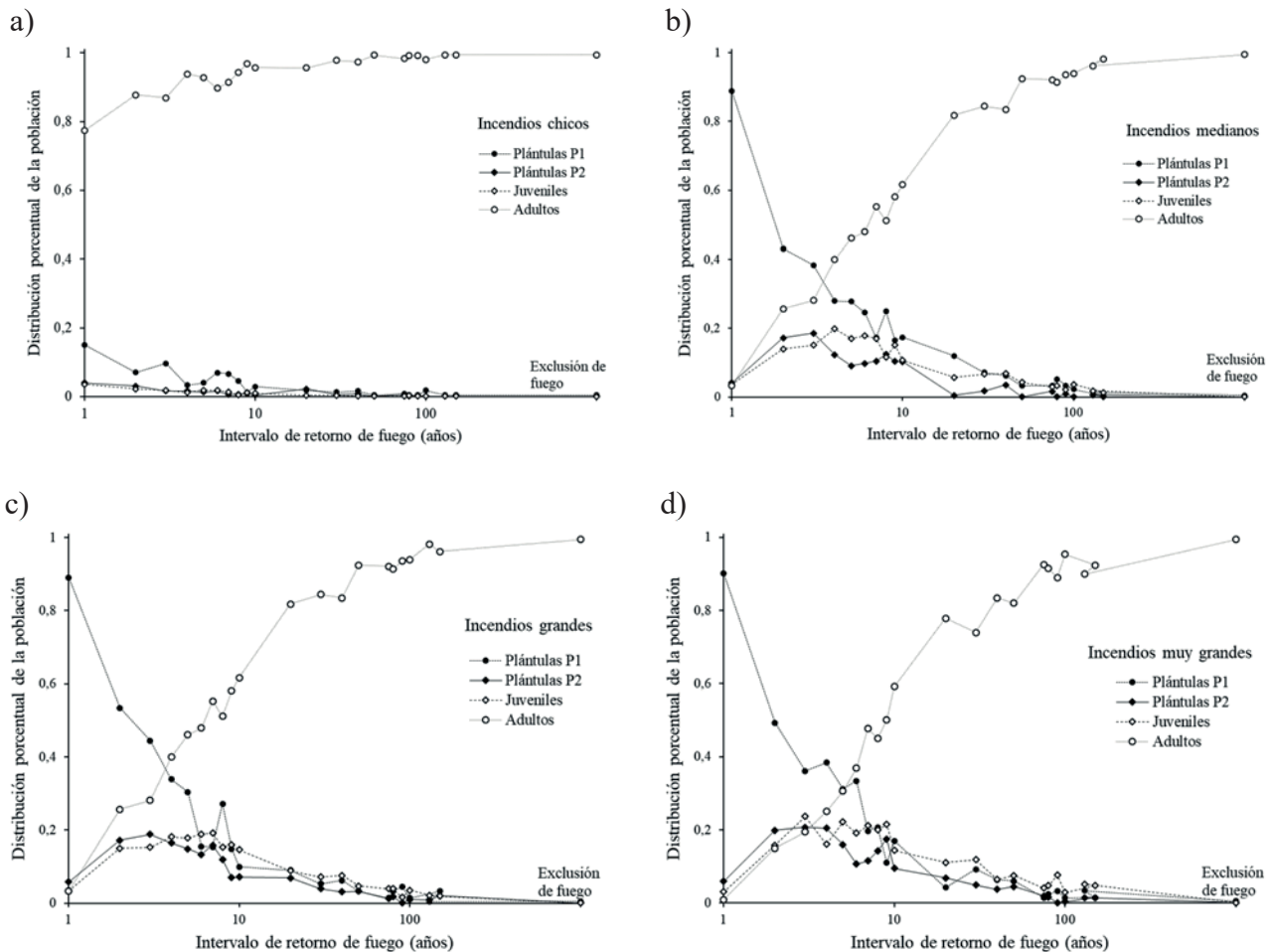


Figura 3.8. Distribución porcentual de los individuos en las cuatro categorías definidas: plántulas del presente año ($P1$), plántulas del año anterior ($P2$), juveniles (J) y adultos (A). En el eje horizontal se muestra el intervalo de retorno de fuego en escala logarítmica. El punto a la derecha muestra los valores para la exclusión de fuego. Cada gráfico presenta los resultados según el tamaño los incendios: a) chicos, b) medianos, c) grandes y d) muy grandes.

El análisis de sensibilidades mostró que los cuatro procesos a cuyas perturbaciones es más sensible la tasa de crecimiento poblacional son: la transición de plántulas del presente año ($P1$) a plántulas $P2$ (s_{21}), la transición de plántulas $P2$ a juveniles (s_{32}), y de juveniles a adultos (s_{43}), y la estasis de adultos (s_{44}).

Recordemos que las sensibilidades representan la sensibilidad de la tasa de crecimiento

poblacional a pequeñas perturbaciones en los parámetros demográficos. Para todas las simulaciones excepto para el caso de incendios chicos, a altas frecuencias de fuego, el proceso más sensible a las perturbaciones, independientemente del tamaño de los incendios, es la supervivencia de plántulas de un año al siguiente. Este valor de sensibilidad decrece en la medida que los incendios se hacen menos frecuentes, y comienza a tomar relevancia la supervivencia de adultos (estasis). La sensibilidad de la transición de plántulas a juveniles y de juveniles a adultos (s_{32} y s_{43}) es significativamente menor que la de la supervivencia de plántulas del primer año (s_{21}), y estos valores son decrecientes con la disminución de la frecuencia de fuego, independientemente del tamaño de los incendios

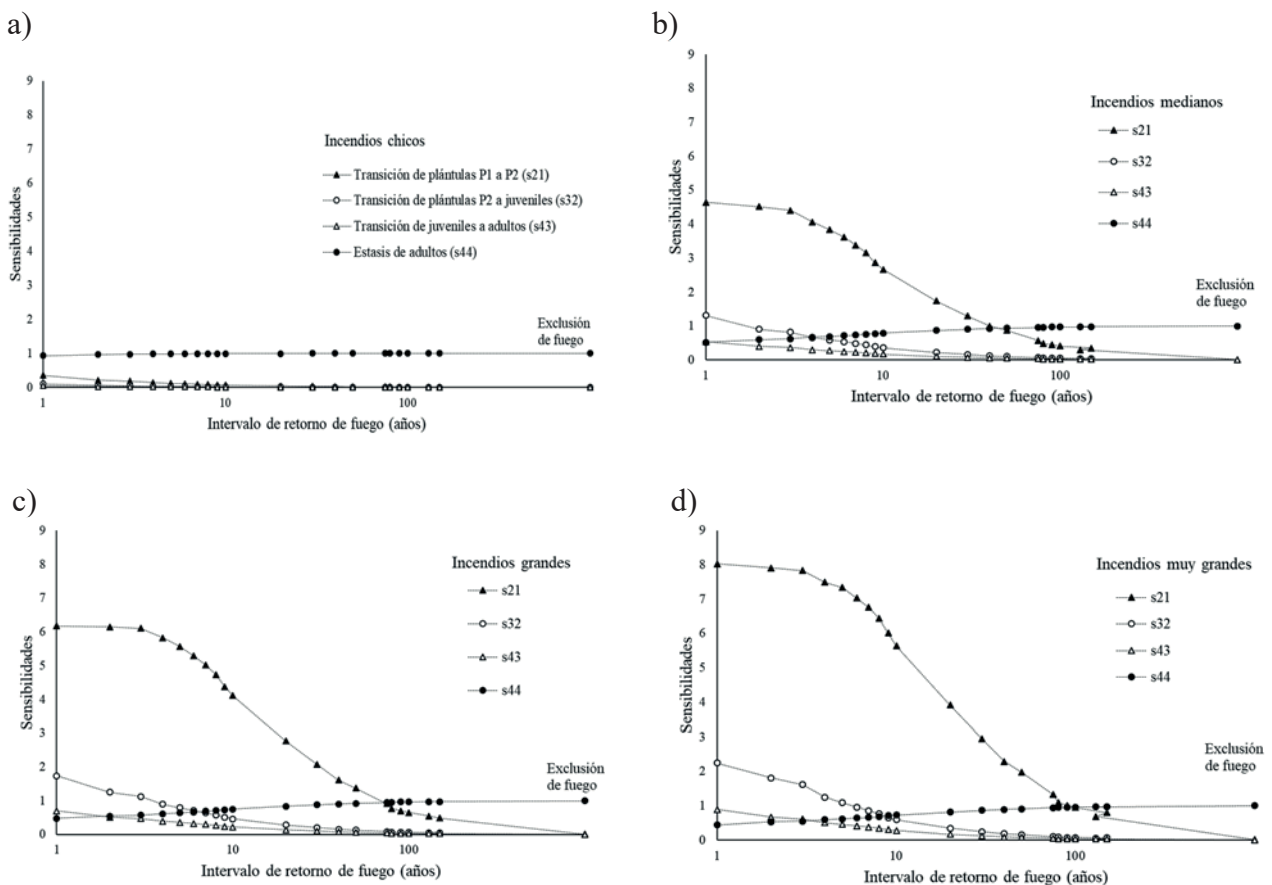


Figura 3.9. Sensibilidades de elementos más relevantes de la matriz de proyección: transición de plántulas P_1 a plántulas P_2 (s_{21}), transición de plántulas P_2 a juveniles (s_{32}), transición de juveniles a adultos (s_{43}) y estasis de adultos (s_{44}). En el eje horizontal se muestra el intervalo de retorno de fuego. A la derecha se muestran los resultados de las simulaciones para la exclusión de fuego. Cada gráfico presenta los resultados según el tamaño los incendios: a) chicos, b) medianos, c) grandes y d) muy grandes.

Sin embargo, aunque para frecuencias de fuego altas los valores de las sensibilidades para la transición entre las dos categorías de plántulas son los más grandes, éstos aumentan a medida que aumenta el tamaño de los incendios. Para el caso de incendios chicos la sensibilidad más alta corresponde a la estasis de adultos (s_{44}) que se mantiene en valores cercanos a 1 independientemente de la frecuencia de fuego (Fig. 3.9). Por otra parte, en el caso de incendios chicos, el análisis de elasticidades mostró que el mayor valor corresponde al proceso de estasis (permanencia en la propia categoría), constituido principalmente por la estasis de adultos (superior al 94%) (Fig. 3.10a). Recordemos que las elasticidades representan la contribución relativa del cada parámetro demográfico a la constitución la tasa estocástica de crecimiento poblacional y que, debido a que suman 1, pueden ser agrupadas en subconjuntos por categoría o por proceso demográfico (por ejemplo), lo cual permite analizar la importancia relativa de cada categoría o proceso en la dinámica de la población (Tuljapurkar y Caswell, 1997).

Así, la elasticidad del proceso de estasis reúne la estasis de adultos y la de juveniles. Si bien presenta una tendencia creciente a medida que disminuye la frecuencia de fuego, su variación es mínima. Esto significa que la tasa de crecimiento poblacional está regulada casi en su totalidad por la supervivencia de adultos, mientras que la contribución de los demás procesos (crecimiento, estasis de juveniles y reclutamiento) es mínima y cada vez menor a medida que disminuye la frecuencia de fuego. Esto ocurre, porque aun cuando los incendios sean frecuentes, al tratarse de incendios chicos, el reclutamiento es escaso, por lo que la permanencia de los adultos en su categoría asegura la persistencia de la población. En los casos de incendios medianos, grandes y muy grandes, se observa que las elasticidades de todos los parámetros demográficos disminuyen con el aumento del intervalo de retorno, excepto la de la estasis de adultos, que crece. Esto se explica porque, al ser más infrecuentes los incendios, las oportunidades de reclutamiento disminuyen y, por lo tanto, nuevamente, la persistencia de la población es debida a los adultos. Para los demás casos la contribución a la tasa de crecimiento poblacional de todos los procesos de transición de una clase a la siguiente (de plántulas $P1$ a plántulas $P2$, de plántulas $P2$ a juveniles y de juveniles a adultos) es la misma para todas las categorías, así como el reclutamiento de nuevos individuos (e_{14}).

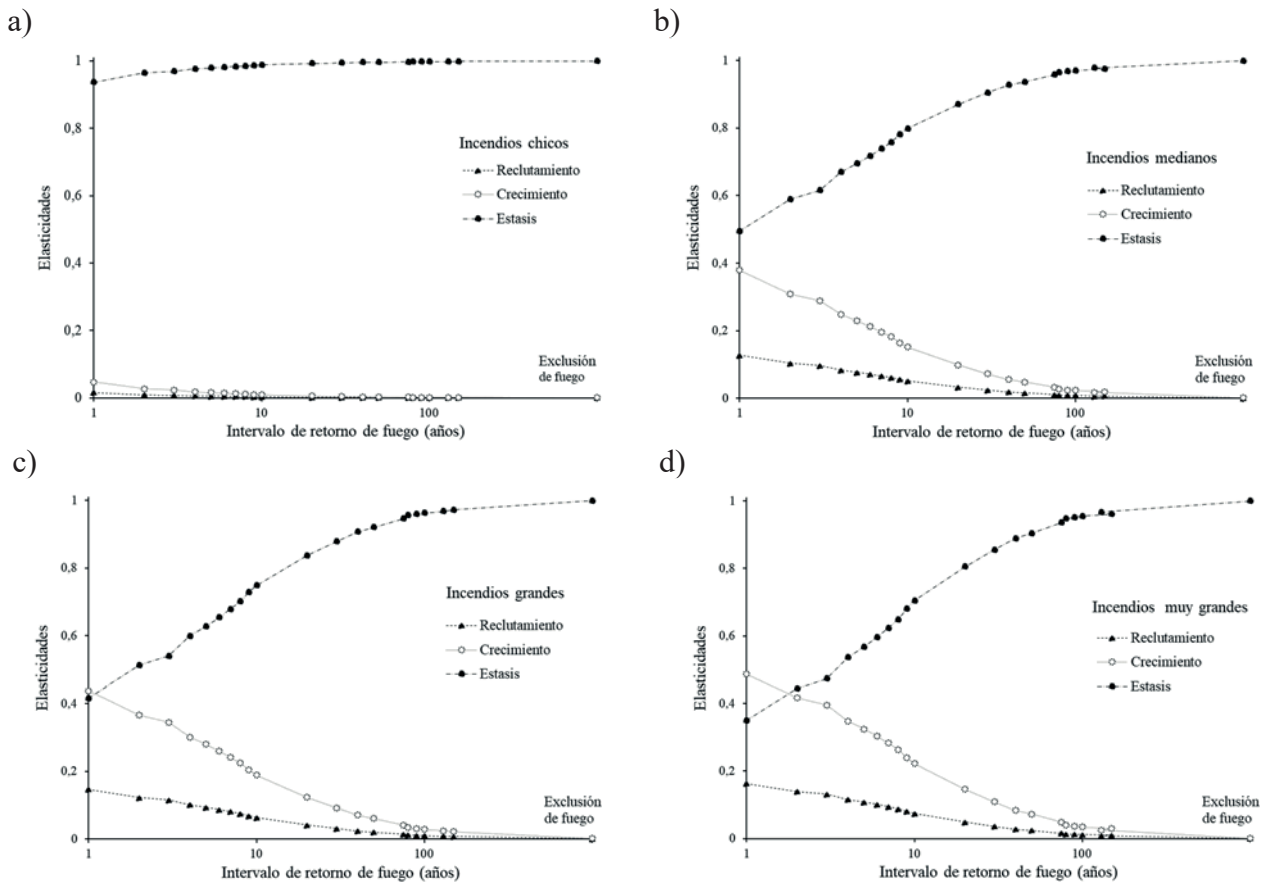


Figura 3.10. Elasticidades según el proceso demográfico: crecimiento (transiciones de plántulas $P1$ a plántulas $P2$, de plántulas $P2$ a juveniles y de juveniles a adultos), reclutamiento y estasis. En el eje horizontal se muestra el intervalo de retorno de fuego en escala logarítmica. Las elasticidades para la exclusión de fuego se muestran a la derecha. Cada gráfico presenta los resultados según el tamaño los incendios: a) chicos, b) medianos, c) grandes, y d) muy grandes.

Las elasticidades de estos procesos disminuyen a medida que disminuye la frecuencia de fuego, mientras que las elasticidades de los procesos de estasis (probabilidad de permanencia en la propia clase) se incrementa (Fig. 3.10b, c y d). Cuando los incendios son frecuentes, el proceso más importante para la conformación de la tasa estocástica de crecimiento poblacional está constituido las transiciones de una categoría a la siguiente (crecimiento) en iguales proporciones (Fig. 3.10).

3.3. *Senecio bracteolatus*

En esta sección desarrollaremos un modelo matricial para *S. bracteolatus*, en el que, además de la estocasticidad ambiental relacionada con los incendios y las variaciones en la precipitación, incluye la estocasticidad demográfica en la definición de sus parámetros, es decir, la respuesta de los distintos procesos demográficos a las variaciones ambientales.

3.3.1. Lo que sabemos de esta especie

Senecio bracteolatus es un arbusto no palatable (Velasco y Siffredi, 2013). No forma matorrales, sino que se distribuye en forma dispersa y constituye, junto con los coirones dominantes y otros arbustos como *M. spinosum*, la matriz del pastizal. Su expansión en este ecosistema tiene un impacto negativo en la producción ganadera ya que reduce la disponibilidad de forraje y se ha sugerido que la abundancia de *S. bracteolatus* es indicadora de sobrepastoreo (Boelcke, 1957; Leon y Aguiar, 1985). A diferencia de *F. imbricata*, que no posee la capacidad de rebrotar si su biomasa aérea es quemada totalmente en un incendio, *S. bracteolatus* es una especie rebrotante post fuego que posee una estrategia mixta dado que además recluta a partir de semillas. Forma bancos transitorios y, por ende, las fuentes de semillas tienen que provenir desde los bordes del incendio o de sectores remanentes (no quemados) dentro del área afectada por el mismo. Esta especie presenta baja inflamabilidad comparada con otras especies de la comunidad. Probablemente esto se deba a la baja relación entre biomasa seca y verde, y al alto contenido de humedad de las hojas y ramas más gruesas (Gonzalez et al., 2010), y es una de las primeras en rebrotar post fuego (Franzese et al., 2009; Ghermandi et al., 2004).

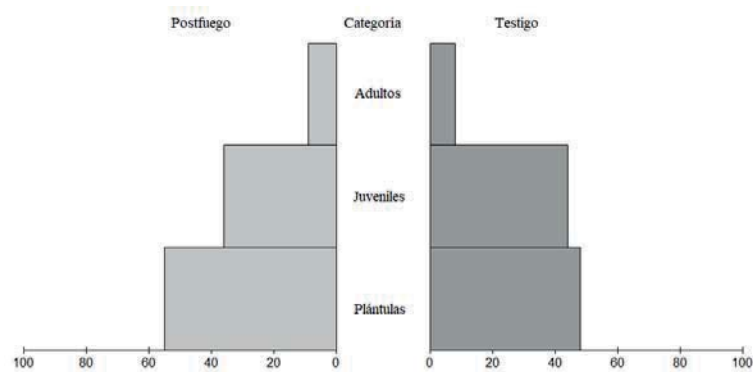
En la estepa norpatagónica, *Pappostipa speciosa* actúa como especie facilitadora para el reclutamiento de *S. bracteolatus* proveyendo un refugio óptimo para la germinación y establecimiento de plántulas, protegiéndolas de las duras condiciones ambientales en el verano (Fig. 3.11). Debajo de los coirones de *P. speciosa* las condiciones son más benévolas para las plántulas debido a que hay mayor humedad y menor temperatura que en los claros, donde el agua se pierde rápidamente por evapotranspiración (Ferrante et al., 2014; Franzese et al., 2009; Sala y Lauenroth, 1982).



Figura 3.11. a) Planta adulta de *Senecio bracteolatus* establecida bajo el canopy de un coirón, b) juveniles desarrollándose en un claro postfuego, c) plántula creciendo bajo el canopy de un coirón, d) plántula establecida en un claro, e) plantas adultas desarrolladas en un claro, y f) planta postfuego con rebrotes.

Sin embargo, aunque los coirones actúan como nodrizas de las plántulas de *S. bracteolatus*, en las primeras etapas del desarrollo, al alcanzar mayor tamaño las plantas compiten fuertemente con los coirones, y así como la persistencia de plántulas es mayor en los micrositios generados por los pastos, la de los individuos juveniles y adultos es mayor en los claros. Esta relación, primero de facilitación y luego de competencia entre estas dos especies, juega un importante rol en la determinación de la abundancia de *S. bracteolatus* en este ecosistema (Franzese et al. 2009, Gonzalez et al., 2010). Tanto en sitios incendiados como no incendiados, la proporción de adultos es significativamente menor que el de plántulas y juveniles (Fig 12a).

a)



b)

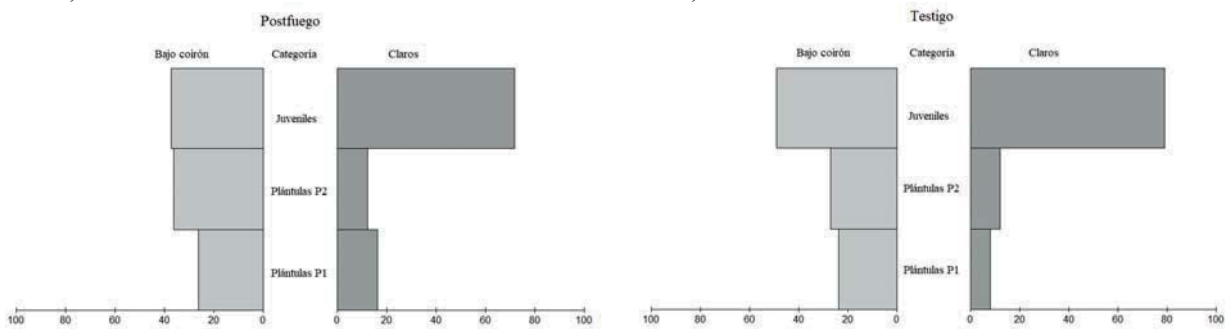


Figura 3.12. a) Distribución porcentual de los individuos de la población por categorías: plántulas (P1 + P2), juveniles y adultos, (tomadas en conjunto) en un sitio 6 años postfuego (izquierda) y en un sitio testigo (derecha). Frecuencia absoluta de plántulas P1, plántulas P2 y juveniles según el sitio de establecimiento (bajo coirón – claro) en el sitio b) postfuego y c) testigo (datos de Franzese, 2006).

Aun cuando en condiciones usuales, los mejores sitios para el establecimiento de plántulas sean los micrositios bajo coirón como acabamos de explicar, la ocurrencia de fuego que abre espacios libres de competencia, combinada con condiciones meteorológicas favorables (como serían temperaturas moderadas y precipitaciones

abundantes) proveen una oportunidad para el reclutamiento de *S. bracteolatus* (Gonzalez et al., 2010). Las plántulas se establecen en mayor porcentaje bajo los coirones que en claros, mientras que la cantidad de juveniles es mayor en los claros (Fig. 3.12b, c)(Franzese et al., 2009).

El peso y la forma de las semillas de *S. bracteolatus* (Fig 6b, Capítulo2) permite deducir que forma bancos transitorios (Gonzalez y Ghermandi, 2004; Thompson et al., 1993). Si bien la producción de semillas es muy abundante y mayor en los sitios post fuego (variando entre 800 y 80.000 semillas por adulto) sólo entre 4% y el 14% de las mismas son viables (Franzese, 2006; Franzese et al., 2009). Esta especie está pobremente representada en el banco de semillas (menos del 10%) y gran parte de las mismas son dañadas por insectos. En el área de estudio, luego del gran incendio ocurrido en enero de 1999 que ya mencionáramos, se encontró que las semillas de *S. bracteolatus* estaban ausentes en el banco de las áreas quemadas, aunque sí estaban presentes en baja densidad en el banco de semillas de áreas circundantes (Gonzalez y Ghermandi, 2008). Experimentos realizados en invernadero mostraron que las semillas no presentan dormancia, germinando en altos porcentajes (entre el 60% y el 90 (Franzese, 2006).

Gonzalez et al. (2015) realizaron experimentos en los cuales examinaron los efectos de la temperatura sobre la supervivencia y crecimiento de *S. bracteolatus*, encontrando que, aun cuando esta especie rebrota post fuego, las altas temperaturas disminuyen su supervivencia. La mortalidad fue del 67% en el tratamiento de temperatura alta, y del 37,5% en el de temperatura baja. Las plantas sobrevivientes al tratamiento de temperatura baja crecieron más en altura que aquellos que habían sido quemado a alta temperatura durante las dos estaciones de crecimiento sucesivas. También encontraron que el 87,5% de las plantas sometidas a temperatura baja produjo semillas al finalizar la primera estación de crecimiento, mientras que ninguna de las plantas del tratamiento de temperatura alta lo hizo. Al segundo año, todas las plantas produjeron semillas. En cuanto a los efectos del fuego sobre la germinación de *S. bracteolatus*, se encontró que las semillas tienen cierto grado de tolerancia al calor (Gonzalez y Ghermandi, 2012).

3.3.2. Modelo demográfico

El ciclo de vida de la planta se consideró dividido en 4 estadios (siguiendo un criterio modificado de Franzese (2006): plántulas del presente año ($P1$), es decir, las plántulas germinadas en la última temporada (menores a un año), plántulas del año anterior ($P2$) es decir, plántulas que habiendo germinado la temporada anterior, sobrevivieron un año, juveniles (J) plantas que tienen al menos dos años, que presentaran al menos dos ramificaciones pero no han alcanzado aún su estado reproductivo, y adultos (A), plantas de seis años o más, reproductivas. En las tres primeras categorías, distinguimos dos micrositios posibles para el establecimiento de las plantas: creciendo bajo coirón (B) y creciendo en claros (C) (Fig.3.13).

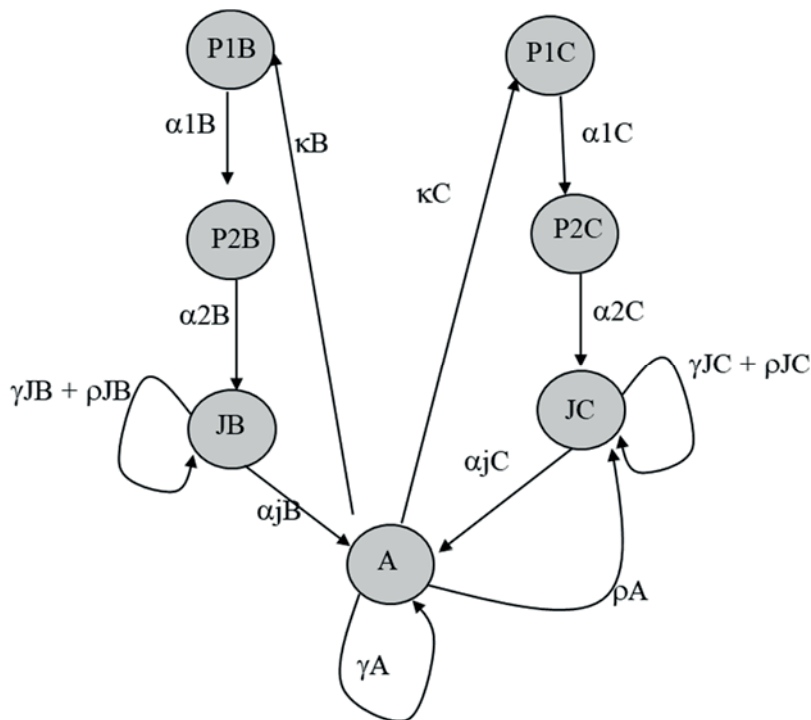


Figura 3.13. Modelo conceptual del ciclo de vida de *S. bracteolatus*. Los círculos representan las categorías: plántulas del presente año creciendo bajo coirón o en claros ($P1B$ y $P1C$), plántulas del año anterior bajo coirón o en claros ($P2B$ y $P2C$), juveniles bajo coirón o en claros (JB y JC) y adultos (A). Las flechas representan los aportes de la una clase a otra por estasis, crecimiento o reclutamiento: probabilidad de supervivencia de un año al siguiente de plántulas del primer año según crecen bajo coirón o en claros ($\alpha1B$ y $\alpha1C$), probabilidad de transición de plántulas del segundo año a juveniles bajo coirón o en claros ($\alpha2B$ y $\alpha2C$), probabilidad de que una planta juvenil alcance el estado reproductivo bajo coirón o en claros (αjB y αjC), estasis de individuos juveniles bajo coirón o en claros (γjB y γjC), estasis de adultos (γA), probabilidad de rebrote de juveniles bajo coirón y en claros, y adultos (ρjB , ρjC y ρA), reclutamiento de individuos que se establecen bajo coirón o en claros por cada individuo adulto presente en la clase A en el tiempo t (κB y κC)

Las dos condiciones de micrositio hacen que las probabilidades de establecimiento y supervivencia sean diferentes (ver un modelo de estructura similar en Lediuk et al., 2016). Debido a que una vez que han alcanzado el estado adulto en general las plantas superan el tamaño de sus nodrizas (Gonzalez et al., 2010), consideramos una única categoría de individuos adultos, sin distinguir el sitio de establecimiento de las plantas. Esta distinción de etapas en el ciclo de vida combinada con el sitio donde la planta se establece, dio lugar a la definición de siete categorías-estado: plántulas del presente año creciendo bajo coirón o en claros ($P1B$ y $P1C$), plántulas del año anterior creciendo bajo coirón o en claros ($P2B$ y $P2C$), juveniles creciendo bajo coirón o en claros (JB y JC) y adultos (A) (Fig. 3.13).

Las contribuciones de una clase a otra que definen los elementos de la matriz de proyección, pueden separarse en tres tipos de procesos demográficos: reclutamiento, supervivencia (que incluye crecimiento y estasis) y rebrote post fuego. Estos procesos demográficos varían concatenadamente con la frecuencia, tamaño e intensidad de los incendios, la precipitación acumulada en primavera y verano, y el tiempo transcurrido desde el último incendio. Los parámetros a estimar fueron los siguientes:

- a) Número de plántulas producidas por individuo adulto por año que se establecen bajo coirón y en claros (tasa de reclutamiento) (κB y κC , respetivamente)
- b) Probabilidad de que una plántula del primer año sobreviva hasta el año siguiente, según si se estableció bajo coirón o en claros ($\alpha 1B$ y $\alpha 1C$)
- c) Probabilidad de que una plántula del segundo año alcance el estado juvenil bajo coirón o en claros ($\alpha 2B$ y $\alpha 2C$)
- d) Probabilidad de supervivencia de un año al siguiente de plantas que, siendo juveniles aún no alcanzan el estado reproductivo bajo coirón o en claros (estasis, γJB y γJC)
- e) Probabilidad de que una planta en estado juvenil alcance el estado reproductivo (αJB y αJC)
- f) Probabilidad de supervivencia de individuos adultos (estasis, γA)
- g) Probabilidad de rebrote de individuos juveniles y adultos afectados por el fuego (ρJB , ρJC y ρA). Todas las plántulas mueren durante un incendio, independientemente de la intensidad del mismo.

3.3.3. Definición y estimación de parámetros

Los parámetros que ingresan al modelo fueron definidos en función de una o varias de las siguientes variables: frecuencia de fuego (Fi) que es una variable de análisis en las simulaciones del modelo, una variable dicotómica que indica la ocurrencia de un incendio en cada temporada (F), que depende de la frecuencia de fuego, proporción de la superficie afectada por el incendio (SQ), tiempo transcurrido desde el último incendio (TUI), es decir, la cantidad de años entre el incendio inmediato anterior y el presente), intensidad del fuego (IF), variable dicotómica con categorías: alta y baja, precipitación acumulada en primavera (ppP , septiembre a noviembre) y precipitación acumulada en verano (ppV , diciembre a febrero), disponibilidad de micrositos bajo coirón (DBC), disponibilidad de claros (DCL), cobertura de coirones ($CobC$), que condiciona la disponibilidad de micrositos bajo coirón, cobertura total (para todas las especies, $CobT$) que condiciona la disponibilidad de claros, y producción promedio de semillas por adulto (PSA). La Tabla 3.4 muestra una descripción resumida de las mismas, y a continuación se describen en detalle. A diferencia del modelo para *F. imbricata* de la sección anterior, en el modelo que estamos desarrollando la variabilidad ambiental no está determinada por un número finito de estados ambientales que se suceden uno a otro según probabilidades condicionales, sino que, en cada iteración del modelo, los parámetros se recalculan en función de una o más de las variables descriptas. A continuación, explicamos la definición de los mismos. Las estimaciones de parámetros y funciones definidas se calcularon mediante la función *mle2* (Maximum-Likelihood Estimation) del paquete *bbmle* de R (Bolker, 2017). Se evaluaron diferentes modelos y se eligió el más adecuado utilizando el criterio de información de Akaike. Presentamos sólo el modelo elegido en cada caso.

3.3.4. Variables que regulan los parámetros del modelo

A continuación, describiremos en detalle las funciones que gobiernan los elementos nulos de la matriz de proyección. Para evitar exceso de notación, los nombres de los parámetros se indican con las mismas letras, entendiéndose que cambian su valor en cada estimación en particular.

3.3.4.1. Superficie quemada SQ

En base a los datos de precipitación acumulada de primavera (septiembre-noviembre) y verano (diciembre - febrero) para la serie de años 1928-2015, la precipitación fue dividida en cuartiles. Utilizando la base de datos de incendios que abarca el período 1973-2011 (ver Capítulo 2), cada incendio se asoció al cuartil de precipitación correspondiente según el año en el que ocurrió. De esta manera los registros de incendios fueron separados en cuatro grupos, uno correspondiente a cada cuartil de precipitación. Los valores del área afectada por los incendios fueron convertidos a proporciones (por ende, con valores entre 0 y 1). Para cada grupo calculamos el mínimo y el máximo de la proporción del área afectada por el fuego de todos los incendios. Para su utilización en el modelo, a cada valor de precipitación acumulada en verano se asoció una superficie quemada (SQ) sorteada de una distribución uniforme entre los valores mínimo y máximo correspondientes al respectivo cuartil. La superficie no quemada (SnQ) se calculó como $1 - SQ$ (ver más abajo, sección “Cómo funciona el modelo”).

3.3.4.2. Disponibilidad de micrositio bajo coirón y de claros

La disponibilidad de micrositio bajo coirón (DBC) y de claros (DCL) son variables dependientes del tiempo transcurrido desde el último incendio (TUI) y de la superficie quemada (SQ). Para estimar estos parámetros del modelo se tomó la serie de datos de cobertura post fuego estimada en tres transectas monitoreadas a lo largo de 9 años (ver Capítulo 2, Ghermandi, 2006; Ghermandi et al., 2004). Para estimar la disponibilidad de micrositios bajo coirón (DBC) se tomó la cobertura de *P. speciosa* y se ajustó un modelo lineal generalizado. La DBC fue calculada como una proporción de la cobertura de coirones, en base al cálculo de la corona circular promediando los diámetros máximos de copa y basal de los coirones (Franzese, 2006). La cobertura de coirones se modeló como una función exponencial acotada del tipo:

$$CobC = a * (1 - \exp(-b * TUI))$$

$$DBC = 0.45 * CobC$$

Para la disponibilidad de claros (DCL), se consideró la cobertura total de especies ($CobT$) y se ajustó un modelo de Michaelis –Menten (Bolker, 2008)

$$CobT = \frac{a * TUI}{b + TUI}$$

considerando todas las especies presentes, utilizando el mismo procedimiento para la estimación de los parámetros. La disponibilidad de claros *DCl* se calculó como la diferencia entre 1 y la función obtenida en este modelo:

$$DCl = 1 - CobT$$

3.3.4.3. Producción de semillas por adulto

Franzese (2006) midió la altura y la cantidad de capítulos por planta en 88 individuos adultos de *S. bracteolatus*. Además, en 222 capítulos elegidos al azar, contó la cantidad de semillas por capítulo. En base a esta información estimamos el parámetro λc de una distribución *Poisson*, como:

$$\log \lambda c = a + b * altura$$

donde λc estima la media de la cantidad de capítulos por planta como función de la *altura*.

$$Cap \sim Poisson (\lambda = \lambda c),$$

Análogamente para el cálculo del número de semillas sanas por capítulo se estimó el parámetro λs de una distribución *Poisson*.

$$Ssanas \sim Poisson (\lambda = \lambda s),$$

(para detalles ver Bolker ,2017).

La proporción de semillas sanas por capítulo se estimó a partir de una distribución binomial con parámetro de tamaño (N = total de semillas) y probabilidad (k = total de semillas sanas). El número de semillas sanas por capítulo se obtuvo a partir del producto de los valores obtenidos de estas dos distribuciones y se denomina *Nss*.

Notación	Variable	Dependencia	Forma	Fuente
<i>Fi</i>	Frecuencia de incendios	Variable exploratoria	Variable discreta entre 0 y 1	-
<i>F</i>	Ocurrencia de fuego en cada unidad de tiempo	Frecuencia de incendios (<i>Fi</i>)	Variable dicotómica aleatoria	-
<i>TUI</i>	Tiempo transcurrido desde el último incendio		Contador	-
<i>ppP</i> <i>ppV</i>	Precipitación acumulada en primavera (sept-nov) y en verano (dic- feb)	-	Tabla de datos	Serie 1928 – 2015 de precipitación acumulada mensual (Ea. San Ramón)
<i>SQ</i> <i>SnQ</i>	Superficie quemada - Superficie no quemada	Precipitación de primavera (<i>ppP</i>) y precipitación de verano (<i>ppV</i>)	Distribución por rangos, con media y desvío calculados sobre los datos de área quemada para cada rango de precipitación	Base de datos modificada de de Torres Curth et al. (2008) Oddi y Ghermandi (2016)
<i>CobC</i> <i>CobT</i>	Cobertura de coirones y Cobertura total	Tiempo transcurrido desde el último incendio (<i>TUI</i>)	Función estimada	Monitoreo post fuego, Ghermandi et al. (datos inéditos, ver Cap. 2)
<i>DCl</i>	Disponibilidad de claros	Cobertura total (<i>CobT</i>)	Función estimada	Ghermandi et al. (datos inéditos)
<i>DBc</i>	Disponibilidad de sitios bajo coirón	Cobertura de coirones (<i>CobC</i>)	Función estimada	Monitoreo post fuego, Ghermandi et al. (datos inéditos, ver Cap. 2) Franzese (2006), Franzese et al., (2009)
<i>Cap</i> <i>Ssanias</i>	Número de capítulos por planta Proporción de semillas sanas por capítulo	Altura de la planta	Función estimada	Franzese et al. (2009)
<i>PSA</i>	Número promedio de semillas sanas por adulto	Número de capítulos por planta (<i>CT1</i> , <i>CT2</i> y <i>CT3</i>), altura de la planta (categorías de tamaño <i>T1</i> , <i>T2</i> y <i>T3</i>), distribución porcentual de individuos en clases de altura (<i>AT1</i> , <i>AT2</i> y <i>AT3</i>), proporción de semillas sanas por capítulo	Distribución estimada	Franzese (2006)
<i>PG</i>	Probabilidad de germinación	Precipitación de primavera (<i>ppP</i>)	Función estimada	Franzese et al. (2009)
<i>Tr</i>	Tasa de rebrote	Intensidad del fuego	Distribución estimada	Datos experimentos. Serie 1928 – 2011 de precipitación acumulada mensual (Ea. San Ramón) (Gonzalez et al., 2015)

Tabla 3.4. Definición general y fuente de información utilizada para la definición y/o estimación de las variables que regulan los parámetros del modelo.

Como el modelo no distingue entre tamaños de arbustos adultos, y dado que la producción de capítulos depende de la altura (Franzese, 2006), para el cálculo de la producción de semillas por adulto (promedio) en este modelo (PsA) consideramos los individuos adultos separados en tres clases de tamaño: hasta 30 cm de altura, entre 31 y 70 cm, y más de 70 cm. La función que describe la producción de semillas sanas por adulto promedio es:

$$PsA = Nss * (CT1 * AT1 + CT2 * AT2 + CT3 * AT3)$$

donde Nss es el número de semillas sanas por capítulo; $CT1$, $CT2$ y $CT3$ son los números promedio de capítulos por planta según la categoría de tamaño definida anteriormente, y $AT1$, $AT2$ y $AT3$ son las proporciones en las que se encuentran distribuidas las plantas adultas según su tamaño (Franzese, 2006; Franzese et al., 2009)

3.3.4.4. Probabilidad de emergencia de plántulas

Para la estimación de la probabilidad de emergencia de plántulas se utilizaron los datos experimentales de germinación según el nivel de riego. Se estimó el parámetro k para la función siguiente, siendo ppP (precipitación acumulada de primavera) la variable independiente:

$$ProbG = 1 - \exp(k \cdot ppP)$$

La probabilidad de germinación PG tomó como una variable aleatoria binomial, con probabilidad $ProbG$.

$$PG \sim Normal(size = 10, prob = ProbG)$$

El parámetro “*size*” corresponde al número de semillas plantadas por bandeja.

3.3.4.5. Supervivencia de juveniles y adultos

La supervivencia de juveniles y adultos se estimó a partir de mediciones de campo, donde individuos juveniles y adultos fueron marcados y monitoreados en dos censos consecutivos, como describimos en el Capítulo 2. Considerando la proporción de individuos de cada categoría que llegaron vivos de un muestreo al siguiente se estimó la probabilidad de que un individuo juvenil o adulto permanezca en su categoría y la probabilidad de que un individuo juvenil pase a la categoría de adulto. Para los juveniles se definió una constante denominada *SiC* (supervivencia intra clase) que se calcula como la proporción de individuos de esta categoría que sobreviven de un año al siguiente y no alcanzan la madurez reproductiva.

3.3.4.6. Tasa de rebrote de juveniles y adultos

Para calcular la probabilidad de rebrote se tomaron los datos de Gonzalez *et al.* (2015) quienes realizaron quemas individuales de plantas adultas sometidas a intensidades de fuego baja y alta. Como un proxy de la intensidad del incendio, para las simulaciones utilizamos la variable tiempo transcurrido desde el último incendio (*TUI*). Consideramos (en el modelo) que la intensidad será alta si el tiempo transcurrido desde el incendio anterior es mayor a 6 años, y en caso contrario, baja. Este supuesto se basa en el hecho de que 6 años después del fuego, en el área de estudio el paisaje recuperó casi por completo la biomasa disponible como combustible (Ghermandi, 2006).

Para el cálculo de la probabilidad de rebrote se utilizó una distribución Beta con la media y el desvío estándar estimados a partir de los datos obtenidos en los estudios experimentales recién descriptos (Gonzalez et al., 2015). De acuerdo a estos resultados, consideramos que cuando un individuo adulto es afectado por un incendio de intensidad alta, al rebrotar se retrotrae a la categoría juvenil, dado que cuando las plantas se someten a temperatura alta, el primer año posterior al tratamiento no produjeron semillas. Para intensidad baja, supusimos que los individuos rebrotantes permanecen en

su categoría ya que en la primera temporada post tratamiento las plantas florecieron y fructificaron (Gonzalez et al., 2015).

3.3.5. La matriz de proyección

La matriz de proyección poblacional es una matriz de orden 7 donde cada elemento m_{ij} (ubicado en la fila i , columna j de la matriz) representa el aporte de la clase j a la clase i de una unidad de tiempo a la siguiente. De los 49 elementos de la matriz, 37 son ceros estructurales (es decir, aportes imposibles de ser observados). Los restantes 12 se describen a continuación y se resumen en la Tabla 3.5. La Figura 3.14 muestra la ubicación de los elementos no nulos de la matriz. Las primeras 3 filas (columnas) corresponden a los procesos relacionados con las categorías de plántulas (del presente año y del anterior) y juveniles creciendo bajo coirón ($P1B$, $P2B$ y JB).

		t						
		Bajo coirón			En claros			A
		P1	P2	J	P1	P2	J	
Bajo coirón	P1							Rec
	P2	Cr						
	J		Cr	E/Reb				
En claros	P1							Rec
	P2				Cr			
	J					Cr	E/Reb	Reb
A			Cr			Cr	E/Reb	

Figura 3.14. Esquema genérico de la matriz de proyección. Las celdas blancas corresponden a ceros estructurales.

Las filas (columnas) 4 a 6 corresponden a las mismas categorías del ciclo de vida, pero creciendo en claros ($P1C$, $P2C$ y JC). La fila (columna) 7 corresponde a la categoría plantas adultas. Los elementos en la diagonal principal corresponden al proceso de estasis y rebrote (marcados con E/Reb), en la subdiagonal principal al

crecimiento de una clase a la siguiente (marcados con Cr), los de las filas 1 y 4 a la reproducción por semillas (reclutamiento, marcados con Rec). Un caso de rebrote post fuego está representado en la fila 6 (marcado con Reb), que corresponde al rebrote de plantas adultas cuando la intensidad de fuego es alta. Los elementos no nulos de la matriz $M(t)$ utilizada en este modelo se muestran en forma de resumen en la Tabla 3.5 y se definen a continuación.

Ubicación	Denominación	Descripción	Definición
m_{17}	κB	Reclutamiento bajo coirón: Número de plántulas por adulto que se establecen bajo coirón	$\kappa B = PSA * DBC * PG$
m_{21}	$\alpha 1B$	Probabilidad de transición de plántulas $P1$ a plántulas $P2$ bajo coirón	$\alpha 1B = SupP1 * SQ$ Si $SQ \neq 0$ $\alpha 1C = SupP1$ Si $SQ = 0$
m_{32}	$\alpha 2B$	Probabilidad de transición de plántulas $P2$ a J bajo coirón	$\alpha 2B = SupP2 * SQ$ Si $SQ \neq 0$ $\alpha 2B = SupP2 * Fm$ Si $SQ = 0$
m_{33}	$\gamma JB + \rho JB$	Estasis de juveniles bajo coirón + probabilidad de rebrote de juveniles bajo coirón. ⁽¹⁾ La tasa de rebrote depende en cada paso de la intensidad de fuego	$SupJB * Sic * SnQ + TrJ^{(1)} * SQ$
m_{47}	κC	Reclutamiento en claros: Número de plántulas por adulto que se establecen en claros	$\kappa C = PSA * DCl * PG * Fm$
m_{54}	$\alpha 1C$	Probabilidad de transición de plántulas $P1$ a plántulas $P2$ de en claros	$\alpha 1C = SupP1 * SQ * Fm$ Si $SQ \neq 0$ $\alpha 1C = SupP1 * Fm$ Si $SQ = 0$
m_{65}	$\alpha 2$	Probabilidad de transición de plántulas $P2$ juveniles en claros	$\alpha 2C = SupP2 * SQ * Fm$ Si $SQ \neq 0$ $\alpha 2C = SupP2 * Fm$ Si $SQ = 0$
m_{66}	$\gamma JC + \rho JC$	Estasis de juveniles+ probabilidad de rebrote de juveniles en claros. ⁽¹⁾ La tasa de rebrote depende en cada paso de la intensidad de fuego	$SupJC * Sic * SnQ + TrJ^{(1)} * SQ$
m_{67}	ρA	Rebrote de adultos con intensidad de fuego alta	$TrAlta * SQ$
m_{73}	αJB	Probabilidad de transición de juveniles bajo coirón a adultos	$\alpha JB = SupJB * Fm * SnQ$
m_{76}	αJB	Probabilidad de transición de juveniles en claros a adultos	$\alpha JC = SupJC * Fm * SnQ$
m_{77}	$\gamma A + \rho A$	Estasis de adultos y rebrote	$SupA * SnQ + TrBaja * SQ$

Tabla 3.5. Descripción general de los elementos no nulos de la matriz de proyección y variables de las cuales dependen. Las fuentes de los datos utilizados para la estimación de estos parámetros se encuentran en la Tabla 3.4.

3.3.6. Parámetros del modelo

3.3.6.1. Número de plántulas por adulto bajo coirón o en claros

El establecimiento de plántulas bajo coirón se supuso proporcional a la disponibilidad de este micrositio (DBC que depende de la ocurrencia de fuego y de su tamaño y del tiempo transcurrido desde el último incendio); a la producción de semillas sanas por adulto (PSA) y a la probabilidad de germinación (PG) que depende a su vez de la precipitación de primavera (ppP), de la siguiente manera:

$$\kappa B = PSA * DBC * PG$$

Para el establecimiento de plántulas en claros se construyó una función análoga, multiplicada por un factor de mortalidad (Fm , basado en datos de Franzese, 2006), que representa la mortalidad de las plántulas por el estrés al que se encuentran sometidas bajo estas condiciones:

$$\kappa C = PSA * DCl * PG * Fm$$

3.3.6.2. Crecimiento de plántulas y juveniles

La supervivencia de plántulas P1 de un año al siguiente (es decir, la transición de la categoría P1 a la categoría P2) ($SupP1$) se calculó en base a los datos obtenidos en los experimentos de riego en invernadero (ver Capítulo 2), estimándose el parámetro k de la función:

$$SupP1 = 1 - \exp(-k * ppV)$$

donde ppV es la precipitación acumulada en verano, obtenida aleatoriamente de la base de datos de precipitaciones (ver Cap. 2). Análogamente, para la supervivencia de plántulas del año anterior (es decir, la transición de plántulas P2 a juveniles) ($SupP2$), se estimó el parámetro k para la función:

$$SupP2 = 1 - \exp(-k * ppV)$$

Supusimos que estas estimaciones (basadas en experimentos de invernadero) corresponden a las plántulas creciendo en condiciones óptimas (bajo coirón). Para las plántulas creciendo en claros corregimos estos valores por un factor de mortalidad (Fm) en base a los datos de Franzese (2006) (ver Tabla 3.5).

Para la definición del elemento correspondiente de la matriz, se corrigió el valor por SQ en caso de ocurrencia de fuego. de esta manera:

$$\alpha_{1B} = \begin{cases} SupP1 * (1 - SQ) & \text{si } SQ \neq 0 \\ SupP1 & \text{si } SQ = 0 \end{cases} \quad \text{Transición de } P1 \text{ a } P2 \text{ bajo coirón}$$

$$\alpha_{1C} = \begin{cases} SupP1 * (1 - SQ) * Fm & \text{si } SQ \neq 0 \\ SupP1 * Fm & \text{si } SQ = 0 \end{cases} \quad \text{Transición de } P1 \text{ a } P2 \text{ en claros}$$

$$\alpha_{2B} = \begin{cases} SupP2 * (1 - SQ) & \text{si } SQ \neq 0 \\ SupP2 & \text{si } SQ = 0 \end{cases} \quad \text{Transición de } P2 \text{ a } J \text{ bajo coirón}$$

$$\alpha_{2C} = \begin{cases} SupP2 * (1 - SQ) * Fm & \text{si } SQ \neq 0 \\ SupP2 * Fm & \text{si } SQ = 0 \end{cases} \quad \text{Transición de } P2 \text{ a } J \text{ en claros}$$

3.3.6.3. Estasis de juveniles y de adultos

La probabilidad de permanencia de individuos juveniles en su categoría fue estimada a partir de los muestreos sucesivos descritos al inicio de esta sección. Se calculó la proporción de los individuos que habían sido etiquetados como juveniles que llegaron vivos al muestreo del año siguiente y que aún no presentaban evidencias de estructuras reproductivas. Este dato fue complementado con las plantas que fueron ubicadas en jardín común luego de los experimentos de invernadero. Un conteo análogo se utilizó para determinar la proporción de individuos juveniles sin evidencias de estructuras reproductivas que las presentaron en el muestreo del año siguiente. Debido a que estos datos corresponden sólo a dos muestreos sucesivos (una transición), y que la supervivencia de estos individuos no está regulada por la precipitación, estos elementos

de la matriz tienen un carácter determinístico. En caso de presencia de fuego, la mortalidad se supuso proporcional al área quemada SQ .

Las variables involucradas en el cálculo de estasis son: supervivencia de juveniles según si crecen bajo coirón ($SupJB$) o en claros ($SupJC$), la supervivencia de adultos ($SupA$), una constante denominada Si (supervivencia intra clase) que se calcula como la proporción de individuos de una categoría que sobreviven de un año al siguiente y permanecen en la misma categoría, la proporción de la superficie que no es afectada por fuego (SnQ) y la afectada, en caso de ocurrir (SQ), y la tasa de rebrote de individuos juveniles y adultos (TrJ y TrA , respectivamente). Notar que en el caso de que no haya fuego, $SQ = 0$ y $SnQ = 1$, por lo que en este caso la estasis sólo depende de la mortalidad no causada por el fuego y el segundo término en la fórmula se anula.

Las funciones utilizadas para cada caso son:

$$\gamma_{JB} = SupJB * SiC * SnQ + TrJ * SQ \quad \text{Estasis de juveniles bajo coirón}$$

$$\gamma_{JC} = SupJC * SnQ * SiC * SnQ + TrJ * SQ \quad \text{Estasis de juveniles en claros}$$

$$\gamma_A = SupA * SnQ * SnQ + TrA * SQ \quad \text{Estasis de adultos}$$

3.3.6.4. Probabilidad de transición de juveniles a adultos

La transición de juveniles a adultos es la probabilidad de que una planta juvenil alcance el estado reproductivo. Para la definición en el modelo, supusimos que esta probabilidad se relaciona con la supervivencia de las plantas juveniles y con la duración de la categoría juvenil. Para el caso de los juveniles creciendo bajo coirón, se multiplicó por un factor de mortalidad, ya que una vez alcanzado cierto estado de desarrollo, comienza a operar un mecanismo de competencia con la planta nodriza como explicamos al inicio de esta sección.

$$\alpha_{JB} = SupJB * Fm * SnQ \quad \text{Transición de juveniles adultos bajo coirón}$$

$$\alpha_{JC} = SupJC * Fm * SnQ \quad \text{Transición de juveniles adultos en claros}$$

3.3.6.5. Probabilidad de rebrote de juveniles y adultos

Como explicamos más arriba, la probabilidad de rebrote se calculó como función de la intensidad de fuego. Para intensidad de fuego alta, supusimos que un porcentaje de adultos afectados por el fuego (en una cantidad proporcional al área quemada) sobreviven, pero vuelven a la categoría juvenil. Los juveniles bajo coirón o en claros se suponen afectados también proporcionalmente al área quemada, y rebrotan con probabilidad sorteada de la distribución estimada a partir de los datos.

$$\rho_J = \begin{cases} Tr * SQ & \text{si } SQ \neq 0 \\ 0 & \text{si } SQ = 0 \end{cases} \quad \text{Rebrote de juveniles}$$

$$\rho_A = \begin{cases} Tr * SQ & \text{si } SQ \neq 0 \\ 0 & \text{si } SQ = 0 \end{cases} \quad \text{Rebrote de adultos}$$

donde $Tr \sim Beta(a, b)$ y a y b son calculados de manera distinta si la intensidad del fuego es alta o baja. En las fórmulas definidas en la Tabla 3.5, se denominaron $TrAlta$ y $TrBaja$ respectivamente.

3.3.7. Crecimiento poblacional bajo variabilidad ambiental

Una vez definidos los elementos de la matriz de proyección, para cada frecuencia de fuego (Anual y cada 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50, 60, 70, 80, 90, 100, 120, 150 años), se proyectó una población inicial arbitraria y se calculó la tasa estocástica de crecimiento poblacional λ_S por simulación numérica como describimos en el Capítulo 2. Este procedimiento se repitió 100 veces para cada frecuencia de fuego. También calculamos los intervalos de confianza para el estimador y para la media de las repeticiones. Una vez obtenidos los valores de λ_S se ajustó un modelo del tipo Michaelis-Menten (Bolker, 2008):

$$\lambda_S = \frac{a * Irf}{b + Irf}$$

donde Irf es el intervalo de retorno de fuego que permite calcular en el límite, cuando Irf tiende a infinito, la tasa de crecimiento poblacional λ_s para el caso de exclusión de fuego. Llevamos a cabo además un análisis de elasticidades y sensibilidades para cada frecuencia de fuego.

3.3.8. Cómo funciona el modelo

Para realizar las simulaciones del modelo escribimos un código interactivo con el lenguaje GNU Octave versión 4.0.0 (Eaton et al., 2015). El usuario elige una frecuencia de fuego, una cantidad de unidades de iteración (unidades de tiempo) y la cantidad de réplicas que se desea obtener. La frecuencia de fuego determinará la probabilidad de ocurrencia de un incendio. La simulación inicia con un vector de estado arbitrario, ya que como mencionamos en el modelo anterior, bajo ciertas condiciones para las matrices de proyección, el resultado es independiente de las condiciones iniciales. Hemos definido las matrices de modo que se cumplan estas condiciones. En cada iteración, se extrae de una tabla, una precipitación de primavera y una precipitación de verano que condicionarán algunas variables que ingresan al modelo. Mediante el sorteo de un número aleatorio que se compara con $1/\text{frecuencia de fuego}$, se define el valor de la variable dicotómica F que vale 1 si se produce un incendio y 0 en otro caso. Si no ocurre un incendio, se contabiliza en una variable (contador) que informa la cantidad de iteraciones consecutivas en las que no ocurrió un incendio (la variable TUI definida más arriba). En caso de no ocurrir un incendio no hay rebrote y la mortalidad es la estimada para este caso. Si ocurre un incendio, el programa determina una proporción de área afectada por el fuego, como describimos más arriba (ver “Definición de SQ ”). La superficie quemada determinará la mortalidad de plántulas, y la proporción de juveniles y adultos afectados. Según el valor que tiene la variable TUI , se establece si la intensidad del fuego es alta o baja, lo que determinará la probabilidad de rebrote de juveniles y adultos afectados por el incendio. En cada iteración se calcula, además, la disponibilidad de microsítios bajo coirón, y la disponibilidad de claros. La precipitación de primavera condiciona el número de semillas que germinan, la disponibilidad de microsítio bajo coirón y de claros, y el reclutamiento y supervivencia de las plántulas.

Una vez calculados estos valores, se calculan todos los elementos de la matriz y se proyecta el vector de estado por una unidad de tiempo.

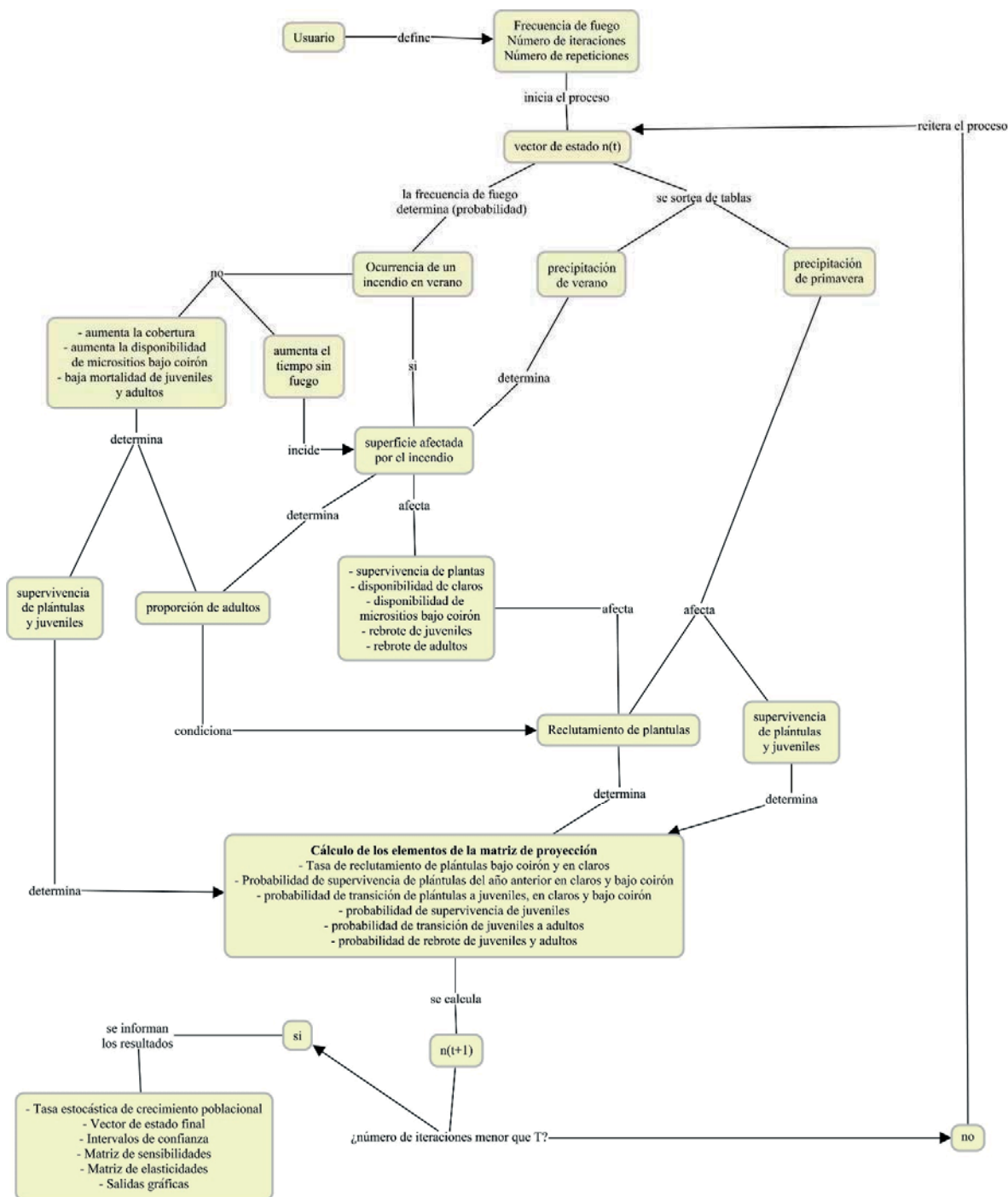


Figura 3.15. Esquema conceptual del funcionamiento del modelo. El proceso se repite tantas veces como réplicas se desea obtener.

Una vez alcanzada la cantidad de réplicas requerida por el usuario, se obtienen como resultados: el valor estimado del logaritmo de la tasa estocástica de crecimiento poblacional $\log(\lambda_S)$ por dos métodos distintos (estimación por simulación y por el método de aproximación de Tuljapurkar), el intervalo de confianza de cada estimación, el intervalo de confianza de las repeticiones, la variancia de los errores de las repeticiones, que permite hacer una evaluación de la convergencia de las simulaciones, el vector de estado promedio con los errores respectivos para cada elemento, y varias salidas gráficas (Fig. 3.15).

3.3.9. Resultados

3.3.9.1. Resultados de los experimentos

En los experimentos de invernadero encontramos que en los tratamientos de riego muy alto y alto se registró en promedio un 78,3 % (ds = 2,2 %) y 73,1% (ds =1,7%) de plántulas emergidas por bandeja, respectivamente, mientras para que el riego medio el promedio fue de 4,9% (ds = 2,3%) y para el riego bajo 2,3% (ds = 2%). La supervivencia de plántulas después de tres meses de iniciado el experimento fue del 90% (ds = 1,8%) y 92% (ds = 2%) para los tratamientos de riego alto y muy alto. Una sola plántula sobrevivió con riego moderado y ninguna con riego bajo. Transcurrido este período de tres meses, las plantas fueron transplantadas a macetas y llevadas a jardín común. A la primavera siguiente, el 80% de las plantas transplantadas aún estaban vivas. A los seis años de permanecer en jardín común, no se registró mortalidad de plantas y el 74% presentó estructuras reproductivas. Debido a la gran cantidad de funciones involucradas y de parámetros a estimar, los cálculos relativos a las funciones y distribuciones utilizadas en el modelo se muestran en el Apéndice 1.

3.3.9.2. Resultados del modelo

Para cada escenario ambiental (frecuencias de fuego desde una vez al año hasta la exclusión) se realizaron 100 simulaciones y se calculó la media de los valores estimados de $\log \lambda_S$ (Fig. 3.7). Este valor, con su intervalo de confianza y el intervalo de confianza promedio del estimador, se muestran en el Apéndice 1. La varianza de las varianzas utilizadas para el cálculo de los intervalos de confianza del estimador resultó en todos los casos menor a $5 \cdot 10^{-9}$, lo cual garantiza la convergencia. Los estimadores de $\log \lambda_S$ para todas las frecuencias de fuego mostraron diferencias significativas con cero (K-W, $p < 0,05$) excepto para un intervalo de retorno de fuego de una vez cada tres años. El hecho de que $\log \lambda_S$ muestra diferencias significativas con 0 indica que, aunque el valor de $\log \lambda_S$ sea cercano a cero, la tendencia está claramente definida. La estimación de parámetros para la función que describe la variación de λ_S como función del intervalo de retorno de fuego se muestra en la Tabla 3.6. Encontramos que excepto para los casos de intervalo de retorno de fuego anual y una vez cada dos año, la tasa estocástica de crecimiento poblacional es significativamente mayor que 1 ($\log(\lambda_S) > 0$), indicando un crecimiento poblacional.

Parámetro	Valor estimado	Error estándar	z-valor	Pr(z) y significación
a	1.0849e+00	7.1469e-05	15179.608	< 2.2e-16 ***
b	2.3105e-01	3.6630e-04	630.766	< 2.2e-16 ***

Tabla 3.6. Valores estimados para los parámetros de la función de Michaelis-Menten que describe la variación de λ_S como función del intervalo de retorno de fuego, calculados a partir de las 100 estimaciones obtenidas en las simulaciones. Se muestran los parámetros estimados, los errores estándar aproximados y un test para la diferencia con cero de los parámetros basado en este error estándar.

La función de Michaelis-Menten estimada a partir de las 100 estimaciones de λ_S para cada frecuencia de fuego es la siguiente:

$$\lambda_S = \frac{1,0849 * irf}{0,231 + irf}$$

de donde resulta, para el caso de la exclusión de fuego, una tasa estocástica de crecimiento anual del 8,49% ($\lambda_S = 1,0849$) (Fig. 3.16). Las medias de los estimadores de $\log \lambda_S$ mostraron diferencias significativas entre las distintas frecuencias de fuego (K-W, $p < 0,05$) según se muestra en la Figura 3.17. A partir de un intervalo de retorno de fuego de 14 años, no se encontraron diferencias significativas (K-W, $p < 0,05$) entre los estimadores de $\log \lambda_S$.

Las distribuciones porcentuales de los individuos en las categorías de plántulas P1, P2, juveniles y adultos muestran una tendencia a la estabilidad independientemente de la frecuencia de fuego, encontrándose una distribución porcentual de los individuos de 72% de plántulas P1, un 15% de plántulas P2, un 10% de juveniles y un 3% de adultos (Fig 18a).

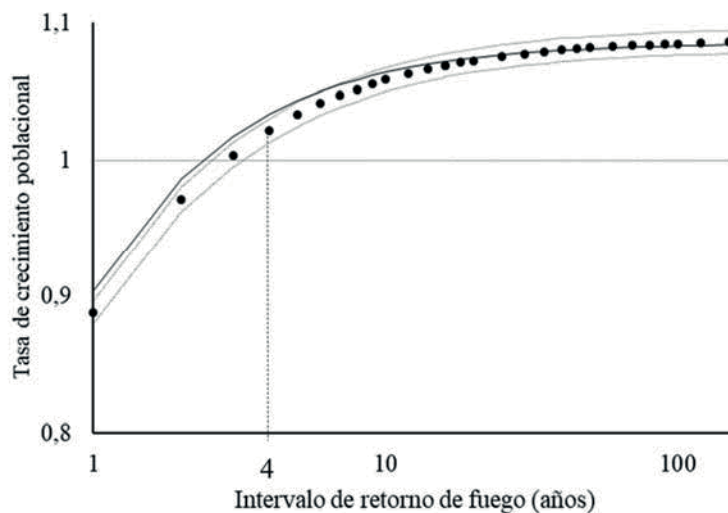


Figura 3.16. Estimador de la tasa estocástica de crecimiento poblacional ($\overline{\lambda_S}$) para 100 repeticiones de la simulación y la banda de confianza para el estimador. En el eje horizontal se muestra el intervalo de retorno de fuego en escala logarítmica. La línea horizontal marca el estado de equilibrio $\lambda_S = 1$. La línea llena muestra el resultado del modelo de Michaelis-Menten ajustado para estos datos (Tabla 3.6). La línea punteada vertical marca el intervalo de retorno de fuego a partir del cual la tasa estocástica de crecimiento poblacional es mayor que 1 (la población crece).

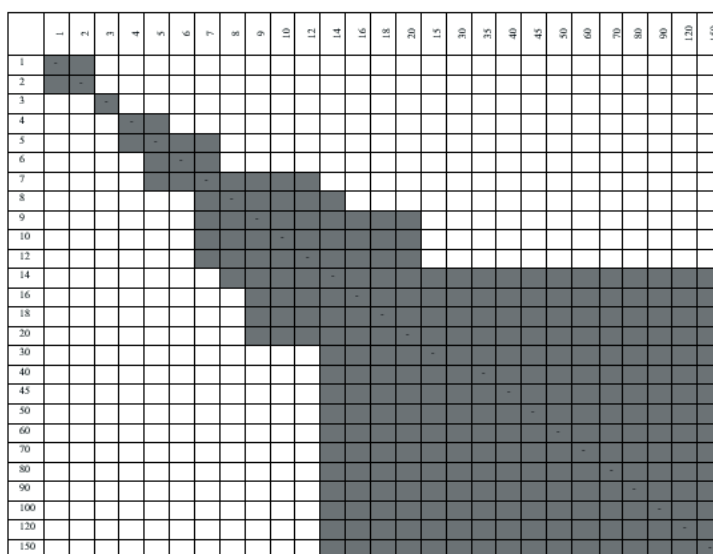


Figura 3.17. Diferencias de medias de los estimadores de $\ln \lambda_g$. Las celdas marcadas en gris corresponden a intervalos de retorno de fuego que no mostraron diferencias significativas (K-W, $p < 0,05$).

Las relaciones proporcionales entre las plántulas $P1$ (del presente año) creciendo bajo coirón respecto de las que crecen en claros ($P1B/P1C$) (Fig. 3.18b) y entre las plántulas $P2$ (del año anterior) creciendo bajo coirón respecto de las que crecen en claros ($P2C/P2B$) (Fig. 3.18c) tienden a estabilizarse en unas 270 a 1, y unas 2700 a 1 respectivamente. Las relaciones proporcionales entre plántulas $P1$, plántulas $P2$, y juveniles en claros y bajo coirón respecto de la proporción de adultos no mostraron variaciones significativas con la frecuencia de fuego.

El modelo estima que en bajo coirón las proporción de 24 a 1 de plántulas $P1$ por adulto es de, de 5 a 1, de plántulas $P2$ por adulto, y de 2,5 a 1 de juveniles por adulto, mientras que, en claros, las proporciones estimadas son de 0,001 a 1, 0,002 a 1 y 0,008 a 1.

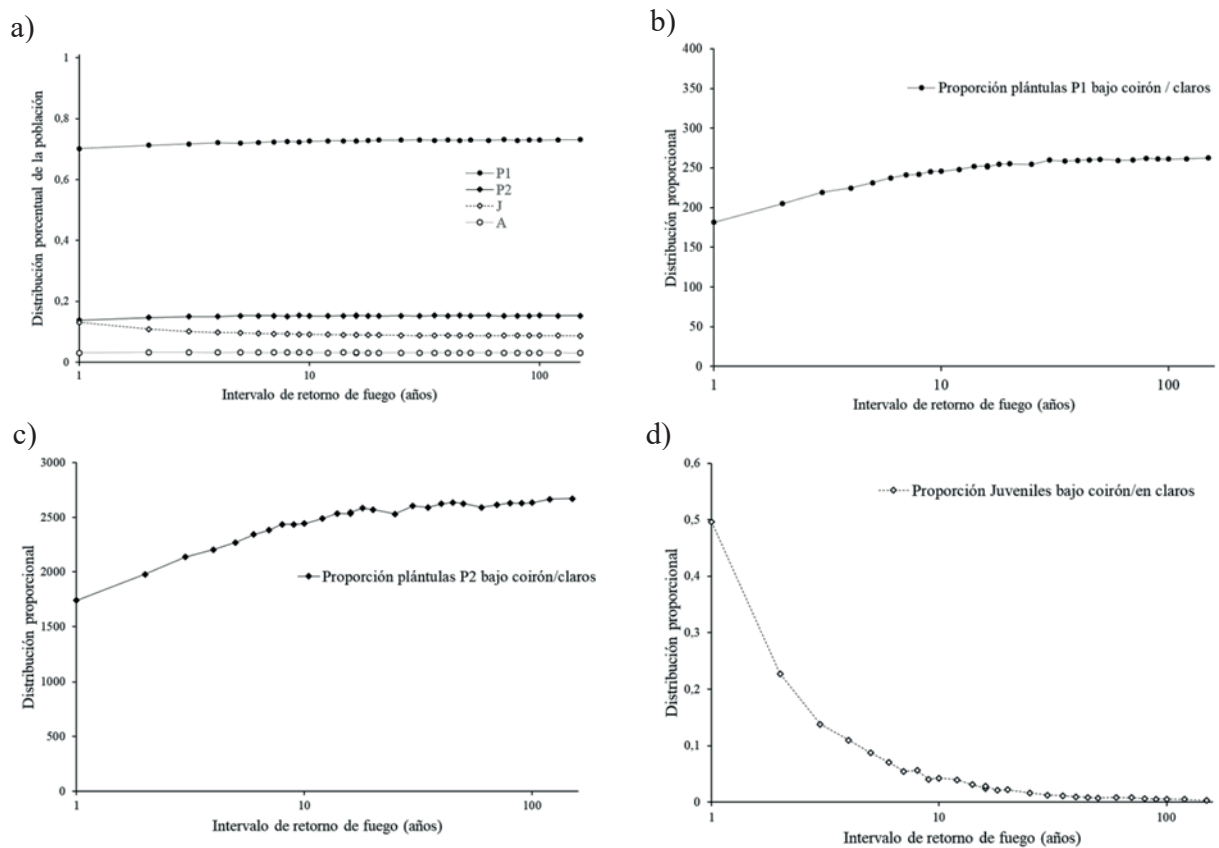
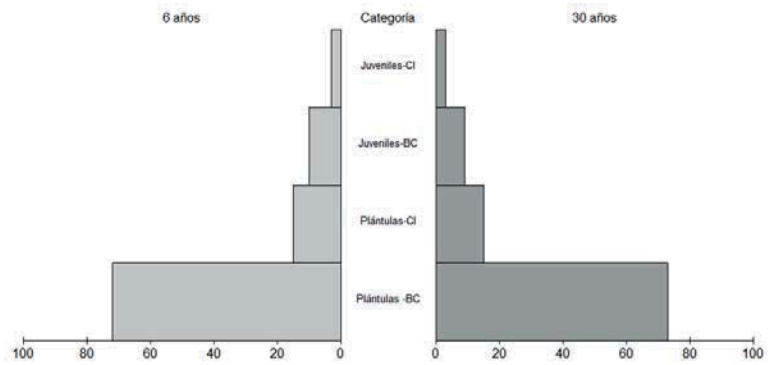


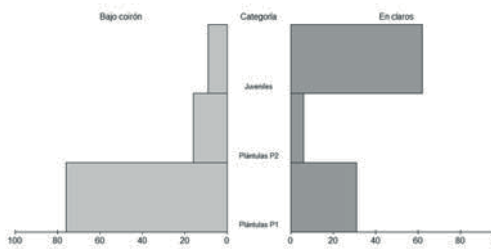
Figura 3.18. (a) Distribución porcentual de los individuos según las categorías de plántulas del presente año ($P1$), plántulas del año anterior ($P2$), juveniles (J) y adultos (A). En el eje horizontal se muestra el intervalo de retorno de fuego en escala logarítmica. Relación proporcional de las plantas creciendo bajo coirón y en claros para las categorías (b) plántulas $P1$, (c) plántulas $P2$ y (d) juveniles.

A fines comparativos con los datos preexistentes en el área de estudio en un sitio 6 años postfuego y un sitio testigo que se encuentra próximo a un matorral de *F. imbricata* que fue datado en 30 años (Ghermandi et al., 2010) (Fig. 3.19c y e), se estimó la distribución porcentual de individuos por categoría en un escenario de un fuego cada 6 años y un fuego cada 30 años (Fig. 3.19b y d).

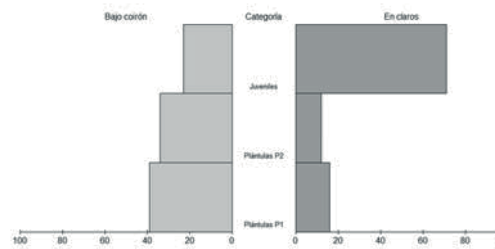
a)



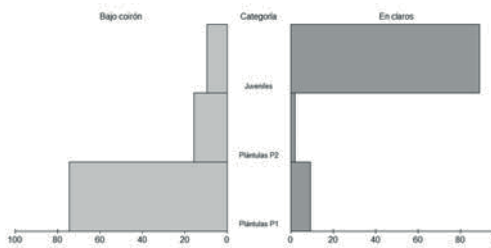
b)



c)



d)



e)

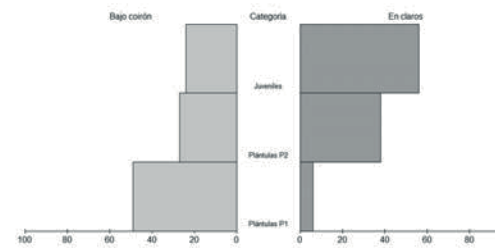


Figura 3.19. a) Distribución porcentual de los individuos de la población según las proyecciones del modelo, por categoría: plántulas del presente año (P1), plántulas del año anterior (P2), juveniles y adultos, para un postfuego de 6 años y para un intervalo de retorno superior a 30 años. Proporciones de cada categoría según se establecen bajo coirón o en claros para b) un intervalo de retorno de 6 años según la proyección del modelo y c) datos de campo en un sitio postfuego (Franzese, 2006). Proporciones de cada categoría según se establecen bajo coirón o en claros para d) un intervalo de retorno de 30 años según la proyección del modelo y e) datos de campo en un sitio testigo en Franzese (2006).

No encontramos diferencias en los porcentajes de individuos en cada categoría en los dos escenarios analizados. La proporción de adultos es significativamente menor que la de las otras categorías, que muestran una distribución piramidal, siendo las plántulas P1 las más abundantes en los dos casos (Fig. 3.19a). Respecto de la distribución proporcional de las que crecen bajo coirón respecto de las que crecen en claros, las proyecciones del modelo tanto para un intervalo de retorno de fuego de 30 años (Fig. 3.19b) como para un intervalo de retorno de 6 años (Fig. 3.19d) indican en todos los casos una mayor proporción de plantas en las condiciones bajo coirón siendo la proporción de plántulas P1 mayor que la de plántulas P2 y ésta que la de juveniles (Fig. 3.19b). Estas proyecciones muestran un patrón similar a los datos de campo correspondientes a un sitio testigo de al menos 30 años sin fuego (Fig. 3.19c) y en un postfuego de 6 años (Fig. 3.19e) (Franzese, 2006)

Para cada frecuencia de fuego se realizó un análisis de sensibilidades y elasticidades. Ambos análisis mostraron escasa variación con la frecuencia de fuego, siendo prácticamente indistinguibles para intervalos de retorno de fuego superiores a 10 años. El análisis de sensibilidades mostró que los procesos a cuyas perturbaciones es más sensible tasa de crecimiento poblacional son (de mayor a menor): la transición de juveniles bajo coirón a adultos (s_{73}), que aumenta al disminuir la frecuencia de fuego; de transición de plántulas P1 a plántulas P2 bajo coirón (s_{21}), que disminuye al disminuir la frecuencia de fuego; la transición de plántulas P2a juveniles bajo coirón (s_{32}), que disminuye al disminuir la frecuencia de fuego; la estasis de adultos (s_{77}) que aumenta al disminuir la frecuencia de fuego, la estasis de juveniles bajo coirón (s_{33}) junto con la tasa de rebrote de juveniles bajo coirón, que disminuyen al disminuir la frecuencia de fuego, y la transición de adultos a juveniles por rebrote post fuego, que también disminuye al disminuir la frecuencia de fuego. Aun cuando las sensibilidades muestran variabilidad, ésta es mínima (Fig. 3.20).

En cuanto a las elasticidades, encontramos que los procesos que involucran a individuos que se establecen y desarrollan bajo coirón, son siempre más contributivos a la constitución de la tasa de crecimiento poblacional que los que se desarrollan en claros. El mayor valor de las elasticidades corresponde al proceso de crecimiento de una

categoría a la siguiente, seguido de la estasis y el reclutamiento, que aumentan ligeramente con la disminución de la frecuencia de fuego, y por último el proceso de rebrote, que disminuye en importancia al disminuir la frecuencia de fuego.

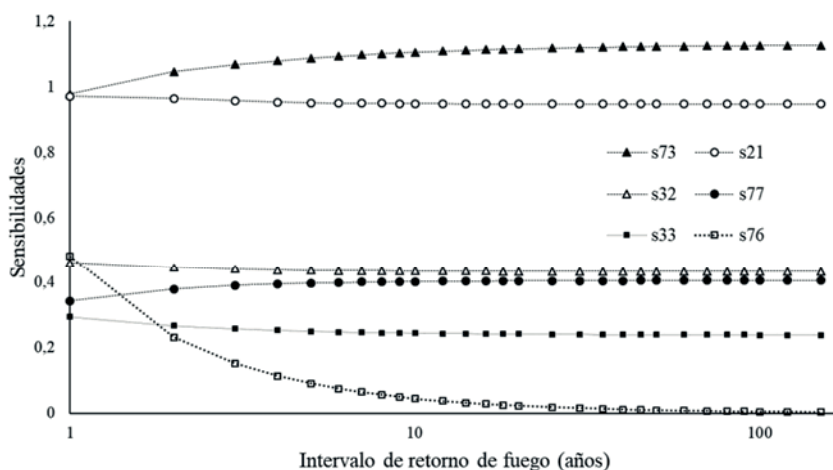


Figura 3.20. Sensibilidades de elementos más relevantes de la matriz de proyección: transición de juveniles bajo coirón a la categoría de adultos (*s73*), transición de plántulas *P1* a plántulas *P2* bajo coirón (*s21*), transición de plántulas *P1* a juveniles bajo coirón (*s33*), estasis de adultos (*s77*), estasis de juveniles bajo coirón (*s33*), rebrote de adultos a intensidades de fuego altas (*s76*). En el eje horizontal se muestra el intervalo de retorno de fuego en escala logarítmica.

Sin embargo, considerados individualmente, el mayor valor de elasticidad corresponde a la estasis de adultos. La tasa de crecimiento poblacional está regulada principalmente por los procesos demográficos de crecimiento y supervivencia, y en mucho menor medida por el establecimiento de nuevos individuos y por el rebrote post fuego. Este último proceso alcanza valores máximos (10,3% de la tasa de crecimiento poblacional) para la máxima frecuencia de fuego, llegando a menos de un 3% para frecuencias de fuego inferiores a una vez cada 60 años. Bajo la hipótesis de un intervalo de retorno de fuego de 30 años, el modelo prevé que la tasa de crecimiento poblacional, que rondaría el 7,3% anual, estaría regulada en un 54% por la transición plántulas a juveniles y de juveniles a adultos, de los cuales más del 98% corresponde a la condición bajo coirón (Fig. 3.21).

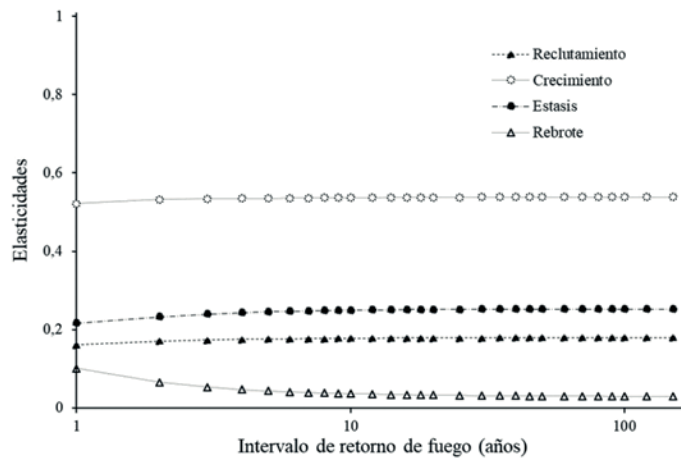


Figura 3.21. Elasticidades según el proceso demográfico: crecimiento, reclutamiento, estasis y rebrote. En el eje horizontal se muestra el intervalo de retorno de fuego en escala logarítmica.

La Figura 3.22 muestra la relación que existe entre la elasticidad del mecanismo de rebrote (considerando rebrote de juveniles bajo coirón, juveniles creciendo en claros y adultos) respecto de la elasticidad del proceso de reclutamiento. Como puede observarse, a medida que disminuye la frecuencia de fuego, disminuye la importancia relativa del rebrote respecto del reclutamiento por semillas. Para un intervalo de retorno de fuego de 20 años en adelante, la diferencia entre el cociente y 0,16 es menor a un centésimo.

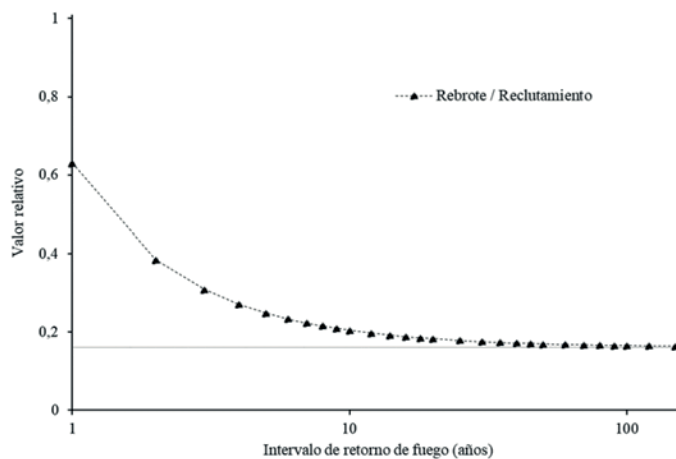


Figura 3.22. Relación entre el cociente de las elasticidades correspondientes a los procesos de rebrote y reclutamiento en relación al intervalo de retorno de fuego. La línea horizontal en 0,16 muestra el valor de estabilidad.

3.4. *Mulinum spinosum*

En esta sección evaluamos por medio de un modelo matricial estocástico la dinámica demográfica de *M. spinosum*. Este análisis integra la influencia de los incendios (frecuencia y tamaño) y la abundancia de la precipitación de verano en la dinámica poblacional de esta especie. Para hacer esto calculamos la tasa estocástica de crecimiento poblacional λ_S (Caswell, 2001) para frecuencias de fuego que van de un incendio al año hasta una vez cada 150. Al igual que en los dos modelos anteriores llevamos a cabo un análisis de sensibilidades y elasticidades. Así como en el modelo desarrollado para *S. bracteolatus*, incluimos en este caso tanto la estocasticidad ambiental como demográfica. Lo que diferencia a este modelo de los anteriores es que, debido a las características de esta especie, las categorías en las que se divide el ciclo de vida son categorías de tamaño, como veremos a continuación.

3.4.1. Lo que sabemos de esta especie

Mulinum spinosum es frecuentemente dominante en las comunidades en las que se desarrolla, y reemplaza los pastos preferidos por los herbívoros, en regiones con pastoreo intensivo debido al uso del suelo para la cría de ganado (Aguiar y Sala, 1998; Leon y Aguiar, 1985) (Fig. 3.23a). Es una especie que rebrota vigorosamente postfuego y recupera su biomasa aérea en pocos años (Damascos y Ghermandi, 2007). Gonzalez et al. (2015) midieron las longitudes máximas de rebrote en las dos estaciones de crecimiento posteriores al tratamiento experimental de quema de plantas individuales (baja y alta temperatura) y no encontraron diferencias entre tratamientos en ambas temporadas de crecimiento. Las plantas recuperaron el 23% de su volumen a un año de recibir el tratamiento, y aproximadamente el 40% al segundo año (Gonzalez et al., 2015). El crecimiento anual de la planta está restringido a una capa externa que oscila entre los 8 cm y los 12 cm de espesor, mientras que la parte interna está formada por material vegetal seco. Esta arquitectura es extremadamente favorable para la propagación de los incendios, dado que provee de material combustible fino de trama laxa, lo cual favorece la combustión (Fig. 3.23b). Estas características morfológicas

están acompañadas por una alta supervivencia al fuego, lo que la convierte en una especie muy adaptada a los incendios (Damascos y Ghermandi, 2007; Ghermandi et al., 2006)

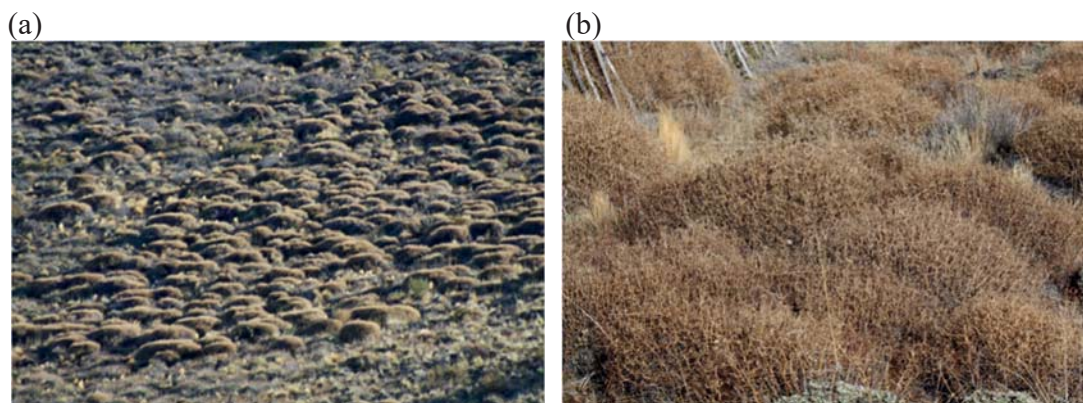


Figura 3.23. a) *M. spinosum* en un pastizal destinado al pastoreo. b) Plantas de *M. spinosum* en invierno, donde puede verse biomasa seca en pie.

Cipriotti y Aguiar (2012) en un estudio llevado a cabo en un pastizal árido del noroeste de la provincia de Chubut (Río Mayo, 45° 41' S, 70° 16' O, precipitación media anual 153 mm), realizaron un modelo demográfico matricial determinístico para *M. spinosum*, considerando tres clases de tamaño (calculado como la suma del diámetro basal promedio y la altura); clase I (hasta 40 cm); clase II (de 41 a 80 cm) y clase III (más de 80 cm). Según estos autores, estos tamaños representan bien tres estadios en el ciclo de vida: la primera clase individuos pequeños, no reproductivos, la segunda, juveniles no reproductivos o con reproducción incipiente, y la tercera, individuos adultos (reproductivos). Para estimar los parámetros de este modelo consideraron dos estados del pastizal: con y sin pastoreo. La Tabla 3.7 muestra los valores de los parámetros obtenidos por los autores para el caso sin pastoreo, que constituyen la matriz de proyección para su modelo.

	I (< 40 cm)	II (41-80 cm)	III (< 80 cm)
I (< 40 cm)	0,33	0	2,56
II (41-80 cm)	0,61	0,12	0
III (< 80 cm)	0,03	0,88	0,99

Tabla 3.7. Matriz de proyección utilizada en el modelo de crecimiento poblacional determinístico por Cipriotti y Aguiar (2012).

En este modelo, la supervivencia de individuos de la clase I fue estimada en 97%, la de la clase II en 100% y la de la clase III en 99%, mientras que se propone una tasa de producción de nuevos individuos de 2,56 plántulas por adulto. La tasa asintótica de crecimiento poblacional estimada en este estudio fue del 69% anual, con una distribución estable de los individuos que se reparte en: 52,1% en de la clase I, 22,2% en la clase II y el restante 27,7% en la clase III. Por su parte, Fernández et al. (1992), en la misma área de estudio realizaron un estudio demográfico para esta especie, considerando varios tratamientos: remoción de pastos, adición de agua, la combinación de ambos, y control. Estos autores consideraron los individuos de esta especie divididos en cuatro categorías de altura: I (hasta 19 cm), II (20-39 cm), III (40-59 cm) y IV (más de 60 cm). Considerando los datos sólo del sitio sin tratamiento (control), estos autores encontraron una densidad de 0,1 plántulas por metro cuadrado (2 plántulas por m², con el 90% de mortalidad el verano posterior a la emergencia ocurrida en octubre - noviembre). Este resultado es consistente la mortalidad de esta misma especie registrada en el mismo ecosistema en noviembre – enero por Sala et al. (1989).

Fernández et al. (1992) estimaron una densidad de 3600 individuos por hectárea, (similar a la de Cipriotti y Aguiar (2012), que fue llevado a cabo en el mismo sitio, 20 años después), lo cual permite establecer una tasa de reclutamiento de 0,28 plántulas por adulto por año, muy inferior a los resultados del estudio de Cipriotti y Aguiar (2012). Fernández et al. (1992) encontraron que esta especie no respondió positivamente a la adición de agua en ninguno de los procesos demográficos considerados. Resultados similares fueron informados por Lopez (2011) en un estudio realizado en un pastizal árido ubicado unos 70 km al sudeste de nuestra área de estudio (Campo Anexo de Pilcaniyeu de la EEA INTA Bariloche, Río Negro, 41°02'S, 70°35' O, precipitación media anual 265 mm). En este estudio, el autor analizó la respuesta de *M. spinosum* a la liberación de competencia mediante la eliminación de pastos, a la adición de agua, y combinación de ambos, en sitios degradados (con historia de pastoreo) y no degradados, entre abril de 2006 y abril de 2009. Encontró para la cohorte 2006 una emergencia promedio de 0,4 pl/m², con una supervivencia (tres años después) promedio de 0,125 pl/m²). Para la cohorte 2007 encontró una emergencia promedio de 0,3 pl/m², y una

sobrevivencia dos años después (abril 2009) de 0,04 plántulas/m². Al finalizar el estudio, todas las plántulas murieron incluso en los tratamientos con riego.

Se encontró que la dormancia de estas semillas se rompió recién después de 2 años de enterramiento en el campo, después de largos períodos de tratamiento en laboratorio, que incluyeron la estratificación en frío. Después de 6 meses de enterramiento la emergencia de plántulas fue nula, y fue muy baja bajo tratamiento de estratificación en frío en condiciones de laboratorio (Soriano, 1960). Franzese et al. (2016) realizaron experimentos de germinación colocando en invernadero muestras de suelo tomadas de distintos sitios del Campo Anexo Pilcaniyeu de la EEA INTA Bariloche recién mencionado. Durante 10 meses con riego regular, contaron y removieron las plántulas emergidas hasta que cesó la aparición de nuevas plantas. En este estudio no registraron emergencia de plántulas de *M. spinosum*, aun cuando la matriz dominante en el área está compuesta en gran proporción por esta especie y en otros estudios (Fernández et al., 2002) encontraron unas 644 semillas/m². Las semillas de esta especie probablemente presenten una dormancia morfofisiológica, que también ha sido reportada para otras especies de la familia Apiaceae. Las semillas se dispersan cuando el embrión es aún inmaduro y se necesita un tiempo, no conocido, para que pueda germinar (Baskin y Baskin, 2004).

Gonzalez (2011) encontró que sólo un 40% de las semillas de esta especie son viables (Fig. 2.6c, Capítulo 2). Estimó el tiempo medio de germinación en sus experimentos rondó los 90 días. También Gonzalez y Ghermandi (2012) investigaron el efecto del humo, temperatura y la combinación de ambos factores sobre la germinación de semillas desde el banco. Tuvieron un porcentaje de germinación inferior al 10% tanto en el tratamiento de humo como en el control. En el tratamiento de calor, las semillas de *M. spinosum* murieron al ser expuestas a 80°C independientemente del tiempo de exposición (Gonzalez, 2011).

En nuestra área de estudio Ghermandi y colaboradores a partir de enero 2001 y durante seis años (2001-2006) monitorearon la ocupación del espacio y el reclutamiento postfuego de los todos los arbustos presentes en cinco parcelas de 10 m de diámetro (78,5 m²) (Ghermandi, 2006). Contaron y midieron la altura de las plántulas y midieron

la altura y dos anchos de todos los arbustos rebrotados. Encontraron que la cobertura total de los arbustos aumentó significativamente a partir del 2003 (4 años postfuego), siendo el incremento mayor en 2005 y 2006. En particular, el mayor aporte a la cobertura total se produjo por parte de los dos arbustos rebrotantes *M. spinosum* y *S. bracteolatus*. En este estudio estimaron en el postfuego, unos 4150 individuos adultos por hectárea ($ds = 197$). Por otra parte, Gonzalez et al. (2015) realizaron experimentos en los cuales examinaron los efectos de la temperatura máxima (como proxy de la intensidad de fuego) sobre la supervivencia y crecimiento de *M. spinosum* (ver Cap. 2). Encontraron que todas las plantas rebrotaron siendo la supervivencia a los dos tratamientos de quema del 100%. No obstante, el fuego, tuvo un efecto negativo sobre la producción de semillas de *M. spinosum*. (Gonzalez et al., 2015).

3.4.2. Modelo demográfico

En este estudio consideramos el ciclo de vida de la planta dividido en clases de tamaño, siguiendo el criterio de Cipriotti y Aguiar (2012), considerando como índice de tamaño (IT) la suma entre la altura y el promedio de los dos diámetros máximos. Según estos autores, este criterio es el que mejor representa el tamaño de las plantas y no requiere de una transformación no lineal. Otros autores han usado este índice como indicador más robusto de la edad que las mediciones de altura o diámetro en forma independiente (Crisp y Lange, 1976). Así, quedan definidas tres categorías: plantas chicas (Ch , $IT \leq 40$ cm), plantas medianas (M , $40 < IT \leq 80$ cm), y plantas grandes (Gr , $IT > 80$ cm). Además, para nuestro modelo consideramos una categoría adicional, que llamaremos R , constituida por individuos rebrotantes, plantas que, como veremos más adelante, aun cuando alcanzan el tamaño de las plantas chicas, medianas y grandes, no desarrollan estructuras reproductivas por varios años pero tienen el sistema radicular desarrollado y profundo. Cuando las plantas rebrotantes desarrollan estructuras reproductivas, serán consideradas en la clase de plantas medianas o grandes, según corresponda. Esto implica que en la clase de plantas rebrotantes no habrá plantas reproductivas. La Figura 3.24 muestra el ciclo de vida y las posibles transiciones entre categorías.

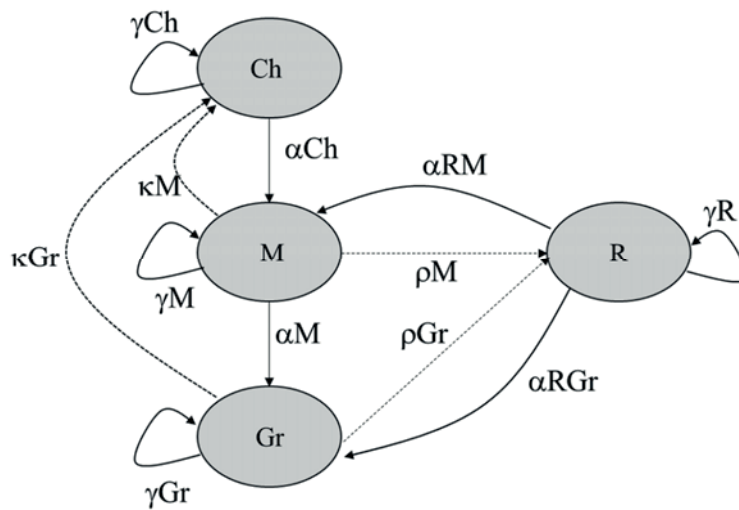


Figura 3.24. Modelo conceptual del ciclo de vida de *M. spinosum*. Los círculos representan las categorías: plantas chicas (*Ch*), medianas (*M*), grandes (*Gr*) y rebrotantes (*R*). Las flechas representan los aportes de la una clase a otra: probabilidad de transición de una clase a otra de un año al siguiente de plantas chicas, medianas, grandes y rebrotantes (αCh , αM , αGr , αRM y αRGr respectivamente), estasis de plantas chicas, medianas, grandes y rebrotantes (γCh , γM , γGr y γR), probabilidad de rebrote plantas medianas y grandes (ρM y ρGr) y la producción de nuevos individuos que se establecen tiempo $t + 1$ por cada individuo adulto presente en la clase de plantas medianas y grandes en el tiempo t (κM y κGr).

Los parámetros a estimar en este modelo fueron:

- Número de plántulas producidas por individuo adulto por año que logran establecerse, según la clase de la que provienen (tasa de reclutamiento) (κM y κGr).
- Probabilidad de que una planta sobreviva y pase a otra categoría por crecimiento (αCh y αM) o desarrollo de estructuras reproductivas (αGr)
- Probabilidad de que una planta sobreviva se mantenga dentro de su categoría (estasis) (γCh , γM y γGr)
- Tasa de rebrote: probabilidad de que una planta medianas y grandes rebrote (ρM y ρGr)
- Probabilidad de que un individuo rebrotante se mantenga dentro de su categoría (γR) o alcance el estado reproductivo (αRM y αRGr) según su tamaño.

3.4.3. Definición y estimación de parámetros

Los parámetros que ingresan al modelo fueron definidos en función de varias variables: F_i : frecuencia de fuego (que es una variable en las simulaciones del modelo), F : variable dicotómica que indica la ocurrencia de fuego en cada temporada, ppV : precipitación acumulada en verano (diciembre a febrero) SQ : superficie afectada por el fuego en caso de ocurrir, que depende de la precipitación de verano (ppV). Una descripción resumida de estas variables puede encontrarse en la Tabla 3.4 (pág. 104). Al igual que en el modelo anterior, las estimaciones de parámetros y funciones se calcularon mediante la función `mle2` del paquete `bbmle` de R (Bolker, 2017). Para evitar exceso de notación utilizaremos los mismos para los parámetros, entendiéndose que cambian su valor en cada estimación en particular.

3.4.4. La matriz de proyección

La matriz de proyección poblacional es una matriz de orden 4 donde cada elemento m_{ij} representa el aporte de la clase j a la clase i de una unidad de tiempo a la siguiente. De los 16 elementos de la matriz, 4 son ceros estructurales. La Figura 3.25 muestra la ubicación de los elementos no nulos de la matriz. Los elementos no nulos de la matriz de proyección utilizada en este modelo se muestran genéricamente en la Tabla 3.8 y se definen en detalle a continuación.

	Ch	M	G	R
Ch	<i>E</i>	<i>Rec</i>	<i>Rec</i>	
M	<i>C</i>	<i>E</i>		<i>C</i>
G		<i>C</i>	<i>E</i>	<i>C</i>
R		<i>Reb</i>	<i>Reb</i>	<i>E</i>

Figura 3.25. Esquema genérico de la matriz de proyección. Las celdas blancas corresponden a ceros estructurales. *E* indica el proceso de estasis, *Reb* rebrote, *C* crecimiento y *Rec* producción de nuevos individuos (reclutamiento).

3.4.5. Parámetros del modelo

Daremos a continuación un detalle del cálculo de los elementos no nulos de la matriz, separados por procesos demográficos. Los parámetros fueron estimados a partir de los muestreos descritos en el Capítulo 2 (Ghermandi et al., 2006), y complementados con datos de otros estudios que se mencionan en cada caso específico.

3.4.5.1. Probabilidad de alcanzar el estado reproductivo

En los monitoreos a campo, entre 2001 y 2004 (cinco años postfuego) ninguna planta presentó estructuras reproductivas. En 2005, sólo en una de las parcelas se registraron 4 plantas medianas con evidencias de flores y/o frutos y en 2016, esto sólo se registró en 8 plantas en la misma del año anterior. Contando estos dos últimos años se tiene un total de 12 plantas medianas reproductivas sobre 342 plantas medianas (3,5%). Como la cantidad de datos es insuficiente para la estimación de los parámetros de una distribución, consideramos este valor (0,035) como la proporción de plantas medianas que alcanzan el estado reproductivo.

En cuanto a las plantas grandes que alcanzan el estado reproductivo, consideramos que la probabilidad de alcanzar este estado será 0 para los primeros cinco años postfuego y a partir del sexto año, a partir de la presencia/ausencia de estructuras reproductivas estimamos los parámetros de forma de una distribución Beta que representa la probabilidad de que una planta grande alcance el estado reproductivo:

$$GrRep \sim Beta(a, b)$$

3.4.5.2. Número de plántulas por planta reproductiva

Consideramos como plántulas a todas las plantas censadas para las que el diámetro del tallo fuera de hasta 1 cm. En los muestreos de Ghermandi (2006) durante los primeros 5 años postfuego no se registraron plántulas (primero a cuarto año de muestreo). En 2015 (sexto año postfuego) se registraron 0,1 plántulas/m² y en 2016 0,2 pl/m². A partir del

número de plántulas por parcela en estos dos años de muestreo se estimó el parámetro λ de una distribución Poisson:

$$Pl \sim Poisson(\lambda)$$

Para la estimación de los parámetros del modelo relativos a la producción de nuevos individuos per cápita, se tomó un número de plántulas de la distribución Poisson estimada, y se la ponderó por la proporción de plantas medianas y grandes reproductivas (0,035 y *GrRep* respectivamente, ver sección anterior) definidas en la sección anterior, corregidas por un factor de mortalidad que definiremos más abajo. Así, los parámetros que ingresan al modelo quedan definidos como:

$$\kappa M = Pl * 0,035 * Fm$$

$$\kappa Gr = Pl * GrRep * Fm$$

Los parámetros κM y κG representan el número de plántulas por planta reproductiva (mediana y grande, respectivamente) por unidad de tiempo. Los muestreos sobre los que fue calculada la producción de plántulas por adulto fueron realizados en diciembre-enero.

Varios autores (Cipriotti y Aguiar, 2012; Fernández et al., 1992; López, 2011) reportan una alta mortalidad de plántulas de esta especie. En nuestra área de estudio, en los trabajos realizados por Ghermandi (2006) en el postfuego sólo se registraron plántulas en los dos últimos años de muestreo (2005 y 2006), y por lo que no fue posible estimar un índice de mortalidad. Por ello, el factor de mortalidad fue estimado en base a datos de Lopez (2011). Sin bien el área de estudio de este trabajo se sitúa a unos 70 km al sudeste de nuestra área de estudio, y tiene una precipitación significativamente menor (precipitación media anual 265 mm), en estudios experimentales el autor encontró que la germinación, el establecimiento y la supervivencia de las plántulas, no mostraron correlación con la adición de agua. El autor realizó adiciones de agua simulando una precipitación de 70 mm (adición de 10 litros de agua por m² una vez por semana durante cuatro meses, de diciembre a marzo). En los

sitios bajo riego calculó una mortalidad de plántulas del 75,5% (EE = 3,9) en el primer muestreo (abril-diciembre), del 79,8% (EE = 3,5) al cabo de dos años de iniciado el estudio y del 95,5% (EE = 3,5) al cabo de tres años de iniciado el estudio. Estos datos fueron utilizados para la estimación de los parámetros de una distribución de probabilidad Beta que estime la probabilidad de supervivencia de las plántulas emergidas en un año hasta el año siguiente (indicado en la fórmula como Fm).

Ubicación en la matriz	Notación	Descripción	Definición
m_{11}	γCh	Estasis de plantas chicas	$\gamma Ch = Beta(a, b) * SnQ * (1 - Fm)$
m_{12}	κM	Número de plántulas por planta mediana	$\kappa M = Pl * 0,035 * Fm$
m_{13}	κG	Número de plántulas por planta grande	$\kappa G = Pl * GrRep * Fm$
m_{21}	αCh	Probabilidad de transición de plantas chicas a plantas medianas	$\alpha Ch = (1 - Beta(a, b)) * SnQ$
m_{22}	γM	Estasis de plantas medianas	$\gamma M = Beta(a, b) * SnQ * (1 - Fm)$
m_{24}	αRM	Probabilidad de que una planta rebrotante alcance el estado reproductivo cuando tiene tamaño mediano	$\alpha RG = 0,035 * SnQ * Fm$
m_{32}	αM	Probabilidad de transición de plantas medianas a grandes	$\alpha M = (1 - Beta(a, b)) * SnQ$
m_{33}	γG	Estasis de plantas grandes	$\gamma G = SnQ * (1 - Fm)$
m_{34}	αRG	Probabilidad de que una planta rebrotante alcance el estado reproductivo cuando tiene tamaño grande	$\alpha RG = GrRep * SnQ * Fm$
m_{42}	ρM	Probabilidad de rebrote de plantas medianas	$\rho M = SQ$ si hay fuego
m_{43}	ρG	Probabilidad de rebrote de plantas grandes	$\rho G = SQ$ si hay fuego
m_{44}	γR	Estasis de plantas rebrotantes	$\gamma R = (1 - \alpha RM - \alpha RG) * (1 - Fm)$

Tabla 3.8. Descripción general de los elementos no nulos de la matriz de proyección y variables de las cuales dependen. Las fuentes de los datos utilizados para la estimación de estos parámetros se encuentran en la Tabla 3.4

3.4.5.3. Estasis y probabilidad de transición

Debido a que no se cuenta con datos de crecimiento de plantas individuales, para estimar la probabilidad de permanencia en la categoría para plantas medianas y grandes y la probabilidad de transición de plantas medianas a grandes, utilizamos datos de Damascos y Ghermandi (2007), quienes encontraron que el espesor de la última capa de crecimiento de plantas adultas de *M. spinosum* mide en promedio 8 cm. En base a estos

datos supusimos un incremento promedio del tamaño por planta, adicionándole a la medida de cada planta (medida se entiende acá como el indicador de tamaño que define las clases del modelo) 24 cm, 16 cm por el aumento del diámetro basal promedio + 8 cm de altura. Este procedimiento se llevó a cabo sólo con plantas chicas y medianas. En base a esto, a cada planta se reasignó a cada categoría y se calculó la proporción de plantas que permanecían en la categoría, por año. Con estos datos, para cada categoría, se estimaron los parámetros de una distribución Beta que describe la probabilidad de permanecer en la categoría, y como complemento, la probabilidad de transición de una categoría a la siguiente. La probabilidad de permanecer en la categoría depende entonces de la distribución de probabilidad correspondiente, de un factor de mortalidad por razones ajenas al fuego Fm y de la superficie no quemada SnQ . Cabe aclarar que si no hay fuego, $SnQ = 1$, y si hay fuego, $SnQ = 1 - SQ$. Para el caso de las plantas grandes, la probabilidad de permanencia dentro de la categoría sólo depende de un factor de mortalidad por razones ajenas al fuego (calculado en relación a la edad de la planta) y a la superficie no quemada (SnQ).

En el caso de las plantas rebrotantes, la probabilidad de permanecer en la categoría se calculó como la diferencia entre 1 (100%) y la proporción de plantas rebrotantes que alcanzan el estado reproductivo (con evidencias de floración), multiplicado por un factor de mortalidad Fm por razones ajenas al fuego.

$$\gamma R = (1 - \alpha RM - \alpha RGr) * (1 - Fm)$$

No constan en la bibliografía datos de mortalidad de plantas una vez que han desarrollado su sistema radicular. En un modelo que explora la influencia del pastoreo en la dinámica de esta especie (Cipriotti y Aguiar, 2012), para el caso de plantas que crecen en un ambiente excluido del pastoreo, los autores estiman una mortalidad de 0,8% ($\pm 1\%$) para el conjunto de las plantas en un período de 6 años, aunque en el modelo incorporan como factor de mortalidad del 2% para plantas chicas, 0% para plantas medianas y 1% para plantas grandes. Siguiendo el criterio de modelos demográficos realizados en otras especies donde no se tienen registros de mortalidad de plantas adultas (de Torres Curth et al., 2012; Ghermandi et al., 2010; Jiménez-Lobato y

Valverde, 2006; Lediuk et al., 2016), y a fin de garantizar las propiedades de las matrices involucradas en nuestro modelo, fijaremos como factor de mortalidad del 2% para plantas chicas, 1% para plantas medianas y 1% para plantas grandes.

3.4.5.4. Probabilidad de rebrote

En el monitoreo de campo descrito previamente se encontró que la mortalidad de juveniles y adultos de *M. spinosum* fue nula. Este resultado se corroboró a partir de quemas experimentales de plantas individuales de esta especie, ya que la totalidad de las plantas rebrotaron (Gonzalez et al. 2015). Para el caso de las plantas chicas, supusimos que no rebrotan, debido al escaso desarrollo del sistema radical y a que en esta categoría se incluyen las plántulas.

3.4.6. Crecimiento poblacional bajo variabilidad ambiental

Una vez definidos los elementos de la matriz de proyección, para cada frecuencia de fuego (Anual y cada 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 15, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100, 120, 150 años), se proyectó una población inicial arbitraria y se calculó la tasa estocástica de crecimiento poblacional λ_S por simulación numérica como describimos en el Capítulo 2. Este procedimiento se repitió 100 veces para cada frecuencia de fuego. Además, se calcularon las matrices de sensibilidades y elasticidades promedio y los vectores de estado promedio a largo plazo con sus respectivas medidas de dispersión.

3.4.7. Cómo funciona el modelo

Al igual que en para los modelos anteriores, para realizar las simulaciones del modelo escribimos un código interactivo con el lenguaje GNU Octave versión 4.0.0 (Eaton et al., 2015). El usuario elige una frecuencia de fuego, una cantidad de unidades de iteración (unidades de tiempo) y la cantidad de réplicas que se desea obtener.

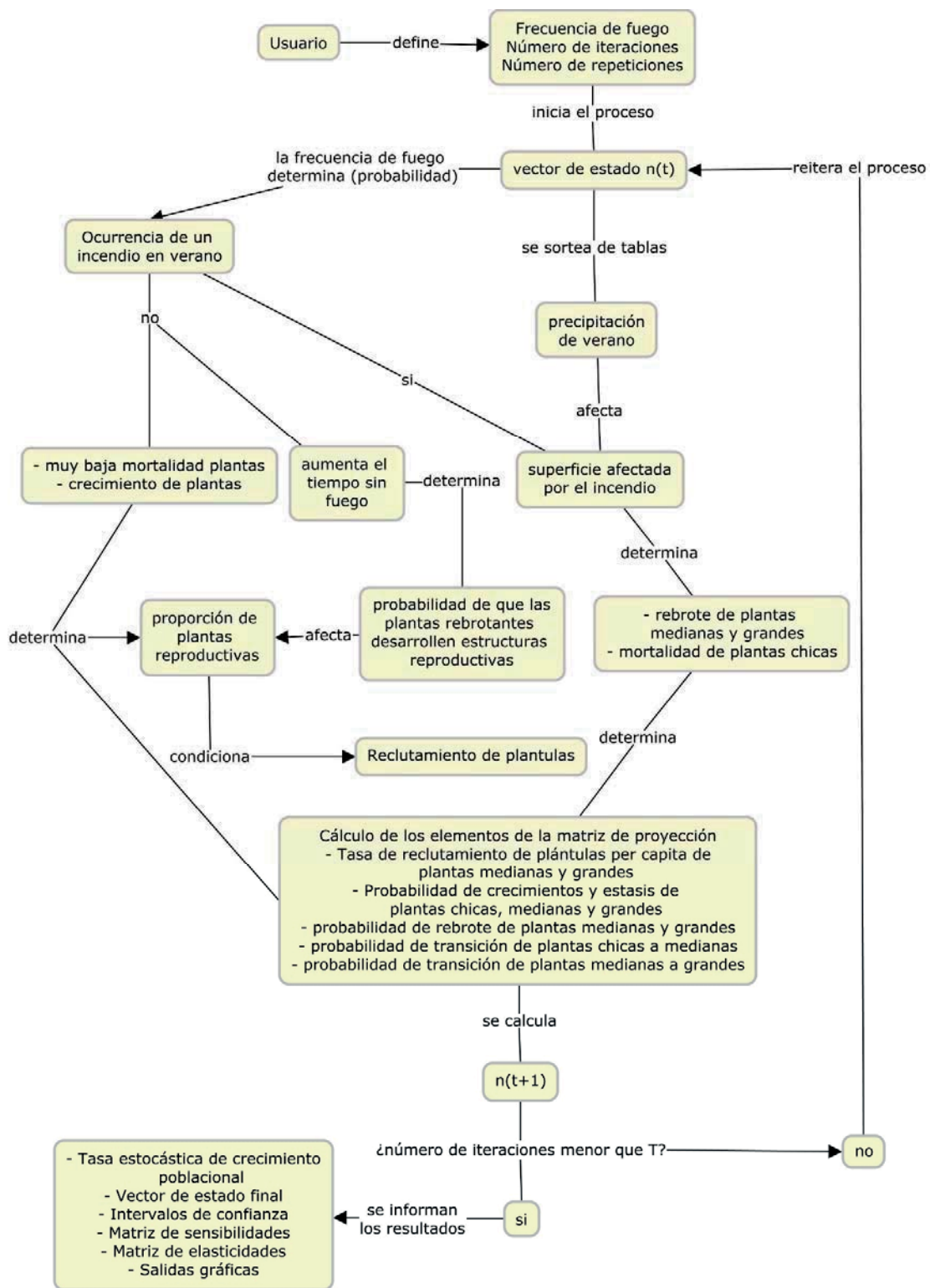


Figura 3.26. Esquema conceptual del funcionamiento del modelo. El proceso se repite tantas veces como réplicas se desea obtener.

Acá también frecuencia de fuego determina la probabilidad de ocurrencia de un incendio. La simulación inicia con un vector de estado arbitrario. En cada iteración, se extrae de una tabla, una precipitación de verano que condiciona la proporción de superficie quemada (y por lo tanto la mortalidad). Mediante el sorteo de un número aleatorio que se compara con $1/\text{frecuencia de fuego}$, se define el valor de la variable dicotómica F que vale 1 si se produce un incendio y 0 en otro caso. Si ocurre un incendio, el programa determina una proporción de área afectada por el incendio, como describimos más arriba (SQ) que determinará la mortalidad de plantas chicas, y la proporción de plantas rebrotantes. El reclutamiento de las plántulas (que están incluidas en la categoría de plantas chicas), depende de la cantidad de plantas reproductivas, la cantidad de plántulas que se producen por adulto y de su supervivencia. Una vez calculados estos valores, se calculan todos los elementos de la matriz y se proyecta el vector de estado por una unidad de tiempo. En caso de no ocurrir un incendio no hay rebrote. Una vez alcanzada la cantidad de réplicas elegida por el usuario, se obtienen como resultados: el valor estimado del logaritmo de la tasa estocástica de crecimiento poblacional $\log(\lambda_S)$ por los dos métodos descritos anteriormente, el intervalo de confianza de cada estimación, el intervalo de confianza de las repeticiones, la variancia de los errores de las repeticiones, que permite hacer una evaluación de la convergencia de las simulaciones, el vector de estado promedio con los errores respectivos para cada elemento, y varias salidas gráficas (Fig. 3.31).

3.4.8. Resultados

3.4.8.1. Resultados de los experimentos

De las 490 semillas plantadas bajo los distintos niveles de riego (Cap. 2), sólo germinaron 2, que murieron antes de la finalización del experimento. Por ello, para la estimación de los parámetros relacionados con este proceso se utilizaron los datos de campo producidos por Ghermandi (2006) en las parcelas circulares según describimos en ese mismo capítulo. En estos muestreos se contaron y midieron dos anchos y el alto de todas las plantas presentes en cada parcela y se marcaron las plantas que presentaban

estructuras reproductivas. El tamaño medio de plantas chicas y grandes mostró diferencias significativas entre años (Tukey HSD, $p < 0,05$) (Fig. 3.32a y 3.32c). El tamaño medio de las plantas chicas disminuye en los últimos años por la aparición de plántulas. Los tamaños medios de las plantas medianas no mostraron diferencias (Fig 3.32b). Asimismo, se observa un aumento del tamaño medio de plantas grandes (Fig 3.32c). Observando las frecuencias absolutas de plantas chicas, medianas y grandes por año se observa un incremento de plantas grandes a medida que transcurren los años postfuego, y un incremento de plantas chicas, debido al reclutamiento ocurrido en los dos últimos años. Vale decir, las plantas grandes no sólo son más numerosas, sino que también son más grandes.

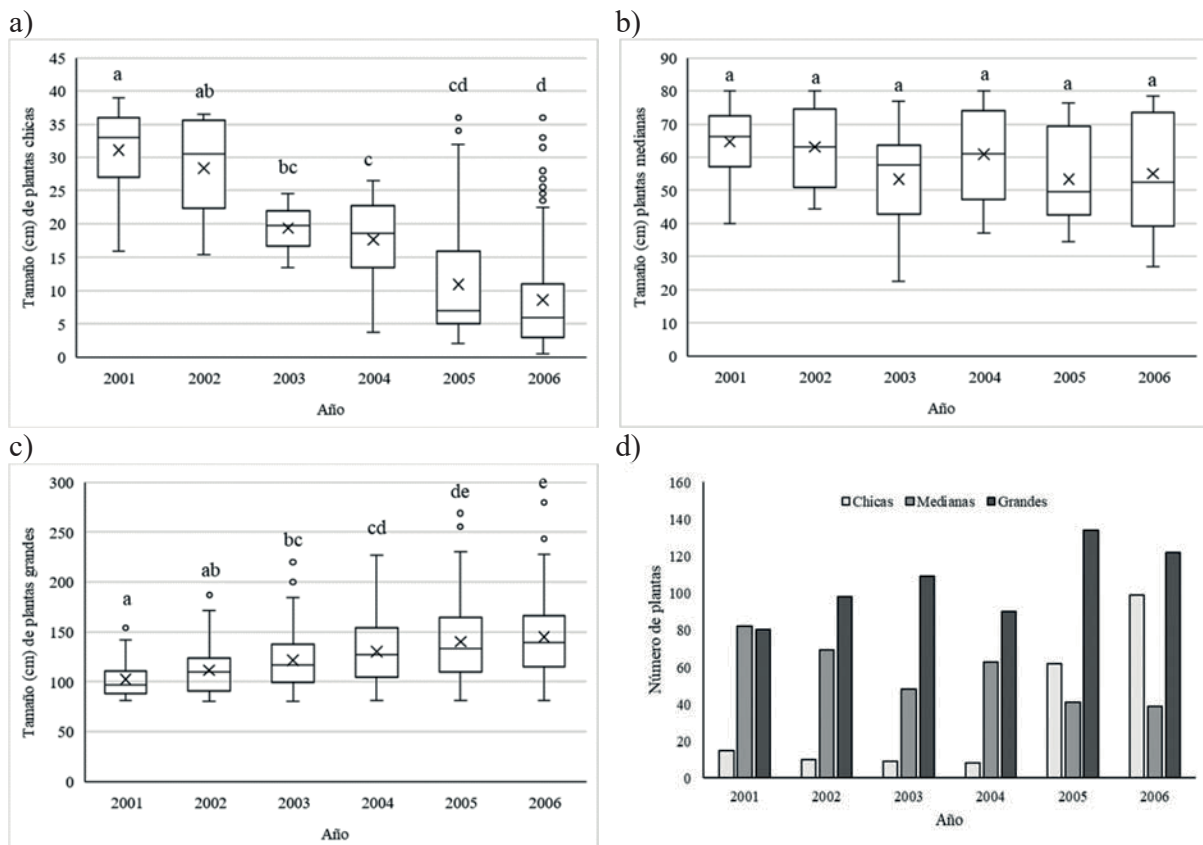


Figura 3.27. Distribución de tamaños de las plantas en el postfuego en los seis años de muestreo (años 2 a 7 postfuego). Medias, medianas, error estándar y valores atípicos para plantas (a) chicas, (b) medianas y (c) grandes, por año. (d) Frecuencia absoluta de plantas chicas, medianas y grandes (en todas las parcelas, aproximadamente 390 m²) Letras diferentes indican diferencias significativas (Tukey HSD) $p < 0,05$.

La cantidad total de plantas medianas y grandes no mostró gran variación entre años, encontrándose un promedio de 163,3 plantas por parcela ($ds = 7,8$), lo cual se observa en la línea llena del gráfico (Fig. 3.28).

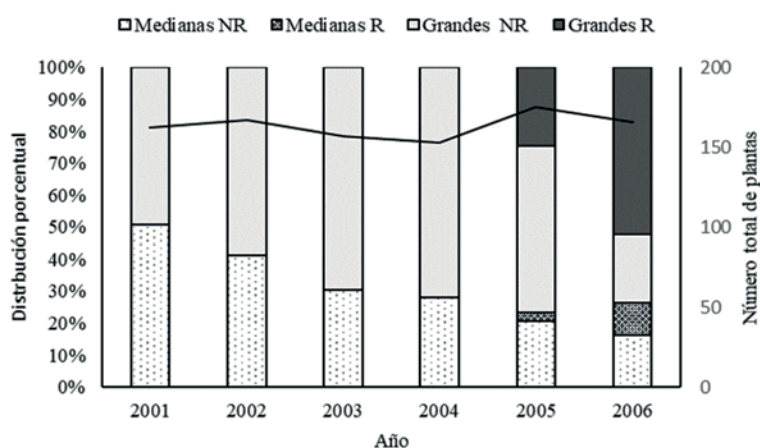


Figura 3.28. Distribución porcentual de plantas de tamaño mediano y grande según su estatus reproductivo (NR: no reproductivas, sin evidencias de flores o frutos, y R: reproductivas). La línea llena muestra el número total de plantas (todas las parcelas juntas).

En cuanto a la producción de nuevas plantas (que se incluyen dentro de la categoría de plantas chicas), recién se detectó reclutamiento de plántulas en los años 2005 y 2006. La Tabla 3.9 muestra el número de plantas chicas registradas cada año, y las medias, desvíos para los dos diámetros máximos y la altura. Entre paréntesis, al lado del número de plantas, informamos el número de plantas con los diámetros basales de hasta 1 cm, que fueron consideradas plántulas.

En los años anteriores a 2005 ninguna planta mediana presentó estructuras reproductivas. En 2005, sólo en una de las parcelas se registraron 4 plantas con evidencias de flores y/o frutos y en 2016, sólo 8 plantas en una sola de las cinco parcelas monitoreadas (la misma que la anterior). Contando estos dos últimos años se tiene un total de 12 plantas reproductivas sobre 342 plantas medianas (3,5%) (Fig.

3.28). Como la cantidad de datos es insuficiente para la estimación de los parámetros de una distribución, consideraremos este valor (0,035) como la proporción de plantas medianas que alcanzan el estado reproductivo. En cuanto a las plantas grandes que alcanzan el estado reproductivo, consideramos que la probabilidad de alcanzar este estado será 0 para los primeros 5 años postfuego y a partir del sexto año, la probabilidad se calculará según la distribución antes definida, *GrRep*, cuyos parámetros se estimaron a partir de los datos (Tabla 3.9). Las estimaciones de los parámetros de las distribuciones utilizadas para el desarrollo del modelo se muestran en la Tabla 3.10.

Año	Número de plantas	Diámetro basal 1 (cm)	Diámetro basal 2 (cm)	Altura (cm)
2001	15 (0)	15,8 (4,2)	15,1 (4,4)	15,7 (3,1)
2002	10 (0)	16,2 (4,7)	10,9 (4,1)	14,8 (4,2)
2003	8 (0)	8 (2,5)	10,6 (4,3)	10 (2,4)
2004	8 (0)	9 (3,5)	10 (4,5)	9 (3,5)
2005	63 (46)	4 (5,7)	4 (4,7)	7 (5,0)
2006	99 (77)	1,35 (2,9)	2,1 (4,1)	6,7(4,6)

Tabla 3.9. Número de plantas chicas y las medias (desvío estándar) para los dos diámetros máximos y la altura. Al lado del número de plantas (segunda columna), entre paréntesis, los números de plantas con diámetros basales menores a 1 cm. que fueron considerados plántulas.

Nombre	Función de distribución	Tipo de Distribución	Parámetros de la distribución
<i>GrRep</i>	Proporción de plantas grandes que alcanzan el estado reproductivo	Beta	$a = 7,019$ $b = 5,241$
<i>Pl</i>	Número de plántulas por planta grande reproductiva	Poisson	$\lambda = 11,8$
s/n	Proporción de plantas chicas que permanecen en su categoría	Beta	$a = 6,064$ $b = 2,406$
s/n	Proporción de plantas medianas que permanecen en su categoría	Beta	$a = 6,323$ $b = 3,2$

Tabla 3.10. Parámetros de las funciones de distribución utilizadas en el modelo.

3.4.8.2. Resultados del modelo

La media de los valores estimados de $\log \lambda_5$ para 100 réplicas de la estimación para cada escenario ambiental (frecuencias desde una vez al año hasta la exclusión de fuego) se pueden ver en el Apéndice 1 (Fig. 3.29). La varianza de las varianzas utilizadas para el cálculo de los intervalos de confianza del estimador resultó en todos los casos menor a $3,2 \cdot 10^{-9}$.

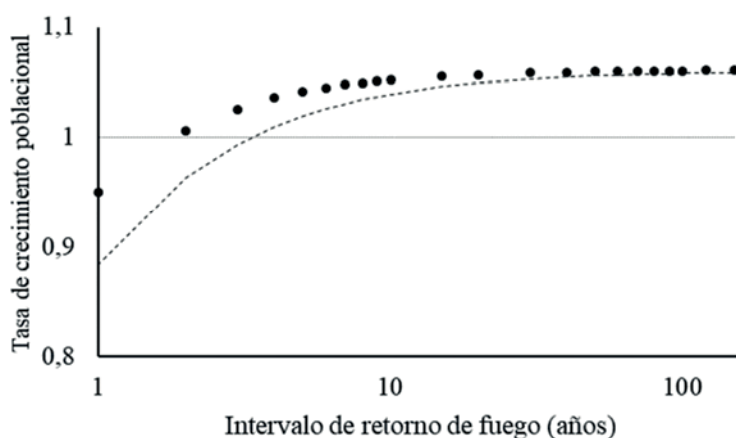


Figura 3.29. Estimador de la tasa estocástica de crecimiento poblacional ($\bar{\lambda}_5$) para 100 repeticiones de la simulación. En el eje horizontal se muestra el intervalo de retorno de fuego en escala logarítmica. La línea horizontal marca el estado de equilibrio $\lambda_5 = 1$. La curva muestra el resultado del modelo de Michaelis-Menten ajustado para estos datos (Tabla 3.11). No se traza la banda de confianza por ser muy estrecha. Los intervalos de confianza se pueden encontrar en el Apéndice 1

Los estimadores de $\log \lambda_5$ para todas las frecuencias de fuego mostraron diferencias significativas con cero (K-W, $p < 0,05$). Las medias de los estimadores de $\log \lambda_5$ mostraron diferencias significativas entre las distintas frecuencias de fuego (K-W, $p < 0,05$) (Fig. 3.30). A partir de un intervalo de retorno de fuego de 50 años, no se encontraron diferencias significativas (K-W, $p < 0,05$) entre los estimadores de $\log \lambda_5$.

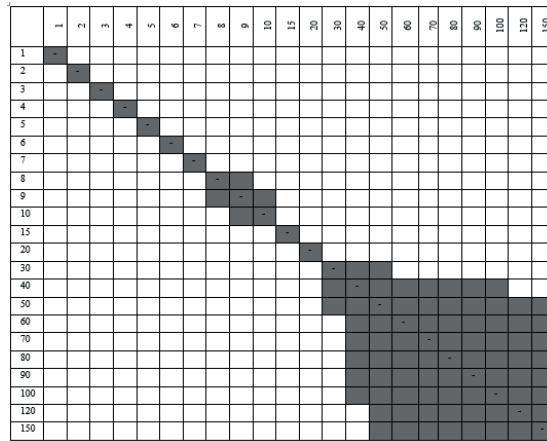


Figura 3.30. Diferencias de medias de los estimadores de $\log \lambda_S$. Las celdas marcadas en gris corresponden a intervalos de retorno de fuego que no mostraron diferencias significativas (K-W, $p < 0,05$).

La estimación de parámetros para la función que describe la variación de λ_S como función del intervalo de retorno de fuego se muestra en la Tabla 3.12.

Parámetro	Valor estimado	Error estándar	z-valor	Pr(z) y significación
a	1,051	0.0026	406,69	< 2.2e-16 ***
b	0,226	0.1125	30,11	< 2.2e-16 ***

Tabla 3.11. Valores estimados para los parámetros de la función de Michaelis-Menten que describe la variación de λ_S como función del intervalo de retorno de fuego, calculados a partir de las 100 estimaciones obtenidas en las simulaciones. Se muestran los parámetros estimados, los errores estándar y un test para la diferencia con cero de los parámetros basado en este error estándar.

Así, la función de Michaelis-Menten a partir de las 100 estimaciones de λ_S resultó:

$$\lambda_S = \frac{1,0556 * irf}{0,226 + irf}$$

donde la variable irf representa el intervalo de retorno de fuego (en años), a partir de la cual resulta para el caso de la exclusión de fuego $\lambda_S = 1,0556$ (Fig. 3.34, línea de puntos). Encontramos que excepto para el casos de intervalo de retorno de fuego anual la tasa estocástica de crecimiento poblacional es significativamente mayor que 1 ($\log \lambda_S > 0$), indicando crecimiento poblacional. Las predicciones de nuestro modelo

para el intervalo de retorno de fuego de 30 años, indican un crecimiento poblacional del 5,5% anual. Las distribuciones porcentuales de los individuos en las categorías de plantas chicas, medianas, grandes muestran una tendencia hacia valores estables a medida que disminuye la frecuencia de fuego (Fig. 3.31), mientras que la categoría de plantas rebrotantes se vuelve asintóticamente cero (lo cual es lógico y esperable). Las plantas chicas, medianas y grandes tienden a una distribución porcentual aproximada de 21%, 14% y 65% respectivamente.

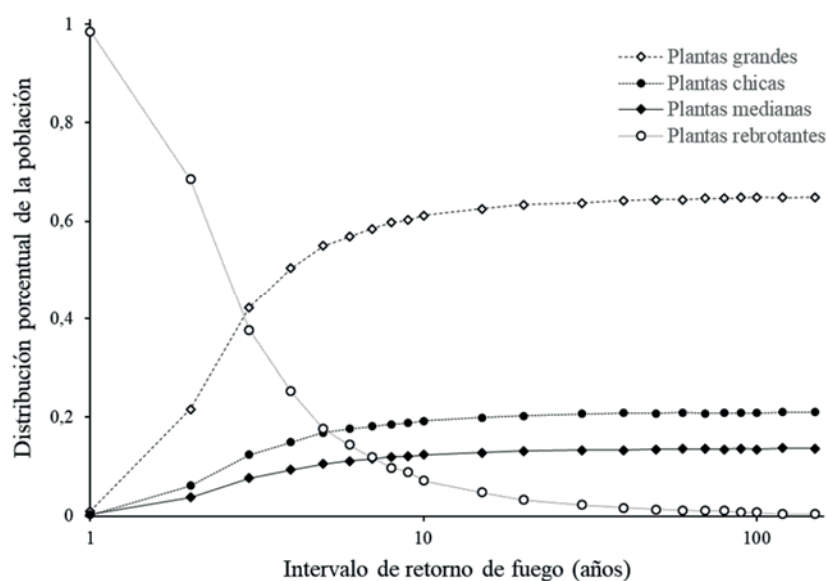


Figura 3.31. Distribución porcentual de los individuos según las categorías de plantas chicas, medianas, grandes y rebrotantes. En el eje horizontal se muestra el intervalo de retorno de fuego.

Para cada frecuencia de fuego se realizó un análisis de sensibilidades y elasticidades. Ambos análisis mostraron variación con frecuencias de fuego altas, y escasa variación para frecuencias de fuego inferiores a una vez cada 10 años.

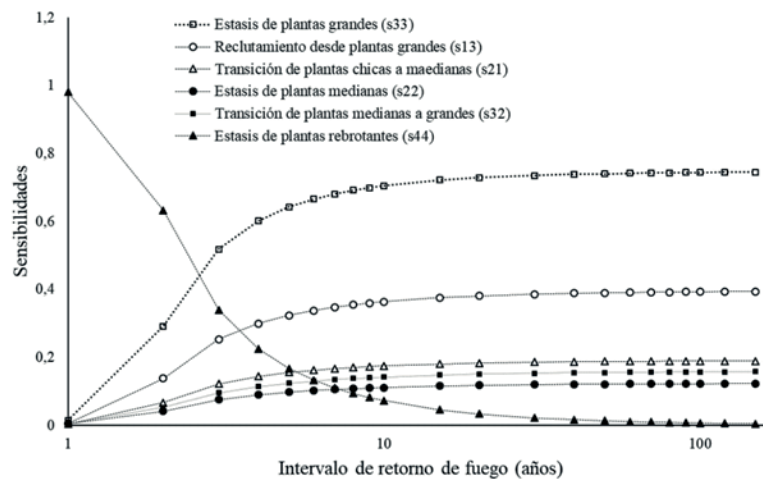


Figura 3.32. Sensibilidades de elementos más relevantes de la matriz de proyección: estasis de plantas medianas, grandes y rebrotantes (s_{22} , s_{33} y s_{44} respectivamente), reclutamiento (s_{13}), transición de plantas chicas a medianas y medianas a grandes (crecimiento, s_{21} y s_{32}). En el eje horizontal se muestra el intervalo de retorno de fuego.

Para frecuencias de fuego altas, el mayor valor de sensibilidad corresponde a la estasis de las plantas rebrotantes, y este proceso pierde importancia a medida que disminuye la frecuencia de fuego, haciéndose asintótico a cero. De mayor a menor, los valores de sensibilidades más importantes son: estasis de plantas grandes (s_{33}), producción de nuevos individuos por cada planta grande (s_{13}), transición de plantas chicas a medianas (s_{21}), transición de plantas medianas a grandes (s_{32}) y estasis de plantas medianas (s_{22}). A medida que disminuye la frecuencia de fuego estas sensibilidades muestran una tendencia creciente haciéndose asintóticas a valores constantes (Fig. 3.32). En cuanto a las elasticidades, encontramos que la estasis es el proceso demográfico más importante, y aun cuando muestra una tendencia decreciente y asintótica a medida que disminuye la frecuencia de fuego, este proceso explica el 80% de la tasa de crecimiento poblacional (Fig. 3.33a). Descomponiendo este proceso en las estasis de las cuatro clases, encontramos que se compone principalmente de la estasis de plantas grandes y rebrotantes, presentando valores complementarios. La estasis de plantas chicas y medianas tiene escasa importancia en la tasa de crecimiento poblacional.

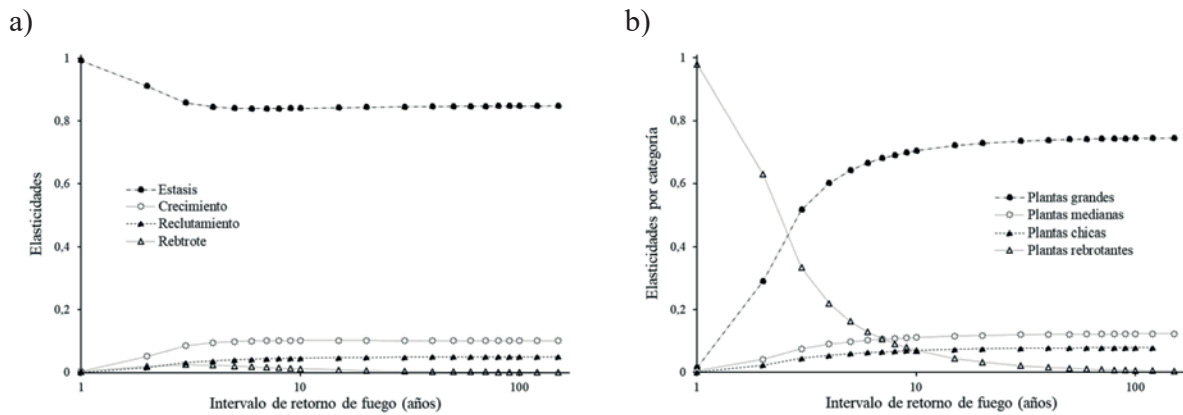


Figura 3.33. a) Elasticidades según el proceso demográfico: crecimiento, reclutamiento, estasis y rebrote. b) Estasis por categoría de plantas. En el eje horizontal se muestra el intervalo de retorno de fuego.

La Figura 3.34 muestra la relación que existe entre la elasticidad del mecanismo de rebrote (considerando rebrote de juveniles y adultos) respecto de la elasticidad del reclutamiento. Como puede observarse, a medida que disminuye la frecuencia de fuego, disminuye la importancia relativa del rebrote respecto del reclutamiento por semillas, haciéndose asintótico a 0,01, es decir, a frecuencias de fuego extremadamente bajas, la importancia relativa del proceso de rebrote es del orden de 100 veces menor que la del reclutamiento por semillas.

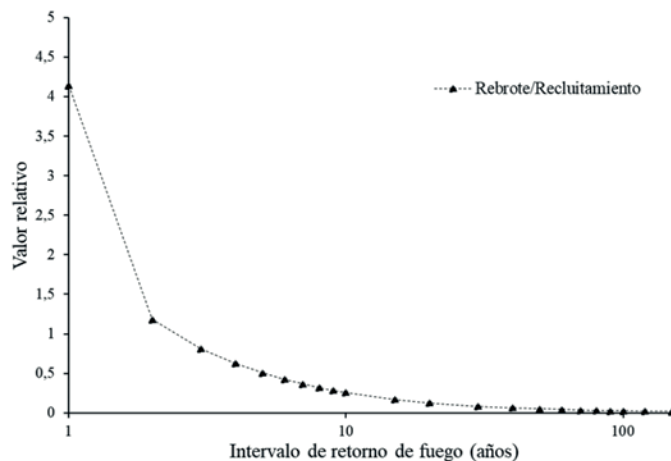


Figura 3.34. Relación entre el cociente de las elasticidades correspondientes a los procesos de rebrote y reclutamiento en relación al intervalo de retorno de fuego.

Respecto de la validación del modelo, no se encontraron diferencias significativas entre las medias de las abundancias relativas en cada categoría y la proyección del modelo para un intervalo de retorno de fuego de una vez cada 7 años. El valor del Test t fue de 0,41, con probabilidad $p = 0,69$.

Capítulo 4. Discusión general

La arbustización en ambientes áridos y semiáridos es un fenómeno frecuente, modulado por los incendios y eventos asociados al cambio climático, tales como sequías o precipitaciones superiores a valores normales (Archer, 1996). En los últimos 50 a 300 años se ha evidenciado un aumento en la cobertura de arbustos en pastizales (Archer, 1996), lo cual es particularmente cierto en África, Australia, y en el sudoeste de los Estados Unidos (Archer, 1996, 2010; Drewa et al., 2001; Roques et al., 2001). También este fenómeno se ha documentado en algunos pastizales en el norte de Argentina (Cabral et al., 2003; Galíndez et al., 2013) y en el noroeste de la Patagonia (Oddi et al., 2010). En esta tesis desarrollamos modelos demográficos para tres arbustos nativos dominantes de la estepa norpatagónica: *Fabiana imbricata*, semillera obligada; *Senecio bracteolatus*, rebrotante de estrategia mixta, y *Mulinum spinosum*, rebrotante obligada. Estos modelos, construidos sobre la base de datos de campo y experimentales, nos permitieron evaluar las consecuencias sobre las tasas de crecimiento poblacional de las variaciones en la frecuencia de fuego (analizando un decrecimiento gradual desde un incendio al año hasta la exclusión de fuego), combinadas con las variaciones en las precipitaciones de primavera y verano.

El efecto del fuego sobre la arbustización es un tema discutido en la literatura. Aun así, el fuego es reconocido como un factor importante en el balance entre los arbustos y los pastos (Bond et al., 2004; Bond y Keeley, 2005). Algunos estudios muestran que la disminución en la frecuencia de incendios favorece el avance de los arbustos sobre los pastizales (Drewa, 2003; Galíndez et al., 2013; Roques et al., 2001; Van Auken, 2000), mientras que otros han encontrado un patrón opuesto, indicando un aumento de la cobertura de arbustos al aumentar la frecuencia de incendios (Borghesio, 2014, 2009; Dudinszky y Ghermandi, 2013; Franzese et al., 2009; Heisler et al., 2004; Kaye et al., 2001; Oddi et al., 2010).

Nuestros resultados indican, en términos generales, que las poblaciones de los tres arbustos crecen bajo una amplia gama de frecuencias de fuego. La tasa de crecimiento de *Fabiana imbricata* alcanza máximo para luego decrecer a medida que decrece la frecuencia de fuego, mientras que las tasas de crecimiento de *S. bracteolatus* y *M. spinosum* aumentan hasta alcanzar un valor aproximadamente constante. Las poblaciones de las tres especies mostrarían una tendencia decreciente sólo a altas frecuencias de incendios y en el caso de *F. imbricata*, además, se prevé un decrecimiento poblacional para intervalos de retorno de fuego de entre 75 y 150 años o más, dependiendo del tamaño de los incendios. A continuación, discutiremos los resultados obtenidos en los modelos según la estrategia de regeneración postfuego: primero los que corresponden a *F. imbricata*, y luego conjuntamente los de *S. bracteolatus* y *M. spinosum*.

4.1. *Fabiana imbricata*

Los experimentos que dan evidencia de la estimulación por humo y temperatura de las semillas de *F. imbricata*, confirman que esta especie se ve beneficiada por el fuego (Dudinszky y Ghermandi, 2013) y que, como ha sido discutido para otras especies de arbustos que son semilleras obligadas (Carrington y Keeley, 1999; Keeley y Zedler, 1978; Moreno y Oechel, 1991), su reclutamiento masivo post-incendio es una ventaja adaptativa a este disturbio. También nuestros resultados están en concordancia con la evidencia que indica un aumento del 20 % de la superficie ocupada por *F. imbricata* entre 1968 y 2011, relacionado con los incendios (Oddi, 2013; Oddi y Ghermandi, 2015).

Nuestro modelo incorpora datos obtenidos en estudios experimentales y monitoreos a campo (Franzese et al., 2009; Ghermandi et al., 2013, 2010; Gonzalez y Ghermandi, 2008; Oddi et al., 2010; Oddi y Ghermandi, 2016; Ruete, 2006) que lograron desentrañar la dinámica postfuego de *F. imbricata*. Es necesaria la combinación de un incendio seguido de una primavera lluviosa para que la especie reclute masivamente. La mortalidad de juveniles y adultos por razones ajenas al fuego

es baja tratándose de una especie que tolera el estrés hídrico y que es muy longeva (más de 150 años, Ghermandi et al., 2013b). Bajo estos supuestos el modelo predice un incremento de la población del arbusto para un amplio rango de frecuencias de fuego.

Si los incendios son chicos o medianos, la tasa de crecimiento alcanza su máximo para una frecuencia de un incendio anual, decreciendo paulatinamente a medida que aumenta el intervalo de retorno de fuego. Si los incendios son grandes o muy grandes, la tasa de crecimiento poblacional muestra una tendencia creciente a medida que aumenta el intervalo de retorno de fuego, alcanzando un máximo de entre 6,3% y 6,7% anual para un intervalo de retorno de fuego de 7 a 9 años, disminuyendo luego en la medida que aumenta el intervalo de retorno de fuego. Si los incendios son chicos, la población sólo muestra una tendencia decreciente con un intervalo de retorno de fuego a partir de un incendio cada 75 años y mayores, y si los incendios son medianos, esto ocurre para intervalos de retorno de fuego de 150 años o más.

Para incendios grandes o muy grandes, esto ocurre sólo con la exclusión de fuego. En estos casos el modelo predice una lenta declinación de la población de arbustos, porque las plantas adultas envejecerían hasta morir. Sin embargo, la exclusión de fuego tendría como contraparte la acumulación de biomasa seca (Keeley et al., 1999), que aumentaría la continuidad horizontal del combustible fino, altamente inflamable y, por lo tanto, la probabilidad de incendios de gran tamaño afectando también a los matorrales de *F. imbricata*. La tendencia observada en *F. imbricata* para el caso de exclusión de fuego, es consistente con otros estudios de dinámica poblacional para especies leñosas que tienen la misma estrategia de recuperación, como es *Verticordia fimbrialepis*, arbusto que crece en el sudoeste de Australia (Yates y Ladd, 2010).

En cuanto a la estructura poblacional, cuando los incendios son medianos se observa una mayor proporción de individuos jóvenes (menos de 6 años) a frecuencias de fuego altas, mientras que la proporción de adultos presenta un patrón opuesto. En el caso de incendios chicos, para cualquier frecuencia de fuego, se observa una prevalencia de individuos adultos, en proporciones que superan el 75% de la población. Esto es

debido a que, cuando los incendios son frecuentes y medianos, la mortalidad de adultos es mayor que cuando incendios son chicos y, por lo tanto, el espacio disponible para el reclutamiento de plántulas. Esto hace que las proporciones de individuos jóvenes (plántulas y juveniles) sea mayor en el caso de incendios frecuentes y medianos.

Aun cuando las poblaciones crecen, en las simulaciones pueden observarse períodos de decrecimiento alternados con períodos de crecimiento, leve decrecimiento o estancamiento (Fig. 4.1).

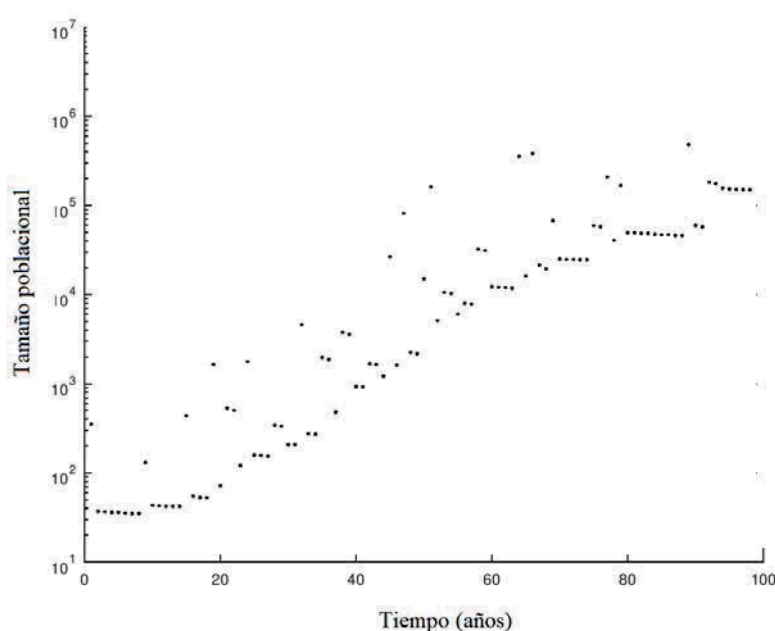


Fig. 4.1. Tamaños poblacionales de *F. imbricata* para una simulación con frecuencia de fuego de una vez cada 10 años, donde se observa una tendencia global creciente, con períodos de estancamiento y decrecimiento.

Cuando la frecuencia de fuego es muy baja, las plántulas serían raras de observar debido a los escasos eventos de reclutamiento. En estos escenarios la persistencia de la población dependería de la supervivencia de los adultos, de la producción de semillas y de su acumulación en el banco. A altas frecuencias de fuego, la dinámica diferiría según el tamaño de los incendios. Excepto para el escenario de incendios chicos, el paisaje estaría dominado por matorrales más jóvenes, con mayor presencia de plántulas en tanto

más grandes y más frecuentes sean los incendios. En el caso de los incendios chicos, la composición de las clases de edades en el matorral es similar a los casos de incendios poco frecuentes (de cualquier tamaño), con predominancia de individuos adultos.

En los ecosistemas de climas mediterráneos los incendios son uno de los eventos naturales que más influyen en la dinámica de las poblaciones de arbustos. Las variaciones en los rasgos de la historia de vida relacionados con la supervivencia, la reproducción, la dispersión de las semillas, y el reclutamiento, crean diversas respuestas poblacionales y hacen a algunas especies más vulnerables a declinar con la variación en la frecuencia de fuego, comparadas con otras especies (Bond y Van Wilgen, 1996). Cuando los arbustos son no rebrotantes como *F. imbricata*, el fuego mata las plantas, y las poblaciones se recuperan solamente en el postfuego temprano a partir de las semillas acumuladas en el banco. Tales especies son muy sensibles al intervalo de retorno de fuego (Bond y Van Wilgen, 1996; Quintana-Ascencio et al., 2003), mostrándose que si es corto, las poblaciones pueden ser eliminadas localmente si las plantas no logran llegar a la edad reproductiva y recargar los bancos de semillas presentes en el suelo, y si es muy largo (más que la longevidad máxima de la especie), las plantas y las semillas del banco podrían envejecer y morir, llevando a extinciones locales (Keeley y Zedler, 1978; Yates y Ladd, 2010).

Sabemos que en escenarios de climas más secos, las especies que dependen del reclutamiento por semillas para su persistencia en la comunidad, se vuelven más vulnerables (Yates y Ladd, 2010). Aun cuando el déficit de precipitación no reduce sustancialmente la supervivencia de adultos, la conjunción de un incendio seguido de una primavera húmeda sería más infrecuente. Sin embargo, los pronósticos de cambio climático para la región, indican un aumento de primaveras con abundantes lluvias y veranos secos y calurosos, lo cual aumentaría la posibilidad de reclutamiento para *F. imbricata*. Nuestro modelo evidencia el alto potencial que tiene esta especie de avanzar sobre los pastizales del noroeste de la Patagonia en distintos escenarios de fuego.

4.2. *Senecio bracteolatus* y *Mulinum spinosum*

Estas dos especies son los arbustos rebrotantes más abundantes en los pastizales del noroeste de la Patagonia (Ghermandi et al., 2004). A partir de quemas experimentales se demostró que ambas especies rebrotan postfuego, aunque *S. bracteolatus* sobrevive entre un 37% y un 67% (dependiendo de la intensidad de la quema), mientras que *M. spinosum* sobrevive en un 100% (Gonzalez et al., 2015). Al segundo año post quema *S. bracteolatus* ya había producido semillas viables, aun las plantas chicas (Gonzalez et al., 2015), mientras que *M. spinosum* no. Sabemos, a partir de un monitoreo de campo de siete años, que esta especie se reproduce a partir de seis años después del incendio (datos inéditos), y que el porcentaje de plantas reproductivas varía dependiendo del tamaño de las plantas.

Según las proyecciones de nuestros modelos, la tasa de crecimiento poblacional de estas dos especies muestra un patrón similar, observándose un aumento paulatino de la misma a medida que aumenta el intervalo de retorno de fuego, haciéndose asintótica a un valor constante. A partir de un intervalo de retorno de fuego de 4 años la población de *S. bracteolatus* muestra una tendencia creciente, haciéndose independiente de la frecuencia de fuego para intervalos de retorno mayores a 16 años y alcanzando un crecimiento anual del 8,5%. Para frecuencias de incendios anual y bianual, la población es decreciente, y en el caso de un intervalo de retorno de 3 años, los valores poblacionales se estabilizan. Para *M. spinosum* las proyecciones de nuestro modelo indican que la población tiene una dinámica creciente para todas las frecuencias analizadas, excepto para la frecuencia de un incendio al año. Así como ocurre en el caso de *S. bracteolatus*, la tasa de crecimiento poblacional, si bien muestra un patrón creciente, se vuelve independiente del intervalo de retorno de fuego, estabilizándose en un valor cercano al 5,6% anual para intervalos de retorno de fuego superiores a 50 años. Este resultado representa un orden de magnitud menos que el estudio realizado por Cipriotti y Aguiar (2012), quienes, utilizando un modelo determinístico, calculan una tasa asintótica de crecimiento poblacional del 69% anual. Su modelo se basa en datos de un sitio con clima mucho más árido que el de nuestra área de estudio (153 mm vs 580 mm de precipitación media anual) y considera los procesos demográficos

independientes de las variaciones climáticas y los disturbios. Los resultados obtenidos en nuestro trabajo indican que la variabilidad ambiental regula el crecimiento de *M. spinosum*, y que, si bien muestra una tendencia creciente, ésta es moderada comparada con la que predicen los modelos que no la incluyen. Consideramos importante la incorporación en los modelos demográficos de variables ambientales (variaciones en la precipitación, por ejemplo), y de disturbios, como el fuego, que inciden en mayor medida en los parámetros demográficos.

Nuestros resultados son consistentes con estudios que analizan la dinámica demográfica de especies rebrotantes en otros ambientes semiáridos. Para arbustos de la sabana del Cerrado de Brasil, se encontró que especies rebrotantes muestran una tendencia creciente en su tasa de crecimiento poblacional a medida que aumenta el intervalo de retorno de fuego, haciéndose asintótica a un valor constante (Hoffmann, 1999). Sin embargo, otros autores reportan para especies rebrotantes, un patrón similar al que en nuestro modelo encontramos para *F. imbricata*, con una tasa de crecimiento poblacional que crece hasta alcanzar un máximo en un cierto umbral de intervalo de retorno de fuego y luego decrece para intervalos mayores (Enright et al., 2011; Keeley y Zedler, 1978). Estas diferencias podrían explicarse por las mortalidades a diferentes intervalos de retorno. Eldridge et al. (2011) monitorearon la presencia de arbustos en post fuego de diferentes edades en el sudoeste de Australia. Los autores encontraron que los arbustos rebrotantes *Melaleuca leuropoma*, *M. systema*, y *Hibbertia hypericoides*, mostraron mayor mortalidad a intervalos cortos y largos de fuego y baja mortalidad a intervalos de fuego intermedios, mientras que *Banksia attenuata*, mostró un aumento de la mortalidad a intervalos de fuego cortos (4 años) y largos (39-42 años), con bajas tasas de mortalidad (menores al 10%) en intervalos intermedios de 6 a 26 años. Esta variabilidad de la mortalidad de las plantas según la recurrencia de fuego es un aspecto interesante a considerar en el desarrollo de futuros modelos demográficos.

En cuanto a las estructuras poblacionales de *S. bracteolatus*, encontramos que las plantas que crecen bajo coirón y en claros, muestran una tendencia estable, independiente de la frecuencia de fuego. Si hacemos el análisis según el micrositio donde se establecen, se observa que la proporción de juveniles creciendo bajo coirón

respecto a los que crecen en claros disminuye exponencialmente a medida que disminuye la frecuencia de fuego. La facilitación (plántulas de arbustos creciendo bajo coirones, en nuestro caso) es una interacción común en ecosistemas áridos o semiáridos, donde las plantas se enfrentan a condiciones estresantes (Tirado y Pugnaire, 2003). Sin embargo, cuando las plántulas crecen comienzan a competir por los recursos y, por lo tanto, la facilitación puede volverse competencia. Ambas relaciones se consideran clave en la estructuración de las comunidades (Sans et al., 2004).

En un estudio realizado en un sitio postfuego de seis años y en un sitio testigo, se observó, para plántulas de menos de un año, una relación de 0,45 plántulas/m² en claros vs. 300 plántulas/m² creciendo bajo coirones. Análogamente, para plántulas establecidas el año anterior, se calculó una densidad de 0,05 plántulas/m² en claros, y del orden de 100 plántulas/m² bajo coirones (Franzese, 2006; Franzese et al., 2009). Esto representa una relación 674 a uno y 2066 a uno, respectivamente. Asumiendo un intervalo de retorno de fuego de 30 años (tiempo estimado sin fuego en el sitio testigo para dicho estudio), los resultados de nuestro modelo predicen una relación entre las plántulas creciendo bajo coirón respecto de las plántulas creciendo en claros del orden de 560 a 1 para las plántulas de menos de un año, mientras que, para las plántulas del año anterior, estimación del modelo es coincidente con las mediciones a campo, proyectando una relación 2500 a uno. Estos datos permiten validar los resultados del modelo. Para la relación entre juveniles creciendo bajo coirón respecto de los que crecen en claros, el modelo predice un decrecimiento exponencial a medida que disminuye la frecuencia de fuego. Respecto de la estructura poblacional de *M. spinosum*, y recordando que las categorías para esta especie fueron: plantas pequeñas, medianas, grandes y rebrotantes, nuestros resultados muestran que la población tiende a una distribución estable con más de un 60% de plantas grandes.

En los sucesivos años postfuego la cobertura de *S. bracteolatus* aumenta, aunque es significativamente menor que la de *M. spinosum* (Ghermandi et al., 2006). Las plantas de *S. bracteolatus* tienen una forma cónica. Al aumentar su tamaño también lo hace el área bajo su canopy, incrementándose a la vez la posibilidad de establecimiento de plantas que se ven favorecidas por las condiciones microclimáticas. En cambio,

debido a su arquitectura (planta en cojín), al aumentar el tamaño de las plantas de *M. spinosum*, no proveen de estos micrositios para el establecimiento de otras plantas (Fig. 4.2).

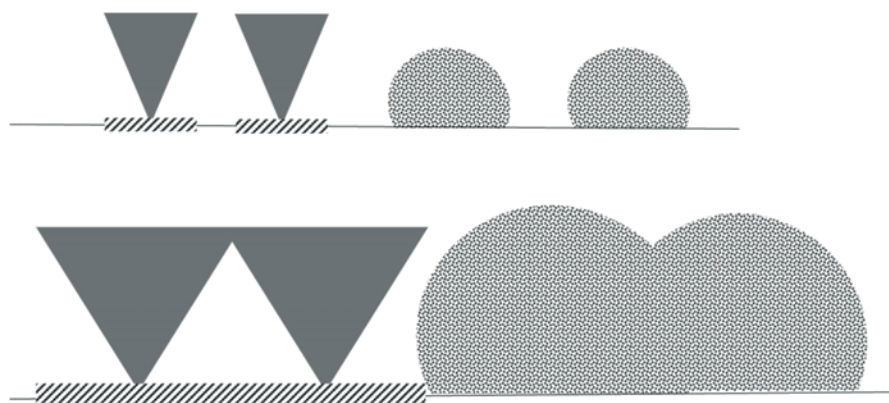


Figura 4.2. Cuando las plantas de *S. bracteolatus* crecen (izquierda), el espacio disponible en condiciones favorables para el establecimiento aumenta, en cambio, cuando las plantas *M. spinosum* crece, debido a su forma de cojín, disminuye el espacio disponible para otras plantas.

De hecho, si bien se observa gran variabilidad, se prevé un incremento medio anual en el tamaño (suma del diámetro promedio y la altura) de unos 9 cm de las plantas grandes de *M. spinosum*. El crecimiento anual de la planta está restringido a una capa externa periférica del cojín de menos de 12 cm de espesor, mientras que la parte interna está formada por los tallos y los restos de hojas secas. Estos arbustos son altamente inflamables ya que las hojas contienen terpenos y la planta muestra una trama laxa, lo cual provee del oxígeno necesario a la combustión (Damascos et al., 2008; Damascos y Ghermandi, 2007).

En futuros modelos sería adecuado incluir a la acumulación de material combustible como una variable que incida tanto en el área afectada por los incendios. En el campo se han observado varias plantas de *M. spinosum* de gran porte muertas por causas que se desconocen, posiblemente por senescencia, los cuales aumentan localmente la cantidad de biomasa combustible altamente inflamable.

A partir de un monitoreo de siete años realizado luego del incendio de San Ramón de enero de 1999, pudimos calcular las proporciones de plantas chicas, medianas y grandes de *M. spinosum*. Las plántulas aparecieron en los últimos dos años de monitoreo. Al primer año postfuego, las plantas medianas y grandes se encontraban en una proporción de aproximadamente el 46%, mientras las plantas chicas no superan el 8,5%. En 2006, siete años postfuego, la proporción de plantas grandes se mantuvo en valores cercanos al 47%, mientras que las plantas chicas se encontraban en una proporción de, 38%. Estos datos indican que la ocurrencia de un incendio modifica la estructura de la población que se presenta dinámica en sus proporciones. Las proyecciones del modelo para un intervalo de retorno de 30 años, indican proporciones de aproximadamente 22% - 14% - 64% de plantas chicas, medianas y grandes respectivamente. En un estudio realizado en un pastizal árido del noroeste de la provincia de Chubut, la estructura de la población estimada (valores medios, recalculados según nuestros criterios de clasificación) fue de 17,9% - 21,7% - 60,4% (Fernández et al., 1992). La similitud encontrada en las proporciones en los dos estudios, realizados en dos extremos del gradiente semiárido-árido de la Patagonia, pueden deberse a que esta especie es muy tolerante al estrés y no responde positivamente al riego (Fernández et al., 1992; López, 2011).

Por otra parte, la distribución de *M. spinosum* y *S. bracteolatus* dentro de la matriz del pastizal no es homogénea, de modo que la distribución en el campo de los individuos en categorías probablemente dependa de la escala de observación. Este aspecto sugiere la importancia de desarrollar en el futuro modelos que incorporen la distribución espacial de los arbustos como variable de análisis.

4.3. Las estrategias de regeneración postfuego

Las principales estrategias de regeneración postfuego de los arbustos son dos: el rebrote y el reclutamiento masivo desde semillas. El éxito del reclutamiento se relaciona con dos importantes factores: la disponibilidad de semillas y la presencia de sitios seguros (Harper 1977). La forma de persistencia en la comunidad de las especies

semilleras obligadas es más problemática que para las plantas rebrotantes. Los adultos afectados por el fuego mueren y no hay reclutamiento significativo excepto en postfuego temprano y bajo ciertas condiciones ambientales, por lo tanto, estas especies dependen de la acumulación de semillas longevas en el banco para su perpetuación (Keeley y Zedler, 1978). *Fabiana imbricata* no sólo produce una enorme cantidad de semillas (unas 200.000 por adulto por año), sino que además forma bancos persistentes, y se presume (a partir de su morfología) que las semillas pueden permanecer viables alrededor de 80 años (Ghermandi et al., 2013; Ruete, 2006). Para esta especie, el cuello de botella demográfico es la ocurrencia de un incendio seguido por una primavera lluviosa. En tanto estas condiciones no ocurran, *F. imbricata* no podrá reclutar masivamente.

Por otra parte, *S. bracteolatus* también produce todos los años una gran cantidad de semillas (entre 8000 y 800000 por planta) por lo que, a pesar de que no forma bancos persistentes, las semillas no son limitantes para el reclutamiento (Franzese, 2006; Franzese et al., 2009). Luego de quemas experimentales de plantas de *S. bracteolatus*, las mismas produjeron semillas al primer año (Gonzalez et al., 2015). La producción temprana post fuego de semillas resulta clave para esta especie porque incrementa la probabilidad de reclutamiento de plántulas en un ambiente con amplia disponibilidad de recursos y bajo nivel de competencia (Gonzalez et al., 2015). En cuanto a *M. spinosum* no existen datos bibliográficos de producción de semillas, pero se observó a campo que las plantas producen muchos frutos. El rebrote post fuego es un mecanismo eficiente mediante el cual las plantas recuperan rápidamente la biomasa aérea garantizando su permanencia en el área incendiada (Bellingham y Sparrow, 2000).

Como vimos, la tasa promedio de rebrote difiere entre *S. bracteolatus* y *M. spinosum*. El rebrote de las plantas adultas de *S. bracteolatus* afectadas por el fuego depende de la intensidad del incendio (Gonzalez et al., 2015). En el sitio incendiado se encontraron individuos adultos de la primera cohorte postfuego (de seis años de edad), que florecieron aun siendo de tamaño pequeño. En cambio, solo el 12% de las plantas medianas y el 32% de las plantas grandes de *M. spinosum* produjeron semillas al sexto

año postfuego. Al séptimo año, el 38% de las plantas medianas y el 71% de las plantas grandes produjeron semillas.

A frecuencias altas de fuego, los resultados de nuestros modelos, prevén un decrecimiento poblacional para las dos especies rebrotantes estudiadas. La mortalidad postfuego de *S. bracteolatus* es alta, y la alta recurrencia de incendios, si bien aumentaría la cantidad de sitios disponibles libres de competencia también eliminaría la cobertura de coirones en el post fuego temprano. Los coirones suelen anodrizar las plántulas de *S. bracteolatus* amortiguando el estrés hídrico de verano. Para *M. spinosum*, aun cuando la mortalidad de adultos debida al fuego es prácticamente nula (en los estudios experimentales fue nula), las plantas rebrotantes tardan entre 6 y 7 años en volver a producir semillas.

Según nuestro modelo, para intervalos de retorno de incendios superiores a 3 años en el caso de *S. bracteolatus* a la población mantendría una tendencia creciente. Menores frecuencias de fuego darían tiempo a la recuperación de los coirones (que tienen una muy alta tasa de rebrote y recuperan su tamaño pre fuego a los 4 años, Ghermandi et al., 2004; Gittins et al., 2011), y por lo tanto a la generación de los micrositios favorables para el establecimiento de plántulas. El establecimiento de plántulas en los claros dependerá además de las condiciones climáticas de primavera. En conjunto, el rebrote post fuego y la disponibilidad de micrositios para el establecimiento de plántulas harían que la población esté en crecimiento. En el caso de una frecuencia intermedia de incendios, la disponibilidad de micrositios está garantizada, la mortalidad es baja, y el reclutamiento en los claros entre coirones puede darse si las condiciones climáticas son adecuadas. En el caso de *M. spinosum* la población muestra una tendencia creciente aún a altas frecuencias de fuego, debido posiblemente a su altísima capacidad de rebrote.

Nuestros resultados sugieren que poseer la capacidad de rebrotar postfuego les permitiría tanto a *S. bracteolatus* como a *M. spinosum* sostener el crecimiento poblacional aún a altas frecuencias de fuego. Para estas dos especies, en condiciones de fuegos frecuentes, el rebrote tiene una importancia relativa alta respecto de la

reproducción sexual, y esa importancia disminuye a medida que disminuye la frecuencia de fuego. Sin embargo, el hecho de que *M. spinosum* sea una rebrotante obligada y que la aparición de plántulas no ocurra antes de los seis años post-incendio, haría que el crecimiento demográfico, aunque sostenido, sea menor.

4.4. Las relaciones entre las plantas: inhibición, facilitación y competencia

Un factor importante para el reclutamiento es la disponibilidad de micrositios adecuados para la germinación de las semillas y el establecimiento de plántulas. En una comunidad las plantas interactúan de diversas maneras. La producción de sustancias químicas es una estrategia que aumenta la interferencia intra o interespecífica, ya que inhiben la germinación o el crecimiento de otras plantas. Este fenómeno se denomina alelopatía. La auto-toxicidad o autoalelopatía es un mecanismo de alelopatía intraespecífica, que ocurre cuando una planta libera sustancias químicas de sus hojas o raíces, que afectan a otras plantas de la misma especie. La auto-toxicidad podría resultar en la inhibición de la aparición de plántulas en los alrededores de plantas maduras parentales de la misma especie, y por lo tanto jugar un rol en el control de la densidad (McCormick, 1968). Varios estudios (Dudinszky, 2015; Ghermandi et al., 2013; Ruete, 2006) dan evidencia de que *F. imbricata* posee un mecanismo de inhibición que impide el reclutamiento de plántulas de la propia especie en los matorrales, al igual que ocurre en otras especies de arbustos (Holzapfel y Mahall, 1999; Whelan, 1995). El fuego tiene una alta capacidad de remover sustancias alelopáticas, por lo que es muy probable que, en los pastizales del noroeste de la Patagonia, los incendios creen un ambiente favorable para el reclutamiento de nuevos individuos de *F. imbricata* (Dudinszky, 2015) y, al igual que en otros ecosistemas mediterráneos, es posible que esta sea una de las principales causas del reclutamiento masivo observado luego del incendio (Baskin y Baskin, 1989).

Los coirones de *P. speciosa* son dominantes del pastizal y, en condiciones climáticas normales, además de actuar como trampa de semillas que son dispersadas por el viento, proveen de resguardo para las plántulas bajo el canopeo. Sin embargo, si las condiciones climáticas se hacen más benévolas (temperaturas de primavera más altas,

de verano menores y precipitaciones de primavera abundantes), los claros pueden considerarse sitios seguros para el reclutamiento de plántulas debido a que sus características favorecen su supervivencia (Franzese et al. 2009). Esta situación es la que se observó en los primeros años postfuego en el sitio de estudio en el caso de *S. bracteolatus*.

En estudios de campo (Ghermandi et al., 2006) se detectó un gran porcentaje de plántulas de *M. spinosum* siendo anodrizadas por coirones y por arbustos. Como vimos, este mecanismo supone diferencias en la emergencia y supervivencia de las plántulas, y consecuentemente, en la dinámica poblacional. Incluir la categoría de plántulas anodrizadas en el modelo para esta especie, podría aumentar la sensibilidad en detectar la influencia de las variaciones ambientales en la dinámica a largo plazo.

Luego de un incendio, especies cuyo reclutamiento aumenta rápidamente ante una mayor disponibilidad de recursos (por ejemplo *Senecio*, según Fernández et al., 1992; Franzese et al., 2009) podrían generar incrementos drásticos en la abundancia total de arbustos al modificarse factores que limitan su crecimiento. La competencia por recursos podría tardar décadas en inducir la mortalidad necesaria para revertir el cambio generado a nivel de grupo funcional, especialmente en sistemas áridos donde los procesos demográficos son lentos (Weisser et al., 2017).

Aun cuando las dos principales estrategias postfuego sean el rebrote y la germinación masiva desde el banco de semillas, existen especies que no rebrotan y que reclutan postfuego a partir de semillas dispersadas desde aéreas no quemadas (colonizadora post fuego, *sensu* Pausas y Keeley, 2014). Es este el caso de *Periandra mediterránea*, arbusto presente en la sabana del Cerrado de Brasil, que muestra un decrecimiento poblacional a altas frecuencias de fuego y un comportamiento asintótico a medida que la frecuencia disminuye (Hoffmann, 1999). En la estepa norpatagónica esta estrategia de colonización no está presente en las especies de arbustos.

4.5. Los arbustos, el clima y el fuego

La mayoría de los pastizales se queman con frecuencia, debido a que generan gran cantidad de material muerto que se seca rápidamente, creándose una situación favorable para la ocurrencia y dispersión del fuego (Bond y Van Wilgen, 1996). Los factores que determinan el tamaño del fuego son el clima y las condiciones meteorológicas específicas del sitio durante el evento de fuego, que determinan tanto la cantidad, continuidad y estado de los combustibles (Meyn et al. ,2007), y las políticas de manejo y supresión de fuego (de Torres Curth et al., 2008).

La relación entre los incendios y el calentamiento global ya es innegable: la temporada de incendios se alarga, aumentando en los Estados Unidos entre 1970 y 2015, por ejemplo, casi 80 días en promedio. Informes basados en un “índice de clima forestal” que utiliza datos tales como temperatura, humedad del aire, velocidad del viento y precipitación, prevén para 2040 un aumento del 30% de la cantidad de incendios en comparación con el período 1961-2000. Asimismo, las simulaciones realizadas en Estados Unidos sugieren que este aumento podría alcanzar hasta el 75% para 2060 (Zask, 2018).

Los pronósticos de cambio climático prevén un aumento de la frecuencia y amplitud de El Niño Oscilación Sur (ENOS). Durante un episodio El Niño las precipitaciones pueden aumentar hasta cuatro veces el valor promedio, mientras que en años La Niña ocurrirán severas sequías. En los últimos 100 años se han registrado cerca de 30 eventos El Niño y unos 20 La Niña (Holmgren et al., 2001). Modelos recientes de cambio climático sugieren que la frecuencia de estos fenómenos tendrá una tendencia a aumentar en las próximas décadas, lo cual se traduce en la Patagonia noroccidental en un aumento de la frecuencia de primaveras muy húmedas, con acumulación de biomasa combustible, seguidas de veranos secos y calurosos con tormentas de rayos. Teniendo en cuenta que el régimen de incendios se ve afectado por el ENOS (de Torres Curth et al., 2008; Kitzberger, 2002), es importante encontrar las relaciones entre este fenómeno, los incendios y los patrones de vegetación. Así, es importante generar conocimiento sobre la dinámica de comunidades sometidos a disturbios recurrentes en

relación con el valor de los pastizales como importantes proveedores de bienes y servicios, y como fuente irremplazable de biodiversidad (Gonzalez et al., 2010)

En nuestro estudio utilizamos una base de datos climática de más de 80 años de una estación meteorológica del noroeste de la Patagonia de la cual utilizamos las precipitaciones de primavera y verano. En futuros trabajos se podría analizar la respuesta poblacional de estos arbustos a otras condiciones derivadas de los pronósticos a largo plazo arrojados por los modelos de cambio climático (Pachauri y Meye, 2014).

4.6. Arbustización, biodiversidad y productividad de los pastizales

El fuego afecta directamente el crecimiento, la supervivencia y la reproducción de las especies. Es uno de los pocos disturbios naturales que elimina regularmente toda la biomasa aérea en grandes áreas. Esto lo hace un importante agente en la estructuración de comunidades, ya que la liberación de recursos provee de las condiciones para que la vegetación pueda modificarse como consecuencia de los procesos de recuperación postfuego.

Dos aspectos están en debate respecto de los efectos del avance de los arbustos en pastizales semiáridos a causa de los incendios: la biodiversidad y el valor productivo de los pastizales invadidos.

La biodiversidad es un determinante importante de la productividad, estabilidad, grado de invasividad y dinámica de nutrientes de los ecosistemas (Tilman et al., 2014). Los arbustos pueden ser considerados como moduladores de los ecosistemas que, a través de cambios en la distribución de recursos, influyen en la riqueza de especies (Shachak et al., 2008). En el área de estudio, bajo la frecuencia de fuego actual, estimada en una vez cada 30 años (Oddi y Ghermandi, 2015) para un amplio rango de otros escenarios hipotéticos, nuestros resultados prevén el crecimiento poblacional tanto de *F. imbricata* como de *S. bracteolatus* y *M. spinosum*, lo cual representa un indicador de la arbustización de este ambiente. Sin embargo, la forma en que esto ocurre difiere entre las especies.

Fabiana imbricata forma matorrales que se pueden mantener largos años inalterados hasta la ocurrencia de un evento de fuego que mata una cierta proporción de adultos y, si las condiciones son las adecuadas, dispara un pulso de reclutamiento que redimensiona el matorral. También se han observado focos de arbustización, es decir, matorrales nuevos que se generan en la matriz del pastizal, y siempre que la pendiente lo permita, donde las semillas llegaron por dispersión por lluvias en el postfuego temprano (Ghermandi et al., 2013; Oddi et al., 2010). Después del fuego, *F. imbricata* compete exitosamente con los coirones dominantes debido a su rápido crecimiento. Se ha mostrado que la formación de matorrales monoespecíficos posee marcados efectos en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas semiáridos (Eldridge et al., 2011; Sala et al., 1989; Van Auken, 2000). Los matorrales de *F. imbricata* muestran menor diversidad de plantas respecto a la matriz de pastizal circundante (Dudinszky, 2015). Un estudio reciente que evaluó los efectos de la arbustización en más de 200 sitios en regiones áridas y semiáridas, encontró que hay una relación entre la riqueza, la equitatividad (y por ende en la diversidad) y otras funciones ecosistémicas con la dominancia de las especies leñosas. Se encontró que por encima de un umbral de cobertura absoluta de 25% de especies leñosas, la riqueza y diversidad tienden a disminuir (Soliveres et al., 2014). Los matorrales de *F. imbricata* presentan una cobertura media de la especie mayor al 42% (Dudinszky, 2015; Ghermandi et al., 2013; Oddi et al., 2010). Los matorrales de *F. imbricata* difieren de la matriz de pastizales circundantes en cuanto a la composición florística, estructura y cobertura vegetal de las especies que los componen, lo cual sugiere que pocas especies que se encuentran en la matriz del pastizal pueden vivir en los matorrales de *F. imbricata* (Dudinszky, 2015). Algunos autores sostienen que arbustos no palatables (como es el caso de *F. imbricata*) podrían brindar protección a especies palatables actuando como nodrizas, contribuyendo así al mantenimiento de la biodiversidad (Oesterheld y Oyarzábal, 2004). Sin embargo, este no parece ser el caso de *F. imbricata*. Por una parte, es posible que las especies intolerantes a la sombra o aquellas con menor habilidad competitiva que *F. imbricata* respecto a los recursos hídricos, no pueden establecerse bajo el dosel de este arbusto. Sabiendo que esta planta inhibe el crecimiento de plántulas de la propia especie dentro del matorral, es posible que la producción de sustancias químicas inhiba también

la germinación o el crecimiento de otras plantas, lo cual requeriría de estudios específicos.

Por otra parte, *S. bracteolatus* y *M. spinosum* crecen dispersos en el pastizal. El crecimiento poblacional de estas dos especies significaría un aumento en la proporción de especies leñosas, pero creciendo intercaladas entre coirones y otras especies menos abundantes. Si bien no existen datos acerca de la variación de la biodiversidad en ambientes con presencia de estas especies, los resultados de nuestro modelo nos permiten hipotetizar que, en la medida que aumente su abundancia relativa en la comunidad, disminuiría la biodiversidad, comparada con las áreas del pastizal donde estén ausentes o menos representadas, sobre todo en el caso de un aumento de cobertura de *M. spinosum*, que no provee de microsítios bajo su dosel. Nuestro modelo predice que para una multiplicidad de escenarios que contemplan distintas frecuencias de fuego, la población de estas especies se encontraría en crecimiento. En el caso de *M. spinosum* particularmente, no sólo la tendencia de la población será creciente, sino que se ha observado un incremento anual sostenido del tamaño de las plantas, lo cual implicaría, además, un aumento de la cobertura. La cobertura de plantas leñosas reduce la radiación incidente y típicamente aumentan la infiltración de agua y la fertilidad del suelo en comparación con los claros (Maestre et al., 2009). Estas condiciones de microsítio pueden aumentar la riqueza de especies en general a nivel de sitio (Maestre et al., 2012, 2009; Soliveres et al., 2012). Algunos estudios encontraron que, a bajas densidades de arbustos, el aumento en su cobertura y densidad aumenta la heterogeneidad del ambiente y, por lo tanto, la diversidad de plantas. Sin embargo, a mayores densidades de plantas leñosas, las crecientes densidades tienen una influencia homogeneizadora que disminuiría la diversidad. Según estos autores, como ya dijimos, este umbral de cobertura se encuentra cerca del 25% de cobertura de arbustos (Eldridge y Soliveres, 2014).

Los pastizales son resistentes al fuego, lo que se evidencia en una rápida recuperación de la vegetación (Whelan, 1995). El fuego promueve oportunidades de reclutamiento para arbustos nativos y especies fugitivas. Algunas de estas especies provienen del banco de semillas, lo que aumenta la biodiversidad de la vegetación. Los

incendios también contribuyen a la colonización por especies exóticas (Franzese y Ghermandi, 2014). El fuego tiene múltiples efectos sobre la dinámica de los pastizales del noroeste de la Patagonia, pero se necesitan más estudios a largo plazo para proponer directrices de gestión para el uso sostenible de estos ecosistemas de manera compatible con la conservación de la biodiversidad.

La capacidad de dispersión de las especies está determinada por su tasa de crecimiento y su potencial de dispersión. Los procesos de dispersión tienen lugar en paisajes heterogéneos donde los disturbios pueden incrementar la probabilidad de invasión o, por el contrario, representar barreras para la dispersión de las especies (Neubert y Caswell, 2000). A nivel de grupo funcional, varios trabajos reportan un aumento de la densidad de arbustos en el noroeste de la Patagonia. Sin embargo, otros como Rostagno et al. (2006) en el sudeste de la provincia fitogeográfica de Monte en el noroeste de Chubut, encontraron que tanto la cobertura total de arbustos como la densidad, fue menor en áreas quemadas que no quemadas en sitios postfuego sometidos a pastoreo. Los autores observaron que el fuego, el pastoreo y la variabilidad climática modificaron la estepa arbustiva en estepas herbáceas con arbustos (Rostagno et al., 2006). Recordemos que el ecosistema Monte es árido y que su dinámica es diferente a la estudiada en esta tesis.

El otro aspecto relacionado con el avance de arbustos sobre los pastizales es la disminución de la productividad, especialmente porque estos ambientes son dedicados a la cría extensiva de ganado (Sala et al., 2000; Van Auken, 2000). Usualmente la arbustización induce cambios drásticos en el paisaje, derivados del aumento de especies leñosas no palatables para el ganado doméstico, a expensas de especies de pastos, reduciendo así la capacidad de carga de los pastizales (Cabral et al., 2003). Esta dinámica puede entenderse en el marco de los modelos de estados y transiciones (Westoby, 1989). Según estos modelos, en cada ecosistema existen distintos estados de la vegetación, con diferentes posibles transiciones entre ellos. Un estado se define en base a las características de la vegetación y del suelo que se mantienen relativamente estables en el tiempo. Una transición entre un estado y otro es un proceso de cambio (no siempre reversible) en las características que definen los estados (Archer et al., 2017).

Los pastizales áridos y semiáridos en todo el mundo experimentan transiciones de estado de pastizales a matorrales dominados por arbustos xerófilos no palatables y suelo desnudo. Esta transición puede representar la degradación del paisaje con respecto a la productividad primaria, producción de forraje, erosión, y pérdida biodiversidad, aunque patrones específicos y las interpretaciones varían globalmente (Eldridge et al., 2011; Pierce et al., 2018). Las transiciones del estado de pastizales a matorrales en las tierras áridas o semiáridas son el resultado de cambios en los regímenes de disturbio amplificadas o mitigados por factores abióticos relacionados con el clima y el suelo (Archer et al., 2017). Según los resultados de nuestro estudio, y en el marco del cambio climático, los pastizales del noroeste de la Patagonia estarían sufriendo modificaciones por el aumento de la densidad y cobertura de arbustos, lo cual conduce a una transición de estados de pastizal a matorral, normalmente irreversible.

4.7. Conclusiones

4.7.1. Los modelos matemáticos en el estudio de poblaciones y comunidades

Debido a la naturaleza cuantitativa de la ecología, se ha reconocido desde hace ya tiempo la necesidad de trabajar en conjunto con la matemática. Los modelos matemáticos en ecología son una herramienta poderosa para dilucidar las complejas dinámicas de las poblaciones, las comunidades y los ecosistemas, predecir las respuestas de los mismos los disturbios o cambios en las condiciones macroambientales, e identificar futuras necesidades de investigación. El objetivo de este trabajo interdisciplinario es “desentrañar” y a la vez generalizar los procesos biológicos que subyacen a un fenómeno observable. A lo largo de esta tesis hemos utilizado modelos fenomenológicos (que refieren a patrones) y mecanicistas (que refieren a los procesos). Los modelos fenomenológicos se concentran en patrones observados en los datos, usando funciones y distribuciones que tienen la forma “correcta”, mientras que los modelos mecanicistas se preocupan más por los procesos subyacentes, utilizando funciones y distribuciones basadas en expectativas teóricas (Bolker, 2008). Nuestro estudio se concentró en comprender la dinámica poblacional de tres especies de

arbustos en ambientes temporalmente variables. Nos interesaba conocer la respuesta demográfica de estas especies frente a la ocurrencia de incendios y las variaciones en la precipitación de primavera y verano. El proceso que realizamos fue, en primer lugar, construir un modelo conceptual, cuya parametrización dependió de los datos disponibles, ya sea de estudios previos o generados a partir de mediciones y experimentos.

En nuestros modelos hemos introducido dos tipos de variabilidad. La estocasticidad demográfica, y se refiere a las distintas respuestas individuales ante las mismas condiciones ambientales, y la estocasticidad ambiental, que se refiere a las respuestas a nivel poblacional a las variaciones en factores bióticos o abióticos. En el modelo de *F. imbricata* analizamos la influencia de la estocasticidad ambiental en la dinámica de la población, a través del sorteo de secuencias de estados ambientales que combinan la probabilidad de ocurrencia de un incendio (asociada a la frecuencia) y la probabilidad de que ocurra una primavera húmeda (asociada a la ocurrencia de un evento El Niño). En los otros dos modelos, introdujimos ambos tipos de variabilidad. La estocasticidad demográfica se ve reflejada en funciones de distribución de probabilidades que corresponden a estos procesos, cuyos parámetros (los de la distribución) fueron estimados a partir de estas respuestas individuales (réplicas). En estos casos, en cada iteración del modelo, el valor que asume el elemento correspondiente de la matriz o el parámetro involucrado en su cálculo, se sortea de dicha distribución, introduciendo así la estocasticidad. La estocasticidad ambiental se introdujo en estos modelos a partir de funciones que se definen en base a variables que regulan el proceso, en las que, si bien está involucrada la respuesta individual (a partir de las réplicas por nivel de análisis), su incidencia en las estimaciones está más fuertemente relacionada con la forma en que las variables ambientales influyen sobre los procesos demográficos.

Usualmente, en escalas temporales acotadas, los estudios experimentales y datos de campo pueden capturar mucha de la estocasticidad demográfica, pero no tanto de la estocasticidad ambiental, debido a que estos procesos requieren de mayores escalas temporales de análisis, y muchas veces de la ocurrencia de eventos difíciles de observar.

En la posibilidad de explorar escalas temporales muy grandes y comparar la respuesta poblacional en distintos escenarios hipotéticos de interés, radica la riqueza de la construcción y análisis de modelos matemáticos. Una de las potencialidades de los modelos dinámicos como los que hemos desarrollado en esta tesis es precisamente la posibilidad de realizar una proyección en escalas de tiempo que exceden las posibilidades del trabajo experimental. Los estudios a largo plazo ofrecen así, una perspectiva única sobre los roles de las especies en los ecosistemas, especialmente en la respuesta a los disturbios. Todas las especies están integradas en ecosistemas locales y regionales en constante cambio. Las respuestas de las especies a los cambios, y las interacciones entre las especies y con los ecosistemas a menudo son complejos, no lineales y difíciles de predecir sobre la base de estudios empíricos a corto plazo.

Obviamente, la descripción matemática de un fenómeno ecológico no es una explicación biológica sino una herramienta que permite detectar los procesos subyacentes y testear hipótesis. Es posible pensar distintos modelos para describir un mismo fenómeno o sistema, cuyos resultados dependerán de la información disponible, de la escala de aproximación y del grado de detalle (y por ende de complejidad) que el modelo posea.

4.7.2. Proyecciones a futuro

A nivel general, los modelos demográficos como los que desarrollamos en esta tesis, se ocupan de la dinámica poblacional de una especie en forma aislada del contexto de la comunidad en la que se desarrolla, donde la competencia inter e intraespecífica no están estudiadas explícitamente. De hecho, dos de los supuestos que asume esta formulación del modelo demográfico (al menos en la versión que desarrollamos aquí), son la densoindependencia de los parámetros y la homogeneidad de distribución de los individuos en el espacio. Una vez que se conoce la dinámica poblacional de las especies en relación a factores externos (como lo son el clima y la ocurrencia de incendios) y de qué manera estos factores modifican los parámetros vitales, es interesante estudiar la

forma en que estas especies ocupan el espacio disponible generado por un disturbio, por ejemplo, un incendio.

Una proyección que surge a partir de este estudio es, en base a los modelos poblacionales de las especies individuales en los distintos escenarios estudiados, la formulación de modelos espacialmente explícitos para la descripción de la dinámica conjunta de los arbustos a escala de paisaje. Esto significa combinar la estructura del paisaje y modelos discretos de difusión. Estos modelos podrían basarse en la creación de una matriz de paisaje, superponiendo una retícula a fotografías aéreas o imágenes satelitales, asignando a cada celda una categoría que represente la calidad del sitio como resultado de la combinación de un conjunto de factores (como tipo de suelo, topografía, disponibilidad de recursos, porcentaje de ocupación por individuos de otras especies, etc.) formando así una matriz de recursos. Luego podrían utilizarse modelos de difusión sobre esta matriz, en función de la tasa de crecimiento poblacional estimada en los modelos aquí realizados, que permitan establecer “reglas” que rijan el movimiento, las cuales describirían la capacidad de dispersión y ocupación del espacio por parte de los arbustos de interés. Para ello también es necesario realizar otros estudios que permitan evaluar la competencia por los recursos de los arbustos y los pastos dominantes.

Por último, podemos mencionar que, para el desarrollo de nuestros modelos utilizamos los registros de precipitación de primavera y verano en el área de estudio para un período de más de 80 años. Una proyección posible para los modelos es el análisis de escenarios ambientales donde se incorporen distintas tendencias en cuanto a la precipitación de primavera y verano, y consecuentemente las intensidades y tamaños de los incendios.

4.7.3. Para finalizar

En este estudio, utilizamos modelos matriciales para probar hipótesis relativas al efecto del fuego y la abundancia de precipitaciones en la dinámica de arbustos nativos dominantes en la estepa norpatagónica, y evaluar el potencial aumento de su cobertura y

densidad. Esto nos permitió dar respuesta a nuestras preguntas iniciales: ¿de qué manera las distintas frecuencias de fuego combinadas con variaciones climáticas influirían en el crecimiento de las poblaciones de arbustos? y ¿cómo modifican estas variaciones la estructura y composición de la comunidad de la estepa arbustiva del noroeste de la Patagonia? ¿De qué manera la estrategia de regeneración postfuego incide en la dinámica poblacional de los arbustos? Las tres especies estudiadas muestran diferentes patrones en la variación de la tasa de crecimiento poblacional con la variación de la frecuencia de fuego. Mientras que las tasas de crecimiento poblacional de *M. spinosum* y *S. bracteolatus* aumentan al disminuir la frecuencia de fuego, *F. imbricata* muestra un patrón diferente, variando según el tamaño de los incendios. En general, para un amplio rango de frecuencias de fuego, nuestro estudio alerta sobre un aumento de los números poblacionales de las tres especies, lo cual redundaría en un aumento en su cobertura y densidad, y por lo tanto del proceso de arbustización.

A altas frecuencias de fuego, nos encontraríamos con paisajes dominados por matorrales de *F. imbricata*, y plantas de *S. bracteolatus* y *M. spinosum* en menores proporciones, mientras que, a bajas frecuencias de fuego, habría mayor abundancia relativa de estas dos últimas especies de arbustos respecto de la primera.

También encontramos que la estrategia de regeneración postfuego juega un rol fundamental en la dinámica de estas especies. La especie semillera (*F. imbricata*) recluta masivamente en primaveras posfuego con abundantes precipitaciones, lo cual hace que, a pesar de que el fuego elimina gran cantidad de individuos adultos, la población pueda crecer aún a altas frecuencias de incendios. En el caso de las especies rebrotantes (*S. bracteolatus* y *M. spinosum*), la tasa de crecimiento poblacional aumenta en la medida que disminuye la frecuencia de fuego. La tasa de rebrote de *M. spinosum* es del 100%, pero debido a que no recluta por semillas en el postfuego inmediato, su tasa de crecimiento poblacional es menor que la de *S. bracteolatus* que, aunque rebrota en menor proporción, sí recluta por semillas en el post incendio temprano.

Asimismo, nuestro estudio permite abrir nuevas preguntas, ¿cuál podría ser el efecto de potenciales cambios en los regímenes de lluvias de primavera y verano en la

dinámica de los arbustos nativos de la estepa norpatagónica? y ¿cuál podría ser la dinámica a nivel paisaje en estos escenarios? Si bien el fuego es parte de la dinámica natural del ecosistema estudiado, el aumento de la frecuencia de incendios generaría cambios en las relaciones entre los principales grupos funcionales que lo componen, como los pastos y los arbustos. Estos cambios en las relaciones entre grupos funcionales pueden verse expresados a escala fisonómica. Los pastizales del noroeste de la Patagonia se encuentran bajo un régimen de incendios naturales, aunque éste se ha modificado en los últimos años debido tanto a factores antrópicos como climáticos (Grimm, 2011). Modelos recientes de cambio climático sugieren que la frecuencia de los fenómenos ENOS tendrá una tendencia a aumentar en las próximas décadas, lo cual se traduce en la Patagonia noroccidental en un aumento de la frecuencia de primaveras muy húmedas, seguidas de veranos secos y calurosos, con abundante acumulación de biomasa inflamable. Esto, junto con posibles variaciones en las políticas de manejo de pastizales, hace que estas preguntas cobren relevancia.

Nuestro estudio no sólo aporta información para la comprensión de la dinámica del ecosistema, sino que también pueden contribuir a que las medidas de manejo que se tomen en cuanto a su uso sean compatibles con la conservación. El objetivo principal de una gestión sostenible de los ecosistemas es preservar su integridad ecológica conservando su capacidad de respuesta y adaptación a los disturbios y a cambios climáticos, y manteniendo la provisión de bienes y servicios ambientales.

Referencias Bibliográficas

- Aguiar, M.R., Sala, O.E., 1998. Interactions among grasses, shrubs and herbivores in Patagonian grass-shrub steppes. *Ecol. Austral* 8, 201–210.
- Anchorena, J., Cingolani, A.M., 2002. Identifying habitat types in a disturbed area of the forest-steppe ecotone of Patagonia. *Plant Ecol.* 158, 97–112.
- Archer, S., 1996. Assessing and interpreting grass-woody plant dynamics, en: Hodgson, J., Illius, A.W. (Eds.), *The ecology and management of grazing systems*. CAB International, Oxfordshire, UK, p. 101e134.
- Archer, S.R., 2010. Rangeland Conservation and shrub encroachment: New Perspectives on an old problem, en: *Wild Rangelands*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, pp. 53–97.
- Archer, S.R., Andersen, E.M., Predick, K.I., Schwinning, S., Steidl, R.J., Woods, S.R., 2017. Woody plant encroachment: causes and consequences, en: Briske, D.D. (Ed.), *Rangeland Systems. Processes, Management and Challenges*. Springer Series on Environmental Management, Tucson, USA, pp. 25–129.
- Arroyo, A.I., Pueyo, Y., Saiz, H., Alados, C.L., 2015. Plant-plant interactions as a mechanism structuring plant diversity in a Mediterranean semi-arid ecosystem. *Ecol. Evol.* 5, 5305–5317.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Sci. Res.* 14, 1–16.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 1989. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology, en: *Ecology of Soil Seed Banks*. Elsevier, pp. 53–66.
- Beguét, H.A., 2002. *Cursos de producción bovina de carne*, Facultad de Agronomía y Veterinaria, Universidad Nacional de Río Cuarto.
- Bellingham, P.J., Sparrow, A.D., 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* 89, 409–416.
- Bernardelli, H., 1941. Population waves. *J. Burma Res. Soc.* 31, 1–18.
- Bertiller, M.B., Bisigato, A.J., 1998. Vegetation dynamics under grazing disturbance. The state-and-transition model for the Patagonian steppes. *Ecol. Austral* 8, 191–199.
- Bierzychudek, P., 1992. Life histories and demography of shade-tolerant temperate forest herbs: a review. *New Phytol.* 90, 757–776.
- Boelcke, O., 1957. Comunidades herbáceas del norte de la Patagonia y sus relaciones con la ganadería. *Rev. Investig. Agrícolas* X, 5–98.
- Bolker, B., 2017. Package “bbmle” [WWW Document]. URL <https://cran.r-project.org/web/packages/bbmle/index.html> (accedido 3.27.18).
- Bolker, B., 2008. *Ecological models and data in R*. Oxford, UK.
- Bond, W.J., Keeley, J.E., 2005. Fire as a global ‘herbivore’: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 20, 387–394.
- Bond, W.J., Midgley, J.J., 2003. The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. *Int. J. Plant Sci.* 164, 103–114.
- Bond, W.J., Midgley, J.J., 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche.

- Trends Ecol. Evol. 16, 45–51.
- Bond, W.J., Van Wilgen, B.W., 1996. Fire and plants. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Bond, W.J., Woodward, I., Midgley, G.F., 2004. The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytol.* 165, 525–538.
- Borghesio, L., 2014. Can fire avoid massive and rapid habitat change in Italian heathlands? *J. Nat. Conserv.* 22, 68–74.
- Borghesio, L., 2009. Effects of fire on the vegetation of a lowland heathland in North-western Italy. *Plant Ecol.* 201, 723–731.
- Briggs, J., Dabbs, K., Holm, M., Lubben, J., Rebarber, R., Tenhumberg, B., Riser-Espinoza, D., 2010. Structured Population Dynamics: An Introduction to Integral Modeling. *Math. Mag.* 83, 243–257.
- Cabral, A.C., De Miguel, J.M., Rescia, A.J., Schmitz, M.F., Pineda, F.D., 2003. Shrub encroachment in Argentinean savannas. *J. Veg. Sci.* 14, 145–152.
- Callaway, R.M., 2008. Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer, New York.
- Carrington, M.E., Keeley, J.E., 1999. Comparison of post-fire seedling establishment between scrub communities in mediterranean and non-mediterranean climate ecosystems. *J. Ecol.* 87, 1025–1036.
- Caswell, H., 2001. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation, 2nd ed. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland MA.
- Caswell, H., Kaye, T.N., 2001. Stochastic demography and conservation of *Lomatium bradshawii* in a dynamic fire regime. *Adv. Ecol. Res.* 32, 1–51.
- Christensen, N.L., 1985. Shrubland fire regimes and their evolutionary consequences, en: Pickett, S.T., White, P.S. (Eds.), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, London, pp. 85–124.
- Cipriotti, P.A., Aguiar, M.R., 2012. Direct and indirect effects of grazing constrain shrub encroachment in semi-arid Patagonian steppes. *Appl. Veg. Sci.* 15, 35–47.
- Cipriotti, P.A., Aguiar, M.R., Wiegand, T., Paruelo, J.M., 2014. A complex network of interactions controls coexistence and relative abundances in Patagonian grass-shrub steppes. *J. Ecol.* 102, 776–788.
- Claessen, D., Gilligan, C.A., Lutman, P.J.W., van den Bosch, F., 2005. Which traits promote persistence of feral GM crops? Part 1: Implications of environmental stochasticity. *Oikos* 110, 20–29.
- Codling, E.A., Dumbrell, A.J., 2012. Mathematical and theoretical ecology: linking models with ecological processes. *Interface Focus* 2, 144–149.
- Cohen, J.E., 1986. Stochastic demography. *Encyclopedia Stat. Sci.*
- Cohen, J.E., 1977. Ergodicity of age structure in population with Markovian vital rates, III: finite state moments and growth rate; an illustration. *Adv. Appl. Probab.* 9, 462–475.
- Cohen, J.E., 1976. Ergodicity of age structure in population with Markovian vital rates, I: countable states. *Adv. Appl. Probab.* 71, 335–339.
- Collier, A.B., 2013. Fitting a model by maximum likelihood [WWW Document]. URL

<https://datawookie.netlify.com/blog/2013/08/fitting-a-model-by-maximum-likelihood/>
(accedido 5.14.18).

- Collins, S.L., Smith, M.D., 2006. Scale-dependent interaction of fire and grazing on community heterogeneity in tallgrass prairie. *Ecology* 87, 2058–67.
- Correa, M.N., 1999. Flora Patagónica. Parte VI Dicotyledones Gamopétalas, (Ericaceae a Calyceraceae). INTA. Colección Científica, Buenos Aires.
- Crisp, M.D., Lange, R.T., 1976. Age structure, distribution and survival under grazing of the arid-zone shrub *Acacia burkittii*. *Oikos* 27 (1): 86-92.
- Crone, E.E., Menges, E.S., Ellis, M.M., Bell, T., Bierzychudek, P., Ehrlén, J., Kaye, T.N., Knight, T.M., Lesica, P., Morris, W.F., Oostermeijer, G., Quintana-Ascencio, P.F., Stanley, A., Ticktin, T., Valverde, T., Williams, J.L., 2011. How do plant ecologists use matrix population models? *Ecol. Lett.* 14, 1–8.
- Damascos, M.A., Barthélémy, D., Ezcurra, C., Martínez, P., Brion, C., 2008. Plant phenology, shoot growth, and branching pattern in *Mulinum spinosum* (Apiaceae), a cushion shrub of the arid Patagonian steppe of Argentina. *J. Arid Environ.* 72, 1977–1988.
- Damascos, M.A., Ghermandi, L., 2007. Morfología del arbusto nativo *Mulinum spinosum* en sectores quemados de pastizales del NO de la Patagonia. *Ecol. Austral* 17, 143–150.
- Daniels, L.D., Veblen, T.T., 2000. ENSO effects on temperature and precipitation of the patagonian-andean region: implications for biogeography. *Phys. Geogr.* 21, 223–243.
- de Torres Curth, M.I., Ghermandi, L., Biscayart, C., 2012. Are *Fabiana imbricata* shrublands advancing over northwestern Patagonian grasslands? A population dynamics study involving fire and precipitation. *J. Arid Environ.* 83, 78–85.
- de Torres Curth, M.I., Ghermandi, L., Pfister, G., 2008. Los incendios en el noroeste de la Patagonia : su relación con las condiciones meteorológicas y la presión antrópica a lo largo de 20 años. *Ecol. Austral* 18, 153–167.
- de Torres Curth, M.I., Koennecke, A.D., 2017. Matrices y ecuaciones diferenciales ordinarias con R. Operaciones, cálculos y aplicaciones. Cuadernos Universitarios, Vol. 61. Secretaría de Investigación. Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.
- de Torres Curth, M.I., Montoro, M.V., 2001. Teoría de Matrices: Aplicaciones a la Biología. Cuadernos Universitarios, Vol. 21. Secretaría de Investigación. Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.
- Delignette-Muller, M.L., Dutang, C., 2015. fitdistrplus: An R package for fitting distributions. *J. Stat. Softw.* 64, 1–34.
- Deng, B., 2008. The Time Invariance Principle, the absence of ecological chaos, and a fundamental pitfall of discrete modeling. *Ecol. Modell.* 215, 287–292.
- Drewa, P.B., 2003. Effects of fire season and intensity on *Prosopis glandulosa* Torr. var. *glandulosa*. *Int. Jorunal Wildl. Fire* 12, 147–157.
- Drewa, P.B., Peters, D.P.C., Havstad, K.M., 2001. Fire, grazing and honey mesquite invasion in black grama-dominated grasslands of de Chihuahua desert: a synthesis., en: Galley, K.E.M., Wilson, T.P. (Eds.), *Proceedings of the Invasive Species Workshop: The Role of Fire in the Control and Spread of Invasive Species*. Tall Timbers Research Station, Tallahassee, USA, pp. 31–39.
- Dudinszky, N., 2015. Efectos del fuego en el reclutamiento de *Fabiana imbricata* (Solanaceae)

- en pastizales del noroeste de la Patagonia. Tesis. Universidad Nacional del Comahue. Bariloche, Argentina.
- Dudinszky, N., Ghermandi, L., 2013. Fire as a stimulant of shrub recruitment in northwestern Patagonian (Argentina) grasslands. *Ecol. Res.* 28, 981–990.
- Easdale, M.E., Madariaga, M.C., 2009. Zonas agroeconómicas homogéneas. Patagonia norte. Neuquén y Río Negro. Buenos Aires.
- Easterling, M.R., Ellner, S.P., Dixon, P., 2000. Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology* 81, 694–708.
- Eaton, J.W., Bateman, D., Hauberg, S., Wehbring, R., 2015. GNU Octave version 4.0.0 manual: a high-level interactive language computations.
- Eldridge, D.J., Bowker, M.A., Maestre, F.T., Roger, E., Reynolds, J.F., Whitford, W.G., 2011. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: Towards a global synthesis. *Ecol. Lett.* 14, 709–722.
- Eldridge, D.J., Soliveres, S., 2014. Are shrubs really a sign of declining ecosystem function? Disentangling the myths and truths of woody encroachment in Australia. *Aust. J. Bot.* 62, 594.
- Ellner, S.P., Rees, M., 2006. Integral projection models for species with complex demography. *Am. Nat.* 167, 410–428.
- Enright, N.J., Fontaine, J.B., Lamont, B.B., Miller, B.P., Westcott, V.C., 2014. Resistance and resilience to changing climate and fire regime depend on plant functional traits. *J. Ecol.* 102, 1572–1581.
- Enright, N.J., Fontaine, J.B., Westcott, V.C., Lade, J.C., Miller, B.P., 2011. Fire interval effects on persistence of resprouter species in Mediterranean-type shrublands. *Plant Ecol.* 212, 2071–2083.
- Fernández, M., Ezcurra, C., Calviño, C.I., 2017. Revisión taxonómica del género sudamericano *Mulinum* (Azorelloideae, Apiaceae). *An. del Jardín Botánico Madrid* 74 (1), e048.
- Fernández, R.J., Golluscio, R.A., Bisigato, A.J., Soriano, A., 2002. Gap colonization in the patagonian semidesert: seed bank and diaspore morphology. *Ecography (Cop.)*. 25, 336–344.
- Fernández, R.J., Núñez, A.H., Soriano, A., 1992. Contrasting demography of two Patagonian shrubs under different conditions of sheep grazing and resource supply. *Oecologia* 91(1):39-46.
- Ferrante, D., Oliva, G.E., Fernández, R.J., 2014. Soil water dynamics, root systems, and plant responses in a semiarid grassland of Southern Patagonia. *J. Arid Environ.* 104, 52–58.
- Fieberg, J., Ellner, S.P., 2001. Stochastic matrix models for conservation and management: a comparative review of methods. *Ecol. Lett.* 4, 244–266.
- Franzese, J., 2006. Dinámica postfuego del arbusto nativo *Senecio bracteolatus* (Asteraceae) en los pastizales del noroeste de la Patagonia. Tesis. Universidad Nacional del Comahue. Bariloche, Argentina.
- Franzese, J., Ghermandi, L., 2014. Early competition between the exotic herb *Rumex acetosella* and two native tussock grasses with different palatability and water stress tolerance. *J. Arid Environ.* 106, 58–62.

- Franzese, J., Ghermandi, L., 2012. Effect of fire on recruitment of two dominant perennial grasses with different palatability from semi-arid grasslands of NW Patagonia (Argentina). *Plant Ecol.* 213, 471–481.
- Franzese, J., Ghermandi, L., Bran, D., 2009. Post-fire shrub recruitment in a semi-arid grassland: The role of microsites. *J. Veg. Sci.* 20, 251–259.
- Franzese, J., Ghermandi, L., Gonzalez, S.L., 2016. Historical land use by domestic grazing revealed by the soil seed bank: a case study from a natural semi-arid grassland of NW Patagonia. *Grass Forage Sci.* 71, 315–327.
- Galíndez, G., Ortega-Baes, P., Scopel, A.L., Hutchings, M.J., 2013. The dynamics of three shrub species in a fire-prone temperate savanna: The interplay between the seed bank, seed rain and fire regime. *Plant Ecol.* 214, 75–86.
- Gantmacher, F.R., 1959. *The theory of matrices*. Chelsea Publishing Company, New York.
- Gaoue, O.G., Horvitz, C.C., Tickin, T., 2011. Non-timber forest product harvest in variable environments: modeling the effect of harvesting as a stochastic sequence. *Ecol. Appl.* 21, 1604–16.
- García, M.B., 2007. Demografía y viabilidad de poblaciones periféricas del tomillo sanjuanero (*Thymus loscosii* Willk.), endemismo del Valle del Ebro. *Ecosistemas* 16, 58–68.
- Ghermandi, L., 2006. Los incendios en los pastizales del noroeste de la Patagonia. Investigaciones y aplicaciones, en: *ECOFUEGO 2006. Segunda Reunión Patagónica y Tercera Nacional sobre Ecología y Manejo del Fuego*.
- Ghermandi, L., de Torres Curth, M.I., Franzese, J., Gonzalez, S.L., 2010. Non-linear ecological processes, fires, environmental heterogeneity and shrub invasion in northwestern Patagonia. *Ecol. Modell.* 221, 113–121.
- Ghermandi, L., Franzese, J., Gonzalez, S.L., de Torres Curth, M.I., Ruete, A., 2013. Disentangling *Fabiana imbricata* (Solanaceae) regeneration: The importance of disturbance and rainfall. *J. Arid Environ.* 97, 9–13.
- Ghermandi, L., Franzese, J., Parodi, P., Bran, D., 2006. Arbustos en los pastizales del noroeste de la Patagonia: ¿persistencia o avance postfuego?, en: *Segunda Reunión Patagónica y Tercera Nacional sobre Ecología y Manejo del Fuego*. Esquel, Chubut, Argentina.
- Ghermandi, L., Gonzalez, S.L., Lescano, M.N., Oddi, F.J., 2013b. Effects of fire severity on early recovery of Patagonian steppes. *Int. J. Wildl. Fire* 22, 1055–1062.
- Ghermandi, L., Guthmann, N., Bran, D., 2004. Early post-fire succession in northwestern Patagonia grasslands. *J. Veg. Sci.* 15, 67–76.
- Gibson, D.J., 2013. *Grasses and grassland ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Gittins, C., Ghermandi, L., Bran, D., 2011. Studying the post-fire performance of tussock grasses in Patagonia: Survival, biomass production and early competition. *J. Arid Environ.* 75, 986–990.
- Golluscio, R.A., Sala, O.E., Lauenroth, W.K., 1998. Differential use of large summer rainfall events by shrubs and grasses: a manipulative experiment in the Patagonian steppe. *Oecologia* 115, 17–25.
- Gonzalez, S.L., 2011. Estrategias de regeneración postfuego en pastizales del noroeste patagónico: un enfoque experimental. Tesis. Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.

- Gonzalez, S.L., Franzese, J., Ghermandi, L., 2010. Role of fire on Patagonian grasslands: changes in aboveground vegetation and soil seed bank, en: Hider, M., Müller, T. (Eds.), *Advances in Environmental Research*. Nova Science Publishers, Inc., New York, pp. 243–264.
- Gonzalez, S.L., Ghermandi, L., 2012. Fire cue effects on seed germination of six species of northwestern Patagonian grasslands. *Nat. Hazards Earth Syst. Sci.* 12, 2753–2758.
- Gonzalez, S.L., Ghermandi, L., 2008. Postfire seed bank dynamics in semiarid grasslands. *Plant Ecol.* 199, 175–185.
- Gonzalez, S.L., Ghermandi, L., 2004. Relaciones entre la masa de las semillas, el tamaño de las plantas y la cobertura en pastizales postfuego del noroeste de la Patagonia, en: XXI Reunión Argentina de Ecología. Asociación Argentina de Ecología, Mendoza, Argentina.
- Gonzalez, S.L., Ghermandi, L., Peláez, D. V., 2015. Growth and reproductive post-fire responses of two shrubs in semiarid Patagonian grasslands. *Int. J. Wildl. Fire* 24 (6), 809–818
- Griffith, A.B., Salguero-Gómez, R., Merow, C., McMahon, S.M., 2016. Demography beyond the population. *J. Ecol.* 104, 271–280.
- Grimm, A.M., 2011. Interannual climate variability in South America: impacts on seasonal precipitation, extreme events, and possible effects of climate change. *Stoch Env. Res Risk Assess* 25, 537–554.
- Guevara, J.C., Stasi, C.R., Wuilloud, C.F., Estevez, O.R., 1999. Effects of fire on rangeland vegetation in south-western Mendoza plains (Argentina): composition, frequency, biomass, productivity and carrying capacity. *J. Arid Environ.* 41, 27–35.
- Hartshorn, G., 1975. A matrix model of tree population dynamics, en: Golley, F.B., Medina, E. (Eds.), *Tropical ecological systems. Trends in terrestrial and aquatic research*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 41–51.
- Heisler, J.L., Briggs, J.M., Knapp, A.K., Blair, J.A., Seery, A., 2004. Direct and indirect effects of fire on shrub density and aboveground productivity in a mesic grassland. *Ecology* 85, 2245–2257.
- Hoffmann, W.A., 1999. Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology* 80(4), 1354–1369.
- Hoffmann, W.A., 1998. Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *J. Appl. Ecol.* 35, 422–433.
- Holmgren, M., Scheffer, M., Ezcurra, E., Gutiérrez, J.R., Mohren, G.M.J., 2001. El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 16, 89–94.
- Holzappel, C., Mahall, B.E., 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave Desert. *Ecology* 80, 1747–1761.
- Horvitz, C.C., Schemske, D.W., 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecol. Monogr.* 65, 155–192.
- House, J.I., Archer, S., Breshears, D.D., Scholes, R.J., Coughenour, M.B., Dodd, M.B., Gignoux, J., Hall, D.O., Hanan, N.P., Joffre, R., Le Roux, X., Ludwig, J.A., Menaut, J.C., Montes, R., Parton, W.J., San José, J.J., Scanlan, J.C., Scurlock, J.M.O., Simioni, G., Thorrold, B., 2003. Conundrums in mixed woody-herbaceous plant systems. *J. Biogeogr.* 30, 1763–1777.

- Jiménez-Lobato, V., Valverde, T., 2006. Population dynamics of the shrub *Acacia bilimekii* in a semi-desert region in central Mexico. *J. Arid Environ.* 65, 29–45.
- Kaye, T.N., Pendergrass, K.L., Finley, K., Kauffman, J.B., 2001. The effect of fire on the population viability of an endangered prairie plant. *Ecol. Appl.* 11, 1366–1380.
- Keeley, J.E., Bond, W.J., Bradstock, R.A., Pausas, J.G., Rundel, P.W., 2012. *Fire in Mediterranean ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Keeley, J.E., Fotheringham, Morais, M. o, 1999. Reexamining fire suppression impacts on brushland fire regimes. *Science* (80-.). 284, 1829–32.
- Keeley, J.E., Zedler, P.H., 1978. Reproduction of chaparral shrubs after fire: a comparison of sprouting and seeding strategies. *Am. Midl. Nat.* 142-161.
- Kermack, W.O., McKendrick, A.G., 1939. Contributions to the mathematical theory of epidemics V. Analysis of experimental epidemics of mousetyphoid; a bacterial disease conferring incomplete immunity. *J. Hyg.* 39, 271–288.
- Kitzberger, T., 2002. ENSO as a forewarning tool of regional fire occurrence in northern Patagonia, Argentina. *Int. J. Wildl. Fire* 11, 33–30.
- Koop, A.L., Horvitz, C.C., 2005. Projection matrix analysis of the demography of an invasive, nonnative shrub (*Ardisia elliptica*). *Ecology* 86, 2661–2672.
- Lediuk, K.D., Damascos, M.A., Puntieri, J.G., de Torres Curth, M.I., 2016. Population dynamics of an invasive tree, *Sorbus aucuparia*, in the understory of a Patagonian forest. *Plant Ecol.* 217, 899–911.
- Lefkovich, L.P., 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21, 1.
- Leon, R.J.C., Aguiar, M.R., 1985. Sheep grazing causes important disturbances in western Patagonian semi-arid grasslands. *Phytocoenologia* 13, 181–196.
- Leslie, P.H., 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33, 183–212.
- Lewis, E.G., 1942. On the generation and growth of a population. *Sankhya* 6, 93–96.
- Lloret, F.B., Vilà, M., 1997. Clearing of vegetation in Mediterranean garrigue: response after a wildfire. *For. Ecol. Manage.* 93, 227–234.
- López, D.R., 2011. Una aproximación estructural-funcional del Modelo de Estados y Transiciones para el estudio de la dinámica de la vegetación en estepas de Patagonia norte. Tesis. Universidad Nacional del Comahue. Bariloche, Argentina.
- López, D.R., Cavallero, L., 2017. The role of nurse functional types in seedling recruitment dynamics of alternative states in rangelands. *Acta Oecologica* 79, 70–80.
- Maestre, F.T., Bowker, M.A., Puche, M.D., Belén Hinojosa, M., Martínez, I., García-Palacios, P., Castillo, A.P., Soliveres, S., Luzuriaga, A.L., Sánchez, A.M., Carreira, J.A., Gallardo, A., Escudero, A., 2009. Shrub encroachment can reverse desertification in semi-arid Mediterranean grasslands. *Ecol. Lett.* 12, 930–941.
- Maestre, F.T., Quero, J.L., Gotelli, N.J., Escudero, A., Ochoa, V., Delgado-Baquerizo, M., García-Gómez, M., Bowker, M.A., Soliveres, S., Escolar, C., García-Palacios, P., Berdugo, M., Valencia, E., Gozalo, B., Gallardo, A., Aguilera, L., Arredondo, T., Blones, J., Boeken, B., Bran, D., Conceição, A.A., Cabrera, O., Chaieb, M., Derak, M., Eldridge,

- D.J., Espinosa, C.I., Florentino, A., Gaitán, J., Gabriel Gatica, M., Ghiloufi, W., Gómez-González, S., Gutiérrez, J.R., Hernández, R.M., Huang, X., Huber-Sannwald, E., Jankju, M., Miriti, M., Moneris, J., Mau, R.L., Morici, E., Naseri, K., Ospina, A., Polo, V., Prina, A., Pucheta, E., Ramírez-Collantes, D.A., Romão, R., Tighe, M., Torres-Díaz, C., Val, J., Veiga, J.P., Wang, D., Zaady, E., 2012. Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science* 335 (6065), 214–218.
- Mandujano, M.C., Montaña, C., Franco, M., Golubov, J., Flores-Martínez, A., 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82, 344–359.
- McCormick, J.S., 1968. Succession. *J. Grad. Sch. Fine Arts* 1, 22–35.
- McKendrik, A.G., 1926. Applications of mathematics to medical problems. *Proc. Edinburgh Math. Soc.* 40, 98-130.
- Metcalf, C.J.E., Pavard, S., 2007. Why evolutionary biologists should be demographers. *Trends Ecol. Evol.* 22, 205–212.
- Meyn, A., White, P.S., Buhk, C., Jentsch, A., 2007. Environmental drivers of large, infrequent wildfires: the emerging conceptual model. *Prog. Phys. Geogr.* 31, 287–312.
- Moloney, K.A., 1986. A generalized algorithm for determining category size. *Oecologia* 69, 176–180.
- Montès, N., Ballini, C., Bonin, G., Faures, J., 2004. A comparative study of aboveground biomass of three Mediterranean species in a post-fire succession. *Acta Oecologica* 25, 1–6.
- Morales, M.S., Villalba, R., Grau, H., Villagra, P.E., Boninsegna, J.A., Ripalta, A., Paolini, L., 2001. Potencialidad de *Prosopis ferox* (Leguminosae, subfamilia: Mimosoidae) para estudios dendrocronológicos en desiertos tropicales de alta montaña. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 74, 865–872.
- Moreno, J.M., Oechel, W.C., 1991. Fire Intensity Effects on germination of shrubs and herbs in Southern California chaparral. *Ecology* 72, 1993–2004.
- Morris, W.F., Doak, D.F., 2002. Quantitative conservation biology. Theory and practice of population viability analysis. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Massachusetts, USA.
- Neubert, M.G., Caswell, H., 2000. Demography and dispersal: calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations. *Ecology* 81, 1613–1628.
- Nisbet, R.M., 1997. Delay-differential equations for structured populations, en: Tuljapurkar, S., Caswell, H. (Eds.), *Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems*. Chapman & Hall, New York, pp. 89–118.
- Noble, I.R., Slatyer, R.O., 1977. Post-fire succession of plants in Mediterranean ecosystems [Eucalyptus], USDA Forest Service General Technical Report. Whashington D.C.
- Oddi, F.J., 2013. Los incendios y la dinámica de *Fabiana imbricata* en el noroeste de la Patagonia a escala de paisaje. Su relación con factores ambientales y el uso del suelo. Tesis. Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.
- Oddi, F.J., Dudinszky, N., Ghermandi, L., 2010. Spatial dynamics of *Fabiana imbricata* shrublands in Northwestern Patagonia in relation to natural fires. *Nat. Hazards Earth Syst. Sci.* 10, 957–966.
- Oddi, F.J., Ghermandi, L., 2016. Fire regime from 1973 to 2011 in North-Western Patagonian grasslands. *Int. J. Wildl. Fire* 25(9) 922-932.

- Oddi, F.J., Ghermandi, L., 2015. Dendroecological potential of shrubs for reconstructing fire history at landscape scale in Mediterranean-type climate grasslands: The case of *Fabiana imbricata*. *Dendrochronologia* 33, 16–24.
- Oesterheld, M., Oyarzabal, M., 2004. Grass-to-grass protection from grazing in a semi-arid steppe. Facilitation, competition, and mass effect. *Oikos* 107, 576–582.
- Olmsted, I., Alvarez-Buylla, E., 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecol. Appl.* 5, 484–494.
- Pachauri, R.K., Meys, L.A., 2014. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva, Switzerland.
- Paruelo, J.M., Jobbagy, E.G., Sala, O.E., Lauenroth, W.K., Burke, I.C., 1998. Functional and structural convergence of temperate grassland and shrubland ecosystems. *Ecol. Appl.* 8(1), 194–206.
- Pascarella, J.B., Horvitz, C.C., 1998. Hurricane disturbance and the population dynamics of a tropical understory shrub: megamatrix elasticity analysis. *Ecology* 79(2), 547–563.
- Pausas, J.G., 2012. Incendios forestales. Una visión desde la ecología. CSIC, Libros de la Catarata, Madrid.
- Pausas, J.G., 2001. Resprouting vs seeding - a Mediterranean perspective. *Oikos* 94, 193–194.
- Pausas, J.G., 1998. Modelling fire-prone vegetation dynamics, en: Trabaud, L. (Ed.), *Fire and Landscape Ecology*. International Association of Wildland Fire, Fairland, Washington, pp. 327–334.
- Pausas, J.G., Bradstock, R.A., Keith, D.A., Keeley, J.E., 2004. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology* 85, 1085–1100.
- Pausas, J.G., Keeley, J.E., 2014. Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. *New Phytol.* 204, 55–65.
- Pausas, J.G., Keeley, J.E., Verdú, M., 2006. Inferring differential evolutionary processes of plant persistence traits in Northern Hemisphere Mediterranean fire-prone ecosystems. *J. Ecol.* 94, 31–39.
- Pickett, S.T., White, P.S., 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, London.
- Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J.J., Collins, S.L., 1989. The Ecological Concept of Disturbance and Its Expression at Various Hierarchical Levels. *Oikos* 54(2), 129–136.
- Pierce, N.A., Archer, S.R., Bestelmeyer, B.T., James, D.K., 2018. Grass-shrub competition in arid lands: An overlooked driver in grassland–shrubland state transition? *Ecosystems* 1–10.
- Quintana-Ascencio, P.F., Menges, E.S., Weekley, C., 2003. A fire-explicit population viability analysis of *Hypericum cumulicola* in Florida rosemary scrub. *Conserv. Biol.* 17, 433–449.
- Rabinovich, J.E., 1978. *Ecología poblaciones animales*. The General Secretariat of the Organization of American States Washington, D.C., Caracas, Venezuela.
- Ramula, S., Lehtilä, K., 2005. Matrix dimensionality in demographic analyses of plants: when to use smaller matrices? *Oikos* 111, 563–573.
- Roques, K.G., O'Connor, T.G., Watkinson, A.R., 2001. Dynamics of shrub encroachment in an

- African savanna: relative influences of fire , herbivory , rainfall and density. *J. Appl. Ecol.* 38, 268–280.
- Rostagno, C.M., Defossé, G.E., del Valle, H.F., 2006. Postfire vegetation dynamics in three rangelands of Northeastern Patagonia, Argentina. *Rangel. Ecol. Manag.* 59, 163–170.
- Ruete, A., 2006. Efecto de disturbios en la dinámica de los matorrales de *Fabiana imbricata* en el noroeste de la Patagonia. ¿Arbustización en la estepa?. Tesis. Universidad Nacional del Comahue. Bariloche, Argentina.
- Rykiel, E.J., 1996. Testing ecological models: the meaning of validation. *Ecol. Modell.* 90, 229–244.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sannwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770–4.
- Sala, O.E., Golluscio, R.A., Lauenroth, W.K., Soriano, A., 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia* 81, 501–505.
- Sala, O.E., Lauenroth, W.K., 1982. Small rainfall events: An ecological role in semiarid regions. *Oecologia* 53, 301–304.
- Salguero-Gómez, R., de Kroon, H., 2010. Matrix projection models meet variation in the real world. *J. Ecol.* 98, 250–254.
- Salguero-Gómez, R., Jones, O.R., Archer, C.R., Buckley, Y.M., Che-Castaldo, J., Caswell, H., Hodgson, D., Scheuerlein, A., Conde, D.A., Brinks, E., de Buhr, H., Farack, C., Gottschalk, F., Hartmann, A., Henning, A., Hoppe, G., Römer, G., Runge, J., Ruoff, T., Wille, J., Zeh, S., Davison, R., Vieregg, D., Baudisch, A., Altwegg, R., Colchero, F., Dong, M., de Kroon, H., Lebreton, J.D., Metcalf, C.J.E., Neel, M.M., Parker, I.M., Takada, T., Valverde, T., Vélez-Espino, L.A., Wardle, G.M., Franco, M., Vaupel, J.W., 2015. The COMPADRE Plant Matrix Database: an open online repository for plant demography. *J. Ecol.* 103, 202–218.
- Salguero-Gómez, R., Plotkin, J.B., 2010. Matrix dimensions bias demographic inferences: implications for comparative plant demography. *Am. Nat.* 176, 710–722.
- Sankaran, M., Hanan, N.P., Scholes, R.J., Ratnam, J., Augustine, D.J., Cade, B.S., Gignoux, J., Higgins, S.I., Le Roux, X., Ludwig, F., Ardo, J., Banyikwa, F., Bronn, A., Bucini, G., Caylor, K.K., Coughenour, M.B., Diouf, A., Ekaya, W., Feral, C.J., February, E.C., Frost, P.G. H., Hiernaux, P., Hrabar, H., Metzger, K.L., Prins, H.H.T., Ringrose, S., Sea, W., Tews, J., Worden, J., Zambatis, N., 2005. Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438, 846–849.
- Sans, F.X., García-Serrano, H., Afán, I., 2004. Life-history traits of alien and native *Senecio* species in the Mediterranean region. *Acta Oecologica* 26, 167–178.
- Sarukhán, J., Gadgil, M., 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. III. A mathematical model incorporating multiple modes of reproduction. *J. Ecol.* 62, 921–936.
- Schlesinger, W.H., Reynolds, J.F., Cunningham, G.L., Huenneke, L.F., Jarrell, W.M., Virginia, R.A., Whitford, W.G., 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science* 247, 1043–1048.
- Shachak, M., Boeken, B., Groner, E., Kadmon, R., Lubin, Y., Meron, E., Ne'Eman, G.,

- Perevolotsky, A., Shkedy, Y., Ungar, E.D., 2008. Woody species as landscape modulators and their effect on biodiversity patterns. *Bioscience* 58, 209–221.
- Shantz, H.L., 1954. The place of grasslands in the earth's cover. *Ecology* 35, 143–145.
- Siles, G., Rey, P.J., Alcántara, J.M., Ramírez, J.M., 2008. Assessing the long-term contribution of nurse plants to restoration of Mediterranean forests through Markovian models. *J. Appl. Ecol.* 45, 1790–1798.
- Silva, J.F., Raventós, J., Caswell, H., Trevisán, M.C., 1991. Population responses to fire in a tropical savanna grass: A Matrix Model Approach. *J. Ecol.* 79, 2345–2356.
- Smith, M., Caswell, H., Mettler-Cherry, P.A., 2005. Stochastic flood and precipitation regimes and the population dynamics of a threatened floodplain plant. *Ecol. Appl.* 15, 1036–1052.
- Soliveres, S., Eldridge, D.J., 2014. Do changes in grazing pressure and the degree of shrub encroachment alter the effects of individual shrubs on understory plant communities and soil function? *Funct. Ecol.* 28, 530–537.
- Soliveres, S., Eldridge, D.J., Hemmings, F., Maestre, F.T., 2012. Nurse plant effects on plant species richness in drylands: The role of grazing, rainfall and species specificity. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 14, 402–410.
- Soliveres, S., Maestre, F.T., Eldridge, D.J., Delgado-Baquerizo, M., Quero, J.L., Bowker, M.A., Gallardo, A., 2014. Plant diversity and ecosystem multifunctionality peak at intermediate levels of woody cover in global drylands. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 1408–1416.
- Soriano, A., 1960. Germination of twenty dominant plants in Patagonia in relation to regeneration of the vegetation, en: Skidmore, C. (Ed.), *Proceedings of the Eighth International Grassland Congress*. University of Reading, England, UK, pp. 154–158.
- Sousa, W.P., 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15, 353–391.
- Stokes, K.E., Allchin, A.E., Bullock, J.M., Watkinson, A.R., 2004. Population responses of *Ulex* shrubs to fire in a lowland heath community. *J. Veg. Sci.* 15, 505–514.
- Suttie, J.M., Reynolds, S.G., Batello, C., 2015. *Grasslands of the world*. Food and Agricultural Organization of the United Nations, Rome, Italy.
- Thompson, K., Band, S.R., Hodgson, J.G., 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Funct. Ecol.* 7, 236.
- Tilman, D., Isbell, F., Cowles, J.M., 2014. Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 45, 471–493.
- Tirado, R., Pugnaire, F.I., 2003. Shrub spatial aggregation and consequences for reproductive success. *Oecologia* 136, 296–301.
- Tuljapurkar, S., Caswell, H., 1997. *Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems*. Chapman & Hall.
- Tuljapurkar, S., Horvitz, C.C., Pascarella, J.B., 2003. The many growth rates and elasticities of populations in random environments. *Am. Nat.* 162, 489–502.
- Tuljapurkar, S., Orzack, S.H., 1980. Population dynamics in variable environments. I. Long-run growth rates and extinction. *Theor. Popul. Biol.* 18, 314–342.
- Usher, M.B., 1969. A matrix model for forest management. *Biometrics* 25(2), 309–315.

- Van Auken, O.W., 2009. Causes and consequences of woody plant encroachment into western North American grasslands. *J. Environ. Manage.* 90, 2931–2942.
- Van Auken, O.W., 2000. Shrub invasions of North American semiarid grasslands. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31, 197–215.
- Vandermeer, J., 1978. Choosing category size in a stage projection matrix. *Oecologia* 32, 79–84.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T., Villalba, R., Donnegan, J., 1999. Fire history in northern Patagonia: the roles of humans and climatic variation. *Ecol. Monogr.* 69, 47–67.
- Velasco, V., Siffredi, G., 2013. Guía para el reconocimiento de especies de los pastizales de sierras y mesetas occidentales de Patagonia, 2°. ed. Ediciones INTA, San Carlos de Bariloche.
- Venables, W.N., Ripley, B., 2002. *Modern applied statistics with S*, 4°. ed. Springer-Verlag, New York.
- Weisser, W.W., Roscher, C., Meyer, S.T., Ebeling, A., Luo, G., Allan, E., Beßler, H., Barnard, R.L., Buchmann, N., Buscot, F., Engels, C., Fischer, C., Fischer, M., Gessler, A., Gleixner, G., Halle, S., Hildebrandt, A., Hillebrand, H., de Kroon, H., Lange, M., Leimer, S., Le Roux, X., Milcu, A., Mommer, L., Niklaus, P.A., Oelmann, Y., Proulx, R., Roy, J., Scherber, C., Scherer-Lorenzen, M., Scheu, S., Tschardtke, T., Wachendorf, M., Wagg, C., Weigelt, A., Wilcke, W., Wirth, C., Schulze, E.-D., Schmid, B., Eisenhauer, N., 2017. Biodiversity effects on ecosystem functioning in a 15-year grassland experiment: Patterns, mechanisms, and open questions. *Basic Appl. Ecol.* 23, 1–73.
- Werner, P.A., Caswell, H., 1977. Population Growth Rates and Age Versus Stage-Distribution Models for Teasel (*Dipsacus Sylvestris* Huds.). *Ecology* 58, 1103–1111.
- Westoby, M., 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *J. Range Manag.* 42, 266–274.
- Whelan, R.J., 1995. *The ecology of fire*. Cambridge University Press, Cambridge.
- White, P.S., 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45, 229–299.
- White, R.P., Murray, S., Rohweder, M., 2000. Pilot analysis of global ecosystems: grassland ecosystems technical report. World Resources Institute, Washington, DC.
- Wright, H.A., Bailey, A.W., 1982. *Fire ecology*. John Wiley and Sons, New York.
- Yates, C.J., Ladd, P.G., 2010. Using population viability analysis to predict the effect of fire on the extinction risk of an endangered shrub *Verticordia fimbrialepis* subsp. *fimbrialepis* in a fragmented landscape. *Plant Ecol.* 211, 305–319.
- Zask, J., 2018. Pourquoi il faut avoir peur des megafires. AOC media - Anal. Opin. Crit. <https://aoc.media/analyse>.

Apéndice 1

En este apéndice se encuentran las estimaciones de los parámetros de las funciones y de las distribuciones que no fueron incluidos en el texto de los capítulos, así como tablas de cálculos que por su extensión consideramos más apropiado incluirlas acá. Se las muestra separadas por cada modelo.

Las estimaciones de parámetros de distribuciones y funciones definidas para cada modelo se calcularon mediante la función *mle2* (Maximum-Likelihood Estimation) del paquete *bbmle* de R (Bolker, 2017), que permite estimar parámetros de cualquier modelo usando técnicas de máxima verosimilitud. Se evaluaron diferentes modelos y se eligió el más adecuado utilizando el criterio de información de Akaike (AIC) que permite seleccionar el mejor modelo dentro de un conjunto de modelos obtenidos a partir del mismo conjunto de datos. El resumen del método muestra los parámetros estimados, los errores estándar aproximados y un test para la diferencia con cero de los parámetros basado en este error estándar y en el supuesto de que la distribución de la muestra de los parámetros estimados es normal (Collier, 2013). Elegido el modelo que presupone que más probablemente caracteriza el conjunto de datos, de parámetros desconocidos, *mle2* procede a maximizar la función de verosimilitud (ver por ejemplo Bolker, 2017). Presentamos sólo el modelo elegido en cada caso.

Para ajustar algunas distribuciones univariadas de diferentes tipos de datos utilizamos el paquete *fitdistrplus* que permite diferentes métodos de estimación (*maximum likelihood*, *moment matching*, *maximum goodness-of-fit estimation*, etc.). Luego de observar la distribución empírica (si no se sabe cuál debería seguir teóricamente) y se puede analizar el gráfico que se obtiene mediante a función *descdist* que calcula los parámetros descriptivos de diferentes distribuciones y proporciona un gráfico de asimetría y kurtosis. Además, la función *gofstat* ofrece estadísticos de bondad de ajuste para la distribución elegida (Kolmogorov-Smirnov, Cramer-von Mises statistic y Anderson-Darling) (Delignette-Muller y Dutang, 2015) En base a toda esta

información se eligió la distribución más adecuada para los datos. En cada caso informamos los parámetros de la distribución elegida.

Fabiana imbricata

Estimación de los parámetros de la distribución Beta para los tamaños proporcionales de área quemada basada en datos (ver Cap 2.). La estimación de parámetros se realizó con la función *fitdistr* del paquete MASS de R (Venables y Ripley, 2002)

$$SQ \sim \text{Beta}(a, b)$$

Estimación de parámetros:

Parámetro	Valor estimado	Error
<i>a</i>	1.108057	0.00464
<i>b</i>	22.73704	2.94065

Tabla 1. Valores estimados de $\log \lambda_S$ e intervalos de confianza (95%) para 100 réplicas de la estimación para cada escenario ambiental definido por una frecuencia de fuego, y según los tamaños de los incendios (chicos, medianos, grandes y muy grandes). Todos los valores de $\log \lambda_S$ mostraron diferencias significativas entre intervalos de retorno de fuego (K-W, $p < 0,05$) excepto los indicados en *itálicas*. Los números marcados en *negrita* indican los valores más altos de los estimadores de $\log \lambda_S$. los valores de $\log \lambda_S$ mostraron diferencias significativas con cero (K-W, $p < 0,05$)

IR	Incendios chicos					Incendios medianos				
	$\overline{\log \lambda_S}$	Intervalo de confianza				$\overline{\log \lambda_S}$	Intervalo de confianza			
		De la media	Del estimador				De la media	Del estimador		
Anual	0,2792	0,2791	0,2795	0,2624	0,2962	0,2470	0,2463	0,2478	0,213	0,2809
2	0,1369	0,1366	0,1371	0,1231	0,1507	0,1973	0,1964	0,1981	0,1464	0,2482
3	0,1161	0,1158	0,1162	0,1031	0,1290	0,1821	0,1814	0,1827	0,1314	0,2327
4	0,0830	0,0827	0,0832	0,0716	0,0944	0,1512	0,1520	0,1519	0,1030	0,1993
5	0,0713	0,0711	0,0715	0,0606	0,0820	0,1366	0,1358	0,1373	0,0903	0,1829
6	0,0620	0,0618	0,0622	0,0519	0,0721	0,1249	0,1242	0,1256	0,0804	0,1695
7	0,0538	0,0536	0,0540	0,0444	0,0633	0,1137	0,1131	0,1144	0,0712	0,1563
8	0,0472	0,0470	0,0474	0,0381	0,0563	0,1039	0,1033	0,1046	0,0630	0,1448
9	0,0398	0,0396	0,0401	0,0314	0,0483	0,0922	0,0915	0,0929	0,0536	0,1308
10	0,0347	0,0345	0,0350	0,0267	0,0428	0,0838	0,0832	0,0844	0,0468	0,1208
20	0,0163	0,0161	0,0164	0,0101	0,0225	0,0490	0,0484	0,0496	0,0197	0,0782
30	0,0086	0,0086	0,0088	0,0034	0,0139	0,0326	0,0321	0,0331	0,0077	0,0575
40	0,0038	0,0038	0,0039	-0,0007	0,0083	0,0223	0,0219	0,0227	0,0006	0,0440
50	0,0018	0,0017	0,0019	-0,0024	0,0060	0,0180	0,0176	0,0184	-0,0021	0,0381
75	-0,0024	-0,0025	-0,0023	-0,0057	0,0009	0,0086	0,0082	0,0089	-0,0077	0,0249
80	-0,0037	-0,0038	-0,0033	-0,0068	-0,0007	0,0051	0,0047	0,0054	-0,0097	0,0198
90	-0,0043	-0,0044	-0,0042	-0,0072	-0,0014	0,0040	0,0037	0,0043	-0,0102	0,0182
100	-0,0047	-0,0048	-0,0046	-0,0075	-0,0018	0,0031	0,0028	0,0034	-0,0106	0,0167
130	-0,0055	-0,0056	-0,0054	-0,0080	-0,0029	0,0009	0,0007	0,0011	-0,0117	0,0134
150	-0,0061	-0,0062	-0,0060	-0,0085	-0,0037	-0,0005	-0,0008	-0,0003	-0,0122	0,0111

Tabla 1 (cont.)

IR	Incendios grandes					Incendios muy grandes				
	$\overline{\log \lambda_s}$	Intervalo de confianza			$\overline{\log \lambda_s}$	Intervalo de confianza				
		De la media	Del estimador			De la media	Del estimador			
Anual	0,0246	0,0239	0,0254	-0,0010	0,0594	-0,3555	-0,3563	-0,3546	-0,3908	-0,3201
2	0,1213	0,1205	0,1221	0,0662	0,1764	-0,0254	-0,0266	-0,0243	-0,0832	0,0322
3	0,1255	0,1247	0,1264	0,0704	0,1806	0,0079	0,0069	0,0089	-0,0499	0,0657
4	0,1208	0,1200	0,1217	0,0682	0,1735	0,0495	0,0485	0,0504	-0,0058	0,1047
5	0,1158	0,1150	0,1165	0,0652	0,1664	0,0577	0,0568	0,0588	0,0043	0,1112
6	0,1082	0,1074	0,1090	0,0594	0,1570	0,0623	0,0615	0,0632	0,0109	0,1138
7	0,1019	0,1011	0,1027	0,0551	0,1487	0,0644	0,0634	0,0653	0,0149	0,1138
8	0,0952	0,0944	0,0960	0,0502	0,1402	0,0639	0,0630	0,0648	0,0162	0,1116
9	0,0864	0,0857	0,0872	0,0439	0,1291	0,0622	0,0614	0,0630	0,0170	0,1075
10	0,0801	0,0794	0,0807	0,0392	0,1210	0,0591	0,0583	0,0600	0,0158	0,1025
20	0,0492	0,0485	0,0499	0,0168	0,0816	0,0418	0,04100	0,0426	0,0071	0,0765
30	0,0350	0,0344	0,0355	0,0071	0,0628	0,0301	0,0294	0,0308	0,0004	0,0598
40	0,0242	0,0237	0,0247	0,0001	0,0484	0,0216	0,0210	0,0221	-0,0043	0,0474
50	0,0194	0,0188	0,0199	-0,0030	0,0419	0,0178	0,0172	0,0183	-0,0061	0,0417
75	0,0100	0,0096	0,0104	-0,0082	0,0282	0,0089	0,0083	0,0094	-0,0106	0,0284
80	0,0061	0,0057	0,0065	-0,0104	0,0226	0,0057	0,0053	0,0061	-0,0119	0,0233
90	0,0047	0,0043	0,0051	-0,0110	0,0205	0,0042	0,0039	0,0047	-0,0126	0,0211
100	0,0036	0,0032	0,0040	-0,0115	0,0188	0,0035	0,0030	0,0039	-0,0129	0,0198
130	0,0018	0,0014	0,0021	-0,0121	0,0157	0,0018	0,0014	0,0022	-0,0133	0,0169
150	0,0004	0,0001	0,0007	-0,0126	0,0134	-0,0002	-0,0017	-0,0012	-0,0140	0,0136

Senecio bracteolatus

Cobertura bajo coirón

La cobertura de coirones se modeló como una función acotada del tipo:

$$CobC = a * (1 - \exp(-b * TUI))$$

Estimación de parámetros:

Parámetro	Valor estimado	Error	Z - valor	Pr(z) y sign.
a	30.788539	1.675363	18.3772	< 2.2 e-16 ***
b	0.334193	0.049516	6.7492	< 1.5 e-11 ***
v	14.983780	0.399970	37.4623	< 2.2 e-16 ***

Cobertura Total

La cobertura de total se modeló como una función de Michaelis- Menten:

$$CobT = \frac{a * TUI}{b + TUI}$$

Estimación de coeficientes:

Coeficiente	Valor estimado	Error	Z - valor	Pr(z) y sign.
a	26.91186	0.73707	36.5118	< 2.2 e-16 ***
b	1.86651	0.34144	5.4666	< 4.6 e-08 ***
v	18.41378	0.49142	37.4703	< 2.2 e-16 ***

Producción de semillas por adulto

En primer lugar, estimados el parámetro de una distribución Poisson para la cantidad de capítulos por planta en función de la altura:

$$Cap \sim Poisson (\lambda c = \lambda c)$$

donde el parámetro se calcula como:

$$\log \lambda c = a + b * altura$$

Estimación de coeficientes:

Coeficiente	Valor estimado	Error	Z - valor	Pr(z) y sign.
a	1.2048	2.7685e-01	4.3519	1.349e-05 ***
b	0.0884	6.0921e-03	1.4506e+01	< 2.2e-16 ***
v	3.4201	5.6269e-19	6.0782e+18	< 2.2e-16 ***

A continuación se estimó el parámetro ϕ de una distribución binomial para el número de semillas sanas por capítulo:

$$Ssanas \sim Binom (Theta = \phi),$$

Estimación de coeficientes:

Coeficiente	Valor estimado	Error estándar	Z - valor	Pr(z) y sign.
theta	1.2048	0.051204	-43.277	2.2e-16 ***

Probabilidad de emergencia de plántulas

Se estimó el parámetro k para la función siguiente, siendo ppP (precipitación acumulada de primavera) la variable independiente:

$$ProbG = 1 - \exp(k \cdot ppP)$$

La probabilidad de germinación PG tomó como una variable aleatoria binomial, con probabilidad $ProbG$.

$$PG \sim Normal(size = 10, prob = ProbG)$$

Estimación de coeficientes:

Coficiente	Valor estimado	Error estándar	Z - valor	Pr(z) y sign.
k	0.01548995	0.00062748	24.686	2.2e-16 ***

Probabilidad de rebrote

Debido a que en el estudio se quemaron 8 plantas por tratamiento, se construyó una distribución $Beta(a, b)$ que permita calcular aleatoriamente en cada iteración del modelo la probabilidad de rebrote en función de la intensidad del fuego (baja - alta) de modo que la media coincida con la proporción de plantas rebrotantes para cada tratamiento de temperatura obtenidos por Gonzalez et al. (2015). El valor del desvío fue establecido arbitrariamente.

Tratamiento	Parámetros de la distribución		Medidas centrales y de dispersión	
	a	b	media	desvío
Baja temperatura	95.8	55	0,635	0.0391
Alta temperatura	44.2	55	0,334	0.0408

Supervivencia de plántulas

La supervivencia de plántulas $P1$ y $P2$ de un año al siguiente se calculó estimándose el parámetro k de la función:

$$SupP1 = 1 - \exp(k * ppV)$$

donde ppV es la precipitación acumulada en verano.

Coficiente	Valor estimado	Error estándar	Z - valor	Pr(z) y significación
k	0,23554	0.049516	6.7492	1.487e-11 ***

Crecimiento poblacional bajo variabilidad ambiental

Una vez obtenidos los valores de λ_S se ajustó un modelo del tipo Michaelis-Menten (Bolker, 2008):

$$\lambda_S = \frac{a * Irf}{b + Irf}$$

Estimación de parámetros:

Parámetro	Valor estimado	Error estándar	z-valor	Pr(z) y significación
<i>a</i>	1.0849	7,1469e-05	15179.608	< 2.2e-16 ***
<i>b</i>	0,2311	3,6630e-04	630.766	< 2.2e-16 ***

Tasa de crecimiento poblacional

Tabla 2. Valores estimados de $\log \lambda_S$ e intervalos de confianza (95%) para 100 réplicas de la estimación para distintos intervalos de retorno de fuego (columnas 3 y 4) y para el estimador (columnas 5 y 6).

IR	$\overline{\ln \lambda_S}$	De la media	Intervalo de confianza		
			Del estimador		
1	-0,118761	-0,128224	-0,109298	-0,119357	-0,118165
2	-0,029092	-0,038357	-0,019827	-0,029578	-0,028606
3	0,003564 ns	-0,00535	0,012478	0,003159	0,003969
4	0,021508	0,012829	0,030187	0,021161	0,021855
5	0,032869	0,024352	0,041386	0,032506	0,033232
6	0,040724	0,032338	0,04911	0,040356	0,041092
7	0,046255	0,037946	0,054564	0,045855	0,046655
8	0,050327	0,042088	0,058566	0,049972	0,050682
9	0,054039	0,045845	0,062233	0,053712	0,054366
10	0,056757	0,04861	0,064904	0,056435	0,057079
12	0,061099	0,053023	0,069175	0,060765	0,061433
14	0,064293	0,056271	0,072315	0,06401	0,064576
16	0,066527	0,058542	0,074512	0,066229	0,066825
18	0,0684	0,060444	0,076356	0,068112	0,068688
20	0,069715	0,061774	0,077656	0,069457	0,069973
25	0,072497	0,064614	0,08038	0,072267	0,072727
30	0,074465	0,066615	0,082315	0,07425	0,07468
35	0,075761	0,067931	0,083591	0,075513	0,076009
40	0,077041	0,06923	0,084852	0,076806	0,077276
45	0,077663	0,069851	0,085475	0,077419	0,077907
50	0,078504	0,070713	0,086295	0,078276	0,078732
60	0,079293	0,071519	0,087067	0,079084	0,079502
70	0,080026	0,072263	0,087789	0,079795	0,080257
80	0,080515	0,072765	0,088265	0,08031	0,08072
90	0,08101	0,073268	0,088752	0,080814	0,081206
100	0,081274	0,07353	0,089018	0,08108	0,081468
120	0,08176	0,074027	0,089493	0,08157	0,08195
150	0,082135	0,074417	0,089853	0,081947	0,082323

Mulinum spinosum

Probabilidad de alcanzar el estado reproductivo

Para las plantas grandes, estimaron los parámetros a y b de una distribución Beta:

$$GrRep \sim Beta(a, b)$$

Estimación de parámetros (entre paréntesis el error estándar):

Parámetros de la distribución		Medidas centrales y de dispersión	
a	b	media	desvío
7,30182 (0.08627709)	5,14073 (0.03249387)	0.5868	0.1343

Número de plántulas por planta reproductiva

A partir del número de plántulas por parcela en estos dos años de muestreo se estimó el parámetro λ de una distribución Poisson, utilizando la función *fitdistr* del paquete MASS de R:

$$Pl \sim Poisson(\lambda)$$

Estimación de coeficientes:

Coficiente	Valor estimado	Error estándar
λ	11,8	1,086278

Transición de plantas chicas a medianas

Para esta transición estimamos los parámetros a y b de una distribución Beta que representa la probabilidad de que una planta chica permanezca en su categoría.

$$Beta(a, b)$$

Complementariamente, la transición de plantas chicas a medianas se calcula como

$$\alpha Ch \sim 1 - Beta(a, b)$$

Estimación de parámetros:

Parámetros de la distribución		Medidas centrales y de dispersión	
<i>a</i>	<i>b</i>	media	desvío
6,0634 (0.074309)	2,4061 (0.024127)	0.7159	0.1565

Transición de plantas medianas a grandes

Para esta transición estimamos los parámetros *a* y *b* de una distribución Beta que representa la probabilidad de que una planta mediana permanezca en su categoría.

$$Beta(a, b)$$

Complementariamente, la transición de plantas medianas a grandes se calcula como

$$\alpha M \sim 1 - Beta(a, b)$$

Estimación de parámetros:

Parámetros de la distribución		Medidas centrales y de dispersión	
<i>a</i>	<i>b</i>	media	desvío
6,3235 (0.081016)	3,1999 (0.011297)	0,61259	0,14478

Tabla 5. Valores estimados de $\log \lambda_S$ e intervalos de confianza (95%) para 100 réplicas de la estimación para distintos intervalos de retorno de fuego (columnas 3 y 4) y para el estimador (columnas 5 y 6).

Intervalo de retorno de fuego (años)	$\overline{\ln \lambda_S}$	Intervalo de confianza			
		De la media		Del estimador	
1	-0,0047	-0,0048	-0,0046	-0,0047	-0,0047
2	0,059	0,0587	0,0598	0,0591	0,0594
3	0,0253	0,0245	0,0260	0,0251	0,0254
4	0,0351	0,0343	0,0359	0,0350	0,0352
5	0,0407	0,0398	0,0415	0,0406	0,0408
6	0,0442	0,0434	0,0450	0,0441	0,0443
7	0,0466	0,0458	0,0473	0,0466	0,0467
8	0,0483	0,0476	0,0491	0,0482	0,0484
9	0,0497	0,0489	0,0504	0,0496	0,0498
10	0,0507	0,0499	0,0514	0,0506	0,0507
15	0,0538	0,0531	0,0545	0,0537	0,0539
20	0,0553	0,0546	0,0560	0,0552	0,0553
30	0,0567	0,0561	0,0574	0,0567	0,0568
40	0,0574	0,0568	0,0581	0,0574	0,0575
50	0,0578	0,0571	0,0585	0,0577	0,0578
60	0,0581	0,0575	0,0588	0,0581	0,0582
70	0,0584	0,0578	0,0590	0,0583	0,0584
80	0,0584	0,0578	0,0591	0,0584	0,0585
90	0,0586	0,0580	0,0593	0,0586	0,0587
100	0,0587	0,0580	0,0593	0,0586	0,0587
120	0,0588	0,0581	0,0594	0,0587	0,0588
150	0,0589	0,0583	0,0598	0,0589	0,0590

Factor de Mortalidad

La tabla siguiente muestra los valores y la fuente de utilizada para el cálculo de los factores de mortalidad utilizados en los distintos parámetros de los modelos para *S. bracteolatus* y *M. spinosum*, simbolizados en todos los casos como *Fm*. Estos factores representan la mortalidad de plantas por razones ajenas al fuego.

En el caso en que no se contaba con datos bibliográficos o experimentales, se estableció un valor estimado criteriosamente en base a los conocimientos que se poseen sobre las especies en estudio (marcado en la tabla como FCP).

Modelo	Uso	Valor	Fuente
<i>S. bracteolatus</i>	En el número de plantas por adulto que se establecen en claros	0,93	Franzese (2006)
	En la probabilidad de transición de plántulas P1 a plántulas P2 en claros	0,87	Franzese (2006) Datos propios
	En la probabilidad de transición de plántulas P1 a juveniles en claros	0,37	Franzese (2006) Datos propios
	En la probabilidad de transición de juveniles a adultos en claros	0,05	FCP
<i>M. spinosum</i>	En la estasis de plantas chicas	0,05	FCP
	En el número de plántulas por planta mediana	0,05	FCP
	En el número de plántulas por planta grande	0,05	Fernández et al. (1992) (López, 2011)
	En la estasis de plantas medianas	0,05	FCP
	En la estasis de plantas grandes	0,01	FCP
	En la probabilidad de que una planta rebrotante alcance el estado reproductivo cuando tiene tamaño mdiano	0,01	FCP
	En la probabilidad de que una planta rebrotante alcance el estado reproductivo cuando tiene tamaño grande	0,01	FCP
	En la estasis de plantas rebrotantes	0,01	Establecido arbitrariamente

Apéndice 2

En este apéndice se encuentran las evaluaciones de los supuestos de los modelos y la robustez de los parámetros de las funciones y de las distribuciones que no fueron incluidos en el texto de los capítulos, así como tablas de cálculos que por su extensión consideramos más apropiado incluirlas acá. Se las muestra separadas por cada modelo.

Análisis de convergencia

El dígrafo del ciclo de vida de *F. imbricata* es fuertemente conexo y posee un circuito con al menos un bucle que contiene todos los nodos (Fig. 1a). Análogamente ocurre con *S. bracteolatus* (Fig. 1b). El dígrafo del ciclo de vida para *M. spinosum* es conexo, y es fuertemente conexo sólo en los casos en los que ocurre un incendio y la transición M-R o Gr – R es positiva (Fig. 1c). Las siglas se describen en el capítulo 3, en los modelos correspondientes

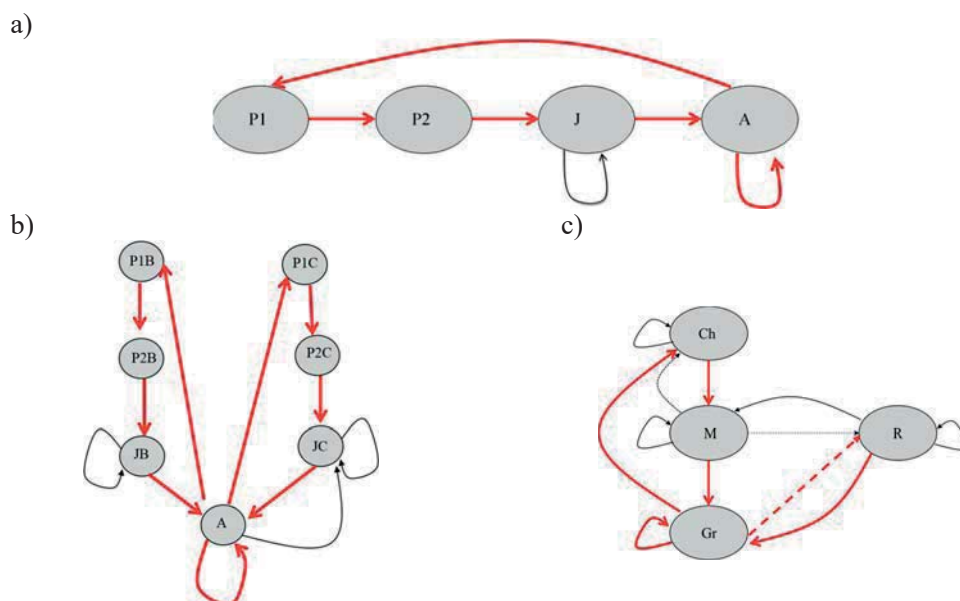


Figura 1. Digrafo del ciclo de vida de: a) *F. imbricata*. Las flechas gruesas muestran un circuito que contiene todos los nodos y un bucle (P1-P2-J-A-A-P1). b) *S. bracteolatus*. Las flechas gruesas muestran un posible circuito que contiene todos los nodos y un bucle (P1B-P2B-JB-A-A-P1C-P2C-JC-A-P1B). c) *M. spinosum*. Las flechas gruesas muestran un posible circuito que contiene todos los nodos y un bucle (Ch-M-G-R-Gr-Gr-Ch). El dígrafo es conexo, y sólo es fuertemente conexo si las transiciones Gr-R o M-R son distintas de cero, lo cual ocurre eventualmente, dependiendo de la frecuencia de fuego.

Para el caso de *F. imbricata*, además, las cuatro matrices de proyección son primitivas. Para todas las frecuencias de fuego y las cuatro distribuciones de superficie quemada, la matriz producto de las matrices de proyección en cada una de las 100 simulaciones para cada caso analizado (que combina frecuencia de fuego con tamaño de los incendios), fue siempre positiva.

Para *S. bracteolatus*, por otra parte, la matriz de proyección del dígrafo fue definida de modo que para todo t , los elementos no nulos de la matriz son estrictamente positivos (excepto el elemento que corresponde a la transición por rebrote de adultos a juveniles en claros, pero aún si este elemento fuera siempre cero, el dígrafo es fuertemente conexo). Tomado un valor fijo (como ejemplo) para cada elemento de la matriz, puede mostrarse que la matriz es primitiva (y por tanto irreducible), elevando la matriz a una potencia adecuada ($A \in r_{n \times n}$ es primitiva si y sólo si $A^{n^2-2n+2} > 0$, ver de Torres Curth y Koennecke (2017), pág. 86). Además, las matrices producto de las matrices de proyección en cada una de las 100 simulaciones para cada caso analizado (frecuencias de fuego) fueron positivas en todos los casos. Para *M. spinosum*, los análisis numéricos mostraron que las matrices producto de las matrices de proyección en cada una de las 100 simulaciones para cada caso analizado (frecuencias de fuego) fueron positivas para todas las frecuencias de fuego excepto para el caso de exclusión de fuego.

El hecho de que exista una potencia p al que la matriz de proyección A verifique que $A^p > 0$ indica que existe (al menos) un camino de longitud p que permite llegar de cualquier nodo a cualquier nodo. Es decir, en términos de la dinámica poblacional, esto indica que directa o indirectamente, toda categoría contribuye a toda otra categoría. Lo mismo para el producto de p matrices de proyección. Aunque el dígrafo del ciclo de vida no sea fuertemente conexo, el hecho de que para todas las frecuencias de fuego (excepto la exclusión) las simulaciones produzcan un matriz producto positiva, indica que esto ocurre, aunque sea mediado por varias matrices.

En el caso de la exclusión de fuego, la dinámica de la población de *M. spinosum* estará gobernada por el sub-ciclo de vida que excluye la categoría de plantas rebrotantes, lo cual es lógico, debido a que esta categoría reúne plantas que rebrotan

postfuego. En el caso determinístico, si la matriz de proyección $M \in R_{n \times n}$ puede ser particionada de esta manera:

$$M = \begin{bmatrix} P & 0 \\ A & B \end{bmatrix}$$

donde $P \in R_{m \times m}$ ($m < n$) es una matriz primitiva, $0 \in R_{m \times (n-m)}$ es una matriz de ceros, $A \in R_{(n-m) \times m}$ tiene todos sus elementos nulos excepto el correspondiente a la esquina superior derecha y $B \in R_{(n-m) \times (n-m)}$ es no nula, la dinámica de la población estará regida por la matriz P (ver de Torres Curth y Montoro (2001), pág. 106). En este caso la matriz se dice reducible. El Teorema de Perron-Frobenius, señala que si en este caso, la dinámica de la fracción de la población representada por P (categorías 1 a m) es independiente del resto de las categorías de la población. Como P es irreducible, puede analizarse esta fracción de la población a partir de su matriz de proyección P . Si λ_0 autovalor dominante de M y μ_0 autovector correspondiente a ese autovalor, Gantmacher (1959) (Teorema 6, Cap.13) muestra que λ_0 es estrictamente positivo si y sólo si es también autovalor de la submatriz P , pero no de B . En este caso, la dinámica de la población representada por P es la misma que el de la población representada por M , y la eventual estructura estable, tiene individuos en todas las clases. Todos los análisis numéricos indican convergencia.

Análisis de robustez

La estimación de parámetros siempre tiene cierto grado de incertidumbre, particularmente cuando las condiciones experimentales no son constantes entre las diferentes fuentes a partir de las cuales se parametriza el modelo. Se hace necesario entonces verificar la sensibilidad de los resultados a la incertidumbre de los parámetros. Claessen et al. (2005) propone un análisis de la variabilidad de las elasticidades de los elementos de la matriz de proyección sobre los que se tiene mayor incertidumbre, como medida de robustez. Como describimos en la metodología, se realizaron simulaciones de los modelos y se analizó la variabilidad de las elasticidades de cada parámetro perturbado.

Para *F. imbricata*, se perturbaron en forma separada:

- el elemento a_{21} de la matriz que de proyección que corresponde al estado ambiental verano sin fuego y primavera posterior húmeda (*VsF-PH*), que representa la transición de plántulas *P1* a plántulas *P2*,
- el elemento a_{14} de la matriz que de proyección que corresponde al estado ambiental verano con fuego y primavera posterior húmeda (*VF-PH*), que representa el reclutamiento postfuego,
- el mismo elemento para el estado ambiental verano sin fuego y primavera posterior húmeda (*VsF-PH*).

La Tabla 1 muestra el valor medio de la elasticidad por parámetro y el desvío estándar para las 1000 simulaciones, para todos los intervalos de retorno de fuego (IR) lo cual se realizó sólo para una de las distribuciones de tamaños de incendios.

Tabla 1. Media y desvío estándar de las elasticidades de los elementos seleccionados de la matriz de proyección de *F. imbricata* calculadas para 1000 repeticiones y cada intervalo de retorno de fuego (IR)

IR	e_{21}		e_{14}			
	VF-PH		VF-PH		VsF-PH	
	Media	DS	Media	DS	Media	DS
1	0,0670	0,0025	0,0674	0,0027	0,0674	0,0035
2	0,0467	0,0027	0,0469	0,0027	0,0468	0,0034
3	0,0404	0,0027	0,0406	0,0028	0,0405	0,0033
4	0,0342	0,0026	0,0343	0,0028	0,0343	0,0032
5	0,0307	0,0026	0,0308	0,0027	0,0308	0,0031
6	0,0278	0,0026	0,0280	0,0027	0,0280	0,0028
7	0,0252	0,0026	0,0253	0,0026	0,0250	0,0028
8	0,0230	0,0024	0,0231	0,0026	0,0232	0,0027
9	0,0204	0,0024	0,0205	0,0025	0,0205	0,0026
10	0,0187	0,0023	0,0187	0,0024	0,0184	0,0025
20	0,0114	0,0020	0,0115	0,0020	0,0114	0,0021
30	0,0084	0,0017	0,0083	0,0017	0,0084	0,0018
40	0,0064	0,0016	0,0063	0,0016	0,0064	0,0016
50	0,0054	0,0015	0,0055	0,0014	0,0054	0,0015
60	0,0046	0,0014	0,0045	0,0013	0,0045	0,0013
75	0,0037	0,0013	0,0036	0,0012	0,0036	0,0012
80	0,0030	0,0011	0,0031	0,0011	0,0031	0,0011
90	0,0028	0,0010	0,0027	0,0010	0,0028	0,0010
100	0,0027	0,0010	0,0026	0,0010	0,0026	0,0010
120	0,0023	0,0009	0,0023	0,0009	0,0023	0,0009
150	0,0020	0,0008	0,0019	0,0009	0,0020	0,0009

Para *S. bracteolatus* y *M. spinosum*, dado que los parámetros son tomados de distribuciones, basta con analizar la variabilidad de la elasticidad de cada elemento de la matriz para estudiar la robustez del modelo. Las Tablas 2 y 3, muestran los valores medios y los desvíos estándar para los cálculos de las elasticidades sobre 1000 repeticiones de cada simulación (con 10000 iteraciones cada una) para todas las frecuencias de fuego. Para *S. bracteolatus* la variabilidad de las elasticidades osciló entre el 0,2% y el 64,8% de los valores medios, aunque en este último caso corresponde a una elasticidad de $7,6 \times 10^{-5}$, vale decir, el rango de variación fue entre 0,000027 y 0,00013. Para *M. spinosum*, la variabilidad de las elasticidades osciló entre el 0,09% y el 17,97% de los valores medios, aunque en este último caso corresponde a una elasticidad de 0,00013, vale decir, el rango de variación fue entre 0,000471 y 0,00108. Estos resultados muestran que, a pesar de la variabilidad introducida en los parámetros, las estimaciones son robustas.

IR		e_{17}	e_{21}	e_{32}	e_{33}	e_{47}	e_{54}	e_{63}	e_{65}	e_{66}	e_{67}	e_{73}	e_{76}	e_{77}
1	Media	0,161	0,160	0,160	0,123	0,000	0,000	0,029	0,000	0,025	0,010	0,131	0,040	0,159
	DS	0,001	0,001	0,001	0,003	0,000	0,000	0,001	0,000	0,002	0,000	0,002	0,001	0,002
2	Media	0,171	0,170	0,170	0,089	0,000	0,000	0,015	0,000	0,009	0,006	0,155	0,021	0,194
	DS	0,001	0,001	0,001	0,002	0,000	0,000	0,001	0,000	0,001	0,000	0,002	0,001	0,002
3	Media	0,174	0,173	0,173	0,079	0,000	0,000	0,010	0,000	0,005	0,004	0,163	0,014	0,206
	DS	0,001	0,001	0,001	0,002	0,000	0,000	0,001	0,000	0,001	0,000	0,001	0,001	0,002
4	Media	0,175	0,174	0,174	0,073	0,000	0,000	0,008	0,000	0,004	0,003	0,167	0,011	0,211
	DS	0,001	0,001	0,001	0,002	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001	0,002
5	Media	0,176	0,175	0,175	0,070	0,000	0,000	0,006	0,000	0,003	0,002	0,169	0,009	0,214
	DS	0,001	0,001	0,001	0,001	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001	0,002
6	Media	0,177	0,176	0,176	0,068	0,000	0,000	0,005	0,000	0,002	0,002	0,171	0,007	0,216
	DS	0,001	0,001	0,001	0,001	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001	0,002
7	Media	0,177	0,176	0,176	0,066	0,000	0,000	0,004	0,000	0,002	0,002	0,172	0,006	0,218
	DS	0,001	0,001	0,001	0,001	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001	0,002
8	Media	0,177	0,177	0,177	0,065	0,000	0,000	0,004	0,000	0,002	0,001	0,173	0,005	0,219
	DS	0,001	0,001	0,001	0,001	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001	0,002
9	Media	0,178	0,177	0,177	0,064	0,000	0,000	0,003	0,000	0,001	0,001	0,174	0,005	0,219
	DS	0,001	0,001	0,001	0,001	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001	0,001
10	Media	0,178	0,177	0,177	0,064	0,000	0,000	0,003	0,000	0,001	0,001	0,174	0,004	0,220
	DS	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001	0,001
15	Media	0,179	0,178	0,178	0,062	0,000	0,000	0,002	0,000	0,001	0,001	0,176	0,003	0,221
	DS	0,001	0,001	0,001	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001	0,001
20	Media	0,179	0,178	0,178	0,061	0,000	0,000	0,002	0,000	0,001	0,001	0,177	0,002	0,222
	DS	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,001

IR		e_{17}	e_{21}	e_{32}	e_{33}	e_{47}	e_{54}	e_{63}	e_{65}	e_{66}	e_{67}	e_{73}	e_{76}	e_{77}
25	Media	0,179	0,179	0,178	0,060	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,177	0,002	0,222
	DS	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,001
30	Media	0,179	0,179	0,179	0,059	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,178	0,002	0,223
	DS	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,001
35	Media	0,180	0,179	0,179	0,059	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,178	0,001	0,223
	DS	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,001
40	Media	0,180	0,179	0,179	0,059	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,178	0,001	0,223
	DS	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,001
45	Media	0,179	0,179	0,179	0,059	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,178	0,001	0,224
	DS	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,001
50	Media	0,180	0,179	0,179	0,059	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,178	0,001	0,223
	DS	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,001
60	Media	0,180	0,179	0,179	0,058	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,179	0,001	0,223
	DS	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,001
70	Media	0,180	0,179	0,179	0,058	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,179	0,001	0,224
	DS	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001
80	Media	0,180	0,179	0,179	0,058	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,179	0,001	0,223
	DS	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001
90	Media	0,180	0,179	0,179	0,058	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,179	0,001	0,223
	DS	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,001
100	Media	0,180	0,179	0,179	0,058	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,179	0,001	0,223
	DS	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001
120	Media	0,180	0,179	0,179	0,058	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,179	0,001	0,224
	DS	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001
150	Media	0,180	0,179	0,179	0,058	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,179	0,000	0,224
	DS	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001

Tabla 2. Media y desvío estándar (DS) de las elasticidades de los elementos no nulos de la matriz de proyección de *S. bracteolatus* calculadas para 1000 repeticiones y cada intervalo de retorno de fuego (IR)

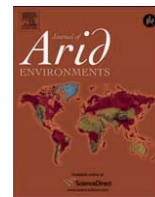
IR		e_{11}	e_{12}	e_{13}	e_{21}	e_{22}	e_{24}	e_{32}	e_{33}	e_{34}	e_{42}	e_{43}	e_{44}
1	Media	0,00076	0,00001	0,00062	0,00068	0,00192	0,00105	0,00127	0,01143	0,00130	0,00056	0,00208	0,97832
	DS	0,00006	0,00000	0,00004	0,00005	0,00009	0,00001	0,00006	0,00060	0,00001	0,00001	0,00003	0,00091
2	Media	0,02260	0,00018	0,01644	0,01663	0,02304	0,00162	0,01560	0,25545	0,01802	0,00250	0,01720	0,61072
	DS	0,00095	0,00001	0,00069	0,00070	0,00088	0,00002	0,00062	0,01021	0,00070	0,00009	0,00062	0,01513
3	Media	0,04392	0,00035	0,03077	0,03112	0,04259	0,00144	0,02897	0,46315	0,02366	0,00326	0,02185	0,30892
	DS	0,00084	0,00001	0,00050	0,00051	0,00073	0,00002	0,00049	0,00670	0,00041	0,00005	0,00038	0,00957
4	Media	0,05351	0,00043	0,03669	0,03711	0,05112	0,00121	0,03484	0,54376	0,02195	0,00307	0,02008	0,19623
	DS	0,00069	0,00001	0,00039	0,00039	0,00064	0,00002	0,00040	0,00481	0,00040	0,00006	0,00038	0,00669
5	Media	0,05892	0,00047	0,03984	0,04031	0,05587	0,00102	0,03813	0,58375	0,01933	0,00275	0,01760	0,14200
	DS	0,00059	0,00001	0,00031	0,00031	0,00050	0,00002	0,00032	0,00369	0,00039	0,00006	0,00037	0,00488
6	Media	0,06234	0,00050	0,04179	0,04229	0,05887	0,00088	0,04023	0,60776	0,01706	0,00245	0,01549	0,11033
	DS	0,00055	0,00001	0,00029	0,00029	0,00049	0,00002	0,00031	0,00300	0,00045	0,00006	0,00041	0,00387
7	Media	0,06472	0,00052	0,04310	0,04362	0,06091	0,00078	0,04169	0,62290	0,01523	0,00221	0,01379	0,09053
	DS	0,00060	0,00000	0,00030	0,00031	0,00047	0,00003	0,00033	0,00298	0,00050	0,00007	0,00046	0,00375
8	Media	0,06661	0,00054	0,04404	0,04458	0,06246	0,00069	0,04276	0,63429	0,01358	0,00198	0,01227	0,07621
	DS	0,00046	0,00001	0,00026	0,00027	0,00052	0,00002	0,00029	0,00248	0,00044	0,00007	0,00040	0,00313
9	Media	0,06797	0,00055	0,04479	0,04534	0,06361	0,00062	0,04362	0,64250	0,01231	0,00180	0,01111	0,06578
	DS	0,00053	0,00000	0,00023	0,00024	0,00050	0,00002	0,00027	0,00252	0,00047	0,00007	0,00042	0,00302
10	Media	0,06905	0,00056	0,04530	0,04586	0,06452	0,00056	0,04422	0,64842	0,01132	0,00166	0,01020	0,05834
	DS	0,00049	0,00001	0,00026	0,00027	0,00051	0,00002	0,00029	0,00228	0,00042	0,00006	0,00038	0,00290
15	Media	0,07236	0,00059	0,04697	0,04756	0,06732	0,00039	0,04620	0,66633	0,00783	0,00117	0,00703	0,03626
	DS	0,00045	0,00000	0,00022	0,00023	0,00045	0,00002	0,00025	0,00189	0,00040	0,00006	0,00036	0,00219
20	Media	0,07396	0,00060	0,04774	0,04834	0,06863	0,00030	0,04714	0,67450	0,00604	0,00091	0,00541	0,02642
	DS	0,00045	0,00000	0,00020	0,00020	0,00041	0,00002	0,00022	0,00129	0,00032	0,00005	0,00029	0,00147
25	Media	0,07496	0,00061	0,04822	0,04883	0,06945	0,00024	0,04774	0,67942	0,00485	0,00073	0,00434	0,02061
	DS	0,00043	0,00000	0,00021	0,00021	0,00042	0,00002	0,00023	0,00163	0,00036	0,00006	0,00033	0,00171
30	Media	0,07566	0,00062	0,04859	0,04921	0,07002	0,00019	0,04819	0,68268	0,00400	0,00060	0,00357	0,01665
	DS	0,00038	0,00000	0,00017	0,00017	0,00046	0,00001	0,00019	0,00119	0,00029	0,00005	0,00026	0,00130
35	Media	0,07604	0,00062	0,04877	0,04939	0,07039	0,00017	0,04843	0,68479	0,00349	0,00052	0,00311	0,01426
	DS	0,00042	0,00000	0,00018	0,00019	0,00035	0,00001	0,00020	0,00123	0,00030	0,00005	0,00027	0,00126
40	Media	0,07640	0,00063	0,04892	0,04954	0,07068	0,00015	0,04861	0,68634	0,00307	0,00046	0,00274	0,01246
	DS	0,00042	0,00000	0,00016	0,00016	0,00038	0,00001	0,00017	0,00109	0,00025	0,00004	0,00022	0,00112
45	Media	0,07661	0,00063	0,04904	0,04967	0,07092	0,00013	0,04877	0,68770	0,00273	0,00041	0,00242	0,01097
	DS	0,00042	0,00000	0,00015	0,00015	0,00042	0,00001	0,00017	0,00120	0,00029	0,00004	0,00026	0,00121
50	Media	0,07688	0,00063	0,04915	0,04978	0,07109	0,00012	0,04890	0,68852	0,00248	0,00037	0,00220	0,00987
	DS	0,00037	0,00000	0,00018	0,00018	0,00037	0,00001	0,00019	0,00099	0,00024	0,00004	0,00021	0,00099
60	Media	0,07724	0,00064	0,04929	0,04992	0,07137	0,00010	0,04908	0,69000	0,00207	0,00031	0,00183	0,00815
	DS	0,00039	0,00000	0,00017	0,00017	0,00037	0,00001	0,00018	0,00094	0,00021	0,00003	0,00019	0,00089
70	Media	0,07738	0,00064	0,04940	0,05004	0,07161	0,00008	0,04923	0,69116	0,00176	0,00026	0,00155	0,00688
	DS	0,00039	0,00000	0,00017	0,00017	0,00043	0,00001	0,00018	0,00091	0,00020	0,00003	0,00018	0,00082
80	Media	0,07761	0,00064	0,04946	0,05010	0,07169	0,00007	0,04931	0,69192	0,00155	0,00023	0,00137	0,00604
	DS	0,00032	0,00000	0,00018	0,00018	0,00038	0,00001	0,00019	0,00087	0,00018	0,00003	0,00016	0,00073
90	Media	0,07775	0,00064	0,04953	0,05017	0,07180	0,00007	0,04940	0,69246	0,00139	0,00021	0,00122	0,00537
	DS	0,00036	0,00000	0,00015	0,00016	0,00044	0,00001	0,00017	0,00082	0,00018	0,00003	0,00016	0,00073
100	Media	0,07779	0,00064	0,04959	0,05023	0,07188	0,00006	0,04947	0,69295	0,00125	0,00019	0,00110	0,00484
	DS	0,00033	0,00000	0,00015	0,00016	0,00038	0,00001	0,00016	0,00082	0,00015	0,00003	0,00014	0,00060
120	Media	0,07800	0,00064	0,04968	0,05032	0,07200	0,00005	0,04958	0,69358	0,00105	0,00016	0,00092	0,00403
	DS	0,00041	0,00000	0,00016	0,00016	0,00043	0,00001	0,00016	0,00086	0,00018	0,00003	0,00016	0,00070
150	Media	0,07819	0,00065	0,04976	0,05040	0,07222	0,00004	0,04968	0,69409	0,00085	0,00013	0,00074	0,00326
	DS	0,00037	0,00000	0,00014	0,00015	0,00037	0,00001	0,00015	0,00084	0,00014	0,00002	0,00013	0,00056

Tabla 3. Media y desvío estándar de las elasticidades de los elementos no nulos de la matriz de proyección para *M. spinosum* calculadas para 1000 repeticiones y cada intervalo de retorno de fuego (IR)



Contents lists available at SciVerse ScienceDirect

Journal of Arid Environments

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jaridenv

Are *Fabiana imbricata* shrublands advancing over northwestern Patagonian grasslands? A population dynamics study involving fire and precipitation

M.I. de Torres Curth*, L. Ghermandi, C. Biscayart

Laboratorio Ecotono – Departamento de Matemática, INIBIOMA – Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, 8400 San Carlos de Bariloche, Rio Negro, Argentina

ARTICLE INFO

Article history:

Received 18 December 2009
Received in revised form
25 November 2011
Accepted 14 March 2012
Available online xxx

Keywords:

Elasticities
Patagonian steppe
Shrub encroachment
Stochastic models

ABSTRACT

Shrub encroachment is the advance of woody plants over grasslands. For some shrub species this process is favoured by fire and high precipitation. In northwestern Patagonia spring precipitation is related with the El Niño Southern Oscillation (ENSO). Over the past years, ENSO has shown an increase in both amplitude and frequency. Our study focuses on the population dynamics of the shrub *Fabiana imbricata* Ruiz & Pav. (Solanaceae) using stochastic models which involve different fire frequencies and variations in spring precipitation. Our results indicate that *F. imbricata*'s population grows at a wide range of fire frequencies, reaching its maximum every 6–10 years. The elasticity analysis show that, as fire frequency diminishes, population growth rate depends almost exclusively on adult survival, recruitment events are rare and the presence of seedlings or juveniles is seldom observed. In this case, the landscape would be formed by mature *F. imbricata* shrublands, and population persistence would depend on adult survival, seed production and their accumulation in the soil bank. However, in the case of very high fire frequencies, more recurrent recruitment pulses would be observed, with a landscape dominated by young shrublands composed of individuals of different ages and reproductive status.

© 2012 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Both fire and climate are key drivers of community composition, and can function independently, or synergistically. Fire represents a great environmental impact that causes strong changes in community structure, and plays a crucial role in ecosystem distribution, organization and evolution (Bond and van Wilgen, 1996). This disturbance, together with inter-annual climate variations, provokes changes in environmental characteristics. Due to human intervention, fire frequency can increase or diminish up to total suppression. On the other hand, climatic variations can be associated with the El Niño Southern Oscillation (ENSO) (Villalba and Veblen, 1998). During an El Niño episode rainfall can increase dramatically in certain regions of the world, up to four times more deposition than average, whereas in other regions severe droughts are registered. The following phase, known as La Niña, produces opposite climate patterns (Holmgren et al., 2001). In northwestern Patagonia, during El Niño, very rainy winters and springs are registered, while dry and warm summers are observed during La Niña (Daniels and Veblen, 2000; Veblen and Kitzberger, 2002). Abundant spring rainfall allows for great biomass accumulation,

which becomes available fuel for fires during dry and warm summers. In this region, in the last 100 years, the fire regime has been affected both by climatic variation and anthropogenic activity (Kitzberger et al., 2005; Veblen et al., 1999). These variations in the environment (natural or anthropogenic), form a set of possible scenarios in which plant communities can develop. Plants show variable responses to these variations which regulate their population dynamics. Many species are stimulated by fire, which increases their germination and seedling recruitment (Bond and van Wilgen, 1996; Franzese et al., 2009; Ghermandi et al., 2004, 2010; Pausas et al., 1999) to the point that, for some species, reproduction has a forced dependence on fire and they can be driven to extinction by fire suppression (Bond and van Wilgen, 1996).

In steppe environments attention has been drawn to shrub encroachment; over the last century it has increased in several parts of the world (Polley et al., 1996). Long-term climate changes associated with ENSO seem to promote the establishment of shrub seedlings and, consistently, their advance over grasslands (Drewa et al., 2001). Moreover, changes in fire frequency are one of the most often mentioned reasons for this phenomenon (Van Auken, 2000). Though some authors report a positive link between fire and shrub invasion (Ghermandi et al., 2010; Van Auken, 2000) others show opposite results (Guevara et al., 1999; Heisler et al.,

* Corresponding author. Tel.: +54 294 4428505.

E-mail address: mdetorrescurth@gmail.com (M.I. de Torres Curth).

2004; Roques et al., 2001). These contrasting results may be due to multiple factors such as species characteristics, fire frequency and intensity, as well as environmental conditions (Bond and van Wilgen, 1996). For example, in the southeast savannas of South Africa frequent fires prevent shrub encroachment and, when coupled with droughts, might reduce shrub density (Roques et al., 2001).

Several studies discuss the relationship between post-disturbance recruitment strategies and disturbance frequency. Heisler et al. (2004) found an increase in shrub abundance due to fire suppression in eastern USA mesic grasslands, and that the reestablishment of the fire regime might prevent the conversion of grasslands to shrublands. A general model suggests that plants that recruit post-fire only by seeds (non-resprouter shrubs and annual plants) would increase their populations at low and very high fire frequencies (Bellingham and Sparrow, 2000). Nevertheless, shrubs that recruit exclusively by seed can be abundant in the community if they reach reproductive maturity within two consecutive fires (Pausas, 2001). Though post-fire seedling density can be high (Ferrandis et al., 1999), in general, very few survive summer stress conditions (Seligman and Zalmen, 2000). For several shrub species that grow in grasslands, there is a critical fire frequency which allows their persistence (Stokes et al., 2004). If species in the community are capable of persisting only under a narrow range of fire frequencies, important changes in species composition should be expected in response to changes in fire frequency (Hoffman, 1999). In Argentina, in Monte Phytogeographic Province, it has been shown that fire contributes to the conversion of shrublands in communities with a more favourable balance for herbaceous species (Guevara et al., 1999).

Northwestern grasslands are economically important because they are used for cattle grazing. In this environment, spatial heterogeneity and fire regime create a vegetation mosaic formed by grasses and *Fabiana imbricata* Ruiz & Pav. (Solanaceae) shrublands (Ghermandi et al., 2004). Given that *F. imbricata* is unpalatable, environmental value as a production unit might diminish because of its advance. Several previous studies suggest that fire can promote shrub invasion in the Patagonian steppe (Franzese et al., 2009; Ghermandi et al., 2004, 2010; Gonzalez et al., 2010). In early post-fire succession, new encroachment foci of *F. imbricata* were observed (Ghermandi et al., 2004). Usually, in mature *F. imbricata* shrublands, seedling recruitment is extremely low. Nevertheless, in the spring following the extensive wildfire during January 1999 (which was an especially rainy month), a high germination rate was detected. These new shrub encroachment foci were monitored over nine years and no further recruitment was observed two years after the fire. This may support the hypothesis that *F. imbricata* needs fire cues to germinate (Gonzalez et al., 2010). Furthermore, these foci were found both in the proximity of unburned shrublands and away from them, the latter possibly favoured by the slope that led to seed dispersal by runoff. These findings suggest that *F. imbricata* successfully competes during early post-fire with resprouting tussock grasses, which constitute the grassland matrix (Ghermandi et al., 2010).

Global climate change models predict for northwestern Patagonia an increased frequency of very humid springs with abundant accumulation of biomass, followed by dry and warm summers. Together with possible variations in grassland management policies that might enhance or diminish the impact of fire on these environments, it is relevant to question in which way the different fire frequencies when combined with climatic variations would influence the advance or setback of this shrub population. The use of mathematical models offers the possibility of studying different hypothetical scenarios involving variations in climate and fire frequency, and then we may be able to suggest an answer.

In a previous study, (Ghermandi et al., 2010) *F. imbricata* population dynamics were studied by means of a megamatrix model that incorporated environmental variability and species response to several habitat conditions. The model assumes that the environment is divided in patches that change their condition over time and are affected in different ways by the aforementioned variations. As a result, their characteristics influence species' demography at the landscape scale. The dominant eigenvalue of the megamatrix is a measure of the species' performance in a patchy variable environment. For different scenarios, characterized by three fire frequencies and a fixed frequency of humid springs, results suggest that the *F. imbricata* population will grow no matter the circumstances (Ghermandi et al., 2010).

Matrix models are probably the most commonly used in structured population dynamics studies (Caswell, 2001). They have been widely used in threatened or invading species study, and in management plan design (Golubov et al., 1999; Menges et al., 2006; Satterthwaite et al., 2002). Moreover, they are relatively simple to construct and analyze. Matrix models are based on two kinds of discretization. On one hand, a population is subdivided into discrete categories, and on the other hand, its dynamics are described in terms of discrete-time, projecting the population condition from time t to a time $t + 1$. The latter has an advantage, due to the fact that field data necessarily comes from a discrete observation set and it can be fitted without having to solve the inverse problem of inferring unmeasured continuous-time parameters from discrete-time observations (Ellner and Rees, 2007). Population parameters can change by influencing several factors such as fire and precipitation (Pickett and White, 1985). Thus, the model can be formulated as $n(t + 1) = A(t) \bullet n(t)$, where $\{A(t), t = 1, 2, \dots\}$ is a stochastic sequence of non-negative matrices chosen from a finite set of projection matrices. These stochastic models have been largely used in demographic studies in temporally variable environments (see Fieberg and Ellner, 2001; or Nakaoka, 1996; for a review). Population projection using simulation provides a method to estimate the rate of population growth.

In the present work, we evaluate by means of stochastic matrix models the demographic dynamics of *F. imbricata*, and thenceforth the possible advance of these shrubs on the northwestern Patagonia steppe grasslands. Our analysis integrates the influence of fire and abundant spring rainfalls on demographic dynamics. To do so, we calculated the stochastic population growth rate λ_S (Caswell, 2001) for different fire frequencies going from one fire per year to total fire exclusion, incorporating the climatic variability associated with current El Niño frequency. In order to analyze which vital parameters have a major influence on the population growth rate we also carried out an elasticity analysis.

2. Materials and methods

2.1. Study area

The data used in the present study were collected at the San Ramon Ranch (41° 03' S; 71° 02' W) and Pichileufu Ranch (41° 10' S; 70° 41' W), 30 and 60 km east of San Carlos de Bariloche, respectively (Fig. 1). The climate is Mediterranean with an average annual rainfall of 580 mm (60% of which falls within May and August), and a moderate water deficit in summer (Anchorena and Cingolani, 2002). The vegetation is dominated by the tussock grasses *Pappostipa speciosa* (Trin & Rupr.) Romasch., *Festuca pallenscens* (St.-Yves) Parodi and *Poa* spp., shrubs including *Acaena splendens* Hook. & Arn., *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers. and *Senecio bracteolatus* Hook. & Arn. dispersed in the grassland, and *Discaria articulata* (Phil.) Miers and *F. imbricata* forming shrublands.

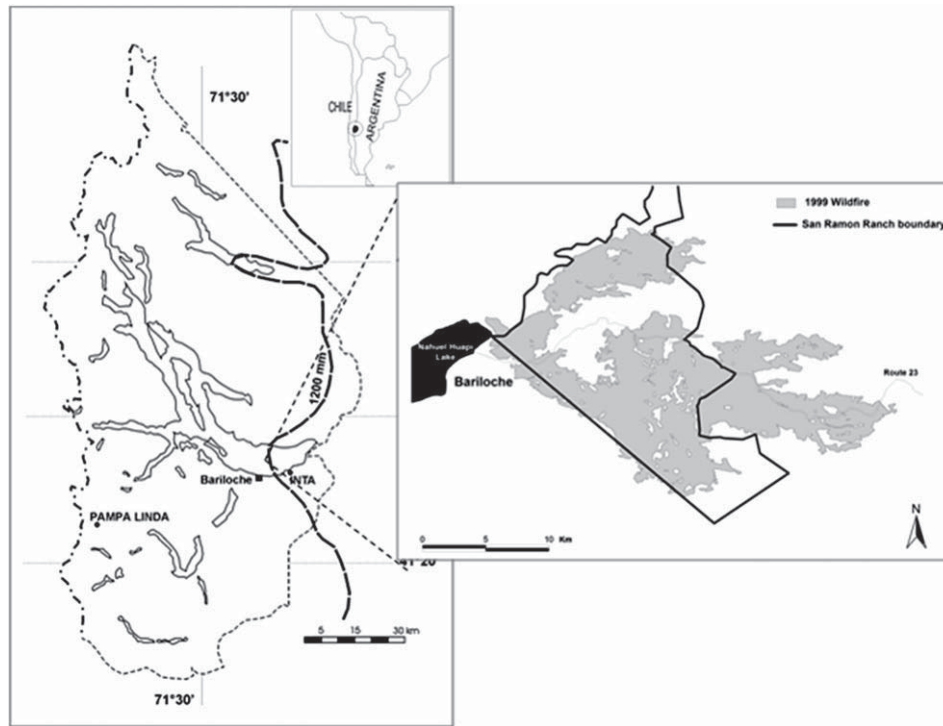


Fig. 1. Study area. The enlarged region shows the area of Estancia San Ramon. The grey area represents the area burned by fire in January 1999. Modified from Oddi et al. (2010).

2.2. *Fabiana imbricata*

F. imbricata is a non-resprouting long-lived woody shrub that reaches sexual maturity in approximately six years. The flowering period extends from September to January. Seed production was estimated at 200 000 seeds per adult (Ruete, 2006), forming persistent banks (Gonzalez and Ghermandi, 2008). Very long-lived individuals were found up to 140 years old (Oddi et al., 2010). This shrub has a broad distribution, extending from the south of Mendoza to Chubut in Argentina, and from Atacama up to Valdivia in Chile (Correa, 1999). In northwestern Patagonia, it inhabits the steppe, forming monospecific shrublands (Anchorena and Cingolani, 2002) and covering areas of variable extension (100 m² – few hectares).

2.3. Environmental dynamics

Environmental dynamics were modelled as a linear Markov process, described by an environmental state transition matrix, *C*. Each entry *c_{ij}* in *C* is the conditional probability for the environment to have the characteristics of the *j*-th state in time *t* + 1, given the characteristics of the state *i* in time *t*. The parameters used to calculate the entries in *C* are the probabilities of having fire in summer, and a wet spring following it. The four environmental states in each time period (one year) are: 1) fire and wet spring (Burned Wet, BW); 2) fire and normal spring (Burned Normal, BN); 3) no fire and wet spring (Unburned Wet, UW); 4) no fire and normal spring (Unburned Normal, UN).

We considered 23 different environmental scenarios, varying the fire frequencies from one fire per year up to total exclusion of fire (Annual, 3 times every 4 years, 2 times every 3 years, 1 time every 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 20, 30, 40, 50, 75, 80, 90, 100, 130 and 150 years, and Fire Exclusion). Fire frequencies were combined with wet spring probability occurrence according to El Niño Southern Oscillation records for the last 20 years (National Weather Service, 2008).

2.4. Population dynamics within each environmental state

Population dynamics of *F. imbricata* were analyzed using a Lefkovich stage-classified matrix model (Caswell, 2001), and a combination of age and reproductive status criteria. Adults were the reproductive plants. Pre-reproductive individuals were separated into three classes according to their vulnerability to environmental conditions: First year seedlings (*S1*), Second year seedlings (*S2*), Juveniles (*J*) (3–5 years), and Adults (*A*) (reproductive 6–100 year old plants). We did not consider a “Seed class” in the model because seeds do not represent a limiting condition for recruitment. We also assumed that no plants survive on average more than 100 years. The life cycle diagram shows the possible transitions among classes from one year to the next (Fig. 2).

For each environmental-specific state, population dynamics were described by a 4 × 4 time invariant projection matrix *L* where each entry, *l_{ij}*, represents the contribution of individuals in the *j*-th class at time *t* to the *i*-th class at time *t* + 1. For each set of environmental conditions, fertility rate (*κ*), growth (*α*) and stasis

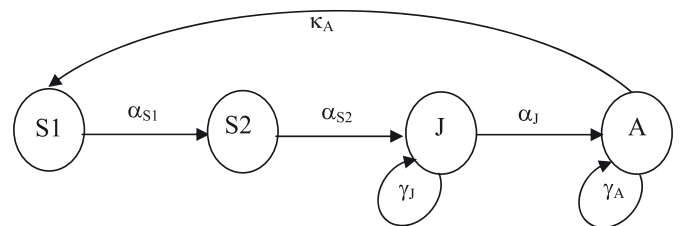


Fig. 2. Conceptual life cycle model for *F. imbricata*. Each circle represents a specific class, *P1*: seedlings of the present year, *P2*: seedlings of the second year, *J*: juveniles, *A*: Adults. Arrows represent the contributions from one class to the next from *t* to *t* + 1. *α_i*: transition probability from one class to the next, *γ_i*: stasis within the class and *κ_A*: reproduction (seedlings quantity produced per adult in time *t* which survive from *t* to *t* + 1) (from Ghermandi et al., 2010).

(γ) probabilities (Fig. 2) for each individual in every single category were calculated from field monitoring and greenhouse experiments (Ruete, 2006), and incorporated into the relevant matrix entries. Annual seedling emergence was estimated by the percentage of germination under greenhouse conditions using two different watering levels: high (wet spring) and low (normal spring) (Ruete, 2006). From these data we calculated the number of new seedlings per adult. Given that in environments with no fire, first year seedlings are seldom observed, we established very low fertility values only to guarantee projection matrix primitivity. For normal springs, annual transition probabilities from S1 to S2 and from S2 to J were calculated by post-fire monitoring (Ghermandi et al., 2010). In the case of wet springs these transitions were obtained from Ruete (2006). Without fire, survival probability of juveniles and adults equalled unity. If this matrix entry is given a value of one, it would effectively imply that shrubs are immortal, which is certainly not the case. Thus, we assumed (following Jiménez-Lobato and Valverde, 2006) that in unburned environments survival probability was 0.99 for juveniles, and 0.98 for adults. This assumption appears to be reasonable for a steppe shrub such as *F. imbricata*. The 1999 wildfire that affected the study area burned 70% of the San Ramon ranch. Then, we assumed that fire affects all individuals equally, killing 70% of the population. We considered that, although this assumption is arbitrary, it would not affect our results because we would use this model for comparative purposes. Starting on this information we generated four population projection matrices, one for each possible environmental state (Table 1). We used a December–December census interval (Fig. 3).

2.5. Population growth under environmental variability

We calculated the stochastic growth rate λ_S that represents a measure of population growth under environmental variability (Kaye et al., 2001; Tuljapurkar, 1990). The model assumes that environment changes from one year to the next, and that the particular characteristics of the environment affect the population. Rate λ_S is defined as:

$$\ln \lambda_S = \lim_{t \rightarrow \infty} (1/t) \cdot \ln [P(t)/P(0)] \tag{1}$$

where $P(t)$ is the total population at time t , and $P(0)$ is the initial population. Given that the analytic calculation of λ_S (Eq. (1)) is not possible, it can be obtained by numerical simulation (Tuljapurkar et al., 2003). For each environmental scenario (with a different fire frequency) we generated a sequence of T environmental states using the corresponding state transition matrix C (e.g. UN-UN-BN-UN-UN-UN-UW-UN-BW-...). For each sequence, the longitude T was set between 5000 and 40 000 for convergence guaranty. Once the sequence was set, we assigned to each environmental state the corresponding projection matrix. Through this sequence of matrices we projected an arbitrary initial population.

The stochastic growth rate was estimated as:

$$\hat{\ln \lambda_S} = (1/T) \cdot [\ln (P(T)) - \ln P(0)] \tag{2}$$

If $\hat{\ln \lambda_S} > 0$ the population has a growing asymptotic dynamic, when $\hat{\ln \lambda_S} < 0$, it will be diminishing; and if $\hat{\ln \lambda_S} = 0$ no variations in population numbers would be expected (or, λ_S major, minor or equal to 1). We also calculated 95% confidence intervals for the estimator as follows:

$$\hat{\ln \lambda_S} \pm 1.96 \cdot \sqrt{[V(r(t))/T]} \tag{3}$$

where $V(r(t))$ is the variance of $r(t) = \ln P(t + 1) - \ln P(t)$, for $t = 1 \dots T$ (Caswell, 2001). Numerical simulations were performed with MATLAB (2001)

Given that simulation introduces stochasticity into the environmental state sequence sorting, for each environmental scenario we replicated the procedure 100 times, calculating the mean of the λ_S estimations and a 95% confidence interval. We tested mean differences by means of a Kruskal–Wallis test with a 5% significance level.

For each environmental scenario we performed an elasticity analysis. Elasticities represent the proportional changes in finite rates resulting from proportional changes in matrix elements and permit evaluations of the relative contributions of different matrix entries to population growth rate. Due to elasticities summing to one, they can be added in subsets according to environmental states, classes, environmental state transitions or class transitions, to provide a proportional measure of the importance of each class for population growth (Tuljapurkar and Caswell, 1997). We use elasticity analysis to evaluate which demographic processes are most relevant to growth rate changes. Definition and calculation procedures can be found in Caswell (2001).

3. Results

Table 2 shows the estimated values of $\ln \lambda_S$ and the 95% confidence intervals for the 100 replicates of the estimation for each environmental state. The last two columns show the 95% confidence intervals for the mean estimator (Eq. (2)). It must be noted that these last confidence intervals were not calculated based on simulation replicates, but on the variance of annual variation rates along the environmental states sequence within each simulation. For fire frequencies between Annual up to once every 2 years $\ln \lambda_S < 0$, as well as for frequencies lower than once every 150 years and fire Exclusion. For fire frequencies from once every 3 years up to once every 130 years, the estimation of $\ln \lambda_S$ predicts a growing population with a population growth rate that increases up to a frequency of once every 7 years, gradually diminishing afterwards. In all cases, except once every 150 years, the estimation of $\ln \lambda_S$ is significantly different from 0. The confidence intervals for the estimator (Eq. (3)) showed higher variability. In the cases where 0 was not included in the confidence interval, the population keeps an increasing or diminishing trend, according to whether $\ln \lambda_S$ is

Table 1

Projection matrices for each environmental state. Parameters in italics were not calculated directly from empirical data. P1: current year seedlings, P2: last year seedlings, J: juveniles, A: Adults; BW: fire and wet spring; BN: fire and normal spring; UW: no fire and wet spring; UN: no fire and normal spring.

Environmental state Classes	BH				UH				BN				UN			
	P1	P2	J	A	P1	P2	J	A	P1	P2	J	A	P1	P2	J	A
P1	0	0	0	408	0	0	0	0.01	0	0	0	50	0	0	0	0.001
P2	0.37	0	0	0	0.94	0	0	0	0.002	0	0	0	0.005	0	0	0
J	0	0.32	0.26	0	0	0.8	0.66	0	0	0.04	0.26	0	0	0.11	0.66	0
A	0	0	0.13	0.39	0	0	0.33	0.98	0	0	0.13	0.39	0	0	0.33	0.98

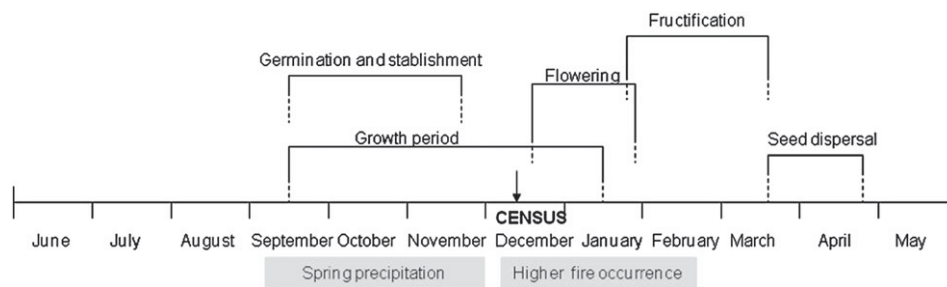


Fig. 3. Environmental dynamics scheme, census location and phenology for *F. imbricata* during the year (Ruete, 2006).

higher or lower than 0, respectively. In the remaining cases (once every 3 years and every 80, 90, 100, 130 and 150 years) the confidence interval of the estimator includes 0.

The estimators of $\ln \lambda_S$ for all fire frequencies showed significant differences as shown in Table 3 (K–W, $p < 0.05$). The population growth rate reaches its maximum when there is a fire frequency of once every 7 years (Fig. 4). Since non-significant differences were found among frequencies once every 6 years to once every 10 years, we could say that with a fire once every 6–10 years the population stochastic growth rate will reach a maximum between 6.1% and 6.6% per year. In scenarios in which the population diminishes, the decrease goes from 2.5% per year, for once every 4 years in fire frequency, up to 21.6% for annual fire frequency, reaching a 4.2% decrease with fire exclusion.

For each fire frequency the elasticity analysis showed that the contribution to λ_S of the growth process is the same for all classes (i.e., the transitions of $S1$ to $S2$, $S2$ to J and J to A), as well as the recruitment of new individuals. The elasticities of these processes diminish as fire frequency diminishes, whereas the elasticities of stasis processes increase (Fig. 5a). In particular, the elasticity increase of stasis processes (taken together) is due to Adult class

elasticity, given that Juvenile stasis elasticities show the same pattern as recruitment process elasticities (Fig. 5b). For fire exclusion, elasticities were closely similar to those obtained from Annual fire frequency (Fig. 5). All demographic parameter elasticities diminish with fire frequency, except that Adult stasis grows. This pattern is valid except for fire exclusion (Fig. 5).

4. Discussion

Woody encroachment in arid and semiarid environments is a frequently irreversible non-linear phenomenon accentuated by climatic events such as drought or above-normal rainfall, and by topographic and edaphic factors (Archer, 1996). Explanations for this increase in woody plant abundance are centred on changes in climate and fire regimes (Archer, 1996). The model developed in the present study focuses on the demographic consequences of fire frequency and spring rainfall variations on the native shrub *F. imbricata* in the northwestern Patagonian steppe. It allowed us to analyze hypothetical scenarios that contemplate a gradual decrease of fire frequency, from one fire per year up to total fire exclusion. The central assumption of the model, based on experimental studies (Ghermandi et al., 2004, 2010; Gonzalez and Ghermandi, 2008; Ruete, 2006;), is that the combination of fire in summer with abundant rainfall the following spring, is the most favourable environmental condition for recruitment of this species. Juvenile and adult mortality due to other reasons than fire is very low for this species, which is very long-lived. Under these assumptions, our model predicts that the *F. imbricata* population will increase under a wide range of fire frequencies, from one fire every 4 years up to one every 100 years, reaching a maximum population growth rate at one fire every 6–10 years. This result is consistent with other studies on the influence of fire on the grassland encroachment process in semiarid steppes and savannas (Pausas, 2001; Stokes et al., 2004).

Ghermandi et al. (2010) developed a megamatrix model to evaluate the advance of *F. imbricata* shrublands over grasslands. They analyzed three fire frequencies, combined with an El Niño frequency, assuming that all environmental states are present at the same time as a patchy environment. Under all these assumptions, their model results suggest that *F. imbricata* is in expansion. Certainly, one can find, at the same time, burned and unburned patches, although springs are wet or dry in all patches simultaneously. Nevertheless, results are accurate if considered at the landscape scale. Tuljapurkar et al. (2003) suggest that the population growth rate given by the megamatrix model is also the growth rate of the expected population in one patch, but it is always greater than the stochastic growth rate λ_S that estimates the population growth in a single patch with environmental conditions changing from one year to the next. In this sense, our work improves the long-term population growth estimate for this species, and exhaustively explores fire frequencies ranging from one fire per year to total fire exclusion, allowing us to determine

Table 2

Estimated values of $\ln \lambda_S$ and confidence intervals for the 100 replicates of the estimation for each environmental state. *Indicates significantly different from 0 ($p < 0.05$). The last two columns show the confidence intervals for the mean estimator for each fire frequency (Eq. (2)). Italics show the highest fire frequencies, without significant differences (K–W, $p < 0.05$). Bold values show non-significant differences among higher $\ln \lambda_S$ means (K–W, $p > 0.05$).

Fire interval return (years)	$\ln \lambda_S$	Confidence intervals			
		For the mean of all simulations		For the estimator	
Annual	-0.2436*	-0.24535	-0.24188	-0.3705	-0.1167
1.3	-0.1305*	-0.13180	-0.12924	-0.2042	-0.0568
1.5	-0.0888*	-0.09034	-0.08741	-0.1666	-0.0111
2	-0.0250*	-0.02611	-0.02398	-0.0828	0.0327
3	0.02881*	0.02814	0.02949	-0.0117	0.0694
4	0.05046*	0.04971	0.05121	0.0344	0.0664
5	0.05280*	0.05177	0.05383	0.0081	0.0975
6	0.06157*	0.06081	0.06233	0.0101	0.1130
7	0.06393*	0.06331	0.06455	0.0143	0.1134
8	0.06377*	0.06308	0.06446	0.0159	0.1115
9	0.06156*	0.06005	0.06307	0.0164	0.1066
10	0.05909*	0.05828	0.05990	0.0156	0.1025
20	0.04244*	0.04172	0.04315	0.0109	0.0739
30	0.03052*	0.03007	0.03098	0.0095	0.0515
40	0.02239*	0.02194	0.02284	0.0041	0.0406
50	0.01771*	0.01725	0.01816	0.0007	0.0346
75	0.00921*	0.00889	0.00954	-0.004	0.0229
80	0.00579*	0.00557	0.00602	-0.003	0.0146
90	0.00440*	0.00420	0.00461	-0.004	0.0128
100	0.00355*	0.00338	0.00371	-0.005	0.0117
130	0.00154*	0.00137	0.00172	-0.006	0.009
150	-0.0001	-0.00024	0.00003	-0.006	0.0061
Exclusion	-0.04298*	-0.04365	-0.04231	-0.051	-0.0341

Table 3

Differences in averages of the estimators $\ln \lambda_s$ for 100 simulations (Kruskal–Wallis Test) ($p < 0.05$). Coloured cells show the frequencies for which no significant differences were found.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
1- Annual																								
2- 3 each 4																								
3- 2 each 3																								
4- 1 each 2																								
5- 1 each 3																								
6- 1 each 4																								
7- 1 each 5																								
8- 1 each 6																								
9- 1 each 7																								
10- 1 each 8																								
11- 1 each 9																								
12- 1 each 10																								
13- 1 each 20																								
14- 1 each 30																								
15- 1 each 40																								
16- 1 each 50																								
17- 1 each 75																								
18- 1 each 80																								
19- 1 each 90																								
20- 1 each 100																								
21- 1 each 130																								
22- 1 each 150																								
23- Exclusion																								

a fire frequency interval for which the population growth rate under fire and climate influence is a maximum.

A change in fire regime provoked by human activities (Papanastasis, 1992) could break the natural balance between herbs and woody plants (Guevara et al., 1999) promoting increased shrub cover, even at high fire frequencies (Heisler et al., 2004). In our study, for several of the analyzed fire frequencies, results indicate that even if the trend of population variation is towards growth, long simulation population decrease periods are registered between growth periods. At low fire frequencies, decreasing periods would be related to the absence of fire, and those of growing periods might be related to (rare) fire events connected to humid springs and, therefore, with recruitment periods. Our model suggests that when fire frequency is very low, recruitment events are rare and consistently so are seedlings. In these scenarios, the landscape would be composed of mature *F. imbricata*, and the persistence of the population would depend on their survival, and seed production and accumulation in the soil bank. At high fire frequencies, decreasing periods are possibly related to the destructive effect of fire, because even if it stimulates recruitment, it also eliminates a large proportion of the

population. That is, in this case the variability in the annual population growth rates would be related to high mortality rates as well as to the recruitment rates of new individuals, because of the most frequent recruitment pulses. At high fire frequencies the landscape would be dominated by younger shrublands composed of individuals having different ages and reproductive conditions.

Our model also analyzes the case of fire exclusion predicting a slow decline in shrubs, in which *F. imbricata* individuals would age up to dying. This might turn out to be a benefit from the viewpoint of shrub expansion control in areas dominated by grasslands, but would counter with dominant grass dry biomass accumulation plus an increase in fuel continuity that might lead to a large scale fire with severe consequences.

The ENSO forecast predicts for this region an increase in El Niño event frequency. This phenomenon produces particularly wet springs in northwestern Patagonia; while the following phase, La Niña, presents dry and warm summers with an increase in lightning storms (Veblen and Kitzberger, 2002). Within this frame, the coincidence of summer fire and a later abundant rainfall in spring would be more probable, which constitute the set of ideal environmental conditions for the population growth of *F. imbricata*. These environmental characteristics form a set of complex scenarios that produce different responses in the vegetation, in its richness and diversity as well as in its spatial and temporal distribution; also producing changes in the type of relations that are established among the various functional groups, thus determining community dynamics. An interesting addition to the model proposed here could be the incorporation of the dynamics of other dominant species of the steppe community and the integration of the spatial component of their distribution.

Among the possible effects of recurrent fires in grasslands, those related to diversity are important. Shrubs can be considered landscape modulators through the resource distribution changes that influence the abundance of species and organisms and, hence, biodiversity (Shachack et al., 2008). On the other hand, unpalatable shrubs could protect palatable species through the nurse effect, thus contributing to the maintenance of biodiversity (Oosterheld and Oyarzabal, 2004). Nevertheless, shrub advance could replace the grasslands completely (Sala et al., 2000; Van Auken, 2000), having in this case a negative effect related to diversity and productivity. This

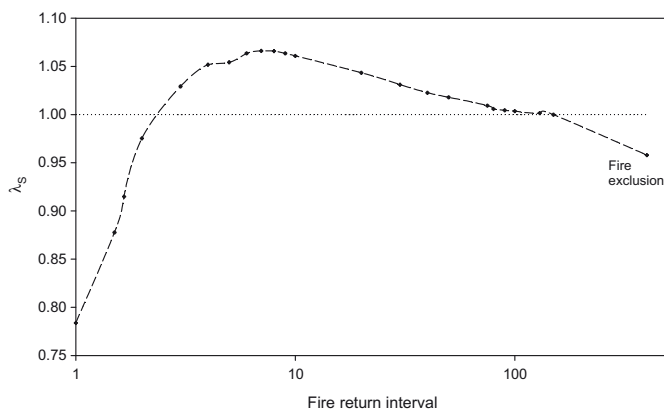


Fig. 4. λ_s according to the return of fire interval, from one annual fire to total exclusion. Fire frequency is shown in a logarithmic scale to facilitate graphic interpretation. Horizontal line stands for the equilibrium $\lambda_s = 1$. The last point to the right stands for Fire Exclusion.

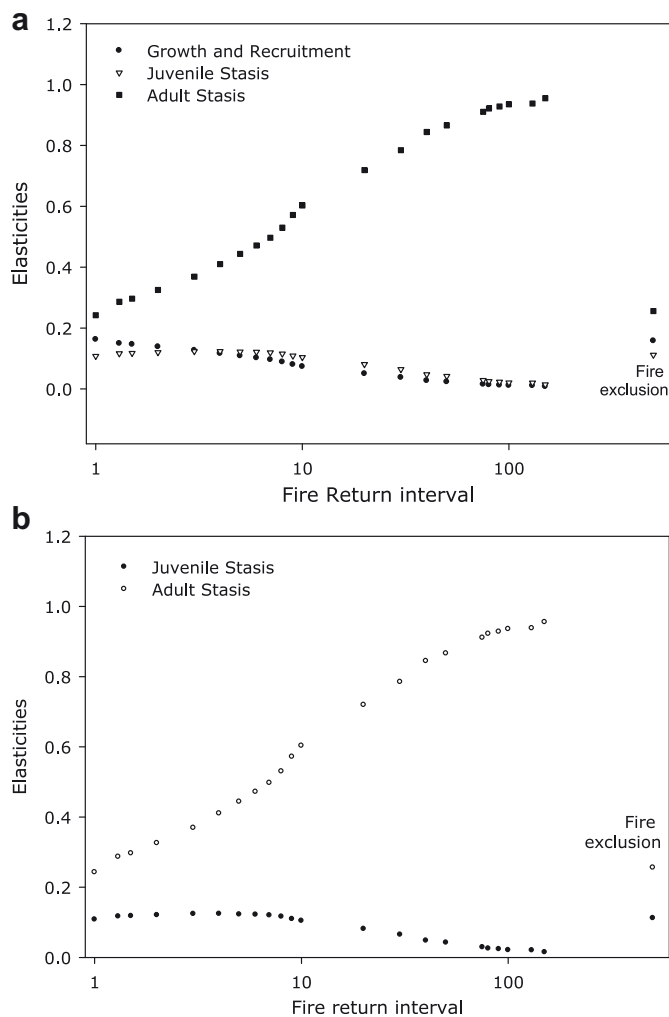


Fig. 5. a) Elasticities for demographic processes: Growth (transitions $P1$ to $P2$, $P2$ to J and J to A), recruitment and stasis of new individuals. The return interval axis is presented on a logarithmic scale to facilitate graphic interpretation. b) Process elasticities for stasis, Juveniles and Adults. The elasticity for Fire Exclusion is shown on the right.

happens because shrub advance usually induces drastic changes in a landscape stemming from the increase of unpalatable woody species at the expense of palatable grass species, thus reducing the carrying capacity of rangelands (Cabral et al., 2003). However, biodiversity changes are relative to the analysis of spatial scale. We are currently conducting studies to evaluate grassland and *F. imbricata* shrubland richness in northwestern Patagonia (unpublished data). This information will be useful to assess if *F. imbricata* shrubland advance diminishes biodiversity on the northwest Patagonian grasslands.

F. imbricata competes successfully with dominant tussock grasses after fire because of its fast growth. This characteristic involves support costs with which the species partially compensates by using a low and efficient investment in leaf area (very small perennial leaves with structures that avoid water loss via transpiration). This is an evolutionarily stable strategy that influences competitive asymmetry via shading between shrubs and grasses (*sensu* Falster and Westoby, 2003). Consequently, the *F. imbricata* post-fire encroachment in northwestern Patagonia grasslands is the result of a balance between the different mechanisms that this species and the dominant species possess.

Our model describes the high potentiality of *F. imbricata* shrublands to advance in northwestern Patagonian grasslands.

However, a better approximation to the real dynamic between environmental variability and the advance or retraction of shrubland areas would be known more accurately after a detailed comparison of the space occupied by *F. imbricata* patches in the past and present utilizing aerial photos and satellite images covering an extensive time window.

Acknowledgements

We acknowledge constructive comments on an earlier version of anonymous referees and Editor. We also thank to one of the anonymous referees the English corrections and comments on the manuscript. This research was supported by Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (project PICTO 36894), CONICET, and Universidad Nacional del Comahue.

References

- Anchorena, J., Cingolani, A.M., 2002. Identifying habitat in a disturbed area of the forest steppe ecotone of Patagonia. *Plant Ecology* 158, 97–112.
- Archer, S., 1996. Assessing and interpreting grass-woody plant dynamics. In: Hodgson, J., Illius, A.W. (Eds.), *The Ecology and Management of Grazing Systems*. CAB International, Oxfordshire, UK, pp. 101–134.
- Bellingham, P.J., Sparrow, A.D., 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* 89, 409–416.
- Bond, W.J., van Wilgen, B.W., 1996. *Fire and Plants*. In: *Population and Community Biology Series 14*. Chapman & Hall, London.
- Cabral, A.C., De Miguel, J.M., Rescia, A.J., Schimmitz, M.F., Pineda, F.D., 2003. Shrub encroachment in Argentinian Sabannas. *Journal of Vegetation Science* 14, 145–152.
- Caswell, H., 2001. *Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation*. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Correa, M.N., 1999. *Flora Patagónica (República Argentina)*. In: Tomo VIII Parte VI. Colección Científica del INTA, Buenos Aires, Argentina.
- Daniels, L.D., Veblen, T.T., 2000. ENSO effects on temperature and precipitation of the Patagonian-Andean region: implications for biogeography. *Physical Geography* 21, 223–243.
- Drewa, P.B., Peters, D.P.C., Havstad, K.M., 2001. Fire, grazing and honey mesquite invasion in black grama-dominated grasslands of the Chihuahuan Desert: a synthesis. In: Galley, K.E.M., Wilson, T.P. (Eds.), *Proceedings of Fire Conference 2000: The First National Congress of Fire Ecology, Prevention and Management*. Tall Timbers Research Station, Tallahassee, FL, pp. 31–39.
- Ellner, S.P., Rees, M., 2007. Stochastic stable population growth in integral projection models: theory and applications. *Journal of Mathematical Biology* 54, 227–256.
- Falster, D.S., Westoby, M., 2003. Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology and Evolution* 18, 337–343.
- Ferrandis, P., Herranz, J.M., Martínez-Sánchez, J.J., 1999. Fire impact on maquis soil seed bank in Cabañeros National Park (Central Spain). *Israel Journal of Plant Sciences* 47, 17–26.
- Fieberg, J., Ellner, S.P., 2001. Stochastic matrix models for conservation management: a comparative review of methods. *Ecology Letters* 4, 244–266.
- Franzese, J., Ghermandi, L., Bran, D., 2009. Postfire shrub recruitment in a semi-arid grassland: the role of microsites. *Journal of Vegetation Science* 20, 251–259.
- Ghermandi, L., Guthmann, N., Bran, D., 2004. Early postfire succession in northwestern Patagonia grasslands. *Journal of Vegetation Science* 15, 67–76.
- Ghermandi, L., de Torres Curth, M.I., Franzese, J., Gonzalez, S., 2010. Non-linear ecological processes, fires, environmental heterogeneity and shrub invasion in Northwestern Patagonia. *Ecological Modelling* 221, 113–121.
- Golubov, J., Mandujano, M.C., Franco, M., Montana, C., Eguiarte, L.E., Lopez-Portillo, J., 1999. Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *Journal of Ecology* 87, 955–962.
- Gonzalez, S.L., Ghermandi, L., 2008. Postfire seed bank dynamics in semiarid grasslands. *Plant Ecology* 199, 175–185.
- Gonzalez, S.L., Franzese, J., Ghermandi, L., 2010. Role of fire on Patagonian grasslands: changes in aboveground vegetation and soil seed bank. In: Haider, M., Müller, T. (Eds.), *Advances in Environmental Research*, vol. 2. Nova Science Publishers, Inc., New York, USA, pp. 243–264.
- Guevara, J.C., Stasi, C.R., Wuilloud, C.F., Estevez, O.R., 1999. Effects of fire on rangeland vegetation in south-western Mendoza plains (Argentina): composition, frequency, biomass, productivity and carrying capacity. *Journal of Arid Environments* 41, 27–35.
- Heisler, J.L., Briggs, J.M., Knapp, A.K., Blair, J.M., Seery, A., 2004. Direct and indirect effects of fire on shrub density and aboveground productivity in a mesic grassland. *Ecology* 85 (8), 2245–2257.
- Hoffman, W., 1999. Fire and population dynamics of woody plants in a Neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology* 80, 1354–1369.
- Holmgren, M., Scheffer, M., Ezcurra, E., Gutiérrez, J.R., Mohren, G.M.J., 2001. El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 16 (2), 89–94.

- Jimenez-Lobato, V., Valverde, T., 2006. Population Dynamics of the shrub *Acacia bilimekii* in a semi-desert region in central Mexico. *Journal of Arid Environments* 65, 29–45.
- Kaye, T.N., Pendergrass, K.F., Kauffman, J.B., 2001. The effect of fire on the population viability of an endangered prairie plant. *Ecological Applications* 11, 1366–1380.
- Kitzberger, T., Raffaele, E., Veblen, T.T., 2005. Variable community responses to herbivory in fire altered landscape of northern Patagonia Argentina. *African Journal of Range and Forage Science* 22 (2), 85–91.
- MATLAB, 2001. Version 6. MathWorks. Natick, Massachusetts.
- Menges, E.S., Quintana-Ascencio, P.F., Weekley, C.W., Gaoue, O.G., 2006. Population viability analysis and fire return intervals for an endemic Florida scrub mint. *Biological Conservation* 127, 115–127.
- Nakaoka, M., 1996. Dynamics of age- and size-structured populations in fluctuating environments: applications of stochastic matrix models to natural populations. *Population Ecology* 38 (2), 141–152.
- National Weather Service, Climate Prediction Center, 2008. www.cpc.noaa.gov.
- Oddi, F.J., Dudinszky, N., Ghermandi, L., 2010. Spatial dynamics of *Fabiana imbricata* shrublands in northwestern Patagonia in relation to natural fires. *Natural Hazards and Earth System Sciences* 10, 957–966.
- Oesterheld, M., Oyarzabal, M., 2004. Grass-to-grass protection from grazing in a semi-arid steppe. Facilitation, competition, and mass effect. *Oikos* 107, 576–582.
- Papanastasis, V., 1992. Control and utilization of woody rangelands. In: Gaston, A., Kernick, M., Le Houérou, H.N. (Eds.), *Proceedings of Fourth International Rangeland Congress*. CIRAD, Montpellier, France, pp. 1168–1172.
- Pausas, J., Carbó, E., Caturla, R.N., Gi, J.M., Vallejo, R., 1999. Post fire regeneration patterns in the eastern Iberian Peninsula. *Acta Oecologica* 20 (5), 499–508.
- Pausas, J.G., 2001. Resprouting vs seeding. A Mediterranean perspective. *Oikos* 94, 193–194.
- Pickett, S.T.A., White, P.S., 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, London.
- Polley, H.W., Johnson, H., Mayeaux, H.S., Tischler, C., Brown, D.A., 1996. Carbon dioxide enrichment improves growth, water relations, and survival of droughted honey mesquite (*Prosopis glandulosa*) seedlings. *Tree Physiology* 16, 817–823.
- Roques, K.G., O'Connor, T.G., Watkinson, A.R., 2001. Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. *Journal of Applied Ecology* 38, 268–280.
- Ruete, A., 2006. Efectos de disturbios en la dinámica de los matorrales de *Fabiana imbricata* en el noroeste de la Patagonia. ¿Arbustización en la estepa? Thesis. Universidad Nacional del Comahue. Bariloche, Argentina.
- Sala, O., Chapin III, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfeld, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770–1774.
- Satterthwaite, W.H., Menges, E.S., Quintana-Ascencio, P.F., 2002. Assessing scrub buckwheat population viability in relation to fire using multiple modeling techniques. *Ecological Applications* 12 (6), 1672–1687.
- Seligman, N.G., Zalmen, H., 2000. Regeneration of a dominant Mediterranean dwarf-shrub after fire. *Journal of Vegetation Science* 11, 893–902.
- Shachack, M., Boeken, B., Groner, E., Kadmon, R., Lubin, Y., Meron, E., Ne'Eman, G., Perevolotzky, A., Shkedy, Y., Ungar, E.D., 2008. Woody species as landscape modulators and their effect on biodiversity patterns. *BioScience* 58, 209–221.
- Stokes, K., Allchin, A., Bullock, J.M., Atkinson, A., 2004. Population responses of *Ulex* shrubs to fire in a lowland heath community. *Journal of Vegetation Science* 15, 505–514.
- Tuljapurkar, S.D., Caswell, H. (Eds.), 1997. *Structured-Population Models in Marine, Terrestrial and Freshwater Systems*. Chapman & Hall, New York.
- Tuljapurkar, S.D., Horvitz, C.C., Pascarella, J.B., 2003. The many growth rates and elasticities of populations in random environments. *American Naturalist* 162, 489–502.
- Tuljapurkar, S.D., 1990. *Population Dynamics in Variable Environments*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Van Auken, O., 2000. Shrub invasions of North American semiarid grasslands. *Annual Review of Ecological Systems* 31, 197–215.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T., 2002. Inter-hemispheric comparison of fire history: the Colorado Front range, U.S.A., and the northern Patagonian Andes, Argentina. *Plant Ecology* 163 (2), 187–207.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T., Villalba, T., Donnegan, J., 1999. Fire history in northern Patagonia: the roles of humans and climatic variation. *Ecological Monographs* 69, 47–67.
- Villalba, R., Veblen, T.T., 1998. Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in northwestern Patagonia. *Ecology* 79 (8), 2624–2640.