

Efectos y respuestas al pastoreo selectivo doméstico sobre plantas, poblaciones y ecosistemas pastoriles áridos

*Tesis para optar al título de Magister de la Universidad de Buenos Aires,
Área Recursos Naturales*

Gastón Rafael Oñatibia
Ingeniero Agrónomo (2009)
Universidad de Buenos Aires

**Lugar de trabajo: Instituto de Investigaciones Fisiológicas y Ecológicas Vinculadas a la
Agricultura – FAUBA – CONICET**



Universidad de Buenos Aires

**Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano. Facultad de Agronomía - Universidad
de Buenos Aires**

COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Martín R. Aguiar

Ing. Agr. (Universidad de Buenos Aires)

PhD (Universidad de Colorado)

Consejero de Estudios

Rodolfo A. Golluscio

Ing. Agr. (Universidad de Buenos Aires)

Dr. (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

Director de tesis

Martín R. Aguiar

Ing. Agr. (Universidad de Buenos Aires)

PhD (Universidad de Colorado)

JURADO**Alejandro J. Bisigato**

Ing. Agr. (Universidad de Buenos Aires)

Dr. (Universidad de Buenos Aires)

JURADO**Ana M. Cingolani**

Lic. en Biología (Universidad de Buenos Aires)

Dr. (Universidad de Buenos Aires)

DECLARACIÓN

“Declaro que el material incluido en esta Tesis es, a mi mejor saber y entender, original, producto de mi propio trabajo (salvo en la medida que se identifiquen explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado en forma parcial o total como una Tesis en ésta u otra institución”

ÍNDICE GENERAL

Resumen.....	1
Capítulo I: Introducción General - El pastoreo ovino como ingeniero de ecosistemas en pastizales áridos.....	2
Planteo del problema.....	3
Antecedentes y objetivos de la Tesis.....	5
Sistema de estudio.....	12
Capítulo II: Pastoreo doméstico y organización estructural y florística de la biomasa subterránea en estepas áridas.....	15
Introducción.....	16
Materiales y Métodos.....	21
Estimación de la biomasa y riqueza radical y su relación con la biomasa y la riqueza aérea en el gradiente de pastoreo.....	21
Análisis de datos.....	22
Resultados.....	24
Discusión.....	31
Capítulo III: Variación de la morfología aérea de matas y la estructura de tamaños poblacional de gramíneas cespitosas con diferente preferencia en un gradiente de pastoreo.....	36
Introducción.....	37
Materiales y Métodos.....	42
Caracterización de individuos y poblaciones de pastos.....	42
Análisis de datos.....	43
Resultados.....	45
Discusión.....	55
Capítulo IV: ¿Existen compromisos entre el abastecimiento de servicios ecosistémicos de provisión y los de regulación en ecosistemas pastoriles áridos?...	61
Introducción.....	62
Materiales y Métodos.....	66
Estimación del servicio de regulación: reservorio de C y N en la vegetación..	66
Estimación del servicio de provisión: disponibilidad de forraje de las especies dominantes de arbustos y pastos en el pico de producción (enero).....	66
Análisis de datos.....	67
Resultados.....	69
Discusión.....	74

Capítulo V: Pastoreo y descansos estacionales: ¿sirven para controlar las tasas de crecimiento de las gramíneas dominantes en estepas áridas?.....	81
Introducción.....	72
Materiales y Métodos.....	87
Tratamientos de pastoreo.....	87
Estimación del crecimiento de plantas.....	88
Análisis de datos.....	89
Resultados.....	91
Discusión.....	98
Capítulo VI: Discusión General.....	102
Motivación, hipótesis y resultados principales.....	103
Contribuciones.....	106
Perspectivas.....	108
Bibliografía.....	111
Apéndice.....	124

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 3.1. Heterogeneidad intra e inter-específica de los tamaños de los individuos de las especies de pastos en tres niveles de pastoreo.....	50
Tabla 3.2. Pendiente e intercepción del eje Y de ecuaciones lineales entre el índice de tamaño de mata (cm) y el porcentaje (%) de mata muerta de las especies de pastos en los tres niveles de pastoreo.....	51
Tabla 3.3. Efecto de la intensidad de pastoreo: Clausura, Pastoreo Moderado y Pastoreo Intenso sobre la forma de las matas de las cuatro especies más abundantes de pastos...	53
Tabla 4.1. Biomasa forrajera específica para cada condición de pastoreo obtenida a través de la biomasa viva en el pico de producción, la biomasa forrajera potencialmente disponible y la aptitud forrajera de cada especie.....	70

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 2.1.** Biomasa radical de los primeros 20 cm del suelo en tres intensidades de pastoreo: Clausura, Pastoreo moderado y Pastoreo intenso. Los valores de biomasa fueron separados en dos fracciones (0-10 y 10-20 cm).....24
- Figura 2.2.** Biomasa radical de **a)** *Pappostipa speciosa*, **b)** *Poa ligularis*, **c)** *Pappostipa humilis*, **d)** *Bromus pictus*, **e)** *Carex sp.* y **f)** *Pastos no identificados por especie*, de los 20 cm superficiales de suelo en tres intensidades de pastoreo: Clausura, Pastoreo moderado y Pastoreo intenso. Los valores de biomasa fueron separados en dos fracciones (0-10 y 10-20 cm).....25
- Figura 2.3.** Proporción de biomasa radical en los 10 cm superficiales en relación a la biomasa en los primeros 20 cm de suelo de las especies de pastos: *Pappostipa speciosa*, *Poa ligularis*, *Pappostipa humilis*, *Bromus pictus* y *Carex sp.*.....26
- Figura 2.4.** Biomasa radical relativa de las especies de pastos en comunidades con distintas intensidades de pastoreo: Clausura, Pastoreo moderado y Pastoreo intenso...26
- Figura 2.5.** Biomasa aérea y biomasa radical en los 20 cm superficiales de suelo de las especies dominantes de pastos (*Pappostipa speciosa*, *Poa ligularis*, *Pappostipa humilis*, *Bromus pictus* y *Carex sp.*) en tres intensidades de pastoreo: Clausura, Pastoreo Moderado y Pastoreo Intenso.....28
- Figura 2.6.** Riqueza de especies en la porción aérea y subterránea de la estepa patagónica. El gradiente de pastoreo incluye tres intensidades de pastoreo Clausura, Pastoreo moderado) y Pastoreo intenso.....29
- Figura 3.1.** Densidad total de pastos (individuos por m²) en tres intensidades de pastoreo: Clausura, Pastoreo moderado y Pastoreo intenso.....44
- Figura 3.2.** Densidad (individuos por m²) de las especies de pastos dominantes; **a)** *Poa ligularis*, **b)** *Pappostipa speciosa*, **c)** *Pappostipa major*, **d)** *Pappostipa humilis*, **e)** *Bromus pictus* y **f)** *Carex sp.* en tres intensidades de pastoreo: Clausura, Pastoreo moderado y Pastoreo intenso.....45
- Figura 3.3.** Diámetro basal promedio (D) y altura (A) de mata (las dos variables con las que se caracterizó el tamaño) de las especies de pastos dominantes; **a)** *Poa ligularis*, **b)** *Pappostipa speciosa*, **c)** *Pappostipa major*, **d)** *Pappostipa humilis*, **e)** *Bromus pictus* y **f)** *Carex sp.* en tres intensidades de pastoreo: Clausura, Pastoreo Moderado y Pastoreo Intenso.....46
- Figura 3.4.** Porcentaje de mata muerta de las especies de pastos dominantes; **a)** *Poa ligularis*, **b)** *Pappostipa speciosa*, **c)** *Pappostipa major*, **d)** *Pappostipa humilis*, **e)** *Bromus pictus* y **f)** *Carex sp.* en tres niveles de pastoreo: Clausura, Pastoreo Moderado y Pastoreo Intenso.....47

- Figura 3.5.** Frecuencia relativa acumulada de tamaños de **a)** *Poa ligularis*, **b)** *Pappostipa speciosa*, **c)** *Pappostipa major*, **d)** *Pappostipa humilis*, **e)** *Bromus pictus* y **f)** *Carex sp.* en tres intensidades de pastoreo: Clausura, Pastoreo Moderado y Pastoreo Intenso.....49
- Figura 3.6.** Frecuencia relativa acumulada de tamaños de mata viva de **a)** *Poa ligularis*, **b)** *Pappostipa speciosa*, **c)** *Pappostipa major*, **d)** *Pappostipa humilis*, en tres intensidades de pastoreo: Clausura, Pastoreo Moderado y Pastoreo Intenso.....52
- Figura 4.1.** Reservorio aéreo de **C** en la biomasa viva y muerta en pie de pastos y arbustos en tres intensidades de pastoreo (Clausura, Pastoreo Moderado y Pastoreo Intenso).....68
- Figura 4.2.** Reservorio aéreo de **N** en la biomasa viva y muerta en pie de pastos y arbustos en tres intensidades de pastoreo (Clausura, Pastoreo Moderado y Pastoreo Intenso).....68
- Figura 4.3.** Biomasa forrajera de pastos y arbustos en tres intensidades de pastoreo (Clausura, Pastoreo Moderado y Pastoreo Intenso).....69
- Figura 5.1.** **a)** Cambio, con respecto a la medición al comienzo de la estación de crecimiento, en el diámetro promedio de mata, **b)** la altura de mata y **c)** el porcentaje de mata muerta en función de la historia de pastoreo, la especie y la estación de crecimiento.....88
- Figura 5.2.** **a)** Número de hojas acumuladas y **b)** cambio en el número de macollos por macollo madre en función de la historia de pastoreo, la especie y la estación de crecimiento.....89
- Figura 5.3.** Efecto del manejo del pastoreo sobre el número de hojas acumuladas por macollo madre en *Poa ligularis* y *Pappostipa speciosa* en dos historias de pastoreo (Pastoreo Moderado y Pastoreo Intenso) y durante dos estaciones de crecimiento (seca y húmeda).....91
- Figura 5.4.** Efecto del manejo del pastoreo sobre el cambio en el número de macollos por macollo madre en *Poa ligularis* y *Pappostipa speciosa* en dos historias de pastoreo (Pastoreo Moderado y Pastoreo Intenso) y durante dos estaciones de crecimiento (seca y húmeda).....92

ABREVIATURAS

°C	grado centígrado
C	carbono
cm	centímetro
CO ₂	dióxido de carbono
EO	equivalente oveja
g	gramo
ha	hectárea
ind	individuo
kg	kilogramo
km	kilómetro
ln	logaritmo natural
m	metro
mm	milímetro
N	nitrógeno
n°	número

RESUMEN

Los ecosistemas pastoriles del mundo se caracterizan por algún grado de aridez y pastoreo por grandes herbívoros, que por su biomasa por área y los efectos de su actividad pueden ser consideradas especies ingenieras del ecosistema. El objetivo de esta Tesis fue estudiar el efecto del manejo del pastoreo ovino sobre distintos niveles jerárquicos de organización de la vegetación en estepas áridas de la Patagonia, desde plantas hasta ecosistemas/comunidades pasando por poblaciones. Se evaluó el efecto de la carga histórica de pastoreo sobre la organización de la biomasa subterránea de la comunidad, sobre la morfología individual y la estructura poblacional de pastos de diferente preferencia y sobre el abastecimiento de servicios ecosistémicos. Por otro lado, se estudió de qué manera el manejo del pastoreo con descansos afecta el crecimiento de las gramíneas forrajeras. Los principales resultados de los estudios de campo indicaron que la carga histórica de pastoreo cambió la composición de la biomasa aérea y subterránea, modificó la distribución de tamaños de las poblaciones de pastos de diferente preferencia y afectó la provisión servicios ecosistémicos. En general, cuando la carga fue moderada, el pastoreo optimizó la estructura de los diferentes niveles de organización de la vegetación y el funcionamiento del ecosistema en relación a las situaciones sin herbívoros. Se incrementó la producción y la disponibilidad de forraje, maximizando de esta manera el abastecimiento de los servicios ecosistémicos de provisión y regulación. En cambio, al intensificar la carga, el efecto del pastoreo se volvió negativo rompiendo con los circuitos de retroalimentación favorables para el funcionamiento del ecosistema. Por otro lado, se demostró que el manejo del pastoreo con descansos prolongados mejora el desempeño de pastos forrajeros en situaciones donde la disponibilidad de agua no limita el crecimiento. En conclusión, este trabajo aporta evidencias empíricas a escala de unidades de manejo pecuario que indican que cargas animales moderadas y variables en el tiempo podrían mejorar la sustentabilidad de los sistemas patagónicos y contribuir a frenar su deterioro.

Palabras clave: estepa patagónica; estructura poblacional; gradiente de pastoreo; manejo del pastoreo; organización espacial de raíces; preferencia animal; producción de forraje; servicios ecosistémicos

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

El pastoreo ovino como ingeniero de ecosistemas áridos

PLANTEO DEL PROBLEMA

El principal desafío ambiental que enfrenta el uso de la tierra es encontrar el equilibrio entre satisfacer las necesidades humanas inmediatas y mantener la capacidad de los ecosistemas de proveer bienes y servicios en el futuro (Foley et al. 2005). Para esto, es necesario resolver el compromiso entre el abastecimiento de servicios ecosistémicos de provisión y de regulación, que ha sido descrito en muchos ecosistemas (DeFries et al. 2004; Millennium Ecosystem Assessment 2005; Foley et al. 2005; Rodríguez et al. 2006; Bennett et al. 2009; Raudsepp-Hearne et al. 2010; Power 2010). Este objetivo es difícil de alcanzar en la medida que el manejo debe considerar no sólo aspectos técnicos y productivos sino también aspectos económicos, sociales y biofísicos (Aguiar 2005). La falta de conocimiento básico sobre el componente biofísico, junto con la incertidumbre climática y la carencia de una evaluación crítica del manejo de agroecosistemas en general, y de sistemas de pastoreo en particular, ha complicado el diseño de manejos sustentables. Para avanzar sobre la definición del conflicto, es necesario tener datos básicos sobre los procesos biofísicos y, particularmente, sobre cómo los afecta la actividad humana (Aguiar 2005).

Los ecosistemas áridos cubren alrededor de un tercio de la superficie terrestre del planeta (Noy-Meir 1973; Goodall y Perry 1979), y en Argentina, aproximadamente dos terceras partes de la superficie está asociada a ecosistemas áridos y semi-áridos (Fernández y Busso 1999). La mayoría de estos ecosistemas tienen como principales características: i) la disponibilidad de agua para los organismos que los habitan es baja e impredecible (Noy-Meir 1973; Goodall y Perry 1979), ii) la productividad primaria aérea es muy baja y muy variable espacial y temporalmente (Noy-Meir 1973; Walter 1977; Jobbágy y Sala 2000) y iii) la vegetación tiene menos del 60% de cobertura y

usualmente está co-dominada por leñosas y pastos anuales o perennes (Cabrera 1976; Walter 1977; Soriano et al. 1983; León et al. 1998). Dadas tales características biofísicas, la utilización agrícola de estos ecosistemas es limitada, y el principal uso es el pastoreo extensivo por herbívoros domésticos (Soriano et al. 1983; Milchunas y Lauenroth 1993; Oesterheld et al. 1999; Asner et al. 2004).

La evolución de los ecosistemas pastoriles del mundo ha estado controlada, en general, por dos fuerzas o vectores: algún grado de aridez y el pastoreo por diferentes especies de grandes herbívoros (Stebbins 1972, 1981; Raven y Axelrod 1974). Por esa causa se identifican en estos ecosistemas caracteres que representarían adaptaciones concurrentes a estas fuerzas (Coughenour 1985; McNaughton 1985). En la actualidad el uso ganadero es la principal actividad humana y uno de los principales factores que determina la abundancia y la distribución de las especies de plantas, modificando la estructura y el funcionamiento de estos ecosistemas (Milchunas y Lauenroth 1993). El ganado doméstico tiene el potencial para funcionar como ingeniero de los ecosistemas en ecosistemas áridos y semi-áridos debido a que, a pesar de su baja abundancia, modifica la disponibilidad de recursos para muchos organismos e induce cambios en la estructura de la vegetación (Derner et al. 2009). Uno de los principales efectos del pastoreo, que ha sido ampliamente descrito, es el reemplazo florístico de algunas especies de mayor calidad forrajera (preferidas por el ganado) por otras no preferidas (Noy-Meir et al. 1989; Westoby et al. 1989; Briske 1991; Briske y Heitschmidt 1991; Cingolani et al. 2005; Bisigato et al. 2005). El reemplazo de especies, junto con la disminución de la cobertura vegetal y la productividad, sumado al aumento en la erosión del suelo, están entre los agentes más importantes de desertificación (Brown et al. 1997). Se ha propuesto que los cambios en la composición específica y la cobertura

vegetal de las comunidades estarían determinados principalmente por el balance entre la pérdida de biomasa de las plantas individuales, su respuesta a la defoliación en términos de crecimiento y, además, por el cambio en las habilidades competitivas (Graff 2009). Sin embargo, los mecanismos involucrados aún no son del todo claros. Por esa razón se requieren estudios que complementen y, en alguna medida, permitan entender acabadamente los mecanismos que están detrás de los patrones a nivel de comunidad que se han descrito repetidamente a nivel mundial.

ANTECEDENTES Y OBJETIVOS DE LA TESIS

Las respuestas de la vegetación al pastoreo pueden ser investigadas a distintos niveles jerárquicos de organización (e.g. vástago, planta, población, comunidad o ecosistema). Por ejemplo, la productividad primaria puede disminuir como respuesta al pastoreo debido a una reducción en el peso de los macollos, en el número de macollos por planta o en la densidad de plantas de la comunidad (Briske 1991). La comprensión de los mecanismos que ocurren en los niveles jerárquicos superiores (e.g. comunidad) requiere que sean investigados los procesos a niveles jerárquicos inferiores (e.g. población, planta y vástagos o macollos) (Archer y Tieszen 1986; Brown y Allen 1989). También puede ocurrir que las respuestas sean opuestas entre distintos niveles jerárquicos (Briske 1991). Por ejemplo, Butler y Briske (1988) encontraron que el pastoreo incrementa la densidad de plantas a nivel de población, pero a nivel de individuo disminuye el área basal por planta. Para evitar conclusiones incompletas o erróneas, es esencial que sean considerados varios niveles jerárquicos de organización al evaluar el efecto del pastoreo sobre la vegetación (Briske 1991). A nivel de comunidad, se han descrito cambios en la composición de especies y la dinámica de la biomasa

asociados al pastoreo (Milchunas y Lauenroth 1993), pero no es exhaustivo el conocimiento de los mecanismos involucrados. Por el contrario, las investigaciones reduccionistas a nivel de planta dan ideas más acabadas de los mecanismos ecofisiológicos involucrados, pero son con frecuencia demasiado limitadas para identificar las interacciones y propiedades de los sistemas en los niveles de organización adecuados para el manejo. Una limitación importante de la extrapolación de los estudios a nivel de planta para entender lo que pasa en la comunidad es la poca información que existe sobre la ecología de poblaciones de las especies vegetales dominantes (Briske 1991). Contar con estudios que abarquen los distintos niveles jerárquicos de organización, principalmente el nivel de población de las especies dominantes, es clave para encontrar sistemas de manejo del pastoreo adecuados según los objetivos productivos y de conservación deseados desde la perspectiva de las respuestas de la vegetación.

Otro aspecto relegado para la comprensión del efecto del pastoreo sobre la vegetación es cómo afecta la producción y la biomasa subterráneas. La amplia descripción de los efectos del pastoreo sobre la estructura de la porción aérea de la vegetación no se corresponde con la escasa información que tenemos sobre los efectos en la porción subterránea (Leva et al. 2009). En general, se presume que las respuestas subterráneas copian las aéreas. Sin embargo, son justamente los recursos del suelo, particularmente el agua, los que controlan la estructura y los procesos de las poblaciones, comunidades y ecosistemas en sistemas dominados por herbáceas (Tilman 1988; Lauenroth y Coffin 1992). Conocer estos procesos subterráneos asociados a la estructura de los sistemas radicales en distintos escenarios de pastoreo es relevante para una comprensión más acabada de la respuesta de los ecosistemas áridos a la herbivoría.

Los herbívoros seleccionan su dieta a distintas escalas, desde planta a paisaje, pasando por comunidad (Senft et al. 1987; Bailey et al. 1996), y pueden cambiar la heterogeneidad de la vegetación también a distintas escalas (Senft et al. 1987; Ares et al. 1990; Adler et al. 2001; Golluscio et al. 2005). Existen estudios que indican que el pastoreo puede incrementar, disminuir o mantener la heterogeneidad, dependiendo de la heterogeneidad espacial existente en la vegetación, del patrón espacial de pastoreo y de la escala de análisis (Adler et al. 2001). En zonas áridas, la desertificación inducida por pastoreo está asociada a cambios en la heterogeneidad espacial de la cobertura de distintas formas de vida de la comunidad (Golluscio et al. 2005). Sin embargo, en general hay muy pocos estudios que evalúen el efecto del pastoreo sobre la heterogeneidad de tamaños de individuos dentro de una población y/o la estructura poblacional entre poblaciones de las especies dominantes. Esta información puede ser útil debido a que en última instancia, los cambios en las abundancias de las especies de las comunidades están determinados por las tasas demográficas poblacionales que dependen de su estructura de tamaños y de la heterogeneidad de plantas individuales, las cuales pueden ser modificadas por el pastoreo (Paruelo et al. 2008; Oñatibia et al. 2010).

Una idea relativamente nueva para el manejo de ecosistemas pastoriles es, como se mencionó, la de ver al ganado como ingeniero de los ecosistemas debido a que puede alterar la heterogeneidad de la vegetación en varias dimensiones (Derner et al. 2009) y modificar el abastecimiento de servicios ecosistémicos. Las prácticas de manejo del pastoreo, en general, hacen hincapié en que una distribución uniforme del ganado, también uniformiza la utilización y disminuye la heterogeneidad espacial de la vegetación (Fuhlendorf y Engle 2001). Sin embargo, en los ecosistemas áridos, la

heterogeneidad puede jugar un papel fundamental en el mantenimiento de la productividad del ecosistema mediante la agregación y concentración de recursos limitantes (Ludwig y Tongway 1995; Aguiar y Sala 1999), y también en la productividad secundaria, a través de proveer forraje diferencialmente en tiempo y espacio (Fynn 2012). En este sentido la manipulación del tipo de ganado, la carga animal y los períodos de pastoreo y descanso (Briske y Heitschmidt 1991) podrían ser una forma de manipular la heterogeneidad de la vegetación para aumentar el crecimiento de las plantas y de esta manera incrementar el abastecimiento de servicios ecosistémicos, la disponibilidad y uso del forraje y, en última instancia, contribuir a optimizar el uso y frenar o revertir el deterioro (Golluscio et al. 1998).

En las estepas áridas patagónicas, hace poco más de un siglo que la principal actividad es la ganadería ovina y existen datos que revelan procesos de desertificación promovidos por el pastoreo (Ares et al. 1990; Aguiar y Sala 1998; Paruelo y Aguiar 2003), los cuales ya habían sido documentados hace más de cincuenta años (Soriano 1956). El pastoreo genera cambios en la vegetación de las estepas patagónicas, que incluyen cambios en la composición de las comunidades (León y Aguiar 1985; Perelman et al. 1997; Cingolani et al. 2005; Cesa y Paruelo 2011), en la estructura y dinámica de las poblaciones de arbustos y pastos (Cipriotti y Aguiar 2005; Cipriotti y Aguiar 2011) y en el funcionamiento del ecosistema (Aguiar et al. 1996). Se ha demostrado que al incrementar la intensidad del pastoreo, cambia la organización espacial de las especies, aunque se mantiene el mosaico de vegetación de dos fases (Cipriotti y Aguiar 2005). El pastoreo intenso disminuye la cobertura de gramíneas preferidas, aumenta la de especies no preferidas y, además, aumenta la cobertura de suelo desnudo (Perelman et al. 1997; Aguiar y Sala 1998; Golluscio et al. 2009). De

esta manera disminuiría el abastecimiento de servicios ecosistémicos, principalmente el de provisión de forraje. Asimismo, promueve una disminución de los reservorios de C y N del suelo (Golluscio et al. 2009), aunque no se conoce cómo afecta los reservorios en la biomasa. Los cambios producidos por el pastoreo en poblaciones de pastos son de tal magnitud, que en algunos campos sobrepastoreados pueden conducir a la extinción local de las especies más preferidas. Más allá de suponer que en las estepas patagónicas pastoreadas por ovejas la disminución de algunas especies resulta de una extracción desproporcionada de forraje por selectividad animal, que además cambia el balance de la competencia entre las especies pastoreadas y las no pastoreadas (Graff 2009), aún no tenemos una idea clara de algunos de los mecanismos involucrados.

El sistema que utilicé para mi trabajo de tesis fue la estepa Occidental de la Patagonia, que cumple con las características mencionadas para los ecosistemas áridos (Soriano 1956; León y Aguiar 1985; Sala et al. 1989; Golluscio et al. 1998; Aguiar y Sala 1998) y por su extensión y estructura, es adecuada para abordar cuestiones con consecuencias globales en este tipo de zonas. Específicamente estudié las interacciones entre las ovejas y las especies de plantas dominantes de diferente preferencia, principalmente los pastos. La oveja puede ser considerada una “especie clave o ingeniera del ecosistema” (*keystone species-ecosystem engineer*) debido a que causa cambios físicos significativos sobre el ambiente y su efecto es muy grande en relación a su abundancia (Jones et al. 1994; Paine 1969,1995). En Sudamérica, la proporción de ovejas dentro del conjunto de herbívoros domésticos aumenta a medida que se incrementa la aridez de los pastizales templados (Oesterheld et al. 1992). De esta manera, los ovinos cobran mayor importancia en sistemas áridos, probablemente debido a que estos herbívoros tienen menores requerimientos per cápita, son menos generalistas

que los bovinos y tienen una dieta muy selectiva. Esta característica les permite lograr un mejor desempeño en sistemas con baja productividad y alta variabilidad temporal y espacial en la cantidad y calidad de forraje. A su vez, los pastos son “especies basales” (*foundation species*) debido a que son productores primarios dominantes en términos de abundancia e influencia (Dayton 1972; Ellison et al. 2005). En estas estepas, las gramíneas son el principal recurso forrajero consumido por las ovejas (Somlo et al. 1997; Golluscio et al. 1998; Pelliza et al. 2001) y son un elemento importante para caracterizar la condición de los campos (Soriano y Brun 1973; Cesa y Paruelo 2011).

El **objetivo general** de esta tesis fue estimar el efecto del manejo del pastoreo doméstico sobre cuatro aspectos que permanecen pobremente estudiados y que sin embargo tienen importancia para una visión más profunda de la ecología de ecosistemas áridos pastoreados. Primero, el efecto sobre la organización de la porción subterránea de la comunidad vegetal. Segundo, el efecto sobre la estructura poblacional de gramíneas perennes que los animales utilizan con diferente preferencia. Tercero, el efecto sobre la provisión de servicios ecosistémicos. Cuarto, estudiar de qué manera el manejo del pastoreo con descansos modifica el crecimiento de gramíneas con valor forrajero. La **hipótesis general** es que los grandes herbívoros son ingenieros de ecosistema y por lo tanto esenciales para mantener la integridad de los ecosistemas pastoriles. La eliminación del pastoreo o su intensificación promueve disturbios que degradan la estructura y funcionamiento. En general se conoce que el patrón de consumo de los herbívoros cambia en la medida que se intensifica el uso humano, rompiendo circuitos de retroalimentación planta-herbívoro, y sumado a series de años con sequía y cargas animales constantes, sería una de las principales causas del deterioro en ecosistemas áridos con herbívoros domésticos y del consecuente decaimiento de la actividad

económica ganadera. Sin embargo, cargas moderadas y variables en el tiempo podrían tener un efecto neutro o positivo sobre la comunidad y los principales procesos del ecosistema. Es decir, el manejo del pastoreo es una herramienta adecuada para controlar la defoliación y el rebrote y, de esta manera, contrarrestar los efectos no deseados de la selectividad animal.

El **primer objetivo específico** fue describir la composición de la biomasa subterránea y su relación con la biomasa aérea en áreas bajo distintas intensidades de pastoreo (cargas ganaderas de largo plazo). Estudié la partición de biomasa total y la específica ya que se conocía que las raíces de diferentes especies de gramíneas tienden a compartir el mismo volumen de suelo (Leva 2005) pero no se sabía cómo el pastoreo podía modificar ese patrón.

El **segundo objetivo específico** consistió en evaluar el efecto de la intensidad histórica de pastoreo sobre la morfología aérea de las matas (individuos) y la estructura de tamaños de las poblaciones dominantes de pastos en estepas patagónicas. Se estudió cómo los herbívoros domésticos cambian el tamaño, la forma, la disponibilidad de forraje y la acumulación de material muerto de los individuos en poblaciones de especies preferidas en distinta medida.

El **tercer objetivo específico** fue estudiar a nivel de ecosistema el abastecimiento de servicios ecosistémicos de provisión y regulación asociados al carbono (C) en distintos escenarios históricos de pastoreo por herbívoros domésticos. Se estimó el servicio de provisión de forraje y el de secuestro de C y N en la vegetación.

El **cuarto objetivo específico** consistió en evaluar la influencia de diferentes regímenes de manejo de pastoreo (pastoreo continuo y pastoreo alternado con descansos

estacionales) sobre el crecimiento de gramíneas “clave” en estos sistemas pastoriles, bajo distintas situaciones de historia de pastoreo y en dos estaciones de crecimiento contrastantes en términos de precipitaciones. Se probó distintos regímenes en busca de encontrar manejos adecuados del pastoreo que permitan frenar el deterioro de plantas de especies preferidas en términos de pérdida de biomasa, disminución del crecimiento, del tamaño y la vitalidad.

La tesis está organizada en seis capítulos; el presente de introducción general, cuatro correspondientes a cada uno de los objetivos planteados (Capítulos II, III, IV y V) y uno de discusión general. Para cada objetivo específico se plantearon hipótesis, predicciones y metodologías específicas. El sitio de estudio y el gradiente de pastoreo son presentados en este capítulo.

SISTEMA DE ESTUDIO

Las estepas arbustivo-graminosas del Distrito Occidental Patagónico han sido pastoreados por ovejas desde hace más de 100 años. El sitio de estudio cubre un área de 300 km² y se encuentra ubicado en el Distrito Occidental de la Provincia Fitogeográfica de Patagonia. La temperatura media mensual oscila entre 2 °C en el mes de julio y 14 °C en enero. La precipitación media anual es de 154 ± 44 mm y la mayoría de las precipitaciones ocurren entre los meses de mayo y septiembre (Jobbágy et al. 1995). Los suelos son arenosos, con alto contenido de gujarros de diámetro variable (Paruelo et al. 1988). El tipo de vegetación dominante es una estepa arbustiva que está co-dominada por pastos y arbustos de baja altura. Ambas formas de vida contribuyen aproximadamente con el 96% de la cobertura y la biomasa total de plantas (Fernández et al. 1991; Golluscio y Sala 1993). Las especies de arbustos dominantes son *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., *Adesmia volckmannii* Philippi (ex *A. campestris*) y *Senecio*

flaginoides De Candolle con una cobertura basal de 12 % (Fernández et al. 1991). Las tres especies difieren en la preferencia por el ganado ovino. Las ovejas consumen las inflorescencias de *Mulinum* (enero-febrero), pero evitan consumir otros tejidos, debido a las espinas y la alta concentración de metabolitos secundarios (Bonvissuto et al. 1983; Cavagnaro et al. 2003). Las ovejas también ramonean a *Adesmia* al comienzo de la temporada de crecimiento, cuando los tejidos aún no están lignificados. *Senecio* tiene pequeñas hojas pubescentes, tiernas, con altas concentraciones de metabolitos secundarios (Cavagnaro et al. 2003) y no es consumido por el ganado ovino. Las especies de gramíneas dominantes tienen una cobertura basal del 25% (Fernández et al. 1991) y son *Pappostipa speciosa* (Trin. et Rupr.) (ex *Stipa speciosa* var. *speciosa*), *Pappostipa major* (Speg.) (ex *Stipa speciosa* var. *major*), *Pappostipa humilis* (Cav.) (ex *Stipa humilis*), *Poa ligularis* (Nees ex Steud.) y *Bromus pictus* (Hook). *Poa ligularis* y *Bromus pictus* son las especies más preferidas y por lo tanto las más consumidas por el ganado ovino (Bonvissuto et al. 1983). *Pappostipa speciosa* es de preferencia intermedia y *Pappostipa major* y *Pappostipa humilis* son las especies menos consumidas (Soriano 1956; Bonvissuto et al. 1983; Oñatibia 2009).

Para evaluar los efectos del pastoreo se cuenta con el Campo Experimental del INTA en Río Mayo, ubicado al sudoeste de la provincia de Chubut, Argentina (45° 24" lat. S y 70° 15" long. O), y con campos privados cercanos. Dentro del Campo Experimental hay una serie de clausuras de distintas edades (establecidas en 1954, 1972, 1983, 1994, 1998) y en los lotes pastoreados el manejo histórico del pastoreo es con cargas moderadas (0,2 EO.ha⁻¹ [EO: equivalente oveja]). En los campos privados vecinos el pastoreo es más intenso, con cargas más elevadas (0,4 EO.ha⁻¹). De esta manera se dispone de un gradiente de intensidad de pastoreo. Las clausuras y los

campos pastoreados con distintas intensidades permiten caracterizar las principales diferencias en la comunidad vegetal e inferir el impacto del pastoreo. Para los muestreos se evitaron áreas cercanas a bebederos o alambrados, ya que en esas áreas se concentra una mayor actividad de los herbívoros y, por lo tanto, experimentan una alta presión local de pastoreo poco representativa de lo que ocurre a escala de potrero.

CAPÍTULO II

Pastoreo doméstico y organización estructural y florística de la biomasa subterránea en estepas áridas

INTRODUCCIÓN

En las regiones áridas y semi-áridas los procesos subterráneos son los principales determinantes de la estructura y dinámica de las comunidades (Sun et al. 1997; Pecháčková et al. 1999; Wildová 2004). A medida que aumenta la aridez, la organización y el funcionamiento de los sistemas radicales de las plantas cobra mayor importancia debido a que los procesos que ocurren debajo de la superficie incrementan su relevancia relativa en relación a los procesos aéreos (Lauenroth y Coffin 1992; Lauenroth y Burke 1995; Burke et al. 1998). Esto se debe a que los recursos del suelo se vuelven más limitantes (Sun et al. 1997) y, por lo tanto, la competencia subterránea es la principal forma en que compiten las plantas (Orians y Solbrig 1977; Fowler 1986; Casper y Jackson 1997; Saint Pierre et al. 2002). Por otro lado, el principal ingreso de materia orgánica y C en ecosistemas de pastizal proviene de la productividad de las raíces (Hook et al. 1994; Johnson y Matchett 2001; Derner et al. 2006) y una proporción elevada de la biomasa de las plantas se encuentra en la biomasa radical (Milchunas y Lauenroth 1989). La biomasa de raíces superficiales es la variable que mejor explica la variación en los contenidos de C y N orgánicos del suelo (Carrera y Bertiller 2010). Sin embargo, a pesar de su relevancia, en general es escaso el conocimiento que existe sobre los procesos subterráneos en casi todos los ecosistemas terrestres (Johnson y Matchett 2001). Menos aún es lo que se sabe acerca del efecto del pastoreo de grandes herbívoros sobre la organización espacial y en profundidad de la biomasa total y específica.

En la mayoría de los estudios ecológicos, la organización en las tres dimensiones de los compartimentos aéreos ha sido descripta a nivel de especie y con gran detalle. En cambio, la biomasa subterránea es en general agrupada en una única categoría que por lo tanto resulta en una caja negra expresada en un único valor de $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ (Leva et al.

2009). Es posible proponer que el escaso conocimiento sobre los patrones de distribución radical se debe particularmente a problemas metodológicos, como la dificultad de identificar las raíces a nivel de especie y la necesidad de aplicar técnicas destructivas para tomar los datos (Pecháčková *et al.* 1999). La cobertura aérea puede no ser un buen estimador de los patrones de distribución de los sistemas radicales (Hook *et al.* 1994) y existen pocos estudios en los cuales se ha resuelto la dificultad de identificar las especies a través de sus raíces (Pecháčková *et al.* 1999; de Kronn y Mommer 2006; Mommer *et al.* 2008; Leva *et al.* 2009; de Kronn *et al.* 2012). Una metodología que puede ser utilizada es estudiar plantas individuales, o de manera más general, mantener la conexión entre las raíces y los vástagos de las plantas (Rodríguez *et al.* 2007), o suponer la cercanía a la porción aérea como indicador de la especie (Soriano *et al.* 1987; Saint Pierre *et al.* 2002). Sin embargo, existen inconvenientes para realizar un muestreo estadísticamente apropiado (i.e. muestras con verdaderas repeticiones, al azar, no sesgadas) y, a su vez, no resulta confiable en ecosistemas donde los sistemas radicales de distintas especies comparten el mismo volumen de suelo (Leva 2005; Frank *et al.* 2010). Allí es más adecuado utilizar metodologías de identificación de especies a través de atributos morfológicos de las raíces. En general, esta aproximación ha sido utilizada exitosamente para estudiar dicotiledóneas (Fernández y Paruelo 1988; Golluscio y Sala 1993). Sin embargo, en el caso de las gramíneas sólo recientemente se ha podido clasificar taxonómicamente sus raíces (Leva *et al.* 2009).

Una de las conclusiones generales de varias décadas de estudio de la porción aérea de los ecosistemas pastoriles es que el pastoreo es, junto con el clima, uno de los principales determinantes de la estructura de la vegetación y el funcionamiento de ecosistemas áridos (Schlesinger *et al.* 1990; Ludwig y Tongway 1995). La mayor parte

de la evidencia indica que el pastoreo tiene un efecto negativo sobre la biomasa aérea y la productividad primaria neta aérea (a partir de ahora PPNA) (Milchunas y Lauenroth 1993) y afecta el patrón espacial y la estratificación de la porción aérea de la vegetación (Adler et al. 2001). A su vez, han sido muy documentados cambios en la composición específica de las comunidades promovidos por la herbivoría, tales como la reducción de la abundancia de las especies herbáceas preferidas y el incremento de la de las no preferidas o de especies leñosas (Schlesinger et al. 1990; Milchunas y Lauenroth 1993). Sin embargo, la extensión e intensidad de la descripción de los efectos del pastoreo sobre la estructura de la porción aérea de la vegetación no se corresponde con la escasa información que tenemos sobre los efectos en la estructura subterránea de las comunidades, que han sido poco explorados en estudios de campo (McNaughton et al. 1998; Johnson y Matchett 2001; Leva et al. 2009). Los cambios en la composición de especies inducida por el pastoreo pueden resultar en cambios en la distribución horizontal y vertical de la biomasa de raíces en el suelo, principalmente en sistemas codominados por leñosas y herbáceas (Greenwood y Hutchinson 1998; Jackson et al. 2000; Schenk y Jackson 2002; Rodríguez et al. 2007). Por ejemplo, una reducción en la cobertura de las gramíneas perennes podría estar asociada con una reducción de la biomasa de raíces en los estratos superiores del suelo, debido a que tienen sistemas radicales menos profundos que las especies leñosas (Sala et al. 1989; Schenk y Jackson 2002). Por otro lado, la herbivoría puede también modificar la composición subterránea de la biomasa debido a que la defoliación de la porción aérea de las plantas generalmente cambia la distribución de los asimilados entre los órganos aéreos y subterráneos y, por lo tanto, puede afectar el crecimiento de las raíces de plantas defoliadas (Belsky 1986). Sin embargo, no sabemos si los cambios observados en la

porción aérea son más o menos importantes en relación con los cambios de la porción subterránea.

El objetivo de este estudio fue evaluar el impacto de la intensidad histórica de pastoreo ovino sobre la organización estructural y florística de la biomasa subterránea y su relación con la biomasa aérea en estepas patagónicas. Particularmente, se evaluó el efecto sobre las especies de pastos perennes dominantes, debido a su mayor relevancia respecto a los arbustos en la dieta de los herbívoros nativos y domésticos y porque existen evidencias de su sensibilidad al pastoreo ovino (Somlo et al. 1997; Golluscio et al. 1998; Pelliza et al. 2001; Leva 2005; Oñatibia 2009; Cesa y Paruelo 2011). En las estepas arbustivo-graminosas patagónicas, las raíces de los pastos ocupan los primeros 30 cm del perfil del suelo, mientras que los arbustos exploran porciones más profundas (Soriano y Sala 1983; Fernández y Paruelo 1988; Sala et al. 1989). La primera hipótesis que estudié indica que las plantas que son pastoreadas utilizan sus reservas para rebrotar y recomponer el área foliar. Por lo tanto, frente a una historia prolongada de pastoreo intenso disminuirían su biomasa radical, pero en menor proporción que la aérea, que sufre la remoción directa de los herbívoros domésticos y no pueden compensar esta pérdida. Dependiendo de la respuesta (i.e. aumento o mantenimiento de su crecimiento) en las especies menos pastoreadas (poco preferidas), la biomasa total de raíces de pastos puede compensar la reducción dependiendo de la intensidad de pastoreo. Mi predicción es que al aumentar la intensidad de pastoreo disminuye la biomasa radical específica y la relación biomasa aérea/biomasa subterránea de las especies preferidas. En pastoreo moderado espero encontrar la misma biomasa total que en ausencia de pastoreo por la compensación de las especies no preferidas. Por otro lado, en relación a la riqueza específica, la segunda hipótesis indica que el pastoreo disminuye la coexistencia de

distintas especies en el mismo volumen de suelo a escala de micrositio (“promiscuidad”, según Leva 2005) debido a la reducción de la riqueza de la comunidad a escala de stand al perder las especies más preferidas. Mi predicción es que a medida que aumenta la intensidad histórica de pastoreo disminuirá la riqueza específica a nivel de micrositio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Estimación de la biomasa y riqueza radical y su relación con la biomasa y la riqueza aérea en el gradiente de pastoreo

El muestreo se realizó en sitios con tres intensidades de pastoreo; exclusión al pastoreo (clausura), pastoreo moderado y pastoreo intenso. Las clausuras al pastoreo utilizadas en este estudio tienen distinta antigüedad (1972, 1983, 1994, 1998). Entre las mismas no existen diferencias significativas en cuanto a su composición, cobertura total y específica y densidad de gramíneas y arbustos (Oñatibia 2009; Golluscio et al. 2009; Capítulo III). En cada campo o potrero (n=4 por cada tratamiento de pastoreo) se seleccionó un área representativa del estado general, evitando áreas cercanas a las aguadas y alambrados. Allí se ubicó al azar un punto de partida y un rumbo, que permitieron orientar el comienzo y sentido de una transecta de 50 m sobre la que, cada dos metros, se cosechó la biomasa aérea dentro de un marco circular de 6 cm de diámetro y se extrajo una muestra de suelo y raíces con un cilindro de 6 cm de diámetro hasta 0,20 m de profundidad (2 sub-muestras de distinta profundidad: 0-0,1 m y 0,1-0,2 m). De esta manera se obtuvieron 25 sub-muestras de biomasa aérea y subterránea en cada campo. Las muestras fueron embolsadas, etiquetadas y llevadas a laboratorio para separar la biomasa aérea y subterránea por especie. Para identificar raíces por especie se utilizó la clave propuesta por Leva et al. (2009). Esta clave usa los atributos morfológicos radicales que más difieren entre las especies, como el diámetro, el color y las ramificaciones laterales. La especie *Pappostipa major* no aparece en los resultados debido a que las raíces son identificadas como de *Pappostipa speciosa*, ya que el método fue desarrollado cuando eran consideradas la misma especie. La textura arenosa de los suelos permite separar y limpiar las raíces de manera bastante sencilla debido a

que las partículas del suelo se desprenden fácilmente de las raíces (Leva et al. 2009). La limpieza fue realizada cuidadosamente para evitar que quede suelo adherido a las raíces, pero también el desprendimiento de las raíces más finas. El material aéreo y subterráneo fue luego llevado a estufa a 65°C por 72 horas y fue pesado.

Análisis de datos

Se utilizó análisis de varianza (ANOVA) de una vía para evaluar el efecto del pastoreo sobre la biomasa subterránea y aérea total y sobre la biomasa de raíces de cada especie de pastos, comparando la biomasa de 0-10 cm, de 10-20 cm y de 0-20 cm entre los tres niveles de pastoreo. También se analizó el efecto de la especie y la intensidad de pastoreo sobre la proporción de biomasa radical en los 10 centímetros superficiales en relación a la biomasa en los primeros 20 cm de suelo mediante un ANOVA de dos vías, y además, se comparó entre las especies mediante un ANOVA de una vía. Estos datos fueron transformados a arcoseno. Los resultados de biomasa relativa de cada especie en función al total de biomasa radical de pastos fueron analizados mediante un ANOVA de dos vías entre especie y pastoreo y a su vez, cada especie fue analizada por separado entre las intensidades de pastoreo. Para evaluar el efecto del pastoreo sobre la biomasa específica aérea, subterránea y la relación biomasa aérea/biomasa subterránea se realizaron dos análisis complementarios, un ANOVA de dos vías entre especie y nivel de pastoreo y, por otro lado, se evaluó cada especie por separado con un ANOVA de una vía entre los niveles de pastoreo. Estos datos fueron transformados a ln para cumplir con el supuesto de homogeneidad de varianzas. Para evaluar el efecto del pastoreo sobre la riqueza de la porción aérea y subterránea se realizó un ANOVA entre los niveles de pastoreo para cada porción. En todos los casos, las medias de los tratamientos fueron comparadas con el test de Tukey post-hoc los ANOVA. Las clausuras fueron utilizadas como repeticiones del tratamiento de exclusión al pastoreo luego de corroborar que el

tiempo de exclusión al pastoreo no tenía efectos significativos sobre la biomasa de raíces ($p > 0,05$ del análisis de regresión entre la edad de clausura y la biomasa).

RESULTADOS

La biomasa radical en los primeros 20 cm de suelo no fue modificada por la intensidad de pastoreo y fue de $117,4 \pm 6,5 \text{ g.m}^{-2}$ (media \pm error estándar, Figura 2.1). La biomasa aérea total de pastos tampoco cambió con el pastoreo ($428,7 \pm 59,9 \text{ g.m}^{-2}$; $p > 0,05$). Las raíces mostraron una clara estratificación ya que los valores de biomasa subterránea de 0-10 cm duplicaron los valores de la porción de 10-20 cm de profundidad, sin embargo, el pastoreo tampoco cambió la biomasa total en ambos estratos, 0-10 y 10-20 cm (Figura 2.1).

El pastoreo cambió la composición específica de raíces debido a que algunas especies de pastos mostraron cambios asociados al pastoreo (Figura 2.2). *Poa ligularis* y *Bromus pictus* decrecieron con el pastoreo. La biomasa radical de *Poa ligularis* fue máxima en clausura y mínima en pastoreo intenso (Figura 2.2b) y la de *Bromus pictus* fue cuatro veces mayor en clausura que en las condiciones pastoreadas (Figura 2.2d). *Pappostipa humilis* incrementó la biomasa con el aumento en la intensidad del pastoreo y fue máxima en pastoreo intenso (Figura 2.2c). *Pappostipa speciosa* y *Carex sp.* no exhibieron cambios con el pastoreo (Figura 2.2a y e). Una proporción de las raíces de los pastos (aproximadamente el 14 %) no pudo ser clasificada por especie. Esta fracción no varió con la intensidad del pastoreo (Figura 2.2f). En los primeros 20 cm del suelo también se encontraron raíces de dicotiledóneas (arbustos y de hierbas), pero su biomasa no cambió con la intensidad de pastoreo ($p > 0,05$) y en promedio fue de $16,9 \pm 2,6 \text{ g.m}^{-2}$.

La proporción de biomasa de raíces en los primeros 10 cm del suelo fue mayor en *Pappostipa speciosa*, *Poa ligularis* y *Pappostipa humilis* que en *Bromus pictus* y *Carex sp.* Las tres primeras tuvieron la distribución de raíces más superficial, con más del 70

% de la biomasa en los primeros 10 cm de suelo (Figura 2.3). La intensidad de pastoreo no modificó esta proporción en ninguna de las especies de pastos ($p > 0,05$ en todos los casos).

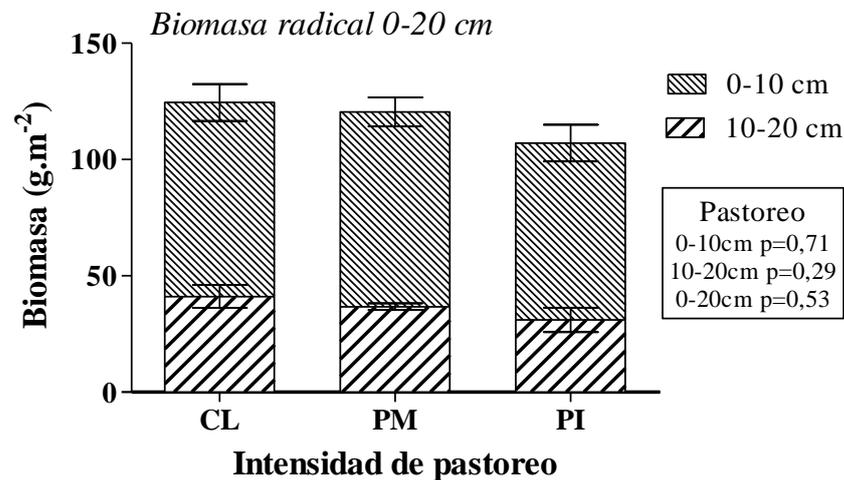


Figura 2.1. Biomasa radical de los primeros 20 cm del suelo en tres intensidades de pastoreo: CL (clausura), PM (pastoreo moderado) y PI (pastoreo intenso). Los valores de biomasa fueron separados en dos fracciones (0-10 y 10-20 cm). Las barras corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. La tabla indica los valores p de ANOVA entre las intensidades de pastoreo para cada fracción.

En términos de biomasa radical en los 20 cm de suelo evaluado, las tres condiciones de pastoreo estuvieron dominadas por *P. speciosa*. Alrededor del 40 % de la biomasa perteneció a esta especie, patrón que no varió con el pastoreo (Figura 2.4). *Poa ligularis* y *P. humilis* presentaron patrones inversos. La primera aportó alrededor de un 20 % a la biomasa radical en clausura y en pastoreo moderado, pero representó <10 % de la biomasa en pastoreo intenso. En cambio, *P. humilis* constituyó <10 % en las áreas clausuradas y moderadamente pastoreadas y >25 % en áreas pastoradas intensamente (Figura 2.4). *Bromus pictus* representó casi el 3 % de la biomasa radical en clausura, pero en las condiciones pastoreadas no alcanzó el 1 % y *Carex sp.* representó alrededor del 5 % de la biomasa en todas las condiciones (Figura 2.4).

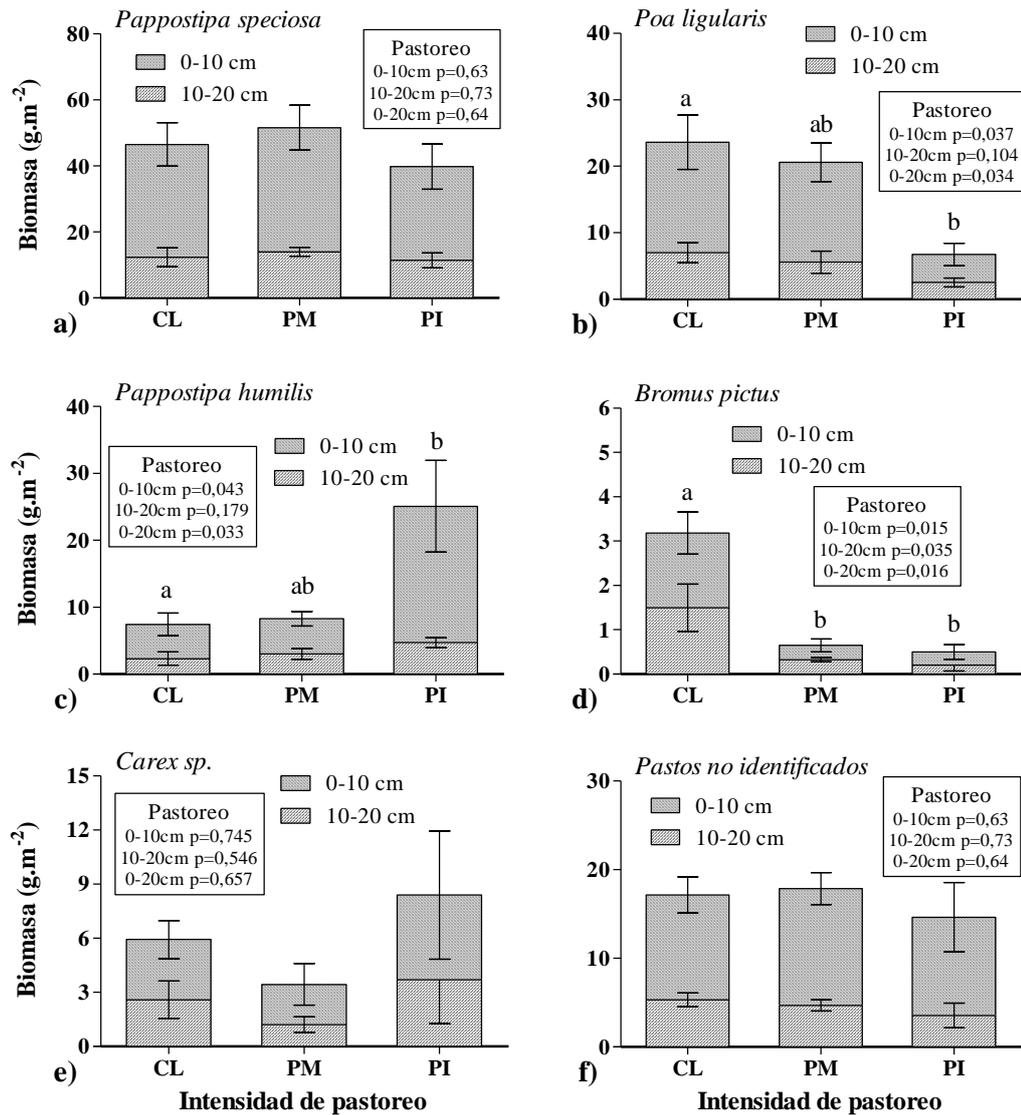


Figura 2.2. Biomasa radical de **a) *Pappostipa speciosa***, **b) *Poa ligularis***, **c) *Pappostipa humilis***, **d) *Bromus pictus***, **e) *Carex sp.*** y **f) Pastos no identificados por especie**, de los 20 cm superficiales de suelo en tres intensidades de pastoreo: CL (clausura), PM (pastoreo moderado) y PI (pastoreo intenso). Los valores de biomasa fueron separados en dos fracciones (0-10 y 10-20 cm). Las barras corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. Las tablas indican los valores p de ANOVA entre las intensidades de pastoreo para cada fracción. Letras distintas indican diferencias significativas para la biomasa total de 0-20 cm ($p < 0,05$) (test de Tukey). Los ejes Y tienen distintos rangos de valores para resaltar las diferencias entre tratamientos y fracciones en cada especie.

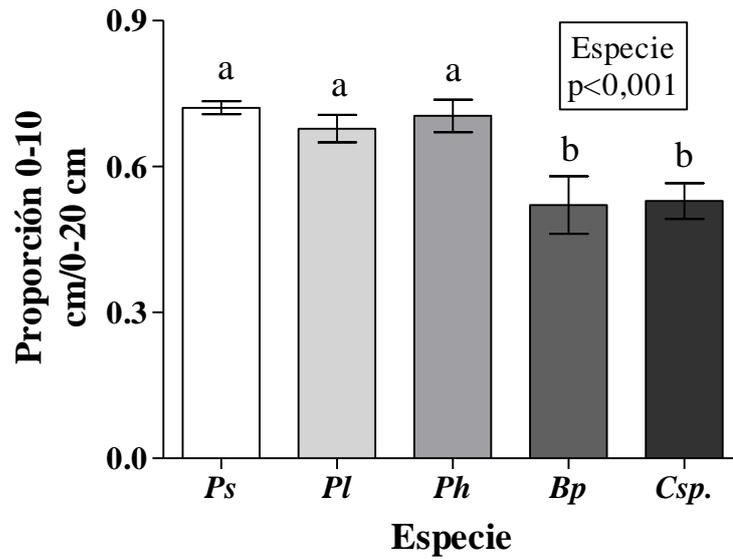


Figura 2.3. Proporción de biomasa radical en los 10 cm superficiales en relación a la biomasa en los primeros 20 cm de suelo de las especies de pastos; *Ps*: *Pappostipa speciosa*, *Pl*: *Poa ligularis*, *Ph*: *Pappostipa humilis*, *Bp*: *Bromus pictus*, *Csp.*: *Carex sp.* Las barras corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. La tabla indica el valor p del ANOVA entre las especies. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) (test de Tukey).

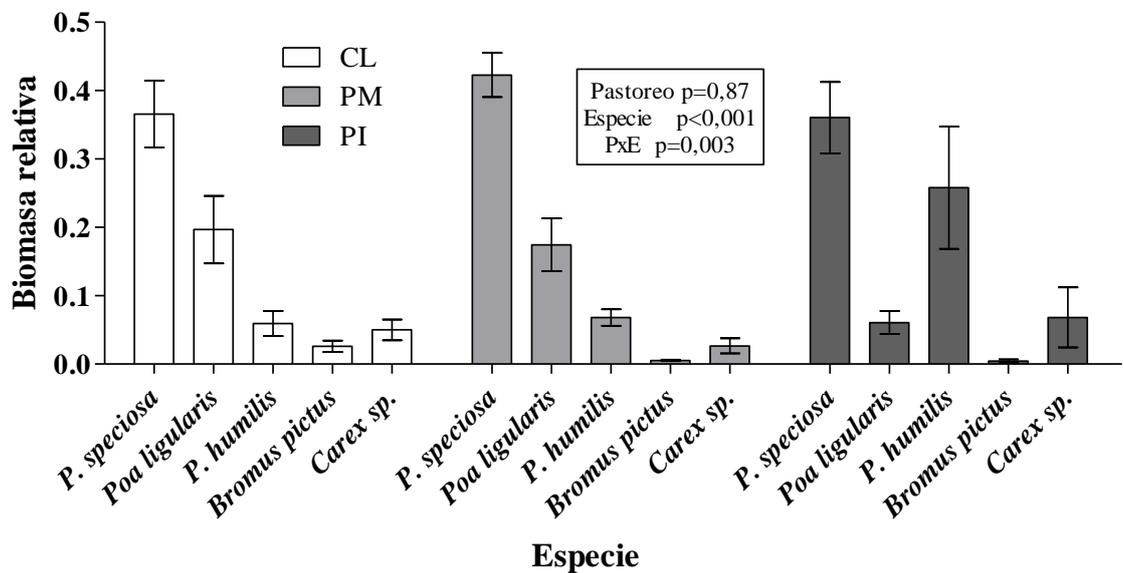


Figura 2.4. Biomasa radical relativa de cada especie de pasto dominante en relación a la biomasa de raíces total en los 20 cm superficiales de suelo en comunidades con distintas intensidades de pastoreo: CL (clausura), PM (pastoreo moderado) y PI (pastoreo intenso). Las barras corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. La tabla indica el valor p del ANOVA de dos vías entre las especies y el pastoreo.

La biomasa aérea de tres especies fue modificada de manera diferente por el pastoreo. *Pappostipa humilis* aumentó su biomasa con el pastoreo ($p < 0,05$), *Bromus pictus* disminuyó ($p < 0,05$) y *Poa ligularis* disminuyó al pasar de pastoreo moderado a intenso ($p < 0,05$) (Figura 2.5). La relación biomasa aérea-biomasa subterránea (0- 20 cm) cambió entre las especies de pastos y con el pastoreo, pero los valores de biomasa aérea fueron muy variables y las diferencias en las proporciones no fueron significativas ($p > 0,05$) (Figura 2.5, ver relaciones debajo de las barras). En *Poa ligularis*, *Pappostipa speciosa* y *Bromus pictus* la proporción promedio fue menor en pastoreo intenso. En *Pappostipa humilis* se incrementó con el pastoreo y en *Carex sp.* fue máxima en pastoreo moderado (Figura 2.5).

La riqueza de especies de la porción subterránea fue al menos tres veces mayor a la de la porción aérea (Figura 2.6). La riqueza a escala de micrositio de la porción aérea no varió con la intensidad de pastoreo ($p = 0,85$), pero en cambio, la riqueza en el suelo fue mayor en clausura que en campos pastoreados ($p = 0,05$), en donde en promedio perdió aproximadamente una especie (Figura 2.6).

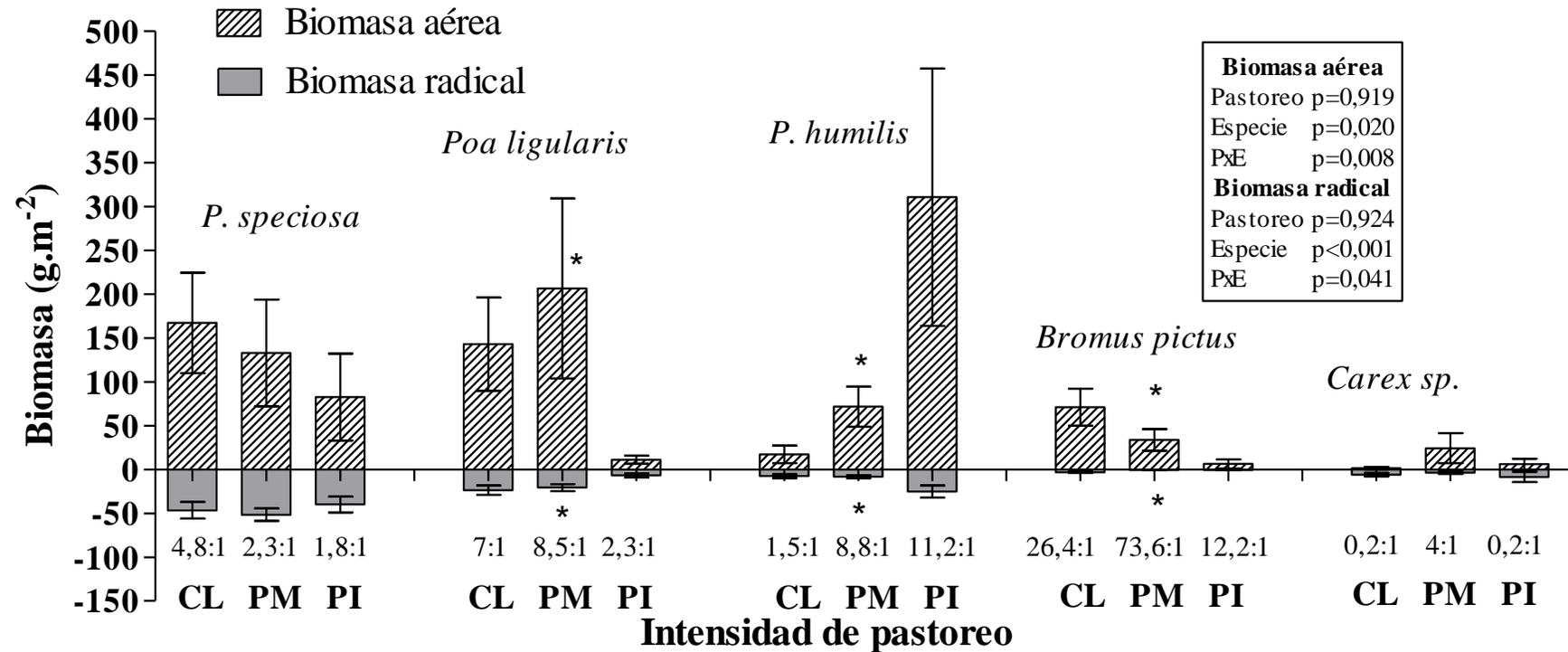


Figura 2.5. Biomasa aérea y biomasa radical en los 20 cm superficiales de suelo de las especies dominantes de pastos (*Pappostipa speciosa*, *Poa ligularis*, *Pappostipa humilis*, *Bromus pictus* y *Carex sp.*) en tres intensidades de pastoreo: CL (Clausura), PM (Pastoreo Moderado) y PI (Pastoreo Intenso). Las barras corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. La tabla indica los valores p del ANOVA de dos vías entre las especies y la intensidad de pastoreo para la biomasa aérea y radical. Los asteriscos (*) indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las intensidades de pastoreo para la biomasa aérea o subterránea de una especie particular. Los números debajo de las barras corresponden a la relación biomasa aérea-biomasa subterránea calculada a través del cociente entre los valores medios.

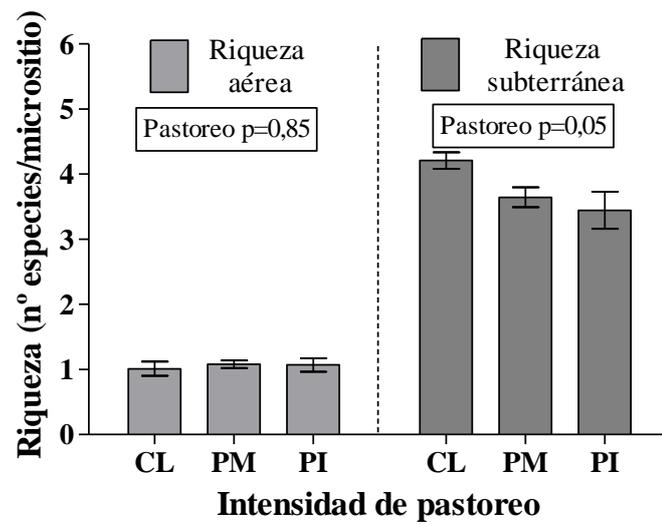


Figura 2.6. Riqueza de especies a escala de micrositio en la porción aérea y subterránea de la estepa patagónica. El gradiente de pastoreo incluye tres intensidades de pastoreo: CL (clausura), PM (pastoreo moderado) y PI (pastoreo intenso). Las barras corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. Las indican los valores p de ANOVA entre las intensidades de pastoreo para cada porción.

DISCUSIÓN

Los ecosistemas pastoriles del mundo están caracterizados en general por algún grado de aridez y por el pastoreo por grandes herbívoros (Stebbins 1972, 1981; Raven y Axelrod 1974). A medida que se incrementa la aridez, los procesos subterráneos cobran mayor relevancia en relación a los aéreos en explicar la organización y funcionamiento del ecosistema (Lauenroth y Coffin 1992; Lauenroth y Burke 1995; Burke et al. 1998). En este contexto, cabe preguntarse cómo el uso pastoril, que es un proceso aéreo, afecta la composición, la riqueza y los reservorios de biomasa subterráneos en estepas áridas, y cómo se relacionan con la porción aérea. En mi conocimiento estas preguntas no han sido empíricamente contestadas, principalmente por la dificultad de identificar especies a través de sus raíces. Los resultados del trabajo apoyan las hipótesis planteadas y demostraron que la intensidad de pastoreo no cambió la biomasa total de raíces en los primeros 20 cm de suelo, pero modificó su composición, principalmente debido a que decrecieron las especies preferidas, se redujo la riqueza subterránea de especies a escala de micrositio a pesar de que no cambió la aérea, y además, se alteraron algunas relaciones específicas de biomasa aérea/biomasa subterránea. Esto se explica primariamente porque el pastoreo selectivo promueve algunas especies y disminuye la abundancia de otras, pero el efecto es diferente en la porción subterránea que en la aérea.

Existen estudios de la biomasa total de raíces en campos pastoreados lo que permite poner en perspectiva mis resultados. La ausencia de cambios en la biomasa radical total producto del pastoreo es consistente con algunos estudios de campo en otros sistemas (Cargill y Jeffries 1984a, b; Milchunas y Lauenroth 1989; Pucheta et al. 2004). El pastoreo puede incrementar, disminuir o mantener sin modificaciones la

biomasa radical, la aérea y su relación (Derner et al. 2006). Milchunas y Lauenroth (1993) mostraron, en la mayoría de los estudios incluidos en su revisión (n=29), que la biomasa radical responde positivamente a la defoliación, pero los experimentos han sido en general en maceta y con cortes. Los estudios de campo, en cambio, son escasos, contradictorios y tienden a indicar que el pastoreo tiene poco efecto sobre la producción subterránea, probablemente debido a que no necesariamente disminuye en gran medida el crecimiento radical para recomponer la porción aérea luego de una defoliación (McNaughton et al. 1998). El mantenimiento de la biomasa subterránea en las distintas intensidades de pastoreo se corresponde con lo encontrado en otras estepas donde incluso la biomasa aérea disminuye marcadamente con el aumento de la presión de pastoreo, pero la biomasa radical sólo disminuye sustancialmente si hay sobrepastoreo (Zhao et al. 2005). En zonas áridas, el impacto aéreo del pastoreo puede tener poco efecto sobre los sistemas radicales y los procesos asociados (Rodríguez et al. 2007). Este patrón puede deberse a que las plantas adaptadas a hábitats áridos asignan C preferentemente a la porción subterránea y son relativamente poco flexibles en sus patrones de asignación de C entre la porción aérea y la subterránea en comparación con las plantas de hábitats más húmedos (Chapin 1980). Estas adaptaciones de las plantas determinarían su capacidad de producir hojas nuevas luego de una defoliación sin cambiar sustancialmente el crecimiento de raíces (Chapin y Slack 1979). Mi trabajo aporta datos sobre respuestas diferenciales al pastoreo de las especies. Esto constituye una explicación complementaria, ya que la biomasa total de raíces no cambia porque la disminución de la biomasa de las especies de pastos preferidas que sufren defoliación en condiciones pastoreadas es compensada por el incremento de la biomasa radical de las especies de pastos no preferidas y porque la biomasa radical de la especie dominante no cambia.

En general, se acepta que el pastoreo modifica la composición de las comunidades de plantas (Milchunas y Lauenroth 1993). Sin embargo, estos cambios han sido usualmente visualizados sólo en la porción aérea de la vegetación (e.g. Bisigato y Bertiller 1997; Cipriotti y Aguiar 2005). En la porción subterránea, se ha encontrado que el pastoreo cambia la composición de las formas de vida (Rodríguez et al. 2007), pero no existen estudios que muestren cambios en la composición a nivel de especie producto de los herbívoros domésticos. En este estudio se demostró que el pastoreo, principalmente cuando es intenso, cambia la composición subterránea específica dentro de una misma forma de vida y que estos cambios no se corresponden linealmente con lo que ocurre en la porción aérea de la vegetación. La falta de correspondencia se debe a que las distintas especies de pastos responden diferencialmente al pastoreo en términos de biomasa aérea y subterránea, y por lo tanto, en la relación vástago/raíz. La defoliación puede disminuir esta relación en distinta medida dependiendo de la preferencia de la especie (Saint Pierre et al. 2002). De esta manera, el pastoreo puede modificar la magnitud y la distribución relativa del C en la biomasa aérea y subterránea (Briske y Richards 1995; Briske et al. 1996) y alterar el almacenamiento de C en los ecosistemas (Derner et al. 2006). Las plantas defoliadas de las especies preferidas que sufren una marcada disminución de su biomasa aérea pueden en alguna medida cambiar la asignación de recursos, modificar la arquitectura radical y de esta manera disminuir su biomasa subterránea (Arredondo y Johnson 1999; Saint Pierre et al. 2002). Esto puede deberse a que las especies preferidas en esta estepa tienen un comportamiento más parecido (en términos de crecimiento aéreo, radical y en la flexibilidad en la asignación de C) al de especies mesofíticas (Leva et al. 2009; Graff 2009). Sin embargo, la disminución de biomasa en la porción subterránea es menor que en la aérea, debido a que esta última es directamente removida por los herbívoros. El incremento en la

biomasa radical de la especie menos preferida en pastoreo intenso, *Pappostipa humilis*, se debería no sólo a la baja o nula defoliación sino también a que es favorecida por el cambio en las interacciones competitivas que produce el pastoreo (i.e. efectos indirectos del pastoreo) (Graff 2009).

La riqueza a la escala de micrositio (unos pocos cm^2 de área) en la porción aérea fue en promedio de una especie y no cambió con el pastoreo, lo que indica que la coexistencia aérea de canopeos de especies distintas es baja, independientemente de la intensidad de pastoreo. En cambio, la riqueza en la porción subterránea fue en todos los casos más de tres veces mayor que la aérea y a su vez, disminuyó en áreas pastoreadas. Esto demuestra, por un lado, que la porción aérea de la vegetación es más territorial debido a que hay poca superposición, mientras que en la porción subterránea hay una gran promiscuidad (superposición de sistemas radicales). Además, el pastoreo disminuye la promiscuidad subterránea probablemente debido a que reduce la biomasa radical de las especies preferidas de manera que en algunas áreas puede promover su extinción local (Golluscio et al. 1998; Capítulo III y IV). Esto puede tener consecuencias directas para la comunidad de animales, bacterias y hongos del suelo, pues la riqueza de la base trófica cambia con el pastoreo.

La biomasa aérea total no cambió significativamente con el pastoreo y fue más variable que la subterránea. Sin embargo, el método de estimación a través de cosecha de una pequeña área (la misma del barreno para extraer la muestra de suelo), en general utilizado en términos de superficie para estimar biomasa radical (Lauenroth 2000; Milchunas 2009), puede no ser adecuado para estimar la biomasa aérea debido a la discontinuidad de la vegetación aérea en relación a la subterránea en zonas áridas. En la porción aérea más del 40 % de las sub-muestras de este trabajo no contenían biomasa,

en cambio en la porción subterránea el 100 % de las sub-muestras contenían biomasa radical, patrón similar el encontrado en un estudio previo (Leva 2005). Por otro lado, una estimación de biomasa aérea en el mismo sitio de estudio a través de cosechas en parcelas más grandes (25 m x 0,2 m), arrojó diferencias significativas y la biomasa aérea de pastos decreció a la mitad en pastoreo intenso en relación a las otras condiciones (Oñatibia 2009). Estos datos obtenidos con marcos grandes fueron menos variables lo que indicaría que este método, en general muy utilizado para estimar biomasa aérea (Sala y Austin 2000), es más adecuado para abarcar la variabilidad espacial aérea. Sin embargo, no sería práctico para estimaciones subterráneas.

En conclusión, los principales resultados demostraron que el pastoreo intenso disminuye la biomasa radical de las especies preferidas de pastos, aumenta la de las no preferidas y disminuye la riqueza subterránea a nivel de micrositio. Estos patrones pueden causar cambios en la utilización de recursos del suelo y por lo tanto a la productividad (Leva et al. 2009), la cual disminuiría en pastoreo intenso. A su vez, se puede alterar la acumulación de C en el suelo y el ciclado de nutrientes debido a que las raíces de la especie que incrementa su abundancia (*Pappostipa humilis*) tienen mayor contenido de lignina y menor tasa de descomposición que las especies decrecientes, *Poa ligularis* y *Bromus pictus* (Semmartin et al. 2004). Asimismo, el cambio en la composición de la biomasa radical puede causar una disminución del contenido de N del suelo y procesos de desertificación producto del pastoreo (Golluscio et al. 2009) debido a que las especies decrecientes también tienen mayor contenido de N (Semmartin et al. 2004; Vivanco y Austin 2006).

CAPÍTULO III

**Variación de la estructura poblacional de tamaños y morfología de
gramíneas cespitosas con diferente preferencia en un gradiente de
pastoreo**

INTRODUCCIÓN

La desertificación ha sido identificada como el problema de degradación de recursos naturales de mayor importancia en ecosistemas áridos y semi-áridos (Dregne 1983). Tal degradación es atribuida principalmente a las actividades humanas, especialmente al pastoreo por herbívoros domésticos que provoca disminución de la cobertura vegetal, reemplazo de especies, disminución de la productividad y aumento de la erosión del suelo (Le Houérou 1996; Brown et al. 1997; Zhao et al. 2005). Se ha propuesto que los cambios producidos por el pastoreo en la composición florística, la cobertura y la abundancia de las especies que dominan las comunidades se deberían principalmente al efecto directo de remoción de biomasa de plantas individuales por parte de los herbívoros, a la respuesta que tienen las plantas a la defoliación y al cambio en las habilidades competitivas de las especies respecto a condiciones sin herbívoros (Milchunas y Lauenroth 1993; Graff 2009). Sin embargo, aún no tenemos una idea clara de los mecanismos involucrados, más allá de suponer que la disminución de la abundancia de algunas especies resulta de una extracción excesiva de forraje por selectividad animal (Graff 2009).

Las respuestas de la vegetación al pastoreo han sido ampliamente descritas a nivel de comunidad (e.g. cobertura de plantas, composición florística) y de ecosistema (e.g. productividad aérea, biomasa) (Milchunas y Lauenroth 1993; Cipriotti y Aguiar 2011). Sin embargo, la comprensión de los mecanismos que ocurren en estos niveles jerárquicos requiere conocer los procesos a niveles jerárquicos inferiores (e.g. población, plantas individuales) (Archer y Tieszen 1986; Brown y Allen 1989). La investigación a nivel de planta da una idea de los mecanismos ecofisiológicos involucrados, pero en general es demasiado reduccionista para entender los procesos a

nivel de comunidad. Una limitación importante de la extrapolación de los estudios a nivel de planta para entender lo que pasa en la comunidad es cómo esos efectos sobre la planta se integran en la población. La poca información que tenemos sobre la ecología de poblaciones de las especies vegetales dominantes en respuesta al pastoreo es un área de conocimiento vacante y sin embargo clave para completar nuestro conocimiento de los ecosistemas manejados con ganado doméstico (Briske 1991). La ecología de poblaciones posee el potencial para integrar las fuentes de información disponibles a nivel de planta y de comunidad. Estas dos perspectivas no han sido efectivamente unificadas en una base de información para el manejo de la vegetación y su conexión es un desafío para la ecología de los sistemas de pastoreo (Briske 1991; Cipriotti y Aguiar 2011).

En plantas individuales, el pastoreo puede promover cambios en la morfología (i.e. tamaño, arquitectura, proporción de material muerto) y en la composición de los tejidos (Butler y Briske 1988; Briske 1991; Díaz et al. 1992; Golluscio et al. 1998; Paruelo et al. 2008). Por ejemplo, plantas pastoreadas de *Schizachyrium scoparium* (gramínea cespitosa) tienen menor altura promedio de macollos que plantas no pastoreadas (N'Guessan 2007). A su vez, la diferente morfología de la planta puede cambiar las tasas de herbivoría (Mingo y Oesterheld 2009), generando una retroalimentación planta-animal positiva o negativa según la especie, la comunidad acompañante y la carga animal. En plantas de *Festuca pallezensis*, la reducción en la cantidad de material senescente en las matas pastoreadas iniciaría una retroalimentación positiva debido a que cuanto menor es la cantidad de material muerto en pie, mayor sería el número de eventos de defoliación (Paruelo et al. 2008). De esta manera la presión de pastoreo no se distribuye homogéneamente entre plantas individuales de una

misma especie y los herbívoros generan y mantienen distintos morfotipos, cambiando las estructuras de tamaños poblacionales. En general, las predicciones de los impactos del ganado en los ecosistemas áridos y semi-áridos son inapropiadas debido a que están basadas en la utilización promedio de la biomasa e ignoran este efecto diferencial entre plantas individuales con distinta preferencia. El impacto de la ganadería a escala de comunidad dependería del efecto del pastoreo selectivo sobre la heterogeneidad estructural de matas individuales (Paruelo et al. 2008).

La capacidad de los herbívoros para alterar la heterogeneidad de la vegetación tiene importancia tanto teórica como práctica (Adler et al. 2001). En ecosistemas áridos, la desertificación se asocia a los cambios inducidos por los herbívoros en la heterogeneidad, que se deben principalmente al patrón selectivo del pastoreo (Golluscio et al. 2005). En general, los estudios sobre los cambios que provoca el pastoreo en la heterogeneidad de la vegetación tienen el énfasis puesto sobre la heterogeneidad espacial a distintas escalas (e.g. Ares et al. 1990; Adler et al. 2001; Bisigato et al. 2005; Golluscio et al. 2005). En cambio, el efecto del pastoreo sobre la heterogeneidad estructural de tamaños dentro de una población (intra-específica) y entre poblaciones de distintas especies de pastos (inter-específica) ha sido menos explorado (e.g. Oliva et al. 2005). Su conocimiento puede ser importante para el entendimiento de los cambios en la cobertura vegetal y en las abundancias de las especies, ya que dichos cambios están determinados por las tasas demográficas, y éstas, a su vez, dependen de la heterogeneidad estructural de tamaños de las poblaciones (Oñatibia et al. 2010).

En las estepas áridas patagónicas, también existe mucha evidencia que indica que el pastoreo promueve cambios a nivel de comunidad y ecosistema (León y Aguiar 1985; Perelman et al. 1997; Aguiar y Sala 1998; Cingolani et al. 2005; Golluscio et al. 2009;

Oñatibia 2009; Capítulo II), pero es menos lo que se conoce sobre su efecto a nivel poblacional en las especies de plantas dominantes. El objetivo de este capítulo fue estudiar los cambios producidos por la intensidad histórica de pastoreo ovino sobre las estructuras de tamaños y la morfología de matas de las poblaciones de pastos dominantes de diferente preferencia en el Distrito Occidental de la estepa patagónica. Las gramíneas cespitosas son el recurso forrajero predominante en la dieta de las ovejas (Somlo et al. 1997; Golluscio et al. 1998; Pelliza et al. 2001) y son un elemento clave para identificar la condición de estas estepas (Cesa y Paruelo 2011). El pastoreo se comporta como un ingeniero de este ecosistema debido a que, como se mencionó, modifica en gran medida la biomasa aérea y subterránea de estas poblaciones (Oñatibia 2009; Capítulo II). Sin embargo, estos cambios no serían homogéneos entre los individuos dentro de una población y entre poblaciones que han sufrido diferentes intensidades históricas de pastoreo. El conocimiento de los cambios en la morfología de individuos de una población permite determinar la disponibilidad de forraje para los animales y la viabilidad de las poblaciones en diferentes escenarios de pastoreo con implicancias sobre el manejo (Paruelo et al. 2008). La primera hipótesis que guía el capítulo indica que el ganado selecciona las plantas según preferencia. Las más preferidas son recurrentemente defoliadas y se afecta negativamente su crecimiento. Las menos preferidas son consumidas al bajar la disponibilidad de las preferidas. De esta manera, se predice que a medida que se intensifica el pastoreo la distribución de tamaños poblacional de las especies preferidas se hace sesgada hacia los tamaños pequeños y disminuye el tamaño individual promedio, la cantidad de material muerto en pie y la densidad poblacional. En las especies no preferidas, estas variables aumentan, dependiendo de la selectividad del pastoreo y de cómo cambian las interacciones inter-específicas entre las especies que componen la comunidad. La segunda hipótesis

específica indica que el pastoreo moderado es muy selectivo y genera una retroalimentación positiva consumiendo reiteradamente los mismos individuos. En general, los animales pastorean más frecuentemente plantas con poco material muerto en pie y dejan de lado aquellas plantas con mucho material muerto (Paruelo et al. 1992). Por esto se predice que luego de suficientes años de clausura todas las matas tienen una alta proporción de material muerto en pie y en general son grandes y de morfología similar. En pastoreo moderado, algunas matas son pastoreadas, pierden el material muerto y toman una forma achaparrada (conjunto de macollos verdes de baja estatura). Este cambio promueve heterogeneidad intra-específica en la morfología de las plantas (plantas senescentes y altas vs. plantas pequeñas activamente pastoreadas). Con el aumento en la presión de pastoreo, todas las plantas son utilizadas y la heterogeneidad entre plantas disminuye. Esta respuesta poblacional depende de la preferencia de las especies. A su vez, las especies tendrán respuestas poblacionales particulares. La mayor heterogeneidad inter-específica en la distribución de tamaños de las matas de pastos se da en intensidades de pastoreo elevadas debido a que todas las plantas de las especies preferidas son pastoreadas y las no preferidas sufren escasa herbivoría.

MATERIALES Y MÉTODOS

Caracterización de individuos y poblaciones de pastos

A lo largo del gradiente de pastoreo ovino se estudió la estructura de las matas de pastos de las especies dominantes de gramíneas cespitosas (*Poa ligularis*, *Pappostipa speciosa*, *Pappostipa major*, *Pappostipa humilis*, *Bromus pictus* y *Carex sp.*). Se realizaron censos en campos clausurados, campos moderadamente pastoreados y campos intensamente pastoreados (n=5 en cada condición). En cada uno de los quince potreros resultantes se realizaron censos en dos parcelas rectangulares delgadas de 3 m² cada una (15 m x 0,2 m para abarcar mayor heterogeneidad de la vegetación) ubicadas al azar cerca del centro de los lotes. En cada parcela se cuantificó la densidad específica, y a cada individuo se le midió el diámetro basal (promedio entre el mayor y su perpendicular incluyendo la porción muerta de la planta), la altura de la hoja viva más alta y se estimó la proporción de biomasa muerta en pie (con una escala con intervalos de 5 %). Además, se clasificó la forma de la base de la mata (circular, ovalada, en forma de anillo, en forma de media luna y distintas formas discontinuas) y se anotó si cada planta había florecido o no ese año. Se calculó un índice de tamaño de cada individuo, a través de la suma del diámetro promedio y la altura de las hojas. Este índice de tamaño es un buen estimador de la arquitectura de las plantas y también ha sido utilizado para estimar la arquitectura y la biomasa en las especies dominantes de arbustos en este sitio de estudio (Oñatibia et al. 2010; Cipriotti y Aguiar 2010, 2011). Asimismo, se estimó el tamaño de “mata viva” de cada individuo, restando al índice de tamaño la proporción de mata muerta. La distribución de tamaños poblacional de cada especie en cada condición de pastoreo fue caracterizada mediante la frecuencia relativa acumulada de tamaños con

todos los individuos de los cinco lotes por tratamiento, tanto para el tamaño de mata total como para el de mata viva.

Análisis de datos

Se realizaron análisis de varianza (ANOVA) de una vía para evaluar el efecto del pastoreo sobre la densidad total y específica de pastos y sobre la altura, el diámetro y el porcentaje de mata muerta de cada especie, comparando cada variable entre las tres intensidades de pastoreo (n=5). Se aplicó la corrección de Bonferroni en los ANOVA univariados para el porcentaje de mata muerta, el diámetro y la altura debido a la correlación entre la primera y cada una de las otras variables de respuesta. En las cinco clausuras, se realizaron análisis de regresión para evaluar el efecto de la edad de clausura sobre la densidad y el tamaño promedio de las matas de las especies de pastos y no se encontraron correlaciones significativas. Las curvas de distribución de frecuencias acumuladas poblacionales fueron comparadas mediante el test Kolmogorov-Smirnov para distribuciones no paramétricas, aplicado a todos los individuos de las 5 repeticiones de cada condición. Para estimar la heterogeneidad poblacional de la estructura aérea de las matas se realizaron test de Levene comparando los promedios de las desviaciones absolutas de la media o varianza métrica (Barnes et al. 2008) del índice de tamaño de mata de todos los individuos para cada especie entre los niveles de pastoreo (heterogeneidad intra-específica) y entre especies para cada nivel de pastoreo (heterogeneidad inter-específica). Se utilizaron análisis de regresión para estimar la relación entre el tamaño de las plantas de cada especie y el porcentaje de mata muerta en cada nivel de pastoreo. El efecto del pastoreo sobre las formas de las matas fue analizado con ANOVA y se comparó cada especie y cada forma de mata entre los niveles de pastoreo. Los resultados del efecto del pastoreo sobre las distribuciones de tamaños de mata viva, la heterogeneidad intra e inter-específica, la relación entre

tamaño y porcentaje de mata muerta y la forma de las matas son presentados sólo para las cuatro especies de pastos dominantes (*Poa ligularis*, *Pappostipa speciosa*, *Pappostipa major* y *Pappostipa humilis*) debido a que las otras especies (*Bromus pictus* y *Carex sp.*) tuvieron muy baja densidad. El efecto del pastoreo sobre el porcentaje de plantas florecidas de *Poa ligularis* fue analizado con ANOVA entre los niveles de pastoreo. En las otras especies no había individuos florecidos. En todos los casos que se usó ANOVA, se utilizó el test de Tukey para comparar las medias post-hoc.

RESULTADOS

La intensidad de pastoreo no modificó significativamente la densidad total de pastos, que tuvo valores promedio de $16,6 \text{ ind.m}^{-2}$ (Figura 3.1). Sin embargo, el pastoreo cambió la composición específica al modificar de diferentes maneras las densidades poblacionales de las especies de pastos con diferente preferencia (Figura 3.2). *Poa ligularis* fue más densa en clausura y pastoreo moderado (ca. 7 ind.m^{-2}) que en pastoreo intenso, donde los valores disminuyeron casi a la mitad (Figura 3.2a). La densidad de *P. speciosa* exhibió los valores más elevados en pastoreo moderado (ca. de 5 ind.m^{-2}) y los más bajos en pastoreo intenso (Figura 3.2b). *P. major* incrementó su densidad con el aumento en la intensidad de pastoreo (Figura 3.2c) y *P. humilis* también tuvo los valores más altos en pastoreo intenso, aunque no hubo diferencias significativas entre los tratamientos (Figura 3.2d). En estas dos especies la densidad en pastoreo intenso fue alrededor de 4 ind.m^{-2} con valores cercanos a la mitad en las otras condiciones. La densidad de *Bromus pictus* disminuyó con el aumento en la intensidad de pastoreo ($>1 \text{ ind.m}^{-2}$ en clausura y ca. de $0,25 \text{ ind.m}^{-2}$ en pastoreo intenso) (Figura 3.2e). *Carex sp.* no cambió con el pastoreo y la densidad promedio fue menor a 1 ind.m^{-2} (Figura 3.2f).

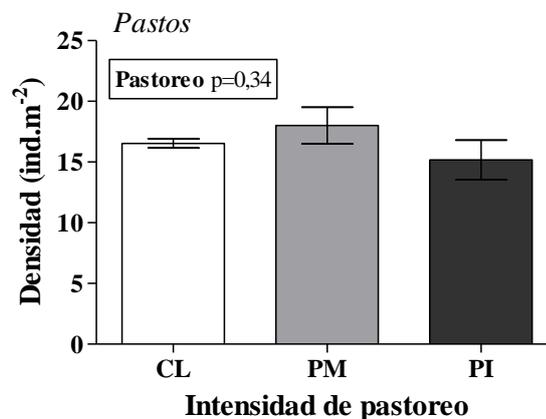


Figura 3.1. Densidad total de pastos (individuos por m^2) en tres intensidades de pastoreo: CL (clausura), PM (pastoreo moderado) y PI (pastoreo intenso). Las barras corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. La tabla indica el valor p del ANOVA entre las intensidades de pastoreo.

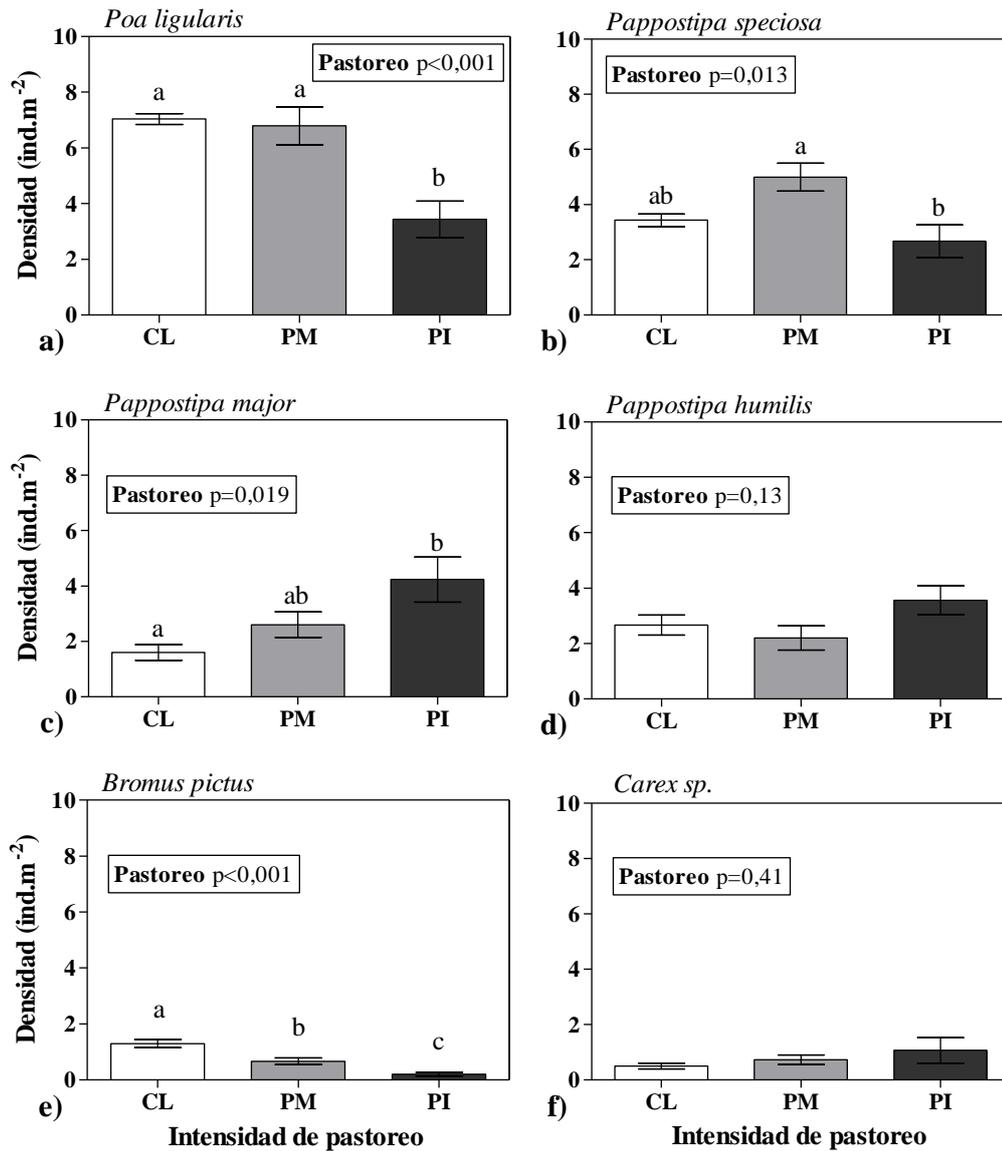


Figura 3.2. Densidad (individuos por m²) de las especies de pastos dominantes; **a)** *Poa ligularis*, **b)** *Pappostipa speciosa*, **c)** *Pappostipa major*, **d)** *Pappostipa humilis*, **e)** *Bromus pictus* y **f)** *Carex sp.* en tres intensidades de pastoreo: CL (clausura), PM (pastoreo moderado) y PI (pastoreo intenso). Las barras corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. La tabla indica el valor p del ANOVA entre las intensidades de pastoreo. Letras distintas indican diferencias significativas (p < 0,05) (test de Tukey).

El tamaño promedio de las matas cambió con la intensidad de pastoreo de diferentes maneras dependiendo de la identidad de la especie. En concordancia con el efecto de la intensidad de pastoreo sobre la densidad, la altura y el diámetro de *Poa ligularis* y *Bromus pictus* disminuyeron con la intensidad de pastoreo (Figuras 3.3a y e),

mientras que en *P. speciosa* sólo disminuyó la altura (Figuras 3.3b). El pastoreo no tuvo efectos significativos sobre el tamaño promedio de las plantas de *P. major* y *P. humilis* (Figura 3.3c y d). En *Carex sp.*, por su parte, sólo la altura de las plantas cambió con el pastoreo. Los individuos fueron más altos en áreas clausuradas (Figura 3.3f).

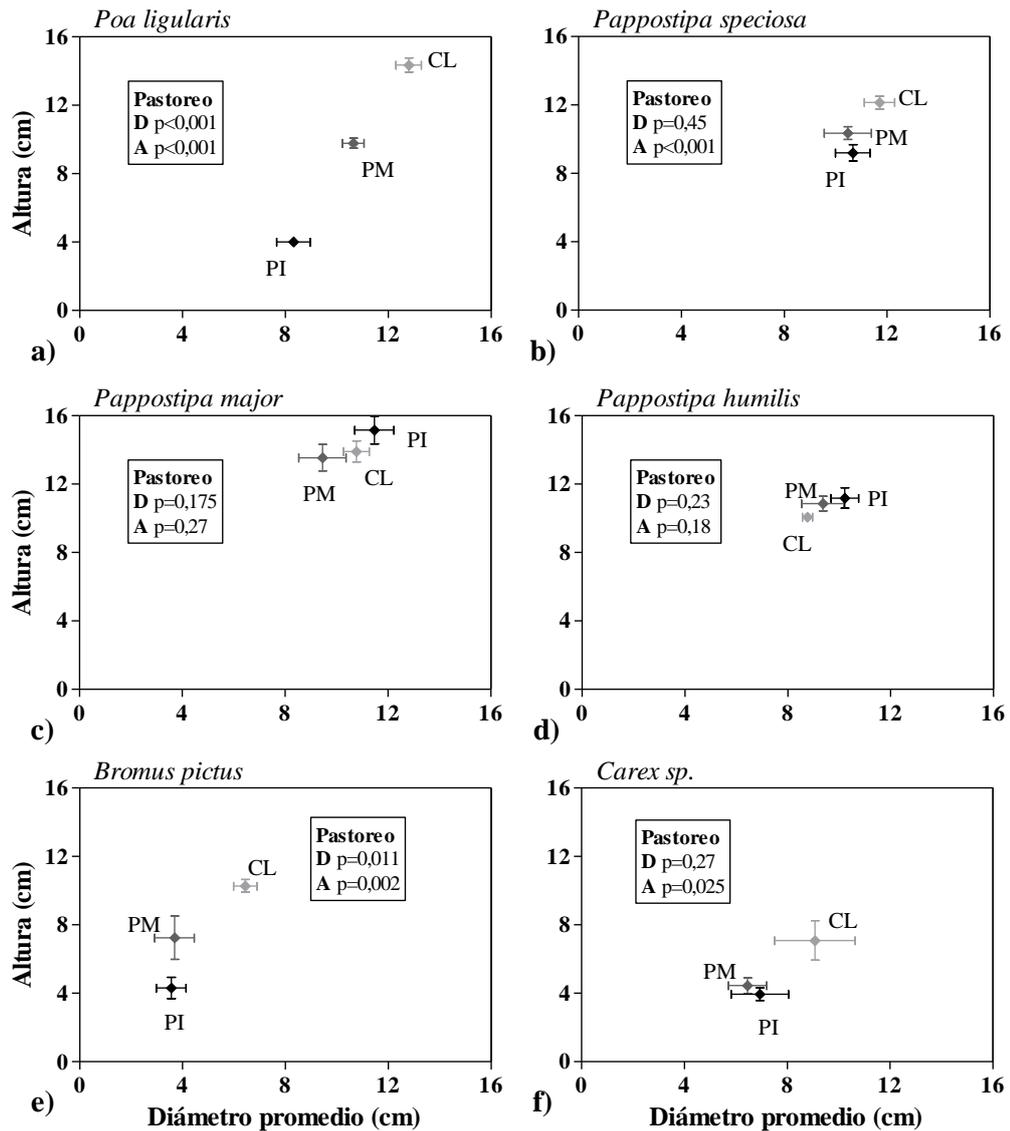


Figura 3.3. Diámetro basal promedio (D) y altura (A) de mata (las dos variables con las que se caracterizó el tamaño) de las especies de pastos dominantes; **a)** *Poa ligularis*, **b)** *Pappostipa speciosa*, **c)** *Pappostipa major*, **d)** *Pappostipa humilis*, **e)** *Bromus pictus* y **f)** *Carex sp.* en tres intensidades de pastoreo; CL: Clausura, PM: Pastoreo Moderado y PI: Pastoreo Intenso. Los puntos corresponden a las medias y las líneas a los errores estándar. La tabla indica los valores p del ANOVA para el diámetro promedio y la altura entre las condiciones de pastoreo.

El porcentaje de mata muerta disminuyó con el aumento en la intensidad de pastoreo en *Poa ligularis*, *Pappostipa speciosa*, *Pappostipa major* y *Bromus pictus* (Figura 3.4a, b, c y e). En cambio, *Pappostipa humilis* y *Carex sp.* no mostraron cambios en la proporción de mata muerta con el pastoreo (Figura 3.4d y f).

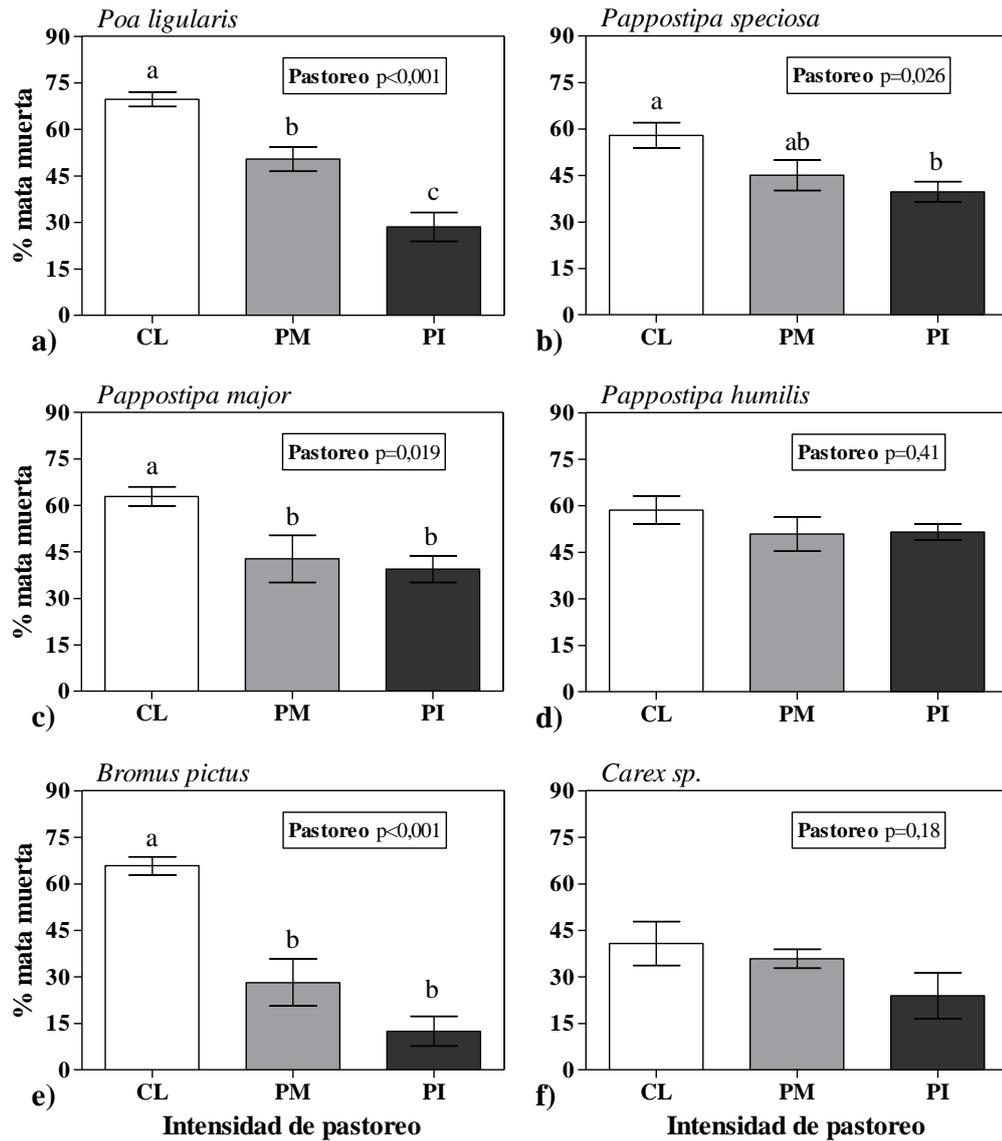


Figura 3.4. Porcentaje de mata muerta de las especies de pastos dominantes; **a)** *Poa ligularis*, **b)** *Pappostipa speciosa*, **c)** *Pappostipa major*, **d)** *Pappostipa humilis*, **e)** *Bromus pictus* y **f)** *Carex sp.* en tres niveles de pastoreo; CL: Clausura, PM: Pastoreo Moderado y PI: Pastoreo Intenso. Las barras corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. La tabla indica el valor p del ANOVA entre las condiciones de pastoreo para cada especie. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) (test de Tukey).

Los cambios descritos en el tamaño individual promedio de las matas de las distintas especies se reflejaron en la estructura de tamaños poblacional de las especies de pastos, que fue modificada por la intensidad de pastoreo (Figura 3.5). *Poa ligularis* fue la especie más afectada y su estructura de tamaños cambió marcadamente con el pastoreo. La exclusión al pastoreo disminuyó al mínimo la frecuencia de individuos pequeños y no hubo matas menores a 14 cm de tamaño (suma del diámetro y la altura). En las áreas pastoreadas moderadamente las frecuencias de individuos pequeños y medianos fueron intermedias y la población mostró todo el rango de tamaños (6-46 cm). En las áreas pastoreadas intensamente exhibió la mayor frecuencia de individuos pequeños, a tal punto que no se encontraron matas mayores a 19 cm de tamaño (Figura 3.5a). La heterogeneidad intra-específica de tamaños fue máxima en pastoreo moderado y mínima en pastoreo intenso (Tabla 3.1). En *P. speciosa*, la exclusión disminuyó la frecuencia de individuos pequeños y medianos en relación a las condiciones pastoreadas, y el pastoreo intenso incrementó la frecuencia de individuos medianos (Figura 3.5b). La heterogeneidad intra-específica también fue máxima en pastoreo moderado y mínima en pastoreo intenso. La estructura de tamaños de *P. major* fue levemente modificada por el pastoreo y no cambió significativamente su heterogeneidad intra-específica (Tabla 3.1). La menor frecuencia de individuos pequeños se encontró en áreas clausuradas y en pastoreo intenso fue menor la frecuencia de plantas medianas (Figura 3.5c). En la estructura de tamaños de *P. humilis*, solo hubo diferencias entre clausura y pastoreo intenso, las cuales se manifestaron en los individuos de tamaños intermedios, que tuvieron mayor frecuencia en áreas clausuradas (Figura 3.5d). El pastoreo no cambió la heterogeneidad intra-específica de esta especie (Tabla 3.1). En *Bromus pictus* y *Carex sp.* la exclusión al pastoreo disminuyó la frecuencia de individuos pequeños (Figura 3.5e y f).

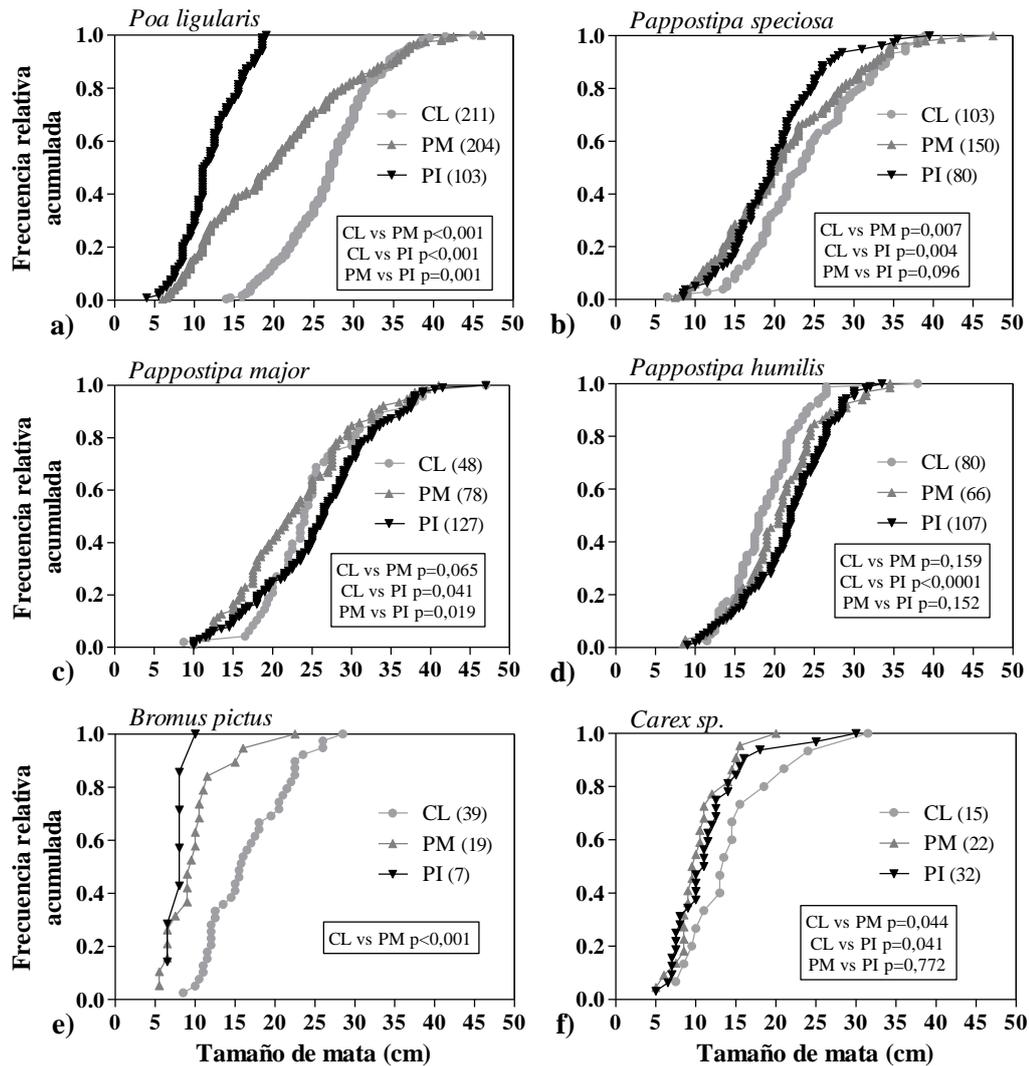


Figura 3.5. Frecuencia relativa acumulada de tamaños de **a)** *Poa ligularis*, **b)** *Pappostipa speciosa*, **c)** *Pappostipa major*, **d)** *Pappostipa humilis*, **e)** *Bromus pictus* y **f)** *Carex sp.* en tres intensidades de pastoreo; CL: Clausura, PM: Pastoreo Moderado y PI: Pastoreo Intenso. Las tablas contienen los valores p resultantes de análisis Kolmogorov-Smirnov entre cada par de curvas. En *Bromus pictus* solo se presenta el valor p del análisis entre Clausura y Pastoreo Moderado debido a que el número de individuos censados en Pastoreo Intenso fue menor a diez (mínimo requerido para las comparaciones del Kolmogorov Smirnov test). El tamaño de la mata fue calculado a través de la suma entre el diámetro basal promedio y la altura de mata. El número entre paréntesis indica la cantidad de plantas en cada curva.

La diferencia entre especies en la heterogeneidad de tamaños (heterogeneidad inter-específica) fue distinta en cada condición de pastoreo. En las clausuras, la heterogeneidad de tamaños solo fue menor en *Pappostipa humilis* que en *Pappostipa speciosa* y *Pappostipa major*. *Poa ligularis* no difirió de ninguna especie. Bajo pastoreo moderado la heterogeneidad inter-específica fue mínima, es decir la distribución del

rango de tamaños fue similar entre las especies. *Poa ligularis*, *Pappostipa speciosa* y *Pappostipa major* tuvieron alta heterogeneidad y no difirieron entre sí, mientras que solo *Pappostipa humilis* tuvo menos heterogeneidad de tamaños que las otras especies. Bajo pastoreo intenso la heterogeneidad inter-específica fue máxima, *Pappostipa major* tuvo los valores más elevados, *Pappostipa speciosa* y *Pappostipa humilis* valores intermedios y *Poa ligularis* fue la especie con menor heterogeneidad de tamaños en esta condición (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Heterogeneidad intra e inter-específica de los tamaños de los individuos de las especies de pastos en tres niveles de pastoreo. Letras distintas en minúscula indican diferencias significativas ($p < 0,05$ test de Tukey) en la heterogeneidad de tamaños para cada especie entre los niveles de pastoreo (intra-específica). Letras distintas en mayúscula indican diferencias significativas ($p < 0,05$ test de Tukey) en la heterogeneidad de tamaños entre las especies (inter-específica) para cada nivel de pastoreo (letras en cursiva para Clausura; letras subrayadas para Pastoreo Moderado letras en imprenta para Pastoreo Intenso).

Especie	n	Intensidad de pastoreo	Tamaño (cm) ¹	Heterogeneidad ²		
<i>Poa ligularis</i>	211	Clausura	27,07	4,56	b	<i>AB</i>
	204	Pastoreo Moderado	20,24	7,89	a	<u>A</u>
	103	Pastoreo Intenso	12	2,92	c	<u>C</u>
<i>Pappostipa speciosa</i>	103	Clausura	24,01	5,8	ab	<i>A</i>
	150	Pastoreo Moderado	21,24	6,62	a	<u>A</u>
	80	Pastoreo Intenso	20,03	4,63	b	<u>B</u>
<i>Pappostipa major</i>	48	Clausura	25,26	5,17	a	<i>A</i>
	78	Pastoreo Moderado	22,91	6,27	a	<u>A</u>
	127	Pastoreo Intenso	25,99	6,2	a	<u>A</u>
<i>Pappostipa humilis</i>	80	Clausura	18,79	3,59	a	<i>B</i>
	66	Pastoreo Moderado	20,58	4,41	a	<u>B</u>
	107	Pastoreo Intenso	21,7	4,29	a	<u>B</u>

¹ El tamaño es el promedio del índice de tamaño de todas las matas de cada especie en cada condición.

² La heterogeneidad fue estimada a través del promedio de los desvíos absolutos de la media (errores absolutos) del tamaño de cada especie en cada nivel de pastoreo.

El porcentaje de mata muerta de las especies de pastos aumentó con el aumento de tamaño de los individuos. Se encontraron relaciones lineales positivas entre el tamaño y el porcentaje de mata muerta en *Poa ligularis*, *Pappostipa speciosa*, *Pappostipa major* y *Pappostipa humilis*, en las tres condiciones de pastoreo (Tabla 3.2).

Tabla 3.2. Pendiente e intercepción del eje Y de ecuaciones lineales entre el índice de tamaño de mata (cm) y el porcentaje (%) de mata muerta de las especies de pastos en los tres niveles de pastoreo.

Especie	n	Intensidad de pastoreo	Pendiente	Intercepción eje Y	R²	Valor - p
<i>Poa ligularis</i>	211	Clausura	1,585	26,6	0,1	<0,001
	204	Pastoreo Moderado	1,391	21,5	0,31	<0,001
	103	Pastoreo Intenso	1,558	10,3	0,23	0,001
<i>Pappostipa speciosa</i>	103	Clausura	1,437	24,2	0,24	<0,001
	150	Pastoreo Moderado	1,797	8,4	0,36	<0,001
	80	Pastoreo Intenso	1,467	10,4	0,21	<0,001
<i>Pappostipa major</i>	48	Clausura	1,855	17,4	0,3	<0,001
	78	Pastoreo Moderado	2,454	-13,8	0,5	<0,001
	127	Pastoreo Intenso	1,235	4,49	0,28	<0,001
<i>Pappostipa humilis</i>	80	Clausura	1,487	29,8	0,11	0,003
	66	Pastoreo Moderado	1,97	11	0,23	<0,001
	107	Pastoreo Intenso	1,039	28,8	0,07	0,006

La distribución de tamaños de mata viva (tamaño sin incluir la biomasa muerta) de las poblaciones de pastos cambió con el pastoreo y se diferenció de los patrones encontrados en las distribuciones de tamaños del total de las matas (Figura 3.6). En contraste con lo ocurrido en las distribuciones de tamaños totales (Figura 3.5), *Poa ligularis* exhibió mayor frecuencia de individuos pequeños en clausura que en condiciones pastoreadas; bajo pastoreo intenso, en cambio, tuvo menor frecuencia de individuos grandes. Las poblaciones bajo pastoreo moderado presentaron los tamaños de mata viva más grande (Figura 3.6a). *Pappostipa speciosa* tuvo la menor frecuencia de matas pequeñas bajo pastoreo intenso y la mayor bajo clausura (Figura 3.6b). El pastoreo modificó marcadamente las distribuciones de tamaños de mata viva de *Pappostipa major*, que tuvo mayor frecuencia de individuos pequeños en clausura, valores intermedios en pastoreo moderado y menores en pastoreo intenso (Figura 3.6c). En *Pappostipa humilis* las distribuciones de tamaños de mata viva difirieron entre las situaciones clausuradas y las pastoreadas intensamente, con mayor frecuencia de individuos pequeños en clausura (Figura 3.6d).

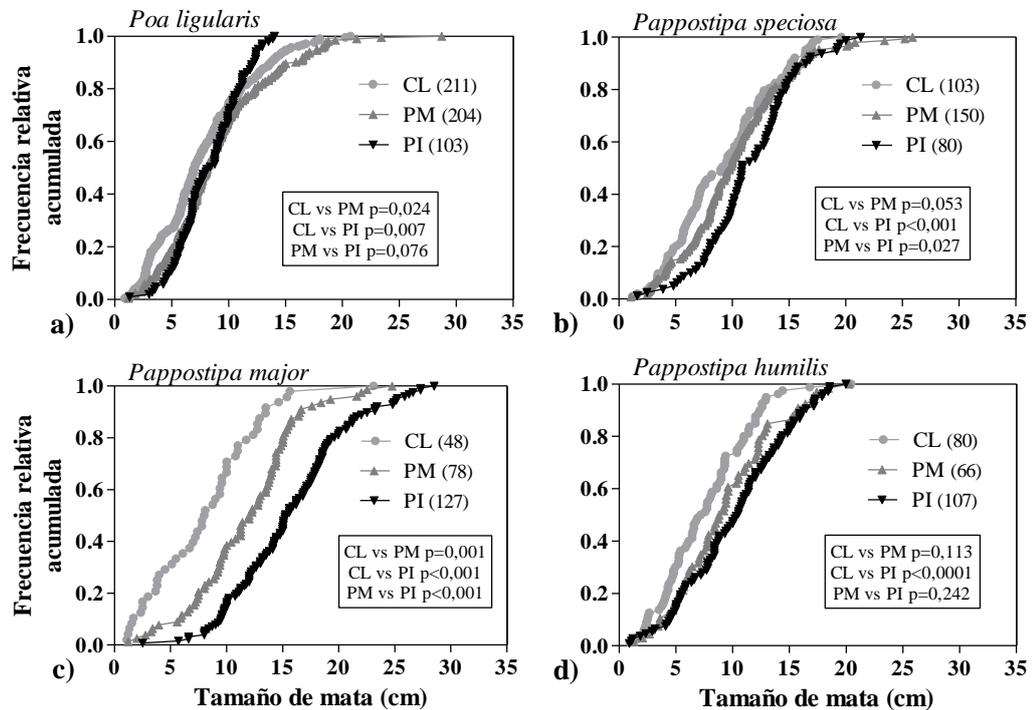


Figura 3.6. Frecuencia relativa acumulada de tamaños de mata viva de **a) *Poa ligularis***, **b) *Pappostipa speciosa***, **c) *Pappostipa major***, **d) *Pappostipa humilis***, en tres intensidades de pastoreo; CL: Clausura, PM: Pastoreo Moderado y PI: Pastoreo Intenso. Las tablas contienen los valores p resultantes de análisis Kolmogorov-Smirnov entre cada par de curvas. El tamaño vivo de la mata fue calculado a través de la suma entre el diámetro basal promedio y la altura de mata afectados por el porcentaje de biomasa viva de cada individuo. El número entre paréntesis indica la cantidad de plantas en cada curva.

El pastoreo solo afectó significativamente la forma de las matas de *Poa ligularis*.

A medida que aumentó la intensidad de pastoreo disminuyó el porcentaje de matas circulares y ovaladas o semicirculares y se incrementó el porcentaje de matas en forma de anillo y de formas fragmentadas (Tabla 3.3). En las otras especies de pastos no hubo grandes cambios asociados al pastoreo en las formas de las matas, excepto un aumento de la forma medialuna en *Pappostipa speciosa* bajo pastoreo moderado y en *Pappostipa humilis* bajo pastoreo intenso (Tabla 3.3).

Tabla 3.3. Efecto de la intensidad de pastoreo (CL: Clausura, PM: Pastoreo Moderado y PI: Pastoreo Intenso) sobre la forma de las matas de las cuatro especies más abundantes de pastos. Los valores son el porcentaje de cada una de las formas en cada condición de pastoreo. Letras distintas indican diferencias significativas resultantes de los ANOVA para cada forma entre las condiciones de pastoreo ($p < 0,05$) (test de Tukey).

Especie	Forma de mata	Intensidad de pastoreo		
		CL	PM	PI
<i>Poa ligularis</i>	Circular	80,6 a	57,5 b	36,4 c
	Ovalada/semicircular	14,2 a	14,1 a	6,5 b
	Anillo	0,5 a	7,1 ab	11,3 b
	Medialuna	1,8 a	4,4 a	4,6 a
	Fragmentada	2,9 a	16,9 a	41,2 b
<i>Pappostipa speciosa</i>	Circular	70,3 a	61,1 a	65,8 a
	Ovalada/semicircular	22,8 a	21,9 a	14,4 a
	Anillo	0 a	1,3 a	2,4 a
	Medialuna	1 a	6,25 b	1,4 a
	Fragmentada	5,9 a	9,4 a	16 a
<i>Pappostipa major</i>	Circular	57,7 a	56,1 a	53,7 a
	Ovalada/semicircular	35,2 a	34,7 a	27,5 a
	Anillo	2,9 a	0 a	1,6 a
	Medialuna	1,4 a	2,8 a	6,5 a
	Fragmentada	2,9 a	6,4 a	10,7 a
<i>Pappostipa humilis</i>	Circular	77,3 a	73 a	77,1 a
	Ovalada/semicircular	18 a	16,8 a	17,1 a
	Anillo	0 a	0,9 a	0 a
	Medialuna	0 a	2,2 ab	3,9 b
	Fragmentada	4,7 a	7,2 a	1,9 a

De todas las especies de pastos, solo *Poa ligularis* tuvo un porcentaje de matas florecidas lo suficientemente alto que permitiera comparar el efecto del pastoreo. El porcentaje de floración difirió entre las intensidades de pastoreo ($p=0,041$), bajando de 41,6 % de matas florecidas en áreas clausuradas, a 30,9 % bajo pastoreo moderado y a 17,7 % bajo pastoreo intenso.

DISCUSIÓN

Los grandes herbívoros domésticos son ingenieros del ecosistema y por lo tanto a pesar de su relativamente escasa biomasa por área o su densidad pueden tener efectos drásticos sobre la estructura de las comunidades vegetales en ecosistemas pastoreados y especialmente (aunque menos estudiado) sobre poblaciones e individuos de las especies de plantas que son consumidas (Sala 1988; Derner et al. 2009). En el sistema estudiado, el pastoreo de herbívoros selectivos como las ovejas afecta marcadamente las especies más preferidas, disminuyendo su densidad, pero también cambiando la morfología aérea de las plantas individuales de pastos y su estructura poblacional de tamaños.

Complementariamente, ya sea de manera indirecta o directa, la intensificación del pastoreo favoreció a las especies menos preferidas. Estos efectos, en última instancia, pueden explicar los cambios en la composición de las comunidades (en general el atributo comúnmente estudiado por ecólogos de pastizales) y la estructura y funcionamiento de ecosistemas pastoreados. El enfoque poblacional aquí ensayado, además de integrar los efectos del pastoreo a nivel de individuo y de comunidad (Briske 1991), permite hacer inferencias sobre las dinámicas poblacionales y evaluar su viabilidad en diferentes escenarios de intensidad histórica de pastoreo. En este sentido, las especies más preferidas de pastos cambian su estructura poblacional cuando se pasa de pastoreo moderado a clausura longeva, así como cuando se intensifica el pastoreo. Estas especies se ven seriamente amenazadas al aumentar la intensidad del pastoreo debido a dos procesos relacionados: la disminución de la densidad y la reducción del tamaño individual, que llevaría a la mortalidad. Además, el menor tamaño reduce la producción de semillas, componente esencial de la reproducción sexual y la biología poblacional. De esta manera, las especies más preferidas podrían extinguirse localmente

producto de la herbivoría severa, que además promueve procesos de desertificación. La clausura longeva, por otro lado incrementa el tamaño de los individuos pero principalmente debido a la acumulación de material muerto. En otras palabras, el cambio en el régimen de disturbio del pastoreo, tanto su intensificación como su eliminación, conlleva cambios no positivos de la herbivoría (McNaughton 1979; Milchunas y Lauenroth 1993; Derner et al. 2009).

El pastoreo, principalmente intenso, disminuyó la densidad, el tamaño promedio y la proporción de material muerto de las matas de las especies más preferidas, en este sistema *Poa ligularis* y *Bromus pictus* (Bonvissuto et al. 1983; Golluscio et al. 1998). El patrón de densidad de *P. ligularis* se corresponde con lo encontrado en un gradiente de pastoreo en el Monte patagónico para la misma especie, aunque el tamaño promedio de las matas no cambió en este sistema a lo largo del gradiente (Pazos et al. 2007). En relación al tamaño individual, la altura fue más sensible al pastoreo y menos variable que el diámetro de la planta, siendo la variable que mejor detecta en primera instancia el efecto del incremento en presión de herbivoría en las especies preferidas. A su vez, en las comunidades intensamente pastoreadas, los individuos de *P. ligularis* estaban más fragmentados, indicando que además de la disminución de la densidad asociada al pastoreo podría disminuir la variabilidad genotípica, pues al formarse nuevos individuos a partir de fragmentos de una misma planta tendrían el mismo genotipo. Estos resultados apoyan la primera hipótesis del Capítulo y se deberían principalmente a la elevada remoción de biomasa que sufren las plantas de estas especies preferidas (Bonvissuto et al. 1983; Graff 2009; Oñatibia 2009). Existen estudios en los cuales han sido documentadas diferentes características morfológicas de las plantas individuales de una especie bajo diferentes condiciones ambientales (Bradshaw 1965; McNaughton

1984; Schlichting 1986; Jaramillo y Detling 1988) y se ha propuesto que hay dos tipos de comportamiento asociados al pastoreo en términos de morfología: especies que no responden morfológicamente bajo diferentes condiciones y especies que tienen gran variabilidad entre individuos, lo que se atribuye a que son las especies más preferidas por el ganado (Díaz et al. 1992). El patrón de miniaturización y reducción de la cantidad de material muerto de individuos de especies preferidas producto del pastoreo intenso descrito en este estudio, también ha sido encontrado en otros trabajos (Sala 1988; Oliva et al. 2005; Paruelo et al. 2008; Mingo y Oesterheld 2009). Las especies de preferencia intermedia (*Pappostipa speciosa* y *Carex sp.*), también se vieron afectadas negativamente por la intensificación del pastoreo, pero en menor medida que las especies más preferidas, probablemente debido a que no son tan frecuente o intensamente defoliadas (Oñatibia 2009). La densidad total de pastos no cambió con el pastoreo debido a que la reducción en la densidad de las especies más preferidas fue compensada por el incremento de la de las especies no pastoreadas, principalmente *Pappostipa major*, y en menor medida *Pappostipa humilis*, que pueden utilizar los recursos liberados por los individuos de las especies que sufren mayor herbivoría (i.e. efecto indirecto) (Graff 2009). La escasa respuesta al pastoreo en el tamaño promedio de las especies no preferidas (*Pappostipa major* y *Pappostipa humilis*) se debería a que éstas no son consumidas (Oñatibia 2009), y sugeriría que los recursos liberados por la defoliación de las especies preferidas son utilizados a través de mecanismos poblacionales (e.g. incremento en la densidad) y no a escala de planta.

El pastoreo promueve cambios en la heterogeneidad de la vegetación que pueden ser resultado de la acción de los herbívoros a diferentes escalas, entre las que se encuentran la estructura de los individuos (Bailey et al. 1998). Si bien el pastoreo

disminuyó el tamaño promedio de las plantas de las especies preferidas, tal reducción no fue homogénea entre individuos y dependió de la preferencia por la especie y la intensidad de pastoreo. En el caso de la especie dominante preferida, *Poa ligularis*, todos los individuos encontrados en pastoreo intenso fueron de menor tamaño que los hallados en áreas clausuradas. En general, los pastos no pastoreados cambian a formas de crecimiento erectas con bajo número de macollos y pocas hojas debido a que el sombreado reduce la intensidad de luz que llega a las hojas inferiores de las plantas individuales (Briske y Richards 1995). Por otro lado, el pastoreo intenso tiende a achaparrar las plantas de especies cespitosas (Rotundo y Aguiar, 2008), es decir que promueve mecanismos de evasión (Briske, 1991). Sin embargo, bajo pastoreo moderado, la población fue más heterogénea. Sólo algunos individuos eran muy pequeños (sobrepastoreados) como en pastoreo intenso y otros eran grandes (subutilizados), similares a los encontrados en clausura. La distribución de tamaños de la especie dominante de preferencia intermedia, *Pappostipa speciosa*, también fue más heterogénea en pastoreo moderado, aunque las diferencias fueron menos marcadas que en *Poa ligularis*, la más preferida. Estos resultados apoyan la segunda hipótesis del Capítulo y pueden ser explicados por la elevada selectividad de los herbívoros en campos con cargas moderadas, donde eligen las plantas individuales con menor porcentaje de material muerto (Paruelo et al. 2008; Mingo y Oesterheld 2009), que en general son las más pequeñas. Así se genera una retroalimentación positiva que mantiene la heterogeneidad estructural entre plantas. Tal retroalimentación probablemente se produce debido a que el pastoreo aumenta la proporción de tejidos más jóvenes de mayor calidad y disminuye el material senescente en las plantas consumidas (Walker et al. 1989; Georgiadis y McNaughton 1990; Adler et al. 2001; Briske et al. 2008). Esto explica el pastoreo repetido de los mismos recursos (en este

caso plantas individuales) para optimizar la energía y la ingesta de nutrientes por unidad de biomasa vegetal (McNaughton 1984). Los resultados también indicarían que hay individuos que son muy defoliados incluso cuando la carga de pastoreo es moderada. Por otro lado, en las especies menos preferidas, la ausencia de cambios en la heterogeneidad a lo largo del gradiente de pastoreo también aporta evidencias a favor de la segunda hipótesis del Capítulo e indican que el pastoreo tiene poco efecto sobre estas poblaciones. A su vez, la preferencia (una característica poblacional o específica) y la densidad relativa de las especies (una característica de la comunidad) promovieron que en pastoreo intenso exista máxima heterogeneidad inter-específica, principalmente debido a que los individuos remanentes de las especies más preferidas son más homogéneos en esta condición, más pequeños en comparación con las especies menos preferidas y más abundantes, lo que les conferiría una desventaja frente a las otras poblaciones que posiblemente comprometa su viabilidad en el largo plazo.

Finalmente, este estudio en general indica que el pastoreo intenso tiene efectos muy negativos para la sustentabilidad del sistema y que moderar la carga es la mejor opción de manejo. Sin embargo, no es suficiente para evitar el sobreconsumo de algunos individuos debido a que los ovinos seleccionan incluso a escalas muy pequeñas (plantas individuales). En este sentido debería recurrirse a otras prácticas de manejo de los herbívoros (e.g. pastoreo alternado con descansos) para lograr utilizar de manera más homogénea plantas individuales y permitir el rebrote de individuos defoliados severamente. Este aspecto será tratado experimentalmente en el Capítulo V. Si bien estas ideas sobre el manejo de pastoreo se han introducido hace varias décadas en la práctica agronómica y se las recomienda en muchos ecosistemas del mundo (Soriano 1956; Golluscio et al. 1998; Briske et al. 2008), en general son pocos los datos acerca de

la estructura poblacional de especies con diferente preferencia en comunidades con diferente historia de pastoreo. Por otro lado, la exclusión del pastoreo por un tiempo relativamente prolongado (superior a 20 años), incrementa el tamaño promedio de las matas y la frecuencia de individuos grandes de las especies preferidas y de las de preferencia intermedia. Sin embargo, estos cambios se deben principalmente a la acumulación de material muerto en las matas, ya que el material verde tiende a disminuir. De esta forma, la disponibilidad de forraje no aumentaría a pesar de la exclusión de los herbívoros. Esta se maximizaría en pastoreo moderado debido a que son mayores los tamaños de “mata viva” de las especies dominantes más preferidas y de las de preferencia intermedia y, además, su densidad se mantiene o aumenta. Estos resultados confirman el carácter de ingenieros ecosistémicos de los herbívoros domésticos ya que si se modera la carga, maximizan la disponibilidad de forraje tanto a escala de población como de planta individual, incrementando también su accesibilidad. En el próximo capítulo se estudiará el impacto del pastoreo sobre dos prestaciones o servicios ecosistémicos, i) el servicio de secuestro de C y N en la biomasa aérea como subterránea (aspecto estimado en el Capítulo II); ii) la disponibilidad forrajera estimada utilizando como referencia el valor pastoril proporcionado por la literatura general sobre Patagonia pero corroborada *in situ* por los estudios presentados en este Capítulo.

CAPÍTULO IV

**¿Existen compromisos entre el abastecimiento de servicios
ecosistémicos de provisión y los de regulación en ecosistemas pastoriles
áridos?**

INTRODUCCIÓN

El cambio en el uso de la tierra es uno de los principales factores que afectan la estructura (e.g. composición específica, reservorios de C y N) y el funcionamiento (i.e. dinámica de la comunidad, productividad primaria, descomposición) de los ecosistemas terrestres y los servicios ecosistémicos que proveen (Aguilar et al. 1996; Sala et al. 2000). El principal desafío ambiental que plantea el uso de la tierra es encontrar un balance entre mantener la capacidad de los ecosistemas de proveer servicios en el futuro y satisfacer las necesidades humanas inmediatas (DeFries et al. 2004; Millennium Ecosystem Assessment 2005; Foley et al. 2005). Un aspecto que aún genera discusiones es definir si existen compromisos o antagonismos entre servicios ecosistémicos. En muchos ecosistemas han sido descritos antagonismos entre los servicios ecosistémicos de provisión y los de regulación (DeFries et al. 2004; Millennium Ecosystem Assessment 2005; Foley et al. 2005; Rodríguez et al. 2006; Bennett et al. 2009; Raudsepp-Hearne et al. 2010; Power 2010). En general, los intentos de abastecer la demanda creciente de un determinado servicio de provisión llevan a la reducción o pérdida de otros servicios ecosistémicos (Foley et al. 2005; Rodríguez et al. 2006; Bennett et al. 2009). La evaluación y cuantificación de estos compromisos es un prerequisite para las decisiones de uso de la tierra (DeFries et al. 2004; Carpenter et al. 2009; Daily et al. 2009). Sin embargo, éste no se ha cumplido en los ecosistemas pastoriles y, en general, es poco o nada lo que se ha estudiado. Por el contrario, está generalizada la idea de que el pastoreo doméstico promueve degradación y desertificación (Reynolds et al. 2007). Incluso, en algunos casos desde las revistas científicas más importantes se ha propuesto que el pastoreo debe ser eliminado en ecosistemas como la estepa patagónica (Murdoch et al. 2010).

Las sociedades humanas, y en general el sistema económico-productivo, generalmente han mostrado una preferencia por los servicios de provisión de bienes, mientras que otros servicios quedan relegados en la toma de decisiones (Rodríguez et al 2006). Sin embargo, un ejemplo de cómo los humanos han comenzado a tomar conciencia de la importancia de los servicios de regulación, es que debido incremento en la concentración de CO₂ atmosférico (IPCC 2007), se ha promovido la idea de fomentar con incentivos económicos el servicio ecosistémico de captura de C como una forma de mantener la composición de la atmósfera y mitigar el cambio climático (Daily 1997; Foley et al. 2005; Nelson et al. 2009). Las forestaciones son un componente clave de los Mecanismos de Desarrollo Limpio del Protocolo de Kyoto y los países de todo el mundo están dando los primeros pasos para promover dichas actividades (FAO 2010; Heiskanen 2010). No obstante, esta alternativa no ha sido evaluada críticamente desde diferentes perspectivas, más allá de su viabilidad económica. En el caso de ecosistemas pastoriles, las forestaciones resultan en secuestro de C a expensas de reducir las áreas de pastoreo, que impactan localmente en el socio-ecosistema, disparando cambios dramáticos en la biodiversidad además de procesos de migración humana de áreas rurales a urbanas. Para reducir estos impactos negativos, se ha propuesto limitar las forestaciones sólo a los ecosistemas áridos y semi-áridos degradados (Lal 2001, 2004; Noretto et al. 2006). Sin embargo, además de la baja disponibilidad de agua, los ecosistemas áridos pueden tener otras limitantes biofísicas (tales como viento, baja disponibilidad de nutrientes o poca profundidad del suelo) que impiden o disminuyen la tasa de crecimiento de los árboles reduciendo la efectividad del secuestro de C (De Pauw et al. 2000). Este capítulo compara el secuestro de C en campos con diferente intensidad de pastoreo, desde clausuras longevas hasta campos intensamente pastoreados con algunos signos de degradación (como la pérdida de especies forrajeras

nativas, disminución de la cobertura vegetal, y signos de incipiente erosión del suelo). Además, se evalúa el supuesto de que existe un compromiso entre la provisión de servicios de regulación y los de provisión. En este estudio se seleccionó y se estudió el impacto de la intensificación del pastoreo doméstico sobre dos servicios, el secuestro de C y N en la biomasa y la provisión de forraje. Ambos servicios tienen claro impacto sobre la humanidad y han sido el blanco de la mayor cantidad de políticas de intervención en el manejo de los recursos naturales. En mi conocimiento, no existen estudios que evalúen y comparen el secuestro de C y N y la provisión de forraje bajo diferentes manejos del pastoreo en ecosistemas pastoriles áridos.

En general, se propone que el suelo es el principal reservorio para secuestrar C en ecosistemas pastoriles (Lal 2004; FAO 2010). Sin embargo, a medida que la aridez se incrementa, los reservorios de C en la biomasa de la vegetación y la broza aumentan su importancia relativa comparada con el reservorio del suelo. Carrera y Bertiller (2010) encontraron que a lo largo de un gradiente de aridez creciente, disminuye la cobertura de plantas y los reservorios de C y N del suelo, pero la cantidad de broza aérea no cambia y la cobertura de leñosas, que tiene material más recalcitrante, se incrementa. A su vez, las tasas de descomposición de la vegetación aérea en ecosistemas áridos dominados por especies leñosas y pastos perennes son usualmente menores que en ecosistemas másicos, y por lo tanto la longevidad de la biomasa sería mayor (Meentemeyer 1978). Por otro lado, la magnitud e importancia de los efectos del pastoreo sobre el C del suelo son difíciles de evaluar, aunque hay varios estudios que concluyen que tales efectos ocurren cuando la presión de pastoreo es alta (Golluscio et al. 2009). También hay acuerdo en que el pastoreo cambia la disponibilidad de N (e.g. Golluscio et al. 2009). La disponibilidad de N es uno de los aspectos claves para el

secuestro de C (Piñeiro et al. 2010) y la cantidad y calidad del forraje, ya que después de la disponibilidad de agua, constituye el factor más importante en la determinación de la productividad primaria en ecosistemas áridos (West y Skujins 1978; Burke et al. 1997). Además, el ciclado de N puede ser alterado por la herbivoría a través de la selectividad durante la remoción de forraje, los disturbios físicos y la excreta de nutrientes en heces y orina (Hobbs 1996; 2006).

El objetivo de este capítulo fue estimar en qué medida el pastoreo era capaz de modificar el abastecimiento de los servicios ecosistémicos de regulación y de provisión asociados a elementos claves para el funcionamiento en estepas patagónicas y si existen compromisos entre ambos tipos de servicios. Específicamente, el objetivo fue evaluar el efecto del pastoreo ovino sobre los reservorios C y N (servicio de regulación) en las especies dominantes de pastos y arbustos de la estepa patagónica y sobre su biomasa forrajera (servicio de provisión). La regulación de C y N tienen importancia a nivel global (Schlesinger 2013) mientras que la provisión de forraje es el mayor determinante del estatus social y económico de los productores en ecosistemas pastoriles semi-áridos (Easdale et al. 2009; Easdale y Aguiar 2012). La hipótesis fue que el pastoreo reduce los reservorios de C y N y la biomasa forrajera de los pastos y los arbustos preferidos reduciendo la relación especies preferidas/no preferidas debido a la defoliación selectiva de los herbívoros. Las especies menos preferidas sustituyen a las preferidas y compensan su biomasa en distinta medida dependiendo de la intensidad de pastoreo. Si la intensidad es muy alta no llegan a compensar debido a que la reducción de las preferidas es muy grande y a su vez las menos preferidas comienzan a ser consumidas por los herbívoros.

MATERIALES Y MÉTODOS

Estimación del servicio de regulación: reservorio de C y N en la vegetación

Los datos de los reservorios aéreos de C y N en la biomasa aérea viva y muerta en pie de las especies dominantes de pastos y arbustos provienen de un trabajo previo (Oñatibia 2009). En este trabajo se utiliza datos de biomasa aérea específica viva y muerta en pie de las especies dominantes en cada condición de pastoreo multiplicado por las concentraciones específicas de C y N (apéndice). La precipitación del año del estudio (uno de los principales controles de la productividad primaria) fue 156 mm (la media del sitio es 154 mm). Los tratamientos de pastoreo fueron exclusión al pastoreo por más de 20 años, pastoreo moderado y pastoreo intenso (n=3). Los datos de biomasa subterránea total (hasta los 20 cm) obtenidos en el Capítulo II fueron utilizados para estimar los reservorios de C y N subterráneos en las distintas condiciones de pastoreo. Para estimar la concentración de C y N se realizó un sub-muestreo representativo de biomasa subterránea haciendo un pool de biomasa de todas las muestras en cada condición de pastoreo y el material fue analizado con el analizador elemental de C y N LECO TruSpec CN (St. Joseph, USA, 2004). Con las concentraciones de C y N (apéndice) y los valores de biomasa total de raíces (Capítulo II), se calculó la masa subterránea de C y N en cada condición de pastoreo a través de promedio ponderado (biomasa x concentración de C y N en cada condición). De esta manera se obtuvo una estimación de C y N en la biomasa aérea total y en la subterránea hasta 20 cm de profundidad en las tres condiciones de pastoreo.

Estimación del servicio de provisión: Disponibilidad de forraje de las especies dominantes de arbustos y pastos en el pico de producción (enero)

Para estimar el efecto del pastoreo sobre la biomasa forrajera en el pico de producción, se partió de datos de biomasa aérea específica en cada condición de pastoreo: clausura, pastoreo moderado y pastoreo intenso (n=3) (Oñatibia 2009). En primer lugar se calculó la biomasa verde potencialmente disponible para los herbívoros. En las especies de arbustos se aplicó un coeficiente para estimar la biomasa de brotes, hojas y flores a partir de la biomasa viva total (Oñatibia et al. 2010), de manera de descartar el leño no forrajero. En las especies de gramíneas, se partió del supuesto que sólo la biomasa verde es forrajera. Se estimó que esta fracción es un tercio de la biomasa aérea viva total, que incluye al material senescente, es decir, de color amarillo (Oñatibia, datos sin publicar). Una vez obtenida la biomasa verde disponible, se estimó la biomasa forrajera aplicando un coeficiente de aptitud forrajera para cada especie según su preferencia por parte de los herbívoros (Easdale y Aguiar 2012). Estos coeficientes fueron validados para el sitio de estudio con la información obtenida en el Capítulo III.

Análisis de datos

Los resultados de los reservorios de C y N en la biomasa aérea fueron analizados con ANOVA, comparando el C y el N en la biomasa total, viva y muerta en pie para cada forma de vida entre las intensidades de pastoreo. El C y N contenido en las raíces fue analizado con ANOVA entre los niveles de pastoreo. La biomasa forrajera fue analizada con ANOVA comparando la biomasa forrajera total de arbustos por un lado y de pastos por el otro entre las intensidades de pastoreo. A su vez se realizó un ANOVA factorial entre intensidad de pastoreo y especie. Finalmente, para evaluar si existen compromisos entre los servicios de regulación y provisión se realizaron correlaciones, por un lado, entre el C, y por otro entre el N en pastos y arbustos de cada repetición en

cada condición de pastoreo con la biomasa forrajera de pastos y arbustos en los mismos sitios (n=18). Las dos formas de vida fueron consideradas por separado debido a la distinta aproximación en la estimación de la biomasa (apéndice). Los análisis fueron realizados mediante el software Infostat (2008). Se controló la normalidad de los datos y la homogeneidad de las varianzas. Se usó el test de Tukey para las comparaciones de las medias post-hoc de los ANOVA.

RESULTADOS

El reservorio de C aéreo en los pastos fue menor en pastoreo intenso ($1034 \pm 110 \text{ kg.ha}^{-1}$) en relación a clausura ($1598 \pm 10 \text{ kg.ha}^{-1}$) y pastoreo moderado ($2066 \pm 154 \text{ kg.ha}^{-1}$) ($p < 0,05$). En cambio, en los arbustos no cambió entre las condiciones de pastoreo estudiadas ($2361 \pm 109 \text{ kg.ha}^{-1}$) ($p = 0,89$) (Figura 4.1). La cantidad de C en la biomasa aérea viva en los pastos fue mayor bajo pastoreo moderado que en clausura y bajo pastoreo intenso ($p < 0,05$). En la biomasa muerta en pie, fue menor bajo pastoreo intenso que en las otras condiciones ($p < 0,05$) (Figura 4.1). En los arbustos, la biomasa viva y la muerta en pie mostraron el mismo patrón que la biomasa total en términos de cantidad de C, no presentando diferencias entre las condiciones de pastoreo ($p > 0,05$ en biomasa viva y muerta) (Figura 4.1). El reservorio de C en las raíces no cambió con el pastoreo ($p > 0,05$). El promedio en los primeros 20 cm de suelo fue de $391 \pm 49 \text{ kg.ha}^{-1}$.

El reservorio total de N en la biomasa aérea siguió en todos los casos los mismos patrones que el C (Figura 4.2). La cantidad de N total en los reservorios de la biomasa aérea viva y muerta de pastos fue menor en condiciones intensamente pastoreadas ($p < 0,05$) (Figura 4.2). El reservorio aéreo de N en la biomasa viva de los pastos fue máximo bajo pastoreo moderado. Las clausuras no difirieron de los potreros pastoreados intensamente (Figura 4.2). El N contenido en las raíces siguió el patrón de la biomasa radical de los primeros 20 cm de suelo (Capítulo II) y no cambió con la intensidad de pastoreo ($p = 0,43$).

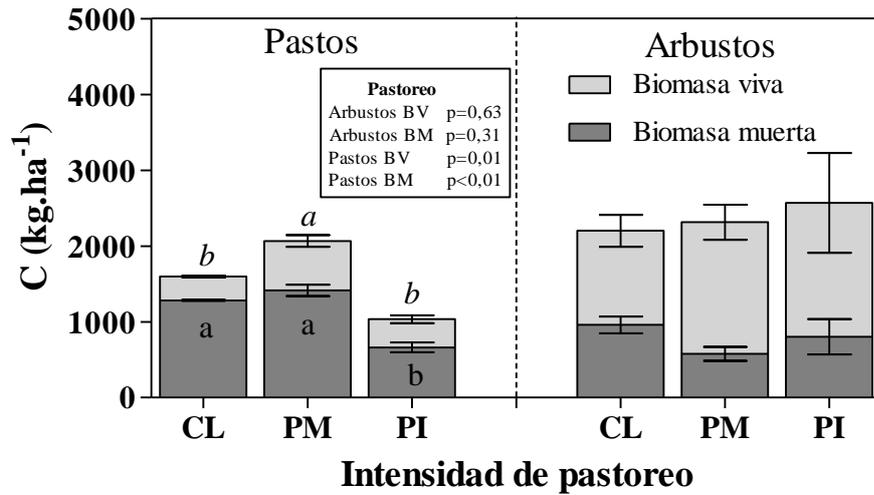


Figura 4.1. Reservorio aéreo de C en la biomasa viva y muerta en pié de pastos y arbustos en tres intensidades de pastoreo (CL: Clausura, PM: Pastoreo Moderado y PI: Pastoreo Intenso). Las barras corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. La tabla indica los valores P resultantes de un ANOVA entre las condiciones de pastoreo para cada forma de vida. Letras diferentes en imprenta (biomasa muerta en pie) y letras diferentes en itálica (biomasa viva) indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las intensidades de pastoreo (test de Tukey). Adaptado de Oñatibia 2009.

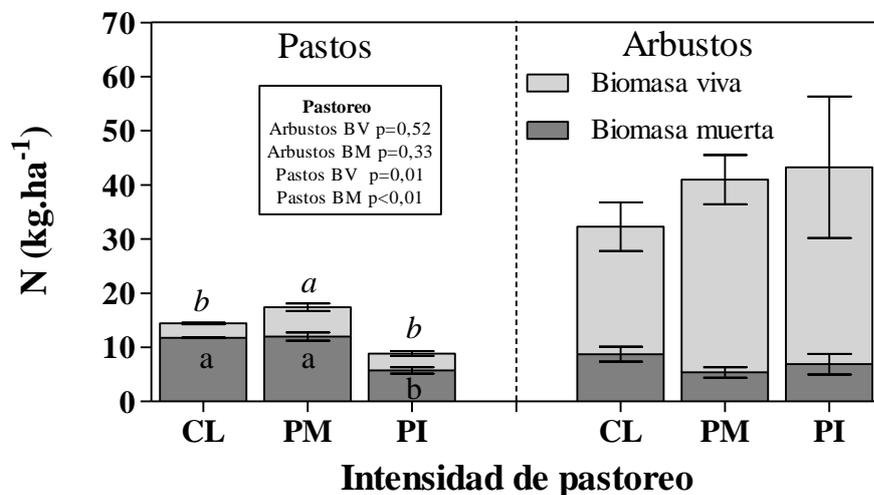


Figura 4.2. Reservorio aéreo de N en la biomasa viva y muerta en pié de pastos y arbustos en tres intensidades de pastoreo (CL: Clausura, PM: Pastoreo Moderado y PI: Pastoreo Intenso). Las barras corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. La tabla indica los valores P resultantes de un ANOVA entre las condiciones de pastoreo para cada forma de vida. Letras diferentes en imprenta (biomasa muerta en pie) y letras diferentes en itálica (biomasa viva) indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las intensidades de pastoreo (test de Tukey). Adaptado de Oñatibia 2009.

La biomasa forrajera de pastos fue modificada por el pastoreo ($p < 0,05$) y tuvo valores máximos en pastoreo moderado ($263 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$), intermedios en clausura ($176,3$

kg.ha⁻¹) y mínimos en pastoreo intenso (82,6 kg.ha⁻¹) (Figura 4.3). La biomasa forrajera de arbustos no cambió con la intensidad de pastoreo (p=0,48) (Figura 4.3). En promedio fue de 241 kg.ha⁻¹. Los patrones en la biomasa forrajera total son explicados por las distintas respuestas específicas al pastoreo (Tabla 4.1). De las especies dominantes con biomasa forrajera, *Adesmia volckmannii* y *Pappostipa speciosa* tuvieron los mayores valores en pastoreo moderado, *Poa ligularis* tuvo una tendencia a disminuir con el pastoreo y *Mulinum spinosum* a aumentar.

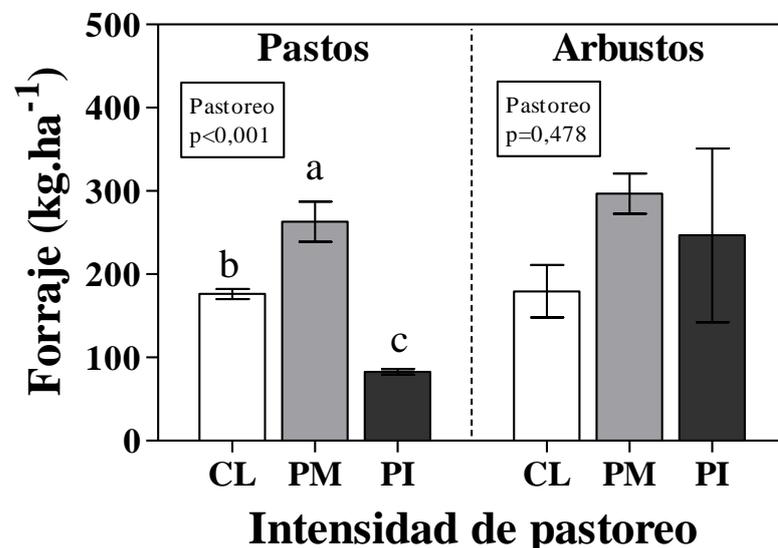


Figura 4.3. Biomasa forrajera de pastos y arbustos en tres intensidades de pastoreo (CL: Clausura, PM: Pastoreo Moderado y PI: Pastoreo Intenso). Las barras corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. Las tablas indican los valores P resultantes de un ANOVA entre las condiciones de pastoreo para cada forma de vida. Letras diferentes indican diferencias significativas (p<0,05) entre las intensidades de pastoreo (test de Tukey).

Las correlaciones entre el C y el N en pastos y arbustos y la biomasa forrajera de pastos y arbustos fueron positivas y significativas (Figura 4.4). Es decir que a medida que se incrementan los reservorios de C y N en la vegetación, se incrementa también la disponibilidad de forraje. El coeficiente de correlación fue mayor entre la masa de C y la biomasa forrajera (Pearson=0,90; R²=0,81; p<0,001) que entre la masa de N y la biomasa forrajera (Pearson=0,79; R²=0,64; p<0,001).

Tabla 4.1. Biomasa forrajera específica para cada condición de pastoreo obtenida a través de la biomasa viva en el pico de producción, la biomasa forrajera potencialmente disponible y la aptitud forrajera de cada especie. Los números indican los valores medios (n=3). Letras distintas en negrita indican diferencias significativas ($p<0,05$) producto de un ANOVA factorial entre intensidad de pastoreo y especie para la biomasa forrajera (test de Tukey).

Intensidad de pastoreo	Especies	Biomasa viva en el pico de producción (kg.ha ⁻¹)	Biomasa forrajera potencialmente disponible (kg.ha ⁻¹)	Aptitud forrajera	Biomasa forrajera (kg.ha ⁻¹)
Clausura	<i>Adesmia volckmannii</i>	997,17	199,43	0,5	99,72 abc
	<i>Mulinum spinosum</i>	797,99	159,6	0,5	79,8 abc
	<i>Senecio filaginoides</i>	675,32	135,06	0	0 a
	<i>Pappostipa speciosa</i>	114,81	38,27	0,5	19,13 ab
	<i>Pappostipa humilis</i>	104,91	34,97	0	0 a
	<i>Poa ligularis</i>	421,19	140,4	1	140,4 bc
	<i>Bromus pictus</i>	50,24	16,75	1	16,75 ab
Pastoreo Moderado	<i>Adesmia volckmannii</i>	1420,83	284,17	0,5	142,08 bc
	<i>Mulinum spinosum</i>	1547,18	309,44	0,5	154,72 c
	<i>Senecio filaginoides</i>	505,7	101,14	0	0 a
	<i>Pappostipa speciosa</i>	808,88	269,63	0,5	134,81 bc
	<i>Pappostipa humilis</i>	217,03	72,34	0	0 a
	<i>Poa ligularis</i>	378,07	126,02	1	126,02 abc
	<i>Bromus pictus</i>	6,5	2,17	1	2,17 a
Pastoreo Intenso	<i>Adesmia volckmannii</i>	927,01	185,4	0,5	92,7 abc
	<i>Mulinum spinosum</i>	1539,68	307,94	0,5	153,97 c
	<i>Senecio filaginoides</i>	1081,06	216,21	0	0 a
	<i>Pappostipa speciosa</i>	392,35	130,78	0,5	65,39 abc
	<i>Pappostipa humilis</i>	341,78	113,93	0	0 a
	<i>Poa ligularis</i>	49,83	16,61	1	16,61 ab
	<i>Bromus pictus</i>	1,87	0,62	1	0,62 a

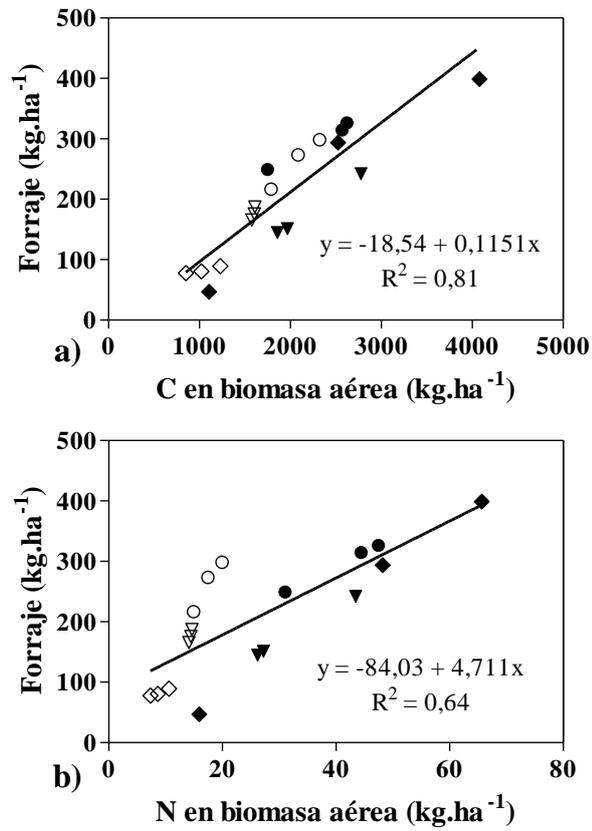


Figura 4.4. Correlaciones entre el **a)** C y el **b)** N en pastos y arbustos y la biomasa forrajera en las mismas dos formas de vida bajo distintas intensidades de pastoreo (los triángulos blancos representan a los pastos en clausura; los triángulos negros a los arbustos en clausura; los círculos blancos a los pastos en pastoreo moderado; los círculos negros a los arbustos en pastoreo moderado; los rombos blancos a los pastos en pastoreo intenso; los rombos negros a los arbustos en pastoreo intenso).

DISCUSIÓN

En general, se ha descrito que existen compromisos entre los servicios ecosistémicos de provisión y regulación, pues la apropiación de la productividad primaria y otros recursos con el fin de optimizar el abastecimiento de un servicio de provisión, va en detrimento de los servicios de regulación. En este trabajo se puso a prueba esta idea en estepas graminoso-arbustivas, evaluando de qué manera el uso pastoril afecta los servicios ecosistémicos de provisión de forraje y almacenamiento de C y N en la biomasa. Los resultados muestran que el manejo de la vegetación natural a través del régimen de pastoreo sería una herramienta efectiva para maximizar ambos tipos servicios ya que permite crear oportunidades para incrementar varios servicios simultáneamente (Bennett et al. 2009).

En las estepas patagónicas estudiadas el efecto del pastoreo sobre los reservorios de C y N en la vegetación y la producción de forraje no es lineal con la intensidad de pastoreo, pues ambos se maximizan en pastoreo moderado. De esta manera se comprobó que no existirían compromisos entre los servicios ecosistémicos de provisión y regulación evaluados. Además, otro servicio ecosistémico de gran valor como la biodiversidad (Noss 1990) tampoco es afectado por el pastoreo moderado debido a que en el gradiente de pastoreo no cambian los componentes composicionales (riqueza y diversidad de plantas, Perelman et al. 1997) y los estructurales (espectro biológico, organización espacial del mosaico de vegetación, Cipriotti y Aguiar 2005). En comparación con el pastoreo moderado las disminuciones en los reservorios fueron aproximadamente del 10 % en clausura y del 20 % en pastoreo intenso. Debido a que el reservorio en la porción radical no cambia en el rango de intensidades considerado, estas reducciones se explican porque el pastoreo disminuye la biomasa aérea de las

especies preferidas de pastos, principalmente en pastoreo intenso, pero las especies de pastos menos preferidas incrementan marcadamente los reservorios en pastoreo moderado (Oñatibia 2009). Además, los reservorios en el componente arbustivo no cambiaron significativamente. En otras palabras, en áreas pastoreadas intensamente, pero también en las clausuradas por varias décadas, es menor el secuestro de C con respecto a sitios pastoreados moderadamente y por lo tanto es menor su contribución a la regulación del contenido de C en la atmósfera. Quizás más importante es el resultado que indica que en pastoreo intenso y en clausura se vio afectado negativamente el servicio de producción de bienes, en el largo plazo, debido a la menor oferta de forraje. Si a esta producción, estimada a partir de la productividad neta de la comunidad, le agregamos el forraje extraído por las ovejas correspondiente a la carga animal de cada tratamiento de pastoreo (estimado a través de un consumo promedio diario por animal de 1 kg de materia seca, Agricultural Research Council 1980), la producción de forraje sería más del 20 % superior en áreas pastoreadas moderadamente que en las otras condiciones. Estos resultados apoyarían la idea de que en ecosistemas de pastoreo donde las restricciones biofísicas impiden el reemplazo de la vegetación espontánea por comunidades más productivas, el uso pastoril moderado es la mejor opción para uso de la tierra (De Pauw et al. 2000). En efecto, el uso ganadero es capaz de promover de manera complementaria ambos servicios, y por lo tanto tendría un efecto positivo directo sobre la viabilidad socio-económica de los sistemas productivos rurales, reduciendo el costo socio-económico de la migración rural hacia los centros urbanos (Aguiar y Román 2007).

Los pastos fueron más sensibles que los arbustos al manejo histórico del pastoreo. En las áreas intensamente pastoreadas estudiadas los valores de C contenido en los

pastos disminuyeron casi a la mitad en relación a las otras dos condiciones. Esta reducción equivale a más de siete años de acumulación de material (sin tener en cuenta la descomposición) según la productividad de pastos estimada por Jobbágy y Sala (2000) en áreas clausuradas. Estos resultados indican que el pastoreo intenso reduce el capital natural que está en la base de la cadena de la ganadería ovina. Entonces, el objetivo de una mayor productividad secundaria por unidad de superficie (principalmente $\text{kg de lana}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$, pero también $\text{kg de carne}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$) a través del aumento de la biomasa de herbívoros no sería sustentable porque disminuye la cantidad de biomasa forrajera y reduce entonces la productividad secundaria futura. En concordancia con estos resultados, se ha encontrado que las majadas han disminuido marcadamente principalmente debido a la desertificación y disminución de la PPNA provocada por el sobrepastoreo (Texeira y Paruelo 2006). Por otro lado, un análisis ecológico y económico de la dinámica del capital natural en sistemas de producción de lana concluye que el aumento de la carga de ovejas no es sostenible en el tiempo desde un punto de vista ecológico ni económico (Ares 2007).

La exclusión del pastoreo no cambió el contenido de C en la biomasa total de pastos, pero disminuyó la biomasa forrajera y la cantidad de C en la biomasa viva en relación al pastoreo moderado evidenciando que el pastoreo puede tener efectos positivos sobre la productividad aérea como se ha demostrado en algunos ecosistemas de pastizal y sabana (Oesterheld et al. 1999). Es importante considerar que los campos pastoreados mantienen esta diferencia aún con la remoción que estaban haciendo los animales al momento de estimar la biomasa. En estas estepas patagónicas, el pastoreo moderado de ovejas, que son herbívoros con hábitos dietarios similares a los herbívoros nativos (guanacos) (Baldi et al. 2001) y por lo tanto generarían un régimen de disturbio

similar al histórico, podría estar aumentando la productividad de los pastos. Se ha propuesto que el pastoreo de intensidad intermedia puede promover un proceso de optimización de la producción (McNaughton 1979). En estas condiciones la productividad aumentaría por crecimiento compensatorio de las plantas (McNaughton 1983), lo que haría que aumente la biomasa verde de las mismas y rejuvenezca el sistema a pesar de la remoción de biomasa por los animales. Milchunas y Lauenroth (1993), encontraron que el pastoreo aumenta levemente la PPNA en algunas comunidades donde el pastoreo no es intenso, la historia evolutiva es larga y existen limitaciones por estrés ambiental. Estas condiciones se cumplirían en la estepa Patagónica en lotes o campos con este régimen de pastoreo moderado como lo definí en este trabajo (Lauenroth 1998).

Las reducciones de los reservorios de C en los sitios intensamente pastoreados en relación a las otras condiciones, fueron significativas y mayores (alrededor de 1000 kg.ha⁻¹ de diferencia) a las encontradas para el mismo sistema en el C contenido en la materia orgánica del suelo (5 cm superficiales), el cual no medí en esta Tesis debido a que había sido medido en un estudio previo en el mismo gradiente de pastoreo en el sitio de estudio (Golluscio et al. 2009). En los sitios con pastoreo intenso, el C del suelo decreció 616 kg.ha⁻¹, aunque la variabilidad espacial fue lo suficientemente grande como para que no se pudiera corroborar que las diferencias eran estadísticamente significativas (Golluscio et al. 2009). Parte de las diferencias en la vegetación fueron explicadas por el compartimento de biomasa viva, que puede ser considerada lábil como reservorio de C. Sin embargo, los reservorios más recalcitrantes de la vegetación (leño, material muerto y broza) bajo pastoreo moderado, no difieren de clausura pero son mayores que bajo pastoreo intenso. Si bien los cambios en los reservorios aéreos no

fueron muy elevados al ser expresados por unidad de superficie, cobran importancia al considerar el área total cubierta por estepas áridas, en las cuales se puede ajustar su uso (en general pastoreo) para maximizar el secuestro. Por ejemplo, según los resultados de este trabajo y teniendo en cuenta la superficie cubierta por el Distrito Occidental de la estepa patagónica (90.000 km² [Soriano et al. 1983]), se podría aumentar en nueve millones de toneladas la cantidad de C almacenado sólo en la vegetación de esta región, exclusivamente a través del manejo del pastoreo. Además, se maximizaría al mismo tiempo la productividad forrajera, lo que beneficiaría a los productores. Por otro lado, la viabilidad de las forestaciones o cualquier otro cambio de la vegetación, además de estar comprometida por las condiciones abióticas (e.g. el viento), estaría fuertemente condicionada por la inversión en subsidios de energía para la instalación. Considerar que el pastoreo es la peor opción para el uso de los recursos naturales en estepas áridas (Murdoch et al. 2010) parece ser una afirmación que cuanto menos merece ser evaluada críticamente a la luz de datos concretos para los sistemas en cuestión, como los obtenidos en este trabajo.

La cantidad total de N en pastos y arbustos exhibió los mismos patrones asociados al pastoreo que el C. Los reservorios en los arbustos y en raíces no fueron modificados por el pastoreo y en los pastos cayeron en condiciones intensamente pastoreadas debido a la reducción de la biomasa aérea (Oñatibia 2009). El cambio en la composición específica de la biomasa provocado por el pastoreo (Oñatibia 2009), no tuvo una influencia marcada sobre la cantidad total de N en la biomasa aérea de la vegetación. Esto se debe a que, por un lado, la calidad de la biomasa en términos de concentración de N no varía de manera importante entre las especies que cambian su abundancia en las distintas condiciones de pastoreo, y además, el pastoreo no modifica la concentración de

N de la mayoría de las especies (Oñatibia 2009). Por último, la pérdida de biomasa de especies con mayor concentración de N es compensada (total o parcialmente dependiendo de la intensidad de pastoreo) por el incremento de biomasa de especies con menor concentración (Oñatibia 2009). Los resultados apoyan parcialmente la hipótesis que indica que el pastoreo tiene un efecto negativo sobre los reservorios de nutrientes, desertificando el sistema por pérdida de fertilidad (Golluscio 2002), debido a que la masa de N en la vegetación sólo se reduce si el manejo de la carga no es adecuado y no cuando el pastoreo es moderado. Por otro lado, el aumento de especies con menor contenido de N y menor tasa de descomposición en condiciones pastoreadas (Semmartin et al. 2004; Vivanco y Austin 2006; Oñatibia 2009), incrementaría la longevidad promedio de la biomasa y por lo tanto aumentaría el tiempo de residencia del C en este reservorio con implicancias positivas para el secuestro de C en la biomasa como sumidero.

Como conclusión, este estudio aporta indicios de que en sistemas pastoriles áridos como el Distrito Occidental de la Patagonia no existirían compromisos entre servicios ecosistémicos de provisión y regulación asociados al C. A través de la historia de manejo del pastoreo se pueden maximizar los reservorios aéreos de C y N y la biomasa forrajera. Encontramos que ambos tipos servicios se maximizan bajo pastoreo moderado. En cambio, el manejo del pastoreo con cargas elevadas (intenso) disminuye los reservorios aéreos de C y N e impacta negativamente la disponibilidad de forraje, afectando la producción secundaria a futuro. Los resultados contrastan con los propuestos por algunos autores preocupados por la utilización ganadera de ecosistemas de pastoreo (Murdoch et al. 2010). En efecto eliminar la ganadería lejos de conservar los ecosistemas pastoreados estaría reduciendo la capacidad de secuestrar C y N en la

vegetación. En relación a campos manejados con cargas moderadas, la eliminación del pastoreo no tiene efectos positivos sobre la acumulación de biomasa aérea y, contrariamente, disminuye los reservorios en la biomasa viva y forrajera de pastos en relación a condiciones pastoreadas con cargas moderadas (Oñatibia 2009). Este patrón evidencia que el pastoreo moderado puede tener un efecto positivo sobre el funcionamiento del ecosistema desde el punto de vista del flujo de energía e incrementar el secuestro de C si la frecuencia e intensidad del mismo es apropiada.

CAPÍTULO V

Pastoreo y descansos estacionales: ¿sirven para controlar las tasas de crecimiento de las gramíneas dominantes en estepas áridas?

INTRODUCCIÓN

En términos ecológicos, el dilema fundamental en los sistemas de pastoreo es optimizar simultáneamente la conversión de energía solar en productividad primaria forrajera y la eficiencia de cosecha de esa producción primaria por los herbívoros (Parsons et al. 1983; Briske et al. 2008). Por un lado, el pastoreo intenso asegura una alta eficiencia de cosecha, pero suele hacerlo en detrimento de la productividad primaria. Por otro lado, el pastoreo poco intenso, en general, maximiza la producción primaria, pero una proporción grande de esta producción no es consumida por los herbívoros, se acumula en la planta y disuade a los herbívoros de consumirla (Briske y Heitschmidt 1991; Capítulo III). Los sistemas de pastoreo buscan optimizar al mismo tiempo la productividad primaria y la secundaria, principalmente a través de la manipulación del tipo de ganado, la carga animal y los periodos de pastoreo y descanso (Briske y Heitschmidt 1991). La variabilidad climática propia de los ecosistemas de pastoreo dificulta alcanzar estos objetivos debido a que induce variación en la producción de plantas y en la selectividad de los herbívoros (Briske y Heitschmidt 1991; Briske et al. 2008).

Existen varios principios universales de respuestas de la vegetación al pastoreo que son ampliamente aplicados para el manejo (Briske et al. 2008) si bien no todos tienen el mismo respaldo de datos. Los principios indican que: (i) el crecimiento y la supervivencia de las plantas son negativamente afectados por el pastoreo crónico e intenso; (ii) el pastoreo leve puede incrementar la productividad primaria, pero cuando es severo la puede disminuir; (iii) la calidad de forraje puede mejorarse a través de pastoreo frecuente; y (iv) la composición de florística de las comunidades vegetales puede ser modificada a través de la frecuencia, la intensidad y la estacionalidad del

pastoreo (Briske et al. 2008). Existe menos información acerca de los mecanismos que actúan detrás de estos patrones de respuesta. Se ha propuesto que la herbivoría selectiva promueve patrones de pastoreo desiguales a distintas escalas, con algunas áreas poco utilizadas y otras que reciben un uso intenso (Senft et al. 1985; Bailey 2005; DelCurto et al. 2005). A nivel de planta, los individuos de especies preferidas son utilizadas repetidamente, incluso cuando el pastoreo promedio en la unidad de manejo es leve o moderado (Hormay 1956; Provenza 1995, 1996; Teague et al. 2009). Esto cambia diferentes procesos poblacionales que determinan cambios en la estructura poblacional (como lo demuestran los resultados presentados en el Capítulo III). En términos de manejo, el aumento de la carga animal podría incrementar el uso de plantas y áreas menos preferidas y por lo tanto aumentar la uniformidad de la utilización, sin embargo, puede disminuir el rendimiento de los animales y tiene posibles efectos negativos en la vegetación (Bailey y Brown 2011; Capítulos III y IV). El pastoreo con cargas animales leves a moderadas es más sostenible que el manejo con cargas animales elevadas y plantea menos riesgos ecológicos, sobre todo frente a la variabilidad climática (Holechek et al. 1999; Reece et al. 2001; Easdale y Aguiar 2012). Además, permite tener más opciones para hacer frente a una variedad de problemas, incluyendo el pastoreo selectivo (Bailey y Brown 2011).

El manejo de ecosistemas pastoriles a través de sistemas de pastoreo con descansos es utilizado frecuentemente para contrarrestar los efectos no deseados del pastoreo selectivo del ganado, que contribuiría al reemplazo de especies preferidas por no preferidas (Heady 1961; Mueggler 1972). Para aliviar este efecto del pastoreo selectivo, que ocurre a diferentes escalas, se han propuesto sistemas de pastoreo con descansos o rotativo (Bailey y Brown 2011). Una de las razones frecuentes para su

aplicación es evitar la defoliación durante el período vegetativo de las gramíneas que son selectivamente pastoreadas (Briske et al. 2008). Los descansos o los diferimientos pueden tener efectos positivos sobre la composición florística, la productividad de plantas, la productividad animal a mediano y largo plazo y por lo tanto en la rentabilidad de las explotaciones ganaderas (Brown y Kothmann 2009; Kothmann 2009). Sin embargo, Briske et al. (2008), concluyen que el pastoreo rotativo no tiene mayor efectividad que el pastoreo continuo. Una vía para reconciliar esta controversia podría ser que las respuestas al pastoreo con descansos o rotativo dependen de las características ecológicas de las unidades de manejo. En este sentido, el pastoreo con descansos serviría para controlar la defoliación, el rebrote y la selectividad en ecosistemas o pastizales muy productivos (Teague et al. 2009). Se han encontrado respuestas positivas en la vegetación a través de pastoreo rotativo en pastizales con alta disponibilidad de agua (Derner et al. 1994; Deregibus et al. 1995; Jacobo et al. 2006). En cambio, a medida que aumenta la aridez, se pierde eficacia en el control de la defoliación y el rebrote debido a que en regiones áridas y semi-áridas, el crecimiento de las plantas es escasamente predecible y está limitado principalmente por la precipitación y no por la frecuencia de defoliación (Briske et al. 2008; Bailey y Brown 2011). En estas zonas se podrían encontrar respuestas al manejo en períodos de crecimiento donde las precipitaciones no limiten marcadamente el crecimiento (i.e. años lluviosos, por encima de la media). De todas formas, es escasa la evidencia existente para evaluar los sistemas de pastoreo y menos aún para evaluar los efectos de la variabilidad temporal (años húmedos vs secos). En general, se ha evaluado la selectividad y la distribución espacial de los animales en sistemas de pastoreo, pero las respuestas de la vegetación han sido menos exploradas a pesar de ser un aspecto crítico (Bailey y Brown 2011).

Generalmente, se ha estudiado el proceso de degradación o desertificación a escala local y regional. Sin embargo, está claro que en los casos en que el sobrepastoreo es la principal amenaza, los procesos involucrados ocurren a escala de planta individual en interacción con otros individuos y con los herbívoros (Graff et al. 2007). Asimismo, el efecto de la defoliación sobre el crecimiento puede variar dentro de la estación de crecimiento (e.g. Grant et al. 1996; Becker et al. 1997). Los descansos en distintas etapas de la estación de crecimiento servirían para evaluar las respuestas de las plantas debido a que muchas especies que son capaces de rebrotar y compensar el tejido removido en la primera parte de la estación de crecimiento, probablemente pueden perder esta capacidad más tarde en la estación de crecimiento cuando requieran alocar recursos a otras funciones como la reproducción (Augustine y McNaughton 1998).

El objetivo general de este capítulo fue evaluar el efecto de los descansos sobre el crecimiento de plantas individuales de especies seleccionadas por los herbívoros en estepas áridas, bajo distintas situaciones de carga o intensidad histórica de pastoreo y en temporadas de crecimiento con diferentes precipitaciones. En estepas de la Patagonia, contamos con estudios que evalúan el efecto del pastoreo continuo de ovejas sobre la vegetación (e.g. León y Aguiar 1985; Perelman et al. 1997; Bisigato y Bertiller 1997; Golluscio et al. 1998; Bisigato et al. 2005). Estos proponen una relación directa entre la carga animal y la degradación. La recomendación general, para revertir el proceso y conservar la vegetación, sugiere moderar la carga. En cambio, es escasa la información sobre efectos de distintos tipos de manejo de los periodos de pastoreo y descanso como herramienta para interrumpir y revertir el deterioro. El objetivo particular del capítulo fue evaluar la influencia de distintos regímenes de manejo de pastoreo (pastoreo continuo y pastoreo alternado con descansos estacionales al principio, final y durante

toda la estación de crecimiento) sobre el crecimiento de plantas individuales de gramíneas “clave” en sistemas pastoriles de la estepa patagónica, bajo distintas situaciones de carga histórica de pastoreo y en dos temporadas de crecimiento contrastantes en términos de precipitaciones. Mi hipótesis propone que los descansos estacionales mejoran la condición de las plantas de especies preferidas en situaciones donde la disponibilidad de agua no limite marcadamente el crecimiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

Tratamientos de pastoreo

Los estudios se realizaron durante dos años consecutivos (dos temporadas de crecimiento) en ocho lotes de más de 100 ha: cuatro con carga histórica de pastoreo moderado (0,2 EO/ha) y cuatro con carga histórica de pastoreo intenso (0,4 EO/ha). Las precipitaciones de la primera y segunda temporada de crecimiento fueron de 122 y 200 mm respectivamente. La media anual del sitio es de 154 mm, por lo tanto se evaluó un año con precipitaciones por debajo de la media (seco) y un año por encima de la misma (húmedo). En cada uno de los lotes se seleccionó una zona representativa de la comunidad donde se delimitaron parcelas de 4 m² que fueron asignadas a diferentes tratamientos de regímenes de pastoreo. En cada parcela se seleccionaron 4 plantas de *Poa ligularis* y 4 de *Pappostipa speciosa*. Mediante la utilización de 16 clausuras (al pastoreo ovino) móviles de 4 m² colocadas en las áreas según correspondiera se simularon 4 regímenes de pastoreo y se evaluó su efecto sobre las plantas individuales. El régimen **1 (pastoreo continuo)**, consistió en pastorear durante toda la temporada. En el régimen **2 (descanso-pastoreo)** se descansó al principio de la temporada de crecimiento (principio de septiembre-fin de noviembre el primer año y principio de septiembre-principio de diciembre el segundo año) y se pastoreó al final de la temporada de crecimiento (fin de noviembre-fin de mayo durante el primer año y principio de diciembre-principio de junio en el segundo año). En el régimen **3 (pastoreo-descanso)** se pastoreo al principio de la temporada de crecimiento y se descansó al final, siguiendo un esquema opuesto al régimen 2. Por último, en el régimen **4 (descanso continuo)**, se descansó durante toda la temporada (septiembre-mayo/junio). Fuera de la temporada de crecimiento todas las áreas permanecían

expuestas al pastoreo. En síntesis, se aplicaron cuatro tratamientos de regímenes de pastoreo en campos con dos cargas diferentes de pastoreo (pastoreo moderado y pastoreo intenso), en dos temporadas contrastantes (seca y húmeda) y en dos especies de gramíneas dominantes que son consumidas por los ovinos (*Poa ligularis* y *Pappostipa speciosa*).

Cuadro 4.1. Tratamientos de manejo de los descansos al pastoreo (regímenes) durante la temporada de crecimiento (R1: pastoreo continuo; R2: descanso-pastoreo; R3: pastoreo-descanso; R4: descanso continuo). En línea **negra** se indican los períodos de pastoreo y en línea **gris** los de descanso. Los regímenes fueron aplicados en dos temporadas de crecimiento, en dos cargas de pastoreo y en dos especies de pastos.

Tratamientos	Primavera	Verano	Otoño
Régimen 1 (R1)	[Línea negra continua]		
Régimen 2 (R2)	[Línea gris]	[Línea negra]	[Línea negra]
Régimen 3 (R3)	[Línea negra]	[Línea gris]	[Línea gris]
Régimen 4 (R4)	[Línea gris continua]		

Estimación del crecimiento de plantas

En las plantas seleccionadas y marcadas de las dos especies de pastos, se estudió la dinámica temporal de sus diámetros, su altura, el material muerto en pie, la tasa de macollaje y la producción de hojas durante las dos estaciones de crecimiento. Para estimar la tasa de macollaje y el número de hojas acumuladas se marcaron dos macollos por planta (macollos madre) y se contó el número de hojas y macollos acumulados durante las estaciones de crecimiento. También se estimó el número de estructuras reproductivas por planta y el porcentaje de plantas que presentaban signos de

defoliación reciente por ovinos. Además, a las parcelas se sembraron semillas en parches de suelo desnudo rodeados por pastos y se midió el número de plántulas emergidas. Se colocaron cantidades de semillas conocidas de *Poa ligularis* (50 semillas), *Pappostipa speciosa* (10 semillas), *Pappostipa humilis* (10 semillas) y *Bromus pictus* (10 semillas) al final de la primera estación de crecimiento (mayo), para evaluar directamente el efecto del pisoteo de los animales. Las semillas se colocaron en pequeñas áreas (10 x 5 cm) delimitadas con una malla para poder seguir la emergencia sin confundirla con la emergencia natural. La emergencia fue medida en septiembre y noviembre y las plántulas emergidas fueron censadas durante el otoño siguiente (luego de ocurrida la temporada de crecimiento húmeda) para estimar la supervivencia.

Análisis de datos

La influencia general de las temporadas de crecimiento (seca y húmeda), de las cargas de pastoreo (moderado e intenso) y de las especies (*Poa ligularis* y *Pappostipa speciosa*) sobre las variables de crecimiento de plantas individuales, fue evaluada mediante un ANOVA factorial con los tres factores para cada variable (diámetro, altura, % mata muerta, acumulación de hojas y macollos), promediando los valores de los regímenes de pastoreo. Para evaluar el efecto de los regímenes de pastoreo sobre las variables de crecimiento se realizaron particiones por estación de crecimiento, historia de pastoreo y especie debido a la existencia de dobles y triples interacciones entre los factores y se hizo un ANOVA en cada condición entre los cuatro regímenes de pastoreo (n=4, promediando los valores de las 4 plantas por parcela). En todos los casos se utilizó el diámetro promedio y la altura inicial de cada planta como covariable. Los resultados de plántulas emergidas y supervivientes se evaluaron con ANOVA entre los regímenes de pastoreo. Para evaluar el porcentaje de plantas defoliadas se realizaron

ANOVA, comparando por un lado las especies, la estación de crecimiento y la historia de pastoreo, y por otro lado, haciendo particiones de estas variables y comparando entre los regímenes de manejo del pastoreo. Se utilizó el test de Tukey para comparar las medias post-hoc los ANOVA.

RESULTADOS

El crecimiento de las plantas en términos de diámetro promedio, altura y el porcentaje de mata muerta, dependió de la identidad de la especie, la temporada de crecimiento y la carga (Figuras 5.1a, b y c). El aumento en el diámetro promedio de las matas de pastos fue mayor en las plantas de *Poa ligularis* en pastoreo intenso y durante la temporada seca, en comparación con la misma especie en las otras condiciones y en comparación con *Pappostipa speciosa* en todos los casos. Sin embargo, el cambio en general fue muy pequeño, <1 cm en casi todas las condiciones (Figura 5.1a). La altura de *Poa ligularis* se incrementó en las dos condiciones de pastoreo durante la temporada húmeda y bajo pastoreo intenso durante la temporada seca. En cambio, disminuyó bajo pastoreo moderado en la temporada seca. En *Pappostipa speciosa* la altura disminuyó en todos los casos, principalmente en pastoreo moderado durante la temporada seca (Figura 5.1b). Los cambios en la altura también fueron pequeños, <2 cm. La cantidad de material muerto de las matas en general cambió poco (alrededor del 10 % o menos) y tendió a aumentar en la temporada seca, excepto en el caso de *Poa ligularis* bajo pastoreo intenso, y a disminuir en la temporada húmeda (Figura 5.1c).

El número de hojas acumuladas y número de macollos por macollo marcado se comportaron de manera similar y sus respuestas fueron mayores en la temporada húmeda que en la seca (Figuras 5.2a y b). *Poa ligularis* incrementó en mayor medida el número de hojas que *Pappostipa speciosa* durante la temporada húmeda (Figura 5.2a). En cambio, la carga de pastoreo no afectó significativamente estas dos variables (Figuras 5.2a y b).

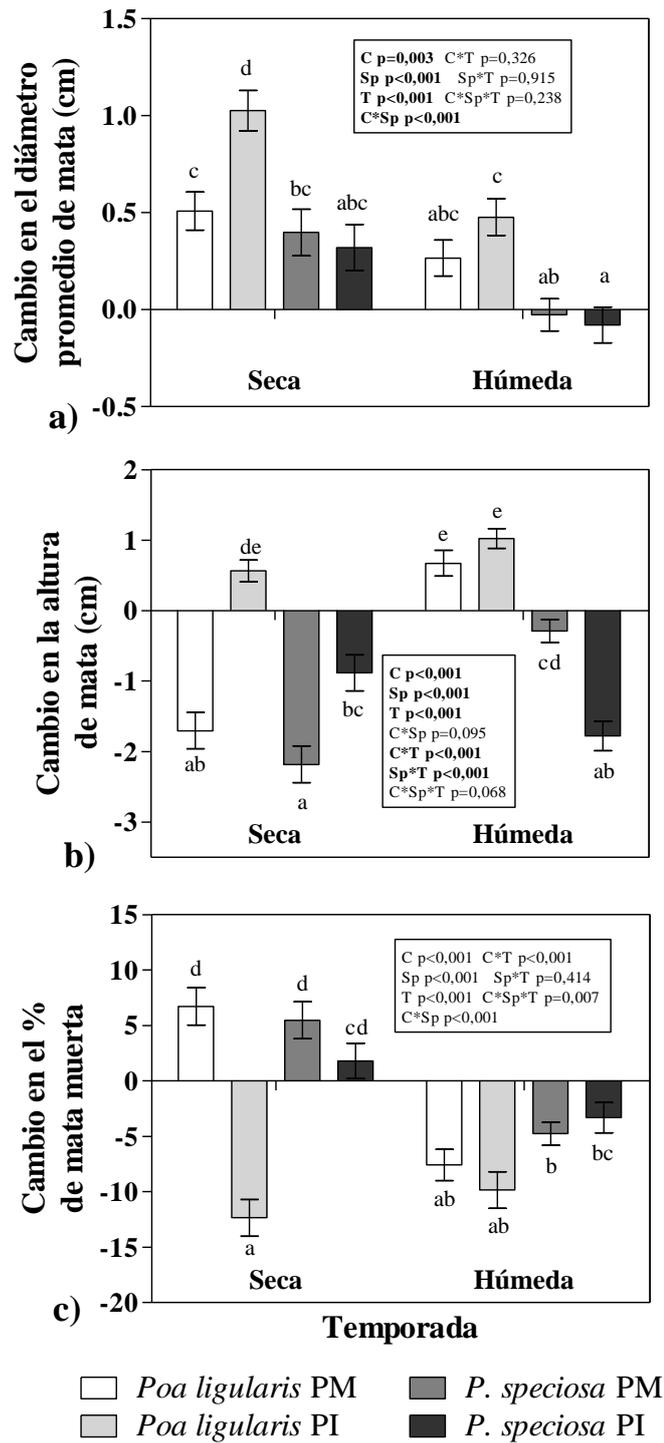


Figura 5.1. a) Cambio, con respecto a la medición al comienzo de la estación de crecimiento, en el diámetro promedio de mata, b) la altura de mata y c) el porcentaje de mata muerta en función de la carga animal histórica (C) (PM: Pastoreo Moderado; PI: Pastoreo Intenso), la especie (Sp) y la temporada (T). Las barras corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. La tabla indica los valores P resultantes de un ANOVA factorial entre las especies, la estación de crecimiento y la historia de pastoreo. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$ test de Tukey).

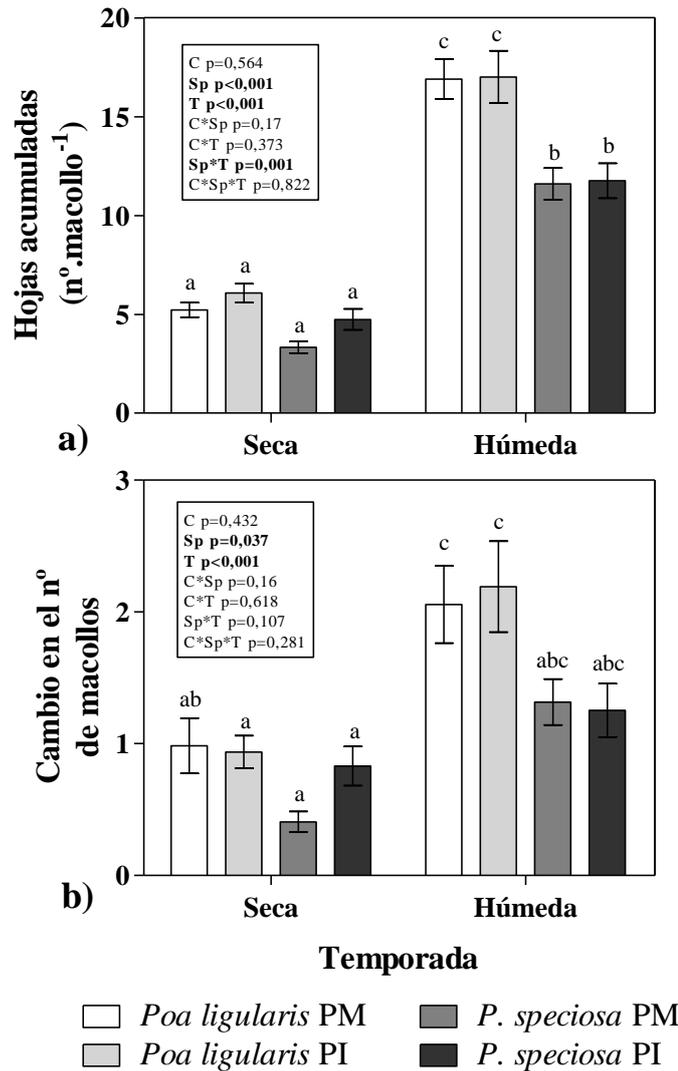


Figura 5.2. a) Número de hojas acumuladas y **b)** cambio en el número de macollos por macollo madre en función de la carga animal histórica (C) (PM: Pastoreo Moderado; PI: Pastoreo Intenso), la especie (Sp) y la temporada (T). Las barras corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. La tabla indica los valores P resultantes de un ANOVA factorial entre las especies, la estación de crecimiento y la historia de pastoreo. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$ test de Tukey).

El manejo de descansos estacionales (regímenes) no afectó el cambio en el tamaño de las plantas de las dos especies. El diámetro promedio, la altura y el porcentaje de material muerto de las matas no difirió entre los regímenes de pastoreo en ninguna de las condiciones ($p > 0,05$ en todos los casos). El número de estructuras reproductivas por planta tampoco difirió entre los tratamientos de manejo del pastoreo en ninguna

condición ($p > 0,05$ en todos los casos). En cambio, el régimen de pastoreo modificó significativamente la cantidad de hojas acumuladas y la tasa de macollaje de ambas especies en la temporada húmeda, mientras que no hubo diferencias significativas en estas variables en la temporada seca (Figuras 5.3 y 5.4). En la temporada húmeda, el número de hojas acumuladas fue significativamente mayor en el régimen 4 (descanso durante toda la estación de crecimiento) que en los otros regímenes en las dos especies bajo pastoreo moderado (Figura 5.3a y b). Bajo pastoreo intenso, la cantidad de hojas acumuladas también fue mayor en el régimen 4, pero en *Poa ligularis* difirió significativamente sólo entre los regímenes 4 y 1 (Figura 5.3c) y en *Pappostipa speciosa* entre el 4 y el 1 y 2 (Figura 5.3d). El cambio en el número de macollos mostró patrones similares a los de la cantidad de hojas, encontrándose diferencias significativas durante la temporada húmeda, donde el incremento fue en general mayor en el régimen 4 (Figura 5.4).

La única especie que tuvo plántulas emergidas fue *Bromus pictus*. Los valores no cambiaron con los tratamientos ($p > 0,05$) y el promedio fue de 55 % de las semillas colocadas. Las otras especies de pastos tuvieron una emergencia nula en todas las condiciones experimentales. La supervivencia de las plántulas de *Bromus pictus* emergidas también fue nula pues no se encontraron plántulas vivas en el otoño siguiente.

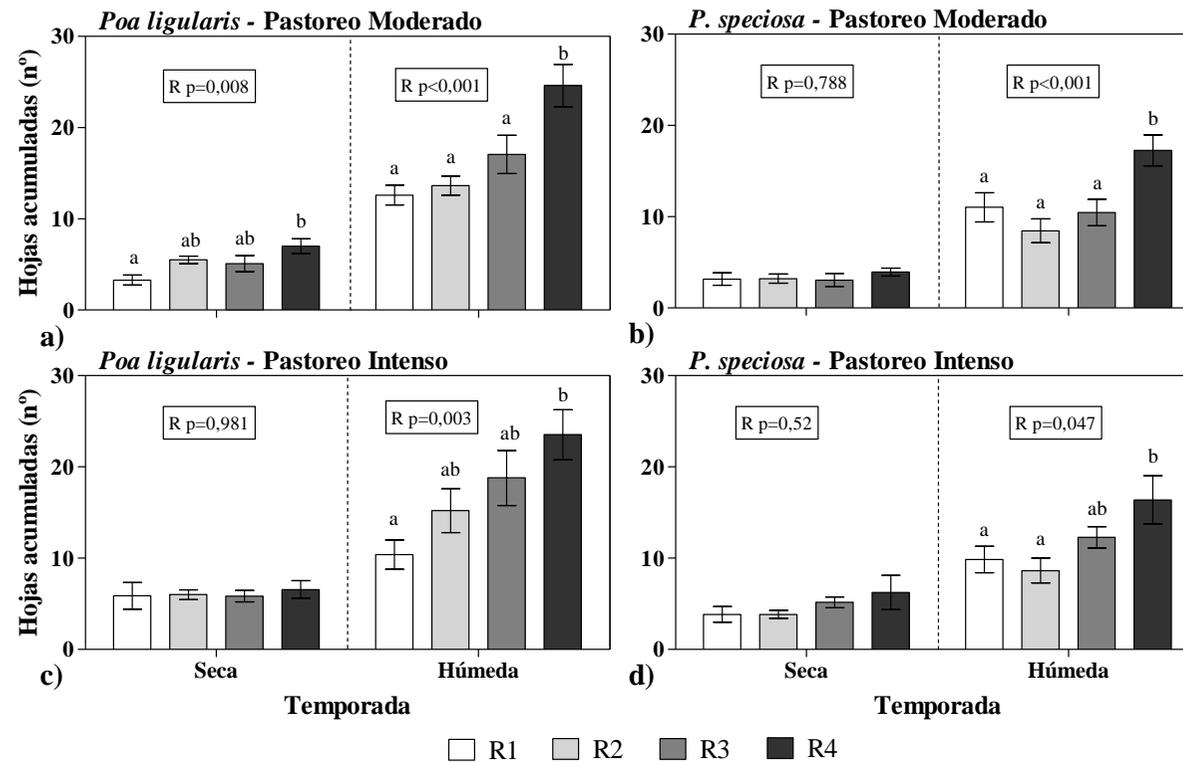


Figura 5.3. Efecto del manejo del pastoreo sobre el número de hojas acumuladas por macollo madre en *Poa ligularis* y *Pappostipa speciosa* en dos historias de pastoreo (Pastoreo Moderado y Pastoreo Intenso) y durante dos temporadas de crecimiento (seca y húmeda). Las barras corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. Las tablas indican los valores P resultantes de un ANOVA entre los regímenes de pastoreo (R1: pastoreo continuo; R2: descanso-pastoreo; R3: pastoreo-descanso; R4: descanso continuo). Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los regímenes para temporada (test de Tukey).

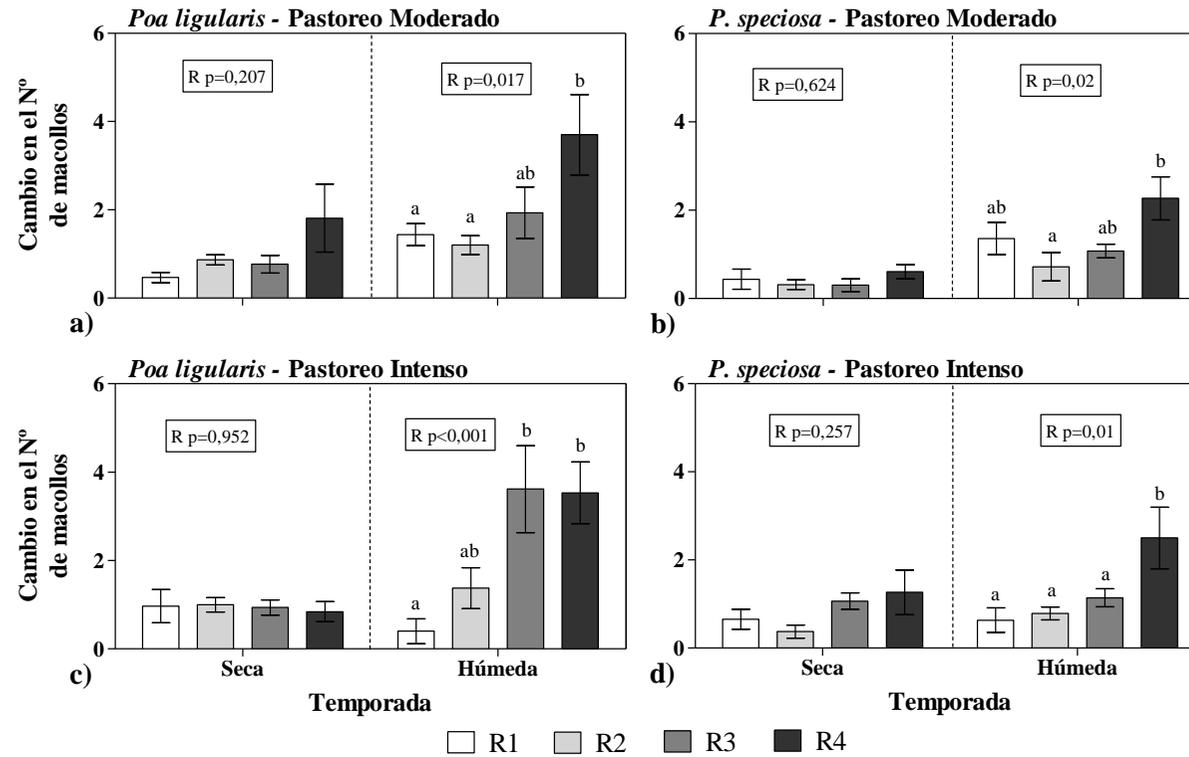


Figura 5.4. Efecto del manejo del pastoreo sobre el cambio en el número de macollos por macollo madre en *Poa ligularis* y *Pappostipa speciosa* en dos historias de pastoreo (Pastoreo Moderado y Pastoreo Intenso) y durante dos temporadas de crecimiento (seca y húmeda). Las barras corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. Las tablas indican los valores P resultantes de un ANOVA entre los regímenes de pastoreo (R1: pastoreo continuo; R2: descanso-pastoreo; R3: pastoreo-descanso; R4: descanso continuo). Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los regímenes para cada temporada (test de Tukey).

En las plantas de *Poa ligularis* se detectaron mayores rastros de defoliación reciente durante las dos temporadas que en *Pappostipa speciosa*. En esta última especie prácticamente no se registraron rastros de defoliación. A su vez, la defoliación registrada en *Poa ligularis* difirió entre los tratamientos de manejo del pastoreo. En lotes con carga intensa, se encontraron más rastros de defoliación en los regímenes 1, 2 y 3, con más del 70 % de las plantas defoliadas, que en el régimen 4, donde la defoliación fue nula ($p < 0,05$). En los lotes con cargas de pastoreo moderadas, el patrón de los regímenes de pastoreo fue el mismo ($p < 0,05$), pero el porcentaje de plantas defoliadas en los regímenes 1, 2 y 3 en promedio fue del 40 %.

DISCUSIÓN

El pastoreo continuo, en general, afecta negativamente a las plantas de las especies preferidas al defoliarlas reiteradamente incluso en áreas con carga animal promedio moderada o leve (Teague et al. 2009; Capítulo III). Este deterioro se magnifica en parches muy seleccionados por los herbívoros donde el pastoreo continuo no permite la recuperación (Teague y Dowhower 2003). Para revertir este proceso, se ha sugerido que los descansos al pastoreo pueden servir para controlar la defoliación y el rebrote de especies preferidas (Teague et al. 2004; Teague et al. 2009). Sin embargo, éstos serían eficientes en condiciones adecuadas para el crecimiento de las plantas. En zonas áridas y semi-áridas el crecimiento de las plantas está limitado en última instancia por la baja disponibilidad de agua (Austin 2011). Los resultados de este trabajo sugieren que, en este tipo de zonas, las respuestas de las plantas individuales a los descansos dependen efectivamente de las condiciones durante la estación de crecimiento. En las especies preferidas estudiadas, si bien el crecimiento de los individuos fue muy bajo durante las dos temporadas estudiadas, se encontró que se acumularon más hojas y macollos durante la estación de crecimiento del año húmedo y sólo hubo respuestas al manejo del pastoreo con descansos en esta temporada. Estos resultados aportan evidencias a favor de la hipótesis que indica que los descansos mejoran la condición de las plantas de las especies preferidas cuando la disponibilidad de agua no limita marcadamente su crecimiento, aunque el efecto positivo fue pequeño. La ausencia de cambios en la temporada seca indica, por otro lado, que el pastoreo continuo no afecta negativamente las plantas en relación a los descansos estacionales bajo estas condiciones, pues a pesar del bajo crecimiento no disminuye su tamaño como consecuencia de la defoliación. Esto puede deberse a que estas plantas no son muy

consumidas en años secos en presencia de los herbívoros o que, en las plantas descansadas, la biomasa que no se llevan los herbívoros se pierde de todas maneras producto de la sequía.

Los ecosistemas áridos tienen escasa previsibilidad en el crecimiento de las plantas debido a la precipitación limitada y errática (Noy-Meir 1973). A medida que aumenta la aridez y la variabilidad en el crecimiento de las plantas, el beneficio potencial de los descansos se vuelve menos importante (Taylor et al. 1993; Holechek et al. 2001; Ward et al. 2004; Bailey y Brown 2011). Los resultados de este trabajo se corresponden con un análisis teórico de Müller et al. (2007) que indica que los descansos en años secos no tienen ningún efecto positivo. La baja disponibilidad de agua en el suelo o las temperaturas extremas limitan las posibilidades de respuestas positivas de la vegetación (Heitschmidt et al. 2005; Gillen y Sims 2006). Es importante destacar que los períodos de descanso permitirían la recuperación sólo si las condiciones de crecimiento son adecuadas pues la capacidad de mejorar el vigor de las especies preferidas depende de la disponibilidad de recursos (Lee y Bazzaz 1980; Wallace et al. 1984; Coughenour et al. 1985; Polley y Detling 1989; Louda et al. 1990; Holechek et al. 1999; Müller et al. 2007).

La cuestión de lo que constituye una adecuada recuperación de especies en ambientes de pastoreo áridos y semi-áridos no ha sido un tema muy explorado en la investigación (Teague et al. 2009). El escaso crecimiento del tamaño de las matas implica que las respuestas en este sistema son lentas y la recuperación de la vegetación en áreas muy degradadas a través del manejo del pastoreo se lograría en el mediano o largo plazo. La mayor cantidad de hojas acumuladas y la mayor tasa de macollaje principalmente cuando el descanso al pastoreo duró toda la estación de crecimiento,

indica del mismo modo que los periodos de descanso para lograr revertir el deterioro deben ser prolongados. En cambio, el efecto de los regímenes de descansos más cortos, tuvieron menor o nulo efecto sobre el crecimiento y la defoliación de las plantas. Sólo en algunos casos, los descansos cortos en la segunda mitad de la estación de crecimiento difirieron del régimen de pastoreo continuo. Estos resultados concuerdan con la idea de que en las zonas más xéricas los beneficios de los períodos de descanso cortos pueden ser relativamente pequeños en comparación con la ventaja de largos períodos de recuperación (Teague et al. 2009) debido a las bajas tasas de crecimiento de la plantas. Además de los descansos son necesarios largos periodos favorables en términos de condiciones climáticas para la recuperación de los pastos más preferidos. Por estas razones, se ha propuesto que los ecosistemas más áridos en general requieren períodos largos de recuperación (Heitschmidt y Taylor 1991), a menudo superiores a un año (Bradford 1998; Howell 2006).

En la mayoría de los sistemas de pastoreo de las regiones semiáridas las unidades de manejo son amplias y heterogéneas (Teague et al. 2009; Laca 2009; Bailey y Brown 2011). Debido a esto y a los numerosos procesos estocásticos que regulan la composición y la productividad en los sistemas naturales, es difícil, y a veces hasta engañoso, proponer recetas para el manejo del pastoreo (Archer y Smeins 1991). Frecuentemente, los métodos de manejo en zonas semi-áridas tienen una alta tasa de fracaso, y aún exitosos, pueden no ser económicamente viables. Por consiguiente, es esencial adquirir una comprensión funcional de los procesos ecológicos básicos que impulsan los sistemas naturales y desarrollar estrategias de manejo flexibles dentro de las restricciones impuestas por el clima y por el suelo (Archer y Smeins 1991). En este contexto, el diseño de sistemas de pastoreo tiene generalmente la falla conceptual en la

nula flexibilidad del movimiento del ganado que no permite el ajuste espacial y temporal de la presión de pastoreo a la variación en la calidad y cantidad del forraje (Fynn 2012). Esa falla impide que el ganado doméstico se comporte como ingeniero de ecosistema que promueva la maximización de la disponibilidad de forraje (Capítulo III). De manera similar, los periodos de descanso fijos de la mayoría de los sistemas de pastoreo pueden no coincidir con los pulsos claves de lluvia y mineralización de nutrientes en la época de crecimiento y entonces se reduce la eficiencia en recuperar funcionalmente los pastos pastoreados (Fynn 2012). En este sentido, el presente trabajo aporta evidencias preliminares de cuál debería ser la duración de los descansos al pastoreo y en qué condiciones pluviométricas serían efectivos en el sitio de estudio.

Por último, cabe destacar que los establecimientos ganaderos en las estepas patagónicas, deben tener áreas de pastoreo donde se puedan poner los animales durante los descansos en la estación de crecimiento de las estepas y realizar un pastoreo diferido de las mismas, para que el manejo aquí propuesto sea efectivo. En este sentido, se podría utilizar veranadas o mallines, que son áreas más húmedas y productivas (Buono et al. 2010), y por lo tanto, requerirían menores periodos de recuperación y se requeriría mucha menor superficie para sostener la misma cantidad de animales.

CAPÍTULO VI

Discusión General

MOTIVACIÓN, HIPÓTESIS Y RESULTADOS PRINCIPALES

Conocer los patrones que genera y mantiene el pastoreo y los procesos involucrados en las comunidades vegetales ha sido un tema central en la ecología de pastizales (Milchunas y Lauenroth 1993). Cambios florísticos en la comunidad y cambios en la productividad o biomasa aérea han sido descriptos en ecosistemas de pastoreo de todo el mundo desde hace varias décadas (Noy-Meir et al. 1989; Westoby et al. 1989; Briske 1991; Briske y Heitschmidt 1991; Milchunas y Lauenroth 1993). Sin embargo, otros cambios han sido menos explorados empíricamente, como los de la biomasa subterránea específica, los cambios en la estructura de tamaños y morfología de las poblaciones de especies con diferente preferencia o, a nivel ecosistema, los reservorios de C y N. El propósito general de esta Tesis fue avanzar en el conocimiento del efecto y la respuesta al manejo del pastoreo sobre los patrones a distintos niveles jerárquicos, desde plantas hasta ecosistemas pasando por poblaciones. Mi trabajo se desarrolló en estepas áridas de la Patagonia que es un sistema para el cual la larga historia de investigación permite contar con datos científicos y una acabada descripción de su historia natural. Por un lado, estudié el efecto de la historia de pastoreo sobre la biomasa aérea y subterránea a nivel específico (Capítulo II) y sobre el abastecimiento de servicios ecosistémicos de provisión y regulación asociados al C y al N (Capítulo IV). Por otro lado, evalué el efecto de la presión de pastoreo histórica sobre la estructura poblacional de las especies de pastos y sobre la morfología de sus individuos (Capítulo III) y el efecto del manejo de los tiempos de pastoreo y descanso sobre el crecimiento de plantas individuales de las gramíneas claves en términos forrajeros (Capítulo V).

Con respecto a las hipótesis de la Tesis, se planteó que el pastoreo selectivo no sólo disminuye la biomasa aérea sino también la subterránea de las especies preferidas

debido a su consumo reiterado y cambia la de las especies menos preferidas, en una magnitud y sentido variables de acuerdo a la intensidad del pastoreo. Por lo tanto la respuesta en la biomasa total, los reservorios de C y N y la provisión de forraje, dependen de la intensidad de pastoreo (Capítulos II y IV). Efectivamente el pastoreo disminuyó la biomasa aérea de las especies preferidas, y en menor medida la subterránea (Figura 2.2), pero la biomasa, los reservorios totales de C y N aéreos y la disponibilidad de forraje se maximizaron en áreas pastoreadas moderadamente debido a la compensación en las especies menos preferidas (Figuras 4.1, 4.2, 4.3 y Tabla 4.1). En cambio, no se detectaron cambios en la biomasa y los reservorios subterráneos totales de los primeros 20 cm de suelo con el pastoreo (Figura 2.1). En mi conocimiento este es el primer estudio que describe de manera crítica los cambios en la biomasa radical específica a nivel de comunidad en un ecosistema de pastoreo semiárido. Frank et al. (2010) aportan datos sobre frecuencia relativa aunque ellos mismos admiten que existe una debilidad al tratar de homologar frecuencia con biomasa.

A escala de población, se evaluó la hipótesis que indica que el ganado selecciona reiteradamente los mismos individuos de especies preferidas, afectando negativamente su desempeño al defoliarlas frecuentemente, y consume en mucha menor medida a las plantas de especies menos preferidas. De esta manera, el pastoreo sesgaría la distribución de tamaños poblacional hacia mayor frecuencia de individuos pequeños, disminuiría el tamaño promedio de las plantas y la densidad poblacional de las especies preferidas. A su vez, si la presión de pastoreo fuese moderada, se incrementaría la heterogeneidad poblacional entre individuos ya que algunos son seleccionados y muy consumidos y otros acumulan material muerto y son evadidos. En cambio, en especies menos preferidas, estas variables aumentarían en distinta medida, dependiendo de la

selectividad del pastoreo y de cómo cambian las interacciones inter-específicas entre las especies que componen la comunidad. Los resultados presentados en el Capítulo III aportaron evidencias a favor de esta hipótesis. El pastoreo modificó la morfología de los individuos y la estructura poblacional de las especies preferidas (Figuras 3.3, 3.4 y 3.5). Al pasar de pastoreo moderado a clausura longeva, los individuos de las especies más preferidas fueron más grandes, pero con gran cantidad de material muerto. Al intensificarse el pastoreo, disminuyó la densidad de las especies preferidas, y las especies menos preferidas se favorecieron (Figura 3.2). De esta manera, excluir los animales en el largo plazo o intensificar el pastoreo resulta negativo para el sistema principalmente desde la perspectiva de las poblaciones de pastos preferidas.

A nivel de planta individual y en términos de manejo de los períodos de pastoreo y descanso, la última hipótesis que estudié plantea que los descansos al pastoreo, al evitar el consumo, mejoran la condición de los individuos de las especies de pastos preferidas. Los resultados indicaron que las respuestas de las plantas individuales dependieron de la precipitación caída durante la estación de crecimiento. Las plantas acumularon más hojas y tuvieron mayor tasa de macollaje cuando los descansos fueron prolongados y en la estación de crecimiento húmeda, no encontrándose respuesta al manejo de descansos en la estación de crecimiento seca (Figuras 5.3 y 5.4).

Finalmente, la hipótesis general de la tesis plantea que el ganado se comporta como un ingeniero ecosistémico en la medida en que el pastoreo selectivo puede generar cambios en la composición de las comunidades y su heterogeneidad espacial. Cargas moderadas y variables en el tiempo podrían mejorar la sustentabilidad del sistema, pero en cambio, a medida que se intensifica el uso, el pastoreo rompe con los circuitos de retroalimentación favorables para el funcionamiento del ecosistema. La

sequía, otro disturbio, puede interactuar negativamente con las cargas animales constantes generando un proceso de degradación de la estructura y el funcionamiento. Los resultados de mis estudios aportaron evidencias empíricas a escala de unidades de manejo pecuario que respaldan esta hipótesis general e indican que principalmente moderar la carga, pero también realizar descansos, permiten ajustar el pastoreo de manera de mejorar el funcionamiento del ecosistema y reducir sus efectos no deseados sobre la vegetación.

CONTRIBUCIONES

Una corriente de pensamiento reciente asume que el disturbio de pastoreo por grandes herbívoros es un elemento esencial para la existencia de los ecosistemas de pastoreo (Derner et al. 2009). En capítulos anteriores se mencionó que un herbívoro doméstico como la oveja puede ser considerado como especie ingeniera del ecosistema debido a los grandes efectos que tiene sobre la vegetación en relación a su abundancia (Jones et al. 1994). En esta Tesis se demostró que el impacto de las ovejas sobre diferentes atributos del ecosistema puede ser importante y no siempre negativo, principalmente debido a que es un herbívoro muy selectivo (Golluscio et al. 2005). El pastoreo, cuando es moderado, tiene la capacidad de incrementar el abastecimiento de los servicios ecosistémicos de provisión y regulación asociados al C (Capítulo IV). Al mismo tiempo, el pastoreo moderado maximiza la cantidad total de forraje disponible, principalmente porque incrementa su disponibilidad a nivel de planta (Capítulo III), que es la escala a la cual interactúa directamente el herbívoro con las plantas. Es decir que la oveja podría generar una ingeniería positiva, aumentando la disponibilidad de su propio alimento en comparación con el ecosistema sin herbívoros domésticos (clausuras), en el cual la disponibilidad de forraje es menor en cantidad (Capítulo IV) y también en

calidad, debido a la acumulación de material muerto en los individuos que disminuye su accesibilidad (Capítulo III). El gradiente de pastoreo estudiado permitió corroborar que la ampliación de la carga a 0,4 EO/ha (pastoreo intenso) invierte el efecto hasta hacerlo negativo para los mismos atributos pues disminuye marcadamente la productividad forrajera, el C contenido en la biomasa, la densidad y el tamaño de las plantas preferidas (Capítulos II, III y IV).

En cuanto al manejo del pastoreo ovino, mi Tesis muestra que moderar la carga (Capítulos II, III y IV) combinado con descansos estratégicos en momentos donde la disponibilidad hídrica permita la recuperación de las gramíneas clave (Capítulo V), serían herramientas adecuadas para el manejo de la vegetación a través del pastoreo. Tal combinación de acciones permitiría mantener una producción sostenible en el tiempo sin degradar el capital natural (principalmente forraje) de este sistema.

Habitualmente, el efecto del pastoreo a nivel de comunidad y ecosistema ha sido abordado con una aproximación que resulta en una “caja negra” ya que no permite identificar los procesos o mecanismos detrás de los patrones descriptos. En otros casos se ha abordado un enfoque reduccionista y ha faltado integración. Mi trabajo ha utilizado en forma complementaria un enfoque holístico y otro reduccionista, al estudiar las respuestas de las plantas individuales y de las poblaciones junto con la de la biomasa y productividad forrajera de la comunidad. El gradiente de pastoreo utilizado permitió estudiar el efecto acumulativo de distintos escenarios de pastoreo y variación ambiental, lo cual permite entender mejor los efectos de la herbivoría selectiva de las ovejas. En el mismo sentido, el estudio por un par de años de la dinámica de macollos y crecimiento de plantas individuales ante la acción de una sequía marcada y prolongada permitió contar con un contexto ambiental de estrés que es fundamental para entender las

respuestas al pastoreo de largo plazo de los ecosistemas áridos (Oesterheld et al. 1999; Bailey y Brown 2011).

Hasta la actualidad han sido exhaustivamente descriptos los cambios en la composición y en la heterogeneidad aérea de las comunidades producto del pastoreo y también el efecto de la defoliación a escala de planta, pero en general la conexión entre estos niveles de respuesta y lo que ocurre en la porción subterránea de la vegetación ha sido mucho menos explorada. En esta Tesis se estudiaron las respuestas en la heterogeneidad poblacional de las especies con distinta preferencia (Capítulo III) que explican los cambios en la composición a nivel de comunidad, y por otro lado, se evaluaron los cambios en la composición de la biomasa en la porción subterránea de las comunidades, relacionando éstos cambios con la porción aérea (Capítulo II). Estas descripciones permiten entender más acabadamente el efecto del pastoreo doméstico sobre la vegetación y mejorar la capacidad de utilizar el mismo como herramienta para manejar la vegetación natural en busca de frenar o revertir el deterioro descrito en las zonas áridas en general (Reynolds et al. 2007).

PERSPECTIVAS

Los resultados reportados en mi Tesis y la discusión presentada pretenden generar nuevas preguntas o perspectivas sobre el efecto del pastoreo selectivo en la vegetación de estepas áridas. La estructura de la vegetación puede determinar la jerarquía de los controles en las decisiones de pastoreo de los animales (Bertiller y Ares 2008). En ecosistemas áridos y semi-áridos, los lotes en general son heterogéneos y de gran tamaño (Teague et al. 2009; Laca 2009; Bailey y Brown 2011). A escala de potrero, los patrones espaciales de uso repetido de áreas preferidas y evasión de las menos preferidas son muy marcados en estos ecosistemas (Senft et al. 1987; Bailey et al.

1996). El resultado de este proceso es una carga efectiva mucho mayor a la promedio en los parches preferidos y el consecuente deterioro de los recursos en esas áreas localizadas (Teague et al. 2009). El área utilizada por los animales cambia con aspectos intrínsecos del ecosistema (como su heterogeneidad ecológica) y decisiones de manejo (como el tamaño y forma del lote, la carga animal, la cantidad y distribución de aguadas o los sitios en que se proporcionan suplementos) (Laca 2009; Bailey y Brown 2011). En los estudios realizados en esta Tesis avancé en describir el efecto de la herbivoría sobre varios aspectos, aunque en situaciones promedio en distintos lotes o campos. Sin embargo, estos aspectos permanecen aun poco explorados a escala de lote asociado a gradientes de uso (piósferas).

En ecosistemas áridos y semi-áridos, en general, la vegetación es, como se mencionó, muy heterogénea espacialmente y está organizada en un mosaico de dos fases: parches con alta cobertura y biomasa y parches de baja cobertura en los que la biomasa está esparcida (Aguiar y Sala 1999). El pastoreo puede ser selectivo a esta escala en la medida que selecciona qué tipo de parche utilizará preferentemente (Bisigato y Bertiller 1997). En algunos sistemas se ha descrito que el uso pastoril erosiona el mosaico de la comunidad disminuyendo la importancia relativa de los parches de alta cobertura (Bisigato y Bertiller 1997). En otros, en cambio, se ha encontrado que la estructura en mosaico de dos fases se mantiene aun con altas cargas animales (Cipriotti y Aguiar 2005). En esta Tesis estudié la selectividad del ganado sobre las plantas individuales y cómo eso modifica las distribuciones de tamaños poblacionales en especies de diferente preferencia, pero aún resta conocer más exactamente cómo interactúa la morfología e identidad de las plantas con el mosaico de vegetación y el pastoreo.

Finalmente, se conoce que la productividad primaria, según muestra un análisis macro-ecológico, restringe la proporción de productividad que puede ser consumida por los herbívoros (Oesterheld et al. 1992, 1999; Golluscio et al. 1998). De esta manera, la productividad primaria controlaría la selectividad a las escalas mencionadas en los párrafos anteriores a través de cambios en las especies dominantes en términos de preferencia debido a que con el aumento de la productividad disminuye tanto el grado de xerofitismo de las especies como las diferencia interespecíficas en xerofitismo, cambiando la resistencia a la herbivoría. En esta Tesis se evaluó la respuesta en un solo sistema, pero comparar la interacción planta herbívoro a distintas escalas en ecosistemas de distinta productividad mejoraría el entendimiento de la selectividad de los herbívoros, sigue siendo un tema central en la ecología de ecosistemas pastoriles y que requiere un enfoque equivalente al practicado en esta Tesis.

BIBLIOGRAFÍA

- Adler, P.B., Raff, D.A. y Lauenroth, W.K. (2001). The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*, 128:465-479.
- Agricultural Research Council (1980). The nutrient requirement of ruminant livestock. Farntrun Royal: Commonwealth Agricultural Bureaux.
- Aguiar, M.R., Paruelo, J.M., Sala, O.E., y Lauenroth, W.K. (1996). Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: An example from the Patagonian steppe. *Journal of Vegetation Science*, 7:381-390.
- Aguiar, M.R. y Sala, O.E. (1998). Interactions among grasses, shrubs, and herbivores in Patagonian grass-shrub steppes. *Ecologia Austral*, 8:201-210.
- Aguiar, M.R. y Sala, O.E. (1999). Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 273-277.
- Aguiar, M.R. (2005). Biodiversity in grasslands: current changes and scenarios for the future. pp 273-293 en Reynolds, S; Frame, J, editors. *Grasslands: Developments, Opportunities, Perspectives*. Food and Agricultural Organization (FAO), Rome.
- Aguiar, M.R. y Román, M.E. (2007). Restoring forage grass populations in arid Patagonian rangeland. in J. Aronson, S. Milton & J. Blignaut, editors. *Restoring Natural Capital: Science, Business, and Practice Restoring Natural Capital*. Island Press.
- Archer, S. y Tieszen, L.L. (1986). Plant responses to defoliation: hierarchical considerations, p. 45-59. In: Gudmundsson (ed.), *Grazing research at northern latitudes*. Plenum, New York.
- Archer, S.A. y Smeins, F.M. (1991). Ecosystem-level processes. In: R.K. Heitschmidt and J.W. Stuth (eds.) *Grazing management: An ecological perspective*. Timber Press. p.109-139.
- Ares J.O., Beeskow A.M., Bertiller M.B., Rostagno C.M., Irisarri M.P. y Anchorena J. (1990). Structural and dynamic characteristics of overgrazed grasslands of northern Patagonia, Argentina. In: Breymeyer A. (ed.), *Managed Grasslands. Regional Studies*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, pp. 268-274.
- Ares, J.O. (2007). Systems valuing of natural capital and investment in extensive pastoral systems: Lessons from the Patagonian case. *Ecological Economics*, 62:162-173.
- Arrendondo, J.T. y Johnson, D.A. (1999). Root architecture and biomass allocation of three range grasses in response to nonuniform supply of nutrients and shoot defoliation. *New Phytologist*, 143:373-385.
- Asner, G.P., Elmore, E., Martin, R.E. y Olander, L. (2004). Grazing systems and global change. *Annu. Rev. Env. Resour.*, 29:261-299.
- Augustine, D.J. y McNaughton, S.J. (1998). Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: Herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management*, 62:1165-1183.
- Austin, A.T. (2011). Has water limited our imagination for aridland biogeochemistry? *TREE*, 26: 229-235.
- Bailey, D.W., Gross, J.E., Laca E.A., Rittenhouse, L.R., Coughenour, M.B., Swift, D.M. y Sims, P.L. (1996). Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Management*, 49:386-400.
- Bailey, D.W., Dumont, B. y Wallisdevries, M.F. (1998). Utilization of heterogeneous grasslands by domestic herbivores: Theory to management. *Ann. Zootech.*, 47:321-333.

- Bailey, D.W. (2005). Identification and creation of optimal habitat conditions for livestock. *Rangeland Ecology & Management*, 58:109-118.
- Bailey, D.W., y Brown, J.R. (2011). Rotational Grazing Systems and Livestock Grazing Behavior in Shrub-Dominated Semi-Arid and Arid Rangelands. *Rangeland Ecology & Management*, 64:1-9.
- Baldi, R. (2001). Guanacos and sheep: evidence for continuing competition in arid Patagonia. *Oecologia*, 129:561-570.
- Barnes, M.K., Norton, B.E., Maeno, M., y Malechek, J.C. (2008). Paddock Size and Stocking Density Affect Spatial Heterogeneity of Grazing. *Rangeland Ecology & Management*, 6:380-388.
- Becker, G.F., Busso, C.A., Montani, T. Orchansky, A.L., Brevedan, R.E., Burgos, M.A. y Flemmer, A.C. (1997). Effects of defoliation of *Stipa tenuis* and *Piptochaetium napostaense* at different phenological stages: Demography and growth. *Journal of Arid Environments*, 35:251-268.
- Belsky, A.J. (1986). Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist*, 127:870-892.
- Bennett, E.M., Peterson, G.D. y Gordon, L.J. (2009). Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecology Letters*, 12:1394-1404.
- Bertiller, M.B., y Ares, J.O. (2008). Sheep Spatial Grazing Strategies at the Arid Patagonian Monte, Argentina. *Rangeland Ecology & Management*, 61:38-47.
- Bisigato, A. y Bertiller, M.B. (1997). Grazing effects on patchy Dryland vegetation in northern Patagonia. *Journal of Arid Environments*, 36:639-653.
- Bisigato, A.J., Bertiller, M.B., Ares, J.O. y Pazos, G.E. (2005). Effect of grazing on plant patterns in arid ecosystems of Patagonian Monte. *Ecography*, 28:561-572.
- Bonvissuto, G., Moricz de Tesco, O., Astibia, O. y Anchorena, J. (1983). Resultados preliminares sobre los hábitos dietarios de ovinos en un pastizal semidesértico de Patagonia. *Informe de Investigación Agropecuaria (INTA)*, 36:243-253.
- Bradford, D. (1998). Holistic resource management in the West Elks-why it works. *Rangelands*, 20:6-9.
- Bradshaw, A.D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 13:115-155.
- Briske, D.D. (1991). Developmental morphology and physiology of grasses. In: Heitschmidt, R.K. & Stuth, J.W. (Eds.). *Grazing management: an ecological perspective*. Timber Press. p. 85-108.
- Briske, D.D. y Heitschmidt, R.K. (1991). An ecological perspective. In: Heitschmidt, R.K. & Stuth, J.W. (Eds.). *Grazing management: an ecological perspective*. Timber Press. p. 11-26
- Briske, D.D. y Richards, J.H. (1995). Plant responses to defoliation: a morphological, physiological and demographic evaluation. In: D. J. Bedunah and R. E. Sosebee (Eds.). *Wildland plants: physiological ecology and developmental morphology*. Denver, CO, USA: Society for Range Management. p. 635-710.
- Briske, D.D., Boutton, T.W. y Wang, Z. (1996). Contribution of flexible allocation priorities to herbivory tolerance in C4 perennial grasses: an evaluation with ¹³C labeling. *Oecologia*, 105: 151-159.
- Briske, D.D., Derner J.D., Brown, J.R., Fuhlendorf, S.D., Teague, R.W., Havstad, K.M., Gillen R.L., Ash, A.J. y Willms, W.D. (2008). Rotational grazing on rangelands: Reconciliation of perception and experimental evidence. *Rangeland Ecology and Management*, 61:3-18.

- Brown, B.J. y Allen, T.F.H. (1989). The importance of scale in evaluating herbivory impacts. *Oikos*, 54:189-194.
- Brown J.H., Valone, T.J. y Curtin, C.G. (1997). Reorganization of an arid ecosystem in response to recent climate change. *PNAS*, 94:9729-9733.
- Brown, J. y Kothmann, M. (2009). Rotational Grazing on Rangelands: Synthesis and Recommendations. *Rangelands*, 31:37-38.
- Buono, G., Oesterheld, M., Nakamatsu, V., y Paruelo, J.M. (2010). Spatial and temporal variation of primary production of Patagonian wet meadows. *Journal of Arid Environments*, 74:1257-1261.
- Burke, I.C., Lauenroth, K. y Parton, W. (1997). Regional and temporal variation in net primary production and nitrogen mineralization in grasslands. *Ecology*, 78:1330-40.
- Burke, I.C., Lauenroth, W.K., Ann Vinton, M., Hook, P.B., Kelly, R.H., Epstein, H.E., Aguiar, M.R., Robles, M.D., Aguilera, M.O., Murphy K.L. & Gill, R.A. (1998). Plant-Soil interactions in temperate grasslands. *Biogeochemistry*, 42:121-143.
- Butler, J.L. y Briske, D.D. (1988). Population structure and tiller demography of the bunchgrass *Schizachyrium scoparium* in response to herbivory. *Oikos*, 51:306-312.
- Cabrera, A. (1976). Regiones Fitogeográficas Argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, Tomo 2, Fascículo 1. ACME, Buenos Aires.
- Cargill, S.M. y Jefferies, R.L. (1984a). The effects of grazing by lesser snow geese on the vegetation of a sub-arctic salt marsh. *J. Appl. Ecol.*, 21:669-686.
- Cargill, S.M. y Jefferies, R.L. (1984b). Nutrient limitation of primary production in a sub-arctic salt marsh. *J. Appl. Ecol.*, 21:657-668.
- Carpenter, S.R., Mooney, H.A., Agard, J., Capistrano, D., DeFries, R.S., Diaz, S. et al. (2009). Science for managing ecosystem services: beyond the millennium ecosystem assessment. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 106:1305-1312.
- Carrera, A.L. y Bertiller, M.B. (2010). Relationships among plant litter, fine roots, and soil organic C and N across an aridity gradient in northern Patagonia, Argentina. *Ecoscience*, 17:276-286.
- Casper, B.B. y Jackson, R.B. (1997). Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28:545-570.
- Cavagnaro, F.P., Golluscio, R.A., Wassner, D.F. y Ravetta, D.A. (2003). Caracterización química de arbustos patagónicos con diferente preferencia por los herbívoros. *Ecología Austral*, 13:215-222.
- Cesa, A. y Paruelo, J.M. (2011). Changes in vegetation structure induced by domestic grazing in Patagonia (Southern Argentina). *Journal of Arid Environments*, 75:1129-1135.
- Chapin, F.S. (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11:233-260.
- Chapin, F.S. y Slack, M. (1979). Effect of defoliation upon root growth, phosphate absorption and respiration in nutrient-limited Tundra graminoids. *Oecologia*, 42:67-79.
- Cingolani, A. M., Posse, G. y Collantes, M. (2005). Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonia steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 42:50-59.
- Cipriotti, P.A. y Aguiar, M.R. (2005). Grazing effect on patch structure in a semi-arid two-phase vegetation mosaic. *Journal of Vegetation Science*, 16:57-66.

- Cipriotti, P.A. y Aguiar, M.R. (2010). Resource partitioning and interactions enable coexistence in a grass-shrub steppe. *Journal of Arid Environments*, 74:1111-1120.
- Cipriotti, P.A. y Aguiar, M.R. (2011). Direct and indirect effects of grazing constrain long-term responses of Patagonian shrub populations. *Applied Vegetation Science*, 15:35-47.
- Coughenour, M.B. (1985). Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations and interacting processes. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 72:852-863.
- Coughenour, M.B., McNaughton, S.J. y Wallace, L.L. (1985). Response of an african graminoid *Themeda triandra* Forsk. to frequen defoliation, nitrogen, and water: A limit of adaptation to herbivory. *Oecologia*, 68:105-110.
- Daily, G.C. (1997). *Nature's services. Societal dependence on natural ecosystems.* Island Press, Washington, D.C., USA.
- Daily, G.C., Polasky, S., Goldstein, J., Kareiva, P.M., Mooney, H.A., Pejchar, L., Ricketts, T.H., Salzman, J. y Shallenberger, R. (2009). Ecosystem services in decision making: Time to deliver. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7:21-28.
- Dayton, P.K. (1972). Toward an understanding of community resilience and the potential effects of enrichments to the ben- thos at McMurdo Sound, Antarctica. In: Parker BC (Ed). *Proceedings of the colloquium on conservation problems in Antarctica.* Lawrence, KS: Allen Press.
- de Kronn, H., y Mommer, L. (2006). Root foraging theory put to the test. *Trends in ecology & evolution*, 21:113-116.
- de Kronn, H., Hendriks, M., Van Ruijven, J., Ravenek, J., Padilla, F.M., Jongejans, E., Visser, E.J.W., et al. (2012). Root responses to nutrients and soil biota: drivers of species coexistence and ecosystem productivity. *Journal of Ecology*, 100:6-15.
- De Pauw, E., Göbel, W. y Adam, H. (2000). Agrometeorological aspects of agriculture and forestry in the arid zones. *Agricultural and Forest Meteorology*, 103:43-58.
- DeFries, R.S., Foley, J.A. y Asner, G.P. (2004). Land-use choices: balancing human needs and ecosystem function. *Frontiers in Ecology and Environment*, 2:249-257.
- DelCurto, T., Porath, M., Parsons, C.T. y Morrison, J.A. (2005). Management strategies for sustainable beef cattle grazing on forested rangelands in the Pacific Northwest. *Rangeland Ecology & Management*, 58:119-127.
- Deregibus, V.A., Jacobo, E. y Rodríguez, A. (1995). Improvement in rangeland condition of the Flooding Pampa of Argentina through controlled grazing. *African Journal of Range Forage Science*, 12:92-96.
- Derner, J.D., Gillen, R.L., McCollum, F.T. y Tate, K.W. (1994). Little bluestem tiller defoliation patterns under continuous and rotational grazing. *Journal of Range Management* 47:220-225.
- Derner, J.D., Boutton, T. y Briske, D.D. (2006). Grazing and Ecosystem Carbon Storage in the North American Great Plains. *Plant Soil*, 280:77-90.
- Derner, J.D., Lauenroth, W.K., Stapp, P. y Augustine, D.J. (2009). Livestock as ecosystem engineers for grassland bird habitat in the Western Great Plains of North America. *Rangeland Ecology & Management*. 62:111-118.
- Díaz, S., Acosta, A. y Cabido, M. (1992). Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science*, 3:689-696.
- Dregne, H.E. (1983). *Desertification of arid lands.* Harwood academic publishers.

- Easdale, M.H., Aguiar, M.R., Román, M. y S.E. Villagra. (2009). Comparación socioeconómica de dos regiones biofísicas: los sistemas ganaderos de la provincia de Río Negro, Argentina. *Cuadernos de Desarrollo Rural*, 62:173-198.
- Easdale, M.H. y Aguiar, M.R. (2012). Regional forage production assessment in arid and semi-arid rangelands - A step towards social-ecological analysis. *Journal of Arid Environments*, 83:35-44.
- Ellison, A.M., Bank, M.S., Clinton, B.D., Colburn, E.A., Elliott, K., Ford, C.R. et al. & Webster, J.R. (2005). Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3:479-486.
- FAO (2010). Challenges and opportunities for carbon sequestration in grassland systems. Rome.
- Fernández, R.J. y Paruelo, J.M. (1988). Root systems of two Patagonian shrubs: A quantitative description using a geometrical method. *Journal of Range Management*, 41:220-223.
- Fernández, R.J., Sala, O.E., y Golluscio, R.A. (1991). Woody and herbaceous aboveground production of a Patagonian steppe. *Journal of Range Management*, 44:434-437.
- Fernández O.A. y Busso, C.A. (1999). Arid and semi-arid rangelands: two-thirds of Argentina. *Rala Reports*, 200:41-60.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N. y Snyder, P.K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309:570-574.
- Fowler, N.B. (1986). Microsite requirements for germination and establishment of three grass species. *Am. Midl. Nat.*, 115:131-145.
- Frank, D.A., Pontes, A.W., Maine, E.M., Caruana, J., Raina, R., Raina, S. y Fridley, J.D. (2010). Grassland root communities: species distributions and how they are linked to aboveground abundance. *Ecology* 91:3201-3209.
- Fuhlendorf, S.D., y Engle, D.M. (2001). Restoring heterogeneity on rangelands: ecosystem management based on evolutionary grazing patterns. *BioScience*, 51:625-632.
- Fynn, R.W.S. (2012). Functional Resource Heterogeneity Increases Livestock and Rangeland Productivity. *Rangeland Ecology & Management*, 65:319-329.
- Georgiadis, N.J. y McNaughton, S.J. (1990). Elemental and fibre contents of savanna grasses: variation with grazing, soil type, season and species. *Journal of Applied Ecology*, 27:623-634.
- Gillen, R.L. y Sims, P.L. (2006). Stocking rate and weather impacts on sand sagebrush and grasses: a 20-year record. *Rangeland ecology & management*, 59:145-152.
- Golluscio, R.A. y Sala, O.E. (1993). Plant functional types and ecological strategies in Patagonian forbs. *Journal of Vegetation Science*, 4: 839-846.
- Golluscio, R.A., Deregibus, V.A. y Paruelo, J.M. (1998) Sustainability and range management in the Patagonian steppes. *Ecología Austral*, 8: 265-284.
- Golluscio, R.A. (2002). El contraste entre las disponibilidades de agua y nitrógeno como determinante de las estrategias de las plantas de zonas áridas. PhD thesis, University of Buenos Aires.

- Golluscio, R.A., Pérez, J.A., Paruelo, J.M. y Ghera, C.M. (2005). Spatial heterogeneity at different grain sizes in grazed versus ungrazed sites of the Patagonian steppe. *Ecoscience*, 12:103-109.
- Golluscio, R.A., Austin, A.T., García Martínez, G., Gonzalez-Polo M., Sala, O.E. y Jackson, R.B. (2009). Sheep grazing decreases organic carbon and nitrogen pools in the Patagonian steppe: Combination of Direct and Indirect Effects. *Ecosystems*, 12: 686-697.
- Goodall, D.W. y Perry, R.A. (1979). *Arid-lands ecosystems: Structure, Functioning and Management*. Volumen 1. Cambridge University Press, Cambridge, p. 881.
- Graff, P., Aguiar, M.R. y Chaneton, E.J. (2007). Shifts in positive and negative plant interactions along a grazing intensity gradient. *Ecology*, 88:188-199.
- Graff, P. (2009). Efecto de la competencia, la facilitación y el pastoreo sobre la estructura espacial y dinámica de la estepa patagónica. PhD thesis, University of Buenos Aires.
- Grant, S.A., Torvell, L., Common, T.G., Sim, E.M., y Small, J.L. (1996). Controlled grazing studies on *Molinia* grassland: effects of different seasonal patterns and levels of defoliation on *Molinia* growth and responses of swards to controlled grazing by cattle. *Journal of Applied Ecology*, 33:1267-1280.
- Greenwood, K.L. y Hutchinson, K.J. (1998). Root characteristics of temperate pasture in New South Wales after grazing at three stocking rates for 30 years. *Grass and Forage Science*, 53:120-128.
- Heady, H.F. (1961). Continuous vs. specialized grazing systems: a review and application to the California annual type. *Journal of Range Management*, 14:182-193.
- Heiskanen, M. (2010). Incorporating Biodiversity Considerations into Conversion of Grasslands to CDM Plantations. p.1-20.
- Heitschmidt, R.K. y Taylor, C.A. (1991). Livestock production. In: Heitschmidt, R.K. & Stuth, J.W. (Eds) *Grazing management: an ecological perspective*. Oregon: Timber Press, p. 259.
- Heitschmidt, R.K., Klement, K.D. y Haferkamp, M.R. (2005). Interactive effects of drought and grazing on Northern Great Plains rangelands. *Rangeland Ecology & Management*, 58:11-19.
- Hobbs, N.T. (1996). Modification of ecosystems by ungulates. *Journal of Range Management*, 60:695-713.
- Hobbs, N.T. (2006). Large herbivores as sources of disturbance in ecosystems. In: Danell, K., Pastor, J., Bergström, R., Duncan, P. (Eds). *Large herbivore ecology and ecosystems dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge, p 261-288.
- Hook, P.B., Lauenroth, W.K. y Burke, I.C. (2010). Spatial patterns of roots in a semiarid grassland: abundance of canopy openings and regeneration gaps. *Journal of Ecology*, 82:485-494.
- Holechek, J.L., Gomez, H., Molinar, F. y Galt, D. (1999). Grazing studies: what have we learned. *Rangelands*, 21:12-16.
- Holechek, J.L., Pieper, R.D. y Herbel, C.H. (2001). *Range management: principles and practices*. 4th ed. Upper Saddle River, NJ, USA: Prentice Hall. p. 587.
- Hormay, A.L. (1956). How livestock grazing habits and growth requirements of range plants determine sound grazing management. *Journal of Range Management*, 9:161-164.
- Howell, J. (2006). On Twin Creek Ranch-acting on “change requests” in the sagebrush steppe. *In Practice*, 109:8-9.

- IPCC (2007). Climate change 2007. Climate change impacts, adaptation and vulnerability. Working Group II. Geneva, Switzerland: IPCC.
- Jackson, R.B., Schenk, H.J., Jobbágy, E.G., Canadell, J., Colello, G.D., Dickinson, R.E., Field, D.B., Friedlingstein, P., Heimann, M., Hibbard, K., Kicklighter, D.W., Kleidon, A., Neilson, R.P., Parton, W.J., Sala, O.E. y Sykes, M.T. (2000). Belowground consequences of vegetation change and their treatment in models. *Ecological Applications*, 10:70-483.
- Jacobo, E.J., Rodríguez, A.M., Bartoloni, N. y Deregibus, V.A. (2006). Rotational grazing effects on rangeland vegetation at a farm scale. *Rangeland Ecology & Management*, 59:249-257.
- Jaramillo, V.J. y Detling, J.K. (1988). Grazing history, defoliation, and competition: effects on shortgrass production and nitrogen accumulation. *Ecology*, 69:1599-1608.
- Jobbágy, E., Paruelo J.M. y León R.J.C. (1995). Estimación del régimen de precipitación a partir de la distancia a la cordillera en el noroeste de la Patagonia. *Ecología Austral*, 5:47-54.
- Jobbágy, E.G. y Sala, O.E. (2000). Controls of grass and shrubs aboveground production in the Patagonian steppe. *Ecological Applications*, 10:541-549.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. y Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69:373-386.
- Johnson, L.C. y Matchett, J.R. (2001). Fire and grazing regulate belowground processes in tall grass prairie. *Ecology*, 82:3377-3389.
- Kothmann, M. (2009). Grazing methods: a viewpoint. *Rangelands*, 31:5-10.
- Laca, E. A. (2009). New approaches and tools for grazing management. *Rangeland ecology & management*, 62:407-417.
- Lal, R. (2001). Potential of desertification control to sequester carbon and mitigate the greenhouse effect. *Climatic Change*, 51:35-72.
- Lal, R. (2004). Carbon Sequestration in Dryland Ecosystems. *Environmental Management*, 33:528-544.
- Lauenroth, W.K. y Coffin, D.P. (1992). Belowground processes and the recovery of semiarid grasslands from disturbance. In: Wali, M.K. (ed.) *Ecosystem Rehabilitation: vol. 2. Ecosystem analysis and synthesis*, pp.131-150. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Lauenroth, W.K. y Burke, I.C. (1995). The great plains: climate variability. In: Nierenberg, W.A. (ed.) *Encyclopedia of environmental biology: vol. 2*, pp. 237-249. Academic Press, Inc., San Diego, CA.
- Lauenroth, W.K. (2000). Methods of estimating belowground net primary production. In: Sala, O.E., Jackson, R.B., Mooney, H.A. & Howarth, R.H. (eds.) *Methods in ecosystem science*, pp. 31-43. Springer, New York, NY.
- Le Houérou, H.N. (1996). Climate change, drought and desertification. *Journal of Arid Environments*, 34:133-186.
- Lee, T.D. y Bazzaz, F.A. (1980). Effects of defoliation and competition on growth and reproduction of the annual plant *Abutilon theophrasti*. *Journal of Ecology*, 68:813-821.
- León, R.J.C. y Aguiar M.R. (1985). El deterioro por uso pasturil en estepas herbáceas patagónicas. *Phytocoenología*, 13:181-196.
- León, R.J.C., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J.M. y Soriano, A. (1998). Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra-andina. *Ecología Austral*, 8:125-144.

- Leva, P.E. (2005). Morfología, función y distribución de las raíces de pastos de una estepa patagónica con diferente uso pastoril. Trabajo de intensificación para optar por el título de grado de Ingeniera Agrónoma. Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires.
- Leva, P.E., Aguiar, M.R. y Oesterheld, M. (2009). Underground ecology in a Patagonian steppe: root traits permit identification of graminoid species and classification into functional types. *Journal of Arid Environments*, 73:428-434.
- Louda, S.M., Keeler, K.H. y Holt, R.D. (1990). Herbivore influences on plant performance and competitive interactions. In J. B. Grace and D. Tilman, editors. *Perspectives on plant competition*. Academic Press, San Diego, California, USA. p. 414-444.
- Ludwig, J.A. y Tongway, D.J. (1995). Spatial organization of landscapes and its function in semi-arid woodlands, Australia. *Landscape Ecology*, 10:51-63.
- McNaughton, S.J. (1979). Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist*, 113:691-703.
- McNaughton, S.J. (1983). Compensatory Plant Growth as a Response to Herbivory. *Oikos*, 40:329-336.
- McNaughton, S.J. (1984). Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. *American Naturalist*, 124:863-886.
- McNaughton, S.J. (1985). Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological monographs*, 55:259-294.
- McNaughton, S.J., Banyikwa, F.F. y McNaughton, M.M. (1998). Root biomass and productivity in a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecology*, 79:587-592.
- Meentemeyer, V. (1978). Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology*, 59:465-472.
- Milchunas, D.G. y Lauenroth, W.K. (1989). Three dimensional distribution of plant biomass in relation to grazing and topography in the Shortgrass Steppe. *Oikos*, 55:82-86.
- Milchunas, D.G. y Lauenroth, W.K. (1993). Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*, 63:327-366.
- Milchunas, D.G. (2009). Estimating Root Production: Comparison of 11 Methods in Shortgrass Steppe and Review of Biases. *Ecosystems*, 12:1381-1402.
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis* (Island Press, Washington, DC).
- Mingo, A. y Oesterheld, M. (2009). Retention of dead leaves by grasses as a defense against herbivores. A test on the palatable grass *Paspalum dilatatum*. *Oikos*, 118:753-757.
- Mommer, L., Wagemaker, C.A.M., De Kroon, H. y Ouborg, N.J. (2008). Unravelling below-ground plant distributions: a real-time polymerase chain reaction method for quantifying species proportions in mixed root samples. *Molecular Ecology*, 8:947-953.
- Mueggler, W.F. (1972). Influence of competition on the response of bluebunch wheatgrass to clipping. *Journal of Range Management*, 25:88-92.
- Müller, B., Frank, K. y Wissel, C. (2007). Relevance of rest periods in non-equilibrium rangeland systems—a modelling analysis. *Agricultural Systems*, 92:295-317.
- Murdoch, W., Ranganathan, J., Polasky, S. y Regetz, J. (2010). Using return on investment to maximize conservation effectiveness in Argentine grasslands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107:20855-20862.

- N'Guessan, M. (2007) Effects of grazing on growth and morphology of rhizomatous and caespitose grasses. Thesis, Kansas State University.
- Nelson, E., Mendoza, G., Regetz, J., Polasky, S., Tallis, H., Cameron, D.R. Chan, K.M.A., Daily, G.C., Goldstein, J., Kareiva, P.M., Lonsdorf, E., Naidoo, R., Ricketts, T.H. y Shaw, M.R. (2009). Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Frontiers in Ecology and Environment*, 7: 4-11.
- Nosetto M.D., Jobbágy E.G. y Paruelo J.M. (2006). Carbon sequestration in semi-arid rangelands: Comparison of *Pinus ponderosa* plantations and grazing exclusion in NW Patagonia. *Journal of Arid Environments*, 67:142-156.
- Noss, R.F. (1990). Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*, 4:55-364.
- Noy-Meir, I. (1973). Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4:25-41.
- Noy-Meir, I., Gutman, M. y Kaplan, Y. (1989). Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology*, 77:290-310.
- Oosterheld, M., Sala, O.E. y McNaughton, S.J. (1992). Effect of animal husbandry on herbivore-carrying capacity at a regional scale. *Nature*, 356:234-236.
- Oosterheld, M., Loreti, J., Semmartin, M. y Paruelo, J. (1999). Grazing, fire, and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. En: *Ecosystems of Disturbed Ground*, (Ed. L.R. Walker), Elsevier, New York, p. 287-306.
- Oliva, G., Collantes, M., y Humano, G. (2005). Demography of grazed tussock grass populations in Patagonia. *Rangeland Ecology & Management*, 58:466-473.
- Oñatibia, G.R. (2009). Régimen de pastoreo ovino y cambios en la biomasa y los reservorios aéreos de C y N en estepas arbustivo-graminosas patagónicas. Trabajo de intensificación para optar por el título de grado de Ingeniero Agrónomo. Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires.
- Oñatibia, G.R., Aguiar, M.R., Cipriotti, P.A. y Troiano, F. (2010). Individual plant and population biomass of dominant shrubs in Patagonian grazed fields. *Ecología Austral*, 20:269-279.
- Orians, G.H. y Solbrig, O. (1977). A cost-income model of leaves and roots with special reference to arid and semiarid areas. *American Naturalist*, 111:677-690.
- Paine, R.T. (1969). A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist*, 103:91-93.
- Paine, R.T. (1995). A conversation on refining the concept of keystone species. *Conservation Biology*, 9:962-964.
- Parsons, A.J., Leafe, E.L., Collett, B., Penning, P.D. y Lewis, J. (1983). The physiology of grass production under grazing. II. Photosynthesis, crop growth and animal intake of continuously-grazed swards. *Journal of Applied Ecology*, 20:127-139.
- Paruelo, J.M., Aguiar, M.R. y Golluscio, R.A. (1988). Soil water availability in the Patagonian arid steppe: gravel content effect. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 2:67-74.
- Paruelo, J.M., Golluscio, R.A. y Deregibus, V.A. (1992). Manejo del pastoreo sobre bases ecológicas en la Patagonia extra andina: una experiencia a escala de establecimiento. *Anales de la Sociedad Rural Argentina*, 126:68-80.
- Paruelo, J.M. y Aguiar, M.R. (2003). Impacto humano sobre los ecosistemas. El caso de la desertificación. *Ciencia Hoy*, 13:48-59

- Paruelo, J. M., Pütz, S., Weber, G., Bertiller, M., Golluscio, R., Aguiar, M. R., et al. (2008). Long-term dynamics of a semiarid grass steppe under stochastic climate and different grazing regimes: A simulation analysis. *Journal of Arid Environments*, 72:2211-2231.
- Pazos, G.E., Bisigato, A.J y Bertiller, M.B. (2007). Abundance and spatial patterning of coexisting perennial grasses in grazed shrublands of the Patagonian Monte. *Journal of Arid Environments*, 70:316-328.
- Pecháčková, S., H.J. During, V. Rydlová & T. Herben. (1999). Species-specific pattern of below-ground plant parts in a montane grassland community. *Journal of Ecology*, 87, 569-582.
- Pelliza, A., Willems, P. y Manacorda, M. (2001). Dietary structural types of polygastric herbivores at different environments and seasons. *Journal of Range Management*, 54:330-337.
- Perelman, S.B., León, R.J.C. y Bussacca, J.P. (1997). Floristic changes related to grazing intensity in a Patagonian shrub steppe. *Ecography*, 20:400-406.
- Piñeiro, G., Paruelo, J.M., Oesterheld, M. y Jobbágy, E.G. (2010). Pathways of grazing effects on soil organic carbon and nitrogen. *Rangeland Ecology and Management*, 63:109-119.
- Polley, H.W. y Detling, J.K. (1989). Defoliation, Nitrogen, and Competition: Effects on Plant Growth and Nitrogen Nutrition. *Ecology*, 70:721-727.
- Power, A.G. (2010). Ecosystem services and agriculture: tradeoffs and synergies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 365:2959-2971.
- Provenza, F.D. (1995). Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. *Journal of Range Management*, 48:2-17.
- Provenza, F.D. (1996). Acquired aversions as the basis for varied diets of ruminants foraging on rangelands. *Journal of Animal Science*, 74:2010-2020.
- Pucheta, E., Bonamici, I., Cabido, M., y Díaz, S. (2004). Below-ground biomass and productivity of a grazed site and a neighbouring ungrazed enclosure in a grassland in central Argentina. *Austral Ecology*, 29:201-208.
- Raudsepp-Hearne, C., Petersen, G.D. y Bennett, E.M. (2010). Ecosystem service bundles for analyzing tradeoffs in diverse landscapes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 107:5242-5247.
- Raven, P.H., y Axelrod, D.I. (1974). Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals Missouri Botanical Garden*, 61:539-673.
- Reece, P.E., Volesky, J.D. y Schacht, W.H. (2001). Cover for wildlife after summer grazing on Sandhills rangeland. *Journal of Range Management*, 54:126-131.
- Reynolds, J.F., Smith, D.M.S., Lambin, E.F., Turner, B.L., Mortimore, M., Batterbury, S.P.J., Downing, T.E., et al. (2007). Global desertification: building a science for dryland development. *Science*, 316:847-851.
- Rodriguez, J.P., Beard, T.D., Bennett, E.M., Cumming, G.S., Cork, S.J., Agard, J. et al. (2006). Trade-offs across space, time, and ecosystem services. *Ecology and Society*, 11:28.
- Rodríguez, M.V., Bertiller, M.B., y Sain, C.L. (2007). Spatial patterns and chemical characteristics of root biomass in ecosystems of the Patagonian Monte disturbed by grazing. *Journal of Arid Environments*, 70:137-151.
- Rotundo, J.L. y Aguiar, M.R. (2008). Herbivory resistance traits in populations of *Poa ligularis* subjected to historically different sheep grazing pressure in Patagonia. *Plant Ecology*, 194:121-133.

- Saint Pierre, C., Busso, C.A., Montenegro, O.A., Rodríguez, G.D., Giorgetti, H.D., Montani, T. y Bravo, O.A. (2003). Root proliferation in perennial grasses of low and high palatability. *Plant Ecology*, 165:161-167.
- Sala, O.E. (1988). The effect of herbivory on vegetation structure. *Plant form and vegetation structure*, 317-330.
- Sala, O.E., Golluscio, R.A., Lauenroth, W.K., y Soriano, A. (1989). Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia*, 81:501-505.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M. y Wall, D.H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287:1770-1774.
- Schenk, H.J. y Jackson, R.B. (2002). Rooting depths, lateral root spreads and below-ground / above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology*, 90:480-494.
- Schlesinger, W.H., Reynolds, J.F., Cunningham, G.L., Huenneke, L.F., Jarrell, W.M., Virginia, R.A. y Whitford, W.G. (1990). Biological feedbacks in global desertification. *Science*, 247:1043-1048.
- Schlesinger, W.H. (2013). *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*. Third edition. San Diego, CA, USA: Academic Press.
- Schlichting, C.D. (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual review of ecology and systematics*, 17:667-693.
- Semmartin, M., Aguiar, M.R., Distel, R.A., Moretto A.S. y Ghersa, C.M. (2004). Litter quality and nutrient cycling affected by grazing-induced species replacements along a precipitation gradient. *Oikos*, 107:149-161.
- Senft, R.L., Rittenhouse, L.R. y Woodmansee, D.R.G. (1985). Factors influencing patterns of cattle grazing behavior on shortgrass steppe. *Journal of Range Management*, 38:82-87.
- Senft, R.L., Coughenour M.B., Bailey D.W., Rittenhouse L.R., Sala O.E. y Swift D.M. (1987). Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience*, 37:789-799.
- Somlo, R. (editor). Pelliza, A., Willems, P., Nakamatsu, V. y Manero, A. (1997). *Atlas dietario de herbívoro patagónicos*. Chubut, Prodestar GTZ-INTA, FAO.
- Soriano, A. (1956). Aspectos ecológicos y pastoriles de la vegetación Patagónica relacionados con su estado y capacidad de recuperación. *Revista de Investigaciones Agrícolas*, 10:349-372.
- Soriano, A. y Brun, J. (1973). Valoración de campos en el centro-oeste de la Patagonia. Desarrollo de una escala de puntaje. *Revista de Investigaciones Agropecuarias, INTA*, 10:173-185.
- Soriano, A., Movia, C.P. y León, R.J.C. (1983). Deserts and semi-deserts of Patagonia. In: N.E. West (ed.), *Temperate deserts and semi-deserts of the world*, Vol. 5 of *Ecosystems of the World* (ed. in chief: D.W. Goodall), 440-454 pp. Elsevier Publ. Co. Amsterdam-Oxford-New York.
- Soriano, A., Golluscio, R.A., Satorre, E., (1987). Spatial heterogeneity of the root system of grasses in the Patagonian arid steppe. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 114:103-108.
- Soriano, A. y Sala, O.E. (1983). Ecological strategies in a Patagonian arid steppe. *Vegetatio*, 56:9-15.

- Stebbins, G.L. (1972). The evolution of the grass family. Chapter I in V.B. Youngner y C.M. McKell editores. The biology and utilization of Grasses. Academic Press, New York.
- Stebbins, G.L. (1981). Coevolution of grasses and herbivores. *Annals Missouri Botanical Garden*, 68:75-86.
- Sun, G., Coffin, D.P. y Lauenroth, W.K. (1997). Comparison of root distributions of species in North American grasslands using GIS. *Journal of Vegetation Science*, 8:587-596.
- Taylor, C.A., Brooks, T.D. y Garza, N.E. (1993). Effects of short duration and high-intensity, low-frequency grazing systems on forage production and composition. *Journal of Range Management*, 46:118-121.
- Teague, W.R. y Dowhower, S.L. (2003). Patch dynamics under rotational and continuous grazing management in large, heterogeneous paddocks. *Journal of Arid Environments*, 53:211-229.
- Teague, W.R., Dowhower, S.L. y Waggoner, J. (2004). Drought and grazing patch dynamics under different grazing management. *Journal of Arid Environments*, 58:97-117.
- Teague, W.R., Provenza, F., Norton, B., Steffens, T., Barnes, M., Kothmann, M. y Roath, R. (2009). Benefits of Multi-Paddock Grazing Management on Rangelands: Limitations of Experimental Grazing Research and Knowledge Gaps. In: *Grasslands: Ecology, Management and Restoration*, Editor: Hans G. Schroder. Nova Science Publishers, Inc. p. 1-40.
- Texeira, M. y Paruelo, J.M. (2006). Demography, population dynamics and sustainability of the Patagonian sheep flocks. *Agricultural Systems*, 87:123-146.
- Tilman, D. (1988). Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, New Jersey.
- van Der Maarel, E. y Titlyanova, A. (1989). Above-ground and below-ground biomass relations in steppes under different grazing conditions. *Oikos*, 56:364-370.
- Vivanco, L. y Austin, A.T. (2006). Intrinsic effects of species on leaf litter and root decomposition: a comparison of temperate grasses from North and South America. *Oecologia* 150:97-107.
- Walker, J., Sharpe, P.J.H., Penridge, L.K. y Wu, H. (1989). Ecological field theory: the concept and field tests. *Vegetatio*, 83:81-95.
- Wallace, L.L., McNaughton, S.J. y Coughenour, M.B. (1984). Compensatory photosynthetic responses of three African graminoids to different fertilization, watering and clipping regimes. *Botanical Gazette*, 145:151-156.
- Walker, H. (1977). *Vegetation of the earth and ecological systems of the geo-biosphere*. Springer-Verlag, Berlin. p. 318.
- Ward, D., Saltz, D. y Ngairorue, B.T. (2004). Spatio-temporal rainfall variation and stock management in arid Namibia. *Rangeland Ecology & Management*, 57:130-140.
- West, N.E. y Skujins, J.J. (1978). *Nitrogen in desert ecosystems*. Stroudsburg (PA): Dowden.
- Westoby, M., Walker, B. y Noy-Meir, I. (1989). Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of range management*, 42:266-274.
- Wildová, R. 2004. Below-ground spatial pattern of rhizomes in a grassland community and its relevance to above-ground spatial pattern. *Plant Ecology*, 174:319-336.

Zhao, H.-L., Zhao, X.-Y., Zhou, R.-L., Zhang, T.-H. y Drake, S. (2005). Desertification processes due to heavy grazing in sandy rangeland, Inner Mongolia. *Journal of Arid Environments*, 62:309-319.

APÉNDICE

Concentración (%) de C y N en la biomasa aérea viva y muerta en pie de las especies dominantes (*Av*: *Adesmia volckmannii*, *Ms*: *Mulinum spinosum*, *Sf*: *Senecio filaginoides*, *Ps*: *Pappostipa speciosa*, *Ph*: *Pappostipa humilis*, *Pl*: *Poa ligularis*, *Bp*: *Bromus pictus*), en la broza y en la biomasa radical bajo tres intensidades de pastoreo

Life form	Species	Biomass Category	Grazing Intensity						
			Ungrazed		Moderately grazed		Intensely grazed		
			Carbon	Nitrogen	Carbon	Nitrogen	Carbon	Nitrogen	
Arbustos	<i>Av</i>	Viva	50.20 ± 0.30	1.16 ± 0.02	49.90 ± 0.20	1.26 ± 0.06	50.30 ± 0.36	1.32 ± 0.14	
		Muerta en pie	54.07 ± 0.74	0.67 ± 0.09	54.57 ± 0.29	0.63 ± 0.09	53.73 ± 0.71	0.62 ± 0.08	
	<i>Ms</i>	Viva	50.37 ± 0.32	0.83 ± 0.10	49.97 ± 0.25	0.85 ± 0.09	49.83 ± 0.21	0.87 ± 0.01	
		Muerta en pie	51.10 ± 0.20	0.36 ± 0.01	50.87 ± 0.21	0.43 ± 0.08	50.47 ± 0.15	0.40 ± 0.08	
	<i>Sf</i>	Viva	50.20 ± 1.04	0.79 ± 0.15	49.97 ± 0.25	0.90 ± 0.08	49.33 ± 0.29	0.99 ± 0.03	
		Muerta en pie	51.57 ± 0.21	0.59 ± 0.04	51.20 ± 0.10	0.51 ± 0.02	50.93 ± 0.29	0.44 ± 0.05	
Pastos	<i>Ps</i>	Viva	46.87 ± 0.32	0.34 ± 0.03	46.47 ± 0.85	0.37 ± 0.06	47.50 ± 0.20	0.39 ± 0.02	
		Muerta en pie	45.10 ± 0.36	0.38 ± 0.02	45.20 ± 0.53	0.36 ± 0.02	44.97 ± 0.47	0.38 ± 0.05	
	<i>Ph</i>	Viva	47.10 ± 0.36	0.43 ± 0.01	47.40 ± 0.00	0.47 ± 0.07	47.63 ± 0.35	0.40 ± 0.06	
		Muerta en pie	45.67 ± 0.67	0.44 ± 0.03	46.20 ± 1.05	0.43 ± 0.05	45.67 ± 0.42	0.40 ± 0.04	
	<i>Pl</i>	Viva	45.30 ± 0.79	0.37 ± 0.04	45.00 ± 0.26	0.37 ± 0.06	43.77 ± 0.23	0.42 ± 0.04	
		Muerta en pie	43.77 ± 0.51	0.40 ± 0.03	43.10 ± 0.26	0.41 ± 0.06	41.40 ± 0.53	0.41 ± 0.05	
	<i>Bp</i>	Viva	41.27 ± 0.55	0.49 ± 0.01	42.50 ± 0.20	0.65 ± 0.02	41.73 ± 0.46	0.55 ± 0.03	
		Muerta en pie	38.73 ± 0.15	0.42 ± 0.03	40.53 ± 0.35	0.49 ± 0.04	41.03 ± 0.75	0.54 ± 0.02	
	<i>Broza</i>			41.07 ± 1.27	0.64 ± 0.06	39.90 ± 1.87	0.58 ± 0.10	42.43 ± 0.55	0.54 ± 0.14
	<i>Raíces</i>			34.42 ± 0.90	0.59 ± 0.01	32.05 ± 0.82	0.68 ± 0.01	34.65 ± 1.06	0.64 ± 0.01

Estimación de la biomasa aérea de las especies dominantes de arbustos y pastos en el pico de producción (enero). Adaptado de Oñatibia 2009.

Muestreamos los arbustos en parcelas de 50 m² (50 m x 1 m) en pastoreo moderado, pastoreo intenso y en clausura (n= 3). En cada parcela censamos todos los arbustos establecidos (excluimos plántulas y plantines <10 cm de altura y sin ramificación) de las tres especies en estudio (*Adesmia volckmannii*, *Mulinum spinosum* y *Senecio filaginoides*). A cada individuo le medimos dos diámetros de la copa (el mayor y el perpendicular), la altura y estimamos la proporción de copa muerta. Con estas variables estimamos la biomasa aérea utilizando ecuaciones alométricas (Oñatibia et al. 2010).

Muestreamos los pastos en parcelas de 5 m² (25 m x 0,2 m) en pastoreo moderado, pastoreo intenso y clausura (n= 3). Estimamos la densidad específica y cosechamos toda la biomasa aérea de pastos perennes dominantes en las parcelas y la clasificamos por especie antes de ponerla en bolsas (*Pappostipa speciosa*, *Pappostipa humilis*, *Poa ligularis*, *Bromus pictus*, *Carex spp.*, *Hordeum spp.*). La biomasa fue almacenada en congelador a -5°C hasta el momento de separación (en laboratorio) en tres categorías: material vivo, material muerto en pie y broza usualmente imposible de identificar por especie. La biomasa viva está constituida por el crecimiento del año (hojas verdes y senescentes o amarillas), la biomasa remanente fue considerada muerta en pie. Todo el material se secó en estufa (65 °C por 72 hs) y luego se pesó.

Para el tratamiento sin pastoreo contábamos con tres clausuras de distintas edades (1954, 1972, 1983). Para los muestreos destructivos (estimación de biomasa de pastos) usamos la clausura de 1983 que además era la más grande (>5 ha) y permitía reducir el efecto de pseudoréplica. Para los otros muestreos de arbustos (no destructivos) usamos

las tres clausuras luego de asegurarnos que no había diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las clausuras con distinta edad en las densidades específicas.