

**EFFECTO DE LA VARIABILIDAD INTERANUAL DE LAS PRECIPITACIONES
SOBRE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA NETA AÉREA EN UNA ESTEPA
GRAMINOSA PASTOREADA POR OVINOS.**

VIRGINIA MASSARA PALETTO

Licenciada en Ciencias Biológicas
2003 Universidad Nacional de la Patagnia San Juan Bosco

Magíster de la Universidad de Buenos Aires, área Recursos Naturales

Escuela para Graduados Alberto Soriano
Convenio Facultad de Agronomía - UBA
Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA)

COMITÉ CONSEJERO

CONSEJERO PRINCIPAL:

María Semmartin
Ingeniera agrónoma
MSc. Ph. D.

CONSEJERO:

María Laura Yahdjian
Licenciada en Ciencias Biológicas
Ph. D.

JURADO DE TESIS

Presidente: María Semmartin
Ingeniera agrónoma
MSc. Ph. D.

Miembro: Marcelo Nosetto
Ingeniero Agrónomo
Ph. D

Miembro: Lisandro Blanco
ingeniero en Recursos Naturales Renovables
MSc.

Fecha de aprobación de la tesis: 22/10/2010

DEDICATORIA

A Manuel, que con sólo una sonrisa convierte la Tierra en Paraíso.

AGRADECIMIENTOS

Estoy segura que las palabras resultarán pocas para agradecer a aquellos que me tendieron más que una mano en lo que resultó ser una etapa de descubrimientos y aprendizajes, y donde el mayor desafío fue enfrentarme a un mundo que hasta aquí me había pasado desapercibido... el mundo de los pastitos!.

En primer lugar me gustaría reconocer y agradecer a INTA, Institución Argentina que apuesta día a día por las capacidades generadas en este país dándonos el espacio para poder seguir desarrollándonos.

A todas las personas de la Experimental Chubut, de Trelew, que me han ayudado en cada una de sus especialidades y que trabajan para que éste y todos los proyectos salgan adelante.

A los dueños y al encargado de la Estancia Bahía Cracker, que aceptaron interesados la propuesta sin poner obstáculos al proyecto.

A María, directora de esta tesis, por estar siempre, tratando de acortar distancias con las comunicaciones diarias y las prontas salidas al rescate, que me hicieron sentir mucho más que acompañada.

A Laura, que estuvo siempre para despejar las dudas aportando invalorable ideas a este trabajo.

A Juan, quien aceptó ser mi director de beca y fue el responsable de mi incursión por este nuevo campo, enseñándome a través de su compromiso y dedicación.

A la "31", Adri, Rubén, Diego, Benja, Gus y también a Nico, que hicieron y hacen de la oficina un lugar donde el trabajo se fusiona con las mejores picadas. Gracias por el aguante y las horas de campo compartidas. También gracias a mis antiguos compañeros de oficina que ayudaron a crear un ambiente muy lindo de trabajo: Rosana, Marquitos e Ingrid.

A Gustavo, con quien trabajo, peleo, hago terapia y comparto. Gracias por la primera mano tendida, el primer paper sobre el escritorio, el primer viaje al campo. Gracias por convertirme en una mano amiga.

Gracias a la Dra. Mónica Bertiller, por ayudarme con las consultas fenológicas y al Dr. Mario Rostagno por hacernos el contacto con el campo y colaborar frente a cada inquietud. También le agradezco al Dr. Roberto Fernández por facilitarnos el datalogger utilizado en el campo, a Esteban Fernández y Victoria Marchesini por ayudarnos a configurarlo y al Dr. Ravetta por prestarnos los sensores de humedad. Gracias también al Dr. Martín Oesterheld por ayudarme a aclarar dudas importantes en el ensayo de defoliación

A mis amigos, los que están cerquita y los que se fueron lejos, a los que están en contacto todo el tiempo o simplemente aportan una palabra de aliento en el momento justo, a Marce, Betina, Jose, Nico, Pauli, Marquitos, Ceci, Miguel, Darita, y a mis amigos políticos Cristian, Paola y Lau.

A mi familia, muchas gracias. A mis padres por guiarme con valores y ejemplos, a mis hermanos por una amistad incondicional y a mis sobrinitos Joa,

Sofi y Fati, que con sus ocurrencias generan los mejores momentos. A mi marido por un amor fuera de serie, y a mi hijo por las millones de sonrisas que alimentan mi espíritu.

ÍNDICE GENERAL

DEDICATORIA.....	IV
AGRADECIMIENTOS	V
ÍNDICE GENERAL	VII
ÍNDICE DE TABLAS	IX
ÍNDICE DE FIGURAS	X
DECLARACIÓN	XII
RESUMEN	XIII
ABSTRACT.....	XIV
CAPÍTULO 1	1
Presentación General.....	1
Introducción.....	2
Objetivos e Hipótesis	4
Relevancia de este estudio	5
Organización de la tesis.....	7
CAPÍTULO 2.....	8
Efecto de la variabilidad interanual de las precipitaciones sobre una estepa graminosa patagónica.....	8
Introducción.....	9
Metodología	12
1. Área de estudio.....	12
2. Diseño experimental.....	15
3. Descripción de las principales especies.....	18
4. Variables de respuesta.....	19
5. Análisis Estadísticos.....	21
Resultados	22
1. Efecto de la sequía en la cobertura del pastizal y la productividad de las gramíneas perennes.....	22
2. Observaciones fenológicas.....	29
Discusión	32
CAPÍTULO 3	36
Respuesta a la defoliación y a la sequía de cuatro gramíneas patagónicas	36
Introducción.....	37
Metodología	40
1. Descripción de las especies.....	40
2. Recolección de plantas y armado de macetas.....	40

3. Diseño experimental y asignación de los tratamientos.....	42
4. Variables de respuesta.....	42
5. Análisis estadísticos.....	43
Resultados	44
1. Efectos de la sequía sobre las plantas no defoliadas.....	44
2. Efectos de la defoliación y la sequía.....	46
Discusión	50
CAPÍTULO 4	52
DISCUSIÓN GENERAL	52
Principales resultados.....	53
Contrastando resultados.....	54
Relevancia del trabajo.....	55
Perspectivas futuras.....	57
BIBLIOGRAFÍA	58
APÉNDICES	65
Apéndice 1	66
Evaluación del gradiente hídrico generado mediante interceptación de lluvias y riego.....	66
Apéndice 2	69
Calibración entre biomasa y cobertura para tres especies de gramíneas representativas del área de estudio: <i>Stipa tenuis</i> , <i>Poa lanuginosa</i> y <i>Stipa speciosa</i>	69
Apéndice 3	71
Ajuste para el tratamiento de defoliación.....	71

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 2.1. Principales especies de los pastizales de Punta Ninfas.....	13
Tabla 2.2. Resultados de MANOVA sobre los efectos de la disponibilidad de agua sobre la cobertura de distintas variables de la vegetación.....	23
Tabla 2.3. Coberturas medias anuales para cada tratamiento.	25
Tabla A1.1. Cantidad de lluvia interceptada real y esperada.....	66

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1. Relación entre la productividad primaria neta aérea y la precipitación anual.....	3
Figura 2.1. Ubicación geográfica y fisonomía del sitio de estudio.....	13
Figura 2.2. Precipitaciones medias anuales y mensuales registradas en el período 1968 – 2008 en el sitio de estudio.....	14
Figura 2.3. Estructuras utilizadas para interceptar lluvia y sistema utilizado para el riego.....	16
Figura 2.4. Precipitaciones recibidas y acumuladas para cada tratamiento durante los dos años del experimento.....	17
Figura 2.5. Contenido volumétrico de agua en los 10 primeros centímetros de profundidad del suelo para los distintos tratamientos.....	17
Figura 2.6. <i>Chuquiraga avellanedae</i>	18
Figura 2.7. <i>Poa lanuginosa</i>	18
Figura 2.8. <i>Stipa tenuis</i>	18
Figura 2.9. <i>Stipa speciosa</i>	19
Figura 2.10. Efectos del gradiente experimental de precipitaciones sobre la productividad primaria neta aérea de las gramíneas del primero y segundo año de experimento.....	22
Figura 2.11. Productividad primaria neta aérea estimada para las distintas especies de gramíneas.....	23
Figura 2.12. Cobertura en función del tiempo para <i>Stipa tenuis</i> , <i>Stipa speciosa</i> y <i>Poa lanuginosa</i>	24
Figura 2.13. Cobertura en función del tiempo para anuales, plántulas, mantillo, musgo y suelo desnudo	26
Figura 2.14. Valores de las distintas variables evaluadas en <i>Chuquiraga avellanedae</i>	28
Figura 2.15. Proporción de individuos de <i>S. speciosa</i> y <i>S. tenuis</i> que presentan las etapas fenológicas a lo largo del año en un gradiente de disponibilidad hídrica.	30
Figura 2.16. Proporción de individuos de <i>P. lanuginosa</i> y <i>C. avellanedae</i> que presentan las etapas fenológicas a lo largo del año en un gradiente de disponibilidad hídrica.	31

Figura 2.17. Modelos temporales que relacionan la productividad primaria neta aérea (PPNA) a través de un gradiente de lluvia.....	33
Figura 3.1. Predicción de efectos diferenciales de la defoliación de especies más y menos preferidas en un gradiente de disponibilidad hídrica.	39
Figura 3.2. <i>Stipa humilis</i>	40
Figura 3.3. Armado de las macetas.....	41
Figura 3.4. Macetas armadas en el vivero	41
Figura 3.5. Biomasa de individuos de cuatro especies sometidos a distinta disponibilidad hídrica, a los 60 y 120 días de crecimiento.....	45
Figura 3.6. Tasa de Crecimiento Relativa de individuos de cuatro especies sometidos a distinta disponibilidad hídrica, a los 60 y 120 días de crecimiento..	45
Figura 3.7. Tasa de crecimiento relativo a los 120 días para cuatro gramíneas en tres niveles de disponibilidad hídrica.	47
Figura 3.8. Biomasa final (acumulada total + biomasa aérea cortada) a los 120 días para cuatro gramíneas en tres niveles de disponibilidad hídrica.....	47
Figura 3.9. Biomasa total inicial y final de plantas defoliadas y no defoliadas a distintos niveles de disponibilidad hídrica.	48
Figura 3.10. Potenciales hídricos de individuos de cuatro gramíneas sometidos a distintos tratamientos de disponibilidad hídrica.	49
Figura A1.1. Marcha diaria de la temperatura media mensual de la superficie del suelo	67
Figura A2.1. Ajustes entre el % de cobertura y la biomasa en g/m ² para <i>Stipa tenuis</i> , <i>Stipa speciosa</i> y <i>Poa lanuginosa</i>	70
Figura A3.1. Ajustes entre la altura y la biomasa de las distintas especies.	73

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 en que se identifique 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."

RESUMEN

La productividad primaria neta aérea de los pastizales está estrechamente vinculada a las precipitaciones, condicionando el potencial productivo ganadero y modelando las estrategias de pastoreo. Se han detectado respuestas asimétricas de la productividad primaria a la disponibilidad hídrica, de manera tal que la reducción de la misma frente a un año seco es menor en relación al aumento registrado durante un año húmedo. Esta asimetría estaría dada por las adaptaciones de algunas especies a condiciones de aridez, que también se vinculan a estrategias de resistencia al pastoreo. El objetivo de esta tesis fue evaluar el efecto de la disponibilidad hídrica sobre la productividad primaria neta de un pastizal semiárido, y la acción individual y conjunta de la disponibilidad hídrica y la defoliación sobre el crecimiento de plantas. Generamos un gradiente de disponibilidad hídrica a campo y cuantificamos la cobertura de distintos componentes del pastizal, la productividad de las gramíneas más importantes y la fenología de las especies más representativas. Por otro lado, realizamos un ensayo en condiciones controladas de sequía y defoliación para evaluar el impacto sobre el crecimiento total de cuatro gramíneas dominantes del pastizal de distinta palatabilidad. En el experimento a campo se observó que en el primer año, la sequía afectó positiva y significativamente la cobertura de mantillo y suelo desnudo, mientras que los cambios en cobertura de criptógamas fueron opuestos. La cobertura vegetal no se vio afectada, sin embargo *S. tenuis* aumentó la cantidad de días de las etapas de senescencia y crecimiento vegetativo a medida que la disponibilidad hídrica fue mayor. Al final del segundo año, encontramos que la productividad de las gramíneas perennes respondió de manera positiva y lineal a la precipitación. En el ensayo en condiciones controladas se observó que la sequía redujo el crecimiento en general, pero que la magnitud difirió entre especies. En cambio, la defoliación no redujo la acumulación total de biomasa en ninguna de las especies, independientemente a la disponibilidad hídrica. Estos resultados sugieren que el pastoreo ajustado en condiciones de sequía no afectaría la capacidad de la vegetación de fijar carbono. Estos nuevos conocimientos sobre el comportamiento de algunas especies del pastizal, frente a la sequía y el pastoreo, permitirán mejorar el ajuste en la toma de decisiones frente a situaciones de emergencia.

Palabras claves: sequía, defoliación, precipitaciones, ecosistemas semiáridos, Patagonia, PPNA.

ABSTRACT

Aboveground Net Primary Productivity is highly affected by precipitation, and constrains both domestic herbivore production and management strategies. Previous evidence indicates that vegetation production exhibits an asymmetric response to water availability. Hence, reductions documented during dry years are lower than increases during wet years. This asymmetric response could be explained by plant strategies to deal with drought that are also related with grazing resistance. The objective of this thesis was to evaluate the effects of water availability on aboveground net primary productivity of a semi-arid grassland, and the individual and combined effects of drought and defoliation on the growth of four dominant grass species. At the community level, we created a field water availability gradient and quantified the cover of different grasslands components, the productivity of dominant grasses and the phenology of the most representative species. At the individual level, we performed a greenhouse experiment under controlled conditions that investigated the effects of drought and defoliation on the growth of four grasses that differ in their palatability to domestic herbivores (i.e. sheep). Field experiment showed that, during the first year, drought affected positive and significantly litter cover and bare soil while cryptogammic were affected in an opposite way. Vegetation cover wasn't affected but *S. tenuis* increased the number of days in senescent and vegetative growth phases as water availability increased. Conversely, during the second year we found that grasses productivity responded lineally and positively to water availability. The greenhouse experiment showed that drought reduced grasses growth but differentially among species. In contrast, defoliation did not reduce the biomass accumulation on any species regardless of the water availability level. These results suggest that a flexible management of grazing pressure in dry conditions would not diminish plant productivity. Also, these results contribute to our knowledge about the response of dominant species of this grassland to the most important stress factors in Patagonia: grazing and drought, that will allow us to develop decision strategies on emergency situations.

Key words: drought, defoliation, precipitation, semi-arid ecosystem, Patagonia, ANPP.

Capítulo 1

PRESENTACIÓN GENERAL

Introducción

Estimar la productividad Primaria Neta (PPN) ha sido un objetivo principal de la ecología básica y aplicada, ya que muchas preguntas importantes acerca del balance global del carbono y las predicciones del cambio climático, entre otros, necesitan estimaciones precisas de esta variable (Sala y Autin 2000). En los pastizales naturales, la PPN determina la disponibilidad de forraje y las limitantes en la capacidad de carga, es decir el número de herbívoros por unidad de superficie que un pastizal puede sostener. En forma simple, la productividad primaria representa la principal entrada de carbono y energía al ecosistema. Una generalización sobre la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) en los pastizales que ha sido confirmada ampliamente, es que ésta se relaciona linealmente con la precipitación media anual (Lauenroth, 1979, Sala et al., 1988; Milchunas y Lauenroth, 1993). Los dos modelos más importantes propuestos, uno espacial y otro temporal, contemplan la dependencia de los sistemas áridos y semiáridos a los ingresos de agua al sistema utilizando registros de datos de precipitaciones anuales y de PPNA. El modelo espacial plantea un aumento de la productividad en un gradiente espacial de precipitaciones (Sala et al., 1988), donde se utiliza la PPNA de un ecosistema con una estructura de vegetación diferente a cada nivel de precipitación, mientras que el modelo temporal, que relaciona las precipitaciones anuales y la productividad de un mismo lugar a través de tiempo, muestra un incremento menos pronunciado de la productividad por milímetro de lluvia precipitado (Lauenroth y Sala, 1992). Es por ello que el modelo espacial no puede aplicarse al conjunto de datos temporales de un sitio particular.

Las principales diferencias encontradas entre ambos modelos se vincularían a la disponibilidad de nutrientes o a las restricciones estructurales que presentaría la vegetación luego de un año de sequía, que no le permitiría responder en igual magnitud que lo presenta el modelo espacial a las precipitaciones del año siguiente (Yahdjian y Sala, 2006). De esta forma bajo condiciones de sequía, el modelo espacial subestima la PPNA, y bajo condiciones húmedas la sobreestima (Lauenroth y Sala, 1992, Figura 1.1). El modelo temporal a su vez presenta limitaciones que trataron de ser subsanadas con nuevos análisis de los datos, tomando en cuenta las distribuciones de las precipitaciones y las precipitaciones acontecidas durante los años previos (Smoliak, 1986, Oesterheld et al., 2001). Jobbagy y Sala (2000) encontraron que las respuestas de la vegetación a la variabilidad ambiental varían a través de los distintos grupos funcionales, debido a que pastos y arbustos tienen sistemas radicales contrastantes, fenologías y patrones en la utilización del agua diferentes. Ensayos realizados recientemente en la estepa patagónica, tendientes a evaluar el impacto de la sequía sobre la vegetación, revelaron efectos diferenciales sobre los dos grupos funcionales más característicos (pastos y arbustos) y también diferencias interespecíficas dentro del grupo de los pastos (Yahdjian y Sala, 2006). Esta respuesta estaría vinculada principalmente a la partición de recursos, donde los pastos estarían tomando agua de los estratos más superficiales del suelo, aprovechando los ingresos pequeños de lluvias, mientras que los arbustos tomarían agua de los estratos más profundos del perfil del suelo, dependiendo de la recarga de las capas más profundas.

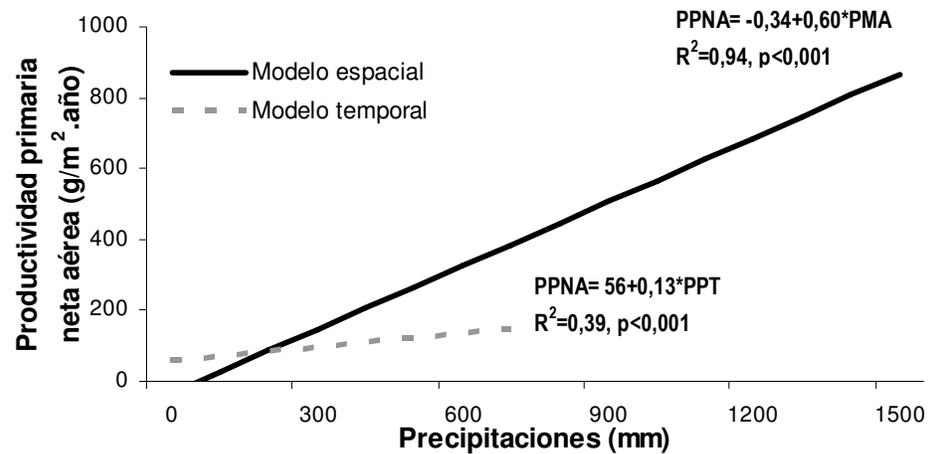


Figura 1.1. Relación entre la productividad primaria neta aérea y la precipitación anual en el tiempo (modelo temporal) y en el espacio (modelo espacial) para pastizales de las Grandes Llanuras de norteamérica (de Laueronth y Sala 1992).

Por otro lado, trabajos realizados en los pastizales del centro de Estados Unidos, indican que en los sistemas áridos existe una respuesta de la vegetación a las lluvias asimétrica a los años húmedos respecto de los años secos, y que esta asimetría estaría dada por la existencia de mecanismos, como el ajuste fisiológico al estrés hídrico, que amortiguan el efecto en los años secos, mientras que las restricciones estructurales, que reducen la respuesta al aumento de la disponibilidad hídrica, no serían tan severas. En otras palabras, estos sistemas tienen una respuesta más atenuada frente a años secos (poca reducción de la PPNA) y una respuesta más evidente frente a los años húmedos (gran aumento de la PPNA) (Knapp y Smith, 2001).

En los pastizales naturales modificados por la actividad antrópica, la PPNA condiciona el potencial de producción ganadera (Oesterheld et al., 1992) y por ello, la cantidad y estacionalidad de la producción primaria limita la densidad de herbívoros y modela las estrategias de pastoreo (Jobbagy y Sala, 2000). Por ésto, sumado a la importancia de ser la vía de ingreso de carbono al ecosistema y por ende influir en el ciclo de los nutrientes, los investigadores de diversas escuelas le han prestado importante atención al estudio de la variabilidad de la productividad primaria neta y los factores que la controlan.

Tanto el pastoreo doméstico como el de herbívoros nativos afecta la PPNA y algunos aspectos estructurales de la vegetación, si bien la dirección del cambio producido no resulta fácilmente predecible (Milchunas y Lauenroth, 1993). En estudios realizados a nivel de la comunidad, se vio que la magnitud de los efectos del pastoreo sobre la PPNA es acotada en comparación con otros componentes característicos de estos sistemas, tales como el fuego o la

variación en las precipitaciones. Oesterheld et al. (1999) recopilaron información de diferentes trabajos que abarcaban un amplio gradiente de precipitaciones, concluyendo que los efectos del pastoreo en la productividad son pequeños y que pueden ser positivos (aumentando la productividad en un 28% de los casos) aunque más frecuentemente son negativos (disminuyendo la productividad en un 72% de los casos). A su vez, los efectos del pastoreo sobre la composición de especies parecen ser menos importantes en los sitios más áridos que en los más húmedos, si bien no se detecta un patrón similar en efectos sobre la PPNA (Milchunas y Lauenroth, 1993; Oesterheld et al., 1999). Esto se debe a que, a una escala regional, la composición de especies del pastizal está influenciada por una fuerte covarianza de la precipitación y el régimen de pastoreo (Milchunas y Lauenroth, 1993). En otras palabras, los rasgos que le confieren a las especies tolerancia a la aridez también le confieren tolerancia al pastoreo por lo cual se esperaría que las especies mejor “defendidas” de los herbívoros sean también las más tolerantes a la sequía (Coughenour, 1985). Es por ello que, en la estepa patagónica, el pastoreo ovino genera un cierto impacto en la composición florística que favorece a algunas especies arbustivas y perjudica a las poblaciones de pastos más palatables (Perelman et al., 1997; Cipriotti y Aguiar, 2005).

La Patagonia posee una extensión de aproximadamente 770.000 km² y la mayor superficie corresponde a tierras áridas y semiáridas donde las precipitaciones son inferiores a los 300 mm anuales. La actividad productiva más extendida es la ganadería ovina extensiva. Esta modalidad de cría y la sobrecarga de ganado, junto con las características climáticas propias de la región, condujeron a un proceso de desertificación que abarca un 80% de su superficie (Pelliza et al., 1997). Los disturbios en los pastizales de Patagonia han sido iniciados a comienzos del siglo pasado por el pastoreo ovino. En muchos de los pastizales, los cambios de la vegetación impuestos por esta actividad no pueden ser revertidos por la simple reducción o cese del pastoreo (Bertiller y Bisigato, 1998).

Considerando el estado actual de degradación de la mayoría de los campos debido al sobrepastoreo, es necesario sumar herramientas al manejo que garanticen un uso adecuado de los recursos. Con este trabajo, se pretende desarrollar conocimientos sobre las respuestas de los pastizales a los factores de estrés más importantes de Patagonia, que son la sequía y el pastoreo. La formulación de un modelo de respuesta de la vegetación ante la variabilidad climática podría eventualmente brindarle a los productores una metodología de ajuste de carga flexible en función de las lluvias acontecidas durante el año.

Objetivos e Hipótesis

El objetivo general de este proyecto de tesis es evaluar los cambios en la productividad primaria neta aérea de ambientes de estepa pastoreados en respuesta a la diferente disponibilidad de agua que genera la variabilidad interanual de las precipitaciones, con el fin de optimizar la utilización de los pastizales naturales por los ovinos mediante el ajuste de carga.

Los objetivos particulares son:

1- Evaluar el impacto de la variabilidad en las precipitaciones sobre la productividad de las gramíneas y arbustos más importantes del Ecotono de las provincias de Monte y Patagónica, a través de un gradiente de lluvia experimental.

2- Evaluar la tolerancia a la sequía y al pastoreo (defoliación) de cuatro gramíneas representativas de este ecosistema: *Stipa tenuis*, *Stipa speciosa*, *Poa lanuginosa* y *Stipa humilis*.

Las hipótesis que se plantean para este trabajo son:

1- La respuesta de la productividad primaria neta aérea anual a las variaciones de precipitaciones es asimétrica, con un aumento más que proporcional cuando las precipitaciones son superiores al promedio y una respuesta amortiguada cuando las precipitaciones son inferiores al promedio.

La disponibilidad hídrica y la defoliación afectan diferencialmente el crecimiento de las especies más palatables con respecto a las menos palatables. En general, las especies más palatables serán más sensibles a la sequía y presentarán una mayor capacidad de reponer el tejido removido por defoliación que las menos palatables. No obstante, esta capacidad de las especies más palatables cambiará con la disponibilidad hídrica. Será relativamente mayor cuando la disponibilidad hídrica es baja que cuando es alta debido a una menor demanda por transpiración y reducción del estrés por sequía en las plantas defoliadas con respecto a las no defoliadas. Por el contrario, cuando la disponibilidad de agua es alta, la tasa de crecimiento de las plantas defoliadas nunca alcanzaría a la de las no defoliadas. En el caso de las especies menos palatables, se espera una respuesta más negativa a la defoliación, e independiente de la disponibilidad hídrica.

Relevancia de este estudio

Varios estudios indican que el pastoreo por animales domésticos puede alterar la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (Milchunas y Lauenroth, 1993). En pastizales áridos, el pastoreo continuo puede disminuir significativamente la cobertura de la vegetación, acelerar la erosión del suelo y eventualmente causar una transición hacia estados alternativos degradados (Chartier y Rostagno 2006). A nivel mundial se observó que una presión creciente en el pastoreo está asociada a una menor cobertura de especies perennes, una reducción en la cobertura de mantillo, incrementos en la erosión y cambios en la concentración de nutrientes, además de una reducción en la infiltración y una degradación de la estructura superficial del suelo (Yates et al. 2000). El aumento del suelo desnudo y por ende la superficie expuesta a erosión, es una de las primeras observaciones, y ejemplo de esto son los trabajos de Su Yong-Zhong et al. (2004) y Huang et al. (2007) en los pastizales

áridos de China, Tamartash et al. (2007) en pastizales en Irán y Austrheim et al. (2008) en pastizales Europeos.

La ganadería ovina es una de las principales actividades que se desarrollan en la estepa patagónica. El pastoreo selectivo de los animales confinados a un sitio provoca la muerte de los individuos vegetales de las especies preferidas y favorece el desarrollo de las especies menos preferidas, e incluso el aumento de suelo desnudo (Paruelo y Aguiar, 2003). La sobreestimación de la capacidad productiva de estos ecosistemas áridos y semi-áridos en la Patagonia ha originado el sobrepastoreo y, consecuentemente, el deterioro de los pastizales naturales (Bertolami et al., 2001), que acarrearán cambios en los servicios prestados por estos ecosistemas y problemas como la desertificación. Estimaciones realizadas para la Patagonia sugieren que aproximadamente el 80% de su superficie se encuentra afectada por un proceso de desertificación de grados entre medio y muy grave (Pelliza et al., 1997). De allí surge la importancia de determinar la receptividad de los campos con el fin de promover un desarrollo sustentable de los recursos naturales.

La receptividad o capacidad de carga de las pasturas y pastizales es un concepto que se utiliza para expresar la cantidad de animales por unidad de superficie que se requieren para lograr una óptima presión de pastoreo. Indica el número de animales que se pueden mantener, criar o engordar en un campo, según su finalidad, sin deteriorar las pasturas (Miñon et al., 2001; Nakamatsu y otros, 2001). La toma de decisiones agronómicas se torna aún más compleja debido a la variabilidad interanual de la disponibilidad forrajera que se manifiesta tanto en la cantidad de vegetación disponible para el consumo de los ovinos como en su dinámica estacional. Las precipitaciones afectarían la duración de la estación de crecimiento ejerciendo así un efecto indirecto sobre la productividad secundaria (Hall, 2000). Se encontró, además, una relación significativa e importante entre la PPNA estimada a través de IVN (índice verde normalizado) y el porcentaje de señalada (Hall, 2000), lo que coincide con la relación positiva entre la cantidad de lana producida anualmente por animal y las lluvias caídas entre la primavera y el verano del año anterior a la esquila (Moscovici Vidal y Barros, 1981). La fragilidad del medio y la imposibilidad de predecir los períodos de sequía, agravados por los factores de compleja índole socioeconómica, producen el deterioro de los pastizales naturales y vuelven ineludible la generación de información que permita comprender de qué manera la disponibilidad de agua limita los procesos ecológicos bajo las condiciones climáticas actuales antes de que podamos hacer predicciones sobre escenarios climáticos futuros (Knapp et al., 2001).

La idea de poder realizar ajustes flexibles de carga en función de las precipitaciones, permitiría no exceder la receptividad de los campos en años secos, promoviendo la sustentabilidad y evitando daños potenciales sobre los recursos forrajeros y aprovechando las ventajas que podrían obtenerse en años con mayores precipitaciones. En este sentido, el presente trabajo pretende aportar conocimientos ecológicos básicos de distintas especies del pastizal sobre las respuestas funcionales y estructurales a la disponibilidad de agua. Las respuestas de las distintas especies que conforman este ecotono frente a variaciones temporales de precipitación, nos permitirán avanzar en el conocimiento de las interacciones del pastizal y las variables ambientales con el fin de desarrollar tecnologías que promuevan la sustentabilidad de las actividades de ganadería extensiva.

Organización de la tesis

Esta tesis cuenta con 3 capítulos más que suceden al presente. El capítulo 2 abordará un experimento en el campo, a nivel de comunidad, en el que se manipuló la cantidad de agua que recibieron las plantas en las parcelas experimentales. Esta aproximación se concentró en responder los primeros dos objetivos y poner a prueba la hipótesis 1 de esta tesis. El capítulo 3 corresponde a un experimento en condiciones controladas de plantas individuales, que abordó fundamentalmente el tercer objetivo y la segunda hipótesis de esta tesis. Este abordaje aportará información sobre las respuestas de las principales gramíneas tanto a la disponibilidad hídrica como a la defoliación. Finalmente el capítulo 4 es una discusión general donde se enumeran las conclusiones a partir de los datos analizados y los resultados presentados en los capítulos anteriores.

Capítulo 2

**EFFECTO DE LA VARIABILIDAD INTERANUAL DE LAS PRECIPITACIONES
SOBRE LA PPNA DE UNA ESTEPA GRAMINOSA PATAGÓNICA**

Introducción

Estimar la productividad Primaria Neta (PPN) ha sido el objetivo principal de la ecología básica y aplicada ya que muchas preguntas importantes acerca del balance global del carbono y las predicciones del cambio climático, entre otros, necesitan estimaciones precisas de esta variable (Sala y Austin, 2000). En los pastizales naturales, la PPN también es importante porque determina la disponibilidad de forraje y las limitantes en la capacidad de carga, es decir el número de herbívoros por unidad de superficie que un pastizal puede sostener. Una de las relaciones mejor documentadas en la ecología de pastizales es la relación positiva y lineal que existe entre la productividad primaria neta aérea (PPNA) y la precipitación anual media (Lauenroth, 1979; McNaughton, 1985; Sala et al., 1988; Lauenroth y Sala, 1992). Con el fin de poder predecir la PPNA es necesario entender qué la controla en el tiempo. Pero el modelo que describe los cambios en la PPNA a lo largo del tiempo para un sitio determinado (modelo temporal) muestra que el aumento en la PPNA por milímetro precipitado es algo menor que el que se evidencia cuando se comparan sitios con distinta precipitación anual promedio (modelo espacial) (Lauenroth y Sala, 1992). La diferencia entre los modelos espacial y temporal sugiere que hay restricciones de la vegetación para responder a una mayor disponibilidad hídrica en un año determinado, sobre todo después de haber experimentado años con precipitaciones menores que la media (Oesterheld et al., 2001). Estas restricciones pueden estar vinculadas a aspectos estructurales de la vegetación así como a la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Yahdjian y Sala, 2006). La comprobación de estas hipótesis es difícil puesto que se dispone de un número muy limitado de series temporales largas y continuas que registren la PPNA y las precipitaciones, y que las fortalezcan o eventualmente cuestionen (Smoliak, 1986; Le Houérou, 1988). Un análisis posterior de los mismos datos que dieron origen al modelo temporal de Lauenroth y Sala (1992) (registros de distintos años para un único sitio) apoyó esta hipótesis de las restricciones estructurales y biogeoquímicas ya que reveló una influencia significativa de la historia previa del pastizal, de modo que años previos secos o húmedos amortiguan o amplifican la respuesta de la PPNA a los cambios en las precipitaciones dependiendo de la secuencia de años secos y húmedos que tenga lugar en el sistema (Oesterheld et al., 2001). Más recientemente, la utilización de sensores remotos e imágenes satelitales ha permitido, incluso para algunos sitios de nuestro país, realizar evaluaciones de series temporales y caracterizar así la variación de la PPNA en el tiempo (Paruelo et al., 1999; Jobbágy y Sala, 2000; Fabricante, 2005).

Dentro de los abordajes experimentales que han buscado comprender el efecto de la variabilidad interanual de las precipitaciones sobre la vegetación, los estudios realizados por Knapp y colaboradores (2001) en pastizales del centro de los Estados Unidos de Norteamérica, coinciden con la idea de que la respuesta predicha por el modelo espacial Sala y colaboradores (1988) (sitios con distinta precipitación anual promedio) sobrestimaría la respuesta de la vegetación en un sitio particular. Estos estudios, en general, consistieron en ensayos de riego orientados a evaluar el papel que juegan la frecuencia y la extensión de la limitación del agua sobre la productividad primaria (Knapp et al., 2001; Knapp y Smith, 2001). Los resultados más importantes de estos autores indican que en los sistemas áridos existe una respuesta asimétrica a los años húmedos respecto de los años secos. Esta asimetría estaría dada por la

existencia de mecanismos, como el ajuste fisiológico al estrés hídrico, que amortiguan el efecto en los años secos, mientras que las restricciones estructurales que reducen la respuesta al aumento de la disponibilidad hídrica no serían tan severas. En otras palabras, estos sistemas tienen una respuesta más atenuada frente a años secos y una respuesta más evidente frente a los años con precipitaciones mayores a la media. Por otro lado, otros estudios manipulativos sugieren que la respuesta de la PPNA a la disponibilidad de agua depende tanto de la cantidad total de agua que ingresa al suelo como de la variabilidad en la distribución temporal de las lluvias durante la estación de crecimiento (Fay et al., 2003). Los experimentos de intercepción de lluvia realizados en el oeste de la estepa Patagónica, orientados a generar una serie temporal de precipitación, sugieren que la densidad de plantas es la principal restricción estructural que presenta la vegetación para responder a un incremento en la disponibilidad hídrica después de haber experimentado sequía (Yahdjian y Sala, 2006).

En los ecosistemas áridos y semiáridos las precipitaciones son escasas y muy variables, ingresando al sistema en forma de pulsos más o menos discretos. La naturaleza episódica del ingreso de agua en estos ecosistemas tiene consecuencias directas en la mayoría de los procesos biológicos, así como consecuencias indirectas, por ejemplo a través de sus interacciones con el suelo (Austin et al., 2004). Por otro lado, la sequía no impacta por igual a todas las especies. Por ejemplo en la estepa Patagónica, la sequía actúa de manera diferencial sobre los dos grupos funcionales de vegetación más característicos (pastos y arbustos) así como también hay distintas respuestas dentro del grupo de los pastos (Yahdjian y Sala, 2006). Si bien la sequía reduce la productividad en general, los arbustos no parecen ser afectados por ella (Yahdjian y Sala, 2006), lo que concuerda con el modelo de partición de recursos entre pastos y arbustos de esta región, que propone que los pastos utilizarían el agua de los estratos superiores del suelo y aprovecharían una mayor proporción de los ingresos episódicos de agua, mientras que los arbustos lo harían de los estratos más profundos (Sala et al., 1989). Este modelo, a su vez, tiene sustento en evidencias de otros estudios que muestran que las raíces de los arbustos presentan una distribución vertical y horizontal mayor a 1,5 m (Fernández y Paruelo, 1988). En un trabajo realizado por Jobbagy y Sala (2000) se evidenció que, a pesar de la relación encontrada entre la PPNA y la precipitación media anual, dentro de los grupos funcionales, las respuestas eran contrastantes. El grupo funcional de los pastos no se correlacionó con las precipitaciones acontecidas incluso durante el año previo al de la medición; por el contrario, habría una relación más del tipo estacional. Dentro del grupo de los pastos del Distrito Occidental de la estepa Patagónica, la mayor sensibilidad a la sequía se le adjudica principalmente a *Stipa humilis* (Yahdjian y Sala, 2006).

Las escasas y episódicas precipitaciones de los ecosistemas áridos (Noy-Meier 1973) también son responsables de disparar eventos fenológicos debido a que en estos ambientes, la fenología está particularmente acoplada a la disponibilidad de agua (Reynolds et al., 1999). La fenología es un aspecto clave en las estrategias de las plantas, debido que contribuye a la habilidad de las plantas para capturar distintos recursos (Zdravko et al., 1989; Golluscio et al., 2005). Como en otros ambientes áridos, las especies del NE de Patagonia muestran un asincronismo fenológico de acuerdo con la capacidad que tengan de explorar el agua almacenada en los distintos subespacios del suelo (Bertiller et al., 1990). A su vez, en esta estepa se ha encontrado que la mayor

disponibilidad de agua en el suelo provoca un alargamiento de las etapas de crecimiento de *Stipa tenuis* (Bisigato y López Laphitz 2009), una de las especies estudiadas en esta tesis.

El objetivo general de este capítulo es conocer cómo varía la productividad primaria neta aérea con cambios en la disponibilidad de agua en un ambiente de estepa gramínea pastoreada dominada por *Stipa tenuis*. Se buscó simular experimentalmente el efecto de la variabilidad interanual de las precipitaciones con el fin de obtener un modelo simple que permita optimizar la utilización de los pastizales naturales por los ovinos mediante el ajuste de carga.

Los objetivos particulares son:

1- Evaluar el efecto de la disponibilidad hídrica sobre la cobertura y productividad de 3 especies dominantes de gramíneas (*Stipa tenuis*, *Stipa speciosa*, *Poa lanuginosa*) y el crecimiento de una especie de arbusto (*Chuquiraga avellanedae*) dominante del ecotono de las provincias de Monte y Patagónica.

2- Describir los cambios en la duración de las etapas fenológicas de estas cuatro especies representativas de la estepa en un gradiente de disponibilidad hídrica generado experimentalmente.

Las hipótesis planteadas que guiaron este trabajo fueron:

1- La productividad primaria neta aérea anual responde a las variaciones de precipitaciones asimétricamente con un aumento más que proporcional cuando las precipitaciones son superiores al promedio y amortiguando el impacto negativo cuando la precipitación es inferior al promedio.

2- Las etapas fenológicas de crecimiento y reproductivas se relacionan con la disponibilidad hídrica en el suelo alargando sus ventanas temporales y la cantidad de individuos que las alcanzan a medida que el recurso aumenta.

En primer lugar, esperamos obtener un modelo entre la PPNA de este pastizal y las precipitaciones que evidencie la asimetría propuesta por Knapp y Smith (2001) dado que el pastizal en estudio es dominado por gramíneas perennes con adaptaciones fisiológicas al estrés hídrico, lo que les permitiría mantener su productividad en años desfavorables. Estas características, a su vez, provocarían restricciones estructurales mínimas para responder frente a incrementos de agua mayores que la media. En segundo lugar esperamos que las etapas de crecimiento vegetativo y reproductivo se beneficien a medida que la disponibilidad hídrica en el suelo sea mayor, como consecuencia de que se alargan las ventanas temporales.

Metodología

1. Área de estudio

El presente ensayo se llevó a cabo en Punta Ninfas (al noreste de la provincia de Chubut), a 70 km al este de la ciudad de Puerto Madryn (Estancia Bahía Cracker 42° 60' S; 64° 35' W). El área de estudio se encuentra en el ecotono entre las provincias fitogeográficas de la Patagonia y del Monte (Parizek et al., 2002; Beeskow et al., 1995). Dos fisonomías principales caracterizan la vegetación del área de Punta Ninfas, una estepa herbácea y una arbustiva (Figura 2.1). Los coirones de pastos perennes de estación fría y los arbustos siempre verdes son las bioformas dominantes de estas comunidades, mientras que los arbustos deciduos y las anuales son un componente secundario. La cobertura foliar varía de 35 a 65%, pero puede crecer sustancialmente en períodos lluviosos, cuando las especies anuales contribuyen a un aumento importante de la cobertura (Beeskow et al., 1995). Las principales especies que representan la Patagonia son *Chuquiraga avellanae*, *Nassauvia fueguiana* y *Stipa speciosa*, mientras que las principales especies de la provincia del Monte son los pastos *Stipa tenuis* y *Piptochaetium napostaense* (tabla 2.1). La precipitación media anual registrada durante 48 años (principalmente en forma de lluvia) para el sitio de estudio es de 254 mm, con una precipitación mínima registrada en 1986 de 88 mm y máxima de 471 mm en 1992 (Figura 2.2). La distribución de las precipitaciones tiene una leve tendencia estacional siendo mayor en otoño (Figura 2.2).

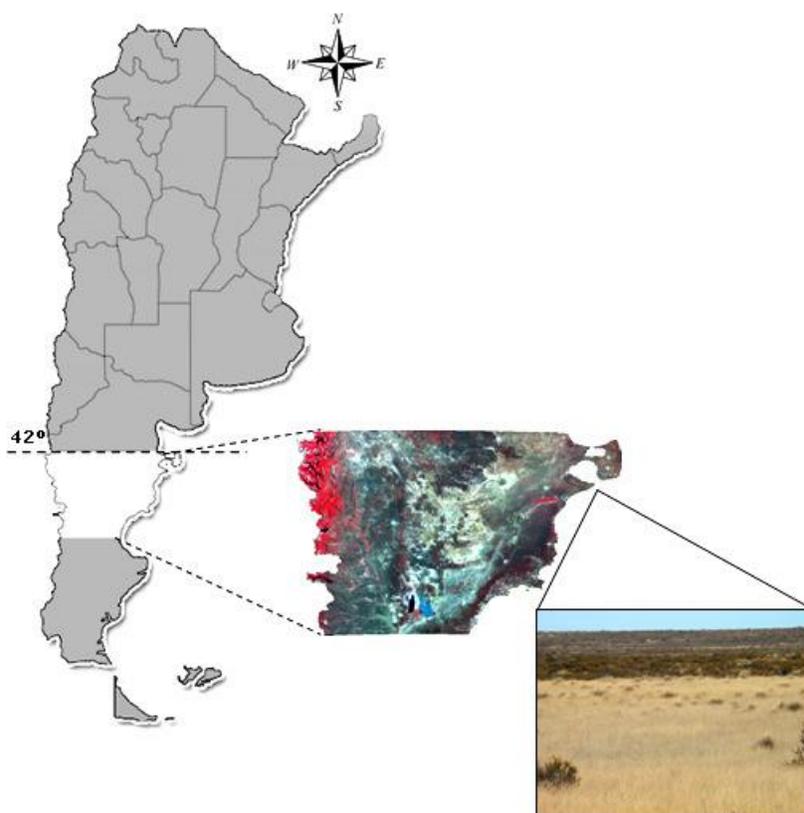


Figura 2.1. Ubicación geográfica del sitio de estudio (izquierda) y vista general de la fisonomía de la vegetación (derecha). Se observa un doble tapiz (parches de pastizal y parches más arbustivos) asociado directamente a las características de los suelos.

Tabla 2.1. Principales especies de los pastizales de Punta Ninfas, con sus nombres comunes, grupo funcional y porcentaje de cobertura foliar. Los coeficientes de variación aparecen dentro de los paréntesis.

Especies	nombre común	grupo funcional	cobertura foliar (%)
<i>Stipa tenuis</i>	flechilla	pasto	46,2 (35)
<i>Stipa speciosa</i>	coirón duro	pasto	3,0 (69)
<i>Poa ligularis</i>	coirón dulce	pasto	3,2 (76)
<i>Poa lanuginosa</i>	pasto hebra	pasto	9,6 (62)
<i>Piptochaetium napotaense</i>	flechilla negra	pasto	3,3 (33)
<i>Chuquiraga avellanadae</i>	quilimbay	arbusto	10,5 (34)
<i>Mulinum spinosum</i>	neneo	arbusto	<1 (124)

Extraído de Beeskow et al., 1995

La temperatura media anual es de 12,5°C. La velocidad media del viento a 10 m de altura desde el suelo es de 4,6 m/s (Beeskow et al., 1995). La topografía es de una meseta ondulada y los suelos dominantes son Haplocalcides xéricos. El pastoreo ovino enfocado a la producción lanera fue introducido a principios del siglo pasado. Es practicado en forma continua y extensivamente en cuadros de más de 2500 ha con un punto común de agua cada 3 o 4 potreros. La carga media estimada para la zona es de 1 oveja cada 4 ha.

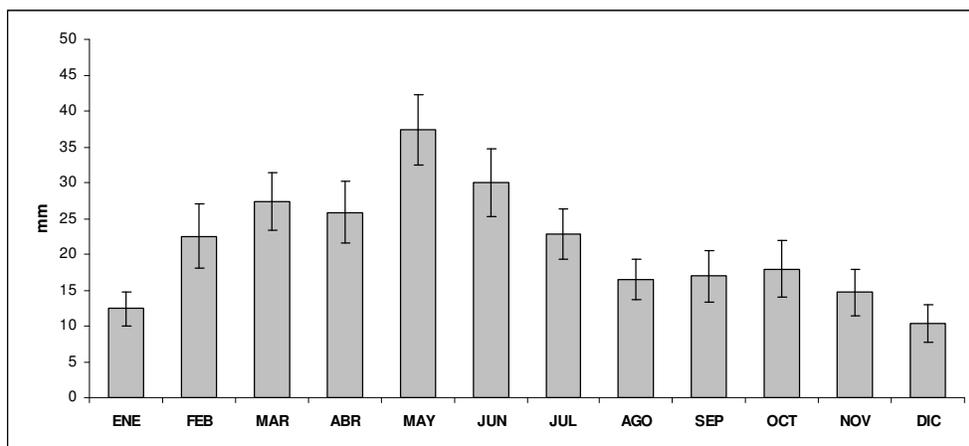
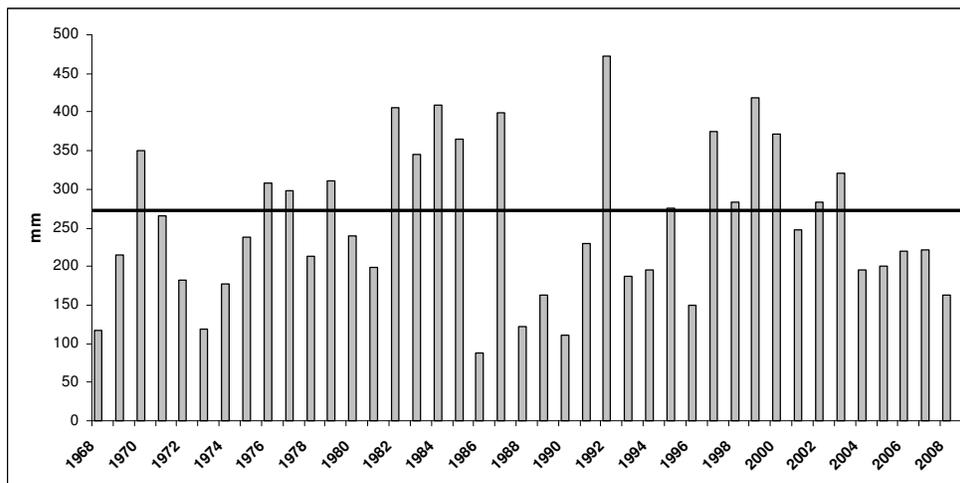


Figura 2.2. Precipitaciones medias anuales (arriba) y precipitaciones medias mensuales (abajo) registradas en el período 1968 – 2008 en la estancia Bahía Cracker (42° 60' S; 64° 35' W), al noreste de la provincia de Chubut. Las barras indican el promedio mensual ± 1 error estándar.

2. Diseño experimental

Se realizó un experimento en el campo desde abril de 2007 (cuando los tratamientos terminaron de ser instalados) hasta marzo de 2009, para evaluar la respuesta de la vegetación frente a un gradiente experimental de disponibilidad de agua, con un total de cinco niveles. Generamos dos niveles de menor disponibilidad hídrica, reduciendo las lluvias (periodo de sequía, con una intercepción de 30% y 50% de la lluvia, S30 y S50 respectivamente), un control con las precipitaciones del año en curso y dos niveles de mayor disponibilidad hídrica, aumentando las precipitaciones con riego para simular años húmedos (agregado del 30% y 50% del agua precipitada, R30 y R50 respectivamente). Se determinaron 10 parcelas de 4 m² (2mts de lado) para cada tratamiento que se asignaron al azar. Las parcelas fueron ubicadas de manera tal que los arbustos quedaran ubicados en el centro de ellas. Los niveles de riego y sequía se establecieron analizando una serie de datos de 40 años de precipitaciones. Para la realización de los niveles de sequía se construyeron techos formados por bandas de acrílico en forma de V (sin filtro UV) apoyados sobre una estructura metálica (Figura 2.3, Yahdjian y Sala, 2002). Los techos tenían una inclinación de 10° con la porción más baja orientada al oeste para disminuir el efecto borde debido a los vientos predominantes de la zona (Figura 2.3). Los niveles de riego se asignaron controlando un pluviómetro instalado en la clausura y al final del mes se regaron las parcelas con un 30 y un 50% más de lo llovido durante ese mes. Durante el primer año el control del pluviómetro fue bisemanalmente y los riegos se realizaron calculando las lluvias acontecidas durante el mes (comenzando con el agregado de agua tres meses después de comenzada la sequía), mientras que durante el segundo se hicieron estacionalmente (Figura 2.4). La precipitación total de ambos años de estudio fue mas baja que la media de 254 mm registrada en la serie de datos de 40 años (159,6 mm y 145 mm el primer y segundo año respectivamente). La precipitación calculada para los niveles de riego para el primer año fue de 204,6 mm para R30 y 234,6 mm para R50, y para el segundo año fue de 180 mm y 205 mm (R30 y R50 respectivamente). En ninguno de los casos se alcanzó el valor de la precipitación media anual para el lugar. Para los niveles de sequía se calculó una precipitación de 111,7 mm para S30 y de 79,8 mm para S50 en el primer año de manipulaciones. Para el segundo año de experimento, en los tratamientos de sequía, las precipitaciones calculadas fueron 101,5 mm y 72,5 mm (S30 y S50 respectivamente, Figura 2.4). Para el riego se utilizó el agua colectada de las parcelas de intercepción y agua transportada desde la ciudad de Trelew. Los riegos se realizaron con regadores de jardín y se definió el caudal con una intensidad aproximada de 0,5 mm/minuto (Figura 2.3).



Figura 2.3. Estructura de los techos utilizados para interceptar lluvia y simular sequía (arriba). Sistema utilizado para el riego de las parcelas que simularon años húmedos (abajo).

Con el fin de conocer el gradiente real de disponibilidad hídrica producido en el suelo debido a la aplicación de los tratamientos, y la efectividad de los techos de acrílico en generar sequía, se evaluó el contenido hídrico de los primeros 10 cm del suelo en cinco parcelas, una por cada tratamiento, donde se instalaron sensores conectados a un data logger Campbell 10X con sensores ECH2O de 10 cm. Los valores se registraron cada 6 horas durante un período de 8 meses, desde mediados de noviembre de 2007 a mediados de julio de 2008 (Figura 2.5). Los sensores mostraron que los tratamientos de riego presentaron contenidos hídricos del suelo similares o superiores al control y muy superiores a los tratamientos de sequía. También se evaluó el agua precipitada en pluviómetros colocados sobre la superficie del suelo. Los resultados de esta evaluación indicaron que los valores de intercepción no difirieron de los esperados (ver **Apéndice 1**).

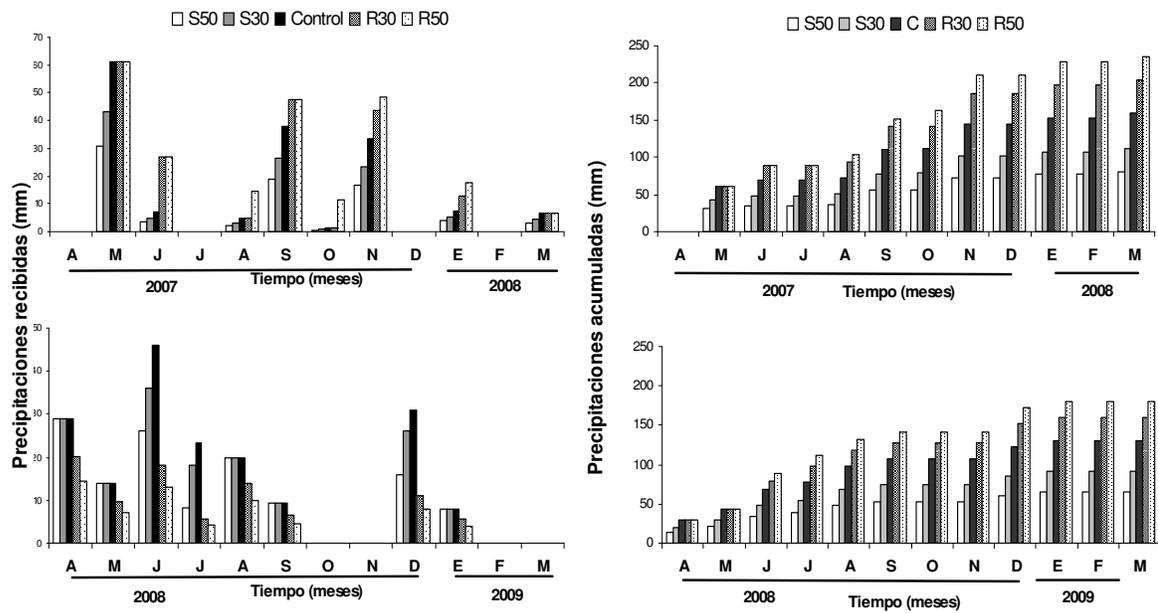


Figura 2.4. Precipitaciones recibidas y acumuladas por cada tratamiento durante los dos años del experimento.

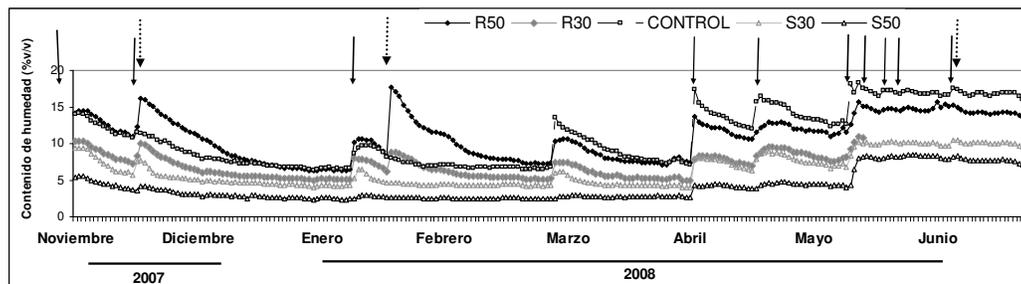


Figura 2.5. Contenido volumétrico de agua del suelo registrado a las 6 AM durante siete meses, en los 10 primeros centímetros de profundidad del suelo, en los distintos tratamientos. Las flechas negras indican los días en los que ocurrieron eventos de precipitación y las flechas discontinuas indican los días en los que aplicó el riego ($n=1$). La discontinuidad de los registros de la parcela R30 obedece a la pérdida del sensor.

3. Descripción de las principales especies

***Chuquiraga avellanedae*:**

Es un arbusto endémico de la estepa patagónica. Es de forma redondeada, de 0.5 a 1 m de altura. Las hojas son verdes y de consistencia dura y terminan en una espina color marrón rojiza (Figura 2.6). Es de bajo valor forrajero. El ganado consume sus flores y frutos en verano cuando la oferta de las mejores especies forrajeras disminuye. Durante el invierno consumen los frutos que recogen del suelo (Beider, 2008). La distribución vertical de sus raíces alcanza una profundidad de 1.5 – 1.7mts (Bertiller et al., 1988).



Figura 2.6. *Chuquiraga avellanedae*

a) Gramíneas preferidas por el ganado:

***Poa lanuginosa*:** Es una gramínea perenne.

Posee rizomas que nacen de su base y se extienden bajo la superficie del suelo, por lo que producen nuevas plantas cada 10 cm aproximadamente. No forma matas sino que se presenta como macollos (plantas) individuales con aspecto de hebras o hilos (Figura 2.7). En ausencia de pastoreo, tiene las hojas plegadas de 15 a 35 cm de largo, con márgenes aserrados, que resultan ásperas al tacto. Las flores se reúnen en espigas angostas, densas y erectas de color verdoso. Es una de las forrajeras más valiosas de la región por ser muy preferida entre el ganado ovino y vacuno y por su buena calidad nutritiva (Beider, 2008). Bajo intenso pastoreo sus láminas quedan reducidas a 1 ó 2 cm de altura.



Figura 2.7. *Poa lanuginosa*

***Stipa tenuis*:** Es una gramínea perenne de

hojas finas, blandas y pilosas. Tiene una altura de hasta 15 cm en ausencia de pastoreo. Las flores forman espigas de color verdoso (Figura 2.8). Las semillas poseen un extremo punzante que facilita la penetración en el suelo y una larga arista retorcida en el extremo opuesto de 5 a 10 cm de largo, que les permite introducirse en lugares con humedad propicia para su germinación. La punta gira en forma de tirabuzón introduciéndose en la tierra y también en el vellón de las ovejas. En los



Figura 2.8. *Stipa tenuis*

corderos provoca heridas en el cuero, con lesiones en los tejidos y vasos. Es una de las especies forrajeras principales en la provincia del Monte (Beider, 2008). Las raíces se distribuyen principalmente en los primeros 30 cm del suelo, pero alcanzan una profundidad de hasta 0.5mts (Bertiller et al., 1988).

b) Gramíneas no preferidas por el ganado:

Stipa speciosa: Es una gramínea perenne de 30 a 50 cm de altura. Tiene vainas de color castaño rojizo (color ladrillo). Posee hojas rígidas, finas, acartuchadas y punzantes (Figura 2.9). Las flores forman espigas de color rojizo a violáceo de hasta 12 cm de largo. El fruto presenta una larga punta plumosa en la parte inferior. Tiene bajo valor forrajero dado que no es preferida por el ganado y posee baja calidad nutricional. Cuando la disponibilidad de forraje es baja es consumida con cierta intensidad, en especial sus hojas tiernas (Beider, 2008). Las raíces alcanzan una profundidad de 1 – 1.2mts (Bertiller et al., 1988).



Figura 2.9. *Stipa speciosa*

4. Variables de respuesta

Se estimaron la cobertura y la productividad primaria neta aérea de las especies más representativas de la estepa y la cobertura de anuales, plántulas, creptógamas, mantillo y suelo desnudo.

La cobertura de la vegetación se determinó mediante el uso de líneas de cobertura (Canfield, 1941), ubicadas en forma paralela con la misma orientación que las bandas acrílicas de los techos y a 40 cm de cada lateral. Se consideró un efecto borde de 20 cm en todas las parcelas, por lo que no se tomaron mediciones en esa zona (Yahdjian y Sala, 2002). Al inicio del ensayo se realizó una calibración entre cobertura y biomasa para *Stipa tenuis*, *S. speciosa* y *Poa lanuginosa*, mediante una adaptación de la metodología propuesta por Flombaum y Sala (2007) (ver **Apéndice 2**). Durante el primer año del ensayo las mediciones se realizaron mensualmente, lo que nos permitió calcular la Productividad primaria de las gramíneas principales a través de la sumatoria de los incrementos de biomasa a lo largo de un año (dado que los tratamientos comenzaron en abril), y para el segundo año el cálculo de productividad se realizó con los datos obtenidos en el mes de diciembre (cuando se produce el pico de biomasa para las especies del lugar). Evaluamos las posibles diferencias en las metodologías empleadas calculando la productividad del primer año también con el pico de producción en diciembre, y las diferencias no resultaron significativas. La medición de la cobertura de *Chuquiraga avellanadae* (principal especie arbustiva) se realizó mensualmente mediante una línea de Canfield dentro de un marco de 15 x 25 cm sostenido en un pie fijo. La cobertura se clasificó en: verde, seco y suelo desnudo. Para evaluar el crecimiento se contó mensualmente, dentro del marco, el número de brotes y el largo de dos brotes marcados al azar. Cuando el brote se ramificaba, se seguía el crecimiento del brote que seguía la línea de crecimiento o el más cercano a ella. Para el número y largo de brotes se calculó el incremento relativo porcentual (IR%) entre los brotes pre-tratamiento (febrero 2007) y los post-tratamientos (diciembre 2008) como:

$$\text{IR\%} = \frac{(\text{Brotos nuevos} - \text{Brotos viejos})}{\text{Brotos viejos}} * 100$$

Se describió la fenología de cuatro especies *Stipa speciosa*, *S. tenuis*, *Poa lanuginosa* y *Chuquiraga avellanadae*, durante el primer año de estudio. Las etapas fenológicas se registraron cada 15 días en un individuo de cada especie, previamente marcado, dentro de cada parcela. Para las observaciones fenológicas se siguieron las fases observadas que se detallan más abajo (Bertiller *et al.*, 1991). Cuando en la misma planta se presentó más de una fase, se registraron simultáneamente. Se calculó el porcentaje de ocurrencia de cada fase, para cada especie y en cada momento.

Crecimiento vegetativo

eh, emergencia de las hojas: primeras hojas inmaduras visibles.

ct, crecimiento vegetativo temprano: brotes o macollos con hojas verdes no expandidas.

ci, crecimiento vegetativo intermedio: macollos o brotes con hoja verdes tanto expandidas como no.

cta, crecimiento vegetativo tardío: elongación de los internudos en brotes o macollos. En pastos, es la fase pre-brotación.

Crecimiento Reproductivo

Floración

eo, emergencia de las orejas (pastos únicamente): oreja pre formada pero no visibles.

br, brotes: brote de las flores visible, en pastos orejas visibles

bh, hinchamiento de los brotes (solo para arbustos).

f, flores.

Fructificación

frv, frutos verdes.

frm, frutos maduros y dispersión de semillas.

Inactividad, senescencia y dormancia

iv, inactividad vegetativa: no se observa crecimiento pero los brotes y macollos están verdes.

sa, senescencia actual: senescencia de los tejidos verdes producidos en la actual estación de crecimiento.

sv, senescencia vieja: senescencia de los viejos tejidos.

d, dormancia: inactividad vegetativa total, no hay ningún tejido verde presente.

5. Análisis Estadísticos

La dinámica de la cobertura para los pastos y los arbustos se evaluó utilizando un análisis multivariado (MANOVA) con los niveles de disponibilidad hídrica como variables de clasificación y los valores de cobertura como variables de análisis (Von Ende, 1993; Gurevich y Chester, 1986). Las comparaciones entre medias se realizaron por medio de una prueba de Hotelling. Para la cobertura de mantillo, donde los valores iniciales mostraron una diferencia significativa asociada a los niveles de disponibilidad hídrica, se utilizó como covariable los valores de cobertura inicial. Los análisis estadísticos se realizaron con el paquete estadístico InfoStat (2009). El análisis de las plántulas y las especies anuales para el segundo año de ensayo, se realizó mediante un análisis de la varianza (ANOVA) dado que estos grupos solo se encontraron presentes en una única estación.

La productividad de las gramíneas se evaluó por medio de ANOVAs. En el caso de *Stipa tenuis*, en donde el supuesto de homogeneidad de varianzas no se cumplía, se realizó la transformación logarítmica de los datos. La comparación de los tratamientos entre los dos años del ensayo se realizó mediante pruebas "t de student" para muestras pareadas. Para evaluar la relación entre la productividad de las gramíneas y la disponibilidad hídrica se realizaron análisis de regresión para cada año de ensayo. Las variables medidas para *Chuquiraga avellanae* se analizaron en primera instancia en el tiempo cero (marzo de 2007) para verificar la ausencia de diferencias entre los tratamientos. Posteriormente se analizaron los arbusto de *C. avellanae* un año después de aplicarles los tratamientos de disponibilidad hídrica (febrero 2008) evaluando las diferencias entre dichos tratamientos mediante un ANOVA. Para la variable número de brotes se utilizaron los valores del tiempo cero como covariable por encontrarse diferencias entre los tratamientos a ese tiempo. Para evaluar las diferencias en el tiempo, se realizaron *pruebas t* para muestras pareadas con los datos particionados en cada tratamiento. Para evaluar la duración de las distintas etapas fenológicas se realizaron un ANOVA, con número de días de cada etapa como variable respuesta.

Resultados

1. Efecto de la sequía en la cobertura y la productividad de las gramíneas perennes.

La productividad primaria neta aérea (PPNA) de las especies de gramíneas estudiadas no mostró una respuesta en función de la disponibilidad hídrica para el primer año ($p=0.59$), mientras que para el segundo año se detectó un aumento en la PPNA con aumentos de las lluvias ($p= 0.002$, Figura 2.10). El primer año de resultados presentó, en términos generales, una mayor PPNA de las gramíneas perennes que el segundo año ($p<0.0001$, Figura 2.10).

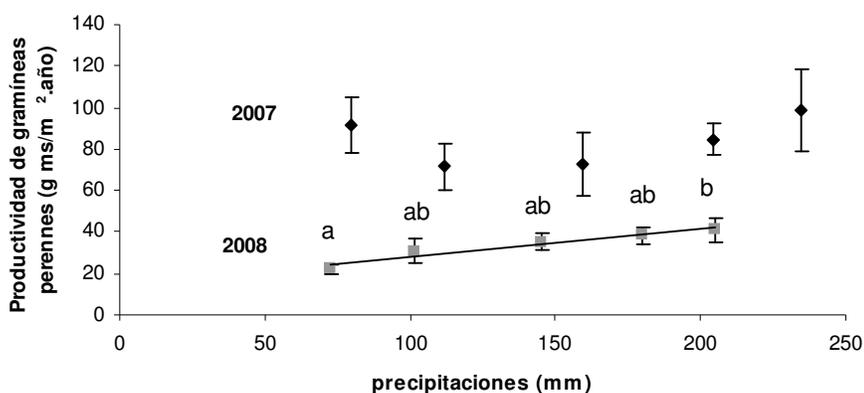


Figura 2.10. Efectos del gradiente experimental de precipitaciones sobre la productividad primaria neta aérea de las gramíneas del primero y segundo año de experimento. El gradiente se construyó con cinco niveles de disponibilidad hídrica; los puntos de izquierda a derecha indican: 50% y 30% de intercepción de lluvias, control (0% de intercepción y agregado de agua), y 30% y 50% de agregado de agua. Las lluvias acontecidas fueron 159 mm y 145 mm en los años 2007 y 2008 respectivamente. Los puntos son valores medios ± 1 error estándar, $n=10$. Las letras muestran diferencias significativas entre tratamientos ($P<0.05$). El modelo obtenido para el segundo año es $PGA= 0.129 \times PPT + 15.23$ ($R^2= 0.94$).

El análisis de la productividad individual de cada especie también refleja una mayor productividad durante el primer año, y mostró que sólo *Stipa tenuis* respondió a la variación en la disponibilidad hídrica (Figura 2.11). Si bien su productividad durante el primer año no guardó la relación esperada con la disponibilidad hídrica, durante el segundo año sí se halló una correspondencia ($p=0.0012$) mostrando diferencias significativas entre los tratamientos de sequía y riego. En líneas generales, *P. lanuginosa* fue la que mostró menor productividad del grupo analizado (Figura 2.11).

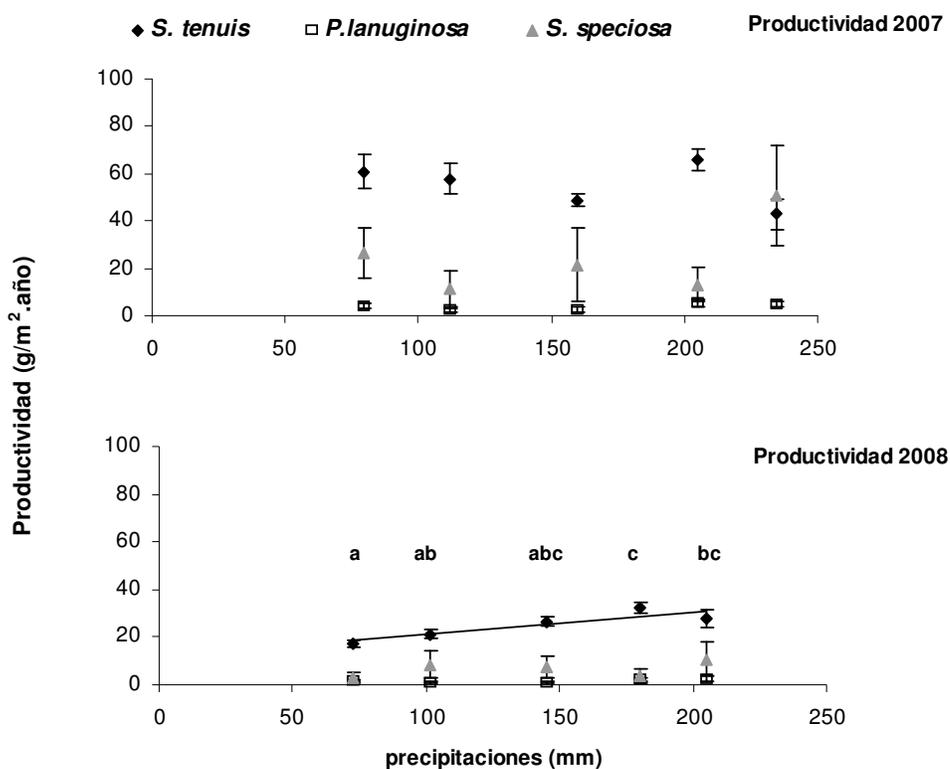


Figura 2.11. Productividad primaria neta aérea estimada para las distintas especies de gramíneas a través de las sumatorias de los incrementos mensuales para el primer año y en el pico de biomasa (diciembre) para el segundo año, en un gradiente de disponibilidad hídrica. Las letras minúsculas representan diferencias entre los tratamientos de disponibilidad hídrica dentro de cada una de las especies ($P < 0.05$) para $n = 10$. Se grafican los valores promedios ± 1 error estándar. El modelo obtenido para *S. tenuis* es: $PPNA = 0.09384 \times PPT + 11.85$, $R^2 = 0.79$.

La cobertura mensual de las tres gramíneas perennes evaluadas no mostró variación en función de la disponibilidad hídrica durante el primer año, y solo la cobertura de *Stipa tenuis* presentó una reducción significativa y generalizada en febrero de 2008, también detectada, aunque no significativa para *S. speciosa* (Figura 2.12, Tabla 2.2). En términos generales, *S. tenuis* mostró los mayores valores de cobertura, *S. speciosa* presentó valores intermedios y *P. lanuginosa* mostró la menor cobertura (tabla 2.3). Durante el segundo año *S. tenuis* evidenció una interacción ($p < 0.0001$) entre el tiempo y la disponibilidad hídrica ya que, si bien el R30 presentó la mayor cobertura en

todos los momentos de muestreo, la cobertura del resto de los niveles varió según el momento analizado. Los valores generales de cobertura para *S. tenuis* se mantuvieron hasta agosto, cuando comenzaron a descender hasta alcanzar valores notablemente inferiores a los del año anterior (Figura 2.12).

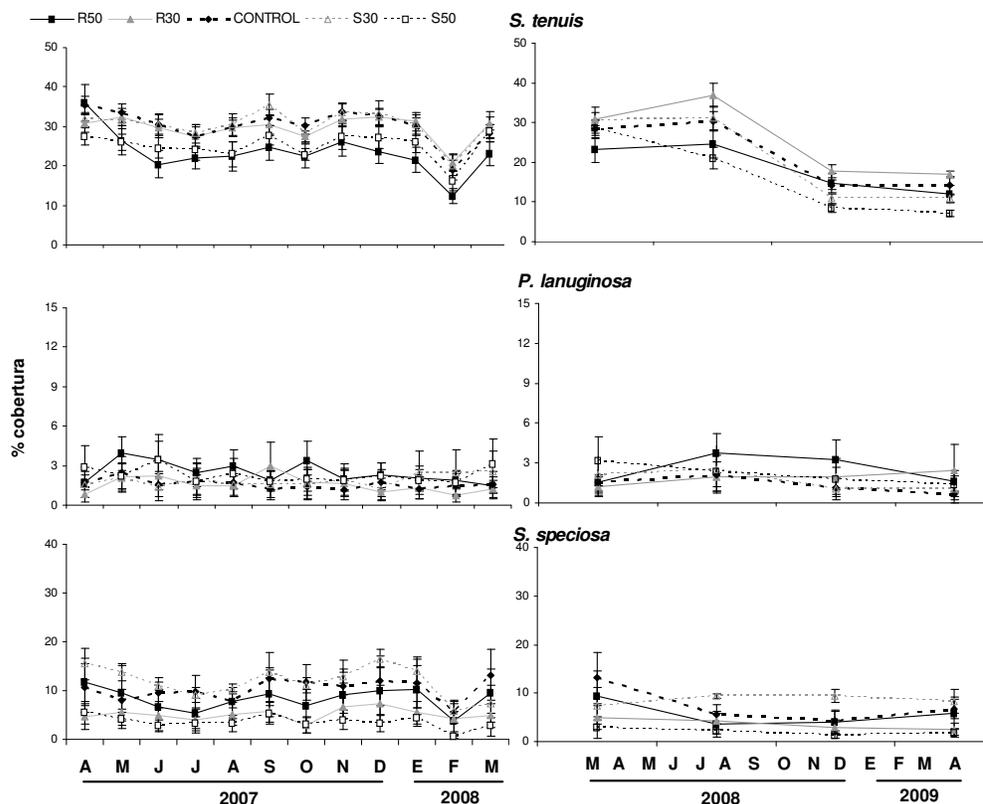


Figura 2.12. Cobertura a lo largo de los dos años de experimento para las especies perennes de gramíneas: *Stipa tenuis*, *Poa lanuginosa* y *S. speciosa* en parcelas con diferente disponibilidad hídrica en el suelo. Los datos del primer año se midieron mensualmente y los del segundo año estacionalmente (n=10). Las barras verticales indican el error estándar (n=10, n=6 y n=4 respectivamente).

La cobertura de plántulas de gramíneas y de especies anuales mostró un fuerte patrón estacional, con una mayor actividad durante el invierno, en coincidencia con las máximas precipitaciones (Figura 2.13). Las plántulas no mostraron un efecto de la disponibilidad hídrica mientras que las especies anuales sí mostraron un efecto en el segundo año, aunque inverso al esperado, ya que el máximo nivel de sequía mostró una cobertura significativamente mayor a la del resto (Figura 2.13, Tabla 2.2). El resto de las variables analizadas no mostró un patrón estacional marcado aunque sí reflejó efectos de la disponibilidad hídrica. La cobertura de mantillo presentó valores significativamente mayores en las parcelas con sequía con respecto al riego (Tabla 2.3) y mostró una tendencia creciente a lo largo del período experimental (Figura 2.13, Tabla 2.2). La cobertura de musgo de los niveles R30 y Control fue significativamente superior a la del nivel máximo de sequía. Sus variaciones parecen influenciar la cobertura observada de suelo desnudo que mostró un efecto del tiempo y un efecto marginal de la disponibilidad hídrica, con la mayor

proporción de suelo desnudo en el tratamiento de máxima sequía (Figura 2.13, Tabla 2.2).

Tabla 2.2. Resultados de MANOVA. Efectos y significancias de los tratamientos para la cobertura de distintas especies de gramíneas perennes, anuales, grupo de plántulas, mantillo, musgo y suelo desnudo en dos años de ensayo.

Especie/ Característica	primer año			segundo año		
	p(disp. hídrica)	p(tiempo)	p(interacción)	p(disp. hídrica)	p(tiempo)	p(interacción)
<i>S. tenuis</i>	0.077	<0.0001	0.233	0.005	<0.0001	0.028
<i>P. lanuginosa</i>	0.928	0.220	0.560	0.960	0.083	0.034
<i>S. speciosa</i>	0.533	0.062	0.081	0.470	0.082	0.484
Anuales	0.804	<0.0001	0.163	0.000	-----	-----
Plántulas	0.630	0.0001	0.021	0.520	-----	-----
Mantillo	0.007	<0.0001	0.305	0.000	<0.0001	0.305
Musgo	0.060	<0.0001	0.547	0.033	<0.0001	0.920
Suelo desnudo	0.056	<0.0001	0.689	0.010	0.021	0.528

Tabla 2.3. Coberturas medias anuales para cada tratamiento. Entre paréntesis se indica el error estándar).

		R50	R30	C	S30	S50	
Cobertura (%)	<i>S. tenuis</i>	2007	23,5(1,5)	29,6(0,9)	30,2(1,2)	30,4(1,1)	25,1(1)
		2008	18,7(3,1)	25,6(4,9)	21,7(4,4)	20,8(5,7)	16,3(5,2)
	<i>S. speciosa</i>	2007	8,3(0,7)	5,1(0,4)	10,2(0,7)	11,7(1)	3,5(0,4)
		2008	5,8(1,3)	3,7(0,6)	7,4(2)	8,6(0,5)	2(0,3)
	<i>P.lanuginosa</i>	2007	2,5(0,2)	1,6(0,2)	1,6(0,1)	1,8(0,1)	0,1(0,2)
		2008	2,5(0,6)	1,9(0,2)	1,4(0,3)	1,7(0,4)	2,2(0,4)
	Anuales	2007	2,6(0,9)	2,6(0,8)	2,1(0,6)	2,5(0,8)	1,8(0,7)
		2008	4,3(0,6)	5,3(1,4)	6(0,9)	10,5(2)	13,1(1,8)
	plántulas	2007	2,4(0,5)	1,6(0,5)	1,5(0,4)	1,5(0,4)	1,4(0,5)
		2008	4,2(1,3)	2,2(0,8)	2,5(0,7)	2,6(0,5)	2,4(1)
	mantillo	2007	36,2(2,9)	35,7(2,1)	38,3(2,7)	43,6(2,5)	46,1(2,5)
		2008	42,8(5)	40,8(5,1)	47,2(5,1)	55,5(7,2)	54,6(6,2)
	criptógamas	2007	15,5(0,3)	21,6(1)	19,0(1)	15,3(1)	12,1(1,4)
		2008	17,9(2)	23,4(1,8)	21,1(2,8)	16(2,2)	14,2(2,9)
	suelo desnudo	2007	4,2(0,8)	3,2(0,6)	4,3(0,8)	3,2(0,6)	7,8(0,8)
		2008	2(0,4)	2,1(0,5)	4(0,7)	0,7(0,1)	5,2(0,8)

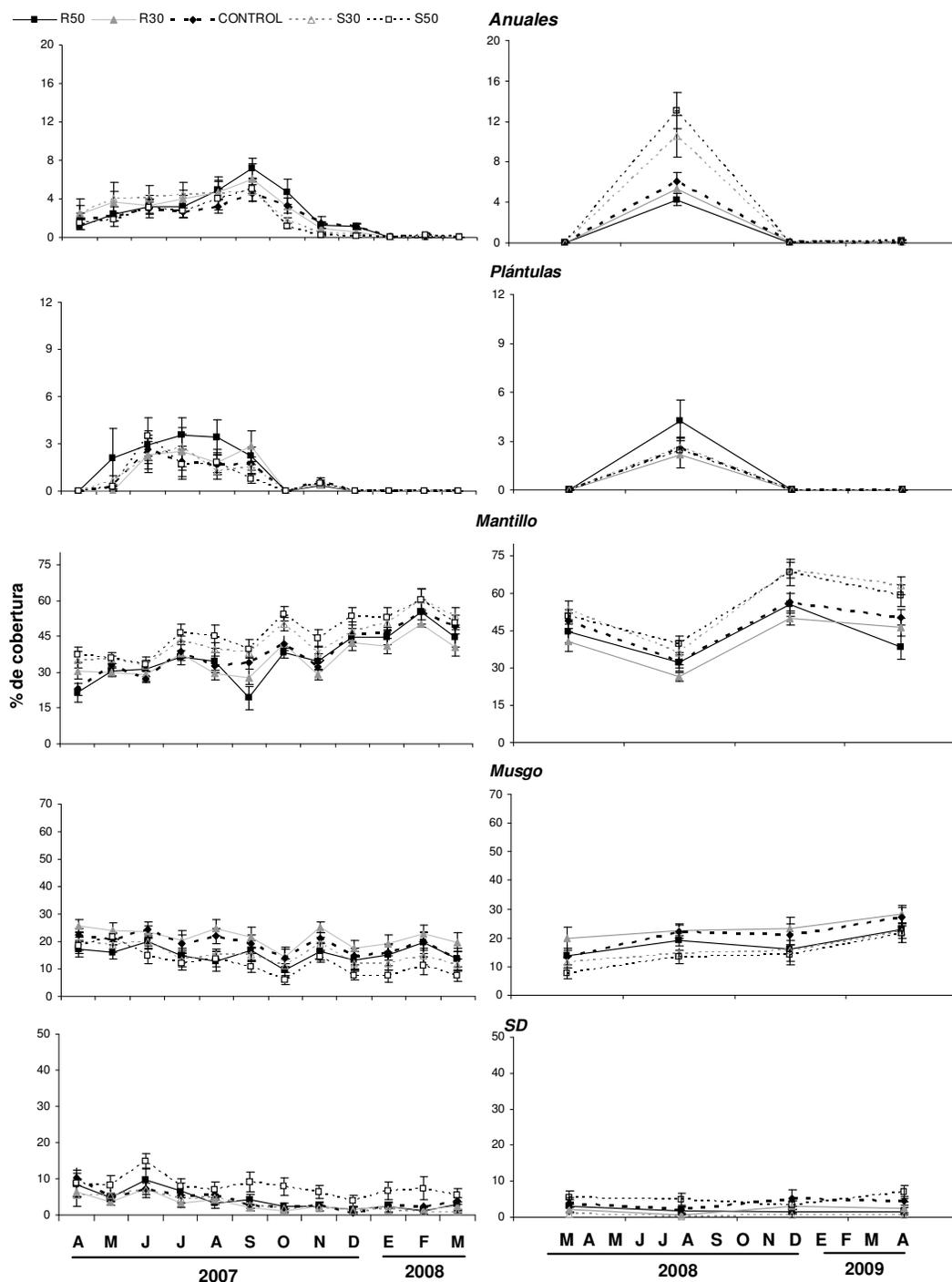


Figura 2.13. Cobertura a lo largo de los dos años de experimento para anuales, plántulas, mantillo, musgo y suelo desnudo en parcelas con diferente disponibilidad hídrica en el suelo. Los datos del primer año se midieron mensualmente y los del segundo año estacionalmente. Las barras verticales indican el error estándar (n=10).

El número inicial de brotes de *Chuquiraga avellanae* de los distintos niveles de disponibilidad hídrica mostró diferencias significativas entre tratamientos ($p=0.04$) por lo cual se utilizaron como covariable al evaluar esta misma variable luego de un año de tratamiento. Ninguna de las características estudiadas (número de brotes, largo de brote superior, largo de brote inferior y porcentaje de cobertura verde) mostró una respuesta asociada a la disponibilidad hídrica ($p= 0.32$, $p= 0.21$, $p= 0.82$ y $p= 0.44$ respectivamente). A excepción del número de brotes, todas las otras variables fueron afectadas negativamente luego de un año de tratamiento incluso en las condiciones de máxima disponibilidad hídrica (Figura 2.14), sin embargo las diferencias fueron significativas solamente en los niveles de sequía (S50 y S30) para el largo de los brotes superiores ($p= 0.019$ y $p= 0.034$ respectivamente) y para el nivel de mínima disponibilidad hídrica (S50, $p= 0.039$) para el porcentaje de cobertura verde.

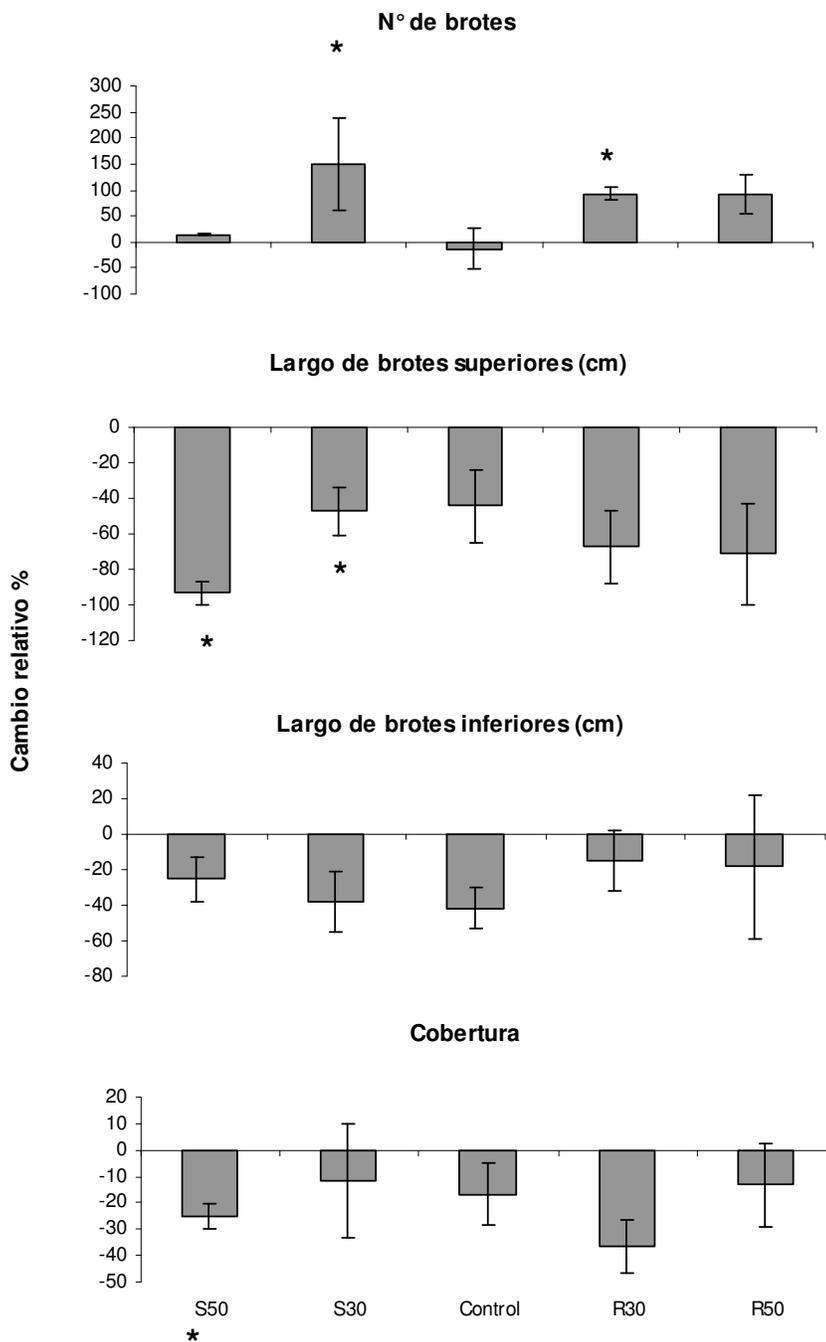


Figura 2.14. Valores de las distintas variables evaluadas en *Chuquiraga avellanedae* en un gradiente de disponibilidad hídrica en el momento inicial del ensayo (pre tratamiento 2007) y a un año (post tratamiento 2008). Los asteriscos (*) indican diferencias significativas entre los momentos de muestreo. Las barras verticales indican el valor promedio del cambio relativo porcentual ± 1 el error estándar. Sólo para el número de brotes en el momento inicial de la experiencia se encontraron diferencias significativas. Para el segundo año no se encontraron diferencias significativas entre los niveles de disponibilidad hídrica para ninguna variable.

2. Observaciones fenológicas de las especies dominantes del pastizal

Stipa speciosa exhibió dos períodos de crecimiento vegetativo (eh, ct, ci y cta). El primero abarcó los meses de abril y mayo, y el segundo desde julio a enero. Las etapas reproductivas se manifestaron entre los meses de noviembre y enero. No se encontraron diferencias significativas en la cantidad de días en que la especie se mantuvo en una determinada etapa en el gradiente de disponibilidad hídrico pero se mostró una tendencia a aumentar la duración de las etapas reproductivas (floración y fructificación) y la cantidad de individuos que alcanzan estas etapas en condiciones de sequía.

Stipa tenuis mostró actividad vegetativa desde abril hasta mediados del mes de junio, mostrando un nuevo período de actividad desde julio hasta noviembre por la totalidad de los individuos en todos los tratamientos. Entre estos períodos, se observó inactividad vegetativa con un pequeño porcentaje de individuos en senescencia (entre 20 y 40% dependiendo de la disponibilidad hídrica). La máxima actividad reproductiva se dio en noviembre a la que siguió un período de senescencia y dormancia, en todos los individuos, que duró hasta marzo. *S. tenuis* presentó crecimiento reproductivo y este se dio en todos los tratamientos entre los meses de noviembre y diciembre. La cantidad de días de crecimiento vegetativo mostró diferencias significativas ($p < 0.0001$) en el tratamiento de máxima disponibilidad hídrica con un incremento de aproximadamente 40 días, vinculadas al rebrote estival (Figura 2.15). Los tratamientos de riego también mostraron un efecto en la cantidad de días en las etapas de senescencia y dormancia, disminuyéndolas en una proporción de un 20-30% ($p = 0.002$).

P. lanuginosa exhibió desde abril hasta diciembre crecimiento vegetativo para todos los tratamientos, a pesar que en los niveles de sequía ocurrió en dos etapas interrumpidas por una mayor proporción de individuos en inactividad vegetativa. A partir de diciembre y hasta marzo, esta especie permaneció en senescencia y dormancia a excepción de las parcelas control (C) que presentaron un pico de crecimiento entre enero y febrero. Sólo se evidenció etapa de floración en unos pocos individuos (menos del 20%) en las parcelas R30 a principios de octubre (Figura 2.16). Para ninguna de las etapas se encontraron efectos significativos de los tratamientos.

C. avellanadae mostró principalmente un período de crecimiento vegetativo en los meses de octubre y diciembre y dos períodos de inactividad vegetativa interrumpidos por las etapas de reproducción. A pesar de no encontrarse diferencias significativas en la cantidad de días de las distintas etapas entre tratamientos, se observó una tendencia a reducir la duración de las etapas reproductivas y de crecimiento vegetativo a medida que aumenta la disponibilidad hídrica; el 100% de los individuos muestreados presentó floración y fructificación en todos los tratamientos (Figura 2.16).

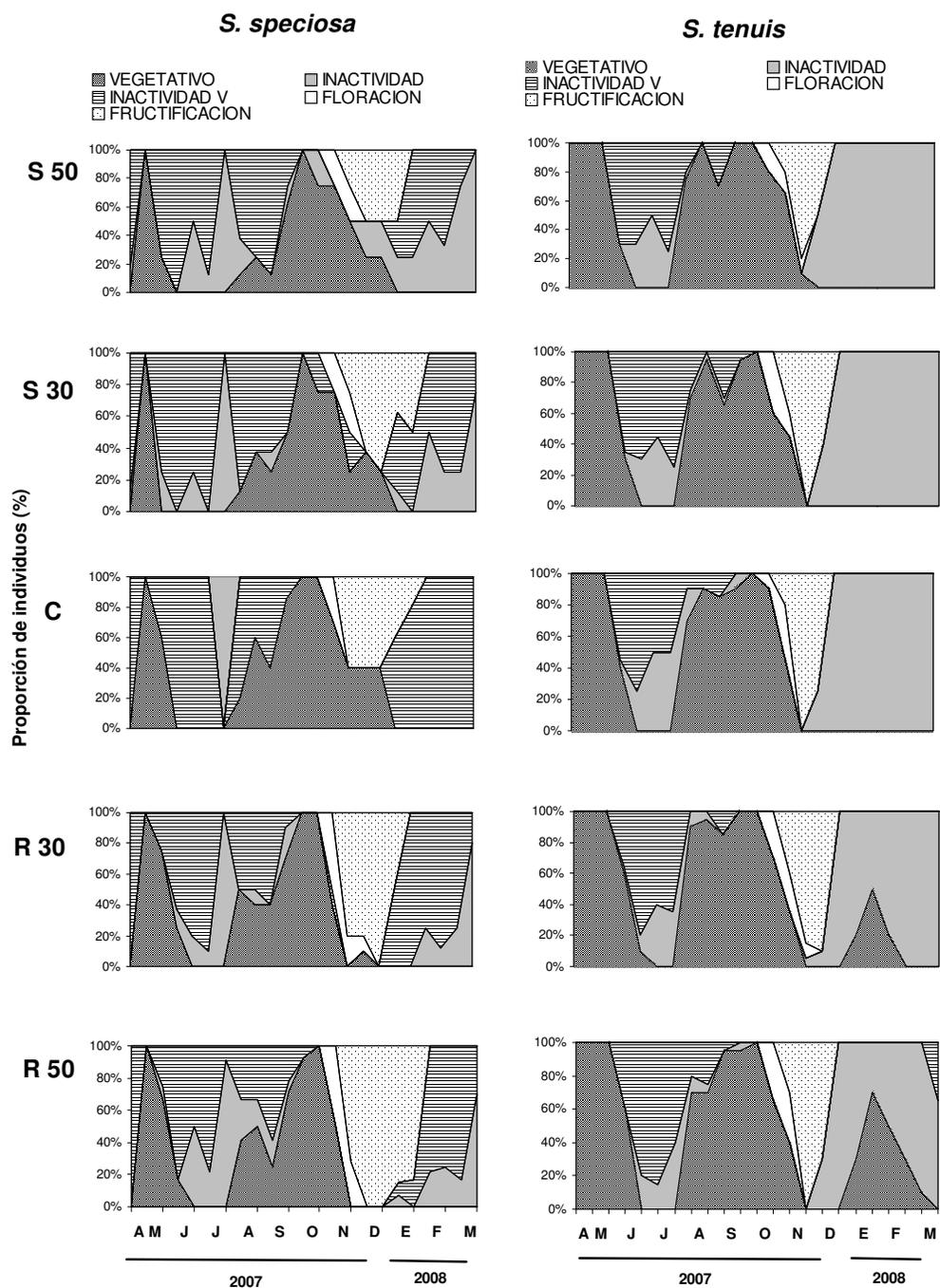


Figura 2.15. Proporción de individuos de *S. speciosa* y *S. tenuis* que presentan las etapas fenológicas a lo largo del año en un gradiente de disponibilidad hídrica. VEGETATIVO involucra todas las etapas de crecimiento vegetativo (eh, ct, ci y cta). INACTIVIDAD V involucra la etapa de inactividad vegetativa (con tejidos verdes presentes). INACTIVIDAD hace referencia a las otras etapas de inactividad (sa, sv y d). FLORACION agrupa todos los estados fenológicos del crecimiento reproductivo hasta la floración (eo, br, bh y f). FRUCTIFICACION son los estados de crecimiento reproductivos restantes (frv, frm).

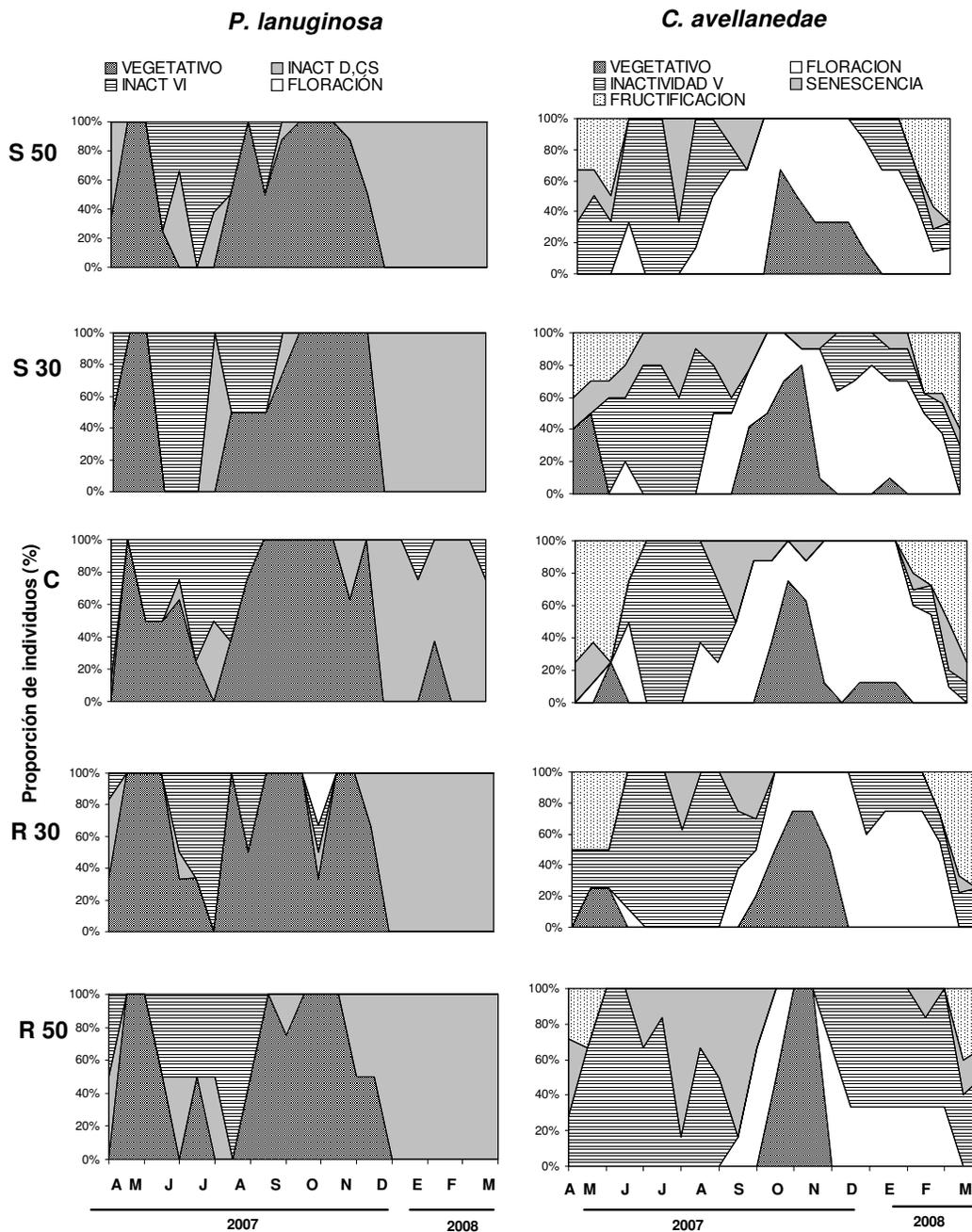


Figura 2.16. Proporción de individuos de *P. lanuginosa* y *C. avellaneda* que presentan las etapas fenológicas a lo largo del año en un gradiente de disponibilidad hídrica. VEGETATIVO involucra todas las etapas de crecimiento vegetativo (eh, ct, ci y cta). INACTIVIDAD V involucra la etapa de inactividad vegetativa (con tejidos verdes presentes). INACTIVIDAD hace referencia a las otras etapas de inactividad (sa, sv y d). FLORACION agrupa todos los estados fenológicos del crecimiento reproductivo hasta la floración (eo, br, bh y f). FRUCTIFICACION son los estados de crecimiento reproductivos restantes (frv, frm).

Discusión

En relación con la primera hipótesis propuesta, que planteaba una respuesta asimétrica de la productividad del pastizal en función de las variaciones de precipitaciones, los resultados de este capítulo mostraron que en este sistema hay una relación lineal y positiva entre la PPNA de gramíneas perennes y la precipitación recibida. Esta respuesta positiva estaría fundamentalmente explicada por la respuesta de *Stipa tenuis*, la gramínea con mayor cobertura relativa. Por su parte, y tal como esperábamos, *Chuquiraga avellanadae*, uno de los arbustos más representativos del sistema, no reveló un impacto significativo de la disponibilidad hídrica aunque mostró una tendencia a presentar un impacto negativo a las condiciones de máxima sequía (Figura 2.14). Durante los dos años de estudio, los gradientes generados correspondieron a disponibilidades hídricas por debajo de la media, dado que fueron años secos. Esto podría vincular la falta o baja respuesta de la comunidad durante el primer año del experimento a la capacidad de amortiguación del pastizal a los años secos (Knapp y Smith, 2001). En cuanto a la segunda hipótesis propuesta que plantea que las ventanas temporales de las etapas de crecimiento y reproductivas se vinculan con la disponibilidad hídrica del suelo, ésta solo afectó la disponibilidad de tejidos verdes a través de la duración del crecimiento vegetativo de *S. tenuis*, favoreciendo la disponibilidad de forraje en los tratamientos de mayor disponibilidad hídrica con un episodio más de crecimiento, sin mostrar grandes cambios en las ventanas temporales de las demás etapas fenológicas. *C. avellanadae*, que aporta forraje a través de los frutos, mostró una tendencia opuesta, aumentando la duración de las etapas reproductivas a medida que la sequía se hacía más severa, aunque no fue significativa.

Encontramos una respuesta lineal y positiva de la productividad primaria a la disponibilidad hídrica durante el segundo año evaluado. Durante los dos años de experimentación los gradientes de disponibilidad hídrica generados correspondieron a un rango desplazado hacia situaciones de mayor aridez que la aridez promedio del sitio de estudio. Aún los niveles de máxima disponibilidad hídrica no alcanzaron a recibir la precipitación media histórica del lugar (~255 mm anuales). La falta de respuesta durante el primer año podría estar vinculada a la capacidad de amortiguación de la vegetación en el gradiente de sequía estudiado (de 70 a 200 mm) y a que los cambios en la vegetación son lentos y están mediados por cambios en muchos procesos (Tilman, 1988). La idea de que la estructura de la vegetación restringe la PPNA y los tiempos de recuperación, sugiere que la PPNA debería ser menos variable que la precipitación anual (Lauenroth y Sala, 1992). Los resultados de ambos años sugieren que las especies de este pastizal tienen la capacidad de contrarrestar un año desfavorable (ajustes fisiológicos) lo que les permitiría mantener su productividad a pesar de la reducción de las precipitaciones. Cuando las condiciones desfavorables se mantienen en el tiempo, el sistema no parece poder sostenerse y la productividad se reduce. En función de las precipitaciones del segundo año, la productividad responde de manera lineal pero evidenciando una reducción de aproximadamente la mitad de la productividad primaria neta aérea a la del primer año (Figura 2.10). Esta caída de la productividad en respuesta a las precipitaciones está vinculada a la sequía sostenida de cada tratamiento, sin embargo cabe resaltar que la distribución mensual de las lluvias, y las temperaturas en las épocas de crecimiento, son factores muy importantes que condicionan la productividad.

En coincidencia con estos resultados, Yahdjian y Sala (2006) encontraron para el Distrito Occidental un modelo lineal de respuesta de la PPNA al gradiente de precipitaciones simulados luego de tres años de tratamiento que muestra un gradiente de disponibilidad hídrica similar al encontrado para el Ecotono Patagonia-Monte (Figura 2.17) y donde la productividad total del sistema es similar a la encontrada para el primer año en nuestro sistema y el doble de la predicha por el modelo propuesto en este experimento.

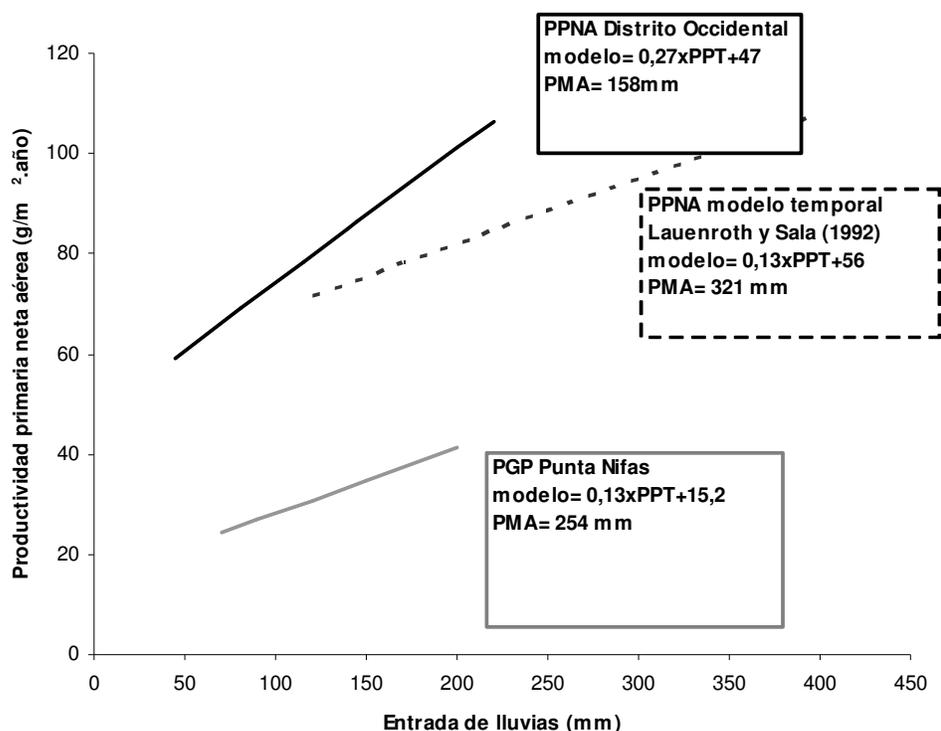


Figura 2.17. Modelos que relacionan la productividad primaria neta aérea (PPNA) a través de un gradiente temporal de lluvia. El primer modelo de regresión se construyó con cuatro niveles de intercepción de lluvia, un control y un nivel de riego (Yahdjian y Sala 2006). El segundo modelo, correspondiente a este estudio, se construyó con dos niveles de intercepción de lluvia, un nivel control y dos niveles de riego. El modelo temporal es el propuesto por Lauenroth y Sala 1992.

El modelo temporal realizado por Yahdjian y Sala (2006) abarcó tratamientos de riego y sequía, similares a los realizados en este trabajo. Ellos pudieron simular condiciones de mayor aridez (con tres tratamientos de interceptación de lluvia) y condiciones con niveles de precipitaciones por encima de la media del lugar. Los riegos fueron aplicados en dos eventos, lo que les permitió estimar los tiempos de recuperación del pastizal y las limitantes estructurales del mismo. En nuestro experimento, a pesar de contar con tratamientos similares y con valores de precipitaciones parecidos, el gradiente creado se encontró siempre por debajo de la media del lugar, simulando para este pastizal, un gradiente de sequía.

Más allá de estas evidencias, es importante tener en cuenta que la respuesta al ambiente varía para los distintos grupos funcionales, lo que es ignorado para muchos y consideran a la comunidad vegetal en su conjunto. En coincidencia con esto, Jobbágy y Sala (2000) evidenciaron que los pastos y arbustos muestran respuestas contrastantes a la precipitación; mientras que los pastos no muestran ninguna asociación con las precipitaciones, la productividad de los arbustos fue mejor explicada por los ingresos de precipitación durante los 14 meses previos.

La duración de las etapas fenológicas de crecimiento y reproducción no aumentó en forma general para todas las especies analizadas a medida que la disponibilidad hídrica aumentó. Sólo para *S. tenuis*, la disponibilidad de tejidos verdes parece aumentar si la disponibilidad hídrica aumenta en períodos de máxima demanda donde usualmente se presenta en dormición (Figura 2.15). Esto puede explicarse porque las especies del género de *Stipa* son consideradas oportunistas tardías, es decir, que dependen principalmente de las lluvias ocasionales que se dan durante la primavera tardía y el verano (Oliva *et al.*, 2001), y son estos eventos los que les permiten los rebrotes estivales. En cambio, *P. lanuginosa* no mostró patrones claros en cuanto a la fenología en los distintos tratamientos como respuesta a la disponibilidad hídrica, probablemente debido a que es considerada una especie oportunista temprana que responde rápidamente cuando la temperatura comienza a ser óptima para el crecimiento aprovechando el perfil de suelo cargado de agua (Oliva *et al.*, 2001). Ésto, de alguna manera acotaría la variación interanual ya que los suelos en invierno saturan sus capas más superficiales restándole importancia a los eventos de precipitación anteriores o posteriores.

Chuquiraga avellanadae no mostró diferencias en función de la disponibilidad hídrica para las variables de cobertura, número y largo de brotes pero sí mostró una reducción en el tiempo de las etapas reproductivas y de crecimiento vegetativo en las situaciones con mayor disponibilidad hídrica, mostrando floración y fructificación del 100% de los individuos en todos los tratamientos (Figura 2.16). En concordancia con un estudio realizado por Bertiller *et al* (1991), el crecimiento vegetativo se dio en la primavera mostrando el pico en noviembre, sin embargo la floración se dio a partir de septiembre y la fructificación entre los meses de marzo y abril. El gradiente de disponibilidad hídrica creado provocó una reducción importante de las etapas reproductivas en cuanto a su duración y a la cantidad de individuos que las cumplieron. Esto podría estar indicando una suerte de distribución de los recursos hacia la formación de estructuras reproductivas cuando las condiciones se vuelven más adversas. Según Bertiller *et al* (1991), el crecimiento vegetativo y la floración de

esta especie, está vinculado a la temperatura del aire y a las concentraciones de amonio de la solución del suelo, mientras que el período de inactividad vegetativa se relacionarían con la humedad del suelo y las concentraciones de nitrato. *C. avellanadae*, al inverso que lo mostrado por las *Stipas*, parece presentar mayor floración en niveles de sequía extrema apostando a la producción de flores (principal forraje para el ganado ovino frente a la escasez de pastos).

Un estudio realizado en el arbustal alto de *Larrea divaricata* en el Noreste patagónico, mostró un asincronismo fenológico entre las especies en concordancia con las distintas capacidades de sus componentes de explorar el suelo en el cual el agua y los nutrientes están disponibles a diferentes tiempos durante la estación de crecimiento. En las gramíneas, el crecimiento vegetativo, está asociado a la humedad del suelo y al contenido de nitratos en la solución del suelo, mientras que los períodos de inactividad (senescencia y dormacia) están relacionados con la temperatura del aire y el amonio (Bertiller et al., 1991). En el desierto de Mojave, los eventos fenológicos son disparados por precipitaciones importantes, mayores a 25 mm (Beathey, 1974). Las hierbas y especies anuales son el grupo que sigue en importancia luego de los pastos y arbustos y sin embargo su contribución a la cobertura del sistema es estacional y menor a 4% en el primer año y cercano al 14% en el segundo. A pesar de los pequeños eventos de precipitaciones que ocurren en el verano, las condiciones no son suficientes como para producir un evento de rebrote.

A nivel general, la relación estudiada sobre las precipitaciones medias anuales y la productividad arrojó varios modelos (Lauenroth, 1979; McNaughton, 1985; Sala et al., 1988; Lauenroth y Sala, 1992). El análisis de las series espaciales y temporales de productividad y precipitaciones parecieron no alcanzar para entender la dinámica de la vegetación en sitios donde el ingreso de agua es uno de los factores más importantes que modela y determina las características vegetales y su comportamiento. Las situaciones ambientales previas y los efectos directos sobre los ciclos de los nutrientes juegan un rol muy importante en la respuesta de las comunidades vegetadas a los ingresos de agua (Oesterheld et al., 2001; Yadhjian y Sala, 2006), como así también las características propias de los distintos grupos funcionales. El gradiente realizado, no nos permitió obtener las condiciones probables de precipitaciones interanuales (en su amplia variabilidad) y las posibles respuestas del pastizal a estas condiciones debido a que el experimento se realizó durante dos años secos que fueron anteceditos por otros tres años con precipitaciones menores a la media. Los resultados obtenidos en un gradiente de sequía mostraron la capacidad de amortiguación del pastizal. Las especies respondieron a la disponibilidad hídrica alterando principalmente la duración de las etapas fenológicas sin modificar significativamente la cobertura y la productividad de las especies para el primer año. *Stipa tenuis* evidenció los cambios en la disponibilidad hídrica del suelo como alargamientos en las etapas de crecimiento, mientras que en el segundo año fue la responsable de la variación general del conjunto de gramíneas al gradiente de agua, mostrando una respuesta lineal al incremento de la disponibilidad hídrica (aún bajo sequía) a pesar de la importante reducción de la productividad.

Capítulo 3

RESPUESTA A LA DEFOLIACIÓN Y A LA SEQUÍA DE CUATRO GRAMÍNEAS PATAGÓNICAS

Introducción

Dentro de los pastizales naturales existen gradientes espaciales y temporales de precipitaciones que afectan la productividad primaria y la estructura de las comunidades vegetales. En desiertos y otras regiones áridas y semiáridas, donde el estado más frecuente del suelo es seco y sólo se interrumpe por breves períodos de humedad, la relación entre las precipitaciones y la productividad es positiva y lineal (Sala et al., 1988; Lauenroth y Sala, 1992, entre otros). Además, la distribución temporal de los eventos de precipitación, su duración y la profundidad que alcanza el agua en el perfil del suelo resultan críticas para determinar tanto la estructura de los ecosistemas como las velocidades a las que ocurren sus procesos (Sala et al., 1992). De esta forma el crecimiento y reproducción de las plantas de un sitio están estrechamente vinculados a las variaciones en las precipitaciones del lugar y, por ende, a la disponibilidad hídrica del suelo.

En estos sistemas, las especies vegetales frecuentemente muestran adaptaciones morfológicas y/o fisiológicas que parecen responder a la acción conjunta de la sequía y el pastoreo. Así, Coughenour (1985) sugiere que algunos rasgos que le confieren a las especies resistencia al pastoreo también le confieren tolerancia a la aridez por lo cual se esperaría que las especies mejor “defendidas” de los herbívoros sean también las más tolerantes a la sequía. Por ejemplo, las altas concentraciones de lignina y sílice que presentan algunas gramíneas disuaden a los herbívoros de ser pastoreadas, ésta es la estrategia de **resistencia**, si bien la función de estos compuestos indudablemente resulta crucial tanto para el soporte estructural como para la tolerancia a la sequía (Coughenour, 1985). No obstante, las teorías de coevolución entre plantas y herbívoros proponen otras estrategias alternativas por parte de las plantas como la **tolerancia** a la remoción de biomasa, que permite que una serie de mecanismos fisiológicos reduzcan los efectos negativos de la pérdida de tejido a través de una mayor tasa de crecimiento por unidad de biomasa, que muchas veces puede incluso sobre compensar la pérdida de tejido (Oesterheld y McNaughton, 1991; Agrawal, 2000). Una tercera estrategia es la del **escape**, que describe a aquellas especies que evaden a los herbívoros espacial o temporalmente, como las especies rastreras o las anuales.

La disponibilidad de recursos afecta el crecimiento y desarrollo de las plantas a la vez que también podría afectar su respuesta a la herbivoría (Hunt y Nicholls, 1986). Es decir que la disponibilidad hídrica podría alivianar o bien agravar el efecto de la remoción de tejido. Un estudio realizado por Snyman (2009) en pastizales semi áridos de Sudáfrica evidenció que el estrés hídrico promovía el desarrollo de raíces profundas en pastizales que presentaban una buena condición, pero el patrón se invertía en sitios degradados. Sin embargo, Fiala et al. (2009), en un estudio de simulación de sequía y condiciones con mayor disponibilidad hídrica, observó que la producción de raíces y su tasa de elongación decrecieron con la sequía. Otra hipótesis propone que las respuestas menos negativas, o más positivas, a la defoliación ocurrirían a niveles intermedios de disponibilidad hídrica ya que, a muy altos niveles, la tasa de crecimiento de las plantas no pastoreadas sería demasiado alta como para que las pastoreadas pudieran alcanzarlas, mientras que a muy bajos niveles, el agua disponible no sería suficiente para permitir reponer el tejido removido. En cambio, a disponibilidades hídricas intermedias, la menor biomasa aérea por unidad de raíz, le permitiría un mejor estado hídrico y el efecto de la defoliación

sería menos negativo (Oosterheld y McNaughton, 1991). Sin embargo, un meta análisis realizado por Hawkes y Sullivan (2001) indica que las monocotiledóneas en general crecen significativamente más cuando son defoliadas en situaciones de alta disponibilidad de recursos respondiendo al modelo de respuesta continua de Maschinski y Whitham (1989). Este modelo propone que el crecimiento compensatorio es mayor en ambientes con alta disponibilidad de recurso debido a que grandes cantidades de recurso facilita el reemplazo de los tejidos perdidos por la defoliación.

En un ensayo realizado a campo en el Distrito Patagónico Occidental, en el que se simularon sequías con distintos niveles de interceptación de las lluvias (Yahdjian y Sala, 2006), se observó que la mayor parte de la disminución de la productividad de los pastos como consecuencia de la sequía se debía al menor crecimiento de *Stipa humilis*, una gramínea no palatable que se mostró muy sensible a la disponibilidad de agua, y una de las especies estudiadas en este trabajo. A la luz de las ideas presentadas más arriba, acerca de la selección convergente de la aridez y el pastoreo, este resultado es particularmente llamativo ya que las características morfológicas de *S. humilis* tales como el gran grosor de las cutículas, la presencia de ceras, la alta relación lignina:nitrógeno, etc. (Semmartin et al., 2004), en coincidencia con su baja aceptación por los herbívoros (Pelliza et al., 1997) no parecerían corresponderse con los resultados obtenidos en el distrito Occidental. Por otro lado, *Poa ligularis*, la especie palatable evaluada por Yahdjian y Sala (2006), no evidenció cambios de productividad frente a los distintos niveles de sequía, lo que sugiere una mayor tolerancia a la sequía de esta especie preferida por el ganado. Estas evidencias obtenidas a campo muestran variación en la respuesta de algunas gramíneas a la sequía, si bien no nos permiten predecir cómo responderán a la defoliación, frente a distinta disponibilidad hídrica.

El objetivo general de este estudio es evaluar el efecto de la acción conjunta del pastoreo y la sequía sobre el crecimiento de las especies de gramíneas *Poa lanuginosa*, *Stipa tenuis* (especies preferidas por los herbívoros domésticos), *Stipa speciosa* y *Stipa humilis* (especies menos preferidas por los herbívoros domésticos).

Los objetivos específicos son:

Evaluar el impacto de la disponibilidad hídrica del suelo sobre la tasa de crecimiento de cuatro gramíneas (dos preferidas y dos poco preferidas por el ganado doméstico).

Evaluar la tolerancia de estas especies a la defoliación en distintas condiciones de disponibilidad hídrica.

Comparar el patrón de respuesta a la sequía y a la defoliación de las especies preferidas (tolerantes) y no preferidas (resistentes) por el ganado doméstico, con el fin de evaluar la eventual convergencia de los caracteres adaptativos a estos dos factores de estrés.

Para la evaluación de estos objetivos las hipótesis planteadas establecen que:

1- Existe una relación positiva entre la disponibilidad hídrica y el crecimiento de las plantas, si bien la magnitud de la respuesta depende de otras características que les confieren a las plantas resistencia o tolerancia al pastoreo doméstico.

2- El efecto de la defoliación sobre el crecimiento de las plantas depende de la disponibilidad hídrica.

En primer lugar, esperamos que la tasa de crecimiento de las especies preferidas se reduzca frente a la menor la disponibilidad hídrica, mientras que las especies menos preferidas no evidencien grandes cambios (Figura 3.1). En segundo lugar, esperamos que la defoliación reduzca el estrés provocado por la sequía. Finalmente en tercer lugar, esperamos que las especies preferidas tengan una mayor respuesta a la defoliación (compensando totalmente o sobrecompensando) en niveles intermedios y bajos de disponibilidad hídrica (sequía), mientras que las especies menos preferidas, tengan una respuesta similar en presencia de alta o baja disponibilidad hídrica, no pudiendo superar en el primer caso la respuesta de las especies preferidas y superándolas notablemente en el segundo caso (Figura 3.1).

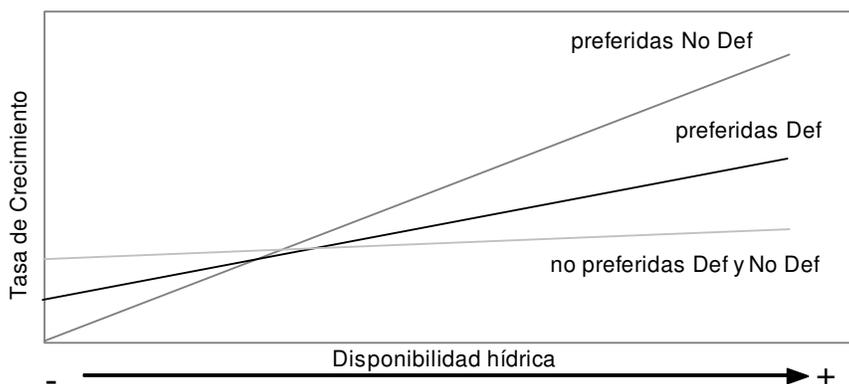


Figura 3.1. Predicción de efectos hipotéticos diferenciales sobre la tasa de crecimiento de la defoliación de especies más y menos preferidas por herbívoros domésticos en un gradiente de disponibilidad hídrica. Las no preferidas no mostrarán diferencias ni en el gradiente de disponibilidad hídrico ni por la defoliación, por esa razón el gráfico muestra ambas curvas superpuestas. Las especies preferidas mostrarán una tasa de crecimiento menor que las especies menos preferidas cuando la disponibilidad hídrica es baja y aumentará a medida que el gradiente aumenta. Las preferidas pastoreadas mostrarán una respuesta mayor que las no pastoreadas en los niveles bajos de contenido de agua en el suelo.

Metodología

Se realizó un ensayo de defoliación y sequía, en invernáculo, con cuatro gramíneas representativas del área de Punta Ninfas, dos de las cuales son preferidas por el ganado ovino y las otras dos son menos preferidas. Tres de ellas fueron descritas en el Capítulo 2. A continuación se describe *Stipa humilis*.

1. Descripción de las especies

***Stipa humilis*:** es una gramínea perenne de 20 a 30 cm de altura. Tiene hojas finas, acartuchadas y semiduras, raramente punzantes. Las flores se agrupan formando espigas densas de color verde violáceo. El fruto presenta una larga punta que es plumosa en su base (Figura 2.2). No es consumida por los ovinos, pero sí por el ganado bovino y el yeguarizo (Beider, 2008).



Figura 3.2 *Stipa humilis*

2. Recolección de plantas y armado de macetas

Se recolectaron en el campo, en un sitio bajo pastoreo continuo de ganado ovino, entre 15 y 20 bloques de suelo conteniendo ejemplares de las especies descritas, que se llevaron al vivero de plantas nativas de la Estación Experimental Chubut del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). A fin de permitir la recuperación del transplante, los bloques permanecieron sin disturbarse y regados con abundante agua durante 7 días. Luego se transplantaron entre 3 y 6 macollos de cada especie a macetas individuales (39 macetas) de 400 cm³, rellenas con 520 g de suelo rico en materia orgánica (aproximadamente 5%) y tamizado. Previo al transplante, cada grupo de macollos se lavó, se recortaron sus raíces y parte aérea, se pesó (biomasa viva total), se midió la longitud foliar y se contó el número de macollos. Los macollos transplantados en cada maceta se mantuvieron con abundante agua durante un período de aclimatación de dos semanas (Figuras 3.3 y 3.4).



Figura 3.3. Recorte y medición de los macollos, y armado de las macetas.



Figura 3.4. Macetas en el vivero de plantas nativas de INTA Trelew.

3. Diseño experimental y asignación de los tratamientos

El diseño experimental fue un factorial de disponibilidad hídrica y defoliación de individuos de cuatro especies de pastos, cuya duración total fue de 120 días. El tratamiento de disponibilidad hídrica tuvo tres niveles (15, 20 y 30% de humedad gravimétrica), el de defoliación tuvo dos niveles (con y sin defoliación) y el de especies tuvo cuatro niveles (*P. lanuginosa*, *S. tenuis*, *S. speciosa* y *S. humilis*). El número de repeticiones (macetas) previo al tratamiento de defoliación fue de 13 (N= 156) y luego de la defoliación fue de 5 (N= 120).

Los tres niveles de disponibilidad hídrica tuvieron el objetivo de que el menor valor se acercara al punto de marchitez permanente y el más alto al contenido en capacidad de campo. El contenido de agua se controló diariamente a través del peso de las macetas. Cada día se pesaron en forma aleatoria tres macetas de cada tratamiento y especie, a partir de las cuales se definía la cantidad de agua a agregar para llegar al peso correspondiente a su nivel preestablecido. Además, una vez por semana se pesaban todas las macetas para corregir pequeñas diferencias que pudieran presentarse. Durante el transcurso del experimento, el contenido hídrico se reguló de la misma manera, y sin corregir por el peso de las plantas debido a que su biomasa se consideró despreciable frente al peso total de la maceta.

El tratamiento de defoliación consistió en un único evento de defoliación a los 60 días de comenzado el tratamiento de disponibilidad hídrica, a la mitad de las unidades experimentales. La intensidad de defoliación fue similar en todas las especies y se removió el 50% de la biomasa aérea de cada maceta. Para determinar la biomasa a remover de cada unidad experimental, se realizó una calibración entre la altura y la biomasa aérea (ver **Apéndice 3**).

4. Variables de respuesta

Se midió la biomasa total de las plantas al inicio del experimento, y la biomasa aérea y radical a los 60 y a los 120 días, para evaluar el efecto de la sequía sobre el crecimiento de las plantas. Además, a los 60 y 120 días, se calculó la tasa de crecimiento relativa (TCR), como la diferencia de los logaritmos naturales de la biomasa inicial y final dividido el intervalo de tiempo transcurrido entre ambas mediciones.

$$TCR = (\ln \text{Biomasa final} - \ln \text{biomasa inicial})/dt$$

El efecto combinado de la sequía y de la defoliación se evaluó también a partir de la biomasa total utilizando la TCR entre la fecha inicial (tiempo cero) y el final del ensayo (120 días) y utilizando la tasa de crecimiento absoluta (TC) entre el momento de defoliación (60 días) y el final del ensayo. A partir de los valores de TC se definieron las siguientes categorías:

TC defoliadas < TC no defoliadas: no hay compensación o existe compensación parcial

TC defoliadas = TC no defoliadas: la compensación es total

TC defoliadas > TC no defoliadas: hay sobre compensación

La tasa de crecimiento absoluta se calculó como la diferencia de las biomásas totales (en peso seco) a los 120 y a los 60 días, dividida por el tiempo transcurrido.

$$TC = (Biomasa\ total\ final\ (120\ días) - biomasa\ total\ inicial\ (60\ días)) / dt$$

Con el objetivo de poder establecer en qué medida los diferentes contenidos hídricos generaban un gradiente real de sequía, a los 100 días del inicio de los tratamientos de disponibilidad hídrica se tomaron muestras al azar para cada especie y tratamiento de disponibilidad hídrica y mediante una bomba de Schölander se determinó el potencial hídrico de las hojas pre-alba (n= 5) y al mediodía (n=3). Debido a que mediciones preliminares indicaron que no había diferencias producto de la defoliación, las mediciones se realizaron indistintamente en plantas defoliadas y no defoliadas.

5. Análisis estadísticos

Para evaluar el efecto de la sequía sobre las plantas no defoliadas de las cuatro especies, se analizó la biomasa acumulada y la TCR por medio de ANOVAs de tres factores evaluando la interacción entre los tratamientos especie y disponibilidad hídrica, y el tiempo, y se introdujo la biomasa inicial como covariable. Los datos de biomasa total se transformaron con los logaritmos naturales para respetar el supuesto de homogeneidad de varianzas. Para evaluar el efecto de la defoliación y la sequía sobre la TCR, se realizó un ANOVA de tres factores (sequía, defoliación y especie) y sus posibles interacciones y se utilizó la biomasa inicial como covariable. Cuando el ANOVA resultó significativo las medias entre tratamientos se compararon con el método de mínimas diferencias significativas de Fisher. Entre los 60 y 120 días (período de defoliación) se realizó una prueba t de student para comparar las TC de las macetas defoliadas y las no defoliadas de cada especie y nivel de disponibilidad hídrica y evaluar así el tipo de compensación manifestado. Los datos de biomasa a los 60 días, para las plantas no defoliadas, se estimaron a partir de la cosecha y medición de 3 plantas por especie y nivel de disponibilidad hídrica. Para el análisis del potencial hídrico se realizó un ANOVA no paramétrico (Kruskal Wallis), por no cumplir el supuesto de normalidad, para cada momento de medición del potencial evaluando las diferencias entre especies y tratamientos de disponibilidad hídrica.

Resultados

1. Efectos de la sequía sobre las plantas no defoliadas

El tratamiento de menor disponibilidad hídrica redujo notablemente el crecimiento de las especies, y por tanto la biomasa total, aunque en distinta medida según la especie (interacción especie x disponibilidad hídrica $F=2.76_{(6)}$, $p=0.017$, Figura 3.5). *Stipa speciosa*, que resultó ser la especie con menor crecimiento, mostró una reducción gradual de la biomasa que solo resultó significativa entre el mayor y menor nivel de disponibilidad hídrica, evidenciando mucho menor sensibilidad a la sequía que el resto de las especies. *P. lanuginosa* redujo significativamente su biomasa en el nivel intermedio de disponibilidad hídrica, *S. humilis* mostró reducciones significativas en cada nivel y *S. tenuis* mostró una reducción en el nivel de máxima sequía (Figura 3.5). El patrón de respuesta de las especies a la sequía no difirió en el tiempo (interacción no significativa entre las especies, la disponibilidad hídrica y el tiempo, $p=0.8$) pero la dinámica de acumulación de biomasa difirió entre especies (interacción especie x tiempo $F=5.52_{(3)}$, $p=0.0017$). Las dos especies preferidas por el pastoreo mostraron un mayor crecimiento de biomasa aérea durante los primeros 60 días, mientras que a los 120 días las diferencias entre ambos grupos de especies fueron menos notorias. *S. speciosa* fue la especie que, luego de 120 días de crecimiento, presentó menor acumulación de biomasa total en condiciones óptimas de disponibilidad hídrica. La biomasa inicial se correlacionó positivamente con la biomasa acumulada en las cuatro especies ($p<0.0001$).

En concordancia con la acumulación de biomasa, la TCR de las distintas especies dependió de la disponibilidad hídrica (interacción especie x disponibilidad hídrica $F=4.35_{(6)}$, $p=0.0007$). *P. lanuginosa* y *S. humilis* redujeron su tasa de crecimiento relativo en cada nivel de disponibilidad hídrica. *S. tenuis*, en cambio, solo mostró una reducción significativa de la TCR con la menor disponibilidad hídrica. Finalmente, *S. speciosa* mostró una reducción de crecimiento similar para los dos niveles inferiores de disponibilidad hídrica y fue la especie que presentó menor TCR en general (Figura 3.6). El patrón de respuesta de las especies a la sequía no difirió en el tiempo (interacción no significativa entre las especies, la disponibilidad hídrica y el tiempo, $p=0.3$) pero la dinámica de la TCR difirió entre especies (interacción especie x tiempo $F=7.6_{(3)}$, $p=0.0003$). Se evidenció una interacción significativa entre la disponibilidad hídrica y el tiempo ($F=4.83_{(2)}$, $p=0.01$). Al igual que lo observado para la acumulación de biomasa total, las especies preferidas por el ganado (*P. lanuginosa* y *S. tenuis*) presentaron las mayores tasas de crecimiento durante los primeros 60 días mientras que las menos preferidas (*S. humilis* y *S. speciosa*) mostraron menores tasas y más constantes a lo largo de los 120 días del ensayo. En los niveles intermedio y máximo de disponibilidad hídrica, la TCR fue mayor durante los primeros 60 días alcanzando la mayor TCR en el tratamiento de máximo riego. La biomasa inicial se correlacionó positivamente con la TCR ($p<0.001$).

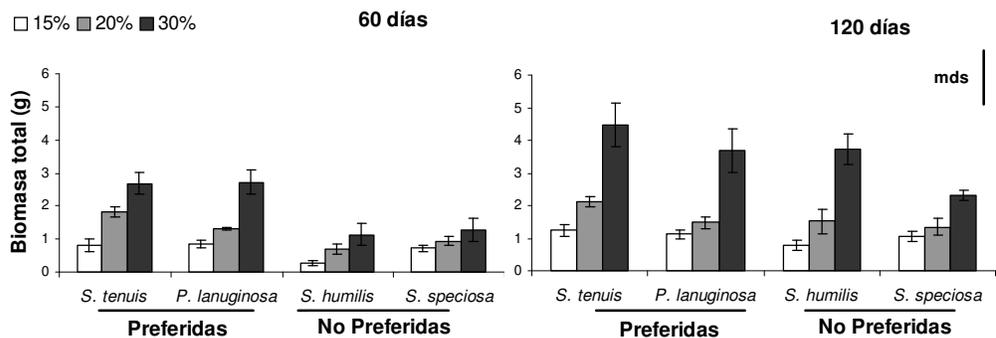


Figura 3.5. Biomasa total de individuos de cuatro especies preferidas y no preferidas por el ganado, sometidos a distinta disponibilidad hídrica, a los 60 y 120 días de crecimiento. Diferentes colores indican el contenido hídrico gravimétrico del suelo en el que crecían las plantas (ver rótulos). Las barras verticales indican el error estándar. La barra a la derecha del gráfico indica la mínima diferencia significativa (1.55g), $\alpha < 0.05$ ($n = 8$).

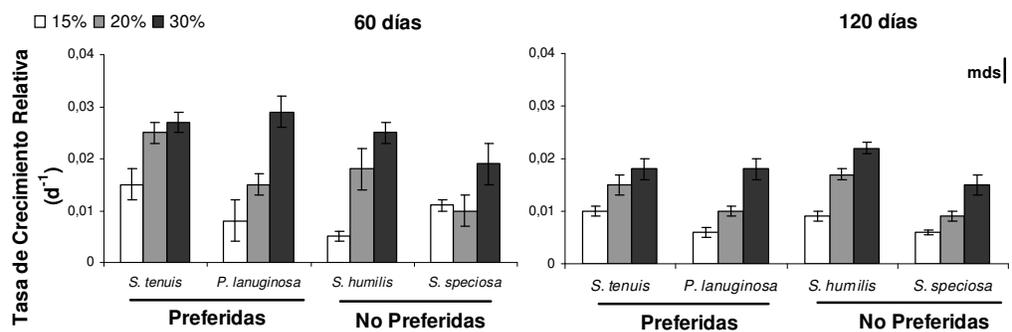


Figura 3.6. Tasa de Crecimiento Relativa de individuos de cuatro especies preferidas y no preferidas por el ganado, sometidos a distinta disponibilidad hídrica, a los 60 y 120 días de crecimiento. Diferentes colores indican el contenido hídrico gravimétrico del suelo en el que crecían las plantas (ver rótulos). Las barras verticales indican el error estándar. La barra a la derecha del gráfico indica la mínima diferencia significativa (0.0045), $\alpha < 0.05$ ($n = 8$).

2. Efectos de la defoliación y la sequía

Cuando incorporamos la defoliación al análisis realizado encontramos que el patrón de respuesta de la TCR de las especies a la sequía no se modificó debido a la defoliación (interacción no significativa entre las especies, la disponibilidad hídrica y la defoliación, $p= 0.75$). La remoción del 50% de la biomasa aérea a los 60 días de crecimiento no afectó la TCR promedio durante 120 días de ninguna de las especies ($p=0.09$) ni tampoco modificó su respuesta a la disponibilidad hídrica (interacción disponibilidad hídrica x defoliación $p= 0.59$, Figura 3.7). Al igual que en el caso de las plantas no defoliadas descrito más arriba, la TCR del conjunto total de plantas (defoliadas y no defoliadas) mostró que el efecto de la sequía dependió de la especie considerada (interacción sequía x especie $F=2.52_{(6)}$, $p= 0.025$). La sequía redujo el crecimiento de *P. lanuginosa*, *S. tenuis* y *S. humilis* en todos sus niveles, mientras que no afectó el de *S. speciosa*. Por otro lado, la falta de interacción entre las especies y la defoliación ($p= 0.78$) sugiere que no existe una respuesta diferencial entre las especies preferidas y las que no lo son, mientras que la falta de interacción entre defoliadas y los distintos tratamientos de disponibilidad hídrica ($p= 0.59$) sugiere que la defoliación no aliviaría el estrés impuesto por la sequía.

Los resultados sugieren que no existen diferencias entre las biomásas finales alcanzadas cuando a las plantas defoliadas se les suma la biomasa removida ($p=0.27$, Figura 3.8). Como la defoliación ocurrió a los 60 días (la biomasa de las macetas defoliadas se redujo) la tasa de crecimiento relativo a partir de este evento aumentó para lograr alcanzar la misma tasa de crecimiento absoluta que las macetas no defoliadas (Fig. 3.9). En este caso, la falta de diferencia entre las tasas de crecimiento sugiere una compensación total por parte de todas las especies en todos los tratamientos.

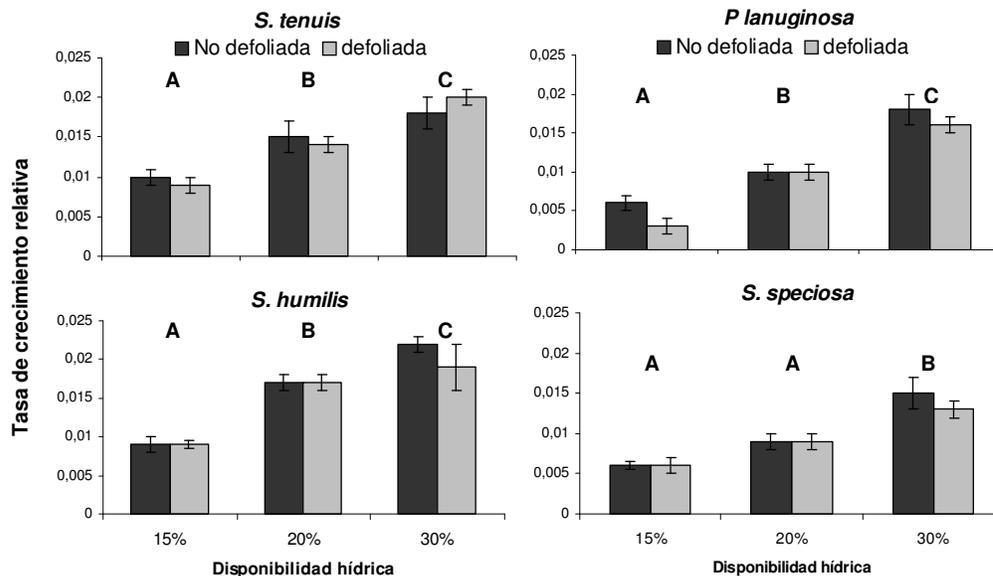


Figura 3.7. Tasa de crecimiento relativo a los 120 días para cuatro gramíneas en tres niveles de disponibilidad hídrica. No se registraron diferencias significativas entre las plantas defoliadas y no defoliadas $\alpha < 0.05$ ($n = 5$). Las barras verticales indican ± 1 error estándar. Las letras mayúsculas indican diferencias entre los tratamientos de disponibilidad hídrica para cada especie.

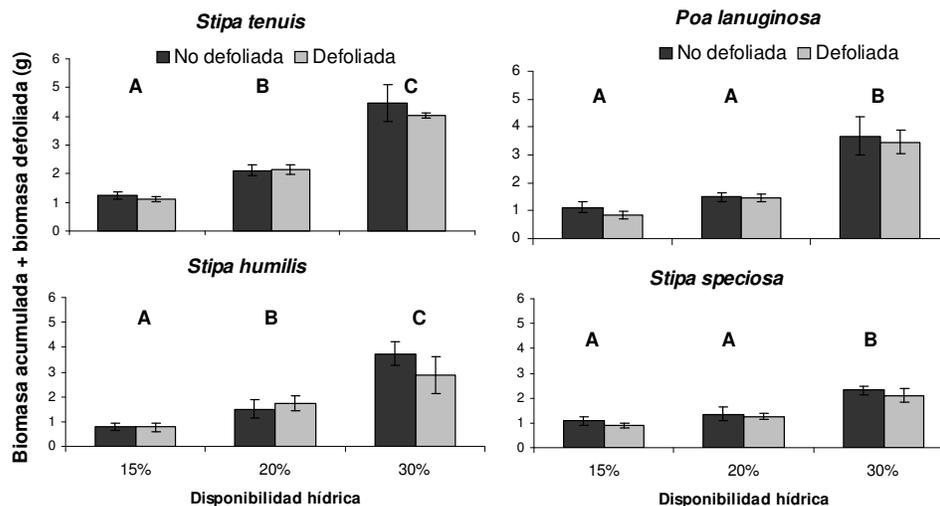


Figura 3.8. Biomasa final (acumulada total + biomasa aérea cortada) a los 120 días para cuatro gramíneas en tres niveles de disponibilidad hídrica. No se registraron diferencias significativas entre las plantas defoliadas y no defoliadas $\alpha < 0.05$ ($n = 5$). Las barras verticales indican ± 1 error estándar. Las letras mayúsculas indican las diferencias significativas entre los tratamientos para cada especie.

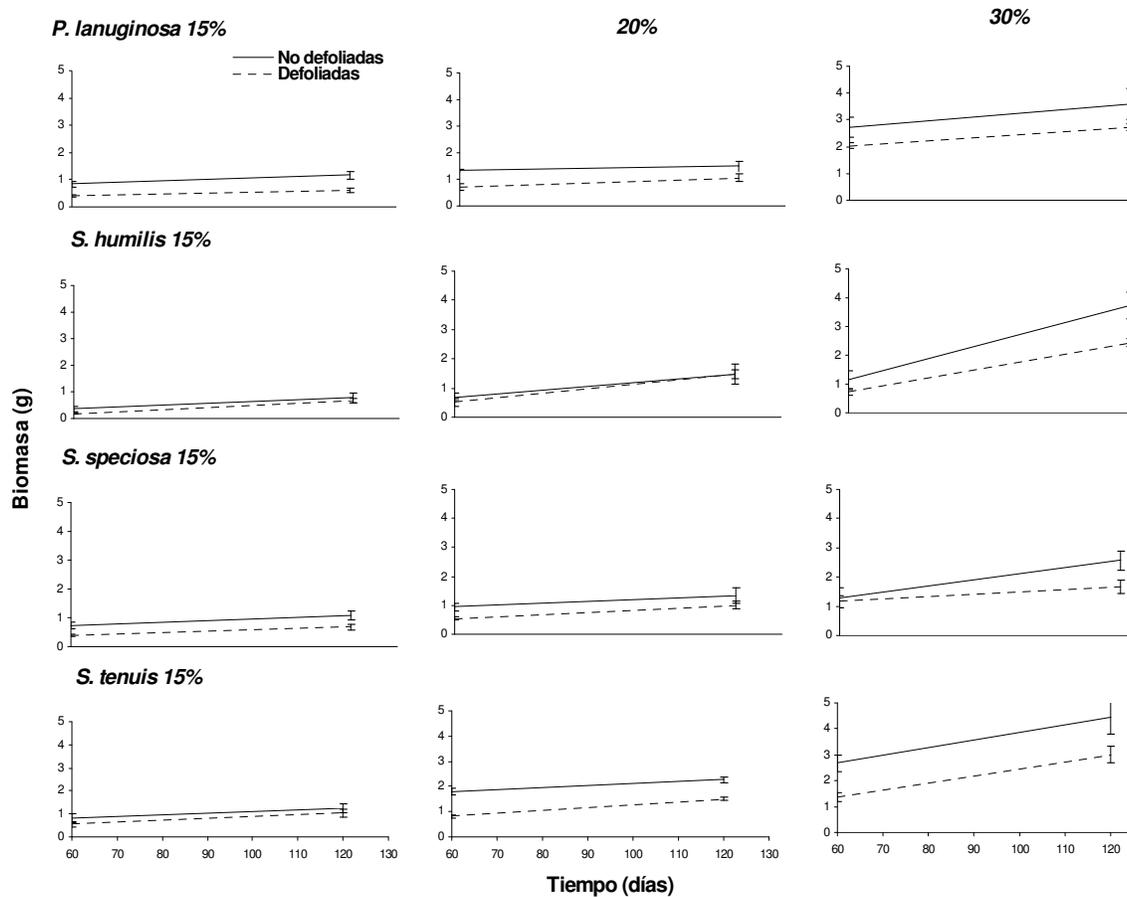


Figura 3.9. Biomasa total inicial y final de plantas defoliadas y no defoliadas de cuatro gramíneas a distintos niveles de disponibilidad hídrica. No se encontraron diferencias entre las pendientes de las rectas (TC) ($\alpha < 0.005$ y $n=5$) evidenciando compensación total luego de la defoliación. Las barras verticales indican el error estándar.

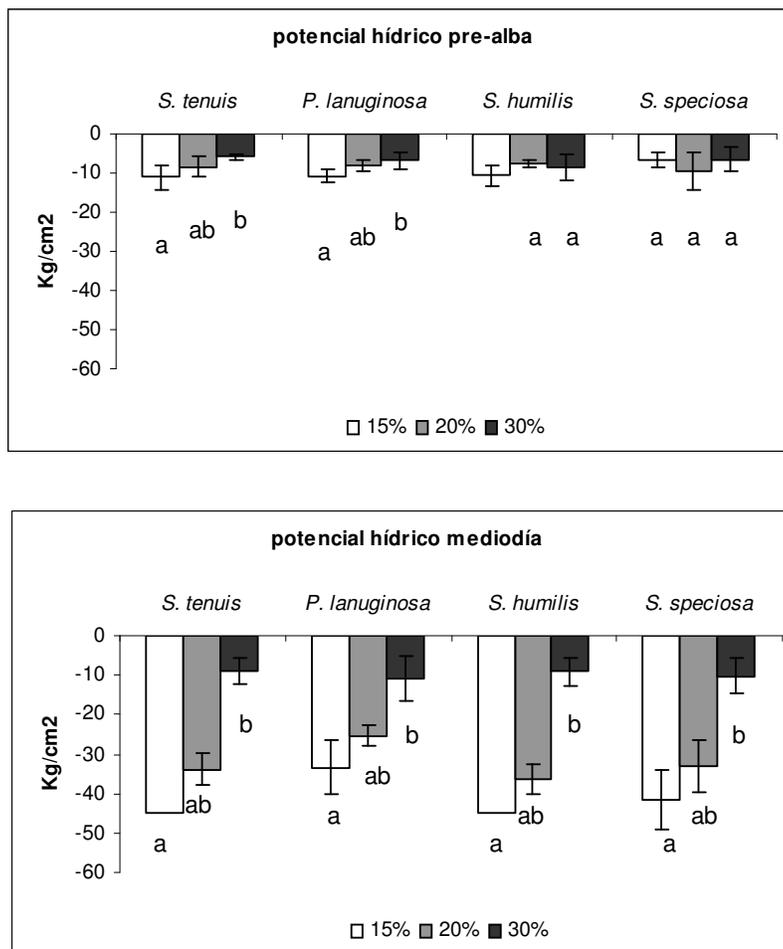


Figura 3.10. Potenciales hídricos pre-alba y al mediodía, de individuos de cuatro gramíneas sometidos a distintos tratamientos de disponibilidad hídrica. Las barras verticales indican ± 1 desvío estándar y letras diferentes denotan diferencias significativas $\alpha < 0.05$ ($n = 5$). Las barras sin valor de desvío corresponden a las situaciones en que las láminas colapsaban durante el procedimiento por lo cual se indica el menor valor obtenido previo al colapso.

El potencial hídrico de las hojas, tanto en pre-alba como al mediodía, mostró diferencias significativas entre los niveles de contenido hídrico ($p = 0.0045$ y $p < 0.0001$ respectivamente), pero no entre las especies ($p = 0.39$ y $p = 0.73$ respectivamente, Figura 3.10). Los valores del mediodía correspondientes al nivel de máxima disponibilidad hídrica se asemejaron a los valores promedio medidos en pre-alba. El gradiente encontrado entre los tratamientos de disponibilidad hídrica al mediodía evidenció el impacto de la disponibilidad hídrica y el estrés hídrico provocado en máxima sequía.

Discusión

Según lo planteado en la primer hipótesis, donde esperamos encontrar una relación positiva entre la disponibilidad hídrica y el crecimiento de las plantas dependiendo su magnitud de la estrategia de las mismas frente al pastoreo, los resultados de este capítulo sugieren que la preferencia de las cuatro gramíneas estudiadas por parte del ganado doméstico no permiten inferir sus respuestas a la sequía, a la defoliación o a su acción combinada. Por otro lado, con respecto a lo planteado en la segunda hipótesis, donde esperamos que el efecto de la defoliación dependa de la disponibilidad hídrica, los resultados mostraron que la defoliación no reduce el efecto negativo de la sequía sobre el crecimiento. Si bien las cuatro especies fueron afectadas negativamente por la sequía, el comportamiento resultante del estrés al que fueron sometidas fue diferente e independiente de la preferencia por parte del ganado ovino. De esta forma las especies menos preferidas tuvieron comportamientos opuestos frente a la sequía y las especies preferidas tuvieron comportamientos intermedios, lo que muestra que no es posible predecir la tolerancia a la sequía a partir de su grado de preferencia por el ganado doméstico. Las cuatro especies mostraron una habilidad similar para tolerar la defoliación, ya que todas compensaron completamente la remoción de tejido a expensas del aumento de la tasa de crecimiento relativo.

Si bien la menor disponibilidad hídrica redujo el crecimiento de las cuatro especies, en todos los casos, aún en los de sequía más extrema, encontramos un crecimiento detectable que revela una considerable tolerancia a la sequía. Las plantas adaptadas a zonas secas pueden presentar respuestas a la sequía de tipo evasivo y de tolerancia. La primera estrategia incluye cambios morfológicos que incrementan el acceso a la humedad del suelo y minimizan las pérdidas de agua por transpiración, por lo que la eficiencia de uso de agua aumenta. Las respuestas de tolerancia permiten el mantenimiento de la turgencia celular aún a potenciales hídricos foliares bajos. Como consecuencia, las plantas mantienen durante la sequía una actividad fotosintética reducida pero capaz de soportar el crecimiento por un tiempo mayor (Chaves et al., 2003) pudiendo extraer agua de los suelos a una presión tan baja como de -3.0 a -8.0 MPa (Chapin et al., 2002). Los resultados de este experimento sugieren una adaptación a la sequía por parte de todas las especies estudiadas (por ejemplo al medio día presentaron valores para el nivel más bajo de disponibilidad hídrica entre -3.5 y -4.5 MPa) lo que les permite contrarrestar las condiciones de aridez a las que están sometidas en su ecosistema natural.

Según Coughenour (1985) una gran cantidad de características que le permiten a las gramíneas evadir, resistir o tolerar la sequía, le confieren beneficios similares a las plantas que son objetivos del pastoreo. Sin embargo el origen de las características presentes en las plantas no siempre puede atribuirse a las presiones de selección de su medioambiente actual (Gould y Lewontin, 1979). En nuestro ensayo, la respuesta de las especies a la disponibilidad hídrica, si bien mostró diferencias entre ellas, sugiere que no existe un comportamiento asociado a la preferencia de las especies por parte de los herbívoros y su adaptación a la sequía. En términos generales, la menor disponibilidad hídrica redujo el crecimiento de las cuatro especies. No obstante, las especies poco preferidas (resistentes al pastoreo debido a sus características físicas y químicas) respondieron a la disponibilidad hídrica de manera diferente. En concordancia a Yahdjian y Sala (2006) *S. humilis* fue la especie que mostró la

mayor variación en tratamientos de sequía realizados a campo donde se le adjudicó a esta especie las diferencias significativas encontradas en la productividad primaria neta aérea entre dichos tratamientos. Las especies preferidas por los herbívoros, también mostraron distinto grado de tolerancia a la sequía.

El pastoreo modifica la fisiología y la estructura de las plantas pastoreadas en formas complejas y al mismo tiempo puede afectar profundamente las interacciones entre las plantas y su medio biótico y abiótico (Mc Naughton, 1979). Un aspecto de la interacción entre la defoliación y el estrés por sequía es que el estrés puede modificar el comportamiento de alimentación de los herbívoros (Oesterheld y Mc Naughton, 1991), y a su vez la remoción de tejidos de una especie que es tolerante al pastoreo, en condiciones de sequía puede favorecer a la planta aliviando la demanda de agua, y resultando en una situación de menor estrés hídrico. Oesterheld y McNaughton (1991) encontraron que la estimulación causada por la defoliación es mayor para las plantas que crecen con bajas tasa de crecimiento relativo, y que la respuesta a la defoliación a lo largo de un gradiente de estrés (en este caso autoimpuesto) va desde el daño o compensación parcial a sobre compensación a medida que el nivel de estrés aumenta. En nuestro caso, las cuatro especies de gramíneas estudiadas alcanzaron una compensación completa de la biomasa removida en la combinación de todos los niveles de sequía, es decir que, luego de la defoliación, las tasas de crecimiento relativo de las plantas defoliadas aumentaron lo suficiente para mantener la misma tasa de crecimiento absoluta que las plantas no defoliadas. *Stipa speciosa*, la especie con menor tasa de crecimiento relativo, no mostró una mayor respuesta a la defoliación que las demás especies. Incluso la tasa de crecimiento de las cuatro gramíneas estudiada fue mayor a medida que la disponibilidad hídrica aumentó, tanto para los individuos defoliados como los no defoliados. Existe la idea de que las especies tolerantes al pastoreo acumulan reservas disponibles para la reproducción y el crecimiento para el momento posterior a la defoliación, mientras que los no tolerantes no acumularían dichas reservas (Stowe et al., 2000). Por otro lado, las plantas que tienen una alta tolerancia a la defoliación, es decir que responden a ella con grandes aumentos en su tasa de crecimiento por unidad de biomasa viva, también deberían presentar un bajo crecimiento cuando no son defoliadas (Rotundo y Aguiar, 2008). En nuestro caso, sin embargo, *S. speciosa* y *S. tenuis* (especie poco preferida y preferida respectivamente) mostraron tasas de crecimiento relativas contrastantes en ausencia de pastoreo y aún en condiciones de máxima disponibilidad hídrica mostrando respuestas similares frente a la defoliación.

La dinámica del crecimiento de la biomasa a lo largo de los 120 días evidenció un comportamiento diferencial entre las especies preferidas y las no preferidas por el ganado. A los 60 días las especies preferidas mostraron una TCR mayor que las especies no preferidas, y mayor que a los 120 días. Esta reducción en el tiempo podría estar explicada por las características funcionales y morfológicas asociadas a las especies preferidas, donde existe limitaciones autoimpuestas como son el auto sombreado por la acumulación de biomasa y un aumento en los costos de mantenimiento debido a la producción de biomasa (Leoni et al., 2009). Las no preferidas presentaron una dinámica más constante en el tiempo lo que se debe principalmente a que sus estrategias buscan maximizar las superficies fotosintéticas que les confieren persistencia a pesar del pastoreo (Leoni et al., 2009).

Capítulo 4

DISCUSIÓN GENERAL

Principales resultados

Los resultados de esta tesis representan un avance en el conocimiento acerca de la respuesta de las especies dominantes de un pastizal semiárido a la disponibilidad hídrica y a la defoliación. La mayoría de los estudios que tratan de entender la relación entre la productividad primaria neta aérea y las precipitaciones, principal limitante en los ecosistemas áridos y semiáridos, han abarcado amplios gradientes espaciales mientras que muy pocos trabajos se han concentrado en las variaciones temporales para un mismo ambiente. Esta tesis precisamente, provee información acerca del efecto de la variabilidad de las lluvias sobre la productividad primaria en un sitio, evaluado a través de un experimento a campo en el que durante dos años se generó un gradiente de disponibilidad hídrica de hasta un 50% por encima y por debajo de la precipitación recibida. Además, esta tesis provee información acerca de la interacción entre los dos factores de estrés más importantes de las zonas áridas productivas: el pastoreo y la sequía, que fue evaluado mediante la defoliación de plantas individuales en un experimento de invernáculo.

La investigación a campo, en el nivel de la comunidad, contrastó las hipótesis más aceptadas sobre la respuesta de la vegetación frente a cambios en la disponibilidad hídrica. Mientras que un modelo propone la existencia de una respuesta lineal de la productividad primaria neta aérea frente al aumento de las precipitaciones (Lauenroth 1979, Sala et al., 1988; Lauenroth y Sala, 1992; Milchunas y Lauenroth, 1993), una idea más reciente propone una respuesta asimétrica donde el incremento de precipitaciones provoca un aumento de la productividad de mayor magnitud que la reducción que provoca la sequía (Knapp y Smith, 2001). Observamos que las especies de este pastizal tuvieron la capacidad de contrarrestar un año desfavorable pero cuando las condiciones desfavorables se mantuvieron en el tiempo, el sistema no pareció sostenerse y la productividad se redujo, a la vez que mostró una respuesta lineal a la disponibilidad hídrica, tal como proponía la primera de las dos hipótesis presentadas.

La investigación bajo condiciones controladas, en el nivel de plantas individuales, evaluó en qué medida las especies dominantes del pastizal responden a la acción conjunta de los dos factores de estrés más importantes, la sequía y el pastoreo. Las cuatro gramíneas estudiadas respondieron al gradiente de disponibilidad de agua pero una de ellas (*Stipa speciosa*) fue notablemente menos sensible que el resto. A diferencia de lo que propone la hipótesis planteada, no se encontró un patrón de crecimiento que diferenciara a las especies preferidas por el ganado de las que no lo son, ya que la defoliación tampoco las afectó de manera diferencial. Todas las especies (preferidas y no preferidas) compensaron totalmente el tejido removido por la defoliación con lo que mostraron ser igualmente tolerantes.

A nivel de comunidad obtuvimos que:

- *Las especies dominantes mostraron cierta capacidad para amortiguar la sequía. Sin embargo, cuando las condiciones*

adversas persistieron en el tiempo, la productividad primaria neta aérea se redujo.

Los ambientes con precipitaciones menores a 300 mm, fuertes vientos que causan altas tasas de evaporación y baja temperatura media anual, crean severas restricciones en la vegetación que resultan en un lento crecimiento durante estaciones cortas (Ravetta y Soriano 1998) y promueven el desarrollo de características fisiológicas que le permiten amortiguar la variabilidad interanual de las precipitaciones (Sala et al., 1992). Esto provoca una respuesta asimétrica, aumentando la PPN en años húmedos y amortiguando la reducción de la PPN en años secos (Knapp y Smith 2001). Los gradientes de precipitaciones generados en nuestro experimento no nos permitieron evaluar la respuesta del pastizal a un incremento de agua similar a un año húmedo pero sí pudimos observar el efecto de amortiguación en un año a través de un gradiente de sequía. En una secuencia de dos años secos *Stipa tenuis*, la especie clave del pastizal por su palatabilidad y cobertura, fue la responsable de los cambios en la productividad de las gramíneas en conjunto. Esta especie posee las raíces superficiales (hasta los 0,4 o 0,5 m de profundidad) concentradas en las capas superiores de suelo, entre los primeros 30 cm del perfil (Bertiller et al., 1991), lo que la hace capaz de reflejar con gran fidelidad las pequeñas variaciones en el contenido de humedad del suelo que ocurren aún con eventos muy pequeños de precipitación.

- *El impacto de la disponibilidad hídrica sobre la fenología difirió entre las especies. La sequía acortó las etapas de actividad vegetativa y reproductiva de las Stipas y alargó las del arbusto Chuquiraga avellanedae.*

En los ecosistemas áridos, la fenología está acoplada a la disponibilidad de agua (Reynolds et al., 1999) y fuertemente afectada por las diferencias en las precipitaciones anuales (Ghazanfar 1997). Un trabajo realizado por Bisigato y López Laphitz (2009) mostró un ciclo de crecimiento más prolongado para *S. tenuis* en situaciones en las que el agua disponible en el suelo era mayor. A su vez, *C. avellanedae* que utiliza agua de estratos más profundos, pudo deber su comportamiento a que el perfil completo del suelo (0-100 cm) sólo es recargado cuando en un año llueve más que el promedio (Bisigato y López Laphitz 2009) y las situaciones generadas por este ensayo no alcanzaron a representar esos escenarios. Además, según Bertiller et al (1991), el crecimiento vegetativo y la floración de esta especie, están más fuertemente vinculados a la temperatura del aire y a las concentraciones de amonio de la solución del suelo.

A nivel de individuo obtuvimos que:

- *La tasa de crecimiento de las plantas disminuyó con la menor disponibilidad hídrica del suelo y esta respuesta no se asoció al grado de palatabilidad de las especies.*

Las plantas adaptadas a la aridez pueden presentar respuestas a la sequía de tipo evasivo y de tolerancia. En el primer caso se trata de cambios morfológicos que incrementan el acceso al agua del suelo y minimizan las pérdidas de agua por transpiración, y en el segundo caso, permiten el

mantenimiento de la turgencia celular aún a potenciales hídricos foliares bajos (Chaves et al., 1993). El mínimo nivel de disponibilidad hídrica propuesto en este experimento mostró potenciales hídricos muy bajos evidenciando una alta tolerancia al estrés por sequía de las cuatro especies estudiadas. Si bien la menor disponibilidad hídrica redujo el crecimiento de las cuatro especies, incluso en la sequía más extrema encontramos un crecimiento detectable y no registramos muerte de individuos.

- *Las especies compensaron totalmente la biomasa removida a través de incrementos de su tasa de crecimiento relativa y no presentaron diferencias de acuerdo al grado de palatabilidad. De esta manera, las especies menos palatables además de presentar caracteres de resistencia también presentaron caracteres de tolerancia al pastoreo.*

Según Coughenour (1985) una gran cantidad de características que le permiten a las gramíneas evadir, resistir o tolerar la sequía, le confieren beneficios similares a las plantas que son objetivos del pastoreo, sin embargo el origen de las características presentes en las plantas no siempre puede atribuirse a las presiones de selección de su medioambiente actual (Gould y Lewontin, 1979). Algunos estudios han tratado de comprender los efectos de la tolerancia a la aridez y al pastoreo como presiones que seleccionan una alta resistencia al pastoreo en las plantas (Milchunas y Lauenroth, 1993; Adler et al., 2004) pero no han explorado la influencia que generan en la resistencia a la sequía. Quiroga et al. (en prensa), fueron los únicos autores que estudiaron la convergencia de estas características y mostraron que una especie forrajera del Chaco árido apoya la hipótesis propuesta por Coughenour, es decir que las poblaciones provenientes de sitios más áridos presentaron mayor tolerancia a la sequía y a la defoliación que las que provenían de sitios más húmedos, a la vez que encontraron respuestas compensatorias a la defoliación en todos los casos. En nuestro ensayo, todas las especies mostraron una alta tolerancia a la sequía y lograron compensar totalmente la defoliación, más allá de las diferencias específicas encontradas, lo que sugiere una convergencia de adaptaciones a estas dos presiones de selección característica de los sistemas áridos.

Contrastando resultados

Como primera aproximación, los resultados obtenidos a campo parecen ser contradictorios con los obtenidos en condiciones controladas dado que en los gradientes creados, las especies parecieron no responder como comunidad en el primer año de ensayo, mientras que en el experimento en invernáculo todas las especies en forma individual respondieron al incremento de la disponibilidad hídrica, a través de un incremento en su biomasa. Estas diferencias pueden estar relacionadas a que los factores que están controlando las respuestas a distintos niveles actúan también en distintas escalas. Así, a nivel de comunidad, existen interacciones entre las especies y limitantes temporales en los recursos que en condiciones controladas no se manifiestan. Por ejemplo, los niveles de disponibilidad hídricos en el campo están sujetos a fluctuaciones ya que los agregados de agua estaban asociados a las precipitaciones, mientras que el gradiente de disponibilidad hídrico generado en el invernáculo con plantas individuales era más constante, manteniendo el nivel de agua en el suelo de manera diaria.

Sin embargo, una segunda aproximación nos muestra que las respuestas en realidad no resultaron ser tan distintas en ambos ensayos. En nuestra experiencia a campo el gradiente generado resultó ser un gradiente de sequía, donde los valores de disponibilidad hídrica del suelo eran muy bajos. En estas condiciones la comunidad en general y las especies en particular no mostraron diferencias en sus coberturas y productividad en el primer año, mientras que *S. tenuis* sí respondió en el segundo año. Las diferencias encontradas a nivel de especie entre los distintos tratamientos para las mismas especies no mostraron diferencias entre los tratamientos de máxima sequía y sequía intermedia (condiciones que podríamos considerar se dieron en el campo) a excepción de *S. tenuis* que sí mostró diferencias entre estos dos tratamientos.

Relevancia del trabajo

En los ecosistemas áridos, donde la actividad agropecuaria más importante es la producción ganadera, el principal limitante de la producción es la productividad primaria neta. La biomasa de herbívoros domésticos que se producen en un determinado nivel de productividad primaria neta es un orden de magnitud mayor que la de los herbívoros en sistemas no manejados, dominados por animales silvestres (Oesterheld et al., 1992). La ganadería modifica todo el sistema ya que el pastoreo puede afectar indirectamente el balance de agua a través de cambios en la estructura de la vegetación y en los atributos del suelo superficial (Bisigato y López Laphitz 2009). Así, durante los periodos de sequía, cuando la disponibilidad de pastos se vuelve limitante, los pastos tienden a ser pastoreados más frecuentemente y con mayor intensidad. La combinación de estos dos factores de estrés (pastoreo durante una sequía) puede reducir severamente la persistencia de los pastos perennes (Frank, 1996).

En la Patagonia, los sistemas ganaderos enfrentan el problema de una baja productividad pecuaria vinculada a malas prácticas de manejo y a procesos de deterioro de los pastizales asociados a más de un siglo de pastoreo sin ordenamientos (Soriano y Paruelo, 1990; Borelli, 2001). La combinación de la sobre utilización de los pastizales con las escasas y altamente variables precipitaciones impactan en el ecosistema desencadenando fenómenos de erosión y disminuyendo la capacidad de sustentabilidad del sistema. Muchas veces la relación directa entre precipitaciones e índices de productividad secundaria (cómo pueden ser el porcentaje de señalada, los kilos de lana producidos, etc) no suele ser evidente y en muchas oportunidades no existe (Borelli 2001). Esto se debe a que a pesar de que la productividad puede verse afectada por las precipitaciones, los animales modifican su comportamiento aumentando la utilización del recurso. Esta sobre utilización de los pastizales genera deterioros sin evidenciar de forma inmediata las consecuencias de años desfavorables sobre la producción secundaria. Es por ello que es importante comprender la condición y tendencia del pastizal antes que el daño producido sobre el mismo no pueda revertirse (Borelli 2001, Bertiller y Bisigato 1998, Westoby et al., 1989).

Conocer de qué forma se modifica el crecimiento del pastizal en un gradiente temporal de precipitaciones, resulta fundamental para elaborar prácticas de manejo que garanticen la conservación del recurso aún en años desfavorables. Si consideramos que la remoción del 50% de la biomasa aérea simula un factor de uso donde el forraje disponible es consumido a un nivel de la mitad de su producción (lo que se considera un pastoreo ajustado), y que las

especies en condiciones controladas tendrían un comportamiento similar a nivel de comunidad, esta tesis demostraría, en el marco del objetivo general planteado, que el pastoreo ajustado en condiciones de sequía aumentaría la tasa de crecimiento relativa logrando la misma productividad primaria neta que en ausencia del pastoreo, independientemente del nivel de disponibilidad hídrico generado por las precipitaciones ese año. Se aportó información sobre las especies más importantes de un pastizal de Patagonia y sobre su capacidad de responder a niveles de precipitaciones inferiores de la media manteniendo sus niveles de productividad. Para poder realizar un modelo que nos permita predecir la dinámica de la vegetación entre años, sería necesario realizar un gradiente que contemple desde años muy húmedos a años secos. Restaría poner a prueba la capacidad del sistema de responder luego de años desfavorables a un incremento importante de precipitaciones y valorar la importancia de las restricciones estructurales y biogeoquímicas como limitantes importantes en el extremo árido del gradiente (Yahdjian y Sala 2006).

Perspectivas futuras

Una de las perspectivas futuras planteadas a partir de los resultados y el objetivo enunciado para este ensayo, es continuar con las evaluaciones a campo de la productividad en el gradiente de disponibilidad hídrico creado, esperando que se sucedan años más favorables para crear un gradiente de precipitaciones que contemple años muy buenos, buenos, promedios y menos favorables, y posteriormente reacomodar los tratamientos de las parcelas para evaluar los tiempos de recuperación según la historia de sequía de cada parcela, lo que permitiría crear un modelo para optimizar el uso de los pastizales bajo pastoreo.

Otra línea podría estar centrada en evaluar los atributos de la vegetación (como longitud foliar, número de macollos, etc) que podrían contribuir a develar los mecanismos que explican las variaciones interanuales de la Productividad en un ambiente tan complejo como es la Patagonia.

BIBLIOGRAFÍA

- Adler P. B., D. G. Milchunas, W. K. Lauenroth, O. E. Sala y I. C. Burke. 2004. "Functional traits of graminoids in semiarid steppes: a test of grazing histories". *Journal of Applied Ecology* 41: 653-663.
- Austin A. T., L. Yahdjian, J. M. Stark, J. Belnap, A. Porporato, U. Norton, D. A. Ravetta y S. M. Schaeffer. 2004. "Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems". *Oecología* 141:221-235.
- Austrheim G., A. Mysterud, B. Pedersen, R. Halvorsen, K. Hassel y M. Evju. 2008. "Large scale experimental effects of three levels of sheep densities on an alpine ecosystem". *Oikos* 117: 837-846.
- Beatley J. C. 1974. "Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert Ecosystems". *Ecology* 55:856-863.
- Beeskow A. M., N. O. Elissalde y C. M. Rostagno. 1995. "Ecosystem changes associated with grazing intensity on the Punta Ninfas rangelands of Patagonia, Argentina". *Journal of Range Management* 48(6):517-522.
- Beider A. 2008. Fichas INTA de la flora nativa de Patagonia en elaboración, comunicación personal.
- Bertiller M. B., A. M. Beeskow y F. Coronato. 1991. "Seasonal environmental variation and plant phenology in arid Patagonia (Argentina)". *Journal of Arid Environments* 21:1-11.
- Bertiller M. y A. Bisigato. 1998. "Vegetation dynamics under grazing disturbance. The state-and-transition model for the Patagonian steppes". *Ecología Austral* 8: 191-199.
- Bertolami M. A., V. B. Nakamatsu, P. R. Bustos, S. B. Villegas y M. E. Benitez. 2001. "Producción primaria aérea neta en el sureste de la provincia de Chubut (Patagonia, Argentina)". Seminario-Taller internacional Argentino-Chileno. IV Reunión del grupo regional patagónico de Ecosistemas de Pastoreo.
- Bisigato A. J. y R. M. López Laphitz. 2009. "Ecohydrological effects of grazing-induced degradation in Patagonian Monte, Argentina". *Austral Ecology* 34: 545-557.
- Borelli P. 2001. "Producción animal sobre pastizales naturales". En: Borelli P. y G. Oliva, editores. *Ganadería Ovina Sustentable en la Patagonia Austral*. INTA Reg. Pat. Sur. Cap. 5. pp 131-162.
- Briggs J. M. y A. K. Knapp. 1995. "Interannual variability in primary production in tallgrass prairie: climate, soil moisture, topographic position, and fire as determinants of aboveground biomass". *American Journal of Botany* 82:1024-1030.
- Canfield R. 1941. "Application of the line interception method in sampling range vegetation". *Journal of Forestry* 39:388-394.

- Chartier M. P. y M. C. Rostagno. 2006. "Soil erosion thresholds and alternative status in northeastern Patagonian rangelands". *Rangeland Ecology & Management* 59(6)
- Chaves M. M., J. P. Maroco y J. S. Pereira. 2003. "Understanding plant responses to drought from genes to the whole plant". *Functional Plant Biology*, 30: 239-264.
- Cipriotti P. A., M. R. Aguiar. 2005. "Interspecific competition interacts with the spatial distribution of a palatable grass to reduce its recruitment". *Rangeland Ecology and Management* 58:393-399.
- Coronato F. R. y M. B. Bertiller. 1997. " Climatic Controls of Soil Moisture Dynamics in an Arid steppe of Northern Patagonia, Argentina". *Arid Soil Reserch and Rehabilitation* 11:277-288.
- Coughenour M. B. 1985. "Graminoid responses to grazing by large herbivores:adaptations, exaptations, and interacting processes". *Anuals of the Missouri Botanical Garden*, 72:852-863.
- Fabricante I. 2005. "Variaciones espaciales y temporales del índice verde normalizado en el norte de la patagonia". Tesis de Maestría, Escuela para Graduados Alberto Soriano, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. 83 pp.
- Fay P. A., J. D. Carlisle, A. K. Knapp, J. M. Blair y S. L. Collins. 2003. "Productivity responses to altered rainfall patterns in C4-dominated grassland". *Oecología* 137:245-251.
- Fernández R. J. y J. M Paruelo. 1988. "Root systems of two Patagonian shrubs: A quantitative description using a geometrical method". *Journal of Range management* 41(3).
- Fernandez R. J. y J. F. Reynolds. 2000. "Potential growth and drought tolerance of eight desert grasses: lack of trade-off?". *Oecologia* 123: 90-98.
- Ferraro D. O. y M. Oesterheld. 2002. "Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review". *Oikos*, 98:125-133.
- Flombaum P. y O. Sala. 2007. "A non-destructive and rapid method to estimate biomass and aboveground net primary production in arid environments". *Journal of Arid Environments* 69:352-358.
- Frank A. B., S. Bittman, D. A. y Jonson. 1996. "Water relations of cool- season grasses". In *Cool-season forage grasses*. Agronomy Monography N°34, PP 127-164.
- Ghazanfar S. A. 1997. "The phenology of desert plants: a 3 year study in a gravel desert wadi in northern Oman". *Journal of Arid Environmental* 35: 404-417.

- Golluscio R. A., M. Oesterheld y M. R. Aguiar. 2005. "Relationship between phenology and life form: a test with 25 Patagonian species". *Ecography* vol 28 (3): 273-282.
- Gould S. J. y R. C. Lewontin. 1979. "The sprandels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist program". *Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, Biologist Science* 205:581-598.
- Gurevitch J. y S. T. Chester jr. 1986. "Analysis of repeated measures experiments". *Ecology* 67:251-255.
- Hall S. A. 2000. "Condiciones ambientales del porcentaje de señalada ovina en el noroeste de la Patagonia (Argentina): un enfoque regional". Trabajo de Intensificación. Facultad de Agronomía UBA.
- Hilbert D. W., D. Swift, J. K. Detling y M. I. Dyer. 1981. "Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis". *Oecologia*, 51:14-18.
- Huang D., K. Wang y W. L. Wu. 2007. "Dynamics of soil physical and chemical properties and vegetation succession characteristics during grassland desertification under sheep grazing in an agro-pastoral transition zone in Northern China". *Journal of Arid Environments* 70: 120-136
- Hunt R. y A. O. Nicholls. 1986. "Stress and the coarse control of growth and root-shoot partitioning in herbaceous plants". *Oikos*, 47:149-158.
- InfoStat. 2009. InfoStat versión 2009. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Jobbagy E. y O. E. Sala. 2000. "Controls of grass and shrub aboveground production in the Patagonian steppe". *Ecological Applications*. Vol 10(2):541-549.
- Knapp A. K. y M. D. Smith. 2001. "Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production". *Science* vol 291.
- Knapp A. K., J. M. Briggs y J. K. Koellier. 2001. "Frequency and extent of water limitation to primary production in mesic temperate grassland". *Ecosystems* 4: 19-28.
- Lauenroth W. K. y O. E. Sala. 1992. "Long-term forage production of north American shortgrass steppe". *Ecological Applications* 2(4), pp. 397-403.
- Lauenroth W. 1979. "Grassland primary production: North American grasslands in perspective". In *Perspectives in grassland ecology*, Ed N French. pp 3-24. Springer-Verlag, New York.
- Le Houerou H. N., Bingham R. L. y Skerbek W. 1988. "Relationship between the variability of primary production and the variability of annual precipitation in world arid lands". *Journal of Arid Environments* 15, 1-18.
- Leoni E., A. Altesor y J. M. Paruelo. 2009. "Explaining patterns of primary production from individual level traits". *Journal of Vegetation Science* 20: 612-619.

- Machinski J. y T. G. Whitham. 1989. "The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing". *Am Nat* 134: 1-19.
- Milchunas D. G. y W. K Lauenroth. 1993. "Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments". *Ecological Monographs*, 63(4), 327-366.
- Miñón D. P., J. C. García Vinent, H. Giorgetti y G. Rodríguez. 2001. "Cambios de peso y condición corporal de genotipos en un sistema de producción ovina del noreste patagónico". Seminario-Taller internacional Arentino-Chileno. IV Reunión del grupo regional patagónico de Ecosistemas de Pastoreo.
- Moscovici Vidal A. L. y V. R. Barros. 1981. "Incidencia de la precipitación en la producción anual de lana por animal en la región costera de la prov. De Chubut". Informe Técnico, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Centro Nacional Patagónico.
- Nakamatsu V. B., J. M. Ecobar y N. Elissalde. 2001. "Evaluación forrajera de pastizales naturales de estepa en establecimientos ganaderos de la provincia del Chubut (Patagonia, Argentina), resultados de 10 años de trabajo". Seminario-Taller internacional Arentino-Chileno. IV Reunión del grupo regional patagónico de Ecosistemas de Pastoreo.
- McNaughton S. J. 1985. "Ecology of a grazing ecosystem: The Serengeti". *Ecological Monographs* 55, 259-294.
- Noy- Meier I. 1973. "Desert ecosystems: environment and producers. Annual Review of Ecology and Systematics 4: 25-52.
- Oesterheld M., J. Loreti., M. Semmartin y J. M. Paruelo. 1999. "Grazing, fire, and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas". *Ecosystems of Disturbed Ground*. Chapter 11, pp. 287-305.
- Oesterheld M., J. Loreti, M. Semmartin y O. E. Sala. 2001. "Inter-annual variation in primary production of a semi-arid grassland related to previous-year production". *Journal of Vegetation Science* 12:137-142.
- Oesterheld M. y S. J. Mc Naughton. 1991. "Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing". *Oecologia*, 85:305-313.
- Oliva G., I. Noy Meir y A. Cibilis. 2001. "Fundamentos de Ecología de Pastizales". En: Borelli P. y G. Oliva, editores. *Ganadería Ovina Sustentable en la Patagonia Austral*. INTA Reg. Pat. Sur. Cap. 3. pp 81-98.
- Parizek B., C. M. Rostagno y R. Sottini. 2002. "Soil erosion as affected by shrub encroachment in north-eastern Patagonia". *Journal of Range Management* 55(1):43-48.

- Paruelo J. M., W. K. Lauenroth, I. C. Burke y O. E. Sala. 1999. "Grassland precipitation-use efficiency varies across a resource gradient". *Ecosystems* 2:64-68.
- Paruelo J. M. y M. R. Aguiar. 2003. "Impacto humano sobre los ecosistemas. El caso de desertificación". *Revista Ciencia Hoy en línea* vol 13, n°77.
- Pelliza A., P. Willems, V. Nakamatsu y A. Manro. 1997. "Atlas dietario de herbívoros patagónicos". Ed. By R Somlo. Prodesar-INTA-GTZ: Bariloche 23-54.
- Perelman S. B., R. J. C. León y J. P. Bussacca. 1997. "Floristic changes related to grazing intensity in a Patagonian shrub steppe". *Ecography* 20:400-406.
- Quiroga E. R., R. A. Golluscio, L. J. Blanco y R. J. Fernández. "Aridity and grazing as convergent selective forces: an experiment with an Arid Chaco bunchgrass". *Ecological society of America*. En prensa.
- Ravetta D. A., A. Soriano. 1998. "Alternatives for the development of new industrial crops for Patagonia". *Ecologia Austral* 8: 297-307
- Reynolds J. F., R. A. Virginia, P. R. Kemp, A. G. De Soyza and D. C. Tremmel. 1999. "Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development". *Ecology Monography* 69: 69-106.
- Rotundo J. L. y M. R. Aguiar. 2008. "Herbivory resistance traits in populations of *Poa ligularis* subjected to historically different sheep grazing pressure in Patagonia". *Pant Ecol*, 194:121-133.
- Sala O. E., R. A. Golluscio, W. K. Lauenroth y A. Soriano. 1989. "Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe". *Oecologia* 81:501-505.
- Sala O. E., W. J. Parton, L. A. Joyce y W. K. Lauenroth. 1988. "Primary production of the central grassland region of the United States". *Ecology* 69:40-45.
- Sala O. E. y A. T. Austin. 2000. "Methods of estimating aboveground net primary productivity". O. E. Sala, R. B. Jackson, H. A. Money and R. H. Howarth (eds.) Springer, New York. in *Methods in Ecosystem Science* pp. 31-43.
- Semmartin M., M. R. Aguiar, R. A. Distel, A. S. Moretto, C. M. Ghersa. 2004. "Litter quality and nutrient cycling affected by grazing-induced species replacements along a precipitation gradient". *Oikos*, 107:149-161.
- Smoliak S. 1986. "Influence of climatic conditions on production of *Stipa-Bouteloua* prairie over a 50-year period". *J Range Management* 39, 100-103.

- Stowe K. A., R. J. Marquis C. G. Hochwender E. L. Simms. 2000. "The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage". *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 565-595.
- Su Yong-Zhong, Ha Lin-Zhao, Zhao Wen-Zhi, Tong Hui Zhang. 2004. "Fractal features of soil particle size distribution and the implication for indicating desertification". *Geoderma* 122: 43-49.
- Tamartash, R. Jalivand, H. y M. R. 2007. "Effects of grazing on chemical soil properties and vegetation cover". *Pakistan Journal of Biological Sciences* 10 (24): 4391-4398.
- Tilman, D. 1988. "Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities." Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Von Ende C. N. 1993. "Repeated-measures analysis: growth and other time dependent measure". In: Scheiner S. And J. Gurecitch, editors. *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman and Hall Inc. Pp. 113-137.
- Westoby M. B., B Walker y I. Noy Meir. 1989. "Opportunistic management for rangelands no at equilibrium". *J. Range Manage* 45:266-277.
- Yahdjian M. L. y O. E. Sala. 2002. "A rainout shelter design for intercepting different amounts od rainfall". *Oecologia* 133: 95-101.
- Yahdjian, L., y O. E. Sala. 2006. "Vegetation structure constrains primary production response to water availability in the Patagonian steppe". *Ecology* 87:952-962.
- Yahdjian M. L., O. E. Sala y A. T. Austin. 2006. " Differential controls of water input on litter decomposition and nitrogen dynamics in the Patagonian steppe". *Ecosystems* 9:128-141.
- Yates, C. J. D. A. Norton y R. J. Hobbs. 2000. "Grazing effects on plant cover, soil and microclimate in fragmented woodlands in south-western Australia: implications for restoration". *Austral Ecology* 25 (1): 36-47.
- Zdravko B., A. B. Hernández y M. G. Montilla. 1989. "Dinámica del crecimiento, fenología y repartición de biomasa gramíneas nativas e introducidas de una Sabana Neotropical". *Ecotrópicos* vol. 2 (1): 1- 13.

APÉNDICES

Apéndice 1

Evaluación del gradiente hídrico generado mediante intercepción de lluvias y riego

Se evaluó la efectividad de intercepción de la lluvia de los techos de acrílico (sequía), como el agua precipitada en pluviómetros colocados en todas las parcelas sobre la superficie del suelo. También, se colocaron sensores de temperatura en la superficie del suelo en una parcela de cada tratamiento para evaluar el eventual efecto de los interceptores sobre esta variable, por medio de un data logger Cavadevices. Las temperaturas se registraron cada una hora durante un período de tres meses, desde principios de enero a fines de marzo.

El porcentaje de intercepción de los techos se evaluó a través de una prueba t de student que mostró que los valores de intercepción reales se asemejaron a los esperados (Tabla 1).

Tabla A1.1. Intercepción de la lluvia en los dos tratamientos de intercepción y comparación con los valores esperados. Las precipitaciones registradas por el pluviómetro colocado en la clausura para este período fueron de 10 mm. La última columna muestra los resultados del test de Tukey (n= 6).

Intercepción esperada %	intercepción observada medida de los pluviómetros \pm DS (%)	Esperada vs Observada
30	27,9 \pm 8,8	ns
50	47,9 \pm 10,5	ns

La temperatura de la superficie del suelo mostró que durante los meses estivales las máximas se registraron entre el mediodía y las primeras horas de la tarde (Figura A.1.2). Los valores medios más altos se registraron en la parcela sometida a máxima sequía (Sequía50) que mostró valores de hasta 10°C por sobre el control (Figura A.1.2).

Las temperaturas máximas registradas fueron de 64°C, 63°C y 54°C para enero, febrero y marzo respectivamente.

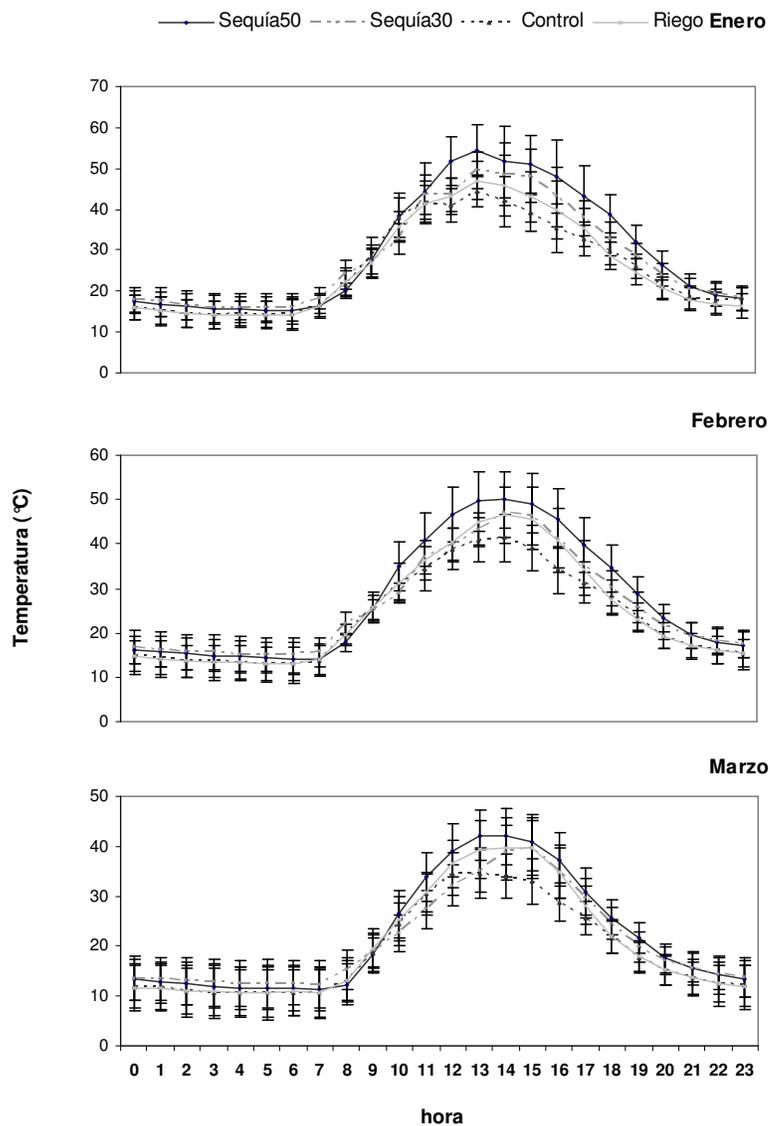


Figura A1.1. Marcha diaria de la temperatura media mensual de la superficie del suelo en parcelas bajo diferente disponibilidad hídrica durante los meses estivales (n= 1).

Es posible que las mayores temperaturas documentadas en la superficial del suelo de las parcelas con sequía (10°C mayores con respecto al resto) pueda haber sido otro de los factores determinantes en el contenido volumétrico de agua en el suelo. Según Coronato y Bertiller (1997) la temperatura parece definir las variaciones de humedad en el suelo, regulada por la demanda evaporativa, debido a que la estacionalidad de las lluvias no es muy marcada en esta zona.

Apéndice 2

Calibración entre biomasa y cobertura para tres especies de gramíneas representativas del área de estudio: *Stipa tenuis*, *Poa lanuginosa* y *Stipa speciosa*

Con el fin de poder estimar la biomasa aérea de las tres especies de gramíneas más importantes de la estepa, a partir de mediciones no destructivas, se realizó una calibración entre biomasa aérea y cobertura (adaptación de Flombaum y Sala, 2007). En un marco de 50 x 50 cm, se realizaron dos líneas de intercepción ubicadas de forma paralela a 10 cm de los lados. Se midió la cobertura aérea de cada una de las tres especies evaluadas, con una precisión de 0,5 cm y luego se cosechó la totalidad de la biomasa de las tres especies arraigada dentro del marco. Se repitió este procedimiento en 22 marcos arrojados al azar. Las muestras de biomasa se secaron en estufa a 60°C por 72 hrs y se registró su peso.

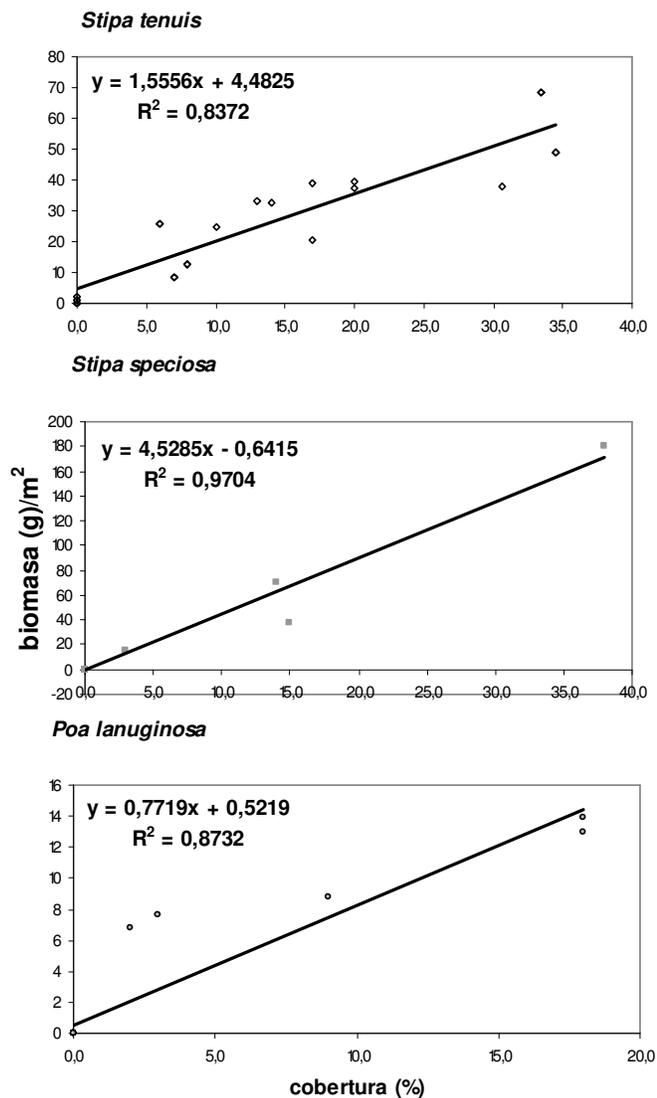


Figura A2.1. Regresiones lineales para el ajuste entre el % de cobertura y la biomasa en g/m² para *Stipa tenuis*, *Stipa speciosa* y *Poa lanuginosa* (n= 22).

A partir de los datos obtenidos de biomasa aérea y cobertura se realizaron análisis de regresión entre estas variables que mostraron ajustes tales que permitieron estimar la biomasa aérea a partir de la cobertura aérea (Figura A2.1).

Apéndice 3

Ajuste para el tratamiento de defoliación

Para poder defoliar con la misma intensidad a cada unidad experimental, se realizó un ajuste con las plantas de cada especie y tratamiento, procesadas a los 60 días. Los macollos se lavaron y secaron con papel, se midió altura de la parte aérea y peso de la misma y se realizaron cortes a distintos porcentajes de la altura total. El primer corte removió el 40 % de la altura. Esa fracción fue pesada. Luego se removió un 30% más (haciendo un igual de 70 % de altura removida) y esa nueva fracción fue pesada. Por último se removió el total de la parte aérea y se pesó. Los pesos obtenidos para cada fracción se calcularon como porcentaje de biomasa aérea removida. Posteriormente las macetas (5 por especies y por tratamiento) fueron medidas y cortadas en función del ajuste.

Las ecuaciones obtenidas para cada especie fueron las siguientes:

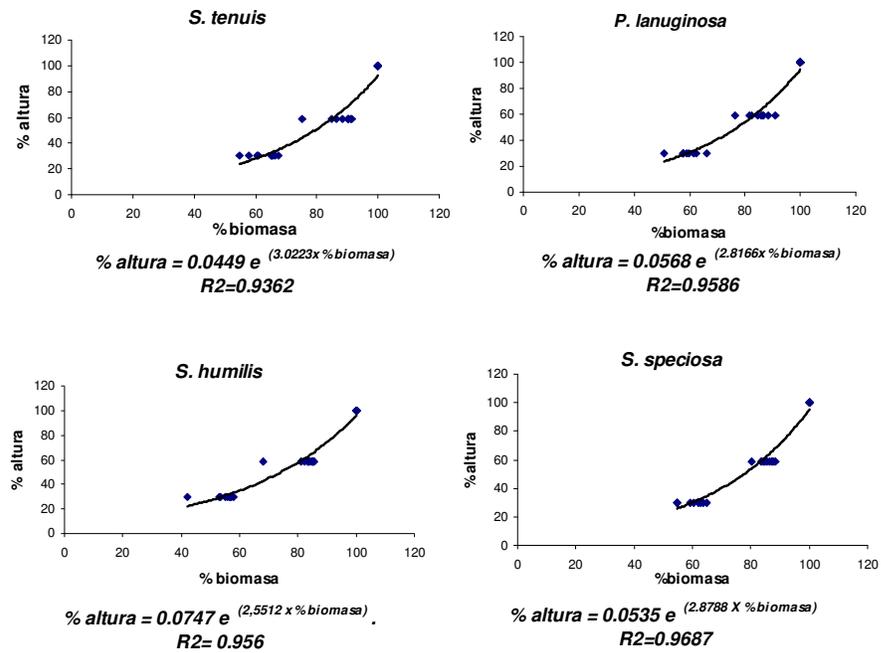


Figura A3. 1. Ajustes exponenciales entre la altura y la biomasa de las distintas especies. Los modelos exponenciales se obtuvieron a partir de 9 muestras por especies (3 por nivel de disponibilidad hídrica, donde los tratamientos fueron tomados en conjunto para cada especie).