

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA**

**FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**EFFECTOS DEL FUEGO SOBRE LA VEGETACIÓN Y  
VARIABLES AMBIENTALES EN PASTIZALES DE SIERRAS  
DEL ESTE, URUGUAY**

**por**

**Luis LÓPEZ MÁRSICO**

TESIS presentada como uno de los  
requisitos para obtener el título de  
Doctor en Ciencias Agrarias  
opción Ciencias Vegetales

Montevideo

URUGUAY

(Diciembre 2020)

Tesis aprobada por el tribunal integrado por el Dr. Alejandro Brazeiro, la Dra. Alessandra Fidelis y el Dr. Martín Oesterheld, el 21 de diciembre de 2020. Autor: Magíster Luis López Mársico. Directora: Dra. Alice Altesor, Co-director: Dr. Felipe Lezama.

## **DEDICATORIA**

Dedico este trabajo a mis hijos Emilio e Irene y al recuerdo de Isidoro y María.

## **AGRADECIMIENTOS**

A mis orientadores Alice y Felipe por el apoyo constante y el compromiso asumido a lo largo de todo el proceso.

A los miembros del tribunal Alessandra Fidelis, Alejandro Brazeiro y Martín Oesterheld por haber aceptado evaluar esta tesis.

A los miembros del comité de seguimiento: Fabiana Pezzani y Pedro Laterra por sus comentarios y sugerencias durante todo el proceso de la tesis.

Al Programa de Posgrado en Ciencias Agrarias de la Facultad de Agronomía y de forma extensiva a la Universidad de la República por permitirme realizar un nuevo estudio de posgrado en Uruguay de forma totalmente gratuita. A la secretaria de la UPEP por su amable trato y disposición.

A mis compañeros del Grupo Ecología de Pastizales (GEP), en sus diferentes dependencias, que a lo largo de estos años han sido soporte fundamental para llegar a este punto. Su apoyo ha sido imprescindible en las entrañables salidas de campo, experimentos en el laboratorio, discusiones, almuerzos y sobremesas compartidas. Vaya mi más sincero agradecimiento a: Anaclara, Andre G, Andre T, Bea, Chechu, Clau, Elsi, Fede, Gastón, José, Luciana, Maira, Manolo, Marti, Silvina y Vale.

A los estudiantes que encontraron en esta línea de investigación un lugar en el que realizar sus estudios finales de grado: Lucía, Laura, Noelia, Adrián.

A las diferentes agencias de financiación, tanto de becas como de proyectos de investigación: Agencia Nacional de Investigación e Innovación (POS-NAC-2013-11159 y FCE-2013-100601); Comisión Académica de Posgrado (Beca de finalización); Comisión Sectorial de Investigación Científica (CSIC Grupos (433) y

CSIC-INI-2013); Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (FPTA-305); Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) CRN3095.

A todos los investigadores que han visitado el experimento y/o aportado para lograr un mejor entendimiento de la historia natural del tema de estudio: Gerhard Overbeck, Fábio Piccin Torchelsen, William Lauenroth, Valerio de Patta Pillar, Ilsi Boldrini, Bianca Andrade, Pedro Ferreira, Daniel Panario, Ofelia Gutierrez, Marcelo Pereira.

A los integrantes de la Cooperativa Agraria Quebrada de los Cuervos, quienes apoyaron desde el comienzo este trabajo, ofrecieron el campo experimental y han estado atentos a los resultados que han venido surgiendo.

A Angélica y familia por abrirnos las puertas de su hogar y degustar exquisitos manjares. A Julio Iguini, productor de la zona de la Quebrada de los Cuervos y gran impulsor de la inquietud inicial que permitió desarrollar esta tesis. A las familias Quiñonez Dellepiane, Berazategui, de Michelli, que han permitido obtener datos de sus campos. A todos aquellos que participaron y colaboraron con las salidas de campo: Amparo, Malena, Bruno, Elisa, Francisco, Diego M, Diego R.

A Daniel Erman, director del Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos, por su gran ayuda y apoyo logístico. A Alfredo Bianco por su buena disposición. A la Intendencia Departamental de Treinta y Tres y específicamente a la Dirección de Turismo por su ayuda logística en ofrecer alojamiento durante las estadías en el Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos.

A mis padres y hermanos por su apoyo constante, desde el inicio de los tiempos.

A los amigos, quienes siempre están!

A Andrea por el apoyo constante durante más de 20 años compartidos.

## TABLA DE CONTENIDO

|                                                                                                          | página     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>PÁGINA DE APROBACIÓN.....</b>                                                                         | <b>II</b>  |
| <b>DEDICATORIA.....</b>                                                                                  | <b>III</b> |
| <b>AGRADECIMIENTOS.....</b>                                                                              | <b>IV</b>  |
| <b>RESUMEN.....</b>                                                                                      | <b>X</b>   |
| <b>SUMMARY.....</b>                                                                                      | <b>XI</b>  |
| <b>1. <u>INTRODUCCIÓN</u>.....</b>                                                                       | <b>1</b>   |
| <b>1.1. MARCO TEÓRICO.....</b>                                                                           | <b>1</b>   |
| <b>1.1.1. <u>Papel de las perturbaciones en los ecosistemas</u>.....</b>                                 | <b>1</b>   |
| <b>1.1.2. <u>El fuego como perturbación</u>.....</b>                                                     | <b>3</b>   |
| <b>1.1.3. <u>Incendios en pastizales</u>.....</b>                                                        | <b>6</b>   |
| <b>1.1.4. <u>Fuego en pastizales del Río de la Plata</u>.....</b>                                        | <b>8</b>   |
| <b>1.2. OBJETIVO GENERAL.....</b>                                                                        | <b>10</b>  |
| <b>1.2.1. <u>Objetivos específicos</u>.....</b>                                                          | <b>11</b>  |
| <b>1.3. ESQUEMA GENERAL DE LA TESIS.....</b>                                                             | <b>11</b>  |
| <b>2. <u>HETEROGENEITY DECREASES AS TIME SINCE FIRE INCREASES IN A SOUTH AMERICAN GRASSLAND</u>.....</b> | <b>12</b>  |
| <b>2.1. RESUMEN BREVE.....</b>                                                                           | <b>13</b>  |
| <b>2.2. ABSTRACT.....</b>                                                                                | <b>13</b>  |
| <b>2.3. INTRODUCTION.....</b>                                                                            | <b>15</b>  |
| <b>2.4. METHODS.....</b>                                                                                 | <b>17</b>  |
| <b>2.4.1. <u>Study area</u>.....</b>                                                                     | <b>17</b>  |
| <b>2.4.2. <u>Sampling sites</u>.....</b>                                                                 | <b>19</b>  |
| <b>2.4.3. <u>Data analysis</u>.....</b>                                                                  | <b>22</b>  |
| <b>2.5. RESULTS.....</b>                                                                                 | <b>23</b>  |
| <b>2.5.1. <u>Species composition and heterogeneity</u>.....</b>                                          | <b>23</b>  |
| <b>2.5.2. <u>Species richness, diversity and evenness</u>.....</b>                                       | <b>25</b>  |
| <b>2.5.3. <u>Soil coverage</u>.....</b>                                                                  | <b>25</b>  |
| <b>2.6. DISCUSSION.....</b>                                                                              | <b>29</b>  |
| <b>2.6.1. <u>Implication</u>.....</b>                                                                    | <b>31</b>  |

|                                                                                                                                      |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 2.7. ACKNOWLEDGEMENTS.....                                                                                                           | 33 |
| 2.8. REFERENCES.....                                                                                                                 | 33 |
| 2.9. APPENDIX.....                                                                                                                   | 41 |
| 2.9.1. <u>Appendix S1</u> .....                                                                                                      | 41 |
| 3. <u>LIGHT INTENSITY TRIGGERS DIFFERENT GERMINATION<br/>RESPONSES TO FIRE-RELATED CUES IN TEMPERATE<br/>GRASSLAND SPECIES</u> ..... | 51 |
| 3.1. RESUMEN BREVE.....                                                                                                              | 52 |
| 3.2. ABSTRACT.....                                                                                                                   | 52 |
| 3.3. INTRODUCTION.....                                                                                                               | 54 |
| 3.4. MATERIAL AND METHODS.....                                                                                                       | 56 |
| 3.4.1. <u>Study system</u> .....                                                                                                     | 56 |
| 3.4.2. <u>Seed collection</u> .....                                                                                                  | 58 |
| 3.4.3. <u>Seed processing and treatments</u> .....                                                                                   | 58 |
| 3.4.4. <u>Data analyses</u> .....                                                                                                    | 61 |
| 3.5. RESULTS.....                                                                                                                    | 61 |
| 3.5.1. <u>High-light experiment</u> .....                                                                                            | 61 |
| 3.5.2. <u>Low-light experiment</u> .....                                                                                             | 62 |
| 3.5.3. <u>Interaction between light and fire-related cues</u> .....                                                                  | 62 |
| 3.6. DISCUSSION.....                                                                                                                 | 66 |
| 3.7. CONCLUSIONS.....                                                                                                                | 68 |
| 3.8. ACKNOWLEDGMENTS.....                                                                                                            | 69 |
| 3.9. REFERENCES.....                                                                                                                 | 69 |
| 4. <u>ANÁLISIS DE LA INTERACCIÓN FUEGO-PASTOREO A TRAVÉS<br/>DE UN EXPERIMENTO A CAMPO</u> .....                                     | 75 |
| 4.1. RESUMEN.....                                                                                                                    | 76 |
| 4.2. SUMMARY.....                                                                                                                    | 77 |
| 4.3. INTRODUCCIÓN.....                                                                                                               | 78 |
| 4.3.1. <u>Caracterización de los incendios</u> .....                                                                                 | 80 |
| 4.3.2. <u>Respuestas de las plantas de pastizales al fuego y al pastoreo</u> .....                                                   | 81 |
| 4.3.3. <u>Estudios en pastizales del Río de la Plata</u> .....                                                                       | 83 |

|                                                                                                             |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 4.3.4. <u>Planteo del problema, hipótesis y predicciones</u> .....                                          | 85  |
| 4.3.4.1. <u>Objetivo</u> .....                                                                              | 86  |
| 4.3.4.2. <u>Hipótesis</u> .....                                                                             | 86  |
| 4.3.4.3. <u>Predicciones</u> .....                                                                          | 86  |
| 4.4. MATERIALES Y MÉTODOS.....                                                                              | 89  |
| 4.4.1. <u>Sitio de estudio</u> .....                                                                        | 89  |
| 4.4.2. <u>Diseño experimental</u> .....                                                                     | 90  |
| 4.4.3. <u>Caracterización de la quema</u> .....                                                             | 91  |
| 4.4.4. <u>Obtención de los datos post quema y procesamiento de las muestras</u> .....                       | 92  |
| 4.4.5. <u>Análisis de los datos</u> .....                                                                   | 95  |
| 4.5. RESULTADOS.....                                                                                        | 98  |
| 4.5.1. <u>Caracterización de la quema</u> .....                                                             | 98  |
| 4.5.2. <u>Variables abióticas post-quema</u> .....                                                          | 99  |
| 4.5.3. <u>N° de maciegas, cobertura, altura y número de cañas florales de <i>S. angustifolium</i></u> ..... | 101 |
| 4.5.4. <u>Composición vegetal</u> .....                                                                     | 104 |
| 4.5.5. <u>Riqueza y cobertura vegetal en los distintos tratamientos</u> .....                               | 106 |
| 4.6. DISCUSIÓN.....                                                                                         | 111 |
| 4.6.1. <u>Caracterización de la quema</u> .....                                                             | 111 |
| 4.6.2. <u>Variables abióticas post-quema</u> .....                                                          | 113 |
| 4.6.5. <u>N° de maciegas, cobertura, altura y número de cañas florales de <i>S. angustifolium</i></u> ..... | 114 |
| 4.6.3. <u>Composición vegetal</u> .....                                                                     | 115 |
| 4.6.4. <u>Riqueza y cobertura vegetal en los distintos tratamientos</u> .....                               | 118 |
| 4.6.6. <u>Consideraciones finales</u> .....                                                                 | 120 |
| 4.7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....                                                                        | 121 |
| 4.8. ANEXO.....                                                                                             | 133 |
| 4.8.1. <u>Anexo 1</u> .....                                                                                 | 133 |
| 5. <u>DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES</u> .....                                                            | 134 |
| 5.1. <u>Aporte de la tesis a los estudios de fuego en pastizales</u> .....                                  | 135 |

|                                                              |     |
|--------------------------------------------------------------|-----|
| 5.2. <u>Implicancias para el manejo</u> .....                | 138 |
| 5.3. <u>¿Qué puede pasar si la quema es suprimida?</u> ..... | 139 |
| 5.4. <u>Perspectivas y consideraciones finales</u> .....     | 140 |
| 6. <u>BIBLIOGRAFÍA</u> .....                                 | 143 |

## RESUMEN

Las perturbaciones son eventos de remoción de biomasa y presentan relevancia mundial ya que son capaces de causar cambios en la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas a lo largo del tiempo. El fuego es utilizado en pastizales como herramienta de manejo con el fin de liberar espacio y mejorar la calidad de forraje para el ganado. En esta tesis se evaluó el efecto del fuego, y en algunos casos la interacción con el pastoreo, a distintos niveles de organización y a diferentes escalas espacio-temporales, sobre la estructura vegetal de una comunidad de pastizal dominada por *Saccharum angustifolium* en la región Sierras del Este de Uruguay. A través de un estudio realizado a campo se describió el proceso sucesional en parches con diferente antigüedad de quema a través de una cronosecuencia espacial. Por medio de un estudio en laboratorio se evaluaron los efectos del golpe de calor y del humo, a distintos niveles de intensidad de luz, sobre la germinación de seis especies nativas. Por medio de un experimento de campo, a lo largo de tres estaciones de crecimiento, se analizaron los efectos de la interacción fuego-pastoreo sobre variables abióticas y bióticas de la vegetación a distintos niveles de organización. La quema de campo realizada de forma parcheada y asincrónica parecería ser necesaria para mantener la heterogeneidad a escala de paisaje y la diversidad de la comunidad en los pastizales de Sierras del Este.

**Palabras clave:** pastoreo, quema de campo, *Saccharum angustifolium*, herbivoría pírca, germinación

# **FIRE EFFECTS ON VEGETATION AND ENVIRONMENTAL VARIABLES IN GRASSLANDS OF THE EASTERN HILLS (SIERRAS DEL ESTE), URUGUAY**

## **SUMMARY**

Disturbances are biomass removal events and have global relevance as they are capable of causing changes in the structure and functioning of ecosystems over time. Fire is employed in grasslands as a management tool to release space and improve the quality of forage for livestock. This thesis evaluated the effect of fire, and in some cases the interaction with grazing, at different levels of organization and at different spatial-temporal scales, on the plant structure of a grassland community dominated by *Saccharum angustifolium* in the Sierras del Este region from Uruguay. Through a field study, the succession process was described in patches with different time since fire through a spatial chrono-sequence. Through a laboratory study, the effects of heat shock and smoke, at different levels of light intensity, on the germination of six native species were evaluated. By means of a field experiment, along three growing stations, the effects of fire-grazing interaction on abiotic and biotic variables of vegetation at different levels of organization were analyzed. Field burning carried out in a patchy and asynchronous manner seemed to be necessary to maintain heterogeneity at a landscape scale and the diversity of the community in the Sierras del Este grasslands.

**Keywords:** grazing, field burn, *Saccharum angustifolium*, pyric herbivory, germination

## **1. INTRODUCCIÓN**

### **1.1. MARCO TEÓRICO**

#### **1.1.1. Papel de las perturbaciones en los ecosistemas**

Las perturbaciones constituyen un fenómeno de gran relevancia a escala mundial y son capaces de causar cambios en la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas a lo largo del tiempo (Chapin III *et al.* 2011, Gibson 2009). Las perturbaciones han sido definidas como aquellos *procesos que provocan la remoción o daño de la biomasa* (Grime, 1979), o como *eventos relativamente discretos en el tiempo que afectan la estructura de las poblaciones, las comunidades o los ecosistemas y generan cambios sobre los recursos, la disponibilidad de sustrato o el ambiente físico* (Pickett y White, 1985). El impacto de los eventos de perturbación depende: 1- del tipo de perturbación, 2- de la sensibilidad del ecosistema frente a una perturbación y 3- de la severidad o intensidad de la perturbación (Chapin III *et al.*, 2011; Figura 1). Desde procesos como la herbivoría hasta eventos como los incendios o las erupciones volcánicas son consideradas perturbaciones. La sensibilidad frente a un determinado tipo de perturbación dependerá de las propiedades del sistema (atributos de las especies, configuración espacial de la vegetación, etc.) en el momento de la perturbación (Chapin III *et al.*, 2011). Las perturbaciones han sido vistas tradicionalmente como acontecimientos que inician la sucesión vegetal primaria o secundaria (Johnson y Miyanishi, 2007). Las perturbaciones de mayor severidad son infrecuentes, alteran la estructura y el funcionamiento en grandes áreas y son capaces de generar áreas con comunidades vegetales inestables en etapas tempranas de la sucesión (Chapin III *et al.*, 2011). El cambio en el uso de la tierra producido por los humanos con fines productivos, es capaz de generar perturbaciones de severidad intermedia, cambiar la matriz natural, fragmentar el paisaje de manera abrupta, e interrumpir el intercambio biótico entre parches que queden aislados (Chapin III *et al.*, 2011). Un ecosistema puede mantenerse en un estado relativamente estable cuando las perturbaciones presentan baja severidad, como son la herbivoría o el fuego (Chapin III *et al.*, 2011; Figura 1).

Las áreas perturbadas pueden presentar diferencias en la estructura y el funcionamiento a distintas escalas espacio-temporales. A escala de paisaje, los

parches dinámicos de vegetación pueden ser parte de ciclos que comienzan con un evento de perturbación y se continúan con la posterior sucesión (Chapin III *et al.* 2011, Pickett y White 1985). Los mosaicos de los diferentes estados se desarrollan: 1- en áreas ambientalmente uniformes, donde la perturbación es la principal fuente de variabilidad del paisaje, 2- cuando las perturbaciones son pequeñas en relación con el tamaño del paisaje, y 3- cuando la tasa de recuperación es similar al tiempo de retorno de la perturbación (Chapin III *et al.* 2011, Turner *et al.* 1993). Cuando las perturbaciones son pequeñas y la recuperación es rápida, la mayor parte del paisaje estará en etapas de sucesión media o tardía. Aunque los parches dentro de un paisaje pueden estar en diferentes etapas sucesionales, el paisaje en su conjunto puede estar cerca de un estado estable (Turner *et al.*, 1993). Un ejemplo de esto lo constituyen el pastoreo o los incendios realizados en pastizales como herramienta de manejo, ya que son capaces de generar mosaicos de parches dinámicos de vegetación en diferentes estadios sucesionales (Fuhlendorf *et al.* 2009, Milchunas y Lauenroth 1993, Pickett y White 1985). Algunos autores plantean que el fuego y el pastoreo son necesarios para el mantenimiento de ecosistemas abiertos, tales como sabanas y pastizales, al determinar estados alternativos de la vegetación (Pausas y Bond, 2020).

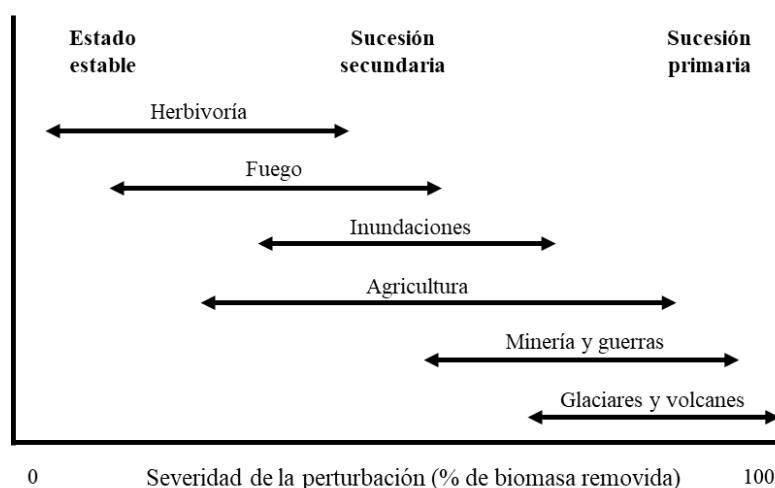


**Figura 1:** Porcentaje de Severidad de los diferentes tipos de perturbaciones desde un estado estable del funcionamiento ecosistémico hasta la sucesión primaria. Tomado de Chapin III *et al.* (2011)

### **1.1.2. El fuego como perturbación**

En diferentes ecosistemas a lo largo de todo el mundo, los incendios naturales o antrópicos forman parte de su dinámica (Buisson *et al.* 2019, Cheney y Sullivan 2008, Knapp *et al.* 1998, Bond y van Wilgen 1996). Para que un incendio se genere se tienen que dar ciertas condiciones, las que pueden ser resumidas en un esquema conocido como triángulo del fuego. Debe haber una fuente de calor para iniciar el fuego, una cantidad suficiente de combustible (biomasa vegetal) y oxígeno. Para que la propagación ocurra en el espacio, la biomasa vegetal tendrá que estar lo suficientemente seca con cierta continuidad espacial (Cheney y Sullivan, 2008). A lo largo de la historia, los incendios han contribuido a modelar el aspecto del planeta (Scott 2018, Scott *et al.* 2014). En la actualidad, aproximadamente la mitad del planeta está propenso a incendios (Keeley *et al.*, 2011) y la tercera parte está sujeto a incendios intensos y frecuentes (Chuvieco *et al.*, 2009). En algunos ecosistemas del mundo el fuego es un elemento esencial (Scott, 2018), mientras que las actividades humanas han alterado la frecuencia y el tamaño de los incendios promoviendo cambios de estados en los ecosistemas (Miller *et al.* 2019, Archibald *et al.* 2013, Chapin III *et al.* 2011). Las quemas antrópicas pueden ser realizadas de manera puntual y parcheada para mantener un estado de la vegetación, como puede ser el caso de las quemas de campo realizadas por productores ganaderos en diferentes pastizales del mundo (Fuhlendorf *et al.* 2009, Prober *et al.* 2007, Laterra *et al.* 1998). Las quemas pueden ser realizadas sobre grandes extensiones con el fin de promover un cambio en el uso del suelo, como los recientes incendios llevados a cabo en diferentes partes del mundo. Contrariamente, la supresión del fuego puede causar modificaciones en la estructura y el funcionamiento de la vegetación con diferentes consecuencias (Buisson *et al.*, 2019). Los pastizales pueden llegar a convertirse en arbustales (Ratajczak *et al.*, 2014) o aumentar la presencia de árboles en caso de estar cerca de propágulos provenientes de sistemas boscosos (Overbeck *et al.*, 2007). En otros ecosistemas se han observado una disminución en la riqueza de especies vegetales debido a la supresión del fuego (Abreu *et al.*, 2017), e incluso las consecuencias pueden ser catastróficas, como las ocurrida en Yellowstone Park a fines del siglo pasado (Wallace, 2004).

En algunas regiones del planeta, la presencia del fuego es fundamental para el mantenimiento de la vegetación y de los servicios ecosistémicos que provee. En las regiones con clima mediterráneo el fuego es un elemento esencial, ya que existe un gran desarrollo de la vegetación durante la estación lluviosa y las precipitaciones superan los valores de evapotranspiración (Rundel *et al.* 2018). Este bioma se distribuye a lo largo de todo el mundo: California en Estados Unidos, región central en Chile, Cuenca Mediterránea en diversos países europeos y norte de África, Suroeste de Australia y Sudáfrica (Rundel *et al.* 2018). Durante la estación seca de verano, la biomasa seca de las plantas se acumula debido a una baja intensidad de grandes herbívoros y, como es altamente combustible, queda propensa a incendios frecuentes e intensos (Keeley *et al.* 2011, de Booyesen y Tainton 1984). Como consecuencia, las plantas y los animales han desarrollado adaptaciones y estrategias para hacer frente a los incendios recurrentes (Pausas 2019, Groom y Lamont 2015, Keeley *et al.* 2011, Bond y Scott 2010). Los biomas que están determinados por vegetación herbácea tienen todos los ingredientes necesarios para que exista una alta actividad del fuego (Bond y Parr, 2010). La frecuencia de incendios es el segundo predictor en explicar la cobertura de especies leñosas a lo largo de un gradiente de precipitaciones en las sabanas africanas (Sankaran *et al.*, 2008). El *Cerrado* (Brasil) es un bioma tipo sabana sujeto a incendios frecuentes (Durigan 2020, Fidelis 2020, Bond y Parr 2010), ya que las gramíneas C<sub>4</sub> son muy productivas durante la estación húmeda y sus restos vegetales muertos se acumulan en pie durante la estación seca (Bond, 2008). A diferencia de los ecosistemas mediterráneos, en las sabanas y pastizales el fuego generalmente no estimula la germinación (López-Mársico *et al.* 2019a, Kin *et al.* 2016, Fidelis *et al.* 2016, 2010a, Overbeck *et al.* 2006). La mayoría de las especies de estos biomas persisten después del fuego por medio del rebrote desde estructuras subterráneas o cercanas a la superficie del suelo (López-Mársico *et al.* 2020, Pausas *et al.* 2018, Overbeck y Pfadenhauer 2007, Overbeck *et al.* 2005).

El fuego es capaz de remover gran cantidad de biomasa vegetal y por lo tanto las plantas han desarrollado diferentes estrategias para persistir en ecosistemas propensos a incendios. Pausas *et al.* (2004) plantearon un modelo de grupos funcionales de respuesta de las plantas frente a eventos de incendios, basados en la

capacidad de rebrote (R) y en la persistencia de propágulos (P) (Figura 2). Algunas especies únicamente presentan la capacidad de rebrotar, luego de un incendio (rebrotadoras obligadas: R+ P-). Ejemplo de este tipo de respuesta son los alcornoques (*Quercus suber*), los cuales presentan una corteza dura y ancha que les permite evitar la muerte de los tejidos internos (Pausas, 1997). Un segundo grupo está conformado por especies que tienen la capacidad de rebrotar y poseen semillas que resisten o se protegen de los incendios (rebrotadoras facultativas: R+ P+). La gran mayoría de las especies perennes de diversos ecosistemas presentan este tipo de respuesta al fuego. Un tercer grupo está conformado por aquellas especies que no tienen la capacidad de rebrotar luego de ocurrido un incendio. Por lo tanto, vuelven a formar parte de la población a partir de la geminación (germinadoras obligadas: R- P+). Finalmente, algunas especies presentan semillas que no resisten las altas temperaturas y sólo vuelven a aparecer en la zona incendiada si poseen una elevada capacidad de colonización (germinadoras colonizadoras: R- P-). En estos últimos dos casos (R- P+ y R- P-) pueden considerarse a especies, tanto anuales como perennes, cuyas estructuras vegetativas no son capaces de tolerar un incendio.

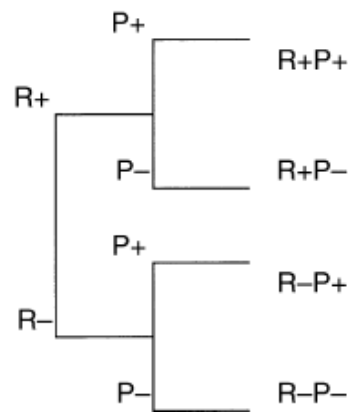


**Figura 2:** Calsificación de los grupos funcionales de respuesta al fuego definido por Pausas *et al.* (2004). R+: rebrotadoras, R-: no rebrotadoras, P+: propágulos persistentes y P-: propágulos no persistentes.

### **1.1.3. Incendios en pastizales**

Los pastizales son ecosistemas abiertos determinados por patrones climáticos y perturbaciones, como fuego y pastoreo (Pausas y Bond 2020, Oesterheld *et al.* 1999, Noy-Meir 1995, Lauenroth y Sala 1992). Los principales componentes del estrato herbáceo son los pastos (gramíneas), los cuales no desprenden sus hojas al envejecer y se acumulan en pie (Bond y Parr 2010, Metcalfe 1960). Cuando la biomasa no es removida por herbívoros, los pastizales se convierten en un medio propenso a incendios (Gibson 2009, Zedler 2007, Bond y Keeley 2005). En los pastizales, los elementos combustibles están suficientemente separados para permitir una buena oxigenación, y suficientemente cercanos para facilitar la propagación del fuego (Zedler, 2007). Debido a que el material combustible en general consiste de elementos finos (láminas foliares de las gramíneas), los incendios se propagan rápidamente y son de corta duración (Zedler 2007, Knapp *et al.* 1998). Si bien algunos autores sostienen que el fuego podría haber sido determinante en la evolución de los pastizales, hoy en día las quemaduras prescritas han reemplazado en gran medida a los incendios naturales (Bond 2008, Knapp *et al.* 1998). Las quemaduras prescritas son ampliamente utilizadas en pastizales de todo el mundo como herramienta de manejo con fines productivos, así como en planes de conservación y de restauración (Knapp *et al.* 1998, Bond y van Wilgen 1996, Howe 1994). En sitios que se desea recuperar o proteger áreas de pastizales, el fuego y/o el pastoreo son empleados para cambiar o para mantener la composición de especies vegetales respectivamente (Buisson *et al.* 2019, Borghesio 2009, Overbeck y Pfadenhauer 2007, Knapp *et al.* 1998).

Los efectos de las quemaduras prescritas sobre la comunidad vegetal han sido estudiados en diferentes regiones de pastizales del mundo. En los *Tallgrass prairie* de Estados Unidos existen trabajos de larga duración que consideran al fuego como un factor estructurador de estas comunidades vegetales (Collins y Calabrese 2012, Knapp *et al.* 1998, Collins *et al.* 1995, Collins y Wallace 1990, Gibson y Hulbert 1987). Se ha propuesto que el fuego promueve un recambio en la composición de especies. A medida que aumenta la frecuencia de incendios disminuye el contenido de N inorgánico en el suelo y también la diversidad vegetal (Collins y Calabrese

2012, Blair 1997, Collins *et al.* 1995, Gibson y Hulbert 1987). En estas condiciones las gramíneas C<sub>4</sub> prosperan y aumentan su cobertura ya que incorporan rápidamente el N disponible y pueden reducirlo a niveles en los que las especies de otros grupos funcionales (dicotiledóneas y gramíneas C<sub>3</sub>) ya no pueden acceder (Collins *et al.*, 1995). La supresión del fuego en esta región puede determinar que un pastizal se convierta en un arbustal (Ratajczak *et al.*, 2014).

En otras regiones de pastizales del mundo, el fuego es responsable de mantener la diversidad vegetal y la estructura de la vegetación. En pastizales y sabanas de Sudáfrica los incendios frecuentes, junto con el pastoreo por grandes herbívoros, determinan que se mantenga la diversidad vegetal, así como una dominancia de varias especies de gramíneas que conforman una matriz en un estrato basal (Kirkman *et al.*, 2014). A medida que disminuye la frecuencia de quemas, la riqueza de especies se ve reducida y el paisaje pasa a estar dominado por unas pocas especies formadoras de maciegas (Kirkman *et al.*, 2014). En las áreas de pastizales en la Cuenca mediterránea se ha propuesto que el fuego promueve cambios en la interacción entre las plantas (Incerti *et al.*, 2013). En sitios sin quemas recientes, la competencia por luz determina la estructura de la comunidad, mientras que en sitios recientemente quemados la facilitación de una especie formadora de maciegas promueve que varias especies crezcan asociadas a ella (Incerti *et al.*, 2013). En el sudeste de Australia, la mayoría de los pastizales que presentan gran diversidad han tenido una historia de incendios recurrentes (Prober *et al.* 2007, Morgan 1998). Se ha observado que la frecuencia de incendios puede determinar un cambio en la abundancia de las especies dominantes (Prober *et al.*, 2007). Los sitios frecuentemente quemados son dominados por una gramínea C<sub>4</sub> (*Themeda australis*), mientras que en los sitios con menor frecuencia de incendios ocurre un aumento en la abundancia de una gramínea C<sub>3</sub> (*Poa sieberiana*). Otros autores mencionan que la ausencia de incendios tiene consecuencias negativas sobre la diversidad vegetal ya que limita las oportunidades de establecimientos de especies de ciclo de vida corto (Zedler, 2007) y disminuye la riqueza de leguminosas, de especies con semillas pequeñas y/o de baja altura (Leach y Givnish, 1996).

#### **1.1.4. Fuego en pastizales del Río de la Plata**

Los pastizales del Río de la Plata constituyen una de las áreas de pastizales templados sub-húmedos más extensos del mundo, Cubren cerca de 700 000 km<sup>2</sup> entre los 28° y 38° de latitud sur entre el centro-este de Argentina, todo el territorio de Uruguay y el sur de Brasil (Oyarzabal *et al.* 2020, Dixon *et al.* 2014, Soriano *et al.* 1991). Algunos autores consideran que la parte norte de Uruguay y el sur de Brasil representan una transición entre pastizales templados y subtropicales (Andrade *et al.* 2018, Overbeck y Pfadenhauer 2007). En los pastizales del Río de la Plata se han registrado cerca de 5000 especies vegetales, de las cuales las familias Asteraceae y Poaceae son las más representativas (Andrade *et al.*, 2018). En esta región, los estudios ecológicos acerca de los efectos del fuego provienen principalmente de los *Campos sulinos* (Brasil) y de las *Pampas* (Argentina). Recientemente se ha avanzado en este tema en pastizales de Uruguay.

En los *Campos sulinos* (Rio grande do sul, Brasil) se plantea que el fuego y el pastoreo, han evitado que se desarrollen comunidades boscosas, que sería lo esperado de acuerdo a las condiciones climáticas (Beal-Neves *et al.* 2020, Overbeck *et al.* 2007, 2005, Oliveira y Pillar 2004). La ausencia de quemas por un tiempo prolongado promueve un incremento en la cobertura de arbustos y de gramíneas formadoras de maciegas (Fidelis *et al.* 2012, Overbeck y Pfadenhauer 2007). La gran cantidad de biomasa seca en pie de las gramíneas formadoras de maciegas dominantes (*Andropogon lateralis*, *Anthraenantia lanata*, *Elyonurus muticus*) determina que la luz no alcance el estrato basal (Overbeck y Pfadenhauer, 2007). Esto provoca una disminución de las hierbas arrosetadas y de las gramíneas postradas, por exclusión competitiva, y evita el establecimiento de otras especies a partir de los bancos de yemas y de semillas (Fidelis *et al.* 2010a, Müller *et al.* 2007, Overbeck y Pfadenhauer 2007, Overbeck *et al.* 2005). Un evento de quema genera un recambio de especies en la comunidad vegetal (Fidelis *et al.* 2012, Overbeck y Pfadenhauer 2007, Overbeck *et al.* 2005). Se produce un incremento en la cobertura de grupos funcionales que se encontraban escasamente representados, como las hierbas arrosetadas (Fidelis *et al.* 2012, Overbeck y Pfadenhauer 2007), y la riqueza

de especies puede incrementar (Overbeck *et al.*, 2005) o permanecer igual (Fidelis *et al.*, 2012).

En la *Pampa inundable* (Buenos Aires, Argentina), la quema en pajonales dominados por *Paspalum quadrifarium* puede generar cambios en la composición de especies, mejorar la calidad del forraje y aumentar la productividad primaria neta aérea a corto plazo (Lattera *et al.*, 1998). Además de abrir espacio en la vegetación para la accesibilidad del ganado, se plantea que el fuego promueve la invasión de especies exóticas (Lattera *et al.* 2003, Juan *et al.* 2000, Lattera 1997). Con respecto a la especie dominante, un incremento en la frecuencia de incendios, además de provocar una disminución de la altura de las maciegas, disminuye el tamaño de las plantas (Vignolio *et al.*, 2003). En la *Pampa Mesopotámica* (Entre Ríos, Argentina) se ha observado que las especies de arbustos típicas de la región presentan diferentes respuestas frente a los incendios (Biganzoli *et al.* 2009, Galíndez *et al.* 2009). Mientras que un evento de quema puede ser letal para una especie (*Baccharis dracunculifolia*), otras especies (*Baccharis medulosa*, *Acanthostyles buniifolius*) tienen la capacidad de rebrotar (Galíndez *et al.*, 2009). La mortalidad de *Acanthostyles buniifolius* únicamente fue observada en sitios con alta densidad de arbustos (Biganzoli *et al.*, 2009).

En Uruguay, el fuego se emplea en algunas regiones como herramienta de manejo para controlar especies arbustivas o pajonales (Royo Pallarés *et al.*, 2005). Por medio de quemas de campo, los productores ganaderos logran reducir temporalmente la abundancia de especies de baja palatabilidad. Estas especies son capaces de acumular gran cantidad de restos secos en pie y constituyen una condición indeseable para los productores ganaderos. Las quemas prescritas, en áreas dominadas por gramíneas formadoras de maciegas, promueven el rebrote tierno a partir de las yemas vegetativas. Este rebrote de láminas foliares tiernas causa una mejora en la calidad del forraje y promueve el consumo por parte del ganado doméstico (López-Mársico *et al.* 2019b, Berretta 2006, Royo Pallarés *et al.* 2005, Rosengurtt 1979). Los primeros intentos de evaluar los efectos del fuego sobre la comunidad vegetal en Uruguay datan de 1946, cuando Bernardo Rosengurtt en su

quinta contribución dedicó unas páginas para comentar algunas observaciones de quemados en espartillares de *Nasella charruana*. Pasado el tiempo, las publicaciones en las que se hace referencia al efecto del fuego consisten en descripciones puntuales u observaciones en artículos de distribución nacional (Pereira 2011, Gayo 2002, Berretta 1993, Bayce y Del Puerto 1989, Del Puerto 1978, 1969).

Estudios realizados recientemente muestran que para el rango de precipitaciones en el que se encuentra Uruguay existe una baja densidad de incendios, debido a que el pastoreo por ganado doméstico es capaz de reducir la biomasa vegetal y fragmenta la conectividad de incendios (Bernardi *et al.* 2019a, 2016). A diferencia de otras regiones del mundo, el pastoreo por ganado doméstico en nuestro país es capaz de reemplazar al fuego como factor que determina la existencia de estados alternativos de la vegetación (Altesor *et al.* 2019, Bernardi *et al.* 2019b). Se plantea que futuras investigaciones acerca de la posible expansión de los bosques hacia áreas dominadas por pastizales supondrán el estudio de la interacción entre el fuego y el pastoreo (Bernardi *et al.*, 2019b). Sin embargo, hasta donde tengo conocimiento, no existen datos provenientes de un proceso de investigación que permitan evaluar los efectos del fuego, y su interacción con el pastoreo, en pastizales de Uruguay. A partir del tema de esta tesis se ha avanzado en determinar los cambios sucesionales que ocurren en sitios bajo pastoreo que presentan diferente antigüedad de quema (Capítulo 2, López-Mársico *et al.* 2020). A su vez, se han realizado algunos avances con estudios observacionales y experimentales, en respuesta a factores directos e indirectos del fuego, sobre la germinación a partir de semillas (Capítulo 3, López-Mársico *et al.* 2019a) o a partir del banco de semillas (Cuello *et al.*, 2020).

## **1.2. OBJETIVO GENERAL**

El objetivo general de esta tesis fue evaluar los efectos del fuego, y en algunos casos la interacción con el pastoreo, a distintos niveles de organización y a diferentes escalas espacio-temporales, sobre la estructura vegetal de una comunidad de pastizal dominada por *Saccharum angustifolium* en la región Sierras del Este de Uruguay.

### **1.2.1. Objetivos específicos**

- 1- Describir el proceso sucesional en parches con diferente antigüedad de quema a través de una cronosecuencia espacial (Capítulo 2).
- 2- Evaluar los efectos del calor y el humo, a distintos niveles de intensidad de luz, sobre la germinación de seis especies nativas de la región (Capítulo 3).
- 3- Analizar los efectos de la interacción fuego-pastoreo sobre variables ambientales y sobre la estructura de la vegetación a distintos niveles de organización (Capítulo 4).

### **1.3. ESQUEMA GENERAL DE LA TESIS**

Esta tesis está dividida en cinco capítulos. El Capítulo 1 enmarca el tema general de la investigación con una revisión del papel de las perturbaciones, y en particular del fuego. Se presentan antecedentes a escala global y de los pastizales del Río de la Plata, así como de Uruguay en particular. Asimismo, se presenta el objetivo general y los objetivos específicos de esta tesis. Los tres capítulos siguientes constituyen los resultados provenientes de un proceso de investigación original y derivados de aproximaciones metodológicas diferentes. En el Capítulo 2 (publicado en *Applied Vegetation Science* en 2020) se describe el proceso sucesional desencadenado por quemaduras ocasionales y parcheadas en pastizales bajo pastoreo de una comunidad vegetal dominada por *Saccharum angustifolium* (Comunidad V) en Sierras del Este. En el Capítulo 3 (Publicado en *Folia Geobotanica* en 2019) se presenta el estudio de las principales variables, tanto directas como indirectas del fuego, y cómo podrían afectar a la germinación de seis especies perennes nativas (cuatro Asteraceae y dos Poaceae). En el Capítulo 4 se aborda un análisis completo de los efectos del fuego, y la interacción con el pastoreo, sobre un conjunto de variables bióticas y abióticas, a través de un experimento a campo en la región Sierras del Este. En el Capítulo 5 se sintetizan los resultados obtenidos, se discuten y se contrastan con estudios a escala regional y global. Finalmente se plantean las conclusiones generales, así como las perspectivas que surgen de los resultados de esta tesis.

## **2. HETEROGENEITY DECREASES AS TIME SINCE FIRE INCREASES IN A SOUTH AMERICAN GRASSLAND**

**Running title:** Fire promotes heterogeneity in grassland

Luis López-Mársico<sup>1</sup> (ORCID: 0000-0002-9489-6674), Felipe Lezama<sup>2</sup>, Alice Altesor<sup>1</sup>

Affiliations:

<sup>1</sup> Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225 (11400), Montevideo, Uruguay.

<sup>2</sup> Departamento de Sistemas Ambientales, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Garzón 780 (12900), Montevideo, Uruguay.

Correspondence: Luis López-Mársico, Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.

Email: [luislopez@fcien.edu.uy](mailto:luislopez@fcien.edu.uy)

Funding information

The research was funded by: Agencia Nacional de Investigación e Innovación (POS-NAC-2013-11159 and FCE-2013-100601); Comisión Sectorial de Investigación Científica (CSIC Grupos (433) and CSIC-INI-2013); Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (FPTA-305); Comisión Académica de Posgrado, and Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) CRN3095 which is supported by the US National Science Foundation (Grant GEO-1128040).

López-Mársico L, Lezama F, Altesor A. In press. Heterogeneity decreases as time since fire increases in a South American grassland. *Applied Vegetation Science*. <https://doi.org/10.1111/avsc.12521>.

## **2.1. RESUMEN BREVE**

Durante un incendio se consume la biomasa vegetal, ya que los restos secos acumulados en pie proporcionan el combustible para la propagación del fuego, y se generan parches de suelo descubierto que quedan propensos a la colonización de especies. En pastizales de Sierras del Este se registró la composición y la riqueza de especies, así como la cobertura por especies y de seis grupos de plantas en 18 parches pertenecientes a cuatro antigüedades diferentes de quema. También se registró el porcentaje de suelo desnudo y de la biomasa seca en pie, así como el número de estratos vegetales. En este estudio se detectaron 168 especies de plantas vasculares pertenecientes a 39 familias diferentes. Se determinó que la riqueza de especies disminuyó a medida que aumentó la antigüedad de la quema. La cobertura vegetal presentó un resultado exactamente opuesto al de la riqueza de especies. Este resultado estuvo explicado principalmente por un aumento en la cobertura de la especie dominante a medida que aumentó la antigüedad de la quema. Se plantea un ciclo a escala de parche adaptado de un modelo conocido como herbivoría pírica. A escala de paisaje se determinó que hay una coexistencia de parches en diferentes estados sucesionales. A esta misma escala se registró que hay una gran heterogeneidad en cuanto a la composición vegetal registrada en los sitios recientemente quemados. Los pastizales pertenecientes a esta comunidad vegetal requerirían quemas ocasionales, asincrónicas y parcheadas para generar cambios estructurales que permitan maximizar la heterogeneidad, tanto espacial como temporalmente.

## **2.2. ABSTRACT**

### Questions

Disturbances change the fundamental properties of grasslands on different spatio-temporal scales. Uruguay belongs to the Río de la Plata grasslands, and 60% is occupied by native grasslands dominated by perennial species. In plant communities dominated by tall tussock grasses, patchy and asynchronous field-burns are a traditional practice among ranchers. We asked: How do the structural characteristics of vegetation vary in patches with different time since the last fire?

## Location

Grassland of the Eastern Hills, Uruguay.

## Methods

We selected 18 grazed sites in order to obtain a spatial chronosequence with four age categories since the last fire: 6, 18, 30, and more than 60 months before sampling. Plant composition, species richness, coverage of each species, bare soil, and standing dead biomass were determined in plots of 25 m<sup>2</sup>. We used NMDS and MRPP to determine differences in community composition, and the ANOVA or Kruskal–Wallis test to compare structural variables between patches of different burning ages.

## Results

Patches of different burning age had different species composition. Species richness, Shannon diversity index, evenness, and bare soil decreased, whereas plant coverage, standing dead biomass, and vegetation strata increased as time since the last fire increased.

## Conclusions

Our study confirmed occasional and localized field-burns as major driver of vegetation change and structural diversity in a grazed native grassland dominated by a tall tussock grass. On a larger scale, we observed the coexistence of patches in different successional stages and differences in species composition between patches belonging to early stages. These grasslands require asynchronous burning of patches to generate structural changes that maximize both the spatial and temporal heterogeneity.

## Keywords

Species richness, plant coverage, plant groups, grazing, burn, *Saccharum angustifolium*, succession, Uruguayan grasslands.

## 2.3. INTRODUCTION

Disturbances are integral and relevant phenomena worldwide which can promote heterogeneity and change fundamental properties on different spatio-temporal scales in grassland ecosystems (Gibson, 2009). Traditionally, disturbances have been considered to be events that trigger the process of plant succession (Johnson & Miyanishi, 2007). Disturbance events generate mosaics of dynamic patches of vegetation with different successional stages (Fuhlendorf, Engle, Kerby, & Hamilton, 2009; Milchunas & Lauenroth, 1993; Pickett & White, 1985). It is widely recognized that fire and grazing are the main agents of disturbance, which determine the plant diversity in open (consumer-controlled) ecosystems, such as native grasslands (Archibald, Hempson, & Lehmann, 2019; Bond & Keeley, 2005; Oesterheld, Loreti, Semmartin, & Paruelo, 1999; Pausas & Bond, 2020). Furthermore, some authors argue that grazing and fire are as important as the climate in controlling some grassland ecosystems (Koerner & Collins, 2013; Pausas & Bond, 2019).

Grazing and fire can temporarily alter the structure in various grasslands worldwide by differentially influencing community dominance, diversity, and resource heterogeneity (Archibald et al., 2019; Bond & Keeley, 2005; Fuhlendorf et al., 2009; Gibson, 2009). In productive sub-humid native grasslands dominated by perennial species, large herbivores generally increase diversity through selective grazing (Lezama et al., 2014), and increase resource heterogeneity through trampling and nutrient deposition (Lezama & Paruelo, 2016; Mikola et al., 2009). Conversely, fire has been considered as a large-scale generalist “herbivore” that homogenizes resources (Bond & Keeley, 2005). In tall grasslands of North America, fire can uniformly remove aboveground biomass, and as fire frequency increases, it promotes species turnover, and a decrease in species diversity (Collins & Calabrese, 2012; Collins, Glenn, & Gibson, 1995; Gibson & Hulbert, 1987). Furthermore, there is a decrease in the abundance of forbs and C3 grasses, and concomitantly, an increase in the abundance of the fire-tolerant C4 grasses (Collins, 1992; Collins & Calabrese, 2012; Collins et al., 1995). On the other hand, fire suppression can determine

transitions from mesic grasslands to shrublands or woodlands (Ratajczak, Nippert, Briggs, & Blair, 2014). In South Africa, frequent fires result in short and diverse grasslands, weakly dominated by a group of grasses; as the frequency of fires decreases, species richness is reduced, resulting in dominance by a few tall tussock grasses (Kirkman et al., 2014). However, fire-grazing interaction can increase plant diversity even further, both in North America and South Africa (Collins & Barber, 1986; Koerner & Collins, 2013). In the Mediterranean basin, it has been proposed that fire promotes a change in the interaction between plant populations, from competition for light in long unburned areas to facilitation in recently burned areas, since many species benefit from growing in association with tussock grasses (Incerti et al., 2013). Most species-rich sites in south-eastern Australia have a history of frequent burning (Morgan, 1998). The lack of fire could have negative consequences for local biodiversity by limiting opportunities for the establishment of smaller and shorter-lived species (Zedler, 2007), as well as a loss of legumes, small-seeded species, and species of low stature (Leach & Givnish, 1996).

The Río de la Plata grasslands, distributed across eastern Argentina, southern Brazil and the entirety of Uruguay are considered one of the most extensive temperate sub-humid grassland areas of the world (Dixon, Faber-Langendoen, Josse, Morrison, & Loucks, 2014; Oyarzabal, Andrade, Pillar, & Paruelo, 2020; Soriano et al., 1991). Particularly, grasslands of Uruguay and southern Brazil belong to a wide subtropical to temperate transition zone (Andrade et al., 2018; Overbeck & Pfadenhauer, 2007). In the Brazilian Campos, it has been observed that in areas recently burned, the coverage of graminoids decreases, and species richness can increase or remain the same (Fidelis *et al.*, 2012; Overbeck, Müller, Pillar, & Pfadenhauer, 2005; Overbeck & Pfadenhauer, 2007). It has been observed that as time since the last fire increases, the standing dead biomass of the dominant tussock grasses accumulates, and prevents the establishment of other species through competitive exclusion, which causes a decrease in species richness (Overbeck et al., 2005). In the Argentinian flooding Pampa, the burning of tussock grass *Paspalum quadrifarium* can lead to a change in species composition, an improvement in forage quality, and a short-term increase in the aboveground productivity (Lattera et al.,

1998). A fire event opens up space for livestock accessibility and promotes the invasion by exotic species (Juan, Monterroso, Sacido, & Cauhépé, 2000; Laterra, Vignolio, Linares, Giaquinta, & Maceira, 2003; Laterra, 1997). The effects of fire on the structure of tussock grasses depend on the time since fire, and grazing (Laterra et al., 2003).

Experimental evidence has shown that grazing modifies the structure and functioning of the Uruguayan grasslands (Altesor, Oesterheld, Leoni, Lezama, & Rodríguez, 2005; Altesor et al., 2006; López-Mársico, Altesor, Oyarzabal, Baldassini, & Paruelo, 2015; Rodríguez, Leoni, Lezama, & Altesor, 2003). However, fire effects have been poorly studied in these areas. In grasslands of the geomorphological region Eastern Hills (Sierras del Este), field-burns can enhance the forage quality of the tussock grass *Saccharum angustifolium* (Panicoideae) and reduce its coverage (Royo Pallarés, Berretta, & Maraschin, 2005) creating open spaces prone to colonization by other species that propagate vegetatively or by seeds (López-Mársico, Farías-Moreira, Lezama, Altesor, & Rodríguez, 2019; Cuello, López-Mársico, & Rodríguez, 2020). In addition, it has been observed that the canopy of *S. angustifolium* can reduce the incidence of light reaching the lower plant stratum by up to 83% (López-Mársico et al., 2019). To our knowledge, no studies have been conducted on the community changes as time since the last fire increases. This study aimed to describe the post-fire successional process of a grazed community of native grasslands dominated by *S. angustifolium*. This goal was achieved through a spatial chronosequence of patches with different time since the last fire.

## **2.4. METHODS**

### **2.4.1. Study area**

The Río de la Plata grasslands cover about 700 000 km<sup>2</sup> between latitude 28° and 38° S, and host about 5000 plant species, represented mostly by the Asteraceae and Poaceae families (Andrade et al., 2018). In Uruguay specifically, 60% of the country is occupied by native original grasslands, where livestock is the main productive activity (Baeza, Rama, & Lezama, 2019), and most of them never has

been ploughed or sowed by exotic species. The study area is located in the Quebrada de los Cuervos protected landscape (QCPL), and surrounding areas (78 500 ha), which includes grasslands, shrublands, and woodlands (32°55'S, 54°26'W; Figure 1). The management of this area is a combination of livestock production and landscape conservation. The soils are Argisols; the average annual precipitation for the last 10 years before sampling was 1338 mm (distributed throughout the year, without distinction between dry and wet periods), and mean annual temperature for the same period was 17.1°C, with the maximum monthly average of 23.2°C in January, and minimum monthly average of 10.8°C in July (INIA-GRAS, 2018). The study area is part of the Eastern Hills, a geomorphological region that encompasses 25 000 km<sup>2</sup> (14.3% of the country's surface), of which 66% are native grasslands (Baeza et al., 2019).

Three grassland communities are recognized in this region with different physiognomy and environmental characteristics (Lezama, Pereira, Altesor, & Paruelo, 2019). The community II, (sparsely-vegetated grasslands *Trachypogon spicatus*-*Crocianthemum brasiliense*) is associated with shallow soils, and plant coverage between 60-80%. The community IV (densely-vegetated grasslands *Eryngium horridum*-*Juncus capillaceus*) is associated with medium and deep soils, and plant coverage near 100%. The community V (tall and densely-vegetated grasslands *Chascolytrum poomorphum*, *Paspalum pumilum*) is associated with humid or temporarily inundated soils, and plant coverage near 100%. The latter occupies concave zones of the landscape, and the vegetation physiognomy consist of two strata, one low, conformed by grasses and perennial herbaceous forbs (e.g. *Paspalum pumilum*, *Chascolytrum poomorphum*, *Eragrostis bahiensis*, *Axonopus fissifolius*, *Dichanthelium sabulorum*, *Centella asiatica*), and one tall (60 cm), dominated by *S. angustifolium*, a tussock grass featuring a landscape appearance of monospecific patches. This tussock grass accumulates a large amount of standing dead biomass because it has little grazing value. Therefore, these zones have historically been burned by livestock ranchers to promote the resprouting of *S. angustifolium*, and improve forage for domestic livestock (López-Mársico, Lezama, & Altesor, 2019; Royo Pallarés et al., 2005). The field-burns realized by livestock

ranchers are asynchronous depending upon the accumulation of standing dead material, which occurs between approximately 3 to 5 years without fire. Fire spreads quickly creating irregular patches (Bruzzone, López-Mársico, & Gallego, unpublished data) because the accumulation of combustible material is distributed heterogeneously. That is due, on the one hand, to burns in different years, and on the other hand, to the existence of patches of shallow soils that prevent the growth of *S. angustifolium*. In the QCPL and surrounding areas, about 500 burned patches have been registered in three different years, from 0.1 to 8 ha (Bruzzone et al., unpublished data). In the QCPL specifically, field-burns are allowed in some areas between autumn and spring, with the endorsement of the Sistema Nacional de Áreas Protegidas authorities (Bianco & Lapetina, 2013).

#### **2.4.2. Sampling sites**

All study sites belong to the community V (according to Lezama et al., 2019) and were burned always in winter-spring. The selection of the sampling sites was done in three steps to obtain a spatial chronosequence with four categories of time since the last fire: approximately 6, 18, 30, and more than 60 months before floristic sampling performed in February of 2016. Firstly, through interviews with livestock ranchers in the study area, zones that had not been burned for at least five years (burned more than 60 months before sampling) were selected. Secondly, from the image bank available on Google Earth, sites which had been burned in 2013 (approximately 30 months before sampling) were selected. Finally, through field-trips, other sites which had been burned in 2014 (approximately 18 months before sampling), and 2015 (approximately 6 months before sampling) were selected. Patches within the same paddock, which belonged to the same burning age category, were discarded. Once approximately 10 sites (larger than 1 ha) of each burning age category were located, a maximum of 5 sites were randomly selected. One of the burning age categories (30 months before sampling) had very small burned areas and therefore only three sites were included. The minimum distance between the different patches was 500 m. The 18 sites selected were georeferenced at the time of

floristic sampling, and each site was characterized according to the position and slope in the landscape.

In each site, species composition, richness, and coverage of each species, were determined according to the Braun Blanquet method in a 25 m<sup>2</sup> plot. Plants that could not be identified in the field were herborized and identified in the laboratory. Regarding taxonomic nomenclature, all species were carefully reviewed in online databases TROPICOS (<http://www.tropicos.org>, last access: 02/03/2020) and Instituto de Botánica Darwinion (<http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/Especies.asp>, last access, 02/03/2020). The species pool was classified into six plant groups (Figure 2). In our classification, the position of the buds (Raunkiaer's criterion) was joined with information obtained from other studies of the Río de la Plata grasslands (Altesor et al., 2019, 2005; Overbeck & Pfadenhauer, 2007). First, we separated the woody species from the herbaceous ones. Woody species were categorized as shrubs and sub-shrubs, and herbaceous species were categorized as annuals and perennials. The annual species include both dicots and monocots. The perennials were subdivided into tall tussock grasses, monocotyledons, and dicotyledons. The tall tussock grasses were distinguished from the other monocotyledons in having the greatest coverage in this plant community, and supplying the fuel for fire propagation. From the same 25 m<sup>2</sup> plots the percentages of coverage of each plant group, standing dead biomass, and bare soil were recorded. Additionally, the percentage of each vegetation stratum was recorded. The strata were defined based on the height of the vegetation. The basal stratum was determined by species up to 15 cm high (mostly monocots), the second stratum was determined by species up to 100 cm high (mostly tussock grasses), and the third stratum was determined by species greater than 100 cm high (shrubs).

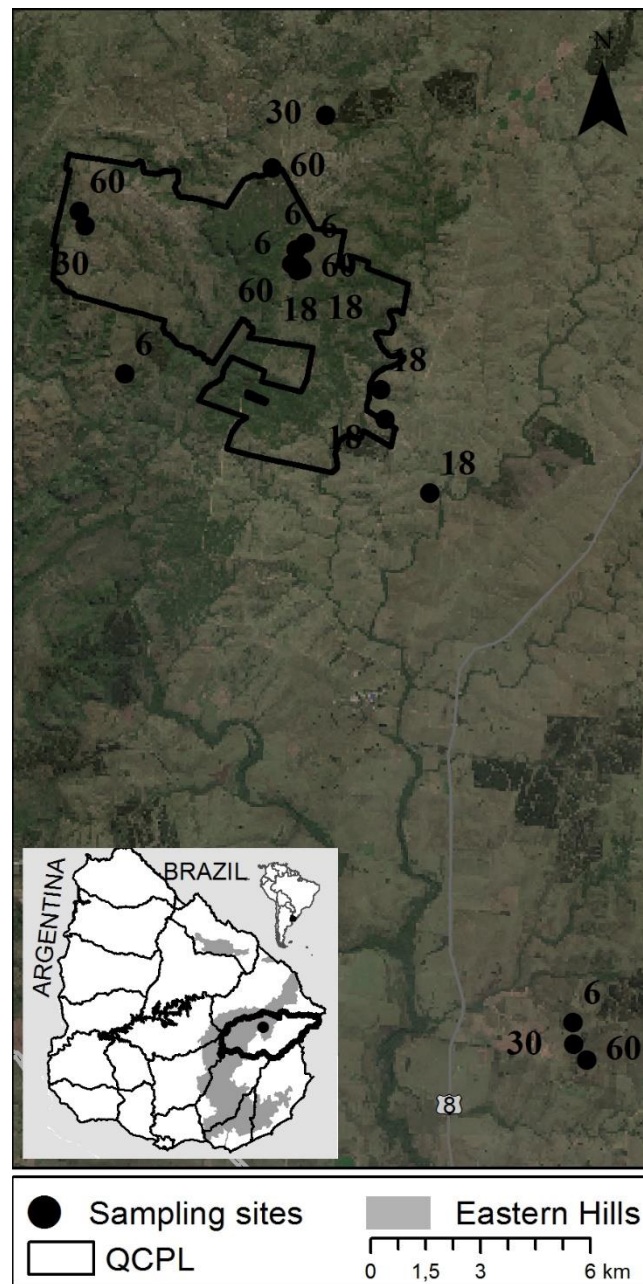


**Figure 1:** Location of 18 sampling sites with burning age in *Quebrada de los Cuervos* protected landscape (QCPL) and surrounding areas. The map of Uruguay denotes the limit of the Eastern Hills geomorphological region in gray.

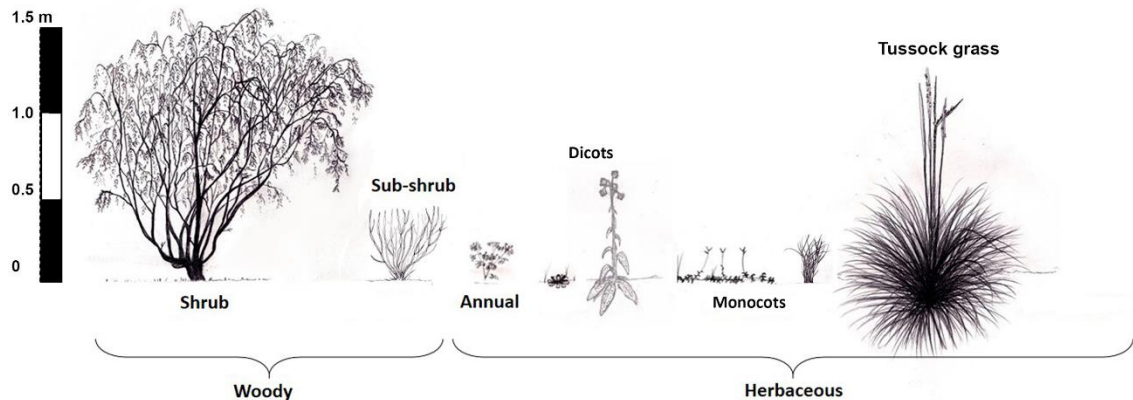


**Figure 2:** Classification of the species pool into six plant groups. The species were first divided into woody (shrubs and sub-shrubs) and herbaceous. The latter were divided into annuals and perennials (dicots, monocots and tussock grasses). The annual species and the little dicots are enlarged X 2 due to the small size.

#### **2.4.3. Data analysis**

We used Non-Metric Dimensional Scaling (NMDS) with a distance matrix based on the Sørensen's index calculated from quantitative data, to identify the main floristic gradients. Only species that were present in more than 10% of the sites (at least two out of 18) were included in the multivariate analysis since infrequent species of random occurrence can generate spurious results (McCune & Mefford, 2011). The matrix used in the analyses contained 125 species and 18 observations. Percent of variation in the original data that was explained by the ordination was calculated through Pearson  $r^2$ , correlating the distance between the plot scores in ordination space and the distance in the original matrix (McCune & Mefford, 2011). To explore the relationship between the ordination and plant structural variables, bare soil, and standing dead biomass, we computed correlations between the scores of each plot in the first two axes of the NMDS ordination and the corresponding values for each variable, using Pearson's  $r$  correlation coefficient. On the other hand,

IndVal calculated from species cover-abundance data (transformed to percentage values) were used to identify diagnostic species for each time since the last fire. The differences in community composition between patches of different time since the last fire were tested using the Multiresponse permutation procedure (MRPP). MRPP provides a statistic  $\delta$ , which is the weighted mean within-groups distance and is associated with a p-value that indicates the likelihood of getting a  $\delta$  equal or smaller than that observed by chance (McCune & Mefford, 2011). These statistical analyses were performed in the PCORD package (version 6.19).

We compared mean species richness, Shannon diversity index, evenness (Shannon diversity index divided by the natural logarithm of species richness), and total plant coverage among four different categories of time since the last fire using a one-way ANOVA. Means that were significantly different at  $p < 0.05$  were separated by Tukey post hoc. Data for bare soil, standing dead biomass, species richness, and coverage of the plant groups, among four different categories of time since the last fire, did not meet ANOVA assumptions and were analyzed using a Kruskal–Wallis test. All these statistical analyses were performed in Infostat v 2016 (Di Rienzo et al., 2016).

## **2.5. RESULTS**

### **2.5.1. Species composition and heterogeneity**

A total of 168 species of vascular plants belonging to 39 families were recorded in all sampling sites (Appendix S1). Most species (73%) belonged to two plant groups (monocots and dicots), while the other four plant groups comprised the remaining 27% of the species. The two dominant plant families were Poaceae (46 species) and Asteraceae (42 species). Within the Poaceae, the main genera were: *Paspalum* (7 species), *Eragrostis* (5 species), *Nasella* (4 species) and *Chascolytrum* (4 species), while within the Asteraceae the main genera were: *Baccharis* (8 species) and *Senecio* (3 species). In contrast, 22 plant families were represented by a single species.

Patches of different time since last fire had different species composition (MRPP: Observed  $\delta = 0.37$ ;  $p = 0.0001$ ). A two-axis ordination with a final stress value of 6.63 emerged as the best solution from the NMDS analysis. The two axes extracted represented 76.3% of the variation (Figure 3). The first axis showed a clear temporal pattern, and was positively correlated with species richness, bare soil, and dicots coverage, and negatively correlated with total plant coverage, standing dead biomass, and coverage of two plant groups: tall tussock grasses and shrubs. The second axis reflected spatial differences among recently burned sites, and was negatively correlated with annuals coverage.

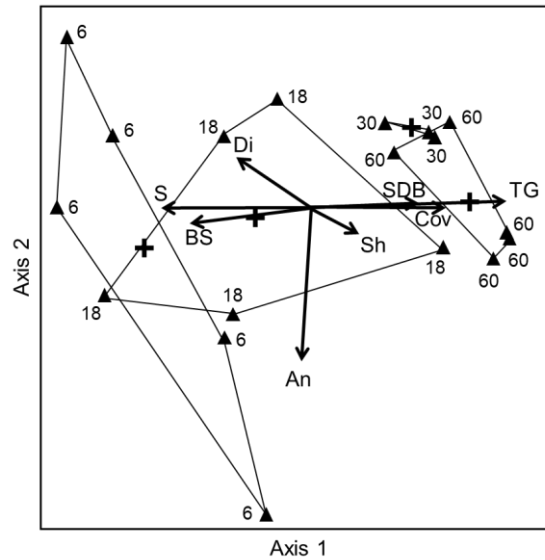


**Figure 3:** Configuration of (frequency) samples of species composition in a two-dimensional Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS) representation of the Bray-Curtis distances. Sampling plots (▲), boundaries (—) and centroids (+) of each plot group are indicated. The relationship between ordination scores and direction of explanatory variables are indicated (→). Species richness (S), plant coverage (Cov), bare soil (BS), standing dead biomass (SDB), coverage of the plant groups: Tussock grasses (TG), Dicots (Di), Shrubs (Sh) and Annuals (An). Only the variables from the secondary matrix, with an  $r^2$  value larger than 0.2, were plotted.

The indicator species were determined for each category of time since the last fire. In the sites burned approximately 6 months before sampling, the indicator species were two grasses (*Steinchisma hians* and *Aristida laevis*) and four dicots (*Senecio selloi*, *Solidago chilensis*, *Stenachaenium megapotamicum*, and *Plantago myosuroides*). In the sites burned approximately 18 months before sampling, the indicator species were two dicots (*Pterocaulon balansae* and *Stemodia verticillata*) and one shrub (*Baccharis spicata*). In the sites burned approximately 30 months before sampling, the indicator species were two grasses (*Eragrostis lugens* and *Schizachyrium microstachyum*) and one sub-shrub (*Baccharis trimera*). In the sites burned more than 60 months before sampling, the indicator species was only the tall tussock grass dominant in the study site (*Saccharum angustifolium*).

#### **2.5.2. Species richness, diversity and evenness**

Species richness, Shannon diversity index, and evenness tended to decrease as time since the last fire increased (Figure 4; Table 1). Species richness in the sites burned 6 and 18 months before sampling were 30% higher than in the sites burned more than 60 months before sampling, whereas the sites burned 30 months before sampling did not differ from the sites of the other burning ages ( $F = 3.5$ ;  $p = 0.04$ ; Figure 4). However, the species richness of the different plant groups showed no difference in the time elapsed since the last fire (Table 2). The diversity in the sites burned 6 and 18 months before sampling were between 25% and 60% higher than in the sites burned 30 and more than 60 months before sampling ( $F = 11.5$ ;  $p < 0.001$ ; Table 1). The evenness in the sites burned 6 months before sampling was 48% and 63% higher than in the sites burned 30 and more than 60 months before sampling respectively, whereas the sites burned 18 months before sampling did not differ from the sites of the other burning ages ( $F = 4.1$ ;  $p = 0.03$ ; Table 1).

#### **2.5.3. Soil coverage**

The total coverage of plants in the sites burned 6 months before sampling was between 14 % and 21% lower than in the sites of the other burning ages ( $F = 7.5$ ;  $p < 0.01$ ; Figure 4). The tall tussock grasses coverage showed a sustained increase from

30.2%, in the sites burned 6 months before sampling, to 79.2% in the sites burned more than 60 months before sampling ( $H = 14.5$ ;  $p < 0.01$ ; Table 2). The monocots coverage was marginally lower in the sites burned more than 60 months before sampling than in the sites of the other burning ages ( $H = 6.47$ ;  $p = 0.09$ ; Table 2). The sub-shrubs coverage was marginally higher in the sites burned 30 months before sampling than in the sites of the other burning ages ( $H = 7.37$ ;  $p = 0.06$ ; Table 2). The coverage of the three remaining plant groups did not show a different dynamic across time since the last fire (Table 2). The bare soil was maximum in the sites burned 6 months before sampling and it decreased as the time since the last fire increased ( $H = 14.2$ ;  $p < 0.01$ ; Table 1). Conversely, the standing dead biomass accumulation was minimum in the sites burned 6 months before sampling and maximum in the sites burned more than 60 months before sampling ( $H = 13.2$ ;  $p < 0.01$ ; Table 1). On the other hand, the sites burned more than 60 months before sampling had three vegetation strata (1- monocots and dicots, 2- tall tussock grasses and sub-shrubs and 3- shrubs), while the other burning ages had only the first two strata (Table 1).

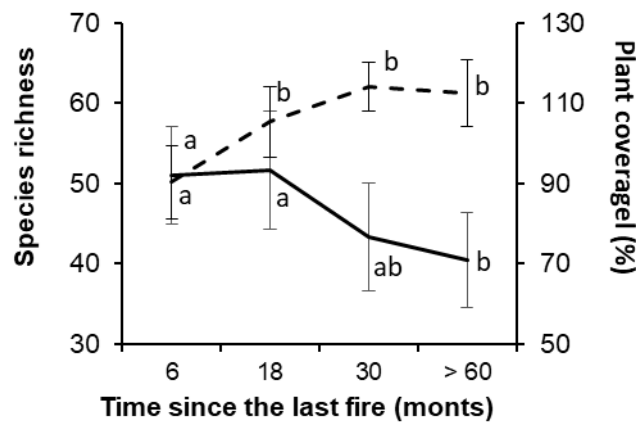


**Figure 4:** Mean species richness  $\pm$  SD (—) and total plant coverage  $\pm$  SD (---) at the four categories of time since the last fire in a grassland of the Eastern Hills, Uruguay. Different letters show significant differences among sites with different time since the last fire at  $p < 0.05$ .

**Table 1:** Mean values  $\pm$  SD of five structural variables in sites of four different categories of time since the last fire. Shannon diversity index (H), evenness (E), bare soil (BS), standing dead biomass (SDB) and strata number (SN). Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) between the four categories of time since the last fire.

| Structural<br>Variables | Time since the last fire (months) |                    |                   |                   |
|-------------------------|-----------------------------------|--------------------|-------------------|-------------------|
|                         | 6                                 | 18                 | 30                | >60               |
| H                       | $1.87 \pm 0.20$ a                 | $1.65 \pm 0.34$ a  | $1.33 \pm 0.10$ b | $1.17 \pm 0.06$ b |
| E                       | $0.13 \pm 0.03$ a                 | $0.10 \pm 0.03$ ab | $0.09 \pm 0.02$ b | $0.08 \pm 0.01$ b |
| BS                      | $15.0 \pm 7.1$ a                  | $4.4 \pm 3.7$ a    | 0 b               | 0 b               |
| SDB                     | 0 a                               | $1 \pm 2.2$ ab     | $5 \pm 0$ bc      | $15 \pm 7.1$ c    |
| SN                      | 2                                 | 2                  | 2                 | 3                 |

**Table 2:** Mean coverage and species richness of the six plant groups  $\pm$  SD, in four different categories of time since the last fire. Different letters indicate significant differences ( $p < 0.1$ ) between times since the last fire.

| Plant groups    | Coverage                          |              |              |             | Species richness |            |            |            |
|-----------------|-----------------------------------|--------------|--------------|-------------|------------------|------------|------------|------------|
|                 | Time since the last fire (months) |              |              |             |                  |            |            |            |
|                 | 6                                 | 18           | 30           | >60         | 6                | 18         | 30         | >60        |
| Tussock grasses | 30.2 ± 7.4c                       | 51.0 ± 9.6bc | 73.3 ± 7.6ab | 79.2 ± 7.8a | 1.2 ± 0.4        | 1.2 ± 0.4  | 1.0 ± 0    | 1.2 ± 0.4  |
| Monocots        | 29.5 ± 17.8a                      | 34.3 ± 20.7a | 29.7 ± 16.1a | 12.1 ± 5.9b | 20.2 ± 3.7       | 20.2 ± 3.3 | 18.3 ± 2.9 | 19.2 ± 3.6 |
| Dicots          | 15.9 ± 18.1                       | 10.7 ± 8.2   | 3.5 ± 3.1    | 6.6 ± 5.8   | 18.4 ± 4.2       | 16.8 ± 4.6 | 14.0 ± 8.7 | 11.8 ± 4.0 |
| Annuals         | 8.4 ± 10.4                        | 1.3 ± 2.2    | 0.3 ± 0.1    | 1.4 ± 2.2   | 5.2 ± 1.1        | 5.4 ± 0.9  | 4.0 ± 2.0  | 2.8 ± 1.9  |
| Sub-shrubs      | 1.4 ± 0.8a                        | 1.0 ± 0.9a   | 5.8 ± 0.6b   | 1.6 ± 2.1a  | 3.8 ± 1.1        | 5.0 ± 1.9  | 3.3 ± 0.6  | 2.8 ± 1.3  |
| Shrubs          | 5.1 ± 4.7                         | 7.1 ± 10.8   | 1.4 ± 1.5    | 11.5 ± 9.2  | 2.2 ±0.4         | 3.0 ± 1.4  | 2.7 ± 2.1  | 2.6 ± 1.1  |

## 2.6. DISCUSSION

This study provides evidence about the successional process triggered by field-burns in a native grassland dominated by a tall tussock grass and under livestock grazing. Two main observations result from this work: temporal heterogeneity on a small patch scale, and spatio-temporal heterogeneity on a large scale. On a patch scale, fire removes aboveground biomass of the dominant species (*S. angustifolium*) and causes a release of resources, such as space and light (López-Mársico et al., 2019; Royo Pallarés et al., 2005). The bare soil gaps that appeared are quickly colonized by herbaceous monocots and dicots, and we observed that species richness, diversity index and evenness decreased as time since the last fire increased. There was also a species turnover, and an accumulation of standing dead biomass as time since the last fire increased. On a large scale, asynchronous field-burns generate a mosaic of patches of different ages. In addition, differences in species composition between patches belonging to the same stage decreased as time since the last fire increased.

According to the structural changes in the vegetation through spatial chronosequence, we propose a model that represents a patch-scale cycle (Figure 5), based on the Pyric-Herbivory model (Fuhlendorf et al., 2009). The cycle starts with a burning event and goes through different stages as time since the last fire increases. After a burning event, areas of bare soil are prone to be colonized by different species which explains the aforementioned marked turnover of species, as in other grasslands worldwide (Kirkman et al., 2014; Koerner & Collins, 2013; Overbeck & Pfadenhauer, 2007). The existence of a large regional species pool, which is locally variable, leads to a high variability among patches (Appendix S1). The tall tussock *S. angustifolium* resprouts, thus improving the forage quality and promoting their consumption by livestock. It has been demonstrated that after fire, herbivores are attracted to burned areas (Fuhlendorf & Engle, 2004; Laterra et al., 2003). In Uruguayan grasslands, grazing drastically increases the local diversity (Altesor et al., 2005; Rodríguez et al., 2003). The selective herbivory on recently burned patches could explain why it is that species richness does not decrease until at least 30 months have passed since the fire event. After that time, the forage quality of *S.*

*angustifolium* decreases and their consumption is avoided, resulting in an increase of their coverage. The patch-scale cycle ends when *S. angustifolium* becomes dominant and a large amount of standing dead biomass accumulates again; the species richness decreases and the patches homogenize. Under these conditions, after approximately five years since the last fire, livestock ranchers usually burn the patch again which restarts the cycle.

On a large scale, two processes promote spatial heterogeneity: the temporal dynamics generated by asynchronous burning, and the differential colonization of recently burned patches. The successional processes, which occur simultaneously, generate dynamic mosaics of vegetation patches of different stages. The ordination shows that differences in species composition, as well as in other structural variables of the plant community, occur as time since the last fire increases. In addition, the habitat patchiness generated by occasional and localized burns may be increased by selective grazing (Adler, Raff, & Lauenroth, 2001), which in turn, may promote a heterogeneous mosaic of shifting patches (Fuhlendorf et al., 2009). The other process is mediated by differences in spatial colonization, a sort of rescue-effect (Brown & Kodric-Brown, 1977). Fire removes aboveground biomass of competitively dominant species, and bare soil patches are colonized through vegetative propagation from neighboring sites, by germination of a bank or seed rain, or through resprouting from a bud bank (López-Mársico et al., 2019; Cuello et al., 2020). These multiple colonization events could explain various spatial dynamics in patches of the same burning age. The high number of indicator species found in the recently burned patches reflects the spatial heterogeneity at this stage of plant succession.

We observed that, when no field-burns are performed for more than 60 months, the tussock grasses group became dominant, and replaced the other monocots. Although species richness of monocots was not affected by the time since the last fire, they remained stable until 30 months since last fire, and then declined by less than half in the oldest burned sites. It is likely that, the light reduction results in a competitive effect on the monocots. A study in South African grasslands showed a decline in grasses richness as fire frequency decreased (Kirkman et al., 2014). In our study, total species richness decreased as time since the last fire increased, though no

single plant group can explain this decline. Furthermore, we observed that a third plant stratum of the shrub *Acanthostyles buniifolius* appeared in sites that had been burned more than 60 months before sampling. This species is widely distributed in Uruguayan grasslands (Altesor et al., 2005, 2006; Fernández & Altesor, 2019; Fernández, Lezama, & Rodríguez, 2019; Fernández, Texeira, & Altesor, 2014) with no apparent dependence on fire. In some mesic grasslands, encroachment results from overgrazing and reduced fire frequency (Gibson, 2009; Ratajczak et al., 2014). However, in Uruguayan grasslands, encroachment has been observed both in ungrazed, and in unburned sites (Altesor et al., 2006; Bernardi, Holmgren, Arim, & Scheffer, 2016).

#### **2.6.1. Implications**

In this study, we registered some consequences which burning, as part of the traditional management practice among livestock ranchers, has on the vegetation structure. Prescribed burns, carried out at different times and places, are conducted to improve forage quality and decrease the coverage of the tussock grass *S. angustifolium*. Our results show that this management practice could prevent homogenization of vegetation by maintaining diversity, both on a small, and on a large scale. Similar results have been observed in studies where biomass is only removed by domestic livestock (Ferreira et al., 2020; Rodríguez et al., 2003). Other authors have recently shown that, in the same plant community, burned areas under livestock grazing are more productive than unburned and ungrazed areas (Gallego, Paruelo, Baeza, & Altesor, 2020). Therefore, we propose that these grasslands, dominated by a tall tussock grass, require asynchronous burning of patches in order to generate structural changes, which maximize the spatial and temporal heterogeneity, as well as the aboveground productivity.

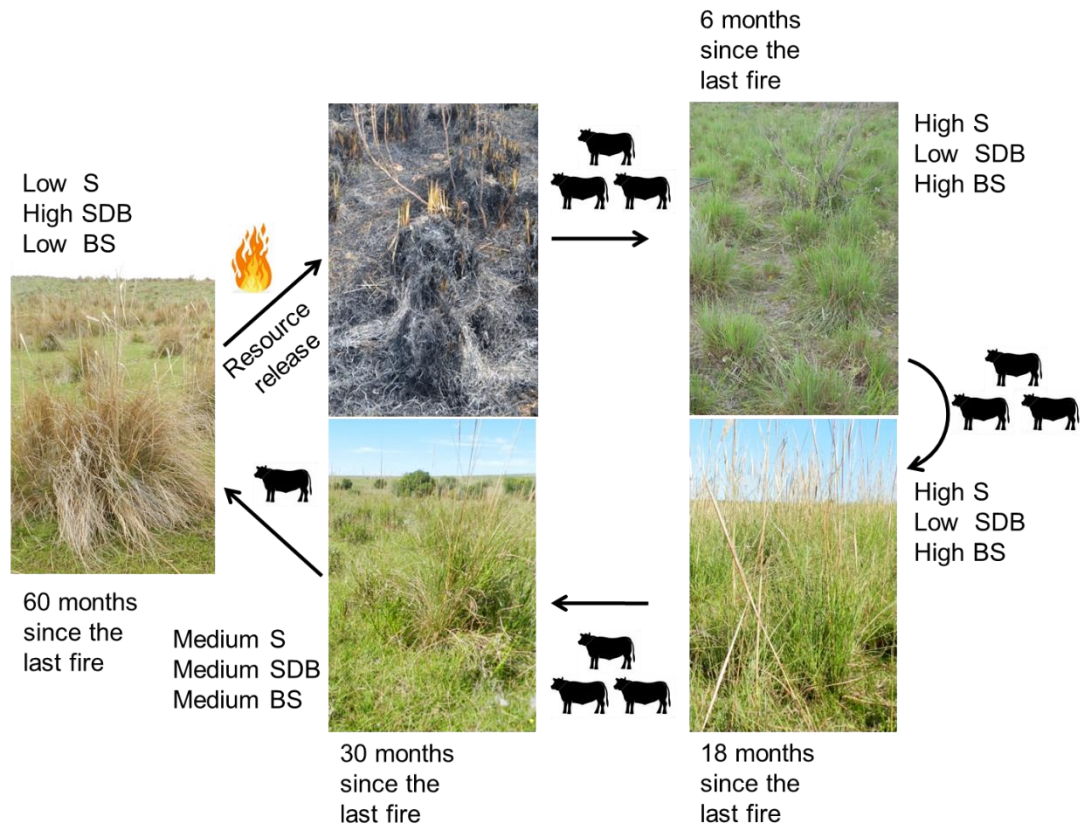


**Figure 5:** Diagram showing a cycle of structural changes in a native grassland dominated by tall tussock grasses under livestock grazing, after a field-burn event in Eastern Hills, Uruguay, based on Pyric-Herbivory model proposed by Fuhlendorf et al., (2009). The patch-scale cycle starts when the biomass and standing dead biomass of *S. angustifolium* is burned and the grazing pressure increases. Areas of bare soil are colonized by different species, promoting an increase in species richness within the first 6 months after the fire. The plants of *S. angustifolium* keep resprouting and standing dead biomass begins to accumulate. The forage quality of *S. angustifolium* decreases and their consumption is avoided, resulting in an increase of their coverage. The cycle ends when *S. angustifolium* becomes dominant again, and a large amount of standing dead biomass is accumulated; the species richness and bare soil decreases. Under these conditions, the livestock ranchers burn again and the cycle is restarted. The number of cows represents the grazing pressure in each moment of the cycle. S = species richness, SDB = standing dead biomass, and BS = bare soil.

## 2.7. ACKNOWLEDGEMENTS

We thank B. Bazzoni and E. Salengue for assistance in the field samplings; F. Gallego, A Geymonat and M. Ferrón for technical assistance. Also, we thank Iguini, DeMichelli, Berazategui and Quiñones-Dellepiane families; Cooperativa Agraria Quebrada de los Cuervos; Dirección de Turismo of the Intendencia Municipal de Treinta y Tres and Director of the Quebrada de los Cuervos protected landscape, Daniel Erman, for the support and logistic facilitation provided throughout the process.

## 2.8. REFERENCES

- Adler, P. B., Raff, D. A., & Lauenroth, W. K. (2001). The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*, 128(4), 465–479. <https://doi.org/10.1007/s004420100737>
- Altesor, A., Gallego, F., Ferrón, M., Pezzani, F., López-Mársico, L., Lezama, F., ... Paruelo, J. M. (2019). Inductive approach to build State-and-Transition Models for Uruguayan grasslands. *Rangeland Ecology & Management*, 72, 1005–1016. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2019.06.004>
- Altesor, A., Oesterheld, M., Leoni, E., Lezama, F., & Rodríguez, C. (2005). Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 179(1), 83–91. <https://doi.org/10.1007/s11258-004-5800-5>
- Altesor, A., Piñeiro, G., Lezama, F., Jackson, R. B., Sarasola, M., & Paruelo, J. M. (2006). Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 17(3), 323–332. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02452.x>
- Andrade, B. O. T. T., Marchesi, E., Burkart, S., Setubal, R. B., Lezama, F., Perelman, S., ... Boldrini, I. I. (2018). Vascular plant species richness and distribution in the Río de la Plata grasslands. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 188(3), 250–256. <https://doi.org/https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy063>

- Archibald, S., Hempson, G. P., & Lehmann, C. (2019). A unified framework for plant life-history strategies shaped by fire and herbivory. *New Phytologist*, 224(4), 1490–1503. <https://doi.org/10.1111/nph.15986>
- Baeza, S., Rama, G., & Lezama, F. (2019). Cartografía de los pastizales naturales en las regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas. Ampliación y actualización. In A. Altesor, L. López-Mársico, & J. M. Paruelo (Eds.), *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de los pastizales II* (pp. 26–47). Montevideo, Uruguay: FPTA-INIA.
- Bernardi, R. E., Holmgren, M., Arim, M., & Scheffer, M. (2016). Why are forests so scarce in subtropical South America? The shaping roles of climate, fire and livestock. *Forest Ecology and Management*, 363, 212–217. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.032>
- Bianco, A., & Lapetina, J. (2013). *Prácticas ganaderas recomendadas para el manejo y conservación de pastizales naturales: Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos Programa de Manejo de Pastizales*. Montevideo, Uruguay: Ministerio de Vivienda, Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente.
- Bond, W. J., & Keeley, J. E. (2005). Fire as a global “herbivore”: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(7), 387–394. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.025>
- Brown, J., & Kodric-Brown, A. (1977). Turnover rates in insular biogeography: Effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58(2), 445–449.
- Collins, S. L. (1992). Fire frequency and community heterogeneity in tallgrass prairie vegetation. *Ecology*, 73(6), 2001–2006. <https://doi.org/10.2307/1939208>
- Collins, S. L., & Barber, S. C. (1986). Effects of disturbance on diversity in mixed-grass prairie. *Vegetatio*, 64(2–3), 87–94. <https://doi.org/10.1007/BF00044784>
- Collins, S. L., & Calabrese, L. B. (2012). Effects of fire, grazing and topographic variation on vegetation structure in tallgrass prairie. *Journal of Vegetation Science*, 23(3), 563–575. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01369.x>

- Collins, S. L., Glenn, S. M., & Gibson, D. J. (1995). Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. *Ecology*, 76(2), 486–492. <https://doi.org/10.2307/1941207>
- Cuello, N., López-Mársico, L., & Rodríguez, C. 2020. Field-burn vs. fire-related cues: germination from the soil seed bank of a South American temperate grassland. *Seed Science Research*, 30(3), 206-214.
- Di Rienzo, J., Casanoves, F., Balzarini, M., Gonzalez, L., Tablada, M., & Robledo, C. (2016). InfoStat versión 2016. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL: <http://www.infostat.com.ar>.
- Dixon, A. P., Faber-Langendoen, D., Josse, C., Morrison, J., & Loucks, C. J. (2014). Distribution mapping of world grassland types. *Journal of Biogeography*, 41(11), 2003–2019. <https://doi.org/10.1111/jbi.12381>
- Fernández, G., & Altesor, A. (2019). Differential responses of C3 and C4 grasses to shrub effects in a sub-humid grassland of South America. *Journal of Vegetation Science*, 30(2), 203–211. <https://doi.org/10.1111/jvs.12715>
- Fernández, G., Lezama, F., & Rodríguez, C. (2019). Decoupling facilitative effects in a temperate subhumid grassland: photosynthetic metabolism matters. *Plant Ecology & Diversity*, 12(1), 63–73. <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1572246>
- Fernández, G., Texeira, M., & Altesor, A. (2014). The small scale spatial pattern of C 3 and C 4 grasses depends on shrub distribution. *Austral Ecology*, 39(5), 532–539. <https://doi.org/10.1111/aec.12113>
- Ferreira, P. M. A., Andrade, B. O., Podgaiski, L. R., Dias, A. C., Pillar, V. D., Overbeck, G. E., ... Boldrini, I. I. (2020). Long-term ecological research in southern Brazil grasslands: Effects of grazing exclusion and deferred grazing on plant and arthropod communities. *PLoS ONE*, 15(1), e0227706. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227706>
- Fidelis, A., Blanco, C. C., Müller, S. C., Pillar, V. D., & Pfadenhauer, J. (2012). Short-term changes caused by fire and mowing in Brazilian Campos

- grasslands with different long-term fire histories. *Journal of Vegetation Science*, 23(3), 552–562. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01364.x>
- Fuhlendorf, S. D., & Engle, D. M. (2004). Application of the-grazing interaction to restore a sifting mosaic on tallgrass prairie. *Journal of Applied Ecology*, 41, 604–614.
- Fuhlendorf, S., Engle, D. M., Kerby, J., & Hamilton, R. (2009). Pyric herbivory: Rewilding landscapes through the recoupling of fire and grazing. *Conservation Biology*, 23(3), 588–598. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01139.x>
- Gallego, F., Paruelo, J. M., Baeza, S., & Altesor, A. (2020). Distinct ecosystem types respond differentially to grazing exclusion. *Austral Ecology*, (February). <https://doi.org/10.1111/aec.12870>
- Gibson, D. J. (2009). *Grasses and grassland Ecology*. Oxford University Press.
- Gibson, D. J., & Hulbert, L. C. (1987). Effects of fire, topography and year-to-year climatic variation on species composition in tallgrass prairie. *Vegetatio*, 72(3), 175–185. [https://doi.org/https://doi.org/10.1007/BF00039839](https://doi.org/10.1007/BF00039839)
- Incerti, G., Giordano, D., Stinca, A., Senatore, M., Termolino, P., Mazzoleni, S., & Bonanomi, G. (2013). Fire occurrence and tussock size modulate facilitation by *Ampelodesmos mauritanicus*. *Acta Oecologica*, 49, 116–124. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.03.012>
- INIA-GRAS. (2018). Estación, Banco de datos agroclimáticos 1965–2018. Estación experimental Treinta y Tres, Uruguay. [En línea]. Octubre de 2018. <http://www.inia.uy/gras/Clima/Banco-datos-agroclimatico>.
- Johnson, E. A., & Miyanishi, K. (2007). *Plant disturbance Ecology: The process and the response*. California: Elsevier Academic Press.
- Juan, V. F., Monterroso, L., Sacido, M. B., & Cauhépé, M. A. (2000). Postburning legume seeding in the Flooding Pampas, Argentina. *Journal of Range Management*, 53(3), 300–304. [https://doi.org/doi:10.2307/4003436](https://doi.org/10.2307/4003436)
- Kirkman, K. P., Collins, S. L., Smith, M. D., Knapp, A. K., Burkepile, D. E., Burns, C. E., ... Wragg, P. D. (2014). Responses to fire differ between South African

- and North American grassland communities. *Journal of Vegetation Science*, 25(3), 793–804. <https://doi.org/10.1111/jvs.12130>
- Koerner, S. E., & Collins, S. L. (2013). Small-scale patch structure in North American and South African grasslands responds differently to fire and grazing. *Landscape Ecology*, 28(7), 1293–1306. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9866-0>
- Lattera, P, Vignolio, O. R., Hidalgo, L., Fernández, O. N., Cauhépé, M. A., & Maceira, N. (1998). Dinámica de pajonales de paja colorada (*Paspalum* spp.) manejados con fuego y pastoreo en la Pampa deprimida argentina. *Ecotropicos*, 11(2), 141–149.
- Lattera, P, Vignolio, O. R., Linares, M. P., Giaquinta, A., & Maceira, N. (2003). Cumulative effects of fire on a tussock pampa grassland. *Journal of Vegetation Science*, 14(1), 43–54. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02126.x>
- Lattera, Pedro. (1997). Post-burn recovery in the flooding Pampa: Impact of an invasive legume. *Journal of Range Management*, 50(3), 274–277. <https://doi.org/Doi 10.2307/4003729>
- Leach, M. K., & Givnish, T. J. (1996). Ecological determinants of species loss in remnant prairies. *Science*, 273(5281), 1555–1558. <https://doi.org/10.1126/science.273.5281.1555>
- Lezama, F., Baeza, S., Altesor, A., Cesa, A., Chaneton, E. J., & Paruelo, J. M. (2014). Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science*, 25(1), 8–21. <https://doi.org/10.1111/jvs.12053>
- Lezama, F., & Paruelo, J. M. (2016). Disentangling grazing effects: trampling, defoliation and urine deposition. *Applied Vegetation Science*, 19(4), 557–566. <https://doi.org/10.1111/avsc.12250>
- Lezama, F., Pereira, M., Altesor, A., & Paruelo, J. M. (2019). Grasslands of Uruguay: classification based on vegetation plots. *Phytocoenologia*, In press. <https://doi.org/10.1127/phyto/2019/0215>

- López-Mársico, L., Altesor, A., Oyarzabal, M., Baldassini, P., & Paruelo, J. M. (2015). Grazing increases below-ground biomass and net primary production in a temperate grassland. *Plant and Soil*, 392(1–2), 155–162. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2452-2>
- López-Mársico, L., Farías-Moreira, L., Lezama, F., Altesor, A., & Rodríguez, C. (2019). Light intensity triggers different germination responses to fire-related cues in temperate grassland species. *Folia Geobotanica*, 54, 53–63. <https://doi.org/10.1007/s12224-019-09336-5>.
- López-Mársico, L., Lezama, F., & Altesor, A. (2019). ¿Qué sabemos sobre los efectos del fuego en pastizales? In A. Altesor & L. López-Mársico (Eds.), *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de los pastizales II* (pp. 97–107). Montevideo, Uruguay: INIA-FPTA.
- McCune, B., & Mefford, M. J. (2011). PC-ORD. Multivariate Software, Analysis of Ecological Data. Version 6.19. MjM. Gleneden Beach, Oregon, US.
- Mikola, J., Setälä, H., Virkajärvi, P., Saarijärvi, K., Ilmarinen, K., Voigt, W., & Vestberg, M. (2009). Defoliation and patchy nutrient return drive grazing effects on plant and soil properties in a dairy cow pasture. *Ecological Monographs*, 79(2), 221–244. <https://doi.org/10.1890/08-1846.1>
- Milchunas, D. G., & Lauenroth, W. K. (1993). Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*, 63(4), 327–366. <https://doi.org/https://doi.org/10.2307/2937150>
- Morgan, J. W. (1998). Composition and seasonal flux of the soil seed bank of species-rich *Themeda triandra* grasslands in relation to burning history. *Journal of Vegetation Science*, 9(2), 145–156. <https://doi.org/10.2307/3237113>
- Oesterheld, M. J., Loreti, M., Semmartin, M., & Paruelo, J. M. (1999). Grazing, fire and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. *Ecosystems of Disturbed Ground: Ecosystems of the World* 16, 287–306.
- Overbeck, G. E., Müller, S. C., Pillar, V. D., & Pfadenhauer, J. (2005). Fine-scale post-fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. *Journal of*

- Vegetation Science, 16(6), 655–664. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02408.x>
- Overbeck, G. E., & Pfadenhauer, J. (2007). Adaptive strategies in burned subtropical grassland in southern Brazil. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 202(1), 27–49. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2005.11.004>
- Oyarzabal, M., Andrade, B., Pillar, V. D., & Paruelo, J. (2020). Temperate Subhumid Grasslands of Southern South America. In *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-409548-9.12132-3>
- Pausas, J. G., & Bond, W. J. (2019). Humboldt and the reinvention of nature. *Journal of Ecology*, 107(3), 1031–1037. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13109>
- Pausas, J. G., & Bond, W. J. (2020). Alternative biome states in terrestrial ecosystems. *Trends in Plant Science*, 25(3), 250–263. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.11.003>
- Pickett, S. T. A., & White, P. S. (1985). *The Ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press INC.
- Ratajczak, Z., Nippert, J. B., Briggs, J. M., & Blair, J. M. (2014). Fire dynamics distinguish grasslands, shrublands and woodlands as alternative attractors in the Central Great Plains of North America. *Journal of Ecology*, 102(6), 1374–1385. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12311>
- Rodríguez, C., Leoni, E., Lezama, F., & Altesor, A. (2003). Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science*, 14(3), 433–440. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02169.x>
- Royo Pallarés, O., Berretta, E. J., & Maraschin, G. E. (2005). The South American Campos ecosystem. In J. M. Suttie, S. G. Reynolds, & C. Batello (Eds.), *Grasslands of the world* (pp. 171–219). FAO.
- Soriano, A., León, R. J. C., Sala, O. E., Lavado, R. S., Deregibus, V. A., Cauhépé, M. A., ... Lemcoff, J. H. (1991). Río de la Plata grasslands. In R. T. Coupland (Ed.), *Natural grasslands. Introduction and western hemisphere* (pp. 367–407). Amsterdam: Elsevier.

Zedler, P. H. (2007). Fire effects on grasslands. In *Plant disturbance Ecology: The process and the response* (pp. 397–439). California: Elsevier Academic Press.

## 2.9. APPENDIX

**2.9.1. Appendix S1:** List of species sampled in a Uruguayan grassland. The plant family and the plant functional type to which each species belongs are described. The life cycle (perennial or annual) and origin (native or exotic) are also shown.

| Species                          | Plant family  | Plant functional type | Perennial/Annual | Native/Exotic |
|----------------------------------|---------------|-----------------------|------------------|---------------|
| <i>Acanthostyles buniifolius</i> | Asteraceae    | Shrub                 | P                | N             |
| <i>Achyrocline alata</i>         | Asteraceae    | Subshrub              | P                | N             |
| <i>Achyrocline satureioides</i>  | Asteraceae    | Subshrub              | P                | N             |
| <i>Acmella decumbens</i>         | Asteraceae    | Dicot                 | P                | N             |
| <i>Adiantopsis chlorophylla</i>  | Pteridaceae   |                       | P                | N             |
| <i>Agalinis communis</i>         | Orobanchaceae | Subshrub              | P                | N             |
| <i>Agrostis montevidensis</i>    | Poaceae       | Monocot               | P                | N             |
| <i>Aloysia chamaedryfolia</i>    | Verbenaceae   | Shrub                 | P                | N             |
| <i>Andropogon ternatus</i>       | Poaceae       | Monocot               | P                | N             |
| <i>Andropogon selloanus</i>      | Poaceae       | Monocot               | P                | N             |
| <i>Aristida laevis</i>           | Poaceae       | Monocot               | P                | N             |
| <i>Aristida venustula</i>        | Poaceae       | Monocot               | P                | N             |
| <i>Aspilia montevidensis</i>     | Asteraceae    | Dicot                 | P                | N             |
| <i>Axonopus fissifolius</i>      | Poaceae       | Monocot               | P                | N             |

|                                |                  |          |   |   |
|--------------------------------|------------------|----------|---|---|
| <i>Baccharis glutinosa</i>     | Asteraceae       | Dicot    | P | N |
| <i>Baccharis megapotamica</i>  | Asteraceae       | Shrub    | P | N |
| <i>Baccharis ochracea</i>      | Asteraceae       | Subshrub | P | N |
| <i>Baccharis sp.</i>           | Asteraceae       | Subshrub | P | N |
| <i>Baccharis sp. 2</i>         | Asteraceae       | Subshrub | P | N |
| <i>Baccharis spicata</i>       | Asteraceae       | Subshrub | P | N |
| <i>Baccharis trimera</i>       | Asteraceae       | Subshrub | P | N |
| <i>Bacharis articulata</i>     | Asteraceae       | Shrub    | P | N |
| <i>Borreria dasycephala</i>    | Rubiaceae        | Dicot    | A | N |
| <i>Bothriochloa laguroides</i> | Poaceae          | Monocot  | P | N |
| <i>Bouchetia anomala</i>       | Solanaceae       | Dicot    | P | N |
| <i>Briza minor</i>             | Poaceae          | Monocot  | A | E |
| <i>Bromidium hygrometricum</i> | Poaceae          | Monocot  | P | N |
| <i>Buchnera longifolia</i>     | Orobanchaceae    | Dicot    | P | N |
| <i>Buddleja sp.</i>            | Scrophulariaceae | Shrub    | P | N |
| <i>Bulbostylis sp.</i>         | Cyperaceae       | Monocot  | A | N |
| <i>Carex bonariensis</i>       | Cyperaceae       | Monocot  | P | N |
| <i>Carex phalaroides</i>       | Cyperaceae       | Monocot  | P | N |
| <i>Carex sororia</i>           | Cyperaceae       | Monocot  | P | N |

|                                  |                 |          |   |   |
|----------------------------------|-----------------|----------|---|---|
| <i>Centella asiatica</i>         | Apiaceae        | Dicot    | P | N |
| <i>Chaetogastra gracilis</i>     | Melastomataceae | Dicot    | P | N |
| <i>Chaptalia exscapa</i>         | Asteraceae      | Dicot    | P | N |
| <i>Chaptalia piloselloides</i>   | Asteraceae      | Dicot    | P | N |
| <i>Chascolytrum poomorphum</i>   | Poaceae         | Monocot  | P | N |
| <i>Chascolytrum rufum</i>        | Poaceae         | Monocot  | P | N |
| <i>Chascolytrum subaristatum</i> | Poaceae         | Monocot  | P | N |
| <i>Chascolytrum uniolae</i>      | Poaceae         | Monocot  | P | N |
| <i>Chevreulia acuminata</i>      | Asteraceae      | Dicot    | P | N |
| <i>Chevreulia sarmentosa</i>     | Asteraceae      | Dicot    | P | N |
| <i>Chromolaena sp.</i>           | Asteraceae      | Shrub    | P | N |
| <i>Chromolaena hirsuta</i>       | Asteraceae      | Shrub    | P | N |
| <i>Chromolaena squarrulosa</i>   | Asteraceae      | Subshrub | P | N |
| <i>Cinnagrostis alba</i>         | Poaceae         | Monocot  | P | N |
| <i>Cirsium vulgare</i>           | Asteraceae      | Dicot    | A | E |
| <i>Cliococca selaginoides</i>    | Linaceae        | Dicot    | P | N |
| <i>Condea undulata</i>           | Lamiaceae       | Dicot    | P | N |
| <i>Conyza bonariensis</i>        | Asteraceae      | Dicot    | A | N |
| <i>Conyza monorchis</i>          | Asteraceae      | Dicot    | P | N |

|                                  |                |         |   |   |
|----------------------------------|----------------|---------|---|---|
| <i>Conyza primulifolia</i>       | Asteraceae     | Dicot   | A | N |
| <i>Conyza sumatrensis</i>        | Asteraceae     | Dicot   | A | N |
| <i>Crocanthemum brasiliense</i>  | Cistaceae      | Dicot   | P | N |
| <i>Cuphea glutinosa</i>          | Lythraceae     | Dicot   | P | N |
| <i>Cyclospermum leptophyllum</i> | Apiaceae       | Dicot   | A | N |
| <i>Cynodon dactylon</i>          | Poaceae        | Monocot | P | E |
| <i>Cyperus reflexus</i>          | Cyperaceae     | Monocot | P | N |
| <i>Cyperus sesquiflorus</i>      | Cyperaceae     | Monocot | P | N |
| <i>Danthonia montevidensis</i>   | Poaceae        | Monocot | P | N |
| <i>Daphnopsis racemosa</i>       | Thymelaeaceae  | Shrub   | P | N |
| <i>Desmanthus virgatus</i>       | Fabaceae       | Dicot   | P | N |
| <i>Desmodium incanum</i>         | Fabaceae       | Dicot   | P | N |
| <i>Dichantherium sabulorum</i>   | Poaceae        | Monocot | P | N |
| <i>Dichondra sericea</i>         | Convolvulaceae | Dicot   | P | N |
| <i>Dodonaea viscosa</i>          | Sapindaceae    | Shrub   | P | N |
| <i>Eleocharis sp.</i>            | Cyperaceae     | Monocot | P | N |
| <i>Eragrostis purpurascens</i>   | Poaceae        | Monocot | P | N |
| <i>Eragrostis bahiensis</i>      | Poaceae        | Monocot | P | N |
| <i>Eragrostis lugens</i>         | Poaceae        | Monocot | P | N |

|                                  |                |          |   |   |
|----------------------------------|----------------|----------|---|---|
| <i>Eragrostis nessii</i>         | Poaceae        | Monocot  | P | N |
| <i>Eragrostis sp.</i>            | Poaceae        | Monocot  | P | N |
| <i>Erechtites hieraciifolius</i> | Asteraceae     | Dicot    | A | N |
| <i>Eryngium eburneum</i>         | Apiaceae       | Dicot    | P | N |
| <i>Eryngium horridum</i>         | Apiaceae       | Dicot    | P | N |
| <i>Evolvulus sericeus</i>        | Convolvulaceae | Dicot    | P | N |
| <i>Facelis retusa</i>            | Asteraceae     | Dicot    | A | N |
| <i>Fimbristylis complanata</i>   | Cyperaceae     | Monocot  | P | N |
| <i>Galactia gracillima</i>       | Fabaceae       | Dicot    | P | N |
| <i>Galactia marginalis</i>       | Fabaceae       | Dicot    | P | N |
| <i>Galianthe fastigiata</i>      | Rubiaceae      | Subshrub | P | N |
| <i>Galium bigeminum</i>          | Rubiaceae      | Dicot    | A | N |
| <i>Galium hirtum</i>             | Rubiaceae      | Dicot    | A | N |
| <i>Galium richardianum</i>       | Rubiaceae      | Dicot    | A | N |
| <i>Gamochaeta americana</i>      | Asteraceae     | Dicot    | P | N |
| <i>Glandularia peruviana</i>     | Verbenaceae    | Dicot    | P | N |
| <i>Glandularia selloi</i>        | Verbenaceae    | Dicot    | P | N |
| <i>Gratiola peruviana</i>        | Plantaginaceae | Dicot    | P | N |
| <i>Gymnopogon sp.</i>            | Poaceae        | Monocot  | P | N |

|                                 |                |         |   |   |
|---------------------------------|----------------|---------|---|---|
| <i>Habenaria sp.</i>            | Orchidaceae    | Monocot | P | N |
| <i>Heimia apetala</i>           | Lythraceae     | Shrub   | P | N |
| <i>Herbertia lahue</i>          | Iridaceae      | Monocot | P | N |
| <i>Hydrocotyle sp.</i>          | Araliaceae     | Dicot   | P | N |
| <i>Hypericum campestre</i>      | Hypericaceae   | Dicot   | P | N |
| <i>Hypericum connatum</i>       | Hypericaceae   | Dicot   | P | N |
| <i>Hypochaeris radicata</i>     | Asteraceae     | Dicot   | P | N |
| <i>Hypoxis decumbens</i>        | Hypoxidaceae   | Monocot | P | N |
| <i>Jaegeria hirta</i>           | Asteraceae     | Dicot   | A | N |
| <i>Juncus capillaceus</i>       | Juncaceae      | Monocot | P | N |
| <i>Juncus imbricatus</i>        | Juncaceae      | Monocot | P | N |
| <i>Juncus pallescens</i>        | Juncaceae      | Monocot | P | N |
| <i>Juncus uruguensis</i>        | Juncaceae      | Monocot | P | N |
| <i>Krapovickasia flavescens</i> | Malvaceae      | Dicot   | P | N |
| <i>Mecardonia procumbens</i>    | Plantaginaceae | Dicot   | A | N |
| <i>Melica rigida</i>            | Poaceae        | Monocot | P | N |
| <i>Mikania cordifolia</i>       | Asteraceae     | Dicot   | P | N |
| <i>Mnesithea selloana</i>       | Poaceae        | Monocot | P | N |
| <i>Myrsine sp.</i>              | Primulaceae    | Shrub   | P | N |

|                                   |                |               |   |   |
|-----------------------------------|----------------|---------------|---|---|
| <i>Nassella juerguensis</i>       | Poaceae        | Monocot       | P | N |
| <i>Nassella neesiana</i>          | Poaceae        | Monocot       | P | N |
| <i>Nassella pauciciliata</i>      | Poaceae        | Monocot       | P | N |
| <i>Nassella</i> sp.               | Poaceae        | Monocot       | P | N |
| <i>Neocabreria serrulata</i>      | Asteraceae     | Shrub         | P | N |
| <i>Nierembergia calycina</i>      | Solanaceae     | Dicot         | P | N |
| <i>Nothoscordum</i> sp.           | Amaryllidaceae | Monocot       | P | N |
| <i>Oxalis lasiopetala</i>         | Oxalidaceae    | Dicot         | P | N |
| <i>Paspalum denticulatum</i>      | Poaceae        | Monocot       | P | N |
| <i>Paspalum dilatatum</i>         | Poaceae        | Monocot       | P | N |
| <i>Paspalum notatum</i>           | Poaceae        | Monocot       | P | N |
| <i>Paspalum plicatulum</i>        | Poaceae        | Monocot       | P | N |
| <i>Paspalum polyphyllum</i>       | Poaceae        | Monocot       | P | N |
| <i>Paspalum pumilum</i>           | Poaceae        | Monocot       | P | N |
| <i>Paspalum quadrifarium</i>      | Poaceae        | Tussock grass | P | N |
| <i>Pavonia glechomoides</i>       | Malvaceae      | Dicot         | P | N |
| <i>Pfaffia tuberosa</i>           | Amaranthaceae  | Dicot         | P | N |
| <i>Piptochaetium montevidense</i> | Poaceae        | Monocot       | P | N |
| <i>Piptochaetium stipoides</i>    | Poaceae        | Monocot       | P | N |

|                                    |                 |               |   |   |
|------------------------------------|-----------------|---------------|---|---|
| <i>Plantago myosuros</i>           | Plantaginaceae  | Dicot         | A | N |
| <i>Polygala sp.</i>                | Polygalaceae    | Dicot         | A | N |
| <i>Psidium salutare</i>            | Myrtaceae       | Subshrub      | P | N |
| <i>Pterocaulon balansae</i>        | Asteraceae      | Dicot         | P | N |
| <i>Pterocaulon polystachyum</i>    | Asteraceae      | Dicot         | P | N |
| <i>Rhynchosia sp.</i>              | Fabaceae        | Dicot         | P | N |
| <i>Rhynchospora megapotamica</i>   | Cyperaceae      | Monocot       | P | N |
| <i>Richardia humistrata</i>        | Rubiaceae       | Dicot         | P | N |
| <i>Rumohra adiantiformis</i>       | Dryopteridaceae |               | P | N |
| <i>Saccharum angustifolium</i>     | Poaceae         | Tussock grass | P | N |
| <i>Schinus lentiscifolius</i>      | Anacardiaceae   | Shrub         | P | N |
| <i>Schizachyrium microstachyum</i> | Poaceae         | Monocot       | P | N |
| <i>Schizachyrium tenerum</i>       | Poaceae         | Monocot       | P | N |
| <i>Scoparia montevidensis</i>      | Plantaginaceae  | Dicot         | P | N |
| <i>Scutellaria racemosa</i>        | Lamiaceae       | Dicot         | P | N |
| <i>Senecio brasiliensis</i>        | Asteraceae      | Dicot         | P | N |
| <i>Senecio pterophorus</i>         | Asteraceae      | Dicot         | P | N |
| <i>Senecio selloi</i>              | Asteraceae      | Subshrub      | P | N |
| <i>Setaria parviflora</i>          | Poaceae         | Monocot       | P | N |

|                                    |                |          |   |   |
|------------------------------------|----------------|----------|---|---|
| <i>Setaria vaginata</i>            | Poaceae        | Monocot  | P | N |
| <i>Sida rhombifolia</i>            | Malvaceae      | Subshrub | P | N |
| <i>Sisyrinchium sp.</i>            | Iridaceae      | Monocot  | P | N |
| <i>Solanum sp.</i>                 | Solanaceae     | Dicot    | P | N |
| <i>Solidago chilensis</i>          | Asteraceae     | Dicot    | P | N |
| <i>Spermacoe eryngioides</i>       | Rubiaceae      | Dicot    | P | N |
| <i>Sporobolus indicus</i>          | Poaceae        | Monocot  | P | N |
| <i>Steinchisma hians</i>           | Poaceae        | Monocot  | P | N |
| <i>Stemodia verticillata</i>       | Plantaginaceae | Dicot    | A | N |
| <i>Stenachaenium campestre</i>     | Asteraceae     | Dicot    | P | N |
| <i>Stenachaenium megapotamicum</i> | Asteraceae     | Dicot    | P | N |
| <i>Stylosanthes leiocarpa</i>      | Fabaceae       | Dicot    | P | N |
| <i>Stylosanthes montevidensis</i>  | Fabaceae       | Dicot    | P | N |
| <i>Symphyotrichum squamatum</i>    | Asteraceae     | Dicot    | P | N |
| <i>Tragia geraniifolia</i>         | Euphorbiaceae  | Dicot    | P | N |
| <i>Tridens brasiliensis</i>        | Poaceae        | Monocot  | P | N |
| <i>Turnera sidoides</i>            | Turneraceae    | Dicot    | P | N |
| <i>Verbena montevidensis</i>       | Verbenaceae    | Dicot    | P | N |
| <i>Vernonia echioides</i>          | Asteraceae     | Dicot    | P | N |

|                                 |               |       |   |   |
|---------------------------------|---------------|-------|---|---|
| <i>Wahlenbergia linarioides</i> | Campanulaceae | Dicot | P | N |
| <i>Zygostigma australe</i>      | Gentianaceae  | Dicot | P | N |

**3. LIGHT INTENSITY TRIGGERS DIFFERENT GERMINATION  
RESPONSES TO FIRE-RELATED CUES IN TEMPERATE GRASSLAND  
SPECIES**

Luis López-Mársico<sup>1\*</sup>; Lucía Farías-Moreira<sup>1</sup>; Felipe Lezama<sup>2</sup>; Alice Altesor<sup>1</sup>;  
Claudia Rodríguez<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Grupo de Ecología de Pastizales, Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales,  
Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Iguá 4225, CP 11400,  
Montevideo, Uruguay

<sup>2</sup> Departamento de Sistemas Ambientales, Facultad de Agronomía, Universidad de la  
República. Garzón 780, 12900 Montevideo, Uruguay.

\* [luislopez@fcien.edu.uy](mailto:luislopez@fcien.edu.uy). Telephone and Fax: 598 25258616

López-Mársico L, Farías-Moreira L, Lezama F, Altesor A, Rodríguez C. 2019. Light  
intensity triggers different germination responses to fire-related cues in temperate  
grassland species. *Folia Geobotanica*, 54 (1-2): 53 - 63.  
<https://doi.org/10.1007/s12224-019-09336-5>.

### **3.1. RESUMEN BREVE**

El fuego puede actuar de forma directa como indirecta, a través de diferentes señales sobre la germinación. En este capítulo se evaluó el efecto de algunas señales directas, como el golpe de calor y el humo, y una señal indirecta, como es la intensidad de luz sobre la germinación de seis especies nativas de la región Sierras del Este, en Uruguay. Por medio de un experimento de laboratorio, las seis especies seleccionadas (4 Asteraceae y 2 Poaceae) fueron sometidas a los siguientes tratamientos: temperatura (tres niveles) y humo (dos niveles), bajo dos intensidades de luz. Los efectos directos relacionados al fuego (golpe de calor y humo) no estimularon la germinación de ninguna de las especies consideradas. La mayoría de las especies, cuando se expusieron a golpe de calor a 100°C o a humo, mostraron un menor porcentaje de germinación o un retraso en el tiempo medio de germinación con respecto al tratamiento control. Sin embargo, las semillas sobrevivieron a la exposición a altas temperaturas, lo que indicaría que pueden tolerar un incendio. Se evidenció que la intensidad de luz es un factor clave para la expresión de los tratamientos evaluados. Las semillas respondieron a los tratamientos de golpe de calor y humo cuando se simuló el ambiente de alta intensidad de luz que se genera en el momento de un incendio. Los resultados obtenidos contribuyen al creciente conjunto de evidencias que indican que las señales del fuego no estimulan la germinación en pastizales sudamericanos.

### **3.2. ABSTRACT**

Fire is a widespread disturbance that affects plant individuals and populations. In fire-prone environments, like Mediterranean-type ecosystems, many species are stimulated to germinate by fire-related cues, such as heat and smoke. However, little is known about the effect of fire on seed germination of species from herbaceous communities, like temperate grasslands. In this study we assessed the germination response to direct (heat-shock and smoke) and indirect (light intensity) fire-related cues, of five herbaceous and one shrubby species that occur in natural grasslands of eastern Uruguay. All species are native and belong to the Poaceae (2 species) and Asteraceae (4 species) families. Seeds were subjected to smoke and heat-shock

treatments (50°C, 100°C) under two light intensities (high-light and low-light). We found that direct fire-related cues did not stimulate germination in any studied species. Most species showed a reduced percentage of germination or a delayed mean germination time, relative to the control, when exposed to heat-shock at 100°C or smoke. However, seeds survived to high temperatures, indicating that they can tolerate a fire event. Light was found to be a key germination cue. Treated seeds responded to fire-related cues mainly when we simulated the high-light environment after fire. Our results contribute to the growing body of evidence that many species from South American grasslands do not rely on recruitment by seeds after a fire event, but rather on the ability to resprout by means of subterranean or protected basal buds.

**Key-words:** heat-shock, smoke, high-light, seed germination, prescribed burning, Uruguay.

### 3.3. INTRODUCTION

Fire is a widespread disturbance that affects plant individuals and populations. After a burning event, plants may persist by vegetative regeneration (“resprouters”), by seed recruitment (“seeders”), or by combining both strategies (Pausas et al. 2004; Paula and Pausas 2008; Le Stradic et al. 2015; Zupo et al. 2016). Many grassland taxa are hemicryptophytes or geophytes (Raunkiaer 1934), and bear their regenerative buds at or below the soil surface. On the other hand, seeders rely on regeneration from seeds for post-fire recovery (Pausas et al. 2004; Paula and Pausas 2008). Typically, seeders allocate most of their resources to above-ground growth, and establish rapidly after fires (Verdú 2000).

To achieve a successful establishment, seeds must survive during fire, and germination may be stimulated by some fire-related cues, such as heat-shock and smoke (Keeley and Fotheringham 2000; Dayamba et al. 2008; Fidelis et al. 2016). Heat-shock can break dormancy by physiologically affecting the embryo or by physically affecting the pericarp (Baskin and Baskin 2014), and plant-derived smoke or aqueous smoke extracts promote germination in many plant families (Van Staden et al. 2000; Dayamba et al. 2008). Another important effect of burning is the removal of above-ground biomass and litter, resulting in an increase in light intensity at ground level (Hulbert 1988; Keeley and Fotheringham 2000). Seeds of some plant species require light for germination, especially those with small seeds (Milberg et al. 2000; Zhang et al. 2017), and the reduction of above-ground plant biomass after a fire may trigger the germination of these species. Also, canopy consumption changes light quality (low-red/far-red ratio) and daily soil temperature fluctuations, promoting germination in some species (Santana et al. 2013). However, no general trends arise from studies that tested the interaction of light with heat-shock and smoke (Long et al. 2011; Koo et al. 2015; Tavşanoğlu et al. 2017).

The response of seeds to fire-related cues has been extensively investigated in fire-prone environments, such as Mediterranean shrublands (Bond and Keeley 2005; Keeley et al. 2012) and savannas (Dayamba et al. 2008; Fichino et al. 2016; Ramos et al. 2016), but to a lesser extent in herbaceous communities, like temperate grasslands (Ortega and Laterra 2003; Overbeck et al. 2006; Le Stradic et al. 2015).

The Río de la Plata grasslands is one of the largest areas of natural temperate sub-humid grasslands of the world, covering more than 700,000 km<sup>2</sup> across eastern Argentina, Uruguay and southern Brazil (Soriano et al. 1991). Although the history of fire in the Río de la Plata grasslands is largely unknown, some studies from Argentina and Brazil have addressed its current effect. In southern Brazil, fire and grazing prevent the development of forests, which would be expected according to the humid climatic conditions of the region (Overbeck and Pfadenhauer 2007). In the Flooding Pampa, winter and spring burns of grasslands dominated by the tussock grass *Paspalum quadrifarium* Lam. (Panicoideae) favor the establishment of alien species (Latterra 1997; Latterra et al. 2003; Ortega and Latterra 2003). Additionally, other studies have analyzed the effect of heat and smoke on seed germination of species that thrive in these grasslands (e.g. Overbeck et al. 2006; Fidelis et al. 2010, Fidelis et al. 2016; Kin et al. 2016). In broad terms, fire-related cues did not stimulate seed germination of the species tested, suggesting a different pattern to that observed in some fire-prone environments like Mediterranean systems. To our knowledge, no studies have been conducted on the effect of fire on the germination of Uruguayan grassland species.

The aim of the present study was to assess the germination response to direct (heat-shock and smoke) and indirect (light intensity) fire-related cues, of five herbaceous and one shrubby species that occur in natural grasslands of eastern Uruguay. The species belong to the Poaceae (2 species) and Asteraceae (4 species) families. All species are native perennials (Fig. 1d-i) and five of them thrive well in burned areas (the grasses *Erianthus angustifolius* and *Aristida laevis* (Nees) Kunth (Aristidoideae), the composite forbs *Pterocaulon balansae* Chodat and *Stenachaenium megapotamicum* Baker, and the shrub *Acanthostyles buniifolius* (Hook. ex Arn.) R.M. King & H. Rob.). Accordingly, we expected a positive to neutral effect of the fire-related cues on the germination of these species. The composite forb *Solidago chilensis* Meyen is observed mostly thriving in unburnt areas, so we expected an opposite response in comparison to the other species.

### 3.4. MATERIAL AND METHODS

#### 3.4.1. Study system

The Río de la Plata grasslands host about 5000 species, of which 8 % are endemic, being Asteraceae, Poaceae and Fabaceae, the families with the largest number of species (Andrade et al. 2018). The entire region is considered a continuous plain, but hills or mesa relief, with a maximum elevation of 500 m above the plain, occur in some areas (Soriano et al. 1991). In Uruguay, 60 % of the territory is occupied by natural grasslands (Baeza et al. in press), and grazing by livestock is the main productive activity. The geomorphologic region *Sierras del Este* encompasses an area of 25,000 km<sup>2</sup> (14.3 % of the country's surface), and consists of a set of elevations with a SW-NE direction, being the region with the highest energy relief of the country (Fig. 1a). Three grassland communities are recognized in this region: the densely-vegetated grasslands (associated with medium and deep soils), the sparsely-vegetated grasslands (associated with shallow soils) and the tall and densely-vegetated grasslands (associated with humid or temporarily inundated soils) (Lezama et al. in press). The latter are dominated by the tall tussock grass *Erianthus angustifolius* Ness (Panicoideae) (Fig. 1c). The tussock growth-form consists of bunch like tufts sometimes more than a meter high, in which the hard, old, withered leaves are intermingled with the fresh, young, green leaves (Walter 1979). The tussocks are of little grazing value, and for this reason prescribed burning is used to reduce their cover (Royo Pallarés et al. 2005)(Fig. 1b). The large amount of dry standing dead matter and litter that accumulates over many growing seasons provides the necessary combustible fuel for fire ignition and spread. Prescribed burning not only enhances the forage quality of *E. angustifolius* plants, but may also create open spaces prone to be colonized by other species that propagate vegetatively or by seeds (López-Mársico, personal observation).

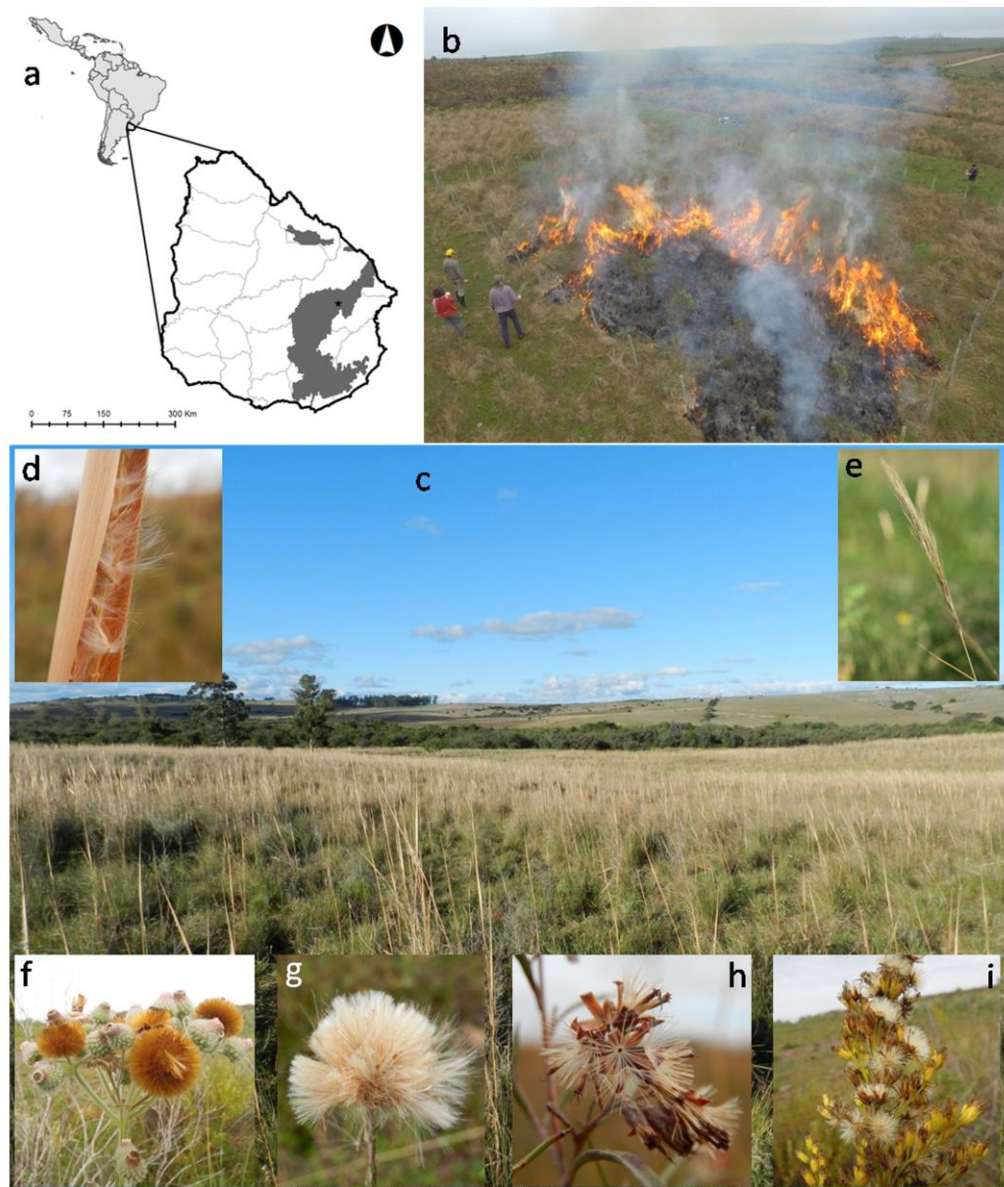


**Fig. 1** a- Geographic location of the geomorphological region *Sierras del Este* (Uruguay). The gray area denotes the limit of the region, and the star shows the location of seed collection in *Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos*. About 65 % of the *Sierras del Este* region is covered by natural grasslands. b- Prescribed fire in the study area. c- Landscape view of a tall-dense grassland dominated by *Erianthus angustifolius*. d-i- Inflorescences and/or infructescences of the six studied species, growing in the study area: *Erianthus angustifolius* (d), *Aristida laevis* (e), *Stenachaenium megapotamicum* (f), *Pterocaulon balansae* (g), *Acanthostyles buniifolius* (h) and *Solidago chilensis* (i).

### **3.4.2. Seed collection**

Mature achenes and caryopses (hereafter referred to as “seeds”) were harvested manually from plants growing in grasslands that had not been burned for at least 5 years, in the protected area *Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos*, *Departamento de Treinta y Tres* (32°55' S, 54°26' W; Fig. 1a). The mean annual precipitation in the region is 1318 mm and the annual temperature averages 17°C (INIA-GRAS 2018). Seeds were harvested from 8-10 randomly selected individuals widely distributed over the area, and stored in paper bags at room temperature until the start of the experiment.

### **3.4.3. Seed processing and treatments**

About 30 % of the collected seeds were discarded because they exhibited conspicuous signs of damage, easily detected by visual inspection (Table 1). An additional 1200 seeds of each species was set apart for length and width measurements (n=100), 1000-fresh mass estimation, and initial viability assessment (4 replicates of 25 seeds each; Table 1). Seed length and width were measured under a binocular stereo microscope, fresh seed mass was estimated using a precision balance (0.01 g) and viability was assessed with the tetrazolium test. Seeds were dissected longitudinally, immersed in a 1 % 2,3,5-triphenyl-tetrazolium chloride solution and left in the dark at room temperature (15-20°C) for 24 hours. Embryos and cotyledons were then examined carefully for staining (Table 1).

The remaining seeds were used for germination experiments. Four treatments were performed in order to assess the effects of fire-related cues on seed germination: 1- control (C; no heat-shock and no smoke), 2- smoke (S), 3- heat-shock of 50°C (H50) and 4- heat-shock of 100°C (H100). The selected temperatures are within the range of temperatures used by Overbeck et al. (2006) which are supposed to cover the thermal conditions potentially encountered by seeds during fire, in grasslands similar to the eastern grasslands of Uruguay. Heat treatments were applied to the seeds for a period of two minutes using a preheated oven. For the smoke treatment, seeds were placed into a 60x40x30 cm plastic chamber, and fumigated with smoke derived from burning 50g of dry biomass of *E. angustifolius*

in a bee smoker. Once the chamber was saturated with smoke, it was left sealed for five minutes.

Control and treated seeds were placed on two layers of moist filter paper in sterilized Petri dishes (4 replicates of 25 seeds per species and treatment). The long awns of the lemma of *A. laevis* were cut off before placing the seeds into the dishes. Petri dishes were sealed, labeled and placed in a germination chamber with a 12/12 h light/dark and 25°/20°C regime, simulating the environmental conditions of eastern Uruguay during spring (INIA-GRAS 2018). The four treatments were repeated 40 days later, using a lower light intensity during the incubation period. High-light and low-light intensities were achieved by turning on 12 or 3 white light tubes (cool daylight, 36W each) of the germination chamber, respectively. The high-light incubation aimed to reproduce the light intensity after a burning event. The low-light incubation reduced incident light by 73 % (from 300 to 80 luxes with 12 and 3 light tubes, respectively) and simulated the interception of light by the canopy of *E. angustifolius* (83 %; from  $538 \pm 192$  to  $89 \pm 30$  luxes above and below the canopy, respectively,  $n = 10$ ; unpublished data). Incident light was measured using a digital lux meter (Tondaj LX1010B). Field data was registered in spring, at around midday.

Seed germination (protrusion of the radicle through the seed coat) was recorded daily during the first week, and later every two or three days. Emerging seedlings and seeds covered with fungal mycelium were removed from the Petri dishes. The experiments lasted a maximum of 30 days.

**Table 1** Main characteristics of six native species of Uruguayan grasslands, and time of seed collection

| Species                            | Seed collection date | Seed dispersal period | Plant family | Life form        | Bud position                  | Seed length<br>± SD<br>(mm) | Seed width<br>± SD<br>(mm) | 1000 seed weight<br>(gr) | Damaged seeds (%)<br>± SD (1) | Initial viability<br>(%) ± SD<br>(2) |
|------------------------------------|----------------------|-----------------------|--------------|------------------|-------------------------------|-----------------------------|----------------------------|--------------------------|-------------------------------|--------------------------------------|
| <i>Erianthus angustifolius</i>     | April 2015           | February-June         | Poaceae      | Tussock grass    | Hemicryptophyte               | 2.31 ± 0.12                 | 0.69 ± 0.07                | 1.16                     | 17.8 ± 9.4                    | 81.0 ± 11.3                          |
| <i>Aristida laevis</i>             | January 2015         | December-March        | Poaceae      | Caespitose grass | Hemicryptophyte               | 9.57 ± 0.66                 | 0.40 ± 0.04                | 1.36                     | 21.6 ± 4.0                    | 95.0 ± 8.2                           |
| <i>Stenachaenium megapotamicum</i> | April 2015           | March-May             | Asteraceae   | Forb             | Geophyte (rhizome)            | 3.60 ± 0.24                 | 0.87 ± 0.07                | 0.55                     | 29.2 ± 6.4                    | 69.5 ± 14.2                          |
| <i>Pterocaulon balansae</i>        | April 2015           | February-May          | Asteraceae   | Forb             | Hemicryptophyte               | 0.79 ± 0.05                 | 0.20 ± 0                   | 0.03                     | 21.2 ± 5.8                    | 24.5 ± 5.0                           |
| <i>Solidago chilensis</i>          | April 2015           | February-May          | Asteraceae   | Forb             | Geophyte (rhizome)            | 1.47 ± 0.25                 | 0.30 ± 0.07                | 0.10                     | 52.6 ± 6.1                    | 49.5 ± 12.6                          |
| <i>Acanthostyles buniifolius</i>   | April 2015           | March-May             | Asteraceae   | Shrub            | Nanophanerophyte (xylopodium) | 2.30 ± 0.18                 | 0.37 ± 0.05                | 0.24                     | 24.6 ± 6.5                    | 75.5 ± 13.8                          |

Notes: (1) Collected seeds exhibiting conspicuous signs of damage easily detected by visual inspection, and discarded from the experiment. Five replicates of 100 seeds per species were analyzed under a stereomicroscope.

(2) According to the tetrazolium test. Four replicates of 25 seeds per species were analyzed. Non-viable seeds were incorporated into the experiment since they appeared undamaged externally.

#### 3.4.4. Data analyses

Percentage of germination (%G), Mean germination time (MGT), and the Standard deviation of germination time (SD<sub>MGT</sub>) were calculated for each species (Ranal and Santana 2006):

$$\%G = \frac{\text{Seeds germinated at the end of the experiment}}{\text{Total number of seeds}} \times 100$$

$$MGT = \frac{\sum_{i=1}^k n_i t_i}{\sum_{i=1}^k n_i}$$

$$SD_{MGT} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^k n_i (t_i - MGT)^2}{(\sum_{i=1}^k n_i - 1)}}$$

where  $n_i$ : number of seeds germinated in the day  $i$ ;  $t_i$ : days from the start of the experiment to the  $i_{th}$  day, and  $k$ : last day of germination.

As most germination variables did not meet the assumption of normality, even when transformed, nonparametric Kruskal-Wallis tests were performed for each species separately in order to investigate for significant differences among treatments. The interaction between light and direct fire-related cues (heat-shock, smoke) was analyzed using the adjusted rank transform test (Sawilowsky 1990). All tests were performed using InfoStat (Di Rienzo et al. 2016).

### 3.5. RESULTS

Direct fire-related cues (heat-shock and smoke) did not stimulate germination in any studied species. When significant differences were found, the species had a reduced percentage of germination or delayed their mean germination time, relative to the control. Otherwise, a neutral effect was observed. Heat-shock at 100°C and smoke (applied separately) were the only treatments that influenced the germination of the species. Light was found to be a key germination cue (Fig. 2 and 3).

#### 3.5.1. High-light experiment

Grass species were only affected by heat, while most composites were affected both by heat and smoke (Fig. 2 and 3). When exposed to 100°C, seeds of *A. laevis* and *S. megapotamicum* did not germinate, while those of *S. chilensis* and *A.*

*buniifolius* experienced a germination decrease from 46 % to 14 % ( $H = 10.1$ ;  $p = 0.02$ ) and from 63 % to 7 % ( $H = 11.5$ ;  $p < 0.01$ ) relative to the control, respectively (Fig. 2). In addition, heat-shock at 100°C increased the MGT of *E. angustifolius* by 49 % ( $H = 9.8$ ;  $p = 0.02$ ; Fig. 3), and nearly tripled the MGT of *A. buniifolius* ( $H = 11.9$ ;  $p < 0.01$ ; Fig. 3) and the  $SD_{MGT}$  of *S. chilensis* ( $H = 11.4$ ;  $p < 0.01$ ), respectively. Smoke reduced the %G of *S. megapotaamicum* from 77 % to 26 % ( $H = 13.2$ ;  $p < 0.01$ ) and that of *S. chilensis* from 46 % to 25 % ( $H = 10.1$ ;  $p = 0.02$ ) (Fig. 2), and delayed the MGT of *A. buniifolius* and the two latter species ( $p < 0.01$ ; Fig. 3).

### **3.5.2. Low-light experiment**

Heat-shock at 100°C was the only treatment that affected germination, and only in two species: *A. buniifolius* and *P. balansae*. The seeds of *A. buniifolius* reduced their %G from 88 % to 51 % ( $H = 9.7$ ;  $p = 0.02$ ; Fig. 2), while their MGT nearly tripled ( $H = 9.3$ ;  $p = 0.03$ ; Fig. 3). The %G of *P. balansae* decreased from 25 % to 3 % ( $H = 9.9$ ;  $p = 0.02$ ; Fig. 2). The  $SD_{MGT}$  was not affected by the treatments.

### **3.5.3. Interaction between light and fire-related cues**

For most species, significant interactions between light and heat were found (Table 2). All germination variables measured on *A. laevis*, *S. megapotaamicum* and *S. chilensis*, and MGT of *E. angustifolius* were affected by heat-shock at 100°C only under high-light conditions. Conversely, heat-shock at 100°C reduced the %G of *P. balansae* only at low-light.

The effect of the interaction between light and smoke was significant only for %G and MGT (Table 2). When seeds were exposed to smoke, the %G of *E. angustifolius* and *P. balansae* increased at high-light but decreased at low-light, relative to the control. *S. megapotaamicum*, *A. buniifolius* and marginally, *S. chilensis* reduced the %G and increased the MGT only at high-light.

**Table 2** Effect of the interaction between light and direct fire-related cues (heat-shock and smoke) on the germination of six native species of Uruguayan grasslands. Values are the results of factorial ANOVAs on adjusted ranked data. Only interaction effects are presented since the adjusted rank transform test (ART) removes the main effects. %G= Percentage of germination; MGT=Mean germination time; SD<sub>MGT</sub>=Standard deviation of mean germination time

| Species                            |                   | Light x Temperature |       |                   | Light x Smoke |       |                   |
|------------------------------------|-------------------|---------------------|-------|-------------------|---------------|-------|-------------------|
|                                    |                   | df                  | F     | P                 | df            | F     | P                 |
| <i>Erianthus angustifolius</i>     | %G                | 2                   | 0.13  | 0.88              | 1             | 7.72  | <b>0.0167</b>     |
|                                    | MGT               | 2                   | 51.66 | <b>&lt;0.0001</b> | 1             | 3.77  | 0.0761            |
|                                    | SD <sub>MTG</sub> | 2                   | 1.70  | 0.2105            | 1             | 2.48  | 0.1415            |
| <i>Aristida laevis</i>             | %G                | 2                   | 124.8 | <b>&lt;0.0001</b> | 1             | 0.60  | 0.4539            |
|                                    | MGT               | 2                   | 101   | <b>&lt;0.0001</b> | 1             | 0.45  | 0.513             |
|                                    | SD <sub>MTG</sub> | 2                   | 4.80  | <b>0.0214</b>     | 1             | 0.65  | 0.4344            |
| <i>Stenachaenium megapotamicum</i> | %G                | 2                   | 37.63 | <b>&lt;0.0001</b> | 1             | 36.79 | <b>&lt;0.0001</b> |
|                                    | MGT               | 2                   | 7.15  | <b>0.005</b>      | 1             | 23.58 | <b>0.0004</b>     |
|                                    | SD <sub>MTG</sub> | 2                   | 7.01  | <b>0.0056</b>     | 1             | 0.01  | 0.9266            |
| <i>Pterocaulon balansae</i>        | %G                | 2                   | 13.79 | <b>0.0002</b>     | 1             | 9.22  | <b>0.0103</b>     |
|                                    | MGT               | 2                   | 0.43  | 0.6545            | 1             | 0.08  | 0.7812            |
|                                    | SD <sub>MTG</sub> | 2                   | 0.40  | 0.6736            | 1             | 0.01  | 0.9248            |
| <i>Solidago chilensis</i>          | %G                | 2                   | 10.76 | <b>0.0008</b>     | 1             | 4.35  | 0.0590            |
|                                    | MGT               | 2                   | 40.27 | <b>&lt;0.0001</b> | 1             | 36.57 | <b>&lt;0.0001</b> |
|                                    | SD <sub>MTG</sub> | 2                   | 14.92 | <b>0.0002</b>     | 1             | 0.04  | 0.8517            |
| <i>Acanthostyles buniifolius</i>   | %G                | 2                   | 1.89  | 0.1799            | 1             | 9.22  | <b>0.0103</b>     |
|                                    | MGT               | 2                   | 1.67  | 0.2161            | 1             | 29.88 | <b>0.0001</b>     |
|                                    | SD <sub>MTG</sub> | 2                   | 1.89  | 0.1792            | 1             | 0.23  | 0.6362            |

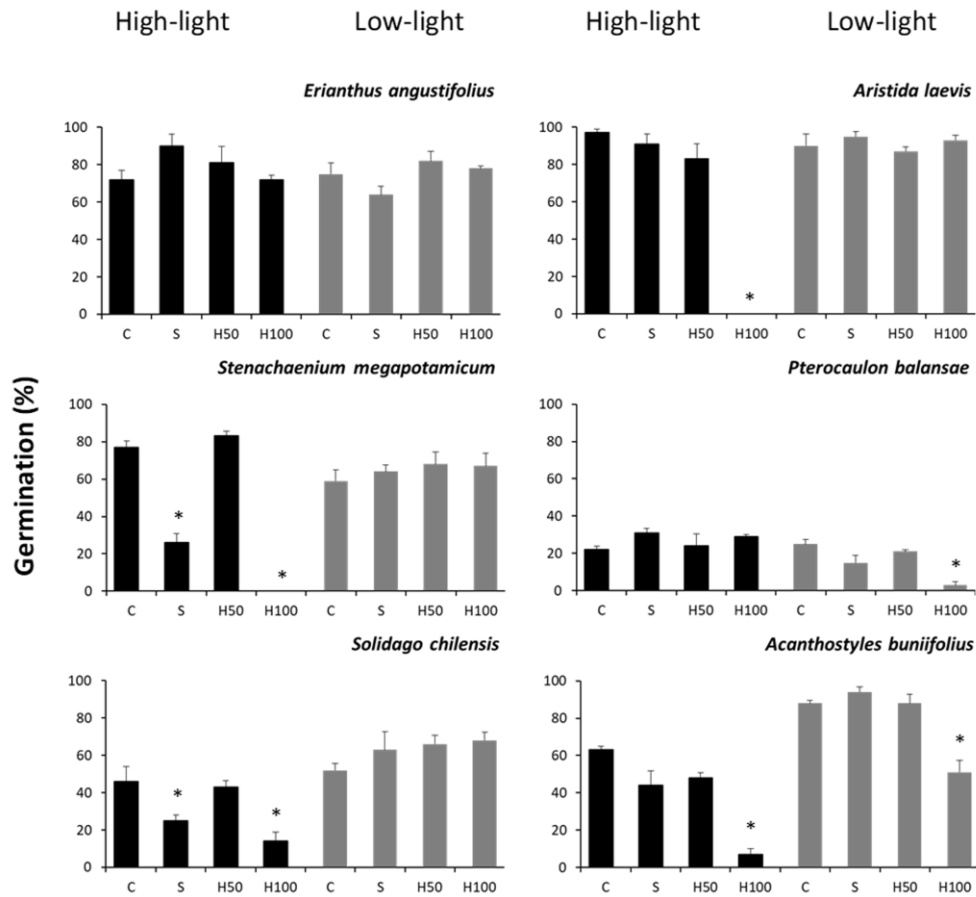


**Fig. 2** Percentage of seed germination (mean  $\pm$  SE) of six native species from Uruguayan grasslands subjected to smoke, heat-shock and control, under high-light and low-light conditions: C (control, no heat-shock and no smoke), S (smoke, 5 minutes), H50 (heat-shock at 50°C, 2 minutes) and H100 (heat-shock at 100°C, 2 minutes). Statistical significance ( $p < 0.05$ ) between treatments and control is shown as an asterisk above the bars. Four replicates of 25 seeds per species and treatment were employed. Germination tests were performed at 25°/20°C under a 12-h photoperiod, and lasted 30 days

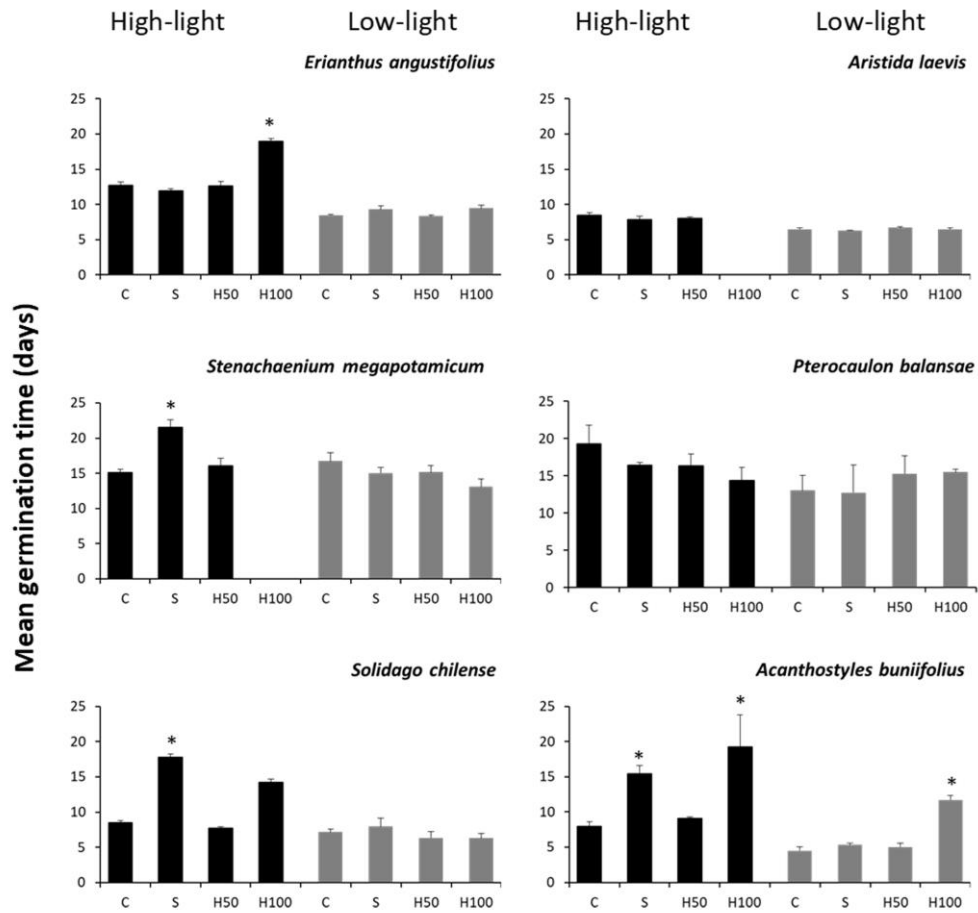


**Fig. 3** Mean germination time (mean  $\pm$  SE) of six native species from Uruguayan grasslands subjected to smoke, heat-shock and control, under high-light and low-light conditions: C (control, no heat-shock and no smoke), S (smoke, 5 minutes), H50 (heat-shock at 50°C, 2 minutes) and H100 (heat-shock at 100°C, 2 minutes). Statistical significance ( $p < 0.05$ ) between treatments and control is shown as an asterisk above the bars. Four replicates of 25 seeds per species and treatment were employed. Germination tests were performed at 25°/20°C under a 12-h photoperiod, and lasted 30 days

### 3.6. DISCUSSION

Contrary to our expectation, we found that species that thrive well in burned areas of eastern Uruguay did not exhibit an improvement on their germination performance when seeds were exposed to high temperatures or smoke. Conversely, most of them had a reduced percentage of germination in the different experimental treatments. The only species that was not affected on the germination percentage was *E. angustifolius*, the dominant tussock grass of the community. On the other hand, the prediction that the forb *S. chilensis* (which do not prosper in burned areas) would be negatively affected by fire cues was confirmed. The lack of species stimulated to germinate by fire-related cues was also reported for grassland species from southern Brazil and central Argentina (Overbeck et al. 2006; Fidelis et al. 2010; Fidelis et al. 2016; Kin et al. 2016), for herbaceous species from rocky grasslands of south-eastern Brazil (Le Stradic et al. 2015) and also from Brazilian savannas (Fichino et al. 2016; Ramos et al. 2016). These results contrast with those reported for Mediterranean-type ecosystems, where both heat and smoke promote germination in a wide range of species (e.g. Dixon et al. 1995; Keeley and Fotheringham 1998; Moreira et al. 2010; Keeley et al. 2012). In addition, the treatments delayed the mean germination time of four species, and increased the germination dispersal over time in one of them. In certain environments, like deserts, extended germination over time is considered a beneficial trait (Venable and Lawlor 1980). However, in fire-prone ecosystems, fast germinating and growing species are at an advantage, since fire creates an environment free of competitors and promptly releases plenty plant-bound nutrients, which are ready to be colonized (Le Stradic et al. 2015; Carthey et al. 2018).

The near absence of species stimulated to germinate by fire-related cues in South American grasslands may lie in the predominance of resprouters in these communities, which do not rely on regeneration from seeds (Overbeck and Pfadenhauer 2007). Resprouting confers tolerance to fire and can be considered a functional trait (*i.e.* phenotypic trait that influences fitness, Reich et al. 2003). Resprouting ability is determined by the development, protection, and resourcing of a viable bud bank (Clarke et al. 2013). The six studied species can be considered to be resprouters, as they possess subterranean bud-bearing organs (rhizomes, xylopodia)

or, in the case of the grasses, meristems which are protected by closely packed leaf sheaths at the soil surface (Gibson 2009). It has been hypothesized that since resprouters are already able to persist in fire-prone ecosystems, they have been subjected to lower selective pressure to acquire traits allowing or enhancing post-fire recruitment (Paula and Pausas 2008). A pertinent question that emerges from the South American data is whether the fire regime (historical and/or current) is a selective force that promotes resprouting. Since resprouting is a widespread trait in angiosperms (Bond and Keeley 2005), and basal meristems and belowground nutrient reserves are also associated with grazing and/or aridity tolerance (Coughenour 1985), only phylogenetic analyses can evaluate the adaptive value of resprouting in response to fire (Bond and Keeley 2005).

Light was found to be a key germination cue for the studied species. Although most of the control seeds were insensitive to light intensity, treated seeds responded to fire-related cues mainly under high-light conditions. In other words, heat and smoke reduced the germination percentage of four out of six species when we simulated the full light conditions of a post-fire environment, but had a neutral effect in most of them when we simulated the light intensity under the canopy of *E. angustifolius*. This would mean that seeds that lie beneath the canopy of the tussock grasses in adjacent unburned patches, would keep their germination parameters unchanged, even when the area of influence of smoke and heat extends beyond the actual burned area, affecting at least the closest neighbors. The effect of the interaction of light and other fire-related cues remains elusive. In smoke-responsive species, smoke can promote or inhibit germination. From the thousands of smoke compounds, a group of closely related small organic compounds (*i.e.* karrikins) have been isolated and proved to stimulate germination (Flematti et al. 2015), while other related compounds show an antagonistic effect against the most active karrikin, KAR<sub>1</sub> (Burger et al. 2018). On the other hand, plants respond to high temperatures or heat stress by turning on the heat-shock genes. The products of the heat-shock genes are the heat-shock proteins or HSPs, which prevent irreversible protein aggregation (Waters 2013). Some studies indicate that both karrikins and HSPs may interact with light. Merritt et al. (2006) found that exposure to smoke replaces the light

requirement for the germination of five Australian composites. Likewise, Koo et al. (2015) found that administering a heat-shock treatment to tobacco seeds releases their dependence on light for germination. On the contrary, Long et al. (2011) reported that the effect of light on the germination of eight Brassicaceae weed species was independent of the effect of smoke. However, the exact ecophysiological mechanisms underlying the interactions are still unknown, and more studies are needed to predict their consequences.

Even when the seeds of most species were negatively affected by the fire-related cues, all survived the different treatments. The survival of seeds exposed to high temperatures constitutes a physiological resistance to heat (Overbeck et al. 2006), and should be considered as an important trait in flammable ecosystems (Fidelis et al. 2016). The most striking result was observed in the germination of *A. laevis* and *S. megapotamicum* in the heat-shock treatment at 100°C. Under the high-light incubation, seeds did not germinate, but their germination did not differ from the control under low-light conditions. Our results are consistent with those reported by Overbeck et al. (2006) for seeds of *A. laevis*, which did not germinate at temperatures  $\geq 110^{\circ}\text{C}$ , under a 16/8 h light/dark photoperiod, reinforcing the importance of our findings about the effects of the interaction of light with the fire-related cues on the germination response of these species.

### 3.7. CONCLUSIONS

To our knowledge, this is the first study that analyzes the effect of fire-related cues on the germination of Uruguayan grassland species. We found that heat and smoke do not enhance germination in any species (regardless of whether or not they thrive in burned areas), but instead germination is reduced in most of them. Our results contribute to the growing body of evidence that many species from South American grasslands do not rely on recruitment by seeds after a fire event, but rather on the ability to resprout by means of subterranean or protected basal buds. Resprouters might still benefit from rapid post-fire germination if it allows greater total recruitment (Carthey et al. 2018), but for this to happen, species must generate a fire-resistant seed bank. As most species tested in our study tolerate temperatures of

100°C, it is likely that they can survive a fire event. Another important finding was that fire-related treatments were more deleterious when we simulated the high-light environment after fire, emphasizing the strong interaction between direct and indirect effects of fire. Finally, our research may also provide useful information for conservation purposes. Natural grasslands in Uruguay have been largely devoted to livestock grazing since European settlement about 400 years ago, but during the last two decades a large proportion (close to 10 %) switched to agriculture (mainly soybean) and afforestation (MGAP-DIEA 2011). In this scenario of accelerated change, a better understanding of the germination requirements of native species may improve restoration plans of highly degraded landscapes (Jiménez-Alfaro et al. 2016).

### 3.8. ACKNOWLEDGMENTS

We thank members of *Cooperativa Agraria Quebrada de los Cuervos*; *Dirección de Turismo* of the *Intendencia Municipal de Treinta y Tres* and Daniel Erman, Director of the *Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos* for the support and logistic facilitation provided throughout the process. We thank Federico Gallego and Valerie Cayssials for technical assistance. We thank two anonymous reviewers and Borja Jiménez-Alfaro for useful comments on the manuscript. The research was funded by: *Agencia Nacional de Investigación e Innovación* (POS-NAC-2013-11159 and FCE- 2013-100601); *Comisión Sectorial de Investigación Científica* (INI-2013); *Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria* (FPTA-305); *Comisión Académica de Posgrado* and Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) CRN3095 which is supported by the US National Science Foundation (Grant GEO-1128040).

### 3.9. REFERENCES

Andrade BO, Marchesi E, Burkart S, Setubal RB, Lezama F Perelman S, Schneider AA, Trevisan R, Overbeck GE, Boldrini II (2018) Vascular plant species richness and distribution in the Río de la Plata grasslands. *Bot J Linn Soc* doi.org/10.1093/botlinnean/boy063

- Baeza S, Rama G, Lezama F (in press) Cartografía de los pastizales naturales en las regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas. Ampliación y actualización. In: Altesor A, López-Mársico L, Paruelo JM (eds.) *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales II*. Serie FPTA, INIA, Montevideo.
- Baskin CC, Baskin JM (2014) Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. Elsevier Academic Press: San Diego, USA (2nd edn), 1586 pp
- Bond WJ, Keeley JE (2005) Fire as a global ‘herbivore’: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends Ecol Evol* 20: 387-394
- Burger BV, Pošta M, Light ME, Kulkarni MG, Viviers MZ, Van Staden J (2018) Morebutenolides from plant-derived smoke with germination inhibitory activity against karrikinolide. *S African J Bot* 115:256-263
- Carthey AJ, Tims A, Geedicke I, Leishman MR (2018) Broad-scale patterns in smoke-responsive germination from the south-eastern Australian flora. *J Veg Sci* 29: 737-745
- Clarke PJ, Lawes MJ, Midgley JJ, Lamont BB, Ojeda F, Burrows GE, Enright NJ, Knox KJE (2013) Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytol* 197: 19-35
- Coughenour MB (1985) Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Ann Missouri Bot Gard* 72: 852-863
- Dayamba SD, Tigabu M, Sawadogo L, Oden PC (2008) Seed germination of herbaceous and woody species of the Sudanian savanna-woodland in response to heat shock and smoke. *Forest Ecol Manag* 256: 462-470
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW. InfoStat versión 2016. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Dixon KW, Roche S, Pate JS (1995) The promotive effect of smoke derived from burnt native vegetation on seed-germination of Western Australian plants. *Oecologia* 101: 185-192

- Fichino BS, Dombroski JR, Pivello VR, Fidelis A (2016) Does fire trigger seed germination in the Neotropical Savannas? Experimental tests with six Cerrado species. *Biotropica* 48: 181-187
- Fidelis AT, Delgado Cartay MD, Blanco CC, Muller SC, Pillar VDP, Pfadenhauer JS (2010) Fire intensity and severity in Brazilian campos grasslands. *Interciencia (Caracas)* 35: 739-745
- Fidelis A, Daibes LF, Martins AR (2016) To resist or to germinate? The effect of fire on legume seeds in Brazilian subtropical grasslands. *Acta Bot Brasil* 30: 147-151
- Flematti GR, Dixon KW, Smith SM (2015) What are karrikins and how were they 'discovered' by plants? *BMC Biol* 13: 108
- Gibson DJ (2009) *Grasses and grassland ecology*. Oxford University Press, 314 pp
- Hulbert L (1988) Causes of fire effects in tallgrass prairie. *Ecology* 69: 46-58
- INIA-GRAS, Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. 2018. Banco de datos agroclimáticos 1965-2018. Estación experimental Treinta y Tres, Uruguay. <http://www.inia.uy/gras/Clima/Banco-datos-agroclimatico>
- Jiménez-Alfaro B, Silveira FA, Fidelis A, Poschlod P, Commander LE (2016) Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. *J Veg Sci* 27: 637-645
- Keeley JE, Fotheringham CJ (1998) Smoke-induced seed germination in California chaparral. *Ecology* 79: 2320-2336
- Keeley JE, Fortheringham CJ (2000) Role of fire in regeneration from seed. In: Fenner M (ed) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford, CABI, pp 311-330
- Keeley JE, Bond WJ, Bradstock RA, Pausas JG, Rundel PW (2012) *Fire in Mediterranean ecosystems: ecology, evolution and management*. Cambridge University Press, Cambridge, 515 pp
- Kin AG, Suárez CE, Chirino CC, Ávila PL, Morici EF (2016) Impact of heat on seed germination of three perennial grasses in the semiarid region in Central Argentina. *Austral J Bot* 64: 451-455

- Koo HJ, Park SM, Kim KP, Suh MC, Lee MO, Lee SK, Xinli X, Hong CB (2015) Small heat shock proteins can release light dependence of tobacco seed during germination. *Pl Physiol* 167: 1030-1038
- Laterra P (1997) Post-burn recovery in the flooding Pampa: Impact of an invasive legume. *J Range Managem* 50:274-277
- Laterra P, Vignolio OR, Linares MP, Giaquinta A, Maceira N (2003) Cumulative effects of fire on a tussock Pampa grassland. *J Veg Sci* 14:43-54
- Le Stradic S, Silveira FA, Buisson E, Cazelles K, Carvalho V, Fernandes GW (2015) Diversity of germination strategies and seed dormancy in herbaceous species of campo rupestre grasslands. *Austral Ecol* 40: 537-546
- Lezama F, Pereira M, Altesor A, Paruelo JM (in press) Grasslands of Uruguay: classification based on vegetation plots. *Phytocoenologia*
- Long RL, Stevens JC, Griffiths EM, Adamek M, Gorecki MJ, Powles SB, Merritt DJ (2011) Seeds of Brassicaceae weeds have an inherent or inducible response to the germination stimulant karrikinolide. *Ann Bot (Oxford)* 108: 933-944
- Merritt DJ, Kristiansen M, Flematti GR, Turner SR, Ghisalberti EL, Trengove RD, Dixon KW (2006) Effects of a butenolide present in smoke on light-mediated germination of Australian Asteraceae. *Seed Sci Res* 16: 29–35
- MGAP-DIEA (2011) Censo General Agropecuario. Montevideo. Uruguay. <http://www.mgap.gub.uy> (25 June 2018, date last accessed).
- Milberg P, Andersson L, Thompson K (2000) Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Sci Res* 10:99-104
- Moreira B, Tormo J, Estrelles E, Pausas JG (2010) Disentangling the role of heat and smoke as germination cues in Mediterranean Basin flora. *Ann Bot-London* 105: 627-635
- Ortega E, Laterra P (2003) Fire-induced colonization of a Flooding Pampa grassland by thistles: Remnant litter and interference effects. *Appl Veg Sci* 6:35-44
- Overbeck GE, Müller SC, Pillar VD, Pfadenhauer J (2006) No heat-stimulated germination found in herbaceous species from burned subtropical grassland. *Pl Ecol* 184: 237-243

- Overbeck GE, Pfadenhauer J (2007) Adaptive strategies in burned subtropical grassland in southern Brazil. *Flora* 202: 27-49
- Paula S, Pausas JG (2008) Burning seeds: germinative response to heat treatments in relation to resprouting ability. *J Ecol* 96: 543-552
- Pausas JG, Bradstock RA, Keith DA, Keeley JE (2004) Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology* 85: 1085-1100
- Ramos DM, Liaffa AB, Diniz P, Munhoz CB, Ooi, MK, Borghetti F, Valls JFM (2016) Seed tolerance to heating is better predicted by seed dormancy than by habitat type in Neotropical savanna grasses. *Int J Wildland Fire* 25: 1273-1280
- Ranal MA, Santana DG (2006) How and why to measure the germination process? *Rev Bras Bot* 29: 1-11
- Raunkiaer C (1934) The life forms of plants and statistical plant Geography. Clarendon, Oxford
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, Craine JM., Oleksyn J, Westoby M, Walters MB (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. *Int J Pl Sci* 164: 143-164
- Royo Pallarés O, Berretta EJ, Maraschin GE (2005) The South American Campos ecosystem. In: Suttie J, Reynolds SG, Batello C (eds) *Grasslands of the world*. FAO, Rome, pp 171-219
- Santana VM, Baeza MJ, Blanes MC (2013) Clarifying the role of fire heat and daily temperature fluctuations as germination cues for Mediterranean Basin obligate seeders. *Ann Bot-London* 111: 127-134
- Sawilowsky SS (1990) Nonparametric Tests of Interaction in Experimental Design. *Rev Educ Res* 60:91-126
- Soriano A, León RJC, Sala OE, Lavado RS, Deregibus VA, Cauhépé MA, Scaglia OA, Velázquez CA, Lemcoff JH (1991) Rio de la Plata grasslands. In: R Coupland (ed) *Natural grasslands: introduction and western hemisphere*, Elsevier, Amsterdam, pp 367-407
- Tavşanoğlu Ç, Ergan G, Çatav ŞS, Zare G, Küçükakyüz K, Özüdoğru B (2017) Multiple fire-related cues stimulate germination in *Chaenorhinum*

- rubrifolium* (Plantaginaceae), a rare annual in the Mediterranean Basin. *Seed Sci Res* 27: 26-38
- Van Staden J, Brown NA, Jäger AK, Johnson TA (2000) Smoke as a germination cue. *Pl Spec Biol* 15:167-178
- Venable DL, Lawlor L (1980) Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. *Oecologia* 46: 272-282
- Verdú M (2000) Ecological and evolutionary differences between Mediterranean seeders and resprouters. *J Veg Sci* 11: 265-268
- Walter H (1979) Vegetation of the Earth and ecological systems of the geobiosphere. Springer Verlag, New York, 276 pp
- Waters ER (2013) The evolution, function, structure, and expression of the plant sHSPs. *J Exp Bot* 64: 391-403
- Zhang C, Ma Z, Du G (2017) Light-dependent associations of germination proportion with seed mass in Alpine grasslands of the Qinghai-Tibet plateau. *Ecol Eng* 105: 306-313
- Zupo T, Baeza MJ, Fidelis A (2016) The effect of simulated heat-shock and daily temperature fluctuations on seed germination of four species from fire-prone ecosystems. *Acta Bot Brasil* 30: 514-519

#### **4. ANÁLISIS DE LA INTERACCIÓN FUEGO-PASTOREO A TRAVÉS DE UN EXPERIMENTO A CAMPO**

Luis López-Mársico<sup>1</sup>, Felipe Lezama<sup>2</sup>, Alice Altesor<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225 (11400), Montevideo, Uruguay.

<sup>2</sup> Departamento de Sistemas Ambientales, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Garzón 780 (12900), Montevideo, Uruguay.

Email: [luislopez@fcien.edu.uy](mailto:luislopez@fcien.edu.uy)

López-Mársico L, Lezama F, Altesor A. Artículo en preparación para enviar a publicar.

#### 4.1. RESUMEN

En este capítulo se aborda un análisis completo de los efectos del fuego, y la interacción con el pastoreo, sobre un conjunto de variables bióticas y abióticas a lo largo de tres estaciones de crecimiento. En un área perteneciente al Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos se realizó un experimento con todas las cobinaciones de los factores fuego y pastoreo, con tres réplicas (12 parcelas de 300 m<sup>2</sup>). Durante el incendio que dio origen al experimento se realizó una caracterización del fuego en función de la *intensidad*, la *efectividad* y la *temperatura máxima*. La temperatura del suelo aumentó un 40% luego del fuego y la humedad del suelo no sufrió modificaciones. La remoción de biomasa provocada por el fuego posibilitó que el ganado doméstico pueda consumir el rebrote tierno de la especie dominante (*Saccharum angustifolium*) y generó modificaciones a lo largo del tiempo en la temperatura, humedad y compactación del suelo. El fuego, al consumir la biomasa de la especie dominante provocó una disminución de su cobertura. Esto determinó que se generen parches de suelo desnudo y permitió un recambio en la composición de especies y un incremento en la riqueza y en la cobertura de grupos de plantas que se encontraban escasamente representados. Luego de la quema experimental se generó una partición de maciegas y por tanto aumentó el número de maciegas de *S. angustifolium*. A su vez, se registró una disminución en la cobertura basal y del dosel y en las parcelas que fueron quemadas y clausuradas se cuatriplicó el número de cañas florales con respecto a los otros tratamientos. Con el transcurso del tiempo, la mayoría de las variables retornaron a los valores previos a la quema. El pastoreo presentó una menor influencia sobre las variables y sus efectos se notaron al final del experimento. Este experimento proporciona un gran conjunto de datos que permiten entender algunos procesos que ocurren luego que los productores ganaderos realizan las quemas de campo y son inmediatamente pastoreados. Este capítulo se plantea con un formato tipo manuscrito, ya que será enviado para su publicación en una revista internacional revisada por pares.

## 4.2. SUMMARY

This chapter offers a complete analysis of the effects of fire, and the interaction with grazing, on a set of biotic and abiotic variables over three growing seasons. In an area of the Quebrada de los Cuervos Protected Landscape, an experiment with all the coverings of the factors fire and grazing was carried out, with three replications (12 plots of 300 m<sup>2</sup>). A characterization of the fire was made according to the intensity, effectiveness and maximum temperature. The soil temperature increased by 40% after the fire and the soil humidity was not modified. The removal of biomass caused by the fire made it possible for domestic cattle to consume the tender resprout of the dominant species (*Saccharum angustifolium*) and generated modifications over time in temperature, humidity and soil compaction. Fire, by consuming the biomass of the dominant species, caused a decrease in its coverage. This caused patches of bare soil to be generated and allowed a change in the composition of species and an increase in the species richness and coverage of groups of plants that were poorly represented. After the experimental burning, a partition of clumps was generated and therefore the number of *S. angustifolium* clumps increased. At the same time, there was a decrease in the basal coverage and the canopy, and in the plots that were burned and closed, the number of flower stems quadrupled with respect to the other treatments. As time passed, most of the variables returned to the pre-burn values. Grazing had less influence on the variables evaluated and its effects were noted at the end of the experiment. This experiment provides a large set of data that allows us to understand some processes that occur after livestock ranchers carry out field burns and are immediately grazed. This chapter is presented in a manuscript format, as it will be submitted for publication in an international peer-reviewed journal.

### 4.3. INTRODUCCIÓN

La herbivoría y el fuego son considerados como los principales agentes perturbadores de los ecosistemas abiertos como las sabanas y los pastizales, ya que ambos reducen la biomasa aérea a lo largo de grandes áreas (Pausas y Bond 2019, Bond y Keeley 2005, Noy-Meir 1995). Estas perturbaciones han sido capaces de mantener la diversidad y la fisionomía de los pastizales a lo largo del tiempo, ya que al consumir preferentemente algunas especies evitan que se vuelvan dominantes en la comunidad y permiten el establecimiento de un gran conjunto de especies en los parches generados (Pausas y Bond 2019, Veldman *et al.* 2015, Gibson 2009). La herbivoría afecta la estructura y el funcionamiento ecosistémico a través del consumo de biomasa vegetal, el pisoteo y la deposición de nutrientes por medio de heces y orina (Mikola *et al.* 2009, Lezama y Paruelo 2016, Olff y Ritchie 1998). El fuego también consume biomasa vegetal y modifica la dinámica de nutrientes a través de la volatilización durante la combustión y la posterior deposición en forma de cenizas (Bond y Keeley 2005, Knapp *et al.* 1998, Bond y van Wilgen 1996). Algunos autores consideran al fuego como un “herbívoro global” extremadamente efectivo debido a su baja selectividad (Bond y Keeley, 2005). A su vez, se han establecido similitudes entre estas dos perturbaciones acerca de los efectos que generan sobre la estructura y el funcionamiento de la vegetación, aunque sus causas y consecuencias puedan ser diferentes (Bond y Keeley 2005, Knapp *et al.* 1998, Bond y van Wilgen 1996).

Existe un gran número de antecedentes a escala mundial acerca de los efectos del fuego y el pastoreo en pastizales, actuando de manera conjunta o separada (Ferreira *et al.* 2020, López-Mársico *et al.* 2020, Altesor *et al.* 2019, Kirkman *et al.* 2014, Collins y Calabrese 2012, Fidelis *et al.* 2012, Fuhlendorf *et al.* 2009, Gibson 2009, Overbeck *et al.* 2005, Lateral *et al.* 2003, Knapp *et al.* 1998, Westoby *et al.* 1989). El fuego es capaz de modificar la temperatura y la humedad del suelo donde se reestablecerá la comunidad vegetal luego de su pasaje (Knapp *et al.* 1998, Weaver 1935). El pastoreo, y de forma indirecta el pisoteo, contribuyen a que ciertas variables del suelo (temperatura, humedad y compactación) puedan modificarse al compararse con un sitio excluido de pastoreo (VanderWeide *et al.* 2014, Zhao *et al.* 2011, Piñeiro *et al.* 2009, Altesor *et al.* 2006, Taboada y Lavado 1988).

El fuego y el pastoreo son capaces de alterar la estructura en pastizales, a lo largo del mundo, a distintos niveles jerárquicos de organización y a diferentes escalas temporales (Archibald *et al.*, 2019). En los *Tallgrass prairie* de Estados Unidos la acción conjunta de fuego y pastoreo promueve un aumento de la diversidad de las comunidades vegetales (Knapp *et al.* 1998, Collins y Barber 1985). Se ha documentado que el fuego promueve un aumento en la cobertura de las gramíneas que determinan la matriz de los pastizales, mientras que el pastoreo promueve un aumento en la cobertura de especies ruderales (Collins, 1987). Se ha propuesto un modelo denominado “herbivoría pírica” en el que cada perturbación (fuego y pastoreo) es dependiente de la otra y puede resultar en un paisaje dinámico de parches cambiantes, tanto espacial como temporalmente (Fuhlendorf *et al.*, 2009). En Sudáfrica, el fuego permite mantener la diversidad en los pastizales, ya que evita la dominancia de especies formadoras de maciegas (Kirkman *et al.*, 2014). A su vez, en ausencia de fuego el pastoreo permite un incremento de la riqueza de especies, mientras que en sitios quemados anualmente la riqueza de especies disminuye con el pastoreo (Koerner y Collins, 2013). En pastizales templados de Australia se ha propuesto que existen estados estables alternativos; uno dominado por especies postradas sujeto a pastoreo y otro dominado por gramíneas erectas sujeto a incendios recurrentes (Leonard *et al.*, 2010). Se ha observado que el pastoreo puede reducir la probabilidad de incendios únicamente cuando la comunidad vegetal está dominada por especies palatables para el ganado (Leonard *et al.*, 2010). En esa misma región, otros autores, observaron que el pastoreo por ganado doméstico ha promovido un incremento en la riqueza de especies exóticas anuales y sustituido la matriz dominada por gramíneas perennes no palatables, y formadoras de maciegas, por una matriz dominada por gramíneas perennes postradas y tolerantes al pastoreo (Prober y Thiele 1995, Prober *et al.* 2000).

El fuego y el pastoreo también presentan efectos directos e indirectos sobre las plantas individuales. Entre los efectos directos se cuentan la mortalidad de individuos, la estimulación de rebrotes a partir de estructuras de reserva, la germinación de determinadas especies, la modificación en la tasa de macollaje y la promoción o inhibición del desarrollo de estructuras reproductivas (Fidelis *et al.*

2019, Biganzoli *et al.* 2009, Hartnett 1989, Hulbert 1988, Daubenmire 1968). Varios autores en diferentes pastizales del mundo han registrado que la mortalidad de plantas adultas debido al fuego es mínima, aunque puede afectar a los estados de desarrollo más tempranos de algunas especies (Morgan y Salmon 2020, Dodonov *et al.* 2014, Strong *et al.* 2013, Vignolio *et al.* 2003, Garnier y Dajoz 2001, Vinton y Hartnett 1992). Un estudio sobre individuos de una gramínea (*Hyparrhenia diplandra*), realizado en la zona oeste de África, registró que la quema promueve un incremento en la producción de estructuras reproductivas y que el tratamiento de exclusión del fuego promovió la transición a clases de tamaño mayores (Garnier y Dajoz, 2001). Al interactuar con el pastoreo, se pueden incrementar las diferencias en las categorías de tamaño, la altura, la cobertura, así como en las tasas de producción de estructuras reproductivas. En un estudio realizado en la Pampa inundable (Argentina) se observó que al aumentar la frecuencia de incendios, en sitios bajo pastoreo, las plantas de *Paspalum quadrifarium* presentaron menor estatura, menor cobertura basal y produjeron menos semillas por plantas (Vignolio *et al.*, 2003). Sin embargo, en Tallgrass prairie (Estados Unidos), Vinton y Hartnett (1992) no encontraron diferencias en el número de individuos florecidos de dos especies de gramíneas estivales (*Andropogon gerardii* y *Panicum virgatum*) cuando fueron sometidas a defoliación, quema, o a la interacción de ambos factores.

#### **4.3.1. Caracterización de los incendios**

Algunos descriptores del fuego han sido empleados para caracterizar a los incendios en varios tipos de ecosistemas. La *intensidad* es uno de los descriptores más ampliamente utilizados para analizar los efectos del fuego sobre la comunidad vegetal (Trollope *et al.*, 2002). Para su estimación es necesario conocer la biomasa vegetal consumida, el calor liberado durante la combustión y la tasa de propagación (Cheney y Sullivan, 2008). La *intensidad* también determina la *eficiencia* de la quema, es decir el porcentaje de biomasa vegetal que se consume durante una quema. En general, la combustión nunca es completa, por lo que la *eficiencia* de la quema raramente alcanza el 100% (Cheney y Sullivan, 2008). La *temperatura máxima* y la *duración* también son importantes descriptores, ya que pueden tener implicancias

sobre la sobrevivencia de las plantas, debido a que la exposición continua a temperaturas superiores a 60°C puede ser letal para los tejidos vegetales (Whelan, 1995). Este umbral de temperatura es superado en la mayoría de los incendios en pastizales (Fidelis *et al.* 2010; Cheney y Sullivan 2008).

#### **4.3.2. Respuestas de las plantas de pastizales a fuego y pastoreo**

Las especies que se encuentran en una comunidad de pastizales luego de una perturbación, provienen principalmente del rebrote de las especies que conformaban la matriz vegetal previo a la perturbación (Benson *et al.*, 2004). En los pastizales, la mayoría de las especies de gramíneas, y de otras familias de plantas, presentan sus yemas de rebrote al ras (hemicriptófitas) o dentro del suelo (geófitas) (Raunkiaer, 1934), por lo que son capaces de rebrotar luego de un evento de fuego o pastoreo (Overbeck y Pfadenhauer 2007, Daubenmire 1968). Las especies estoloníferas y rizomatosas han presentado gran interés ya que constituyen un banco de yemas (Dalglish y Hartnett 2009, Benson *et al.* 2004) que se lo relaciona con la resiliencia de las comunidades vegetales en respuesta a distintas perturbaciones (Hartnett *et al.* 2006, Collins y Wallace 1990). Las plantas formadoras de maciegos presentan un “sistema de protección”, determinado por un manojito de vainas muy comprimidas que protegen a las yemas de renuevo, las cuales quedan expuestas luego que la biomasa aérea es removida (Pilon *et al.* 2020, Pausas y Paula 2020, Prober *et al.* 2007, Bond y van Wilgen 1996, Walter 1979). Todas estas características le confieren a las gramíneas una ventaja frente a especies de otras familias de plantas ya que pueden rebrotar rápidamente luego de la remoción de los restos secos en pie (Bond y van Wilgen, 1996).

Recientemente se ha propuesto una forma de categorizar a las especies de una comunidad, basada en la presencia de determinados atributos que responden a perturbaciones, tales como el fuego y la herbivoría (Archibald *et al.*, 2019; Figura 1). Esta propuesta tiene como ejemplo a las gramíneas y se basa en un conjunto de filtros en los que la presencia de determinados atributos evaluados antes, durante o después de un incendio o pastoreo puede diferenciar a las especies en evasoras, resistentes o tolerantes. Los autores proponen que aquellas especies que no son

atractivas para ser consumidas, por fuego o pastoreo, presentan atributos asociados a la evasión. En cambio, las plantas que son capaces de mantener viable a las yemas de rebrote en la porción aérea, durante un incendio o un evento de pastoreo, presentan atributos asociados a la resistencia. Las especies cuya porción aérea es completamente consumida, pero son capaces de mantener sus yemas de rebrote en la porción subterránea, presentan atributos asociados a la tolerancia a nivel individual.

La mayoría de las especies que se encuentran en los pastizales pueden rebrotar a partir de estructuras de reserva, aunque algunas especies dependen de la germinación como mecanismo de propagación. Incluso varias especies perennes, que rebrotan luego de una perturbación, pueden germinar debido a la liberación de espacio provocada por el fuego o el pastoreo (López-Mársico *et al.* 2019a, Arcamone y Jaureguiberry 2018, Pausas y Keeley 2009, Overbeck *et al.* 2006). De acuerdo con la propuesta de Archibald *et al.* (2019), algunas especies pueden ser consumidas por el fuego o pastoreadas y no pueden rebrotar desde estructuras vegetales aéreas ni subterráneas aunque mantienen sus semillas viables. Este tipo de especies presentan atributos asociados a la tolerancia a nivel poblacional (Figura 1). Las especies que no pueden rebrotar ni germinar luego de un incendio o pastoreo, pero que pueden arribar desde áreas cercanas, son mencionadas como especies con atributos asociados a la tolerancia a nivel de paisaje. Finalmente, aquellas especies que no toleran ninguna de las situaciones anteriormente mencionadas son extinguidas localmente de la comunidad (Archibald *et al.*, 2019; Figura 1). Por lo tanto, si bien la biomasa aérea de las plantas en los pastizales está propensa a ser consumida, tanto por pastoreo como por fuego, la posterior regeneración dependerá de una combinación de estrategias de respuestas que presenten las especies en un espacio y tiempo determinado (Gashaw y Michelsen 2002, Read *et al.* 2000).

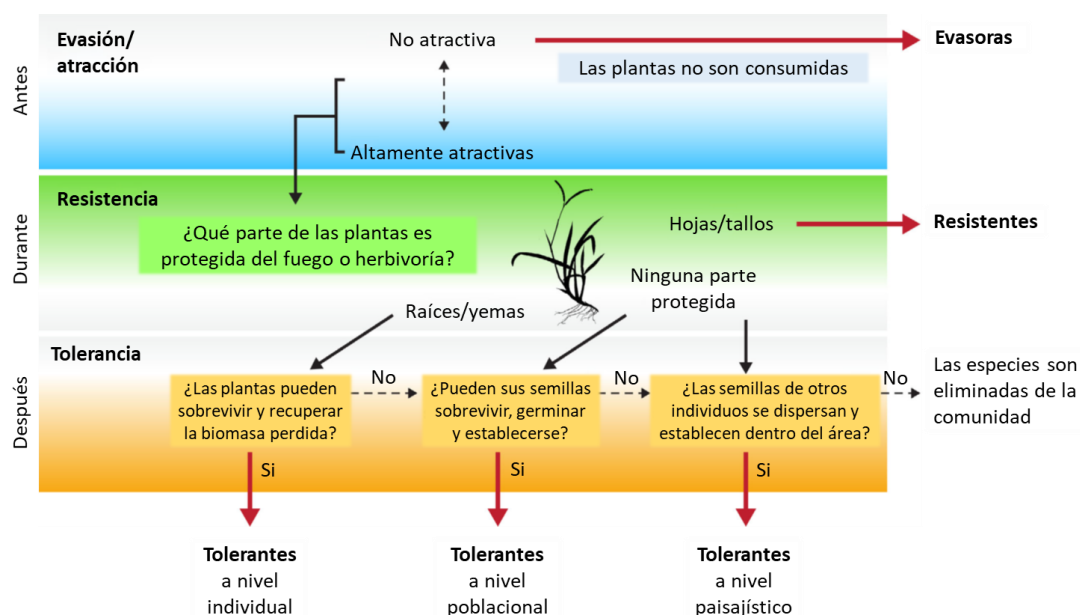


**Figura 1:** Modelo que describe el papel de distintos atributos asociados a estrategias de evasión, resistencia y tolerancia frente al fuego y la herbivoría. Se describen a distintos niveles jerárquicos (individuo, población y paisaje). Esquema tomado de Archibald *et al.* (2019).

#### 4.3.3. Estudios en pastizales del Río de la Plata

En los pastizales del Río de la Plata existen antecedentes acerca del efecto del pastoreo y la quema actuando de manera conjunta. En los *Campos sulinos* (Brasil) se ha observado que existen especies que son resistentes al pastoreo y que pueden aumentar su frecuencia de aparición bajo este tipo de perturbación (Ferreira *et al.* 2020, Boavista *et al.* 2019). En sitios que presentan una baja intensidad de pastoreo se promueve una heterogeneidad desde el punto de vista de la distribución vertical de la vegetación (Fischer *et al.*, 2019). Por su parte, en áreas recientemente quemadas la cobertura de hierbas arrosetadas y gramínoideas aumenta (Fidelis *et al.* 2012, Overbeck y Pfadenhauer 2007, Overbeck *et al.* 2005), mientras que la riqueza de especies puede incrementarse (Overbeck *et al.*, 2005) o permanecer igual (Fidelis *et al.*, 2012). En estos *Campos sulinos*, a medida que aumenta el tiempo desde la última quema, se acumula la biomasa seca en pie de las gramíneas dominantes formadoras de maciegas (*Andropogon lateralis*, *Anthaenantia lanata*, *Elyonurus muticus*)

(Overbeck y Pfadenhauer, 2007). Esto evita el establecimiento de otras especies, a través de la exclusión competitiva, y causa una disminución en la riqueza de especies (Overbeck *et al.*, 2005). En la *Pampa inundable* (Argentina), los efectos del pastoreo han sido registrados al comparar sitios pastoreados con sitios excluidos de ganado. El pastoreo promueve una vegetación de baja altura, dominada por especies invernales, con una comunidad más rica y diversa, debido principalmente a un incremento en la riqueza de hierbas exóticas (Rusch y Oesterheld 1997; Facelli *et al.* 1989). La quema de pajonales dominados por *Paspalum quadrifarium* puede llevar a un cambio en la composición de especies, a una mejora en la calidad forrajera y a un incremento a corto plazo en la productividad aérea (Latterra *et al.*, 1998). En esa región, el fuego genera parches accesibles para el ganado y también abre espacio para la invasión de especies exóticas (Latterra *et al.* 2003, Juan *et al.* 2000, Latterra 1997). Por lo tanto, los efectos del fuego sobre la estructura del pajonal dependen de la interacción previa entre fuego y pastoreo (Latterra *et al.*, 2003).

El estudio de las perturbaciones en pastizales de Uruguay ha sido principalmente enfocado a evaluar los efectos del pastoreo sobre distintos atributos estructurales y funcionales de la vegetación, a diferentes niveles jerárquicos y a distintas escalas espacio-temporales. En Uruguay, el 60% del país es actualmente ocupado por pastizales (Baeza *et al.*, 2019) y el pastoreo por ganado doméstico ha sido, históricamente, la principal actividad productiva. El pastoreo por ganado doméstico determina que la vegetación presente generalmente una altura menor a 10 cm, formada por una matriz de gramíneas postradas (estivales y con metabolismo fotosintético C<sub>4</sub>) y hierbas arrosetadas (Lezama *et al.* 2019, Altesor *et al.* 2005, 1998, Rodríguez *et al.* 2003, Rosengurtt 1946). El pastoreo consiste, no sólo, en la remoción selectiva de biomasa vegetal, sino también en el impacto del pisoteo y la deposición de heces y orina (Lezama y Paruelo, 2016). La supresión del pastoreo determina la ocurrencia de cambios en la estructura y en el funcionamiento. En primer lugar, el aspecto de la vegetación luce diferente que un sitio bajo pastoreo, debido a la presencia de mayor número de estratos de vegetación y al incremento en cobertura, riqueza y altura de especies leñosas (Altesor *et al.* 2006; 2005). Los restos secos en pie se acumulan, y por tanto se reduce la incidencia de la luz que llega al

suelo (Altesor *et al.* 2006; 2005). Esto genera un recambio en la composición de especies del estrato basal, favoreciendo a las especies erectas con metabolismo C<sub>3</sub> (Rodríguez *et al.*, 2003). Concomitantemente ocurre una disminución en la riqueza de especies y en la productividad primaria neta, tanto aérea como subterránea (López-Mársico *et al.* 2016, 2015, Altesor *et al.* 2006, 2005, Rodríguez *et al.* 2003).

En lo que refiere a los efectos del fuego sobre los pastizales de Uruguay, existen algunos antecedentes históricos puntuales en referencia a su empleo como herramienta de manejo (Berretta 1993, Rosengurtt 1946). Recientemente se han realizado algunas publicaciones que evalúan aspectos del fuego sobre el funcionamiento ecosistémico a nivel de paisaje. Se plantea que en Uruguay existe una baja conectividad de la vegetación propensa al fuego, debido a que el pastoreo es la perturbación más influyente en el consumo de biomasa (Bernardi *et al.* 2019; 2016). A partir del trabajo iniciado con esta tesis se realizaron estudios observacionales y experimentales de la germinación de seis especies comunes en respuesta a factores directos e indirectos con el fuego (Capítulo 3; López-Mársico *et al.* 2019a) y de la germinación a partir del banco de semillas del suelo (Cuello *et al.*, 2020). A su vez, se ha avanzado en determinar los cambios sucesionales que ocurren en sitios con distinta antigüedad de quema (Capítulo 2; López-Mársico *et al.* 2020). Sin embargo, hasta donde tengo conocimiento, no existen resultados acerca de los efectos conjuntos del fuego y el pastoreo sobre el ecosistema predominante en nuestro país.

#### **4.3.4. Planteo del problema, objetivo, hipótesis y predicciones**

En la región geomorfológica *Sierras del Este*, la especie *Saccharum angustifolium* (localmente conocida como paja estrelladora) es capaz de ocupar grandes superficies en áreas cóncavas de laderas bajas y medias del paisaje (Gallego *et al.* 2020; López-Mársico *et al.*, 2020) y forma parte de la Comunidad V (Lezama *et al.*, 2019). La especie *S. angustifolium* es una gramínea estival formadora de maciegas, con metabolismo fotosintético C<sub>4</sub>. Las plantas adultas de esta especie presentan hojas duras (poco palatables), las cuales son rechazadas por el ganado, mueren y se acumulan en pie (López-Mársico *et al.* 2020, Rosengurtt 1979). Cuando

su cobertura supera el 50% del área su presencia representa un problema para los productores ganaderos al reducir la superficie efectiva de pastoreo (López-Mársico *et al.* 2019b, Royo Pallarés *et al.* 2005, Berretta 1993). Por medio de quemados puntuales y parcheadas, generalmente menores a 0,5 ha (Bruzzone, 2019), los productores ganaderos logran reducir la cobertura aérea de la especie dominante. A su vez, los quemados promueven una mejora en la calidad del forraje, a través del rebrote tierno, el cual es consumido por el ganado doméstico (Berretta, 2006, Royo Pallarés *et al.* 2005, Rosengurt 1979). En el capítulo 2 (López-Mársico *et al.*, 2020) se evaluó la sucesión luego de un evento de quema a través de una cronosecuencia en el espacio en sitios pastoreados. La posibilidad de controlar ambas perturbaciones (fuego y pastoreo) a través de un experimento de campo, permitirá analizar posibles dinámicas alternativas.

#### **4.3.4.1. Objetivo**

El objetivo de este capítulo fue evaluar las trayectorias temporales de distintos estados alternativos derivados de la acción del fuego y el pastoreo, así como de la interacción entre ambos en un pastizal dominado por *S. angustifolium* en la región Sierras del Este.

A través de un experimento de campo con cuatro tratamientos: pastoreado y quemado (PA-Q), pastoreado y no quemado (PA-NQ), clausurado y quemado (CL-Q), clausurado y no quemado (CL-NQ), se plantearon los siguientes objetivos específicos:

- 1- Analizar los cambios sobre variables abióticas.
- 2- Analizar los cambios sobre variables bióticas a distintos niveles jerárquicos.

Se plantea una hipótesis acompañada de predicciones relacionadas a las variables bióticas a nivel poblacional y comunitario. Los factores abióticos fueron considerados como descriptores de los tratamientos.

#### **4.3.4.2. Hipótesis**

Las quemas de campo y el pastoreo por ganado doméstico generan espacio y favorecen la llegada de mayor radiación solar al suelo por medio de diferentes mecanismos. Las quemas de campo son eventos puntuales de mayor intensidad que remueven principalmente los restos secos acumulados en pie y la biomasa verde de las maciegas de *S. angustifolium*, dando inicio a un proceso sucesional por medio de la generación de parches de suelo desnudo. El pastoreo es una perturbación continua, selectiva y de baja intensidad que promueve la coexistencia de especies al evitar la exclusión competitiva por parte de *S. angustifolium* de las especies que crecen al ras del suelo. El consumo de los rebrotes de *S. angustifolium* por parte del ganado, mientras los tejidos vegetales permanecen tiernos, puede enlentecer la dinámica sucesional generada por el fuego.

#### **4.3.4.3. Predicciones**

Las predicciones se plantean a distintos niveles jerárquicos y siempre en comparación con la situación de referencia que corresponde al tratamiento sin quemas recientes y que se encuentra bajo pastoreo (NQ-PA).

Predicción 1.1- Nivel Población. Luego de un evento de quema, tanto en las parcelas pastoreadas como en las excluidas del pastoreo habrá un incremento en el número de maciegas de *S. angustifolium* por metro lineal. Habrá un cambio en la estructura de tamaños de la población de *S. angustifolium*, ya que la cobertura basal, la cobertura del dosel y la altura de las maciegas serán menores en comparación a los valores previos a la quema. El número de cañas florales de *S. angustifolium* aumentará en la primera etapa reproductiva posterior a la quema. Se espera que en las parcelas excluidas de pastoreo haya una reversión rápida, en todas las variables, hacia los valores que tenían previo a la quema, mientras que en las parcelas pastoreadas esa reversión podrá ocurrir más lentamente.

Predicción 1.2- Nivel Población. En las parcelas que fueron excluidas del pastoreo, y que no han sido quemadas recientemente, se mantendrá el número de maciegas de *S. angustifolium* por metro lineal. Habrá un cambio paulatino en la estructura de tamaños de la población de *S. angustifolium*, ya que la cobertura basal y la cobertura del dosel serán mayores en comparación a los valores previos a la exclusión del pastoreo. La altura y el número de cañas florales de las maciegas de *S. angustifolium* permanecerán iguales en comparación a los valores previos a la exclusión del pastoreo.

Predicción 2.1- Nivel Comunidad. Luego de un evento de quema, las parcelas que son excluidas del pastoreo registrarán un aumento en la riqueza de especies. Se promoverá un cambio en la composición de especies, ya que serán favorecidas aquellas que puedan rebrotar o establecerse luego de la quema. Con el paso del tiempo aumentará la cobertura de *S. angustifolium* y de otros grupos de plantas representados por especies de alto porte, se promoverá la presencia de un solo estrato alto de vegetación, mientras que disminuirá la riqueza y la cobertura de las especies con crecimiento vegetativo al ras del suelo.

Predicción 2.2- Nivel Comunidad. Luego de un evento de quema, las parcelas que son pastoreadas registrarán un aumento en la riqueza de especies. Se promoverá un cambio en la composición de especies y serán favorecidas aquellas que puedan rebrotar o establecerse luego de la quema. Con el paso del tiempo, se intercalarán en el espacio dos estratos, uno basal dominado por especies con crecimiento vegetativo al ras del suelo (crecientes en pastoreo) y uno más alto dominado por *S. angustifolium*. La riqueza de especies permanecerá con altos valores.

Predicción 2.3- Nivel Comunidad. En las parcelas que fueron excluidas del ganado, y que no han sido quemadas recientemente, se registrará una disminución paulatina de la riqueza de especies con el paso del tiempo. Se promoverá un cambio en la composición de especies y serán favorecidas aquellas de alto porte. Con el paso del tiempo disminuirá la riqueza y la cobertura de las especies con crecimiento vegetativo al ras del suelo que se encontraban en los intersticios de las maciegas de *S. angustifolium*. La acumulación de restos secos en pie aumentará y la cobertura

vegetal se distribuirá en un estrato dominado por *S. angustifolium*, a la vez que podrá aparecer un estrato más alto determinado por especies leñosas.

#### **4.4. MATERIALES Y MÉTODOS**

##### **4.4.1. Sitio de estudio**

La región geomorfológica Sierras del Este cubre 2,5 millones de hectáreas, de las cuales el 65 % corresponde a pastizales naturales (Baeza *et al.*, 2019). En esta región también se destaca la presencia de diferentes tipos de matorrales y bosques (Gautreau y Lezama, 2009). Los pastizales de la región presentan una elevada heterogeneidad florística, habiéndose descrito tres comunidades y ocho sub-comunidades diferentes (Lezama *et al.*, 2019). La comunidad II (pastizales ralos: *Trachypogon spicatus* - *Crocianthemum brasiliense*) asociada a suelos superficiales, la comunidad IV (pastizales densos: *Eryngium horridum* - *Juncus capillaceus*) asociada a suelos profundos, y la comunidad V (pastizales densos y altos: *Chascolytrum poomorphum* - *Paspalum pumilum*) asociada a suelos húmedos o temporalmente inundados de las zonas bajas del paisaje. La especie *Saccharum angustifolium* (Ness) Trin.), conocida localmente como paja estrelladora, es una gramínea cespitosa de baja calidad forrajera (Rossengurt, 1979) y ocupa grandes superficies, generalmente en las zonas cóncavas del paisaje (Gallego, 2013) pertenecientes a la comunidad V.

El sitio de estudio se encuentra localizado dentro del área núcleo del Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos (PPQC) (Figura 2). Las quemas prescritas están permitidas en algunas zonas del PPQC, entre otoño y primavera (Bianco y Lapetina, 2013), con el correspondiente aval de las autoridades del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP). Los suelos dominantes son de tipo Argisol; la precipitación promedio anual acumulada para los 10 años previos al montaje del experimento fue de 1318 mm (distribuida a través del año, sin períodos de sequía o lluviosos determinados) y la temperatura promedio anual para el mismo período fue de 17 °C, con un máximo mensual promedio de 23 °C en enero y un mínimo mensual promedio de 11 °C en julio (INIA-GRAS, 2018). El sitio de estudio se encuentra

específicamente en el *Potrero 4* (lat. 32°55'S, long. 54°26'W), que presenta una superficie de 180 ha y que está dividido en dos. Pertenece al Instituto Nacional de Colonización y actualmente es administrado por la Cooperativa Agraria Quebrada de los Cuervos. El sitio está ubicado sobre una ladera media-baja, sin rocas ni piedras en superficie. Al momento del inicio del experimento, el sitio de muestreo se encontraba bajo un régimen de pastoreo continuo de baja carga (0,35 UG/ha) y sin ocurrencia de quemadas, al menos en los cinco años previos.

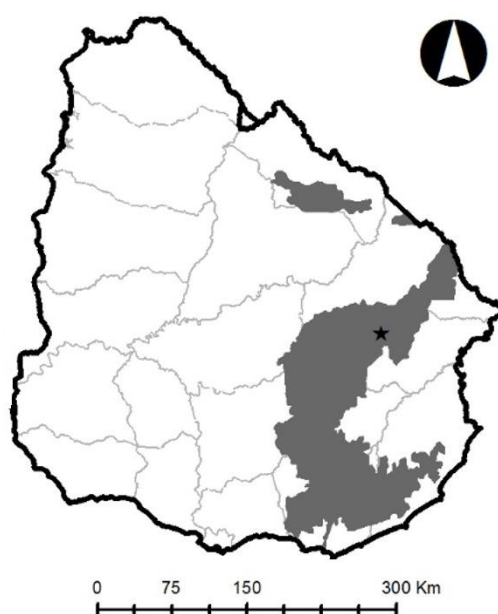


**Figura 2:** Localización geográfica del sitio de estudio (estrella) dentro de la región geomorfológica Sierras del Este (gris) en Uruguay.

#### **4.4.2. Diseño experimental**

Se montó un experimento con un diseño de bloques parcialmente al azar en un área dominada por *S. angustifolium* (Figura 3), en una de las mitades del *Potrero 4*. El experimento fue montado en primavera, debido a que es la época del año en la que los productores ganaderos de esta región realizan la mayor cantidad de quemadas (observación personal). Se instalaron tres bloques, con una distancia superior a los 100 m entre ellos. Cada bloque comprendió cuatro parcelas de una superficie de 300 m<sup>2</sup> (“parcelas”, de aquí en más) las cuales estuvieron separadas por senderos corta

fuegos de 10 m de ancho. Cada parcela constituyó un tratamiento que surgió de la combinación de los dos niveles de los factores pastoreo y quema. Por lo tanto, los cuatro tratamientos fueron: pastoreado no quemado (PA-NQ), clausurado no quemado (CL-NQ), pastoreado quemado (PA-Q) y clausurado quemado (CL-Q). En cada bloque se quemaron dos parcelas, mientras que las restantes dos permanecieron sin quemar. De forma cruzada con la quema, dos parcelas fueron sujetas a pastoreo y las otras dos fueron excluidas de pastoreo (Figura 3). Para el montaje del experimento se contó con el apoyo de productores ganaderos de la zona, asistentes de campo, compañeros del Grupo de Ecología de Pastizales y autoridades del SNAP, así como con mochilas con agua y chicotes matafuego, provistos por el Destacamento de Bomberos de Treinta y Tres, para evitar la posible propagación del fuego a zonas linderas. Luego de instalado el experimento, todo el Potrero 4 continuó con un régimen de pastoreo rotativo con ganado vacuno (15 días de pastoreo en una mitad 15 días en la otra mitad), con la misma carga ganadera, a excepción de los sitios clausurados.

#### **4.4.3. Caracterización de la quema**

El 7 de octubre de 2014 se realizó la quema en las seis parcelas, de forma individual y a favor del viento, entre las 9 y las 11:30 hs. Fue caracterizada "in situ" a través de los siguientes descriptores: temperatura máxima, velocidad del viento y tiempo de quema de cada parcela. La temperatura máxima se registró con un termómetro infrarrojo (Nicety ST530A) y fue medida en 10 maciegas de *S. angustifolium* en cada parcela. Este termómetro registra un máximo de 600°C, por lo que cuando este valor fue superado, se computó el máximo valor. La velocidad del viento fue registrada con un anemómetro de mano (Nicety AM802) en dos instancias en el momento de quema de cada parcela. El tiempo de quema de las parcelas fue medido con un cronómetro de precisión. Previo a la quema y cinco minutos después que cada parcela fue quemada, en 10 puntos se registró la temperatura y la humedad del suelo. La temperatura del suelo se registró en la porción superficial del suelo con el termómetro infrarrojo y la humedad del suelo con un medidor de pincho (Extech MO750) a una profundidad de 10 cm. A su vez, se seleccionaron aproximadamente

10 maciegas de tamaño medio de *S. angustifolium* en cada parcela, y se registró el tiempo transcurrido en quemarse completamente por medio de un cronómetro de precisión. Previo a la realización de la quema se cosechó la biomasa aérea de maciegas de *S. angustifolium* en dos cuadrantes de 4 m<sup>2</sup>, representativos de cada parcela. Al día siguiente de la quema, en cada parcela quemada se cosechó la biomasa aérea remanente de maciegas de *S. angustifolium* en otros dos cuadrantes de 4 m<sup>2</sup>.

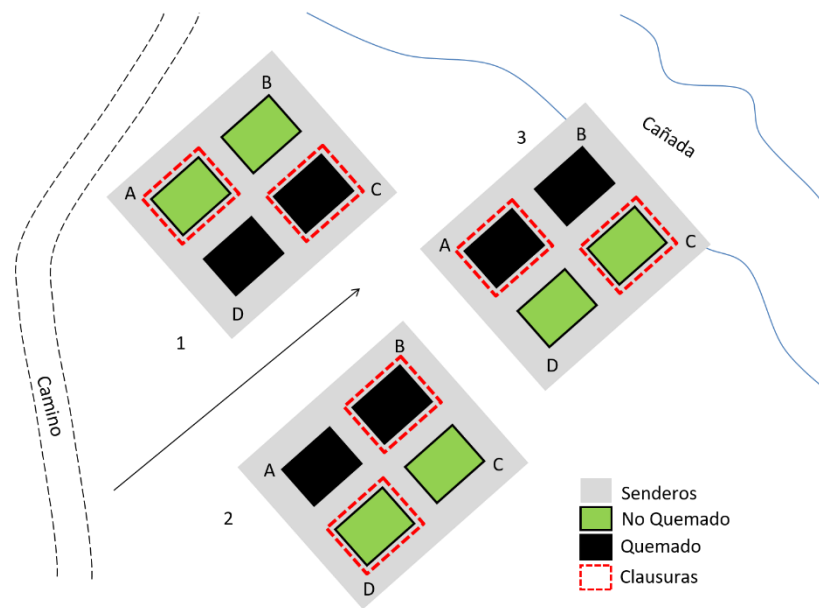


**Figura 3:** Diseño experimental ubicado en el Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos. El experimento consistió de tres bloques (gris) con parcelas internas de 300 m<sup>2</sup> (verde: no quemadas; negro: quemadas). Las líneas punteadas en rojo indican las parcelas que fueron clausuradas al ganado y la flecha indica la dirección de la pendiente hacia la zona baja del paisaje (Cañada).

#### **4.4.4. Obtención de los datos y procesamiento de las muestras**

La temperatura y la humedad del suelo fueron registradas, en 10 puntos en cada parcela, en cinco fechas luego de iniciado el experimento (Tabla 1). Estas mediciones fueron realizadas siempre a mediodía, por ser el momento de mayor radiación incidente. La temperatura se registró en la porción superficial del suelo por medio de un termómetro infrarrojo, mientras que la humedad se registró con un

medidor de pincho a una profundidad de 10 cm. A su vez, se realizaron colectas de tres volúmenes de suelo de 10 cm de profundidad y 2 cm de diámetro en cada parcela (36 muestras), para obtener valores de densidad aparente. Esta variable es utilizada como indicador de la compactación del suelo en los diferentes tratamientos. Las muestras se obtuvieron en dos fechas: 1- luego de seis meses y 2- luego de 24 meses de realizada la quema experimental (Tabla 1). Cada volumen de suelo fue dividido en dos fracciones iguales (0-5 y 5-10 cm de profundidad). Posteriormente, a cada fecha de muestreo, los volúmenes de suelo fueron secados en estufa durante 48 hs a 100 °C.

Dentro de cada parcela se ubicaron tres transectas fijas de 10 m de longitud distanciadas aproximadamente 4 m entre ellas (Figura 4). Previo al inicio del experimento (setiembre de 2014) y en seis muestreos posteriores (hasta octubre de 2016), se registró el número de maciegas de *S. angustifolium* que entraban en contacto con las transectas, su cobertura basal y del dosel (Figura 5; Tabla 1). Luego de la quema experimental se registró la altura de las maciegas de *S. angustifolium* en seis fechas (Figura 5; Tabla 1). En marzo de 2015 se registró el número de cañas florales en los mismos individuos que se registró la cobertura basal y del dosel (Figura 5; Tabla 1), ya que esta especie es estival tardía y tiene el período de dispersión de semillas entre febrero y junio (López-Mársico *et al.* 2019a).

Los relevamientos de vegetación fueron realizados en tres parcelas fijas de 2m<sup>2</sup> (“parcelas fijas”, de aquí en más) dentro de cada parcela (Figura 4) en diferentes fechas: en setiembre de 2014, es decir previo a la realización de la quema experimental y posteriormente con una frecuencia anual desde enero de 2015 hasta enero de 2017 (Tabla 1). En todas las fechas de muestreo, dentro de las parcelas fijas, se registró la composición y riqueza de especies, y de manera visual, se registró el porcentaje de cobertura de *S. angustifolium*. En la última fecha de relevamiento (enero de 2017) se obtuvieron los datos de cobertura de cada especie en las parcelas fijas por medio del método de Braun-Blanquet (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). En todas las fechas de relevamiento se registró la cobertura por grupo de plantas en cada una de las parcelas. Los seis grupos de plantas empleados en este estudio fueron los siguientes: leñosas (arbustos y subarbustos), maciegas (además de

*S. angustifolium* aparece *Paspalum quadrifarium*), graminoides erectas (además de la familia Poaceae, incluye Cyperaceae y Juncaceae), gramináceas postradas, hierbas erectas, hierbas postradas y/o arrosetadas. También se registraron valores de suelo desnudo y restos secos acumulados en pie.

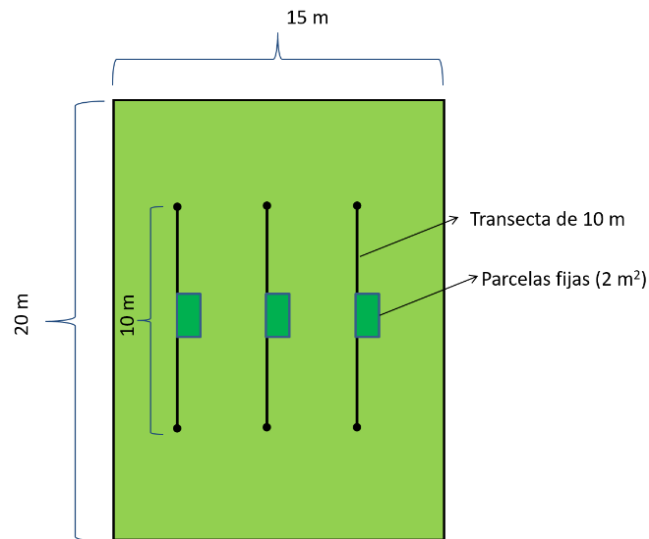


**Figura 4:** Detalle de una parcela de 300 m<sup>2</sup> en la que se observan las tres transectas de 10 m y las tres parcelas fijas de 2 m<sup>2</sup>.

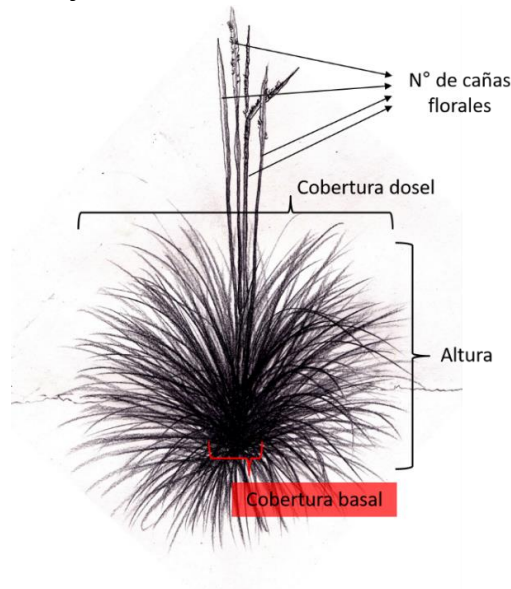


**Figura 5:** Dibujo de una maciega de *Saccharum angustifolium* en el que se observan algunas de las variables estimadas durante el experimento (cobertura basal, cobertura del dosel, altura y n° de cañas florales). Dibujo realizado por Manuel Ferrón.

#### 4.4.5. Análisis de los datos

La *intensidad* de la quema fue calculada por medio de la ecuación:  $I = c \times b \times v$ , donde  $c$  es el calor térmico de la biomasa combustible,  $b$  es la biomasa consumida y  $v$  es la velocidad de propagación del fuego (Fidelis *et al.* 2010, Morgan 1999). Dado que el calor térmico de la biomasa combustible no está medido para estos pastizales, fue utilizado un valor de  $15500 \text{ J} \cdot \text{g}^{-1}$  (tomado de Griffin y Friedel, 1984). La biomasa consumida fue obtenida de la diferencia entre las cosechas previas y posteriores a la quema, en los cuadrantes de  $4\text{m}^2$ . La velocidad de propagación del fuego fue medida en función del tiempo que demoró en quemarse cada parcela. Todas las muestras vegetales fueron secadas a  $70^\circ\text{C}$  por un período de 48 hs y pesadas para estimar la biomasa vegetal seca. La estimación de la *eficiencia* de la quema surgió de la diferencia entre la biomasa inicial y la biomasa que quedó sin quemar, ambas cosechadas en cuadrantes adyacentes de  $4\text{m}^2$ . Las diferencias en la respuesta inmediata a la quema en la temperatura y en la humedad del suelo fueron evaluadas a través de un test de  $t$ . La densidad aparente fue calculada de acuerdo a la siguiente fórmula:  $d = m/v$ , donde  $m$  es el peso seco de la muestra de suelo y  $v$  es el volumen de suelo colectado.

Las variables bióticas (riqueza de especies, cobertura total, número de maciegas, cobertura basal y del dosel y altura de maciegas de *S. angustifolium*) y abióticas (temperatura y humedad del suelo) fueron analizadas por medio de un ANOVA de medidas repetidas, con los tratamientos y las fechas de muestreo como variables independientes. El número de inflorescencias fue registrado exclusivamente al cabo de la primera estación de crecimiento (marzo de 2015), por lo que en este caso se realizó un ANOVA de una vía. En todos los casos se realizó el test pos hoc de Tukey para determinar, en caso de que hubiese, las diferencias en cada momento de muestreo. En el caso de la cobertura por grupo de planta, los valores fueron transformados al arcosen (raíz) y fueron analizados por medio del test paramétrico Kruskal Wallis, ya que no se cumplían los supuestos para realizar un ANOVA. Se realizaron regresiones simples entre los valores de cobertura de maciegas y la riqueza de especies observada en cada parcela fija. Se consideraron los valores de los cuatro relevamientos en forma conjunta, para cada año por separado y por tratamiento. Los

análisis estadísticos fueron realizados con los programas Past 4.01 (Hammer *et al.*, 2001) e Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2016).

Los datos florísticos fueron analizados a escala de parcela, integrando los valores de las tres parcelas de 2m<sup>2</sup>. De esta forma se obtuvo una matriz de 48 parcelas/año (12 parcelas monitoreadas durante 4 años de muestreo) y 160 especies. Los datos florísticos iniciales (primavera 2014, datos cualitativos, previos a la aplicación de los tratamientos) y finales del experimento (verano 2017, datos cuantitativos), fueron analizados mediante procedimientos de multirespuesta por permutación (la sigla en inglés es MRPP) (McCune y Mefford, 2011). A partir de los datos cuantitativos del verano de 2017 se identificaron las especies indicadoras de cada tratamiento a través de análisis de especies indicadoras (Indval). A su vez, se analizaron en forma conjunta los veranos 2015 – 2017 (datos cualitativos), fueron analizados a través de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS, sigla en inglés). Todos los análisis multivariados mencionados se llevaron a cabo con el software PCORD (version 6. McCune y Mefford, 2011).

**Tabla 1:** Fechas en las que fueron realizados los muestreos en el campo, antes, durante (fecha de quema marcada en negrita) y después de comenzado el experimento de quema y pastoreo en un pastizal de Sierras del Este, Uruguay.

| Fechas de muestreo | Maciegas de <i>Saccharum angustifolium</i> |                 |                 |        |                      | Relevamiento de vegetación | Suelo       |         |                   |
|--------------------|--------------------------------------------|-----------------|-----------------|--------|----------------------|----------------------------|-------------|---------|-------------------|
|                    | Nº de maciegas                             | Cobertura basal | Cobertura dosel | Altura | Nº de cañas florales |                            | Temperatura | Humedad | Densidad aparente |
| 23/09/2014         | X                                          | X               | X               |        |                      | X                          |             |         |                   |
| <b>07/10/2014</b>  |                                            |                 |                 |        |                      |                            | X           | X       |                   |
| 25/11/2014         | X                                          | X               | X               |        |                      |                            | X           | X       |                   |
| 11/01/2015         |                                            |                 |                 |        |                      |                            |             | X       |                   |
| 27/01/2015         |                                            |                 |                 |        |                      | X                          |             |         |                   |
| 25/03/2015         | X                                          | X               | X               | X      | X                    |                            | X           | X       |                   |
| 22/04/2015         |                                            |                 |                 |        |                      |                            | X           | X       | X                 |
| 13/07/2015         | X                                          | X               | X               | X      |                      |                            | X           | X       |                   |
| 14/10/2015         | X                                          | X               | X               | X      |                      |                            |             |         |                   |
| 1/12/2015          |                                            |                 |                 |        |                      |                            |             |         |                   |
| 12/01/2016         |                                            |                 |                 |        |                      |                            | X           |         |                   |
| 3/02/2016          |                                            |                 |                 |        |                      | X                          |             |         |                   |
| 21/05/2016         | X                                          | X               | X               | X      |                      |                            |             |         |                   |
| 26/10/2016         | X                                          | X               | X               | X      |                      |                            |             |         | X                 |
| 25/01/2017         |                                            |                 |                 |        |                      | X                          |             |         |                   |

## 4.5. RESULTADOS

### 4.5.1. Caracterización de la quema

Antes de iniciar el experimento, las maciegas de *S. angustifolium* presentaban una cobertura superior al 80 % en las parcelas experimentales (Tabla 2). La biomasa acumulada de *S. angustifolium* era superior a 1000 g.m<sup>-2</sup> (Tabla 2). En el momento de iniciar la quema, la velocidad del viento fue superior a 12 m.s<sup>-1</sup> (Tabla 2). La intensidad de la quema experimental fue variable entre las distintas parcelas, con un rango entre 178 a 610 KW.m<sup>-1</sup> (Tabla 2). Las maciegas individuales de *S. angustifolium* (n=52) ardieron durante aproximadamente un minuto (Tabla 2). La biomasa de *S. angustifolium* luego de la quema fue inferior a 200 g.m<sup>-2</sup>, por lo que la eficiencia de la quema fue superior al 82 % (Tabla 2). La temperatura máxima de las llamas superó los 500°C, aunque en el 30 % de las mediciones superó los 600°C que era el valor máximo que registraba el termómetro empleado. En la porción superficial del suelo, la temperatura se incrementó un 40 % luego de realizada la quema (T= 7,87; p < 0,01; Tabla 2). En cambio la humedad del suelo, tomada a 10 cm de profundidad, no se vio modificada, al menos de manera inmediata con la quema (T= 0,83; p= 0,43; Tabla 2).

**Tabla 2.** Valores medios  $\pm$  desvío estándar de las variables estimadas antes, durante e inmediatamente después de una quema experimental realizada en un pastizal de Sierras del Este, Uruguay. NC = No corresponde.

| Variables                                               | Pre quema      | Quema             | Post quema     |
|---------------------------------------------------------|----------------|-------------------|----------------|
| Cobertura <i>S. angustifolium</i> (%)                   | 81,8 $\pm$ 7,4 | NC                | NC             |
| Biomasa de <i>S. angustifolium</i> (g.m <sup>-2</sup> ) | 1071 $\pm$ 388 | NC                | 190 $\pm$ 61   |
| Velocidad del viento (m.s <sup>-1</sup> )               | NC             | 12,7 $\pm$ 2,7    | NC             |
| Intensidad del fuego (KW.m <sup>-1</sup> )              | NC             | 330 $\pm$ 152     | NC             |
| Velocidad de propagación fuego (m.s <sup>-1</sup> )     | NC             | 0,025 $\pm$ 0,009 | NC             |
| Tiempo de quema de <i>S. angustifolium</i> (s)          | NC             | 52,3 $\pm$ 6,0    | NC             |
| Eficiencia de la quema (%)                              | NC             | 82 $\pm$ 2,5      | NC             |
| Temperatura de las llamas (°C)                          | NC             | 539 $\pm$ 31      | NC             |
| Temperatura al ras del suelo (°C)                       | 14,6 $\pm$ 1,7 | NC                | 20,5 $\pm$ 0,7 |
| Humedad del suelo (%)                                   | 12,2 $\pm$ 0,8 | NC                | 11,8 $\pm$ 0,9 |

#### 4.5.2. Variables abióticas post-quema

La temperatura, medida en la porción superficial del suelo, presentó diferencias significativas entre los distintos tratamientos a lo largo del tiempo (interacción significativa  $F= 8,0$ ;  $p< 0,001$ ; Figura 6). Los tratamientos en los que se realizó la quema experimental mantuvieron la temperatura superficial, al menos seis meses, por encima de los valores de los tratamientos no quemados. En invierno (julio de 2015), luego de nueve meses de iniciado el experimento, todos los tratamientos presentaron valores similares, además de ser los más bajos en toda la serie temporal registrada. En el segundo período de máximo crecimiento luego de iniciado el experimento (enero 2016), la temperatura del suelo del tratamiento PA-NQ pasó a tener valores superiores y significativamente más altos que CL-NQ (Figura 6).

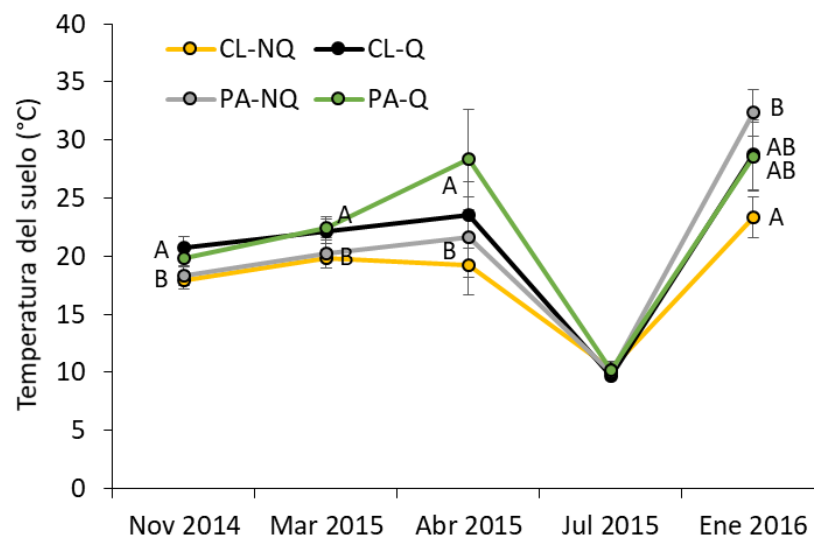


**Figura 6:** Valores promedios  $\pm 1$  EE de la temperatura superficial del suelo registrada a lo largo de cinco fechas, desde 45 días (Nov 2014) hasta 15 meses (Ene 2016) luego de iniciado el experimento que evaluó la interacción fuego-pastoreo en un pastizal de la región Sierras del Este, Uruguay. Tratamientos: CL-NQ (clausurado y no quemado), PA-NQ (pastoreado y no quemado), CL-Q (clausurado y quemado) y PA-Q (pastoreado y quemado). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre Q y NQ (Nov 2014, Mar 2015 y Abr 2015) y entre los cuatro tratamientos (Ene 2016) con  $p$  valor  $< 0,05$ .

La humedad del suelo, medida a 10 cm de profundidad, presentó diferencias significativas entre los distintos tratamientos a lo largo del tiempo (interacción significativa  $F= 6,6$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 7). Los tratamientos en los que se realizó la quema experimental presentaron menores valores de humedad a los cinco (marzo de 2015) y seis meses (abril de 2015) de iniciado el experimento. Al cabo de 9 meses (julio 2015) los valores de todos los tratamientos se volvieron a equiparar (Figura 7).

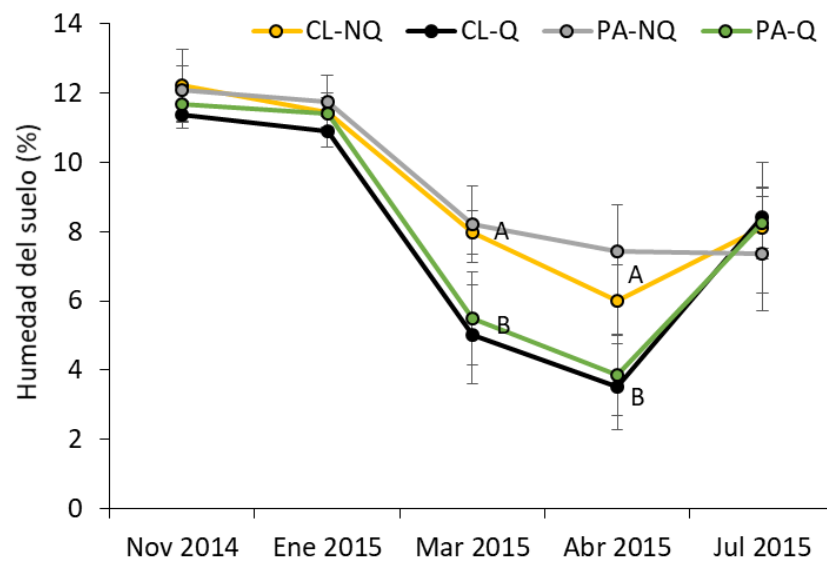


**Figura 7:** Valores promedios  $\pm 1$  EE de la humedad del suelo registrada a lo largo de cinco fechas, desde 45 días (Nov 2014) hasta 9 meses (Jul 2015), luego de iniciado el experimento que evaluó la interacción fuego-pastoreo en un pastizal de la región Sierras del Este, Uruguay. Tratamientos: CL-NQ (clausurado y no quemado), PA-NQ (pastoreado y no quemado), CL-Q (clausurado y quemado) y PA-Q (pastoreado y quemado). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre Q y NQ con  $p$  valor  $< 0,05$ .

La densidad aparente fue 9 % mayor en los tratamientos quemados que en los no quemados, únicamente en abril de 2015 y en el rango de profundidad 0-5 cm ( $F= 9,1$ ;  $p= 0,017$ ). Para el rango de profundidad de 5-10 cm en abril de 2015 y para los dos rangos de profundidad evaluados en octubre de 2016 no se registraron diferencias significativas entre los tratamientos.

#### 4.5.3. N° de maciegas, cobertura, altura y número de cañas florales de *S. angustifolium*

Antes de iniciar el experimento (setiembre 2014) se registraron  $0,80 \pm 0,08$  maciegas de *S. angustifolium* por metro lineal. El número de maciegas de *S. angustifolium* presentó diferencias significativas a lo largo del tiempo ( $F= 12,6$ ;  $p<0,01$ ; Figura 8). Luego de iniciado el experimento, independientemente del tratamiento, el valor máximo fue registrado en octubre de 2015 ( $1,47 \pm 0,15$  maciegas.m<sup>-1</sup>) y el valor mínimo en noviembre de 2014 ( $0,87 \pm 0,17$  maciegas.m<sup>-1</sup>). En dos fechas muestreadas, las parcelas quemadas presentaron mayor número de maciegas de *S. angustifolium* (27% en marzo de 2015 y 20% en mayo de 2016) que las parcelas no quemadas (Figura 8). Por su parte, el factor pastoreo no produjo cambios en el número de maciegas de *S. angustifolium*.

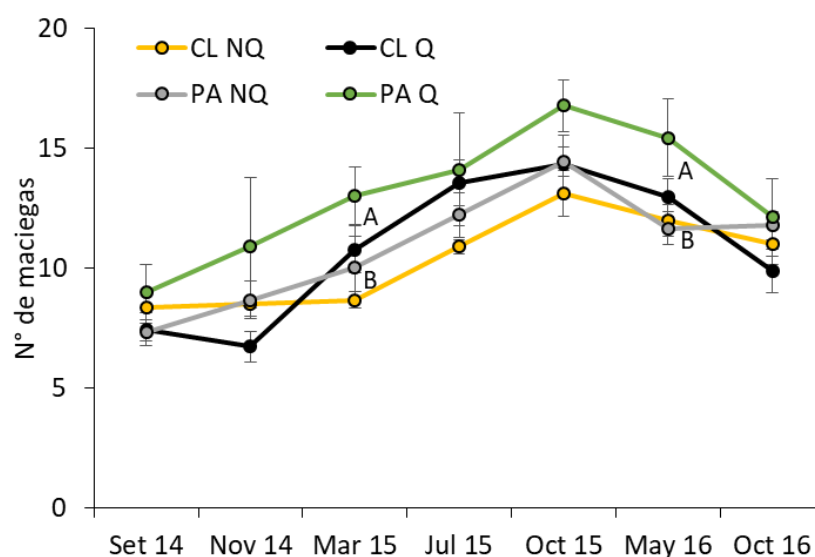


**Figura 8:** Valores promedio  $\pm 1$  EE del número de maciegas de *Saccharum angustifolium* por metro lineal previo al comienzo del experimento (Set 14) y en seis fechas posteriores luego de iniciado el experimento que evaluó la interacción fuego-pastoreo en un pastizal de la región Sierras del Este, Uruguay. Tratamientos: CL-NQ (clausurado y no quemado), PA-NQ (pastoreado y no quemado), CL-Q (clausurado y quemado) y PA-Q (pastoreado y quemado). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre Q y NQ con p valor  $< 0,05$ .

La cobertura basal de las maciegas de *S. angustifolium* al inicio del experimento (setiembre 2014) fue de  $32,3 \pm 2,3$  cm y presentó diferencias significativas a lo largo del tiempo ( $F=9,6$ ;  $p<0,01$ ; Figura 9a). Luego de iniciado el experimento, independientemente del tratamiento, el valor máximo fue registrado en octubre de 2016 ( $27,71 \pm 3,19$  cm) y el valor mínimo en julio de 2015 ( $19,83 \pm 6,63$  cm). La aplicación de los tratamientos determinó cambios significativos en esta variable ( $F=12,7$ ;  $p<0,01$ ), debido a una reducción de 40% en la cobertura basal de las maciegas en los tratamientos quemados en comparación con los no quemados. En todas las fechas muestreadas, luego de iniciado el experimento, las parcelas quemadas presentaron menores valores de cobertura basal que las parcelas no quemadas, a excepción del último muestreo realizado (octubre de 2016) (Figura 9a).

La cobertura del dosel de las maciegas de *S. angustifolium* al inicio del experimento (setiembre 2014) era de  $64,5 \pm 5,9$  cm. La respuesta frente a los tratamientos fue diferente a lo largo del tiempo (interacción significativa  $F=5,5$ ;  $p<0,01$ ; Figura 13b). Luego de iniciado el experimento, independientemente del tratamiento, el valor máximo fue registrado en octubre de 2016 ( $69,40 \pm 11,48$  cm) y el valor mínimo en octubre de 2015 ( $44,66 \pm 11,14$  cm). En todas las fechas muestreadas, luego de iniciado el experimento, las parcelas quemadas presentaron menores valores de cobertura del dosel que las parcelas no quemadas (Figura 9b). En julio de 2015, la reducción en la cobertura del dosel de las parcelas quemadas con respecto a las parcelas no quemadas fue mayor en las parcelas pastoreadas que en las clausuradas (interacción significativa;  $F=5,39$ ;  $p=0,049$ ; Figura 13b).

La altura de las maciegas de *S. angustifolium* respondió a los tratamientos diferencialmente a lo largo del tiempo (interacción significativa  $F=5,4$ ;  $p<0,01$ ; Figura 10). Luego de iniciado el experimento, independientemente del tratamiento, el valor máximo fue registrado en mayo de 2016 ( $78,12 \pm 21,30$  cm) y el mínimo en octubre de 2015 ( $51,55 \pm 15,20$  cm). En las fechas muestreadas, desde cinco hasta 24 meses de iniciado el experimento, las parcelas del tratamiento PA-Q presentaron menor altura de las maciegas (entre 38 y 66 %) que los otros tratamientos (Figura 10). El número de cañas florales, en la primera estación de crecimiento post-quema,

fue diferente entre los distintos tratamientos ( $F=17,8$ ;  $p<0,01$ ; Figura 11), debido a que en CL-Q fue entre 2,5 y 7,8 mayor que en los restantes tratamientos.

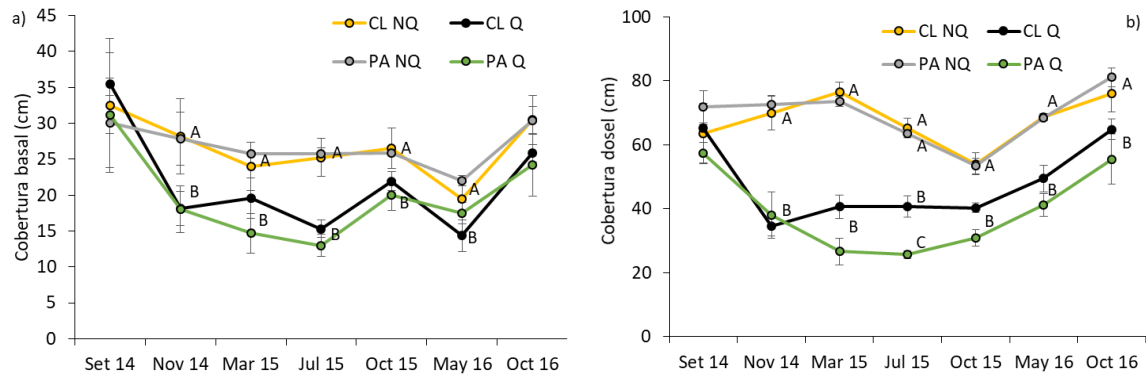


**Figura 9:** Valores promedio  $\pm 1$  EE de la cobertura basal (a) y del dosel (b) de maciegas de *Saccharum angustifolium* previo al comienzo del experimento (Set 14) y en seis fechas posteriores luego de iniciado el experimento en un pastizal de la región Sierras del Este, Uruguay. Tratamientos: CL-NQ (clausurado y no quemado), PA-NQ (pastoreado y no quemado), CL-Q (clausurado y quemado) y PA-Q (pastoreado y quemado). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre Q y NQ con  $p$  valor  $< 0,05$ , a excepción de Jul 15 que hay interacción entre los tratamientos.

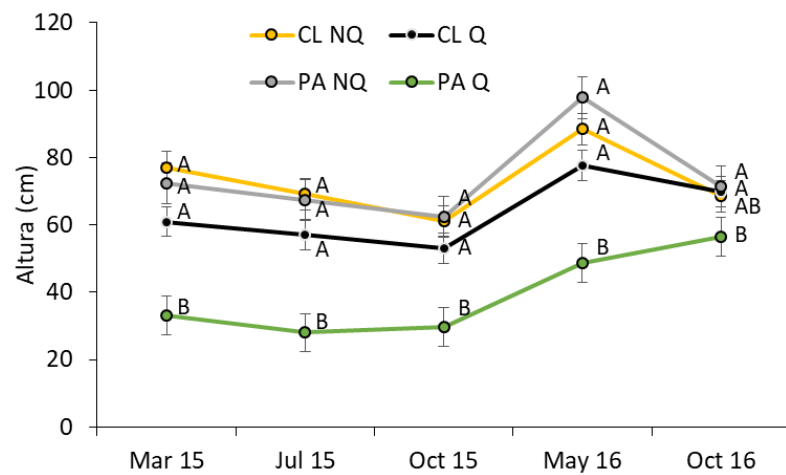


**Figura 10:** Valores promedio  $\pm 1$  EE de la altura de maciegas de *Saccharum angustifolium* en cinco fechas posteriores al inicio del experimento que evaluó la interacción fuego-pastoreo en un pastizal de la región Sierras del Este, Uruguay. Tratamientos: CL-NQ (clausurado y no quemado), PA-NQ (pastoreado y no quemado), CL-Q (clausurado y quemado) y PA-Q (pastoreado y quemado). Las letras diferentes indican diferencias significativas con  $p$  valor  $< 0,05$ .

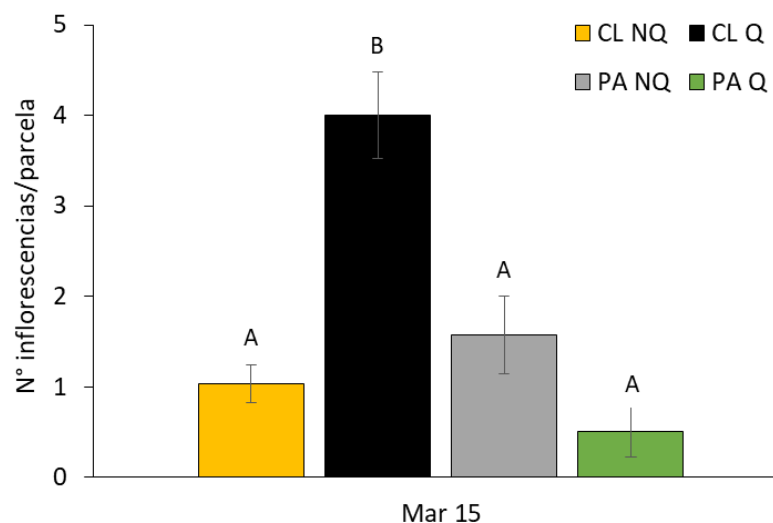


**Figura 11:** Valores promedio  $\pm$  1 EE del número de inflorescencias de maciegas de *Saccharum angustifolium* en las parcelas luego de cinco meses de iniciado el experimento que evaluó la interacción fuego-pastoreo en un pastizal de la región Sierras del Este, Uruguay. Tratamientos: CL-NQ (clausurado y no quemado), PA-NQ (pastoreado y no quemado), CL-Q (clausurado y quemado) y PA-Q (pastoreado y quemado). Las letras diferentes indican diferencias significativas con  $p$  valor  $< 0,05$ .

#### 4.5.4. Composición vegetal

La composición de especies registrada en setiembre de 2014, es decir antes de iniciado el experimento, no presentaba diferencias significativas (MRPP= -0,0004;  $p= 0,51$ ). A partir de la aplicación de las quemas y las clausuras al pastoreo, la composición florística de los tratamientos presentó diferentes trayectorias en el plano de dos ejes de la ordenación (Figura 12). El eje 1, que explica el 37,8% de la varianza, se relaciona con los cambios de composición durante el tiempo transcurrido. El eje 2, que explica el 21,4% de la varianza, discrimina fundamentalmente entre los tratamientos quemado y no quemado. El tratamiento de referencia (PA-NQ) se mantuvo básicamente en los mismos valores en el eje 2 durante los tres años relevados, mientras que los restantes tratamientos mostraron un patrón similar (ascienden en el eje 2 conforme avanza el tiempo). El tratamiento PA-Q sigue una trayectoria similar al tratamiento CL-Q con un año de retraso (Figura

12). La composición de especies del último año (cuantitativo 2017), difiere entre los tratamientos en forma significativa (MRPP= 0,11;  $p= 0,01$ ). La comparación pairwise muestra, por un lado, que el tratamiento de referencia PA-NQ difiere de los otros tres tratamientos. Por otro lado, difieren también los tratamientos CL-NQ de PA-Q. En 2017 las especies indicadoras en el tratamiento CL-NQ fueron un arbusto (*Acanthostyles buniifolius*) y una gramínea erecta (*Cinnagrostis alba*), en PA-NQ fueron cuatro hierbas, tres postradas (*Cyclospermum leptophyllum*, *Plantago myosuros* y *Richardia humistrata*) y una erecta (*Stenachaenium megapotamicum*), en CL-Q fue una gramínea (*Schizachyrium microstachyum*) y en PA-Q fueron una gramínea postrada (*Axonopus fissifolius*), una hierba de baja altura (*Polygala sp.*) y una gramínea erecta decumbente (*Setaria vaginata*).

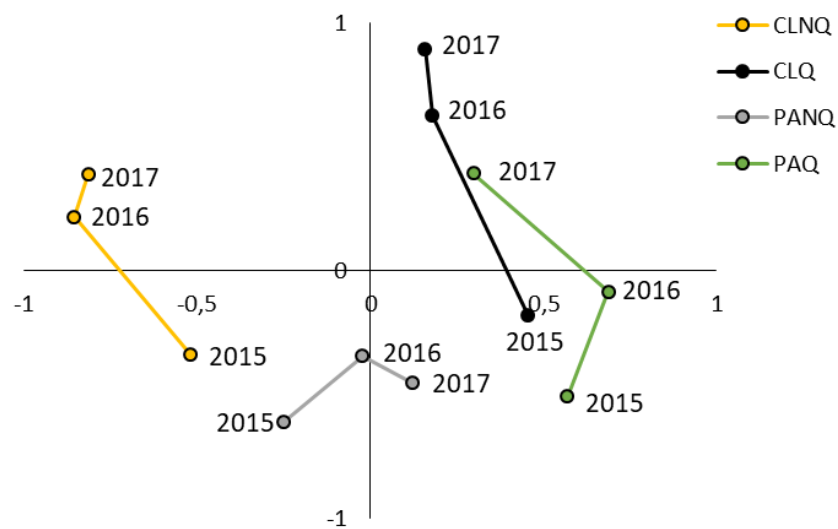


**Figura 12:** Representación en dos dimensiones de la ordenación escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de la matriz florística con datos de presencia-ausencia previo al inicio del experimento (2014) y durante tres veranos consecutivos, desde 2015 a 2017 en los cuatro tratamientos CLNQ (clausurado y no quemado), PANQ (pastoreado y no quemado), CLQ (clausurado y quemado) y PAQ (pastoreado y quemado) realizados en parcelas de 300 m<sup>2</sup> en un pastizal de Sierras del Este, Uruguay.

#### 4.5.5. Riqueza y cobertura vegetal en los distintos tratamientos

La riqueza de especies presentó un promedio de  $9,5 \pm 2,7$  especies/m<sup>2</sup> en las parcelas fijas, previo al inicio del experimento en setiembre de 2014. Luego de iniciado el experimento, y evaluado durante tres estaciones de crecimiento consecutivas, se registraron diferencias significativas debido a los tratamientos ( $F=4,9$ ;  $p=0,046$ ; Figura 13). La riqueza de especies en las parcelas que fueron quemadas, fue 30 % mayor que en las no quemadas. Estas diferencias son explicadas por los primeros dos años de crecimiento luego de iniciado el experimento. En las parcelas quemadas la riqueza de especies fue 42 % y 35 % mayor que las parcelas no quemadas en enero de 2015 y febrero de 2016 respectivamente (Figura 13). Al cabo de la tercera estación de crecimiento (enero de 2017), las diferencias en la riqueza de especies desaparecieron. El factor pastoreo por sí sólo no presentó efecto sobre la riqueza de especies.

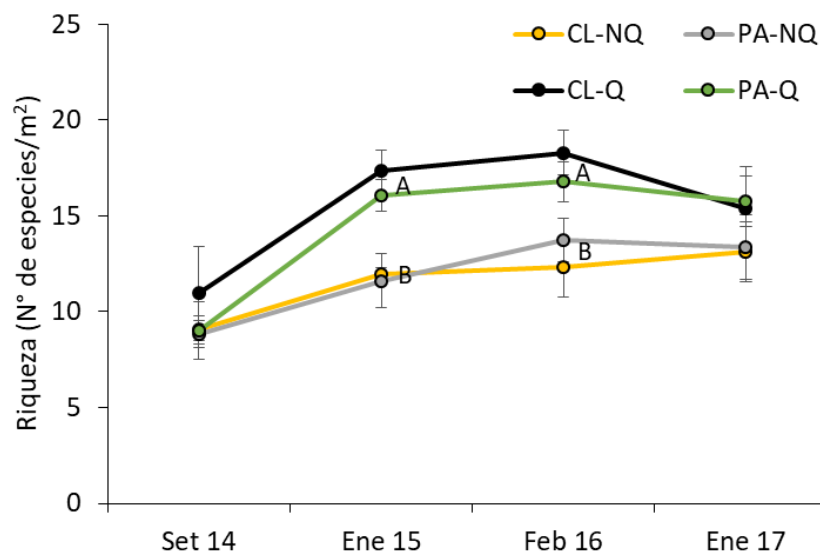


**Figura 13:** Valores promedios  $\pm 1$  EE de la riqueza de especies vegetales previo al comienzo del experimento (Set 14) y en tres fechas posteriores luego de iniciado el experimento que evaluó la interacción fuego-pastoreo en un pastizal de la región Sierras del Este, Uruguay. Tratamientos: CL-NQ (clausurado y no quemado), PA-NQ (pastoreado y no quemado), CL-Q (clausurado y quemado) y PA-Q (pastoreado y quemado). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre Q y NQ con  $p$  valor  $< 0,05$ .

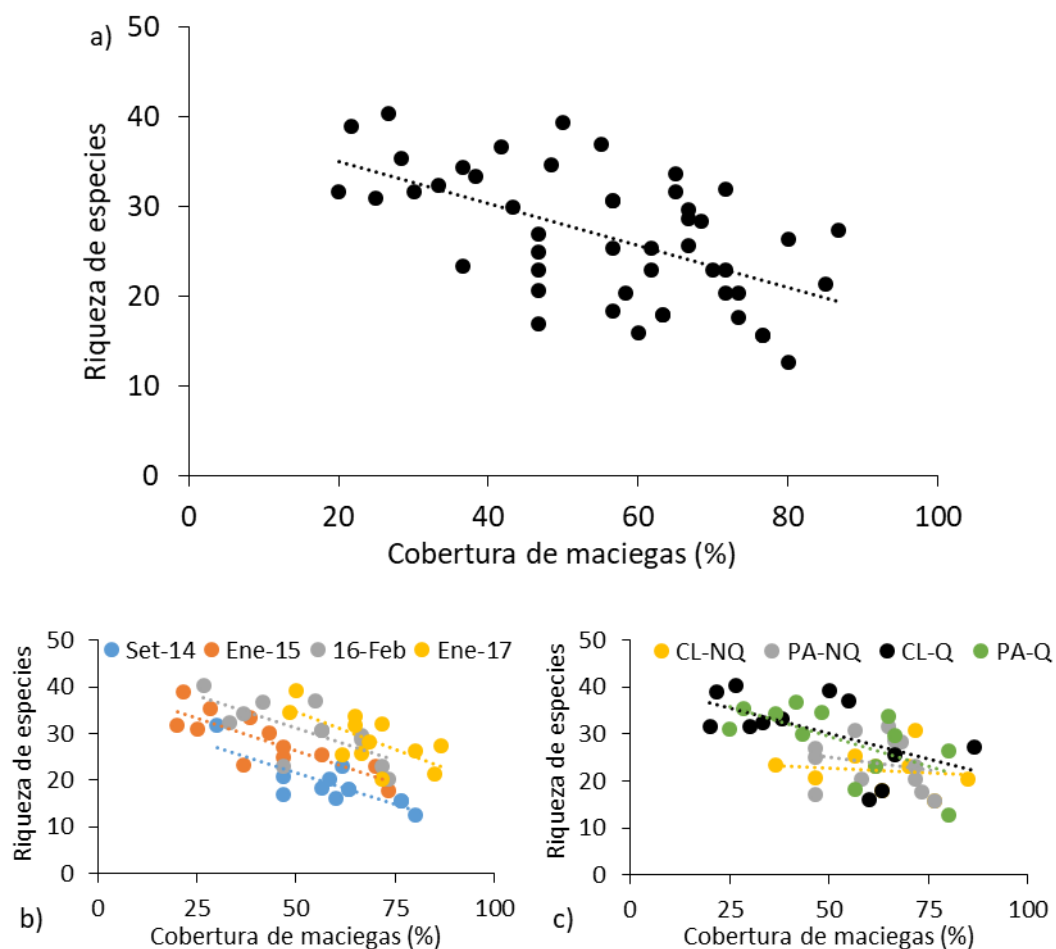


**Figura 14:** Relación entre la riqueza de especies y la cobertura de maciegas de *S. angustifolium* (%) para los cuatro muestreos realizados en los cuatro tratamientos entre setiembre de 2014 y enero de 2017 (a), para cada año por separado (b) y para cada uno de los tratamientos por separado (c) en un pastizal de la región Sierras del Este, Uruguay. Tratamientos: CL-NQ (clausurado y no quemado), PA-NQ (pastoreado y no quemado), CL-Q (clausurado y quemado) y PA-Q (pastoreado y quemado).

La riqueza de especies, medida en las parcelas fijas a lo largo de todo el período de muestreo disminuyó a medida que aumentó la cobertura de maciegas de *S. angustifolium* ( $y = -0,23x + 39,67$ ;  $R^2 = 0,32$ ;  $F = 21,9$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 14a). Este mismo patrón se observó al considerar los distintos momentos de muestreo de forma separada (Set-2014:  $y = -0,27x + 35,27$ ;  $R^2 = 0,65$ ;  $F = 18,3$ ;  $p = 0,0016$ ; Ene-2015:  $y = -0,28x + 40,38$ ;  $R^2 = 0,69$ ;  $F = 22,1$ ;  $p = 0,0008$ ; Feb-2016:  $y = -0,28x + 45,26$ ;  $R^2 = 0,50$ ;  $F = 10,2$ ;  $p = 0,0097$ ; Ene-2017:  $y = -0,32x + 50,73$ ;  $R^2 = 0,47$ ;  $F = 8,8$ ;  $p = 0,014$ ;

Figura 14b). Al considerar los tratamientos por separado se observó que en los tratamientos que fueron quemados la riqueza de especies disminuyó a medida que aumentó la cobertura de maciegas (PA-Q:  $y = -0,25x + 42,24$ ;  $R^2 = 0,40$ ;  $F = 6,7$ ;  $p = 0,027$ ; CL-Q:  $y = -0,22x + 41,00$ ;  $R^2 = 0,33$ ;  $F = 4,8$ ;  $p = 0,05$ ), mientras que los que no se quemaron no siguieron ese patrón (PA-NQ:  $y = -0,11x + 30,35$ ;  $R^2 = 0,04$ ;  $F = 0,5$ ;  $p = 0,51$ ; CL-NQ:  $y = -0,04x + 24,98$ ;  $R^2 = 0,03$ ;  $F = 0,29$ ;  $p = 0,60$ ; Figura 14c).

La cobertura vegetal presentó un promedio de  $83,6 \pm 2,9$  % en las parcelas, previo al inicio del experimento en setiembre de 2014. Los restos secos acumulados en pie acumularon  $16,4 \pm 2,9$  %, mientras que no se registró porción de suelo desnudo. Previo a la aplicación de los tratamientos, los restos secos, el suelo desnudo y la cobertura de los grupos de plantas, no presentaban diferencias entre las parcelas (Tabla 3). Luego de iniciado el experimento, y evaluado durante tres estaciones de crecimiento, se registraron diferencias significativas en la cobertura vegetal debido al tiempo ( $F = 17,4$ ;  $p = 0,01$ ; Figura 15). La quema produjo una disminución de los restos secos acumulados en pie ( $H = 8,32$ ;  $p = 0,024$ ) y un incremento de áreas de suelo desnudo ( $H = 8,94$ ;  $p = 0,017$ ; Tabla 3). Luego de tres meses de iniciado el experimento, la quema produjo una reducción, aproximadamente a la mitad, en la cobertura de maciegas ( $H = 8,44$ ;  $p = 0,038$ ) y más de tres veces en la cobertura de leñosas, ( $H = 7,44$ ;  $p = 0,044$ ), principalmente debido a una reducción total en el tratamiento PA-Q. Se registró un incremento marginal en la cobertura de graminoides erectas ( $H = 6,28$ ;  $p = 0,097$ ), principalmente en el tratamiento CL-Q y un incremento marginal en la cobertura de hierbas postradas ( $H = 6,28$ ;  $p = 0,076$ ; Tabla 3), principalmente en el tratamiento PA-Q. En la segunda estación de crecimiento (2016) los restos secos permanecieron con registros inferiores en las parcelas quemadas con respecto a las no quemadas ( $H = 8,32$ ;  $p = 0,023$ ), mientras que el suelo desnudo fue superior en las parcelas quemadas que en las no quemadas ( $H = 8,51$ ;  $p = 0,021$ ). La cobertura de maciegas no mostró diferencias en la cobertura entre parcelas quemadas y no quemadas, aunque se mantuvo una menor cobertura de leñosas en el tratamiento PA-Q con respecto a las parcelas no quemadas ( $H = 7,21$ ;  $p = 0,039$ ). La cobertura de las hierbas postradas presentó diferencias marginalmente

significativas explicado por valores mayores en el tratamiento PA-Q con respecto a las parcelas clausuradas ( $H= 6,27$ ;  $p= 0,068$ ). Finalmente, en este año se registraron diferencias marginales en la cobertura de gramíneas postradas ( $H= 5,05$ ;  $p= 0,098$ ) debido a un mayor valor en el tratamiento PA-Q con respecto a CL-NQ (Tabla 3). En la tercera estación de crecimiento, luego de iniciado el experimento (enero de 2017), se mantuvieron las diferencias, aunque en este caso marginales, en el porcentaje de restos secos ( $H= 7,67$ ;  $p= 0,053$ ), debido a que las parcelas no quemadas aún son mayores que las del tratamiento CL-Q (Tabla 3). Se registraron diferencias marginales en la cobertura de leñosas ( $H= 5,86$ ;  $p= 0,096$ ) debido a valores mayores en las parcelas clausuradas con respecto al tratamiento PA-Q (Tabla 3). Finalmente, en ese año el grupo de las gramíneas postradas presentó diferencias marginales ( $H= 7,24$ ;  $p= 0,057$ ) debido a un mayor porcentaje de cobertura en el tratamiento PA-Q con respecto al CL-NQ (Tabla 3).

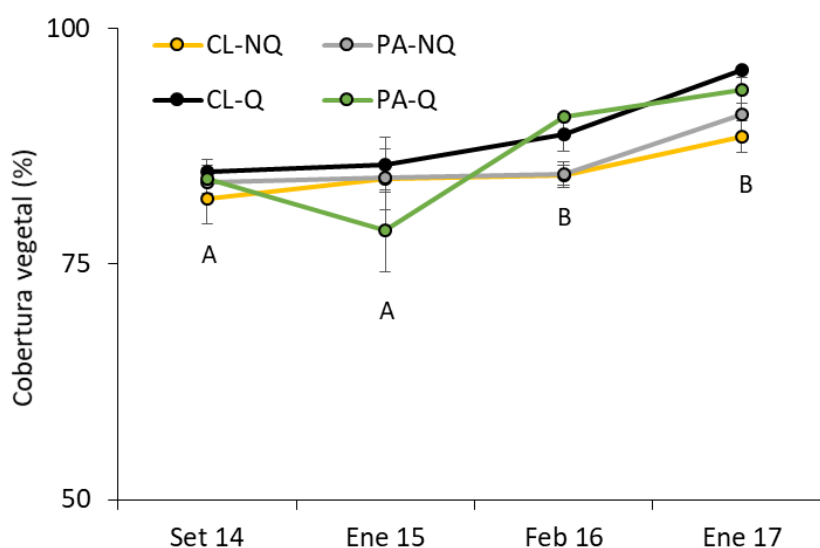


**Figura 15:** Valores promedios  $\pm 1$  EE del porcentaje de cobertura vegetal previo al comienzo del experimento (Set 14) y en tres fechas posteriores luego de iniciado el experimento que evaluó la interacción fuego-pastoreo en un pastizal de la región Sierras del Este, Uruguay. Tratamientos: CL-NQ (clausurado y no quemado), PA-NQ (pastoreado y no quemado), CL-Q (clausurado y quemado) y PA-Q (pastoreado y quemado). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre Q y NQ con  $p$  valor  $< 0,05$  (Ene 15) y entre PA y CL con  $p$  valor  $< 0,1$  (Ene 17).

**Tabla 3:** Valores promedio de cobertura de los diferentes grupos de plantas (Maciegas, gramíneas postradas, graminoides erectas, hierbas postradas, hierbas erectas y leñosas), restos secos y suelo desnudo  $\pm$  EE en las diferentes fechas de muestreo (setiembre 2014, enero 2015, febrero 2016 y enero 2017) para cada uno de los tratamientos: CL-NQ (clausurado y no quemado), PA-NQ (pastoreado y no quemado), CL-Q (clausurado y quemado) y PA-Q (pastoreado y quemado) en un sitio de pastizal de la región Sierras del Este, Uruguay. Las letras diferentes indican diferencias significativas con  $p < 0,1$  entre tratamientos para el mismo año.

| Tratamientos | Fecha  | Maciegas        | Gramíneas postradas | Graminoides erectas | Hierbas postradas          | Hierbas erectas | Leñosas         | Restos secos    | Suelo desnudo   |
|--------------|--------|-----------------|---------------------|---------------------|----------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| PA-NQ        | Set-14 | 74,3 $\pm$ 3,5  | 0,0 $\pm$ 0,0       | 2,1 $\pm$ 1,3       | 0,3 $\pm$ 0,3              | 0,3 $\pm$ 0,3   | 6,7 $\pm$ 3,8   | 16,3 $\pm$ 1,5  | 0,0 $\pm$ 0,0   |
|              | Ene-15 | 69,4 $\pm$ 5,9b | 0,0 $\pm$ 0,0       | 4,6 $\pm$ 2,1a      | 1,4 $\pm$ 1,4 <sup>a</sup> | 0,3 $\pm$ 0,3   | 8,5 $\pm$ 2,3b  | 15,9 $\pm$ 1,6b | 0,0 $\pm$ 0,0a  |
|              | Feb-16 | 67,9 $\pm$ 5,5  | 1,4 $\pm$ 1,4ab     | 7,2 $\pm$ 4,8       | 1,7 $\pm$ 1,3ab            | 0,6 $\pm$ 0,3   | 5,7 $\pm$ 1,4b  | 15,5 $\pm$ 1,4b | 0,0 $\pm$ 0,0a  |
|              | Ene-17 | 70,9 $\pm$ 4,1  | 4,5 $\pm$ 2,5ab     | 0,9 $\pm$ 0,0       | 1,7 $\pm$ 1,7              | 3,4 $\pm$ 1,2   | 9,5 $\pm$ 2,5ab | 9,2 $\pm$ 2,6b  | 0,0 $\pm$ 0,0   |
| CL-NQ        | Set-14 | 69,6 $\pm$ 3,7  | 0,3 $\pm$ 0,3       | 3,6 $\pm$ 2,7       | 2,1 $\pm$ 1,2              | 0,3 $\pm$ 0,3   | 6,0 $\pm$ 1,5   | 18,1 $\pm$ 2,6  | 0,0 $\pm$ 0,0   |
|              | Ene-15 | 66,4 $\pm$ 1,9b | 0,0 $\pm$ 0,0       | 4,5 $\pm$ 2,1a      | 4,3 $\pm$ 0,1ab            | 1,4 $\pm$ 1,4   | 7,3 $\pm$ 1,6b  | 16,0 $\pm$ 3,3b | 0,0 $\pm$ 0,0a  |
|              | Feb-16 | 65,8 $\pm$ 8,1  | 0,0 $\pm$ 0,0a      | 3,1 $\pm$ 1,1       | 0,0 $\pm$ 0,0a             | 4,3 $\pm$ 0,1   | 11,2 $\pm$ 6,9b | 15,6 $\pm$ 1,1b | 0,0 $\pm$ 0,0a  |
|              | Ene-17 | 67,2 $\pm$ 6,3  | 0,0 $\pm$ 0,0a      | 2,1 $\pm$ 1,2       | 1,5 $\pm$ 1,5              | 5,8 $\pm$ 1,6   | 11,9 $\pm$ 7,4b | 11,5 $\pm$ 1,7b | 0,0 $\pm$ 0,0   |
| PA-Q         | Set-14 | 75,8 $\pm$ 2,5  | 0,6 $\pm$ 0,3       | 0,9 $\pm$ 0,0       | 1,5 $\pm$ 1,5              | 1,8 $\pm$ 1,3   | 3,5 $\pm$ 1,4   | 16,1 $\pm$ 1,5  | 0,0 $\pm$ 0,0   |
|              | Ene-15 | 41,4 $\pm$ 4,3a | 5,0 $\pm$ 2,9       | 2,3 $\pm$ 1,3a      | 29,8 $\pm$ 5,0b            | 0,0 $\pm$ 0,0   | 0,0 $\pm$ 0,0a  | 0,0 $\pm$ 0,0a  | 21,5 $\pm$ 4,3b |
|              | Feb-16 | 59,3 $\pm$ 12,5 | 15,8 $\pm$ 7,7b     | 0,9 $\pm$ 0,0       | 14,0 $\pm$ 4,7b            | 0,6 $\pm$ 0,3   | 0,0 $\pm$ 0,0a  | 0,0 $\pm$ 0,0a  | 9,4 $\pm$ 0,3b  |
|              | Ene-17 | 72,4 $\pm$ 5,9  | 9,5 $\pm$ 2,8b      | 2,2 $\pm$ 1,3       | 4,8 $\pm$ 2,8              | 1,6 $\pm$ 1,6   | 2,9 $\pm$ 2,6a  | 6,3 $\pm$ 1,5ab | 0,3 $\pm$ 0,3   |
| CL-Q         | Set-14 | 70,3 $\pm$ 3,5  | 1,9 $\pm$ 1,4       | 2,2 $\pm$ 1,3       | 0,3 $\pm$ 0,3              | 3,4 $\pm$ 2,9   | 6,7 $\pm$ 3,8   | 15,3 $\pm$ 1,3  | 0,0 $\pm$ 0,0   |
|              | Ene-15 | 40,1 $\pm$ 8,2a | 4,8 $\pm$ 2,7       | 22,4 $\pm$ 1,4b     | 13,0 $\pm$ 10,2ab          | 0,3 $\pm$ 0,3   | 4,8 $\pm$ 3,2ab | 0,0 $\pm$ 0,0a  | 14,5 $\pm$ 2,9b |
|              | Feb-16 | 64,7 $\pm$ 14,4 | 0,3 $\pm$ 0,3ab     | 13,9 $\pm$ 9,0      | 3,0 $\pm$ 3,0a             | 3,0 $\pm$ 3,0   | 3,8 $\pm$ 1,6ab | 0,0 $\pm$ 0,0a  | 11,2 $\pm$ 1,8b |
|              | Ene-17 | 73,6 $\pm$ 3,5  | 0,9 $\pm$ 0,0ab     | 5,8 $\pm$ 1,4       | 0,0 $\pm$ 0,0              | 1,7 $\pm$ 1,3   | 13,5 $\pm$ 2,7b | 4,4 $\pm$ 0,1a  | 0,0 $\pm$ 0,0   |

## 4.6. DISCUSIÓN

En este capítulo se presentan datos obtenidos de un experimento a campo, en el que se evaluaron variables bióticas y abióticas en respuesta al fuego y al pastoreo de forma separada e interactuando. Los efectos de la quema fueron más importantes, en términos de las modificaciones en la estructura de la comunidad y de las variables ambientales, que los efectos del pastoreo. De acuerdo a lo planteado en la hipótesis, el fuego en estos pastizales actúa de manera intensa y puntual removiendo biomasa vegetal. En este capítulo, tal cual era esperado, se aportan evidencias que permiten determinar los efectos inmediatos del fuego en todas las variables evaluadas, tanto bióticas como abióticas. El pastoreo actúa de manera continua y con una intensidad menor en cuanto a la remoción de biomasa. Sus efectos fueron observados en la cobertura vegetal y en la altura de las maciegas de *S. angustifolium*. A lo largo del proceso sucesional, la vegetación fue ocupando los espacios generados por el fuego y el número de maciegas, al igual que la temperatura y la humedad del suelo se revirtieron en la siguiente estación fría. Mientras tanto, otras variables como la cobertura vegetal total, así como la cobertura del dosel y la altura de las maciegas de *S. angustifolium* mantuvieron diferencias debido a los tratamientos a pesar del tiempo. Este conjunto de variables podrían determinar que los cambios registrados en la composición de especies, debido a la quema inicial, se mantengan al cabo de tres estaciones de crecimiento.

### 4.6.1. Caracterización de la quema

Los descriptores para caracterizar los incendios aportan información relevante acerca del comportamiento de las quemas que se realizan por parte de los productores ganaderos en la región Sierras del Este. La quema experimental fue realizada en la estación de mayor frecuencia de quemas prescritas en la zona de estudio, por lo que esta caracterización aporta información inexistente para pastizales de Uruguay. A su vez, puede ser insumo para las autoridades del Área Protegida en el que se encuentra el sitio de estudio. Las caracterizaciones de los incendios de forma experimental son realizadas con cierta frecuencia en todo el mundo (Fidelis *et al.* 2010, Cheney y Sullivan 2008, Trollope *et al.* 2002, Whelan 1995). La intensidad

de la quema es uno de los principales descriptores evaluados y los valores presentados en este capítulo se encuentran dentro del rango de los valores registrados para pastizales y sabanas de Sudamérica (Fidelis *et al.*, 2010). Los principales determinantes de la *intensidad* de la quema son la biomasa consumida y la velocidad de propagación del fuego. Sin embargo, existen otros descriptores, como la cobertura de *S. angustifolium*, el tiempo de quema de cada maciega y la velocidad del viento, que pueden tener implicancias sobre la *intensidad* al estar relacionados con la biomasa acumulada y con la tasa de propagación del fuego. En el sitio de estudio la cobertura de *S. angustifolium* estuvo en el entorno del 80% y presentaba una gran acumulación de restos secos en pie antes de comenzar con el experimento, por lo cual existía una gran proximidad entre las maciegas. Por lo tanto, las quemas ocurridas en Sierras del Este pueden clasificarse como incendios superficiales, rápidos, con corto tiempo de residencia. En pastizales de Brasil, en los que también se emplea el fuego como herramienta de manejo, la cobertura vegetal está dada por un conjunto de especies cespitosas (Overbeck *et al.* 2007, 2006). En general esas especies presentan una menor envergadura que *S. angustifolium*, por lo que la *intensidad* registrada en un estudio realizado con quema experimental en verano (Fidelis *et al.*, 2010) fue menor que la de este estudio.

La temperatura máxima alcanzada durante un incendio es un descriptor que depende del material vegetal combustible y es de gran importancia su cuantificación cuando se realiza una quema experimental. La temperatura a la altura del dosel de las maciegas de *S. angustifolium* superó los 600 °C en el 30% de los registros y se encuentran en el rango superior para pastizales a escala regional (Fidelis *et al.*, 2010) y mundial (Cheney y Sullivan 2008, Morgan 1999, Silva *et al.* 1990). Las altas temperaturas alcanzadas durante un incendio son capaces de causar la muerte del tejido vegetal, si es que las plantas están expuestas durante un tiempo prolongado al fuego. Las especies formadoras de maciegas, como es el caso de *S. angustifolium*, presentan vainas que crecen muy próximas unas a otras y evitan la oxigenación necesaria para hacer la combustión (Zedler, 2007). La *eficiencia* de la quema fue del 82%, por lo que el restante 18% perteneció a la parte basal de las maciegas, donde las vainas no fueron consumidas por el fuego. Este tipo de estructuras vegetales

actúan como un mecanismo de defensa para evitar la muerte de las yemas de renuevo y para rebrotar rápidamente luego de un incendio (Pilon *et al.* 2020, Zedler 2007). Sin embargo, al ras del suelo parecería no haber alcanzado las altas temperaturas registradas a la altura del dosel, ya que en la superficie del suelo, luego de cinco minutos de haber pasado el fuego, se registró un incremento de 6 °C. Esto puede deberse a que la velocidad de propagación del fuego es muy rápida y por tanto no llega a calentarse el suelo, sumado a las notables características del suelo como amortiguador de temperatura (Tangney *et al.* 2020, Dayamba *et al.* 2010).

#### **4.6.2. Variables abióticas post-quema**

Luego de la quema experimental se registró un incremento en la temperatura y en la compactación del suelo. Las parcelas que fueron quemadas presentaron aumentos de la temperatura del suelo durante la primera estación de crecimiento. Estos resultados se encuentran dentro de lo esperado, de acuerdo a otros estudios en pastizales, ya que en las áreas quemadas el suelo queda expuesto durante un determinado tiempo a una mayor radiación solar incidente (Fidelis y Blanco 2014, Vermeire *et al.* 2005, Bremer y Ham 1999). En el experimento, también se registró que la densidad aparente del suelo fue mayor en las parcelas quemadas que en las no quemadas, luego de seis meses de iniciado, aunque luego de dos años se igualaron los valores. Esta respuesta al fuego ha sido registrada en otros estudios y se ha observado que las cenizas, que se depositan luego de un incendio, pueden impermeabilizar y compactar el suelo (O'Dea y Guertin, 2003). Sin embargo, la compactación del suelo no estuvo asociada a un efecto del pastoreo, tal como ha sido registrado en un estudio realizado en pastizales de la región centro-sur de Uruguay (Lezama y Paruelo, 2016).

La humedad del suelo también presentó diferencias entre los tratamientos quemado y no quemado, aunque en este caso las diferencias ocurrieron únicamente en las medidas tomadas a fines de verano y a principios de otoño de 2015. Posiblemente esto responda a un momento de bajas precipitaciones registradas en ese período, en un momento del año en el que la temperatura aun es elevada y por tanto la tasa de evapotranspiración puede ser alta (Anexo 1). A su vez, la presencia de

biomasa seca en pie, acumulada en las parcelas no quemadas, es capaz de evitar que la radiación solar impacte directamente sobre el suelo (Bremer y Ham, 1999) y por lo tanto pudo haber mantenido una mayor humedad en el suelo que las parcelas quemadas. Llegado el invierno los valores de temperatura y humedad del suelo se igualaron en todos los tratamientos, debido a que el rango térmico en esta estación es menor.

#### **4.6.3. N° de maciegas, cobertura, altura y número de cañas florales de *S. angustifolium***

El factor determinante de cambios en el número de maciegas, cobertura basal y del dosel, altura y número de cañas florales de *S. angustifolium*, fue la quema realizada al inicio del experimento, tal como era esperado de acuerdo a las predicciones. Si bien no se hizo un seguimiento individual a lo largo del tiempo, las maciegas de *S. angustifolium* resistieron la quema. Algunos autores han determinado que los individuos más jóvenes, o de menor tamaño, son más propensos a la muerte por efecto directo o indirecto del fuego (Vignolio *et al.* 2003, Garnier y Dajoz 2001). Sin embargo en nuestro experimento, posiblemente debido al largo tiempo que no se realizaban quemas, todos los individuos observados correspondían a estados de tamaño grande (la cobertura del dosel fue de 64,5 cm de diámetro en promedio), ya que presentaban una gran cantidad de restos secos acumulados en pie. Luego de la quema se generó una división de maciegas, tal como ha sido observado en otros estudios (Incerti *et al.*, 2013), y determinó el incremento de maciegas en comparación con las parcelas que no fueron quemadas. Asimismo, se registró una disminución en la cobertura basal y del dosel.

La altura de las maciegas también se redujo a consecuencia de la quema, aunque en este caso, el pastoreo jugó un rol fundamental en mantener a las maciegas de *S. angustifolium* con una baja estatura. El ganado, al consumir los rebrotes de las maciegas de *S. angustifolius*, no permitió que las láminas foliares se expandan completamente, y durante el tiempo evaluado (dos años) en el tratamiento Q-PA, la altura de las maciegas fue inferior que en los otros tratamientos. En la región de los pastizales del Río de la Plata también se ha registrado que al aumentar la frecuencia

de incendios, en sitios bajo pastoreo, disminuye la altura de plantas de *Paspalum quadrifarium* (Vignolio *et al.*, 2003). La quema experimental en nuestro experimento, además de remover la biomasa aérea de las maciegas, generó una notoria reducción del volumen de cada una. Cuando el rebrote no fue consumido por el ganado (CL-Q), las plantas rápidamente produjeron láminas foliares de gran longitud y las maciegas fueron creciendo en altura. El incremento de la actividad fotosintética luego de un incendio ha sido registrado para *Andropogon gerardii* en los Tallgrass prairie (Knapp, 1985). A su vez, el incremento en la tasa de crecimiento luego de un incendio ha sido observado en varias gramíneas formadoras de maciegas (Silva *et al.*, 1991). Esto posiblemente determinó que la mayoría de las plantas bajo este tratamiento asignaran energía a la generación de estructuras de reproducción a fines de verano. Los resultados de este capítulo también son coincidentes con los registrados en una gramínea  $C_4$  (*Hyparrhenia diplandra*) del norte de África (Garnier y Dajoz, 2001). La especie *S. angustifolium* produce sus inflorescencias entre febrero y mayo (Rosengurtt, 1979), por lo que las quemaduras realizadas en primavera le otorgan el tiempo suficiente para que se produzcan cañas florales en el siguiente verano-otoño. En el caso en que los rebrotes tiernos fueron consumidos por el ganado (PA-Q), las plantas apostaron al reemplazo de las hojas defoliadas y por tanto, generalmente, no se produjeron inflorescencias en este tratamiento en la primera estación de crecimiento.

#### **4.6.4. Composición vegetal**

La quema experimental y el pastoreo, además de consumir la biomasa vegetal aérea, generan parches de suelo desnudo que quedan propensos para la colonización de especies que se encuentran en el pool de especies local y regional. En nuestro sitio experimental se registró un recambio de especies debido a los tratamientos. Si bien el sitio de estudio se encontraba bajo pastoreo, antes del inicio del experimento, presentaba una gran dominancia de *S. angustifolium*. Existían intersticios entre las maciegas en los que la altura de la vegetación estaba determinada por hierbas bajas o arrosetadas y gramíneas postradas. La exclusión de estos sitios fue reduciendo la proporción de estos intersticios y permitió la aparición de especies invernales con

metabolismo  $C_3$ , que presentaban baja frecuencia en las parcelas bajo pastoreo. Algunos autores han observado que los principales cambios en la composición de especies ocurren en las primeras estaciones de crecimiento, luego de haber clausurado sitios que se encontraban bajo pastoreo (Ferreira *et al.* 2020, Rodríguez *et al.* 2003). En las parcelas que fueron quemadas, tanto las que fueron pastoreadas como las que fueron excluidas del ganado, también se registró un recambio de especies. Las parcelas que fueron pastoreadas y quemadas presentaron un patrón similar a las que fueron clausuradas de ganado y quemadas, aunque con un año de retraso. En pastizales no pastoreados y sujetos a quemas frecuentes del sur de Brasil, se ha observado que un evento de quema promueve un recambio en la composición de especies, al relajarse la exclusión competitiva que era ejercida por una gramínea  $C_4$  formadora de maciegas (Overbeck *et al.*, 2005). A medida que avanza el tiempo, la comunidad vuelve a una situación similar a la previa al incendio y las especies que habían colonizado el sitio pueden desaparecer localmente, o permanecer en estado latente a la espera de un próximo evento de quema (Overbeck y Pfadenhauer, 2007). Este mismo patrón fue observado en pastizales de Sierras del Este en Uruguay sujetos a quemas frecuentes bajo pastoreo continuo (Capítulo 2, López-Mársico *et al.* 2020). Todas estas diferencias debido a los tratamientos determinaron que las especies indicadoras, luego de tres estaciones de crecimiento a partir del inicio del experimento, fueron diferentes.

Las especies de plantas pueden emerger y establecerse en un sitio luego de un evento de perturbación (fuego o pastoreo) por medio de diferentes estrategias de crecimiento. Las especies perennes presentan yemas subterráneas (geófitas) o al ras del suelo (hemicriptófitas) y pueden rebrotar a partir de ellas luego de una remoción de biomasa (Archibald *et al.* 2019, Fidelis *et al.* 2014, Pausas *et al.* 2004). La mayoría de las especies de hierbas de baja altura y gramíneas, tanto postradas como erectas, que se establecieron en las parcelas quemadas en nuestro experimento, son especies perennes. En pastizales del sur de Brasil, se observó que la frecuencia de aparición de las hemicriptófitas se redujo a medida que aumentó el tiempo desde un incendio (Overbeck y Pfadenhauer, 2007). Por otra parte, luego de un incendio, se dan todas las condiciones para la germinación de las especies que se propagan por

semillas (Archibald *et al.* 2019, Pausas *et al.* 2004, Laterra *et al.* 2003). Estas especies pueden encontrarse en el banco de semillas del suelo y algunas pueden haber llegado al sitio a través de diferentes mecanismos de dispersión. Estudios realizados con semillas en pastizales de Uruguay y del sur de Brasil, han registrado que las altas temperaturas no favorecen la germinación de algunas especies comunes de las familias Poaceae, Apiaceae y Asteraceae, aunque tampoco las perjudican (Capítulo 3, López-Mársico *et al.* 2019a, Overbeck, *et al.* 2006). El hecho de no afectar negativamente la germinación podría constituir una ventaja competitiva frente a otras especies que pueden ser perjudicadas por los efectos del fuego. Un estudio reciente, realizado sobre el banco de semillas en la misma comunidad que nuestro sitio experimental, mostró que varias especies germinaron únicamente en sitios recientemente quemados (Cuello *et al.*, 2020). Si bien esas especies presentaron una baja densidad de aparición, al expandir los resultados a escala de paisaje podría constituir una referencia más que apoya la importancia de las quemas parcheadas para el mantenimiento de la diversidad. En definitiva, la composición de especies que puedan colonizar un parche, luego de una quema, va a depender de un conjunto de variables bióticas y abióticas. Entre estas variables se pueden mencionar al humo, el golpe de calor, las modificaciones en las concentraciones de nutrientes, temperatura y humedad de suelo, así como la intensidad y calidad de la luz que llegará al suelo (López-Mársico *et al.*, 2019a).

Las diferencias en la composición de especies observadas en el experimento pueden depender de las adaptaciones de las plantas a crecer bajo las diferentes combinaciones de pastoreo y quema. Las características de las plantas que son consideradas como adaptaciones para reducir la herbivoría, como por ejemplo la presencia de hojas duras, fibrosas y con bajo contenido de humedad, las hacen más propensas a ser consumidas por parte del fuego (Archibald *et al.*, 2019). Contrariamente, las especies de hojas tiernas y con alto contenido de humedad, preferidas por los grandes herbívoros domésticos, reducen la probabilidad de consumo por parte del fuego (Archibald *et al.* 2019, Knapp *et al.* 1998). Sin embargo, la ausencia de perturbaciones puede determinar cambios importantes en la composición de especies. La ausencia de pastoreo puede determinar la desaparición

de especies formadoras de la matriz del estrato basal, en tanto que la supresión de incendios puede determinar que la comunidad tienda a la arbustización, más aún en sitios como el de este experimento, que está cerca de un sistema boscoso. Asimismo, la existencia de un incendio en un sistema sin quemas recientes puede provocar grandes daños, incluso en especies que son tolerantes a quemas con cierta frecuencia.

#### **4.6.5. Riqueza y cobertura vegetal en los distintos tratamientos**

El factor determinante de cambios en la riqueza de especies y cobertura de varios grupos de plantas fue la quema al inicio del experimento, tal como era esperado de acuerdo a las predicciones. La quema de las parcelas de 300 m<sup>2</sup> promovió un incremento en la riqueza de especies que se mantuvo durante dos estaciones de crecimiento (veranos de 2015 y 2016), mientras que produjo una notaria disminución de la cobertura de maciegas de *S. angustifolium* únicamente en la primera estación de crecimiento. La liberación de espacio debido al consumo de la biomasa aérea de *S. angustifolium* por parte del fuego, y la mayor incidencia de radiación sobre el suelo, permitió que muchas especies del pool de especies regional pudieran colonizar el parche quemado. La misma respuesta de incremento de la riqueza se registró en pastizales de Sudáfrica, mientras que un patrón opuesto se observó en pastizales de Estados Unidos (Kirkman *et al.* 2014, Koerner y Collins 2014, Koerner *et al.* 2013, Collins y Calabrese 2012). En este último caso se debe a que al aumentar la frecuencia de incendios, la riqueza de especies disminuye debido a que unas pocas gramíneas C<sub>4</sub> cubren rápidamente los espacios liberados y excluyen competitivamente a las demás (Knapp *et al.*, 1998). En la región de los pastizales del Río de la plata, el patrón observado es similar al que se registró en Sierras del Este, ya que la riqueza de especies generalmente se vio incrementada luego de un incendio y la cobertura vegetal logra recuperarse luego de un año (Overbeck y Pfadenhauer 2007, Overbeck *et al.* 2005). En nuestro sitio, la cobertura vegetal también se recuperó rápidamente, principalmente debido a la alta tasa de rebrote de la especie dominante y de la ocupación de los parches de suelo desnudo por parte de hierbas y gramíneas. Por el contrario, Fidelis *et al.* (2012) no registraron incrementos en la riqueza de especies debido al fuego en un trabajo experimental con tamaños de

parcelas más pequeñas que las evaluadas en esta tesis. Un estudio reciente sobre banco de semillas mostró que la riqueza de especies y la densidad de plántulas emergidas de un sitio recientemente quemado fue superior que los registrados en un sitio no quemado (Cuello *et al.*, 2020). En nuestro estudio, el efecto de la quema mantuvo mayores valores de riqueza de especies hasta la segunda estación de crecimiento (17 meses después de la quema), mientras que en la tercera estación de crecimiento (28 meses después de la quema) ya no se registraron diferencias. Una respuesta muy similar fue reportada en el Capítulo 2, con un estudio a través de una cronosecuencia espacial de sitios con diferente antigüedad de quema (López-Mársico *et al.*, 2020).

El pastoreo actuó de manera continua y sus efectos comenzaron a notarse al cabo del tiempo en los valores de cobertura vegetal. No hubo efecto del pastoreo sobre la riqueza de especies y esto quedó evidenciado ya que la riqueza de las parcelas pastoreadas y excluidas de ganado fue similar, independientemente de si fueron quemadas o no. Estudios realizados en la región de los pastizales del Río de la Plata han mostrado un incremento en la riqueza y un aumento en la cobertura de especies de baja altura en respuesta al pastoreo (Ferreira *et al.* 2020, Altesor *et al.* 2006, 2005, Rusch y Oesterheld 1997). El sitio de estudio se encontraba bajo pastoreo con baja carga ganadera al momento de iniciar el experimento. De acuerdo a la información provista por productores ganaderos del área, las zonas de pajonales de toda la región tienen una histórica tradición de quemas. Sin embargo, en función de la gran cobertura (> 80%) y de la cantidad de restos secos de *S. angustifolium* que se encontraban acumulados en pie antes del inicio del experimento, posiblemente hacía un tiempo prolongado que no se practicaban quemas en este sitio particular (observación personal). Por lo tanto, a escala de parcela, las maciegas de *S. angustifolium* podrían estar actuando como pequeñas exclusiones para el ganado y por tanto se necesitará una mayor carga ganadera para que cambie la estructura entre sitios pastoreados y clausurados sin quemas. Un estudio realizado de forma conjunta en pastizales de Sudáfrica y Estados Unidos mostró que la presencia del pastoreo únicamente generaba un incremento en la diversidad en los sitios que eran quemados

frecuentemente (Koerner y Collins, 2014). Sin embargo, al cabo de la tercera estación de crecimiento recién se notó en nuestro estudio el efecto del pastoreo sobre la cobertura vegetal. Esto puede ser explicado por un incremento de la cobertura de arbustos (pertenecientes a un tercer estrato de la vegetación) en las parcelas clausuradas en contraste a un incremento en la cobertura de gramíneas postradas en las parcelas pastoreadas y quemadas. Este patrón ha sido comprobado también en una zona cercana dentro del Área Protegida, la cual lleva más de 30 años de exclusión de fuego y pastoreo. En ese caso, al estar más cerca de propágulos provenientes de un bosque de quebrada se ha observado un notorio avance de especies leñosas. Este cambio de estado, hacia uno completamente dominado por especies leñosas y con gran acumulación de restos secos, determina que el área, en caso de ser incendiada, presentará una intensidad destructiva para la flora y fauna que habitan. Al igual que han planteado otros autores para otras regiones Serranas (Brazeiro *et al.* 2018, Bernardi *et al.* 2016), nuestros datos ponen de manifiesto que la presencia del fuego y el pastoreo determinan la continuidad temporal de los pastizales.

#### **4.6.6. Consideraciones finales**

El sitio de estudio en el que se llevó a cabo el experimento forma parte de la región geomorfológica Sierras del Este, en la cual la ganadería sobre campo natural es el principal uso de la tierra. Las quemas de campos en áreas dominadas por *S. angustifolium* ha sido una práctica tradicional e histórica de manejo por parte de los productores ganaderos. A lo largo de este capítulo se proporciona un conjunto de datos originales que apuntan a registrar los efectos combinados del pastoreo y el fuego sobre variables bióticas y abióticas. El pastoreo por ganado doméstico actúa de manera continua consumiendo biomasa vegetal en grandes superficies. El fuego actúa de forma esporádica, puntual y en pequeños parches a lo largo del paisaje. La ausencia de pastoreo puede generar un aumento en la cobertura de la especie dominante (*Saccharum angustifolium*), mientras que la ausencia de fuego puede además llevar a la aparición de un tercer estrato (arbustización). La ausencia de perturbaciones podría determinar un cambio de estado, hacia uno completamente

dominado por una especie muy propensa a producir incendios de alta intensidad y con ausencia de especies pertenecientes al estrato bajo, como las hierbas arrosetadas y las gramíneas postradas. Sin embargo, la presencia de los dos tipos de perturbaciones actuando de manera simultánea puede permitir que la riqueza de especies, y de grupos de plantas con diferentes estrategias de respuesta, sea mantenida a lo largo del tiempo.

#### **4.7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

- Altesor A, Gallego F, Ferrón M, Pezzani F, López-Mársico L, Lezama F, Baeza S, Pereira M, Costa B, Paruelo JM. 2019. Inductive approach to build State-and-Transition Models for Uruguayan grasslands. *Rangeland Ecology & Management* 72(6): 1005 – 1016. doi: 10.1016/j.rama.2019.06.004.
- Altesor A, Piñeiro G, Lezama F, Jackson RB, Sarasola M, Paruelo JM. 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17(3): 323 – 332. doi: 10.1111/j.1654-1103.2006.tb02452.x.
- Altesor A, Oesterheld M, Leoni E, Lezama F, Rodríguez C. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 179(1): 83 – 91. doi: 10.1007/s11258-004-5800-5.
- Altesor A, Di Landro E, May H, Ezcurra E. 1998. Long-term species change in a Uruguayan grassland. *Journal of Vegetation Science* 9(2): 173 – 180. doi: doi.org/10.2307/3237116.
- Arcamone JR, Jaureguiberry P. 2018. Germination response of common annual and perennial forbs to heat shock and smoke treatments in the Chaco Serrano, central Argentina. *Austral Ecology*, 43(5): 567 - 577. doi: 10.1111/aec.12593.
- Archibald S, Hempson GP, Lehmann C. 2019. A unified framework for plant life-history strategies shaped by fire and herbivory. *New Phytologist* 224(4): 1490 – 1503. doi: 10.1111/nph.15986.
- Baeza S, Rama G, Lezama F. (2019) Cartografía de los pastizales naturales en las regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas. Ampliación y actualización. En: Altesor A, López-Mársico L, Paruelo JM.

- (Eds.) Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales II. Montevideo: FPTA-INIA. 26 – 47.
- Benson EJ, Hartnett DC, Mann KH. 2004. Belowground bud banks and meristem limitation in tallgrass prairie plant populations. *American Journal of Botany* 91(3): 416 – 421. doi: 10.3732/ajb.91.3.416.
- Bernardi RE, Staal A, Xu C, Scheffer M, Holmgren M. 2019. Livestock herbivory shapes fire regimes and vegetation structure across the global tropics. *Ecosystems*, 22(7): 1457 – 1465. doi: 10.1007/s10021-019-00349-x.
- Bernardi RE, Holmgren M, Arim M, Scheffer M. 2016. Why are forests so scarce in subtropical South America? The shaping roles of climate, fire and livestock. *Forest Ecology and Management*, 363(1): 212 – 217. doi: 10.1016/j.foreco.2015.12.032.
- Berretta E. 1993. La quema como herramienta para el manejo del campo natural. Hoja de Divulgación N°32. Montevideo: INIA. 3 p.
- Berretta EJ. 2006. Country Pasture/Forage Resource Profiles: Uruguay. Rome: FAO. 30 p.
- Bianco A, Lapetina J. 2013. Prácticas ganaderas recomendadas para el manejo y conservación de pastizales naturales: Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos Programa de Manejo de Pastizales. Montevideo: Ministerio de Vivienda, Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente. 27 p.
- Biganzoli F, Wiegand T, Batista WB. 2009. Fire-mediated interactions between shrubs in a South American temperate savannah. *Oikos*, 118(9): 1383 – 1395. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17349.x.
- Boavista LDR, Trindade JPP, Overbeck GE, Müller SC. 2019. Effects of grazing regimes on the temporal dynamics of grassland communities. *Applied Vegetation Science*, 22(2): 326 - 335. doi: 10.1111/avsc.12432.
- Bond WJ, Keeley J E. 2005. Fire as a global “herbivore”: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(7): 387 – 394. doi: 10.1016/j.tree.2005.04.025.
- Bond WJ, Van Wilgen BW. 1996. Fire and plants. London: Chapman & Hall Ltd. 262 p.

- Brazeiro A, Brussa P, Toranza C. 2018. Efectos del ganado en la dinámica del ecotono bosque-pastizal en paisajes serranos de Uruguay. *Ecosistemas*, 27 (3), 14-23. doi: 10.7818/ECOS.1470.
- Bremer DJ, Ham JM. 1999. Effect of spring burning on the surface energy balance in a tallgrass prairie. *Agricultural and Forest Meteorology*, 97(1): 43 - 54. doi: 10.1016/S0168-1923(99)00034-9.
- Bruzzone L. 2019. Eventos de quema en pastizales de Sierras del Este: una caracterización basada en sensores remotos. Tesina de grado. Montevideo: Facultad de Ciencias, Universidad de la República. 41 p.
- Cheney P, Sullivan A. 2008. Grassfires: fuel, weather and fire behavior. Collingwood: CSIRO Publishing. 150 p.
- Collins SL. 1987. Interaction of disturbance in tallgrass prairie: a field experiment. *Ecology* 68(5): 1243 – 1250. doi: 10.2307/1939208.
- Collins SL, Barber SC. 1985. Effects of disturbance on diversity in mixed-grass prairie. *Vegetatio* 64: 87 – 94. doi: 10.1007/BF00044784.
- Collins SL, Calabrese LB. 2012. Effects of fire, grazing and topographic variation on vegetation structure in tallgrass prairie. *Journal of Vegetation Science*, 23(3): 563 – 575. doi: 10.1111/j.1654-1103.2011.01369.x.
- Collins SL, Wallace LL. 1990. Fire in North American tallgrass prairies. Norman: University of Oklahoma Press. 174 p.
- Cuello N, López-Mársico L, Rodríguez C. 2020. Field burn versus fire-related cues: Germination from the soil seed bank of a South American temperate grassland. *Seed Science Research*, 30(3): 2016 - 2014. doi: 10.1017/S0960258520000288.
- Dalgleish HJ, Hartnett DC. 2009. The effects of fire frequency and grazing on tallgrass prairie productivity and plant composition are mediated through bud bank demography. *Plant Ecology* 201: 411 – 420. doi: 10.1007/978-90-481-2798-6\_4.
- Daubenmire R. 1968. Ecology of Fire in Grasslands. *Advances in Ecological Research* 5: 209 – 266. doi: 10.1016/S0065-2504(08)60226-3.
- Dayamba SD, Savadogo P, Zida D, Sawadogo L, Tiveau D, Oden PC. 2010. Fire temperature and residence time during dry season burning in a Sudanian

- savanna-woodland of West Africa with implication for seed germination. *Journal of Forestry Research*, 21(4): 445 - 450. doi: 10.1007/s11676-010-0095-y.
- Di Rienzo J, Casanoves F, Balzarini M, Gonzalez L, Tablada M, Robledo C. (2016) InfoStat versión 2016. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>
- Dodonov P, de Oliveira XR, dos Santos TF, de Lucena IC, Zanelli CB, da Silva MD. 2014. Driving factors of small-scale variability in a savanna plant population after a fire. *Acta Oecologica*, 56: 47 - 55. doi: 10.1016/j.actao.2014.02.003.
- Facelli JM, Leon RJC, Deregibus VA. 1989. Community structure in grazed and ungrazed grassland sites in the Flooding Pampa, Argentina. *American Midland Naturalist* 121(1): 125 – 133.
- Ferreira PMA, Andrade BO, Podgaiski LR, Dias AC, Pillar VD, Overbeck GE, Milton SM, Boldrini II. 2020. Long-term ecological research in southern Brazil grasslands: Effects of grazing exclusion and deferred grazing on plant and arthropod communities. *PLoS ONE* 15(1): e0227706. doi: 10.1371/journal.pone.0227706.
- Fidelis A, Rosalem P, Zanzarini V, Camargos LS, Martins AR. 2019. From ashes to flowers: a savanna sedge initiates flowers 24 h after fire. *Ecology* 100(5):e02648. doi: 10.1002/ecy.2648.
- Fidelis A, Blanco C. 2014. Does fire induce flowering in Brazilian subtropical grasslands? *Applied Vegetation Science*, 17(4): 690 - 699. doi: 10.1111/avsc.12098.
- Fidelis A, Appezzato-da-Glória B, Pillar VD, Pfadenhauer J. 2014. Does disturbance affect bud bank size and belowground structures diversity in Brazilian subtropical grasslands? *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209(2): 110 - 116. doi: 10.1016/j.flora.2013.12.003.
- Fidelis A, Blanco CC, Müller SC, Pillar VD, Pfadenhauer J. 2012. Short-term changes caused by fire and mowing in Brazilian Campos grasslands with different long-term fire histories. *Journal of Vegetation Science*, 23(3): 552 - 562. doi: 10.1111/j.1654-1103.2011.01364.x.

- Fidelis A, Delgado-Cartay MD, Blanco CC, Müller SC, Pillar VD, Pfadenhauer J. 2010. Fire intensity and severity in Brazilian Campos grasslands. *Interciencia* 35(10): 739 – 745.
- Fischer FM, Bonnet OJ, Cezimbra IM, Pillar VD. 2019. Long-term effects of grazing intensity on strategies and spatial components of functional diversity in subtropical grassland. *Applied Vegetation Science*, 22(1): 39 - 47. doi: 10.1111/avsc.12402.
- Fuhlendorf SD, Engle DM, Kerby JA, Hamilton R. 2009. Pyric herbivory: Rewilding landscapes through the recoupling of fire and grazing. *Conservation Biology*, 23(3): 588 – 598. doi: 10.1111/j.1523-1739.2008.01139.x.
- Gallego F. 2013. Servicios ecosistémicos del pastizal: el seguimiento de un área protegida como sistemas de referencia. Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales. Montevideo: Facultad de Ciencias, Universidad de la República. 80 p.
- Gallego F, Paruelo JM, Baeza S, Altesor A. 2020. Distinct ecosystem types respond differentially to grazing exclosure. *Austral Ecology*, 45(5): 548 - 556. doi: 10.1111/aec.12870.
- Garnier LK, Dajoz I. 2001. The influence of fire on the demography of a dominant grass species of West African savannas, *Hyparrhenia diplandra*. *Journal of Ecology*, 89(2): 200 - 208. doi: 10.1046/j.1365-2745.2001.00532.x.
- Gashaw M, Michelsen A. 2002. Influence of heat shock on seed germination of plants from regularly burnt savanna woodlands and grasslands in Ethiopia. *Plant Ecology* 159: 83 – 93. doi: 10.1023/A:1015536900330.
- Gautreau P, Lezama F. 2009. Clasificación florística de los bosques y arbustales de las sierras del Uruguay. *Ecología Austral*, 19: 81 – 92.
- Gibson DJ. 2009. *Grasses and grassland Ecology*. New York, Oxford University Press. 305 p.
- Griffin GF, Friedel MH. 1984. Effects of fire on central Australian rangelands. Fire and fuel characteristics and changes in herbage and nutrients. *Australian Journal of Ecology* 9: 381 – 393.

- Hammer ØD, Harper AT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis.
- Hartnett DC. 1989. Density- and growth stage-dependent responses to defoliation in two rhizomatous grasses. *Oecologia* 80: 414 – 420. doi: 10.1007/BF00379045.
- Hartnett DC, Setshogo MP, Dalgleish HJ. 2006. Bud banks of perennial savanna grasses in Botswana. *African Journal of Ecology*, 44(2): 256 – 263. doi: 10.1111/j.1365-2028.2006.00646.x.
- Hulbert LC. 1988. Causes of fire effects in tallgrass prairie. *Ecology* 69(1): 46 – 58. doi: 10.2307/1943159.
- Incerti G, Giordano D, Stinca A, Senatore M, Termolino P, Mazzoleni S, Bonanomi G. 2013. Fire occurrence and tussock size modulate facilitation by *Ampelodesmos mauritanicus*. *Acta Oecologica*, 49(1): 116–124. doi: 10.1016/j.actao.2013.03.012.
- INIA-GRAS. 2018. Estación, Banco de datos agroclimáticos 1965–2018. Estación experimental Treinta y Tres, Uruguay. <http://www.inia.uy/gras/Clima/Banco-datos-agroclimatico>.
- Juan VF, Monterroso L, Sacido MB, Cauhépe MA. 2000. Postburning legume seeding in the Flooding Pampas, Argentina. *Journal of Range Management*, 53(3): 300 – 304. doi: 10.2307/4003436.
- Kirkman KP, Collins SL, Smith MD, Knapp AK, Burkepile DE, Burns CE, Fynn RW, Hagenah N, Koerner SE, Matchett KJ, Thompson DI, Wilcox KR, Wragg PD. 2014. Responses to fire differ between South African and North American grassland communities. *Journal of Vegetation Science*, 25(3): 793 – 804. doi: 10.1111/jvs.12130.
- Knapp AK, Briggs JM, Hartnett DC, Collins SL. 1998. Grassland dynamics: long-term ecological research in tallgrass prairie. New York: Oxford University Press. 364 p.
- Knapp AK. 1985. Effect of fire and drought on the ecophysiology of *Andropogon gerardii* and *Panicum virgatum* in a tallgrass prairie. *Ecology*, 66(4): 1309 - 1320. doi: 10.2307/1939184.

- Koerner SE Collins SL. 2013. Small-scale patch structure in North American and South African grasslands responds differently to fire and grazing. *Landscape Ecology* 28: 1293 – 1306. doi: 10.1007/s10980-013-9866-0.
- Koerner SE, Collins SL. 2014. Interactive effects of grazing, drought, and fire on grassland plant communities in North America and South Africa. *Ecology* 95(1): 98 – 109. doi: 10.1890/13-0526.1.
- Lattera P, Vignolio OR, Linares MP, Giaquinta A, Maceira N. 2003. Cumulative effects of fire on a tussock pampa grassland. *Journal of Vegetation Science*, 14(1): 43 – 54. doi: 10.1111/j.1654-1103.2003.tb02126.x.
- Lattera P, Vignolio OR, Hidalgo L, Fernández ON, Cauhépe MA, Maceira N. 1998. Dinámica de pajonales de paja colorada (*Paspalum* spp.) manejados con fuego y pastoreo en la Pampa deprimida argentina. *Ecotropicos*, 11(2): 141 – 149.
- Lattera P. 1997. Post-burn recovery in the flooding Pampa: Impact of an invasive legume. *Journal of Range Management*, 50(3): 274 – 277. doi: 10.2307/4003729.
- Leonard S, Kirkpatrick J, Marsden-Smedley J. (2010). Variation in the effects of vertebrate grazing on fire potential between grassland structural types. *Journal of Applied Ecology*, 47(4): 876 - 883. doi: 10.1111/j.1365-2664.2010.01840.x.
- Lezama F, Pereira M, Altesor A, Paruelo JM. 2019. Grasslands of Uruguay: classification based on vegetation plots. *Phytocoenologia*, 49(3): 211 - 229. doi: 10.1127/phyto/2019/0215.
- Lezama F, Paruelo JM. 2016. Disentangling grazing effects : trampling, defoliation and urine deposition. *Applied Vegetation Science* 19(4): 557 – 566. doi: 10.1111/avsc.12250.
- López-Mársico L, Lezama F, Altesor A. 2020. Heterogeneity decreases as time since fire increases in a South American grassland. *Applied Vegetation Science*. doi: 10.1111/avsc.12521.
- López-Mársico L, Farías-Moreira L, Lezama F, Altesor A, Rodríguez C. 2019a. Light intensity triggers different germination responses to fire-related cues in temperate grassland species. *Folia Geobotanica*, 54(1–2): 53 – 63. doi: 10.1007/s12224-019-09336-5.

- López-Mársico L, Lezama F, Altesor A. 2019b. ¿Qué sabemos sobre los efectos del fuego en pastizales? En: Altesor A, López-Mársico L, Paruelo JM. (Eds.). Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de los pastizales II. Montevideo: INIA-FPTA. 97–107.
- López-Mársico L, Oyarzabal M, Altesor A, Paruelo JM. 2016. Efecto del pastoreo sobre la productividad primaria neta subterránea de un pastizal templado. *Ecologia Austral*, 26(3): 256 – 263.
- López-Mársico L, Altesor A, Oyarzabal M, Baldassini P, Paruelo JM. 2015. Grazing increases below-ground biomass and net primary production in a temperate grassland. *Plant and Soil* 392(1-2): 155 – 162. doi: 10.1007/s11104-015-2452-2.
- McCune B, Mefford MJ. 2011. PC-ORD. Multivariate Software, Analysis of Ecological Data. Version 6.19. Gleneden Beach: MjM.
- Mikola J, Setälä F, Virkajärvi P, Saarijärvi K, Ilmarinen K, Voigt W, Vestberg M. 2009. Defoliation and patchy nutrient return drive grazing effects on plant and soil properties in a dairy cow pasture. *Ecological Monographs* 79(2): 221 – 244. doi: 10.1890/08-1846.1.
- Morgan JW, Salmon KL. 2020. Dominant C<sub>3</sub> tussock grasses are resilient to the re-introduction of fire in long-unburned temperate grasslands. *Applied Vegetation Science*, 23(2): 149 - 158. doi: 10.1111/avsc.12476.
- Morgan JW. 1999. Defining grassland fire events and the response of perennial plants to annual fire in temperate grasslands of south-eastern Australia. *Plant Ecology* 144: 127 – 144. doi: 10.1023/A:1009731815511.
- Mueller-Dombois D, Ellenberg H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. New York: John Wiley & Sons. 66 p.
- Noy-Meir I. 1995. Interactive effects of fire and grazing on structure and diversity of Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 6(5): 701 – 710. doi: 10.2307/3236441.
- O'Dea ME, Guertin DP. 2003. Prescribed fire effects on erosion parameters in a perennial grassland. *Journal of Range Management*, 56(1): 27 - 32.

- Olf H, Ritchie ME. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13(7): 261 – 265. doi: 10.1016/S0169-5347(98)01364-0.
- Overbeck GE, Müller SC, Fidelis A, Pfadenhauer J, Pillar VD, Blanco CC, Boldrini II, Both R, Forneck ED. 2007. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9(2): 101 – 116. doi: 10.1016/j.ppees.2007.07.005.
- Overbeck GE, Pfadenhauer J. 2007. Adaptive strategies in burned subtropical grassland in southern Brazil. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 202(1): 27 – 49. doi: 10.1016/j.flora.2005.11.004.
- Overbeck GE, Müller SC, Pillar VD, Pfadenhauer J. 2006. No heat-stimulated germination found in herbaceous species from burned subtropical grassland. *Plant Ecology*, 184(2): 237 – 243. doi: 10.1007/s11258-005-9068-1.
- Overbeck GE, Müller SC, Pillar VD, Pfadenhauer J. 2005. Fine-scale post-fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. *Journal of Vegetation Science*, 16(6): 655 – 664. doi: 10.1111/j.1654-1103.2005.tb02408.x.
- Pausas JG, Paula S. 2020. Grasses and fire: the importance of hiding buds. A response to Moore et al. 'Effects of drought and fire on resprouting capacity of 52 temperate Australian perennial native grasses'. 226(4): 957 – 959. doi: 10.1111/nph.15964.
- Pausas JG, Bond WJ. 2019. Humboldt and the reinvention of nature. *Journal of Ecology* 107(3): 1031 – 1037. doi: 10.1111/1365-2745.13109.
- Pausas JG, Keeley JE. 2009. A burning story: The role of fire in the history of life. *BioScience* 59(7): 593 – 601. doi: 10.1525/bio.2009.59.7.10.
- Pausas JG, Bradstock RA, Keith DA, Keeley JE, Hoffman W, Kenny B, Lloret F, Trabaud L. 2004. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology*, 85(4): 1085 – 1100. doi:10.1890/02-4094.
- Pilon NA, Cava MG, Hoffmann WA, Abreu RC, Fidelis A, Durigan G. 2020. The diversity of post-fire regeneration strategies in the cerrado ground layer. *Journal of Ecology*. doi: 10.1111/1365-2745.13456.

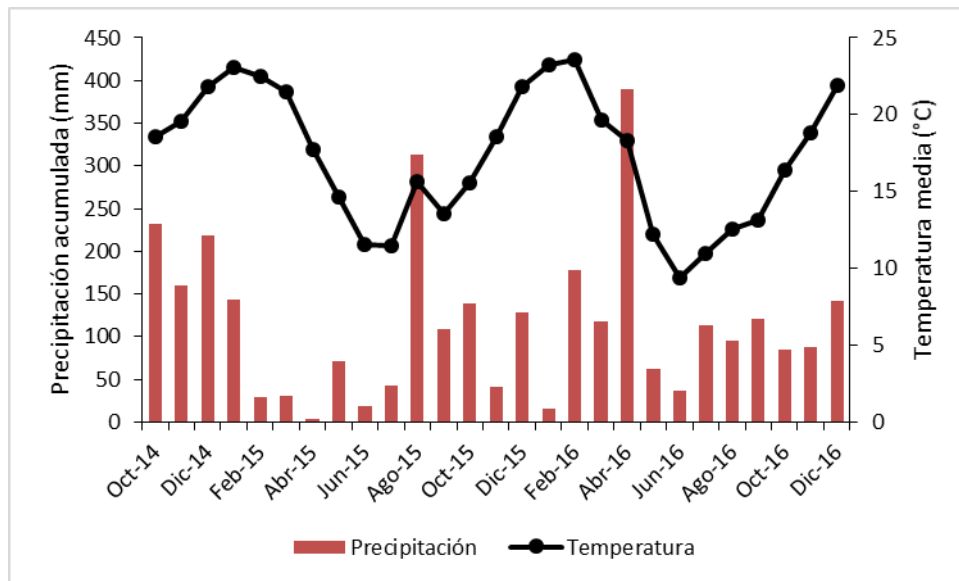
- Piñeiro G, Paruelo JM, Jobbágy EG, Jackson RB, Oesterheld M. 2009. Grazing effects on belowground C and N stocks along a network of cattle exclosures in temperate and subtropical grasslands of South America. *Global Biogeochemical Cycles* 23: GB2003. doi: 10.1029/2007GB003168.
- Prober SM, Thiele KR. 1995. Conservation of the grassy white box woodlands: relative contributions of size and disturbance to floristic composition and diversity of remnants. *Australian Journal of Botany*, 43(4): 349 - 366. Doi: 10.1071/BT9950349.
- Prober SM, Thiele KR, Lunt ID. 2007. Fire frequency regulates tussock grass composition, structure and resilience in endangered temperate woodlands. *Austral Ecology*, 32(7): 808 – 824. doi: 10.1111/j.1442-9993.2007.01762.x.
- Raunkiaer C. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press. 719 p.
- Read TR, Bellairs SM, Mulligan DR, Lamb D. 2000. Smoke and heat effects on soil seed bank germination for the re-establishment of a native forest community in New South Wales. *Austral Ecology* 25(1): 48 – 57. doi: 10.1046/j.1442-9993.2000.01031.x.
- Rodríguez C, Leoni E, Lezama F, Altesor A. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science* 14(3): 433 – 440. doi: 10.1111/j.1654-1103.2003.tb02169.x.
- Rosengurt B. 1979. Tablas de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay. Montevideo: División Publicaciones y Ediciones de la Universidad de la República. 87 p.
- Rosengurt B, Gallinal Heber JP, Campal EF, Bergalli I, Aragon L. 1946. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay: 5ta contribución. Montevideo: Rosgal. 473 p.
- Royo Pallarés O, Berretta EJ, Maraschin GE. 2005. The South American Campos ecosystem. En: Suttie JM, Reynolds SG, Batello C. (Eds.). *Grasslands of the world*. Rome: FAO. 171 – 219.

- Rusch GM, Oesterheld M. 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos* 78(3): 519 - 526. doi: 10.2307/3545613.
- Silva JF, Raventos J, Caswell H, Trevisan MC. 1991. Population responses to fire in a tropical savanna grass, *Andropogon semiberbis*: a matrix model approach. *The Journal of Ecology*, 79: 345 - 356.
- Silva JF, Raventos J, Caswell H. 1990. Fire and fire exclusion effects on the growth and survival of two savanna grasses. *Acta OEcologica*, 1990, 11(6): 783 - 800.
- Strong DJ, Ganguli AC, Vermeire LT. 2013. Fire effects on basal area, tiller production, and mortality of the C<sub>4</sub> bunchgrass, purple threeawn. *Fire Ecology*, 9(3): 89 - 99. doi: 10.4996/fireecology.0903089.
- Taboada MA, Lavado RS. 1988. Grazing effects of the bulk density in a Natraquoll of the flooding pampa of Argentina. *Journal of Range Management* 41(6): 500 - 503.
- Tangney R, Merritt DJ, Callow JN, Fontaine JB, Miller BP. 2020. Seed traits determine species' responses to fire under varying soil heating scenarios. *Functional Ecology* 34(9): 1967 – 1978. doi: 10.1111/1365-2435.13623.
- Trollope WSW, Trollope LA, Hartnett DC. 2002. Fire behaviour a key factor in the fire ecology of African grasslands and savannas. En: Viegas DX (Ed.). *Forest Fire Research and Wildland Fire Safety*. Rotterdam: Millpress. 15 p.
- VanderWeide BL, Hartnett DC, Carter DL. 2014. Belowground bud banks of tallgrass prairie are insensitive to multi-year, growing-season drought. *Ecosphere* 5(8):1 – 17. doi: 10.1890/ES14-00058.1.
- Veldman JW, Buisson E, Durigan G, Fernandes GW, Le Stradic S, Mahy G, Negreiros D, Overbeck GE, Veldman RG, Zaloumis NP, Putz FE, Bond WJ. 201. Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 13(3): 154 - 162. doi: 10.1890/140270.

- Vermeire LT, Wester DB, Mitchell RB, Fuhlendorf SD. 2005. Fire and grazing effects on wind erosion, soil water content, and soil temperature. *Journal of Environmental Quality*, 34(5): 1559 - 1565. doi: 10.2134/jeq2005.0006.
- Vignolio OR, Laterra P, Fernandez ON, Linares MP, Maceira NO, Giaquinta A. 2003. Effects of fire frequency on survival, growth and fecundity of *Paspalum quadrifarium* (Lam.) in a grassland of the Flooding Pampa (Argentina). *Austral Ecology*, 28(3): 263 – 270. Doi: 10.1046/j.1442-9993.2003.01286.x.
- Vinton MA, Hartnett DC. 1992. Effects of bison grazing on *Andropogon gerardii* and *Panicum virgatum* in burned and unburned tallgrass prairie. *Oecologia* 90: 374 – 382. doi: 10.1007/BF00317694.
- Walter H. 1979. *Vegetation of the earth and ecological systems of the geo-biosphere*. New York: Springer-Verlag. 274 p.
- Weaver JE. 1935. Role of fire in pasture management. *Ecology* 16(4): 651 – 654.
- Westoby M, Walker B, Noy-Meir I. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Rangeland Ecology & Management*, 42(4): 266 - 274.
- Whelan RJ. 1995. *The ecology of fire*. Cambridge: Cambridge University Press. 346 p.
- Zedler PH. 2007. Fire effects on grasslands. En: Johnson EA, Miyanishi K. (Eds.). *Plant disturbance Ecology: The process and the response*. Burlington: Elsevier Academic Press. 397 – 439.
- Zhao Y, Peth S, Reszkowska A, Gan L, Krümmelbein J, Peng X, Horn R. 2011. Response of soil moisture and temperature to grazing intensity in a *Leymus chinensis* steppe, Inner Mongolia. *Plant and Soil* 340: 89 – 102. doi: 10.1007/s11104-010-0460-9.

#### 4.8. ANEXO

**4.8.1. Anexo 1:** Climodiagrama en el que se muestra la precipitación acumulada mensual y la precipitación media mensual desde octubre de 2014 hasta diciembre de 2016. Datos tomados de la estación experimental Palo a Pique (Treinta y Tres) del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria.



## **5. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES**

En esta tesis se presentan resultados acerca de los efectos del fuego obtenidos por medio de diferentes abordajes, enfocando distintos niveles jerárquicos y escalas espacio-temporales. En el capítulo 2, a través de una cronosecuencia en el espacio, se construyó un modelo que representa la dinámica de los parches de vegetación quemados bajo pastoreo. A mayor escala, se describió el mosaico de parches de diferentes edades generado por quemas puntuales y asincrónicas. En el capítulo 3, a través de un experimento de laboratorio, se analizó el efecto de las señales relacionadas con el fuego, directa e indirectamente, sobre la germinación de un conjunto seleccionado de especies nativas. Finalmente, en el capítulo 4, se expusieron los resultados de un experimento a campo que permitió analizar la interacción entre las dos grandes perturbaciones de los pastizales: el fuego y el pastoreo. Los resultados más destacados se resumen en un diagrama (Figura 1)

La utilización de quemas prescritas por parte de los ganaderos está ampliamente difundida en los sistemas pastoriles de las Sierras del Este, particularmente en la comunidad V (Lezama et al. 2019) dominada por maciegas altas de *Sacharum angustifolium*. Esta tesis proporciona nuevas y robustas evidencias experimentales y observacionales sobre los efectos de estas prácticas de manejo sobre un conjunto de variables bióticas y abióticas. Los incendios antrópicos operan a escala del socioecosistema (Pausas y Keeley, 2019), en este caso el sistema de ganadería en pastizal natural. A su vez, genera dinámicas que mantienen los servicios ecosistémicos provistos por el pastizal e impiden el cambio de estado de la vegetación. Ahondar en la comprensión de los efectos del fuego, además de aportar conocimientos novedosos en Uruguay, tiene implicancias importantes para la conservación productiva de nuestros pastizales.

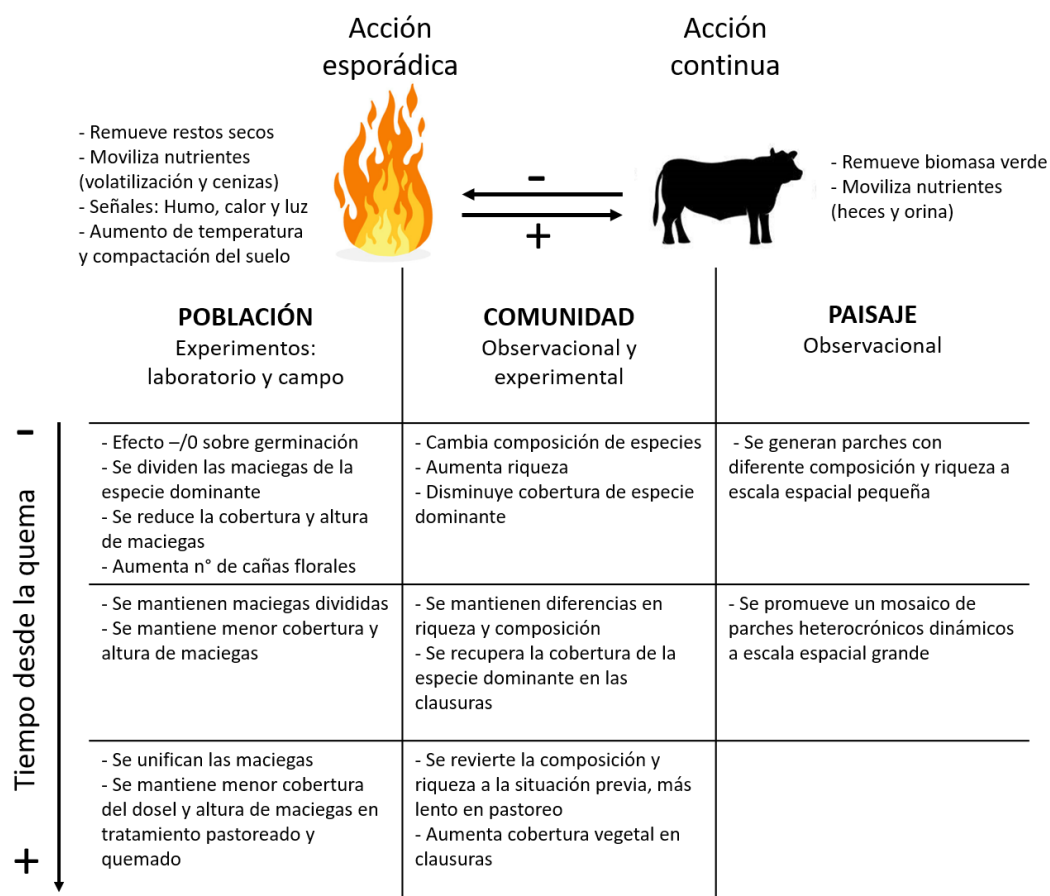


**Figura 1:** Diagrama que resume los principales resultados obtenidos a través de experimentos de laboratorio y de campo, así como de observaciones a campo. Se indica el nivel jerárquico de los resultados y el tiempo de respuesta desde la quema o su simulación en laboratorio.

### 5.1. Aporte de la tesis a los estudios de fuego en pastizales

El uso del fuego como herramienta de manejo es un tema controvertido y los estudios científicos acerca de su impacto sobre la estructura de la vegetación son aun escasos en los pastizales del Río de la Plata. En toda esta región, el fuego es empleado por los productores ganaderos y junto con el pastoreo contribuyen a mantener a los pastizales como matriz dominante del paisaje (López-Mársico *et al.* 2020a, Overbeck *et al.* 2007, Laterra *et al.* 1998). Las quemas son realizadas de manera asincrónica y parcheada, lo que promueve un incremento de la heterogeneidad a escala de paisaje y permiten que se mantenga una alta diversidad en

la comunidad vegetal. Esta heterogeneidad está dada por un mosaico de parches adyacentes que se encuentran en diferentes estados sucesionales post quema (Capítulo 2, López-Mársico *et al.* 2020). A su vez, los parches recientemente quemados pueden ser muy diferentes entre sí en cuanto a la composición de especies. En el capítulo 2 (López-Mársico *et al.*, 2020a) se plantea un ciclo desde que un parche es quemado hasta que pasan al menos 60 meses desde una quema. Este ciclo es una adaptación a escala local del modelo denominado “herbivoría pírca” propuesto para los Tallgras en Estados Unidos (Fuhlendorf *et al.*, 2009). El ciclo muestra como un incendio, al remover la biomasa verde y los restos secos en pie, genera parches de suelo desnudo y permite un incremento en la riqueza de especies. Con el paso del tiempo la cobertura vegetal de la especie dominante comienza a cubrir los parches de suelo desnudo y, al evitar la llegada de luz al estrato basal, la riqueza de especies disminuye al cabo de 60 meses.

Algunos factores directos e indirectos ocasionados por un incendio pueden ser fundamentales para la vida de una planta. Algunas especies presentan estructuras de reserva que pueden aportar la energía suficiente para rebrotar luego de un incendio. Sin embargo, la presencia en la comunidad de otras especies dependerá de la germinación a partir del banco de semillas o de la llegada de nuevos propágulos (Archibald *et al.* 2019, Pausas *et al.* 2004). En esta tesis se avanzó en la descomposición de algunos factores del fuego, tanto directos (golpe de calor y humo) como indirectos (intensidad de la luz) que pueden tener incidencias sobre la germinación de semillas individuales de seis especies diferentes pertenecientes a la comunidad V. En el capítulo 3 (López-Mársico *et al.*, 2019a) se registró que las especies no fueron afectadas positivamente por los factores relacionados al fuego. Estos resultados son coincidentes con los registrados en otros pastizales de Sudamérica (Fidelis *et al.* 2016, 2010a, Kin *et al.* 2016, Overbeck *et al.* 2006). De hecho, la germinación fue afectada negativamente por alguno de los tratamientos en todas las especies, a excepción de *S. angustifolium*, la especie dominante en la región de estudio. En este capítulo también se observó que los efectos directos únicamente afectaron negativamente a algunas especies cuando fueron expuestas a mayor intensidad de luz. Si bien todas las especies que fueron tratadas experimentalmente

son perennes, y tienen la capacidad de rebrotar luego del pasaje del fuego, con estos resultados se reconoce que, luego de un incendio, estas especies pueden potencialmente establecerse a partir de semillas.

Esta tesis también aporta datos acerca de la caracterización de una quema experimental y genera información sobre la temperatura, humedad y densidad del suelo luego de un incendio experimental. En el capítulo 4 se proporcionan datos de la *intensidad*, la *efectividad* y la *temperatura máxima* que las llamas pueden alcanzar durante un evento de quema experimental. Hasta el momento, de acuerdo a mi conocimiento, no existían datos de caracterización de quemas en pastizales de Uruguay. La *intensidad* de la quema se encuentra dentro del rango superior para este tipo de ecosistemas en comparación con otros estudios realizados en pastizales del Río de la Plata (Fidelis *et al.*, 2010b). Las llamas superaron los 600°C en este tipo de quemas, mientras que una maciega de tamaño medio de *S. angustifolium* se consumió completamente en menos de 1 minuto. El calor que se genera en las inmediaciones de las maciegas y la voracidad de consumo de la biomasa vegetal puede ser determinante en la residencia del calor post incendio. La base de las vainas de las maciegas de *S. angustifolium* fue lo único que quedó en pie. Esto es fundamental para especies que presentan este tipo de crecimiento ya que constituye un sistema de protección de las yemas de rebrote. Una vez que las yemas quedan expuestas a la incidencia directa de la radiación solar, son estimuladas a crecer a una tasa elevada. Se registró un incremento del 40% en la temperatura al ras del suelo, mientras que no fue afectada, al menos inmediatamente, la humedad del suelo. La densidad del suelo aumentó en los primeros centímetros a causa del fuego. Una mayor compactación del suelo puede tener consecuencias negativas para la germinación y la posterior exploración de las raíces por parte de las plántulas.

En el Capítulo 4 se aborda un análisis completo de los efectos del fuego, y la interacción con el pastoreo, sobre ciertas variables de la estructura de la vegetación. La composición mostró un arreglo diferente de especies en los diferentes tratamientos luego de iniciado el experimento. Al cabo de la tercera estación de crecimiento aun se mantuvieron diferencias, evidenciadas por la presencia de especies indicadoras de cada uno de los tratamientos. El fuego fue el factor que

presentó mayor impacto sobre las distintas variables evaluadas, aunque en algunas ocasiones se registró interacción con el pastoreo. La quema produjo una disminución en la cobertura de la especie dominante. Esto permitió un incremento inmediato en la riqueza de especies y en la cobertura de grupos de plantas que se encontraban escasamente representados. Luego de la quema experimental se generó una partición de maciegas y por tanto aumentó el número de maciegas de *S. angustifolium*. A su vez, se registró una disminución en la cobertura basal y del dosel y en las parcelas que fueron quemadas y clausuradas se cuatriplicó el número de cañas florales con respecto a los otros tratamientos. Este experimento proporciona un gran conjunto de datos que permite entender algunos procesos que ocurren luego que se realizan las quemas de campo y son inmediatamente pastoreados. En definitiva, el abordaje de los efectos del fuego a diferentes niveles jerárquicos permitió entender mecanismos que pueden explicar patrones observados a nivel de la comunidad.

## **5.2. Implicancias para el manejo**

Los productores ganaderos de la región geomorfológica Sierras del Este, que tienen representada a la comunidad V, generalmente recurren al fuego como herramienta de manejo. Específicamente en la zona de la Quebrada de los Cuervos, la quema de pajonales de *S. angustifolium* forma parte de una tradición entre los productores ganaderos que se ha transmitido de generación en generación. Esta especie es dominante en laderas bajas y medias del paisaje, y en estado adulto presenta una baja palatabilidad, lo cual le confiere una respuesta de evasión al pastoreo por ganado doméstico. El fuego es empleado con el doble propósito de 1- reducir temporalmente la cobertura de la especie dominante y 2- “tiernizar el campo”. En el primer caso, aumenta el área efectiva de pastoreo por un determinado tiempo, ya que los parches de suelo descubierto que quedan en los intersticios de las maciegas son rápidamente colonizados por un gran conjunto de especies herbáceas. En el segundo caso, se busca promover el rebrote tierno de *S. angustifolium*, el cual en ese estadio rejuvenecido es consumido por el ganado.

La frecuencia con que se realizan las quemas depende de varios factores, como ser la cobertura de la especie dominante en el establecimiento, el tiempo en que se

realizó la última quema, eventos extremos de precipitaciones o sequías, humedad ambiental, etc. A pesar de la presencia del ganado doméstico, *S. angustifolium* vuelve a ser dominante una vez que las láminas foliares se endurecen y, cada 3 a 5 años, los productores recurren al fuego. Ese tiempo es suficiente para que se acumule el “combustible” necesario, proporcionado por la generación de restos secos que quedan en pie y que no son removidos por el ganado. Se registró que luego de un incendio existe un recambio en la composición de especies, un incremento en la riqueza de especies y en la cobertura de gramíneas postradas. Con el paso de tiempo las maciegas de *S. angustifolium* se vuelven dominantes. La presencia de una espesa cobertura, de más de 60 cm de altura, termina excluyendo competitivamente a las especies herbáceas que ocuparon el suelo descubierto post incendio. Las quemas de forma asincrónica y parcheada parecerían ser necesarias para mantener la heterogeneidad y la productividad en estos campos pertenecientes a la comunidad V.

### **5.3. ¿Qué puede pasar si la quema es suprimida por un tiempo prolongado?**

La *intensidad* de la quema experimental, si bien es baja con respecto a ecosistemas con presencia de especies leñosas, se encuentra dentro del rango superior para ecosistemas dominados por especies herbáceas y en comparación con los escasos estudios de la región (Fidelis *et al.*, 2010b). El sitio de estudio en el que se realizó el experimento presentaba una gran acumulación de biomasa seca en pie, producto de un tiempo prolongado sin quemas. La gran continuidad espacial de maciegas de *S. angustifolium* seguramente determinó que el fuego se propagara rápidamente y que alcanzara temperaturas superiores a los 600 °C. En pastizales del sur de Brasil se ha observado que la recuperación de la cobertura del suelo fue más lenta en sitios en los que las quemas habían sido excluidas que en sitios con quemas frecuentes (Fidelis *et al.*, 2012). La supresión de incendios puede tener consecuencias perjudiciales para muchas especies que están adaptadas a vivir en espacios abiertos (Ratajczak *et al.*, 2014). Además de producir una disminución en la riqueza de especies, se genera un incremento de suelo sin cobertura vegetal, bajo la sombra de las grandes maciegas de *S. angustifolium*. En nuestro sitio experimental, el tratamiento CL-NQ condujo a la aparición de un tercer estrato determinado por una especie arbustiva (*Acanthostyles*

*buniifolius*) frecuente en pastizales de Uruguay. Este proceso de arbustización puede conducir a un cambio de estado de la vegetación de difícil retorno después de un tiempo prolongado, tal cual como ha sido observado en otras comunidades de pastizales de Uruguay (Altesor *et al.*, 2019). Un incendio bajo esta situación puede incrementar la acción de los procesos erosivos y la concomitante pérdida de la estructura y los nutrientes del suelo. En función de los resultados obtenidos a lo largo de esta tesis, el empleo del fuego con una frecuencia determinada parece ser necesario para mantener la heterogeneidad, la riqueza de especies y “resetear el sistema” cuando *S. angustifolium* se vuelve dominante.

#### **5.4. Perspectivas y consideraciones finales**

Los resultados derivados de esta tesis son una primera aproximación al estudio de los efectos, directos e indirectos, del fuego y su inevitable interacción con el pastoreo en una región eminentemente ganadera. Un aspecto fundamental para determinar el efecto de los incendios es la caracterización de los mismos. Sería interesante hacer una caracterización más completa en futuras quemas experimentales y evaluar el tiempo de residencia del calor en la porción superficial del suelo. Asimismo, es necesario estudiar el comportamiento de los nutrientes, tanto de la porción aérea de la vegetación, como del suelo, luego de eventos repetidos de incendios en estos campos.

La especie ubicua en los establecimientos de la zona de la Quebrada de los Cuervos, *Saccharum angustifolium*, presenta altos valores de cobertura dentro de una de las comunidades de pastizal de la zona. En los capítulos 2 y 4 se registró la notable capacidad que tiene esta especie para rebrotar luego de un incendio y para aumentar su cobertura rápidamente. De acuerdo a los resultados observados en el capítulo 3, esta especie presenta además un poder de germinación superior al 80% y los tratamientos que simulaban los efectos de un incendio (golpe de calor y humo) no redujeron el porcentaje de germinación. Si bien parecería tratarse de una “súper planta”, de forma natural se encuentra circunscripta a la comunidad V en términos de especie dominante, ocurriendo en forma de maciegas aisladas en las restantes comunidades. La mayoría de los estudios realizados en pastizales de Uruguay han

sido abordados desde los niveles jerárquicos comunidad o ecosistema, mientras que esta especie ofrece un buen ejemplo para poder realizar estudios a nivel poblacional y de organismo. Esta especie tiene una alta tasa de crecimiento y se le puede hacer el seguimiento del ciclo de vida en un corto tiempo. También podría estimarse la tasa de crecimiento y de elongación foliar, una vez que la planta es quemada, para determinar el tiempo que demora en proveer forraje al ganado. Asimismo, como se ha observado en esta tesis, las quemas tienen la capacidad de fraccionar las maciegas y/o disminuir su cobertura, por lo que en un área no muy extensa podrían coincidir sitios con diferente antigüedad de quema y por tanto, pertenecientes a diferentes categorías de tamaño. En el tratamiento CL-Q del experimento se incrementó el número de inflorescencias a escala de parcela, por lo tanto podrían evaluarse otros aspectos relacionados con la cantidad de cariopses producidos y la viabilidad de los mismos.

El experimento presentado en el capítulo 4 fue montado en 2014 y anualmente se continúa a través del relevamiento de censos de vegetación en las parcelas fijas de 2m<sup>2</sup>. En 2018 se realizó un nuevo evento de quema y se planea seguir haciéndolo con una frecuencia de quemas de cuatro años. Por lo tanto, esta continuidad temporal del experimento podrá contribuir al mejor entendimiento de la interacción del fuego y el pastoreo en esta comunidad vegetal a largo plazo. Sería interesante registrar el efecto que presentan estas perturbaciones sobre el banco de yemas, ya que parte de la resiliencia de esta comunidad es explicada justamente por las yemas que se encuentran al ras o bajo el suelo. Al igual que han reportado otros investigadores de la región, la gran mayoría de las especies que logran emerger y establecerse luego de una perturbación provienen del rebrote de las especies que forman la matriz de los pastizales. Por otra parte, el experimento podría ampliarse con quemas experimentales realizadas en diferentes estaciones del año. El momento en el que se realiza una quema podría determinar cambios en la composición de especies, particularmente en la proporción de especies estivales e invernales. Esta tesis deja instalado un experimento para darle continuidad a largo plazo e indudablemente abre posibilidades a nuevas preguntas, a futuros estudios y a la formación de nuevos investigadores.

El fuego y el pastoreo pueden impactar de diferente manera sobre la productividad primaria neta (PPN). En Uruguay y en la región de los pastizales del Río de la Plata existen antecedentes en los que el pastoreo promueve un incremento en la PPN, tanto aérea como subterránea (López-Mársico *et al.* 2020b, 2016, 2015, Lezama *et al.* 2014, Altesor *et al.* 2005). Se ha propuesto que la interacción entre las dos perturbaciones es más importante que la suma de cada una por separado (Fuhlendorf y Engle, 2004). Por lo tanto, en áreas con distinta antigüedad de quema (o frecuencia de quema), la disponibilidad de agua en el suelo no sería el único factor que estaría limitando la PPN, sino que respondería a múltiples factores bióticos y abióticos. A partir de esta tesis queda como desafío registrar el impacto de la interacción entre estos dos tipos de perturbaciones sobre la PPN y sobre otros aspectos del funcionamiento ecosistémico.

## 6. **BIBLIOGRAFÍA**

- Abreu RC, Hoffmann WA, Vasconcelos HL, Pilon NA, Rossatto DR, Durigan, G. 2017. The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Science advances*, 3(8), e1701284. doi: 0.1126/sciadv.1701284.
- Altesor A, Gallego F, Ferrón M, Pezzani F, López-Mársico L, Lezama F, Baeza S, Pereira M, Costa B, Paruelo JM. 2019. Inductive approach to build State-and-Transition Models for Uruguayan grasslands. *Rangeland Ecology & Management* 72(6): 1005 – 1016. doi: 10.1016/j.rama.2019.06.004.
- Altesor A, Oesterheld M, Leoni E, Lezama F, Rodríguez C. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 179(1): 83 – 91. doi: 10.1007/s11258-004-5800-5.
- Andrade BO, Marchesi E, Burkart S, Setubal RB, Lezama F, Perelman S, Schneider AA, Trevisan R, Overbeck GE, Boldrini II. 2018. Vascular plant species richness and distribution in the Río de la Plata grasslands. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 188(3): 250 – 256. doi: 10.1093/botlinnean/boy063.
- Archibald S, Hempson GP, Lehmann C. 2019. A unified framework for plant life-history strategies shaped by fire and herbivory. *New Phytologist* 224(4): 1490 – 1503. doi: 10.1111/nph.15986.
- Archibald S, Lehmann CE, Gómez-Dans JL, Bradstock RA. 2013. Defining pyromes and global syndromes of fire regimes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(16): 6442 - 6447. doi: 10.1073/pnas.1211466110.
- Bayce D, Del Puerto O. 1989. Observaciones sobre control de chircales de *Eupatorium buniifolium* mediante pastoreo y quema. *Notas técnicas* N° 6. Montevideo: Facultad de Agronomía. 8 p.
- Beal-Neves M, Chiarani E, Ferreira PMA, Fontana CS. 2020. The role of fire disturbance on habitat structure and bird communities in South Brazilian Highland Grasslands. *Scientific reports*, 10(1), 1-14. doi: 10.1038/s41598-020-76758-z.
- Bernardi RE, Staal A, Xu C, Scheffer M, Holmgren M. 2019a. Livestock herbivory shapes fire regimes and vegetation structure across the global tropics. *Ecosystems*, 22(7): 1457 – 1465. doi: 10.1007/s10021-019-00349-x.

- Bernardi RE, Buddeberg M, Arim M, Holmgren M. 2019b. Forests expand as livestock pressure declines in subtropical South America. *Ecology and Society*, 24(2): 19. doi: 10.5751/ES-10688-240219.
- Bernardi RE, Holmgren M, Arim M, Scheffer M. 2016. Why are forests so scarce in subtropical South America? The shaping roles of climate, fire and livestock. *Forest Ecology and Management*, 363(1): 212 – 217. doi: 10.1016/j.foreco.2015.12.032.
- Berretta EJ. 2006. Country Pasture/Forage Resource Profiles: Uruguay. Rome: FAO. 30 p.
- Berretta E. 1993. La quema como herramienta para el manejo del campo natural. Hoja de Divulgación N°32. Montevideo: INIA. 3 p.
- Biganzoli F, Wiegand T, Batista WB. 2009. Fire-mediated interactions between shrubs in a South American temperate savannah. *Oikos*, 118(9): 1383 – 1395. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17349.x.
- Blair JM. 1997. Fire, N availability, and plant response in grasslands: A test of the transient maxima hypothesis. *Ecology*, 78(8): 2359 – 2368. doi: 10.1890/0012-9658(1997)078[2359:FNAAPR]2.0.CO;2.
- Bond WJ, Parr CL. 2010. Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biological Conservation*, 143(10): 2395 – 2404. doi: 10.1016/j.biocon.2009.12.012.
- Bond WJ, Scott AC. 2010. Fire and the spread of flowering plants in the Cretaceous. *New Phytologist*, 188(4): 1137 – 1150. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03418.x.
- Bond WJ. 2008. What limits trees in C<sub>4</sub> grasslands and savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1): 641 – 659. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173411.
- Bond WJ, Keeley J E. 2005. Fire as a global “herbivore”: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(7): 387 – 394. doi: 10.1016/j.tree.2005.04.025.
- Bond WJ, Van Wilgen BW. 1996. Fire and plants. London: Chapman & Hall Ltd. 262 p.

- Borghesio L. 2009. Effects of fire on the vegetation of a lowland heathland in North-western Italy. *Plant Ecology*, 201(2): 723 – 731. doi: 10.1007/s11258-008-9459-1.
- Buisson E, Le Stradic S, Silveira FA, Durigan G, Overbeck GE, Fidelis A, Fernandes GW, Bond WJ, Hermann JM, Mahy G, Alvarado ST, Zaloumis NP, Veldman JW. 2019. Resilience and restoration of tropical and subtropical grasslands, savannas, and grassy woodlands. *Biological Reviews*, 94(2): 590 - 609. doi: 10.1111/bry.12470.
- Chapin III FS, Matson PA, Vitousek P. 2011. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. New York: Springer Science + Business Media. 529 p.
- Cheney P, Sullivan A. 2008. *Grassfires: fuel, weather and fire behavior*. Collingwood: CSIRO Publishing. 150 p.
- Chuvieco E. 2009. *Earth observation of wildland fires in Mediterranean ecosystems*. Berlin: Springer-Verlag. 255 p.
- Collins SL, Calabrese LB. 2012. Effects of fire, grazing and topographic variation on vegetation structure in tallgrass prairie. *Journal of Vegetation Science*, 23(3): 563 – 575. doi: 10.1111/j.1654-1103.2011.01369.x.
- Collins SL, Glenn SM, Gibson DJ. 1995. Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. *Ecology*, 76(2): 486 – 492. doi: 10.2307/1941207.
- Collins SL, Wallace LL. 1990. *Fire in North American tallgrass prairies*. Norman: University of Oklahoma Press. 174 p.
- Cuello N, López-Mársico L, Rodríguez C. 2020. Field burn versus fire-related cues: Germination from the soil seed bank of a South American temperate grassland. *Seed Science Research*, 1–9. doi: 10.1017/S0960258520000288.
- de Booyesen PV, Tainton NM. 1984. *Ecological effects of fire in South African ecosystems*. Berlin: Springer-Verlag. 426 p.
- Del Puerto O. 1978. La pradera natural. Montevideo, Almanaque del Banco de Seguros del Estado. 262 – 268.
- Del Puerto O. 1969. Hierbas del Uruguay. Montevideo. Nuestra Tierra (Volumen 19). 68 p.

- Dixon AP, Faber-Langendoen D, Josse C, Morrison J, Loucks CJ. 2014. Distribution mapping of world grassland types. *Journal of Biogeography*, 41(11): 2003 – 2019. doi: 10.1111/jbi.12381.
- Durigan G. 2020. Zero-fire: Not possible nor desirable in the Cerrado of Brazil. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 268 (1): 151612. doi: 10.1016/j.flora.2020.151612.
- Fidelis A. 2020. Is fire always the “bad guy”? *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 268(1), 151611. doi:10.1016/j.flora.2020.151611
- Fidelis A, Daibes LF, Martins AR. 2016. To resist or to germinate? The effect of fire on legume seeds in Brazilian subtropical grasslands. *Acta Botanica Brasilica*, 30(1): 147 – 151. doi: 10.1590/0102-33062015abb0187.
- Fidelis A, Blanco CC, Müller SC, Pillar VD, Pfadenhauer J. 2012. Short-term changes caused by fire and mowing in Brazilian Campos grasslands with different long-term fire histories. *Journal of Vegetation Science*, 23(3): 552 - 562. doi: 10.1111/j.1654-1103.2011.01364.x.
- Fidelis A, Müller SC, Pillar VD, Pfadenhauer J. 2010a. Population biology and regeneration of forbs and shrubs after fire in Brazilian Campos grasslands. *Plant Ecology*, 211(1): 107 – 117. doi: 10.1007/s11258-010-9776-z.
- Fidelis A, Delgado-Cartay MD, Blanco CC, Müller SC, Pillar VD, Pfadenhauer J. 2010b. Fire intensity and severity in Brazilian Campos grasslands. *Interciencia* 35(10): 739 – 745.
- Fuhlendorf SD, Engle DM, Kerby JA, Hamilton R. 2009. Pyric herbivory: Rewilding landscapes through the recoupling of fire and grazing. *Conservation Biology*, 23(3): 588 – 598. doi: 10.1111/j.1523-1739.2008.01139.x.
- Fuhlendorf SD, Engle DM. 2004. Application of the-grazing interaction to restore a sifting mosaic on tallgrass prairie. *Journal of Applied Ecology*, 41(4): 604 – 614. doi: 10.1111/j.0021-8901.2004.00937.x.
- Galíndez G, Biganzoli F, Ortega-Baes P, Scopel AL. 2009. Fire responses of three co-occurring Asteraceae shrubs in a temperate savanna in South America. *Plant Ecology*, 202(1): 149 – 158. doi: 10.1007/s11258-008-9537-4.

- Gayo C. 2002. La quema de campo. Montevideo: Instituto Plan Agropecuario. Volumen 104: 48 – 50.
- Gibson DJ. 2009. Grasses and grassland Ecology. New York, Oxford University Press. 305 p.
- Gibson DJ, Hulbert LC. 1987. Effects of fire, topography and year-to-year climatic variation on species composition in tallgrass prairie. *Vegetatio*, 72(3): 175 – 185. doi: 10.1007/BF00039839.
- Grime JP. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Chichester: John Wiley and Sons. 222 p.
- Groom PK, Lamont BB. 2015. Plant life of southwestern Australia: Adaptations for survival. Warsaw: De Gruyter Open Ltd. 258 p.
- Howe HF. 1994. Response of early- and late-flowering plants to fire season in experimental prairies. *Ecological Applications*, 4(1): 121 – 133. doi: 10.2307/1942122.
- Incerti G, Giordano D, Stinca A, Senatore M, Termolino P, Mazzoleni S, Bonanomi G. 2013. Fire occurrence and tussock size modulate facilitation by *Ampelodesmos mauritanicus*. *Acta Oecologica*, 49(1): 116–124. doi: 10.1016/j.actao.2013.03.012.
- Johnson EA, Miyanishi K. 2007. Plant disturbance Ecology: The process and the response. Burlington: Elsevier Academic Press. 698 p.
- Juan VF, Monterroso L, Sacido MB, Cauhépé MA. 2000. Postburning legume seeding in the Flooding Pampas, Argentina. *Journal of Range Management*, 53(3): 300 – 304. doi: 10.2307/4003436.
- Keeley JE, Pausas JG, Rundel PW, Bond WJ, Bradstock RA. 2011. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science*, 16(8): 406 – 411. doi: 10.1016/j.tplants.2011.04.002.
- Kin AG, Suárez CE, Chirino CC, Ávila PL, Morici EF. 2016. Impact of heat on seed germination of three perennial grasses in the semiarid region in Central Argentina. *Australian Journal of Botany*, 64(5): 451 - 455. doi: 10.1071/BT15238

- Kirkman KP, Collins SL, Smith MD, Knapp AK, Burkepile DE, Burns CE, Fynn RW, Hagenah N, Koerner SE, Matchett KJ, Thompson DI, Wilcox KR, Wragg PD. 2014. Responses to fire differ between South African and North American grassland communities. *Journal of Vegetation Science*, 25(3): 793 – 804. doi: 10.1111/jvs.12130.
- Knapp AK, Briggs JM, Hartnett DC, Collins SL. 1998. *Grassland dynamics: long-term ecological research in tallgrass prairie*. New York: Oxford University Press. 364 p.
- Lattera P, Vignolio OR, Linares MP, Giaquinta A, Maceira N. 2003. Cumulative effects of fire on a tussock pampa grassland. *Journal of Vegetation Science*, 14(1): 43 – 54. doi: 10.1111/j.1654-1103.2003.tb02126.x.
- Lattera P, Vignolio OR, Hidalgo L, Fernández ON, Cauhépé MA, Maceira N. 1998. Dinámica de pajonales de paja colorada (*Paspalum* spp.) manejados con fuego y pastoreo en la Pampa deprimida argentina. *Ecotropicos*, 11(2): 141 – 149.
- Lattera P. 1997. Post-burn recovery in the flooding Pampa: Impact of an invasive legume. *Journal of Range Management*, 50(3): 274 – 277. doi: 10.2307/4003729.
- Lauenroth WK, Sala OE. 1992. Long-term forage production of North American shortgrass steppe. *Ecological Applications*, 2(4): 397 – 403. doi: 10.2307/1941874.
- Leach MK, Givnish TJ. 1996. Ecological determinants of species loss in remnant prairies. *Science*, 273(5281): 1555 – 1558. doi: 10.1126/science.273.5281.1555.
- Lezama F, Pereira M, Altesor A, Paruelo JM. 2019. Grasslands of Uruguay: classification based on vegetation plots. *Phytocoenologia*, 49(3): 211 - 229. doi: 10.1127/phyto/2019/0215.
- Lezama F, Baeza S, Altesor A, Cesa A, Chaneton EJ, Paruelo JM. 2014. Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science*, 25(1): 8 – 21. doi: 10.1111/jvs.12053.

- López-Mársico L, Lezama F, Altesor A. 2020a. Heterogeneity decreases as time since fire increases in a South American grassland. *Applied Vegetation Science*. doi: 10.1111/avsc.12521.
- López-Mársico L, Pestoni S, Conti G, Pérez-Harguindeguy N, Martínez Pastur G, Pinto P, Sarquiz A, Reyes MF, Peri PL, Piñeiro, G. 2020b. Ojos que no ven...¿Qué podemos hacer para incluir más a la fracción subterránea en estudios de vegetación? *Ecología Austral*, 30(2):175-181. doi: [10.25260/EA.20.30.2.0.965](https://doi.org/10.25260/EA.20.30.2.0.965).
- López-Mársico L, Farías-Moreira L, Lezama F, Altesor A, Rodríguez C. 2019a. Light intensity triggers different germination responses to fire-related cues in temperate grassland species. *Folia Geobotanica*, 54(1–2): 53 – 63. doi: 10.1007/s12224-019-09336-5.
- López-Mársico L, Lezama F, Altesor A. 2019b. ¿Qué sabemos sobre los efectos del fuego en pastizales? En: Altesor A, López-Mársico L, Paruelo JM. (Eds.). *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de los pastizales II*. Montevideo: INIA-FPTA. 97–107.
- López-Mársico L, Oyarzabal M, Altesor A, Paruelo JM. 2016. Efecto del pastoreo sobre la productividad primaria neta subterránea de un pastizal templado. *Ecología Austral*, 26(3): 256 – 263.
- López-Mársico L, Altesor A, Oyarzabal M, Baldassini P, Paruelo JM. 2015. Grazing increases below-ground biomass and net primary production in a temperate grassland. *Plant and Soil* 392(1-2): 155 – 162. doi: 10.1007/s11104-015-2452-2.
- Metcalfe CR. 1960. *Anatomy of the monocotyledons*. 1. New York: Oxford University Press. 738 p.
- Milchunas DG, Lauenroth WK. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*, 63(4): 327 – 366. doi: 10.2307/2937150.
- Miller RG, Tangney R, Enright NJ, Fontaine JB, Merritt DJ, Ooi MK, Ruthrof KX, Miller BP. 2019. Mechanisms of fire seasonality effects on plant populations. *Trends in ecology & evolution*, 34(12): 1104-1117. doi: 10.1016/j.tree.2019.07.009.

- Morgan JW. 1998. Composition and seasonal flux of the soil seed bank of species-rich *Themeda triandra* grasslands in relation to burning history. *Journal of Vegetation Science*, 9(2): 145 – 156. doi: 10.2307/3237113.
- Müller SC, Overbeck GE, Pfadenhauer J, Pillar VD. 2007. Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest–grassland ecotones. *Plant Ecology*, 189(1): 1 - 14. doi: 10.1007/s11258-006-9162-z.
- Noy-Meir I. 1995. Interactive effects of fire and grazing on structure and diversity of Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 6(5): 701 – 710. doi: 10.2307/3236441.
- Oesterheld MJ, Loreti M, Semmartin M, Paruelo JM. 1999. Grazing, fire and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. En: Walker LR. (Ed.). *Ecosystems of disturbed ground*. 287 – 306.
- Oliveira JM, Pillar VD. 2004. Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Araucaria forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. *Community Ecology*, 5(2), 197-202. 10.1556/ComEc.5.2004.2.8.
- Overbeck GE, Müller SC, Fidelis A, Pfadenhauer J, Pillar VD, Blanco CC, Boldrini II, Both R, Forneck ED. 2007. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9(2): 101 – 116. doi: 10.1016/j.ppees.2007.07.005.
- Overbeck GE, Pfadenhauer J. 2007. Adaptive strategies in burned subtropical grassland in southern Brazil. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 202(1): 27 – 49. doi: 10.1016/j.flora.2005.11.004.
- Overbeck GE, Müller SC, Pillar VD, Pfadenhauer J. 2006. No heat-stimulated germination found in herbaceous species from burned subtropical grassland. *Plant Ecology*, 184(2): 237 – 243. doi: 10.1007/s11258-005-9068-1.
- Overbeck GE, Müller SC, Pillar VD, Pfadenhauer J. 2005. Fine-scale post-fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. *Journal of Vegetation Science*, 16(6): 655 – 664. doi: 10.1111/j.1654-1103.2005.tb02408.x.
- Oyarzabal M, Andrade B, Pillar VD, Paruelo JM. 2020. Temperate subhumid grasslands of southern South America. *Encyclopedia of the World's Biomes* 2020: 577–593. doi: 10.1016/b978-0-12-409548-9.12132-3.

- Pausas JG, Bond WJ. 2020. Alternative biome states in terrestrial ecosystems. *Trends in Plant Science*, 25(3): 250 – 263. doi: 10.1016/j.tplants.2019.11.003.
- Pausas JG. 2019. Generalized fire response strategies in plants and animals. *Oikos*, 128(2): 147 – 153. doi: 10.1111/oik.05907.
- Pausas JG, Keeley JE. 2019. Wildfires as an ecosystem service. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17(5): 289 - 295. doi: 10.1002/fee.2044.
- Pausas, J. G., Lamont, B. B., Paula, S., Appezzato-da-Glória, B., & Fidelis, A. (2018). Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems. *New Phytologist*, 217(4), 1435-1448. doi: doi.org/10.1111/nph.14982.
- Pausas JG, Bradstock RA, Keith DA, Keeley JE, Hoffman W, Kenny B, Lloret F, Trabaud L. 2004. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology*, 85(4): 1085 – 1100. doi:10.1890/02-4094.
- Pausas JG. 1997. Resprouting of *Quercus suber* in NE Spain after fire. *Journal of Vegetation Science*, 8(5): 703 – 706. doi: 10.2307/3237375.
- Pereira M. 2011. Manejo y conservación de las pasturas naturales del Basalto. Montevideo: Instituto Plan Agropecuario. 78 p.
- Pickett ST, White PS. 1985. *The Ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Orlando: Academic Press INC. 472 p.
- Prober SM, Thiele KR, Lunt ID. 2007. Fire frequency regulates tussock grass composition, structure and resilience in endangered temperate woodlands. *Austral Ecology*, 32(7): 808 – 824. doi: 10.1111/j.1442-9993.2007.01762.x.
- Ratajczak Z, Nippert JB, Briggs JM, Blair JM. 2014. Fire dynamics distinguish grasslands, shrublands and woodlands as alternative attractors in the Central Great Plains of North America. *Journal of Ecology*, 102(6): 1374 – 1385. doi: 10.1111/1365-2745.12311.
- Rosengurtt B. 1979. *Tablas de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay*. Montevideo: División Publicaciones y Ediciones de la Universidad de la República. 87 p.
- Royo Pallarés O, Berretta EJ, Maraschin GE. 2005. The South American Campos ecosystem. En: Suttie JM, Reynolds SG, Batello C. (Eds.). *Grasslands of the world*. Rome: FAO. 171 – 219.

- Rundel PW, Arroyo MT, Cowling RM, Keeley JE, Lamont BB, Pausas JG, Vargas P. 2018. Fire and plant diversification in Mediterranean-climate regions. *Frontiers in Plant Science*, 9: 851. doi: 10.3389/fpls.2018.00851.
- Sankaran M, Ratnam J, Hanan N. 2008. Woody cover in African savannas: The role of resources, fire and herbivory. *Global Ecology and Biogeography*, 17(2): 236 – 245. doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00360.x.
- Scott AC. 2018. *Burning Planet: the Story of Fire through Time*. Oxford: Oxford University Press. 230 p.
- Scott AC, Bowman DM, Bond WJ, Pyne SJ, Alexander ME. 2014. *Fire on earth: An introduction*. Chichester: John Wiley & Sons. 413 p.
- Soriano A, León RJC, Sala OE, Lavado RS, Deregibus VA, Cauhépé MA, Scaglia OA, Velásquez CA, Lemcoff JH. 1991. Río de la Plata grasslands. En Coupland RT (Ed.), *Natural grasslands. Introduction and western hemisphere*. Amsterdam: Elsevier. (Capítulo 19), 367 – 407 p.
- Turner MG, Romme WH, Gardner RH, O'Neill RV, Kratz TK. 1993. A revised concept of landscape equilibrium: Disturbance and stability on scaled landscapes. *Landscape Ecology*, 8(3): 213 – 227.
- Vignolio OR, Laterra P, Fernandez ON, Linares MP, Maceira NO, Giaquinta A. 2003. Effects of fire frequency on survival, growth and fecundity of *Paspalum quadrifarium* (Lam.) in a grassland of the Flooding Pampa (Argentina). *Austral Ecology*, 28(3): 263 – 270. Doi: 10.1046/j.1442-9993.2003.01286.x.
- Wallace LL. 2004. *After the fires: the ecology of change in Yellowstone National Park*. Michigan: Yale University Press. 390 p.
- Zedler PH. 2007. Fire effects on grasslands. En: Johnson EA, Miyanishi K. (Eds.). *Plant disturbance Ecology: The process and the response*. Burlington: Elsevier Academic Press. 397 – 439.