

Variación espacial y temporal de la producción primaria neta aérea y secundaria neta

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

Jorge Gonzalo Nicolás Irisarri
Ingeniero Agrónomo - UBA - 2004
Msc. Área Recursos Naturales-UBA-2008

Cátedras de Ecología y Forrajicultura-IFEVA-FAUBA-CONICET



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



23 de marzo de 2012

COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Martín Oesterheld

Ingeniero Agrónomo (UBA)

PHD (Syracuse University)

Co-director

Rodolfo A. Golluscio

Ingeniero Agrónomo (UBA)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (UBA)

Consejero de Estudios

José M. Paruelo

Ingeniero Agrónomo (UBA)

PHD (Colorado State University)

Declaración

“Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original y producto de mi propio trabajo (salvo en la medida que se identifiquen explícitamente las contribuciones de otros en cada uno de los capítulos), y que este material no ha sido presentado, en forma parcial o total, como tesis en ésta o en otra institución”.

J. G. N. Irisarri

Título: Variación espacial y temporal de la producción primaria neta aérea y
secundaria neta

Resumen

Las actividades humanas impactan fuertemente sobre los procesos de los ecosistemas. En los sistemas ganaderos, las actividades humanas intentan maximizar el flujo de energía hacia la producción secundaria. Las consecuencias sobre la transferencia de energía desde la productividad primaria neta aérea (PPNA) a la producción secundaria neta no están totalmente establecidas. Varios estudios describieron la relación entre la carga animal y la PPNA a lo largo de gradientes regionales de recursos, tanto en sistemas naturales como ganaderos. Pero persisten al menos tres vacíos de conocimiento sobre los sistemas ganaderos que fueron abordados en esta tesis. En primer lugar, no se conocía la relación entre la producción secundaria neta y la PPNA a lo largo de un gradiente regional de recursos y se desconocía la medida en que la actividad humana afectaba diferencialmente a los procesos parciales entre la PPNA y la producción secundaria: la eficiencia de cosecha (consumo / PPNA) y la eficiencia de producción (producción secundaria / consumo). En segundo lugar, no se conocía la relación entre la variabilidad interanual del flujo de entrada de energía, la PPNA, y el de salida, la producción secundaria neta, entre sitios que difieren por la disponibilidad de recursos o por el impacto humano. Asociado a esto existían escasos antecedentes sobre la relación entre producción secundaria, o algún determinante de esta, y la disponibilidad de recursos a través del tiempo. En particular, no existían evidencias de si esta relación temporal cambiaba a lo largo de un gradiente espacial y regional de recursos. En tercer lugar, eran muy escasos los antecedentes sobre las variaciones estacionales del índice de cosecha, y la incidencia de la carga y la PPNA sobre tales variaciones. Para abordar los primeros dos vacíos de conocimiento se compiló información de precipitación, carga animal y producción secundaria, tanto de sistemas naturales como de sistemas ganaderos. La información de sistemas naturales se obtuvo de búsquedas bibliográficas y compilaciones a nivel mundial ya publicadas. La de los sistemas ganaderos se obtuvo de dos fuentes. La primera, contempló información de 113 establecimientos ubicados a lo largo de un amplio gradiente de precipitación regional de Argentina, pertenecientes en su mayoría al movimiento CREA. La segunda, se realizó a partir de la información brindada por el plan nacional de vacunación de aftosa para departamentos ubicados al norte del río Colorado. Para este último análisis, se estimó la PPNA a partir de información satelital, usando la lógica del modelo propuesto por Monteith. Se realizaron diversos tipos de análisis de regresión para evaluar la relación entre la producción secundaria y la PPNA a escala regional en sistemas ganaderos y compararla con la de sistemas naturales. Al mismo tiempo se cuantificaron las vías de pérdida de energía entre ambos tipos de sistemas. Para evaluar el impacto humano sobre la variabilidad se evaluó la relación entre la variabilidad de la lluvia, control de la PPNA y la de la carga animal, determinante de la producción secundaria, en sistemas naturales y ganaderos. En estos últimos también se evaluó la relación entre la variabilidad de la PPNA y la carga animal. Para estudiar los cambios en la relación temporal a lo largo de un gradiente regional, se evaluó la relación entre la carga ganadera y la PPNA en un mismo sitio a través del tiempo en varios sitios, y se los comparó con un modelo que consideró las diferencias medias entre sitios. Para abordar el tercer vacío de conocimiento, se llevó adelante un ensayo en el que se manipularon la PPNA y su calidad, a través de dos comunidades vegetales diferentes, y la carga animal, a través de tres niveles. Este ensayo se condujo a lo largo de un año para evaluar la dinámica estacional del índice de cosecha, y al mismo tiempo identificar los factores que la regulan. En relación al

primer vacío, la relación entre la producción secundaria neta y la PPNA mostró un patrón unimodal. A su vez se observó que a igual PPNA la producción secundaria neta de los sistemas ganaderos fue mayor a la de los naturales. Este incremento de la producción secundaria se debió en mayor medida a un aumento del índice de cosecha y en menor medida a un aumento en la eficiencia de producción. En relación al segundo vacío, la variabilidad interanual de la lluvia, principal control abiótico del flujo de entrada, no se relacionó significativamente con la variabilidad de un componente del siguiente nivel trófico, la carga animal, tanto en sistemas naturales como ganaderos. Sin embargo, la variabilidad de la carga animal de los naturales fue mayor que la de los ganaderos. En estos últimos, la variabilidad de la PPNA fue el doble que la de la carga animal. A su vez, la carga animal se modificó menos fuertemente ante cambios temporales de la disponibilidad de recursos en un mismo sitio que ante cambios espaciales entre sitios. Asimismo, la respuesta en el tiempo también estuvo controlada por las acciones humanas. Por ejemplo, se observaron relaciones negativas entre la carga animal y la PPNA, lo cual indicaría cierto grado de desacople entre ambos flujos. En relación al tercer vacío, se mostró que el principal control de la variación estacional del índice de cosecha fue la PPNA. Esta tesis representa la primera evidencia del impacto de la introducción de herbívoros exóticos a lo largo de un gradiente regional sobre el flujo desde la PPNA a la producción secundaria neta y brinda una de las pocas evaluaciones sobre el impacto humano sobre la estabilidad de este flujo. Finalmente, se desarrolló un modelo que permitiría mejorar las estimaciones de carga animal al relacionar la dinámica del índice de cosecha con la biomasa acumulada estimada a partir de la PPNA acumulada por estación del año.

Palabras clave: Impacto humano, eficiencia trófica, índice de cosecha, eficiencia de producción, carga animal, índice de vegetación normalizado, IVN

Title: Spatial and temporal variation of aboveground net primary production and net secondary production

Abstract

Human activities have strong effects on ecosystem processes. In livestock systems human activities attempt to maximize the energy flow to net secondary production. The consequences of this attempt are yet poorly understood. Several studies have described the relation between aboveground net primary production (ANPP) and herbivore biomass across regional gradients for both natural and livestock systems. However, there are at least three issues that have not been tackled and were the main objectives of this thesis. In the first place, the relation between net secondary production and ANPP across a regional gradient had not been quantified for livestock systems. It was unknown how human activities affect the partial processes between ANPP and net secondary production: harvest index (consumption / ANPP) and production efficiency (net secondary production / consumption). In the second place, the relation between input and output variability, i.e., ANPP and net secondary production across different sites was also unknown as well as the human impacts on the variability of net secondary production. Related to this point, only a few studies have analyzed the relation between herbivore biomass, a component of net secondary production, and resource variation in a single site through different years. Moreover, there were no studies that evaluated the potential changes of this relation across a regional resource gradient. In the third place, just a few studies addressed the seasonal variations of harvest index and its relation with stocking rates or ANPP, but no study focused on both factors. In order to tackle the first two issues, a unique compilation of precipitation, herbivore density and net secondary production data was made for both natural and livestock systems. Two sources of information were used for livestock systems. One included the records of 113 ranches located across a regional gradient and dedicated to beef and wool production. The other came from a national data source compiled for the foot and mouth disease campaign for most of the counties of Argentina. In this last case satellite-based NDVI information was also compiled in order to estimate ANPP using Montith's logic. Different regression techniques were used to test the relation between herbivore variables and ANPP or some of its proxies for both natural and livestock systems. In order to tackle the third issue, a field experiment was carried out within seasons, stocking rate and ANPP as factors and harvest index as the response variable. Regarding the first issue, the relation between net secondary production and ANPP had an unimodal shape. Secondary production of livestock systems was greater than natural systems mainly because of higher harvest index and secondly because of higher production efficiency. Regarding the second issue, the relation between the variability of the main abiotic control of the input, precipitation, and the variability of herbivore density, was not significant for neither natural nor livestock systems. However, human interventions reduced herbivore density variability to a half of the natural ones, and below the variability of ANPP. Herbivore density inter-annual response to changes in ANPP was smaller than the spatial response across a regional gradient. Human interventions have shaped this pattern. Regarding the third issue, the main control of the seasonal variation of the harvest index was ANPP. This thesis represents the first study of the human interventions on the energy flow from ANPP to net secondary production across regional gradients. It also represents one of the few evidences of the human impact on the stability of this energy flow. Finally, it represents a novel tool for range management

decision makers based on the relation between harvest index and accumulated biomass, estimated from ANPP accumulation.

Keywords: human impact, trophic efficiency, harvest index, production efficiency, livestock, normalized difference vegetation index, NDVI

Índice

Capítulo I. Introducción general y objetivos de la tesis..... 1

1. Introducción general	2
1.1. Flujo de energía hacia la producción secundaria	2
1.2. Controles de la producción secundaria neta.....	3
1.3. Planteo del problema	5
1.4. Objetivos de la tesis.....	9

Capítulo II: Variación espacial de la producción secundaria, la carga animal y la producción primaria neta aérea a escala regional. 9

Capítulo III: Variación temporal de la carga animal y la producción primaria neta aérea

Capítulo IV: Variación estacional del índice de cosecha ante cambios de la PPNA y la carga

Capítulo II. Variación espacial de la producción secundaria, la carga animal y la producción primaria neta aérea a escala regional 11

2.1. Introducción	12
2.1.1. Objetivos.....	14
2.2. Metodología	14
2.2.1 Fuente de datos.....	14
2.2.2 Procesamiento de los datos	18
2.3. Resultados	21
2.4. Discusión.....	28

Capítulo III. Variación temporal de la carga animal y la producción primaria neta aérea..... 31

3.1. Introducción	32
3.1.1. Objetivos.....	35
3.2. Metodología	37
3.2.1. Fuentes de datos	37
3.2.2 Análisis de los datos.....	42
3.3. Resultados	43

Capítulo IV. Variación estacional del índice de cosecha ante cambios de la PPNA y la carga..... 51

4.1 Introducción	52
4.1.1. Objetivo	54
4.2. Materiales y métodos.....	55
4.2.1. Diseño experimental.....	55

4.2.2. Toma de datos	57
4.2.3. Variables de respuesta.....	58
4.2.4. Análisis de datos	59
4.3. Resultados.....	60
4.4. Discusión	63
Capítulo V. Discusión General	65
5.1. Resumen	66
5.2. Principales resultados obtenidos.....	66
5.2.1. Impacto humano y variación espacial del flujo de energía	66
5.2.2. Impacto humano y variación temporal del flujo de energía.....	66
5.2.3. Variación estacional del índice de cosecha en sistemas ganaderos	67
5.3. Significado y consecuencias de los resultados obtenidos en el contexto de la ecología de ecosistemas y el impacto humano.....	68
5.3.1 Variación espacial de la producción secundaria y la PPNA.....	68
5.3.2. La eficiencia trófica y sus componentes	70
5.3.3. Estabilidad temporal en el flujo de energía	72
5.4. Significado y consecuencias de los resultados obtenidos para el manejo de ecosistemas ganaderos.....	73
5.5. Perspectivas	75
Bibliografía citada	76

Índice de figuras

Capítulo I. Introducción general y objetivos de la tesis..... 1

Figura 1.1. Modelo conceptual del flujo de energía en un sistema ganadero extensivo. RFAI: radiación fotosintéticamente activa incidente, PPB: productividad primaria bruta, PPN: productividad primaria neta, PSN: productividad secundaria neta. Las cajas representan variables de estado, el tamaño de la biomasa vegetal o animal en un momento determinado. Las flechas representan variables de flujo, medidas de la transferencia de energía entre niveles tróficos. Adaptado de Odum (1971), Sala & Austin 2000, Owen-Smith (2002) y Golluscio 2009. 2

Capítulo II. Variación espacial de la producción secundaria, la carga animal y la producción primaria neta aérea a escala regional 11

Figura 2.1. Ubicación fitogeográfica de los departamentos que contienen a los 24 grupos CREA y a los tres establecimientos patagónicos (sitios de estudio). La división fitogeográfica responde a la propuesta por Cabrera (1976) 17

Figura 2.2. Panel izquierdo: Esquema de la relación $y=a.x^b$ considerando un valor de b mayor a 1 o menor a 1. Panel derecho: Esquema de la relación $\text{Log} y = \text{Log} a + b. \text{Log} x$ 20

Figura 2.3. a) Relación entre el logaritmo decimal de la carga animal y el logaritmo decimal de la productividad primaria neta aérea, PPNA en sistemas naturales(1) y ganaderos, a escala departamental (2) y de establecimientos. b) Detalle de la relación de la carga animal y la PPNA, entre ambas resoluciones de sistemas ganaderos. El modelo ajustado a los establecimientos ganaderos corresponde a la metodología denominada regresión por tramos (n=24). Las líneas punteadas representan el intervalo de confianza (95%). 22

Figura 2.4. Relación entre el logaritmo decimal de la producción secundaria neta, PSN, y el logaritmo decimal de la productividad primaria neta aérea, PPNA. El modelo ajustado a los establecimientos ganaderos, dominado por herbívoros homeotermos, corresponde a la metodología denominada por tramos (n=24). (1): McNaughton et al. (1989 y 1991). Las líneas punteadas representan el intervalo de confianza (95%). Las nubes de puntos de los sistemas naturales corresponden a sistemas dominados por herbívoros homeotermos (cuadrados) y poiquilotermos (cruces)..... 24

Figura 2.5. Valor medio de la eficiencia trófica, índice de cosecha y eficiencia de producción de los sistemas naturales (McNaughton et al. 1989 y 1991) y de los establecimientos ganaderos. Las barras de error indican el desvío estándar entre sitios. Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre las medias (Valor $p < 0,05$).*: Los datos compilados por McNaughton et al. (1989 y 1991) no se encontraban en forma completa para todos los componentes del flujo de la PPNA a la producción secundaria neta. Por ejemplo, el número de casos con datos de producción secundaria neta era de 36, en cambio contaban con 50 casos en los que se cuantificó el consumo por herbívoros. 26

Figura 2.6. Relación entre la eficiencia trófica (a), el índice de cosecha (b) y la eficiencia de producción (c) con la productividad primaria neta aérea, PPNA para sistemas naturales a escala global McNaughton et al. (1989 y 1991), y ganaderos. Modelo para Est. Ganaderos: Ef. de producción = $0,049(e^{-0,000064PPNA})$; $R^2: 0,61$; Valor $P < 0,05$ 27

Capítulo III. Variación temporal de la carga animal y la producción primaria neta aérea..... 31

Figura 3.1. Relación entre la variación inter anual en la carga animal (CV) y la variación inter anual en la precipitación anual (CV). Se diferencian tres tipos de sistemas, naturales, de pastoralismo y ganaderos. El panel interno muestra los valores medios para el CV de la carga animal según los tres tipos de sistemas. Las barras indican el E.E. Los *,** indican diferencias significativas (F: 27,44; Valor p< 0,0001).	43
Figura 3.2. Relación entre la variación inter anual en la carga animal (CV) y la variación inter anual de la PPNA (CV) para el conjunto de departamentos en los que se estimó la relación entre la carga y la PPNA (a partir de información satelital). $CV_{carga} = 0,25 CV_{PPNA} + 5,21$; $R^2_{ajustado}: 0,15$ (Valor p<0,0001), las líneas punteadas representan el intervalo de confianza del 95%. La figura interna muestra el valor medio del CV de la carga y del CV de la PPNA para el mismo conjunto de datos. Las barras indican el E.E. Los *, ** indican diferencias estadísticamente significativas (F: 76,41; Valor P <0,0001).	44
Figura 3.3. Relación entre la carga promedio y la PPNA, promedio por departamento. Cada punto representa un partido o departamento de la Argentina (al norte del río Colorado, en los que domina la ganadería bovina). La línea completa representa el ajuste del modelo de regresión lineal, las líneas punteadas representan el intervalo de 95% de confianza. n = 94. Modelo regional: $Carga (kg Pv.ha^{-1}) = 0,06 PPNA + 50,6$; $R^2: 0,65$; Valor p<0,05.	46
Figura 3.4. Panel superior: Cociente entre la pendiente de la relación entre la carga y la PPNA del corriente año (Pte temporal) para cada departamento, modelo temporal, y la pendiente de la misma relación regional (Pte espacial), modelo espacial, a lo largo de un gradiente de PPNA. Panel inferior: Cociente entre la pendiente de la relación entre la carga y la PPNA del año anterior (T-1) para cada sitio (Pte temporal T-1), modelo temporal, y la pendiente del modelo regional. (n=94). Cada punto representa un departamento para el que se estimó la relación temporal entre la carga animal y la PPNA. Los círculos indican una relación estadísticamente significativa del modelo temporal en la relación entre la carga animal y la PPNA, ya sea del año en curso o del año anterior.	47
Figura 3.5. Diferentes escenarios en la dinámica de la carga y PPNA, a través del tiempo, que conducen a una relación temporal negativa entre ambas variables.	49

Capítulo IV. Variación estacional del índice de cosecha ante cambios de la PPNA y la carga 51

Figura 4.1. Dinámica estacional del índice de cosecha entre niveles contrastantes de carga animal. Los valores 0,95; 1,2 y 1,5 indican los niveles de carga utilizados entre los tratamientos y se expresan en $EV.ha^{-1}$. Las letras diferentes indican diferencias significativas (valor p<0,05).	60
Figura 4.2. Paneles izquierdos: Relación entre el índice de cosecha y la biomasa acumulada, BA (equivalente a la PPNA acumulada de cada estación). Modelo Pastizal: $IC = -12,36 - 0,0005BA^2 + 0,42BA$; R^2 ajustado: 0,49. Modelo Pastura: $IC = -16,1666 - 0,0003BA^2 + 0,3056BA$; R^2 ajustado: 0,35. Paneles derechos: Relación entre el índice de cosecha y el consumo individual, CI, expresado como porcentaje del peso vivo. Modelo Pastura: $IC = 45,11 + 5,07CI$; R^2 ajustado: 0,13. Cada punto representa una de las parcelas asignadas a cada estación del año y nivel de carga N=48.	61

Capítulo V. Discusión General 65

Figura 5.1. Modelo conceptual de la relación entre la PPNA y su calidad a lo largo de un gradiente regional de precipitación y temperatura, estas dos últimas variables están correlacionadas en forma positiva en los sistemas de pastizales y estepas (Lauenroth 1979). Como consecuencia del aumento de la temperatura y la precipitación, aumenta el porcentaje de dominancia por especies con síndrome fotosintético C_4 . A ambos extremos

del gradiente regional la producción secundaria de sistemas ganaderos se encuentra limitado, en el extremo árido por la baja PPNA, y la proporción de especies leñosas y en los sistemas más húmedos por la calidad de la vegetación y la estacionalidad de la PPNA, ambos asociados a la proporción de sp. C₄..... 70

Figura 5.2. Dinámica estacional de la biomasa acumulada y el índice de cosecha para dos recursos forrajeros, pastizal (panel superior) y pastura (panel inferior). Los valores de biomasa acumulada se estimaron a partir del sistema de seguimiento forrajero, como la PPNA acumulada por estación del año. El valor de índice de cosecha regional se estimó a partir de la PPNA anual mediante la ecuación propuesta por Golluscio et al. (1998). Los valores de índice de cosecha estacional se estimaron a partir de los modelos desarrollados en el capítulo IV de esta tesis. 74

Bibliografía citada..... 76

Índice de tablas

Capítulo I. Introducción general y objetivos de la tesis 1

Capítulo II. Variación espacial de la producción secundaria, la carga animal y la producción primaria neta aérea a escala regional 11

Tabla 2.1. Descripción del tipo de sistema, tipo de herbívoro dominante, ecosistemas, rango de precipitación y datos considerados para las cuatro fuentes de información utilizadas. PSN: producción secundaria neta. En todos los casos la PPNA se estimó a partir de la precipitación (PPT). 15

Tabla 2.2. Ubicación geográfica de los departamentos en los que se ubican los grupos CREA y los establecimientos de la Patagonia. Se detalla el tipo de región fitogeográfica dominante. 1: Patagonia; 2: Pampa; 3: Monte; 4: Espinal; 5: Chaco. Para cada departamento se indica el número de establecimientos utilizados para conformar el valor medio de carga y producción secundaria neta. También se indica el rango de años con datos para cada grupo. 18

Tabla 2.3. Estimadores de la pendiente y la constante de los modelos de regresión lineal entre el logaritmo decimal de la carga animal y el logaritmo decimal de la PPNA (intervalo de confianza, L.I; LS 95%). El punto de corte entre la fase ascendente y descendente en los sistemas ganaderos se obtuvo mediante el uso de la técnica de regresión por tramos. (1): Oosterheld et al. (1992); (2): McNaughton et al. (1989 y 1991); (3): Fritz & Duncan (1994). *El punto de quiebre en el modelo de regresión por tramos correspondió a un valor de 3, 92 en escala logarítmica del eje de PPNA. 23

Tabla 2.4. Estimadores de la pendiente y la constante de los modelos de regresión lineal entre el logaritmo decimal de la producción secundaria neta, PSN y el logaritmo decimal de la PPNA (intervalo de confianza, L.I; LS 95%). El punto de corte entre la fase ascendente y descendente en los sistemas ganaderos, que sólo considero a herbívoros homeotermos, se obtuvo mediante el uso de la técnica de regresión por tramos. (1): McNaughton et al. (1989); (2): McNaughton et al. (1991). *El punto de quiebre en el modelo de regresión por tramos correspondió a un valor de 3, 92 en escala logarítmica del eje de PPNA. 25

Capítulo III. Variación temporal de la carga animal y la producción primaria neta aérea 31

Tabla 3.1. Fuentes de datos sobre variabilidad inter anual de la densidad de herbívoros y la precipitación anual en sistemas naturales y pastoralistas. En todos los casos se estimó la variabilidad a partir del coeficiente de variación..... 38

Tabla 3.2. Peso vivo promedio asignado a las especies estudiadas por Ogutu y Owen-Smith (2005) en el parque nacional Kruger. 38

Tabla 3.3. Peso vivo promedio por categoría (fuente: Mercado de Liniers) asignado a la base de datos de número de cabezas basada en el plan nacional de vacunación de aftosa bovina. 39

Tabla 3.4. Descripción del rango de variación de la PPNA, la carga y la proporción de bosques o montes para el conjunto de departamentos utilizados para el análisis de la relación, en el tiempo, entre la carga y la PPNA. 40

Tabla 3.5. Valores mensuales de radiación fotosintéticamente activa incidente, RFAI, en $Mj.m^{-2}.mes^{-1}$. Los encabezados que contienen los nombres de las provincias indican los

valores de RFAI utilizados en los departamentos de cada una de ellas. Fuente de los datos: base de datos del sistema de seguimiento forrajero (Grigera et al. 2007). 41

Tabla 3.6. Número de departamentos en los que se observó: 1) el mejor de los tres modelos posibles de relación temporal entre la carga y el PPNA, y 2) el número total de casos significativos por modelo. Los modelos posibles contemplaron solo la relación con el PPNA del año en curso Carga: $f(PPNA)$, o con el año anterior Carga: $f(PPNA_{t-1})$, o con ambos momentos Carga: $f(PPNA;PPNA_{t-1})$ 45

Capítulo IV. Variación estacional del índice de cosecha ante cambios de la PPNA y la carga..... 51

Tabla 4.1. Valores de índice de cosecha esperados en cada uno de los tres niveles de carga y momento del año para ambos recursos forrajeros, pastizal y pastura. Nótese que en algunos períodos y niveles de carga el índice de cosecha esperado es mayor al 100%, en esos casos se espera que exista una restricción al consumo individual, es decir que sea menor que el 3% del peso vivo. 56

Tabla 4.2. Modelos de calibración del pasturómetro según el sitio y el momento de medición, pre-pastoreo (Pre) y pos-pastoreo (Pos). Los modelos con fondo en color gris corresponden al modelo del pasturómetro desarrollado por el INTA, los restantes corresponden al modelo de pasturómetro desarrollado por el Ing. Agr. Martín Durante. Las diferencias en los signos de los parámetros de las ecuaciones, entre modelos de pasturómetro, se debieron a la graduación de la escala del pasturómetro. 58

Tabla 4.3. Valores de R^2 ajustado realizados a partir de una exploración exhaustiva de todas las combinaciones posibles de relación entre el índice de cosecha (IC) y el consumo individual (CI), la carga (C) y la biomasa acumulada (BA). En ambos casos se muestran los mejores modelos evaluados por número de variables ordenados en forma decreciente por el valor de R^2 ajustado de los mismos. 62

Capítulo V. Discusión General..... 65

Tabla 5.1. Rango de variación de precipitación, temperatura y porcentaje de especies con síndrome fotosintético C_4 para diferentes gradientes regionales de áreas ganaderas mundiales. (1) Pyankov et al. (2000), (2) Stock et al. (2004), (3) Paruelo & Lauenroth (1996), (4) Murphy & Bowman (2007), (5) Epstein et al. (2002), (6) Perelman et al. (2001). 69

Tabla 5.2. Valores de carga animal estimados a partir de conocer la dinámica de la biomasa acumulada, la PPNA anual y de dos formas de estimar el índice de cosecha, a través de un modelo regional (Golluscio et al. 1998) o de valores estacionales estimados a partir de los modelos desarrollados en el capítulo IV de esta tesis. 75

Bibliografía citada..... 76

Lista de abreviaturas

BA	Biomasa acumulada
C	Carga
C₃	Síndrome fotosintético carbono 3
C₄	Síndrome fotosintético carbono 4
CI	consumo individual
CV	Coefficiente de variación
ea	eficiencia de conversión
IC	Índice de cosecha
IVN	Índice de vegetación normalizado
IRc	proporción de la radiación incidente que es reflejada en el infra-rojo cercano
f_{RFAA}	fracción de la radiación que es absorbida por la vegetación
Log C	Logaritmo decimal de la carga animal
Log PSN	Logaritmo decimal de la producción secundaria neta
PPB	Productividad primaria bruta
PPNA	Productividad primaria neta aérea
PSN	Producción secundaria neta
PV	peso vivo
R	proporción de la radiación incidente que es reflejada en la porción del rojo
RFAI	radiación fotosintéticamente activa incidente

Capítulo I. Introducción general y objetivos de la tesis

1. Introducción general

1.1. Flujo de energía hacia la producción secundaria

En los sistemas ganaderos extensivos, una porción de la energía solar incidente llega a formar la producción secundaria luego de una serie de transformaciones. A nivel mundial, el 80% de la energía requerida por el ganado rumiante para alcanzar el peso vivo de mercado deriva de pastizales y pasturas y solo el 20% restante deriva de cereales (Wheeler et al. 1981; Oltjen & Beckett 1996). A pesar de no contar con una estimación similar, la situación en la Argentina es comparable al contexto mundial. Por lo tanto, el pastoreo directo de estepas, pastizales y pasturas constituye la principal fuente de energía de los sistemas ganaderos argentinos. La producción primaria neta surge de la diferencia entre la productividad primaria bruta, consecuencia directa de la fotosíntesis, y la respiración de la vegetación (Figura 1.1). En los sistemas ganaderos resulta de especial interés conocer la fracción aérea de la producción primaria neta, la producción primaria neta aérea, PPNA. La fracción consumida de la PPNA no es totalmente asimilada por los animales: una proporción no es digerida y otra no es metabolizada (Figura 1.1). A su vez, del total de energía asimilada una fracción es respirada (Figura 1.1). El flujo neto de energía de los consumidores primarios disponible para los demás niveles tróficos es la producción secundaria neta, PSN (Figura 1.1), la cual representa la ganancia de carbono por parte de los herbívoros. El flujo PSN sigue algunos caminos que desde el punto de vista pecuario pueden verse como pérdidas no deseadas de energía: la muerte de individuos por diversas causas, incluidas la mortalidad natural por senectud, prácticamente inexistente en un establecimiento ganadero, o enfermedad, minimizadas activamente, y la depredación (Figura 1.1). En sistemas ganaderos la producción secundaria neta descontando estas pérdidas representa la producción de bienes, por ejemplo, leche, carne y lana, aquí llamada producción pecuaria (Figura 1.1).

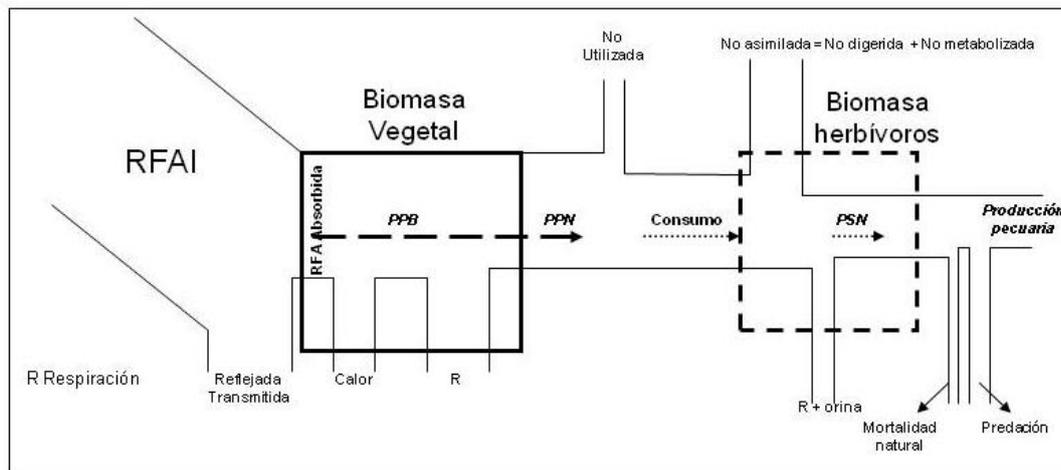


Figura 1.1. Modelo conceptual del flujo de energía en un sistema ganadero extensivo. RFAI: radiación fotosintéticamente activa incidente, PPB: productividad primaria bruta, PPN: productividad primaria neta, PSN: productividad secundaria neta. Las cajas representan variables de estado, el tamaño de la biomasa vegetal o animal en un momento determinado. Las flechas representan variables de flujo, medidas de la transferencia de energía entre niveles tróficos. Adaptado de Odum (1971), Sala & Austin 2000, Owen-Smith (2002) y Golluscio 2009.

En cualquier sistema ganadero pueden existir dos tipos de modificaciones relacionadas con la PPNA. En primer lugar, pueden existir modificaciones del tapiz vegetal con el fin de incrementar el valor anual de PPNA, pero en mayor medida de incrementar la porción de esta que puede ser consumida. Por ejemplo, el reemplazo de áreas de pastizales por pasturas puede no incrementar el valor anual de la PPNA, pero sí modificar la calidad de la vegetación (Rodríguez & Jacobo 2010) o su estacionalidad (Guerschman & Paruelo 2005). En segundo lugar, pueden existir ingresos adicionales de energía, comúnmente llamados suplementos, destinados a disminuir el déficit de forraje. En términos del flujo de energía, los suplementos representan principalmente un aumento de la energía disponible para los herbívoros semejante a un aumento de PPNA. El caso extremo de este tipo de subsidio son los sistemas confinados (comúnmente llamados “feedlots”), donde los animales se mantienen durante un período de su vida encerrados y se les otorga una dieta a base de granos de cereales a voluntad. Estos sistemas representan un total desacople entre la PPNA y la producción secundaria neta. Sin embargo, entre los extremos de este gradiente, “feedlot” y sistema extensivo, existen niveles intermedios de aportes externos de energía que representan niveles intermedios de desacople entre ambos flujos, PPNA y producción secundaria neta. En la presente tesis se estudiaron sistemas donde el nivel de aporte externo es muy reducido, y solo se realizan modificaciones del tapiz vegetal. En este tipo de sistemas productivos los bienes que se obtienen son las crías generadas durante un ciclo productivo (estos sistemas son comúnmente llamados de “cría”) tanto de bovinos, para los sistemas ubicados al norte del río Colorado, como de ovinos, en los sistemas en las estepas de la Patagonia. En estos últimos además de las crías, se obtiene lana.

1.2. Controles de la producción secundaria neta

La producción secundaria neta suele ser vista como el producto entre la carga y la producción individual (Ec. 1).

$$PSN = \text{Carga} \times \text{Producción individual} \quad (\text{Ec. 1})$$

Donde PSN, como se mencionó anteriormente, representa la ganancia neta de materia acumulada en biomasa animal y se expresa en $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$. La carga representa el número de individuos presentes por unidad de superficie expresado en $\text{individuos} \cdot \text{ha}^{-1}$. También se puede expresar en kilogramos de peso vivo $\cdot \text{ha}^{-1}$. En ese caso, la carga surge de multiplicar el peso promedio individual por el promedio del número de individuos y se divide por la superficie ganadera. La producción individual representa la ganancia neta de materia por individuo y se expresa en $\text{kg} \cdot \text{individuo}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$.

Sin embargo, en términos ecosistémicos, como está esquematizado en la Figura 1.1, la producción secundaria neta puede ser vista como el resultado de una transformación de la PPNA:

$$PSN = PPNA \times \text{Ef. trófica} \quad (\text{Ec. 2})$$

Donde PSN representa la producción secundaria neta, en $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ (aquí la energía de la producción secundaria es la que se encuentra contenida en cada kilogramo de carne, leche o lana generado durante el período de interés), PPNA es la producción primaria neta aérea, en $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$, y Ef. Trófica es la eficiencia general con la que se

transfiere la energía entre dos niveles tróficos sucesivos, en este caso kJ de producción secundaria por cada kJ de PPNA. A su vez la eficiencia trófica puede descomponerse en dos componentes (Ec. 3)

$$\text{Ef. Trófica} = \text{IC} \times \text{Ef. producción} \quad (\text{Ec. 3})$$

Donde IC es el índice de cosecha y representa la proporción de la PPNA que es consumida por los herbívoros, en kJ.kJ^{-1} , y Ef. producción es la eficiencia de producción o la proporción de la energía consumida que es transformada en producción secundaria neta, también en kJ.kJ^{-1} . Por lo tanto, reemplazando Ef. Trófica en la Ec. 2 por sus dos componentes (Ec. 3) la producción secundaria neta puede estimarse como (Ec. 4)

$$\text{PSN} = \text{PPNA} \times \text{IC} \times \text{Ef. producción} \quad (\text{Ec. 4})$$

Bajo esta visión ecosistémica, para entender los controles de la producción secundaria neta es necesario conocer los controles de la PPNA, del índice de cosecha y de la eficiencia de producción (Ec. 4). Las variaciones del primer componente de la ecuación 4 (PPNA) de pastizales y estepas están fuertemente asociadas con la disponibilidad de agua. En sistemas en equilibrio, la precipitación suele ser aceptada como un buen estimador de la disponibilidad de agua (Rosenzweig 1968, Noy-Meir 1973, Walter 1977, Sala et al. 1988, Paruelo et al. 1999). Entre sitios a escala regional, la PPNA media aumenta con la precipitación media anual (Walter 1977, Sala et al. 1988, Del Grosso et al. 2008), un patrón conocido como *modelo espacial* (Lauenroth & Sala 1992). La PPNA de varios años en un mismo sitio también aumenta con la precipitación anual, aunque con una pendiente diferente a la del modelo espacial, un patrón conocido como *modelo temporal* (Lauenroth & Sala 1992). La pendiente de la relación temporal entre la PPNA y la precipitación anual, la respuesta de la PPNA a la precipitación (Verón et al. 2005), varía entre sitios en un gradiente de precipitación media anual (Paruelo et al. 1999, Huxman et al. 2004). En los puntos extremos del gradiente de precipitación media anual, la respuesta a la precipitación es baja y menor que la respuesta espacial, mientras que en valores intermedios es alta y mayor a la respuesta espacial (Paruelo et al. 1999). La respuesta de la PPNA también depende de la precipitación anual de años anteriores (Oesterheld et al. 2001), es decir depende de la "memoria" del sistema (Wiegand et al. 2004, Yahdjian & Sala 2006). La PPNA anual de una estepa de los Estados Unidos fue mayor si era precedida por años húmedos y menor si era precedida por años secos (Oesterheld et al. 2001).

El segundo componente de la producción secundaria neta, el índice de cosecha (ecuación 4), presenta un patrón de variación poco claro. Por ejemplo, en sistemas ganaderos el índice de cosecha aumenta, en el espacio, a través de un gradiente regional de PPNA. Este aumento es muy fuerte dentro de valores bajos de PPNA y se hace más suave cuando la PPNA es alta (derivado por Golluscio et al. 1998 a partir de Oesterheld et al. 1992). En los sistemas naturales no existe un patrón consistente. McNaughton et al. (1989) observaron una relación positiva entre el índice de cosecha y la PPNA, a nivel global y con herbívoros homeo y poiquilotermos, y Oesterheld et al. (1999) observaron un patrón similar al de Golluscio et al. (1998), en sistemas naturales dominados por herbívoros homeotermos. Por su parte Cebrian & Lartigue (2004) no observaron una relación entre el índice de cosecha y la PPNA. En cambio sí observaron una relación positiva entre el índice de cosecha y la calidad de la vegetación (Cebrian & Lartigue 2004). A medida que aumenta el porcentaje de fósforo en la vegetación el índice de cosecha aumenta de manera más que proporcional (Cebrian & Lartigue 2004). Es probable que la falta de consistencia entre los patrones descriptos se asocie a diferencias no solo en la calidad de la porción foliar, sino

también en la proporción de la PPNA que se encuentra en especies leñosas. A su vez, existen ejemplos en los cuales aumentos de la PPNA no se ven acompañados por aumentos de la calidad foliar (Pérez-Harguindeguy et al. 2007), lo cual explicaría las diferencias en los patrones observados por McNaughton et al. (1989), Gollusico et al. (1998) y Oesterheld et al. (1999) versus los observados por Cebrian & Lartigue (2004).

En relación al tercer y último componente de la producción secundaria neta (ecuación 4), la eficiencia de producción, Chapin et al. (2002) describieron algunos aspectos de su variación por medio de dos subcomponentes. El primer subcomponente representa la proporción del consumo que es digerido, es decir el consumo que no se pierde por heces o por metano (las bacterias del rumen generan metano que es eliminado como gas por los rumiantes). Esta eficiencia es relativamente alta y depende del forraje y del tipo de herbívoro. Por ejemplo, aquellas especies que consumen semillas son más eficientes que aquellas que consumen hojas, y estas son más eficientes que las que consumen madera (Chapin et al. 2002). En particular, este subcomponente en herbívoros rumiantes puede alcanzar valores de hasta el 70% del consumo (Craine et al. 2010), que es superior al que pueden lograr herbívoros no rumiantes (Chapin et al. 2002). El segundo subcomponente descrito por Chapin et al. (2002) representa la proporción de lo digerido que se transforma en producción secundaria, es decir lo digerido que no se pierde por respiración y orina (Figura 1). En el caso de Chapin et al. (2002) las pérdidas asociadas a la proporción no metabolizada se incluyen en el flujo de respiración y no en el flujo de energía no asimilada respecto del modelo esquematizado en la Figura 1.1. Las variaciones de eficiencia a nivel de este segundo subcomponente están fuertemente determinadas por el tipo de consumidor. Los homeotermos alcanzan valores de entre 1% y 3% y los poiquilotermos entre 10% y 50% (Chapin et al. 2002). Estas diferencias se deben al costo respiratorio de mantener constante la temperatura corporal. A su vez, entre los homeotermos este segundo subcomponente de la eficiencia aumenta con el tamaño corporal ya que los herbívoros de mayor tamaño poseen una menor relación superficie:volumen y, por lo tanto pierden menos fácilmente el calor. También depende de la edad: la eficiencia disminuye con la edad debido a cambios en los destinos de energía de crecimiento a reproducción (Chapin et al. 2002).

Es esperable que la eficiencia de producción como un todo varíe entre 0,5% y 1,5% en sistemas ganaderos manejados por humanos. Esto es así, porque dichos sistemas están dominados por herbívoros rumiantes, por ende homeotermos. En cambio en los sistemas naturales esta variación será mayor ya que coexisten sistemas dominados por herbívoros no rumiantes, tanto homeotermos como poiquilotermos. Un factor no considerado por Chapin et al. (2002) es el tipo de componentes que hacen a la producción secundaria. Por ejemplo, el contenido energético de un kilogramo de lana no es el mismo que el de un kilogramo de carne o leche. En los sistemas naturales, este tipo de diferencias pueden ser poco relevantes, frente a por ejemplo, cambios de sistemas dominados por poiquilotermos a homeotermos, pero en los sistemas ganaderos cobra una mayor importancia.

1.3. Planteo del problema

Para variaciones entre sitios (espaciales) a escala regional, existen ejemplos que relacionan la producción secundaria neta o alguno de sus componentes, por ejemplo la densidad de individuos, y la PPNA, ya sea en sistemas naturales (Coe et al. 1976, East 1984, McNaughton et al. 1989 y 1991, Fritz & Duncan 1993 y 1994) o ganaderos (Oesterheld et al. 1992, Yu et al. 2004). A su vez, dentro de los sistemas naturales, a través de modelos de regresión entre la producción secundaria y la PPNA, se ha

demostrado que a igual nivel de PPNA los sistemas dominados por herbívoros invertebrados, poiquiloterms, tienen un nivel de producción secundaria neta más alto que aquellos sistemas dominados por herbívoros vertebrados, homeoterms (McNaughton et al. 1991). Sin embargo, la naturaleza correlativa de este tipo de estudios no permite examinar la causalidad de este patrón. Más recientemente, se ha relacionado la carga animal a escala regional (Oesterheld et al. 1998, Pettorelli et al. 2009) con información satelital, utilizada como un estimador de la PPNA. Asimismo se usó la misma información para analizar parámetros demográficos dentro de determinadas regiones áridas (Hall & Paruelo 2006, Texeira & Paruelo 2006) y sub-húmedas (Posse & Cingolani 2000 y 2004). Sin embargo, en los sistemas ganaderos no se ha descrito la relación entre la producción secundaria y la PPNA regionalmente. Tampoco se conoce si la producción secundaria presenta un valor diferente en los sistemas ganaderos respecto de los sistemas naturales a igual valor de PPNA. Se sabe que a una PPNA dada la carga animal es diez veces mayor en los sistemas ganaderos que en los naturales a nivel mundial (Oesterheld et al. 1992) y similar a la de sistemas naturales dominados por grandes herbívoros de África, en particular de sistemas con alta fertilidad edáfica natural (Fritz & Duncan 1994), pero no se ha cuantificado la diferencia en términos de producción secundaria.

Para analizar los posibles patrones de relación entre la producción secundaria y la PPNA es necesario evaluar las variaciones del índice de cosecha y la eficiencia de producción. Por ejemplo, a igualdad de PPNA, cambios en la proporción de herbáceas con diferentes mecanismos fotosintéticos, C_3 y C_4 , o cambios en la proporción de especies leñosas, se relacionan con cambios en la calidad del material vegetal producido. En el primer caso, debido a la mayor relación carbono estructural (fibra) / contenido celular de las plantas C_4 (Pearson 1987), una mayor proporción de especies C_4 en el material vegetal disponible para los herbívoros tiene como consecuencia un menor consumo (Reid et al. 1990). A su vez, una alta proporción de especies C_4 también puede significar una limitante estacional al consumo. Por ejemplo, en sistemas subtropicales, al no contar con especies C_3 , podría verse comprometido el consumo por una muy baja producción estacional que limitaría la carga alcanzable. En el segundo caso, es esperable que a una mayor proporción de especies leñosas, sea menor la proporción consumible de la PPNA. En un gradiente regional, con similar PPNA total anual, por ejemplo el observado desde los pastizales de la Pampa Inundable a los del noreste argentino, es esperable que exista una disminución en el consumo a medida que aumenta la proporción de especies C_4 , por la menor calidad de estas y por la limitante estacional que puede significar la falta de especies C_3 . Dicha disminución en el consumo se reflejaría en una disminución de la producción secundaria.

Tampoco se ha descrito cómo varía la eficiencia de producción a través de un gradiente regional de PPNA. Para los sistemas ganaderos, el gradiente regional desde las estepas patagónicas hasta el noreste argentino presenta pocos cambios respecto de los factores mencionados por Chapin et al. (2002). El tipo de herbívoro no cambia, rumiantes homeoterms, pero sí lo hace el tipo de producto, algo que no fue considerado por Chapin et al. (2002). Los sistemas ganaderos de más baja PPNA presentan una mayor proporción de herbívoros más pequeños, en particular ovejas. A medida que aumenta la PPNA la proporción de estos herbívoros disminuye y aumenta la de bovinos (Oesterheld et al. 1992). Por lo tanto, en los sistemas ganaderos las posibles variaciones en la eficiencia de producción se asociarán a cambios en el tipo de producto que se maximiza, lana o carne, y al tamaño de los herbívoros. En cambio, en los sistemas naturales cobrarán más importancia los factores descritos por Chapin et al. (2002) el tipo de herbívoro, rumiante o no rumiante, y si son homeoterms o poiquiloterms.

Desde el punto de vista demográfico (ec 1) las variaciones en la producción secundaria neta debieran estar fuertemente asociadas a las variaciones en la carga (Cingolani et al. 2008). Esto significa que las variaciones en la producción individual son mínimas o inexistentes. Sin embargo es necesario resaltar al menos tres aspectos que sugieren que existen cambios en la producción secundaria que no están asociados sólo a la carga, y por ende pueden estar dados por cambios en la producción individual, o desde el punto de vista ecosistémico por cambios en la eficiencia de producción (ec 4). En primer lugar, desde el punto de vista demográfico (ec 1), la producción individual no presenta un patrón único de variación ante cambios en la carga (Hart 1993). En una revisión de estudios sobre la relación demográfica entre producción secundaria, individual y carga (ec 1) para sistemas ganaderos, Hart (1993) describió al menos cinco formas diferentes de variación de la producción individual ante cambios en la carga animal. Esto sugiere que la producción individual no es constante a lo largo de gradientes de carga.

En segundo lugar, desde el punto de vista ecosistémico, en sistemas naturales la relación entre la carga y la PPNA presenta un patrón de crecimiento exponencial, mientras que la relación entre la producción secundaria neta y la PPNA presenta un patrón lineal (McNaughton et al. 1989). Esto significa que existen pérdidas en la transferencia de energía entre ambos niveles tróficos que no están asociadas al nivel de carga y, por lo tanto, no son enteramente atribuibles a variaciones del índice de cosecha. En tercer lugar, y asociado a este último patrón, se desprende que la relación entre la producción secundaria y la carga, un estimador de la producción individual, disminuye a lo largo de un gradiente de PPNA en los sistemas naturales.

Hasta el momento, no se sabe si el patrón esperado en sistemas ganaderos es similar al observado en sistemas naturales. En este punto se pueden enumerar una serie de interrogantes. Si la relación producción secundaria / carga de los sistemas ganaderos fuera igual a la de los naturales, la producción secundaria variará en forma proporcional con la PPNA. Pero, por poseer un nivel de carga más alto, la producción secundaria será mayor en los sistemas ganaderos respecto de los naturales a igual nivel de PPNA. Por otro lado, es esperable que la mejora genética, los cuidados sanitarios, y el objetivo de maximizar la producción secundaria hayan aumentado la producción individual. En relación a este punto, desde el punto de vista ecosistémico, no se conocen los valores de eficiencia de producción tanto para sistemas naturales como ganaderos. Como se mencionó anteriormente, la eficiencia de producción está íntimamente ligada a la producción individual (ec 1, 2, 3 y 4). Por lo tanto, existen diferencias entre los patrones observados en sistemas naturales respecto de los sistemas ganaderos que implicarían diferencias en la eficiencia de producción y, por ende, diferencias en la producción individual.

Para comparaciones a lo largo del tiempo en un mismo sitio, existen evidencias de relaciones entre alguno de los determinantes demográficos de la producción secundaria neta, carga o producción individual, y variables climáticas y/o de disponibilidad de recursos (Coughenor & Singer 1996, Mduma et al. 1999, Fynn & O'Connor 2000, Mysteroud et al. 2001, Owen-Smith & Mills 2006, Stige et al. 2006, Angassa & Oba 2007, Georgiadis et al. 2007). Estas evidencias fueron establecidas a diferentes escalas espaciales y resoluciones temporales y bajo diferentes niveles de intervención humana, desde poblaciones de herbívoros silvestres libres (Mduma et al. 1999, Owen-Smith & Mills 2006) a poblaciones de herbívoros silvestres que se mantienen confinadas o se les brinda suplementación durante los meses climáticamente rigurosos (Coughenor & Singer 1996, Mysteroud et al. 2001) hasta sistemas ganaderos extensivos (Fynn & O'Connor 2000, Stige et al. 2006, Angassa &

Oba 2007, Georgiadis et al. 2007, Dunn et al. 2010). En la mayoría de estos estudios la variable dependiente es la dinámica de la carga de la población de ungulados.

En forma análoga a los patrones temporales entre la PPNA y la precipitación, en sistemas de producción extensivos con precipitación media anual de 500 mm se observó una relación positiva entre la producción secundaria o la carga y la lluvia (Fynn & O'Connor 2000, Angassa & Oba 2007). A su vez, en uno de los casos la lluvia explicó una mayor proporción de la variación entre años de la producción secundaria que la biomasa de pastos, y la relación entre la producción secundaria y la lluvia fue no lineal (Fynn & O'Connor 2000).

Uno de los mecanismos que posiblemente regula las variaciones entre años de la carga y, por lo tanto, de la producción secundaria es la disponibilidad de forraje de la estación del año más limitante, y el índice de cosecha en esa estación. En algunos sistemas ganaderos, como las estepas de la Patagonia, se busca disminuir esta limitante a través de suplementos nitrogenados a los animales para así aumentar el consumo de forraje de baja calidad e incrementar la producción de corderos, por un aumento en el índice de cosecha del momento más limitante (Golluscio et al. 1998a). En pastizales templados, el aumento del índice de cosecha del verano a través de altas cargas instantáneas adelanta la germinación de gramíneas invernales exóticas de alta calidad debido a cambios en la calidad de luz (Rodríguez et al. 1998). Este cambio en la calidad del forraje de invierno permite aumentar la carga promedio (Jacobo et al. 2000) y por ende el índice de cosecha. A pesar de estos ejemplos de prácticas concretas se desconoce la variación estacional del índice cosecha. Por ejemplo, en el uso de modelos para la planificación ganadera, se tiene en cuenta el índice de cosecha (Díaz-Solís et al. 2009). Sin embargo, no está claro cuáles son los factores que pueden regular sus posibles variaciones.

A pesar de estos ejemplos, es posible enumerar al menos cuatro grandes vacíos de conocimiento que se abordan en esta tesis. En primer lugar, para variaciones entre sitios, no se ha descrito el impacto humano, en este caso a través de la ganadería, sobre el flujo de la PPNA a la producción secundaria neta. La ganadería puede tener múltiples efectos sobre esta transferencia: por ejemplo, un aumento de carga puede ir acompañado por un aumento de la producción secundaria. Sin embargo, en otros casos un aumento de carga puede producir cambios en la frecuencia e intensidad de disturbios como el fuego, conduciendo nuevamente a cambios en la PPNA y por ende en la transferencia trófica (Cingolani et al. 2008). En particular, en los sistemas ganaderos no se ha descrito la relación entre la producción secundaria y la PPNA regionalmente. Tampoco se sabe qué componentes de la eficiencia trófica han modificado los humanos.

En segundo lugar, para variaciones en un sitio a través del tiempo, tanto para sistemas ganaderos como naturales, se desconoce si la variabilidad de la producción secundaria o de la carga se asocia a la variabilidad inter anual de los recursos, ya sea la PPNA o su principal control abiótico, la precipitación. Tampoco existen evidencias del impacto humano sobre cambios en la magnitud de la variabilidad inter anual de la producción secundaria, o de su principal determinante, la carga.

En tercer lugar, se ha descrito una relación positiva entre la producción secundaria de corderos, y un estimador de la PPNA, el IVN, en un mismo sitio a través del tiempo (Posse & Cingolani 2000 y 2004). Sin embargo, no se sabe si la relación entre la producción secundaria o la carga y la PPNA en un mismo sitio a través del tiempo difiere a lo largo de un gradiente regional de PPNA. En este sentido, tampoco se conoce si se relaciona la producción secundaria o la carga animal con la PPNA de

períodos anteriores, y si así sucede, si estos períodos cambian a través de un gradiente de PPNA. Describir este tipo de patrones permitiría conocer la capacidad de respuesta de los sistemas productivos ubicados en diferentes eco-regiones.

En cuarto lugar, a escala de paisaje y dentro de un mismo año, es decir entre estaciones, no existen evidencias de los controles de la producción secundaria. A esta escala espacial, la precipitación media anual no cambia. Por lo tanto las variaciones espaciales de la PPNA se asocian a la disponibilidad de agua, que resulta de la topografía, la textura del suelo, la profundidad efectiva, los disturbios y la variación estacional de la lluvia (Chapin et al. 2002). En los sistemas ganaderos, a diferencia de los naturales, la frecuencia e intensidad de gran parte de los disturbios son prescritas mediante las llamadas prácticas de manejo. En sistemas de pastoreo es limitado el conocimiento sobre la respuesta productiva a las prácticas de manejo y de los mecanismos asociados (Olson 2005). A escala de paisaje, y a igualdad de PPNA y tipo de animal, el principal control de la producción secundaria estaría asociado desde un punto de vista demográfico a la carga, y desde la visión ecosistémica al índice de cosecha. Sin embargo, no se cuenta con una descripción detallada de cómo varía estacionalmente dicho índice. Es esperable que la dinámica estacional del índice de cosecha sea inversa a la de la PPNA. Este patrón se asocia a que entre estaciones la PPNA varía en una proporción mucho mayor que lo que lo hace el consumo, ya que esta variable está determinada por la carga animal, y esta última es poco variable en el año. Finalmente, se desconoce cuáles son los valores alcanzables en el índice de cosecha entre niveles contrastantes de carga y tipo de comunidad vegetal.

1.4 Objetivos de la tesis

Capítulo II: Variación espacial de la producción secundaria, la carga animal y la producción primaria neta aérea a escala regional.

Este capítulo responde los aspectos relacionados con el primer vacío de conocimiento. El objetivo general de este capítulo es cuantificar a escala regional el impacto humano sobre la carga animal y la producción secundaria a lo largo de un gradiente de PPNA. En particular, los objetivos son:

- 1) Evaluar si la relación espacial entre la carga animal y la PPNA de sistemas ganaderos es sensible a la escala de observación y comparar dicha relación con la de sistemas naturales.
- 2) Comparar la relación espacial entre la producción secundaria neta y la PPNA de sistemas ganaderos y naturales.
- 3) Determinar si las eventuales diferencias de producción secundaria neta entre sistemas ganaderos y naturales están asociadas a cambios del índice de cosecha y/o de la eficiencia de producción.

Capítulo III: Variación temporal de la carga animal y la producción primaria neta aérea

Este capítulo responde los aspectos relacionados con el segundo y tercer vacío de conocimiento. Los objetivos generales de este capítulo son: (1) cuantificar el impacto humano sobre la variabilidad interanual de la carga animal, determinante de la producción secundaria, y (2) cuantificar la relación temporal entre la carga animal y la PPNA, a lo largo de un gradiente de recursos. Los objetivos específicos son:

- 1) Relacionar los coeficientes de variación inter anual de la carga animal y de la precipitación anual para sistemas ganaderos, a nivel de grupo de establecimientos, y naturales, inclusive aquellos con alta diversidad de herbívoros. Relacionar los coeficientes de variación inter anual de la carga animal y de la PPNA para sistemas ganaderos, a nivel regional.
- 2) Comparar las relaciones regionales y temporales entre la carga animal y la PPNA estimada a partir de información satelital, en sistemas ganaderos.
- 3) Describir si un eventual retraso de la respuesta de la carga animal a cambios de la PPNA está asociado a la disponibilidad promedio de recursos, en sistemas ganaderos.

Capítulo IV: Variación estacional del índice de cosecha ante cambios de la PPNA y la carga

Este capítulo responde los aspectos relacionados con el cuarto vacío de conocimiento.

- 1) Cuantificar las variaciones estacionales del índice de cosecha ante cambios del tipo de comunidad vegetal, la PPNA y la carga.

Capítulo II. Variación espacial de la producción secundaria, la carga animal y la producción primaria neta aérea a escala regional

2.1. Introducción

Los humanos hemos modificado la estructura del paisaje y los procesos biogeoquímicos a niveles comparables con los efectos biogeológicos (Vitousek et al. 1986). Por lo tanto, resulta crítico cuantificar este impacto sobre diversos procesos ecosistémicos. Este capítulo centra el análisis en uno de tales impactos, la ganadería, sobre el flujo de energía, desde la PPNA a la producción secundaria neta y su relación con la carga animal. Poder describir estas variaciones permitiría cuantificar qué componente o componentes de la transferencia de la energía desde los productores primarios a los consumidores primarios han sido más modificados por los humanos a través de la ganadería. A su vez, contar con estas estimaciones a lo largo de un gradiente regional de PPNA permitiría saber si la importancia relativa de los componentes de la transferencia de energía varía en el espacio. Desde el punto de vista agronómico contar con este tipo de descripciones permitiría dirigir esfuerzos tendientes a incrementar el flujo de producción secundaria a igual nivel de PPNA.

Este capítulo se centrará en las relaciones entre la producción secundaria neta o la carga animal y la PPNA considerando diferencias entre sitios, es decir en el espacio. En cambio, las relaciones en un mismo sitio a través del tiempo serán el foco del siguiente capítulo.

La variación espacial de la carga animal a escala regional ha sido estudiada con cierto detalle en sistemas naturales y ganaderos. En sistemas naturales, a lo largo de amplios gradientes de recursos, la carga (Coe 1976; East 1984; McNaughton et al. 1989; Fritz & Duncan 1994; Frank et al. 1998), y consecuentemente la tasa de herbivoría o consumo (McNaughton et al. 1989; Cebrian 1999, Oesterheld et al. 1999) se relacionan en forma positiva con la PPNA. En sistemas ganaderos, la carga animal de departamentos provinciales también se relaciona en forma positiva con la PPNA a lo largo de un gradiente regional del sur de Sudamérica (Oesterheld et al. 1992). Dentro de estas relaciones se destacan dos aspectos. En primer lugar, tanto en los sistemas naturales como en los ganaderos, el aumento de la carga en función de la PPNA no es lineal sino que es más que proporcional (McNaughton et al. 1989; Oesterheld et al. 1992). En segundo lugar, la carga animal de sistemas ganaderos es 10 veces mayor que la de sistemas naturales a igualdad de PPNA (Oesterheld et al. 1992). Sin embargo, existen sitios de sistemas naturales que pueden sostener cargas similares a los sistemas ganaderos (Fritz & Duncan 1994). Por ejemplo, existen sitios de África dominados por grandes herbívoros en suelos de alta fertilidad natural, en los que la carga animal es tan alta como la de los sistemas ganaderos del sur de Sudamérica (Fritz & Duncan 1994). Desde el punto de vista ecosistémico conocer la relación entre la carga animal y la PPNA es un insumo para, por ejemplo, poder saber la proporción de la PPNA consumida por los herbívoros, es decir conocer el índice de cosecha.

La producción secundaria de los sistemas naturales también se relaciona con la PPNA a lo largo de gradientes regionales, pero la forma de tal relación es lineal (McNaughton et al. 1989). A su vez, dentro de los sistemas naturales, existen fuertes diferencias entre sistemas dominados por herbívoros homeotermos y los dominados por herbívoros poiquilotermos (McNaughton et al. 1991). A igual nivel de PPNA, los sistemas dominados por herbívoros poiquilotermos tienen mayor producción secundaria neta que los dominados por herbívoros homeotermos (McNaughton et al. 1991). Sorprendentemente, no se conoce cómo varía la producción secundaria neta de sistemas ganaderos a lo largo de gradientes regionales de recursos. Por lo tanto, no se sabe si dicho flujo es proporcional a la mayor carga animal de los sistemas ganaderos y si su incremento es también lineal como en sistemas naturales

(McNaughton et al. 1989). Dado que la carga animal es más alta en sistemas ganaderos que en los naturales es esperable que la producción secundaria neta también sea más alta. Sin embargo, existen al menos dos factores desconocidos. En primer lugar, se ha propuesto que en los sistemas ganaderos la carga animal sería el principal determinante de la producción secundaria (Mott 1960, Noy-Meir 1973, Cingolani et al. 2008). Sin embargo, como se mencionó anteriormente, en sistemas naturales la relación entre la carga y la PPNA presenta un patrón de crecimiento exponencial, mientras que la producción secundaria neta presenta un patrón de crecimiento lineal con la PPNA. Por lo tanto, como se mencionó en la introducción de esta tesis, el flujo de PPNA a producción secundaria neta presenta pérdidas (ver ecuaciones 2 a 4 del capítulo I) que pueden determinar que el impacto humano sobre la producción secundaria neta no sea fácilmente predecible. Estas pérdidas pueden ser analizadas desde el punto de vista de las eficiencias parciales del flujo de energía, lo cual se realiza a continuación.

Para entender el impacto humano sobre la producción secundaria neta a escala regional, es necesario comparar cuantitativamente los componentes de la eficiencia trófica, el índice de cosecha y la eficiencia de producción de sistemas naturales y ganaderos a lo largo de un gradiente regional de PPNA. En pastizales y estepas, la PPNA y su calidad forrajera interactúan de manera compleja a lo largo de ese tipo de gradientes y, por lo tanto, afecta las eficiencias anteriormente mencionadas. Por lo tanto, es necesario tener en cuenta dos factores, y su interacción: la co-variación entre la precipitación y la temperatura y el efecto humano sobre las eficiencias.

El primer factor, que se relaciona con efectos propios del ambiente, es la co-variación positiva entre la precipitación media anual y la temperatura media anual en sistemas de estepas y pastizales en general (Lauenroth 1979) y en los de Sudamérica en particular (Soriano 1983, 1992, McNaughton et al. 1993). Por ejemplo, en este capítulo se puede observar una co-variación positiva entre la precipitación y la temperatura a lo largo del gradiente estudiado, las estepas patagónicas, los pastizales psamófilos de San Luis y La Pampa, la Pampa Inundable y los pastizales y sabanas de Corrientes. Como consecuencia de esta correlación, es esperable que la calidad de la PPNA varíe a lo largo de este gradiente por dos vías. La primera está asociada con la adaptación de las especies vegetales a ambientes áridos (Chapin et al. 2002). En sistemas áridos las plantas están adaptadas a tolerar el estrés hídrico y, como consecuencia, poseen estructuras poco aprovechables por los herbívoros. Por ejemplo, la relación lignina/nitrógeno del tejido foliar aumenta desde ecosistemas húmedos a secos (Aerts 1997) como así también la proporción de especies leñosas (Epstein et al. 2002). Por lo tanto los sitios más secos son menos productivos y de menor calidad. La segunda vía está asociada a cambios en la proporción de especies C_3 y C_4 (Soriano 1992, Paruelo & Lauenroth 1996, Epstein et al. 2002). A medida que aumenta la temperatura media anual, aumenta la proporción de especies C_4 (Soriano 1992, Paruelo & Lauenroth 1996, Epstein et al. 2002), las cuales tienen mayor relación carbohidratos/proteína que las C_3 (Pearson 1987) y, por lo tanto, menor calidad. A su vez, una mayor proporción de especies C_4 , tendría un efecto en la estacionalidad de la PPNA. Sintetizando estas dos tendencias, es esperable que la calidad de la PPNA sea menor en ambos extremos del gradiente regional de precipitación (280 a 1600 mm) y temperatura (7°C a 22°C) y reduzca tanto el índice de cosecha como la eficiencia de producción. En el extremo más árido por la presencia de especies adaptadas a la sequía y mayor presencia de especies leñosas, y en el extremo más húmedo y cálido por una alta proporción de especies con síndrome C_4 .

El segundo factor se relaciona con los efectos de los humanos sobre las eficiencias anteriormente mencionadas (Ec. 3). En sistemas naturales, como se mencionó

anteriormente, la producción secundaria neta aumenta de manera proporcional con la PPNA (McNaughton et al. 1989). Probablemente, este patrón esté asociado a cambios en los tipos funcionales de herbívoros, heterotermos vs homeotermos, y entre estos últimos no rumiantes y rumiantes (McNaughton et al. 1991). En los sistemas ganaderos, donde este patrón es desconocido, existen dos fuerzas en conflicto. Por un lado, los cambios de tipos funcionales de herbívoros son mínimos. Por otro lado, los efectos de los humanos pueden haber compensado la baja diversidad de herbívoros removiendo factores limitantes y aumentando la eficiencia trófica entre ambos flujos. Por ejemplo, la incorporación de aguadas artificiales, la separación discreta de ambientes por alambres, y el uso prescripto del fuego seguramente tuvieron un impacto sobre el índice de cosecha. A su vez, los cuidados sanitarios probablemente disminuyeron la respiración y, por lo tanto, aumentaron la eficiencia de producción. Finalmente, dentro de los sistemas ganaderos cambia el tipo de producto apropiado por los humanos. Por ejemplo, a lo largo del gradiente estudiado por Oesterheld et al. (1992), la proporción de ovejas disminuyó con el aumento de la PPNA. Por lo tanto, el tipo de producto determinante de la producción secundaria neta también lo hizo, desde lana a carne.

2.1.1. Objetivos

El objetivo general de este capítulo es cuantificar el impacto humano sobre la carga animal y la producción secundaria a lo largo de un gradiente regional de PPNA. En particular, los objetivos son:

- 1) Evaluar si la relación espacial entre la carga animal y la PPNA de sistemas ganaderos es sensible a la escala de observación y comparar dicha relación con la de sistemas naturales.
- 2) Comparar la relación espacial entre la producción secundaria neta y la PPNA de sistemas ganaderos y naturales.
- 3) Determinar si las eventuales diferencias de producción secundaria neta entre sistemas ganaderos y naturales están asociadas a cambios del índice de cosecha y/o de la eficiencia de producción.

2.2. Metodología

2.2.1 Fuente de datos

Para comparar los patrones de carga animal, producción secundaria neta y PPNA entre sistemas naturales y ganaderos se utilizaron cuatro fuentes de información (Tabla 2.1). Dos de ellas correspondieron a sistemas naturales: McNaughton et al. (1989 y 1991) y Fritz & Duncan (1994). Los datos de McNaughton et al. (1989 y 1991) aportaron valores de carga animal, producción secundaria neta y PPNA de sistemas naturales a nivel global (Tabla 2.1). Además, los datos de Fritz & Duncan (1994) aportaron valores de carga animal para sistemas dominados por grandes herbívoros de África de ambientes de alta fertilidad natural (Tabla 2.1). Estos últimos serán llamados de ahora en más sistemas naturales de alta fertilidad. La tercera fuente de datos (Oosterheld et al. 1992), correspondió a sistemas ganaderos a escala de censos departamentales en Argentina y Uruguay, y aportó valores de carga animal y PPNA (Tabla 2.1). Finalmente, la cuarta y última fuente de datos, también para sistemas ganaderos consistió en una compilación propia de datos de establecimientos, que se detalla en los párrafos siguientes (Tabla 2.1).

Fuente de datos	Tipo de sistema	Tipo de herbívoros dominantes	Ecosistemas considerados	Rango de Precipitación (mm)	Datos obtenidos y (n)
McNaughton et al. (1989 y 1991)	naturales	Homeotermos y Heterotermos	Tundras, Desiertos, Bosques, Pastizales, sabanas	44-2963	PSN (36) Carga (50) PPT (PPNA)
Fritz & Duncan (1994)	naturales	Homeotermos ungulados	Pastizales Sabanas de África	121-1281	Carga (20) PPT (PPNA)
Oosterheld et al. (1992)	ganaderos	Homeotermos ungulados	Estepas, pastizales, sabanas de Suramérica	80-1286	Carga (66) PPT (PPNA)
Propios	ganaderos	Homeotermos rumiantes	Estepas, pastizales, sabanas Argentina	282-1600	PSN (24) Carga (24) PPT (PPNA)

Tabla 2.1. Descripción del tipo de sistema, tipo de herbívoro dominante, ecosistemas, rango de precipitación y datos considerados para las cuatro fuentes de información utilizadas. PSN: producción secundaria neta. En todos los casos la PPNA se estimó a partir de la precipitación (PPT).

Para esta última fuente de datos, se trabajó con 113 establecimientos ganaderos ubicados en un gradiente regional de precipitación en la Argentina (Figura 2.1). La actividad principal en 110 de ellos es la producción de carne vacuna, a través de las actividades de cría y en algunos de ellos además invernada. Los tres establecimientos restantes, ubicados en las estepas de la Patagonia, tenían como actividad más importante la producción de lana y carne ovinas. La información compilada corresponde a la carga animal expresada en $\text{kg de peso vivo} \cdot \text{ha}^{-1}$, la producción secundaria neta, expresada en $\text{kg de carne} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$, y en el caso de los establecimientos ovinos se agrega la producción de lana expresada en $\text{kg de lana} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$. Es importante resaltar que la producción secundaria surge de forma independiente de la carga animal. La primera se obtiene de las ventas a lo largo de un ejercicio ganadero, que incluyen a los nuevos animales producidos, más las categorías que salen por edad o por problemas reproductivos. La segunda se estima a partir del stock medio, es decir que considera una posible retención de animales para aumentar, por ejemplo, el número de madres en producción, también a lo largo de un ejercicio

ganadero. Estimar la producción secundaria de esta manera, a partir de las ventas, supone que la carga de los sistemas está en equilibrio durante el período bajo estudio. En este sentido en sólo uno de los 24 sitios utilizados se observó una tendencia significativa, y positiva, de la carga con el tiempo lo cual reafirma este supuesto. A su vez, en este único caso, la producción secundaria derivada de las ventas presentó un valor medio de $173,5 \text{ kg PV.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$, mientras que la carga aumentó a razón de $4,14 \text{ kg PV.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$. Esto significa que la subestimación de la producción secundaria fue menor al 2,5% aproximadamente. A su vez, para la mayoría de los establecimientos se contó con los registros de precipitación anual que se usaron para estimar la PPNA.

Los sitios seleccionados se ubican en diferentes regiones fitogeográficas, aunque en su mayoría se encuentran sobre áreas de pastizales (Figura 2.1 y Tabla 2.2). Los partidos o departamentos que contienen a la totalidad de los grupos CREA, o los establecimientos de la Patagonia se distribuyen en cinco regiones fitogeográficas, Patagonia (n = 3, 11,1%), Monte (n = 2, 7,4%), Espinal (n = 4, 14,8%), Pampa (n = 15, 55,5%) y Chaco (n = 3, 11,1%)

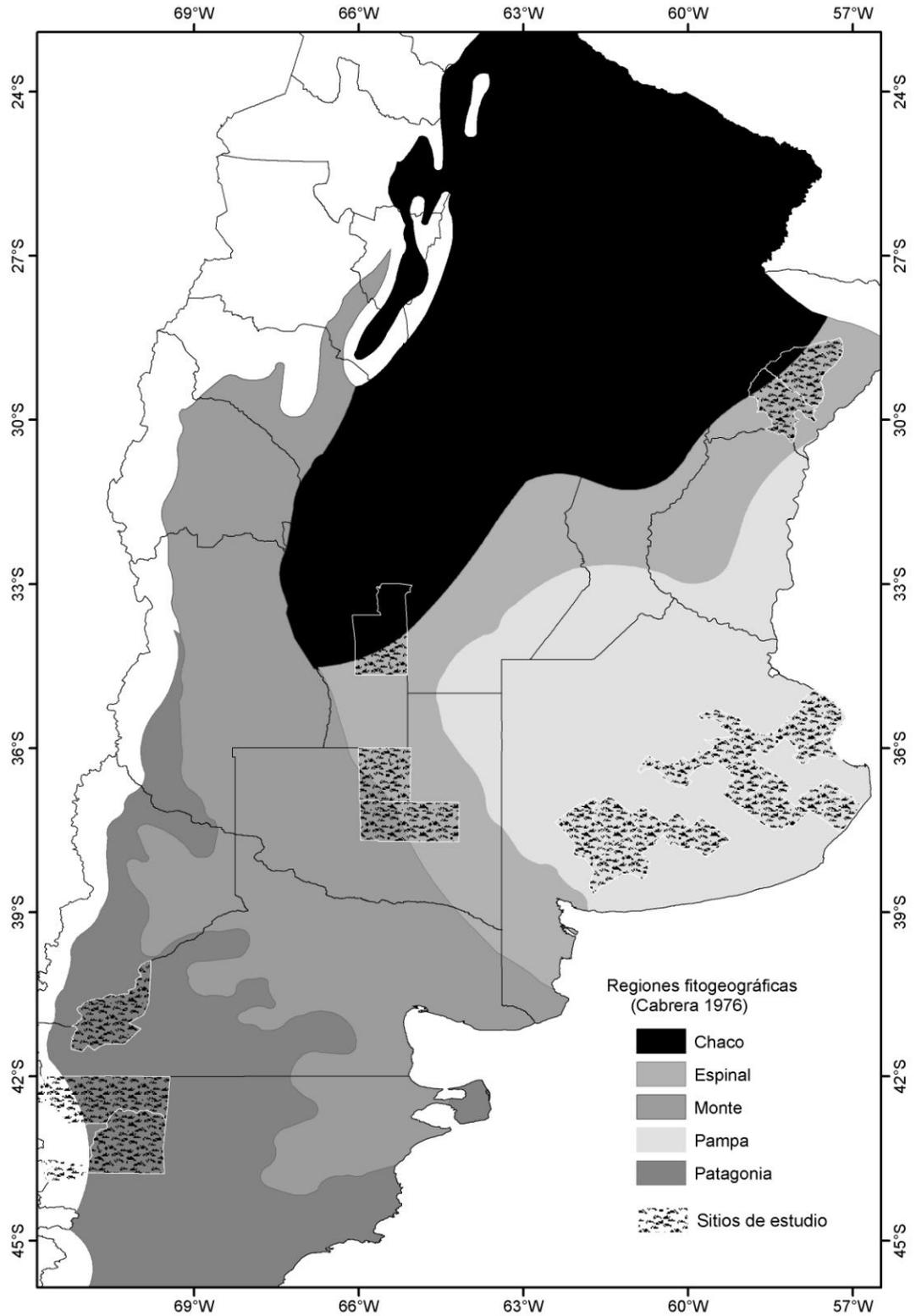


Figura 2.1. Ubicación fitogeográfica de los departamentos que contienen a los 24 grupos CREA y a los tres establecimientos patagónicos (sitios de estudio). La división fitogeográfica responde a la propuesta por Cabrera (1976)

Provincia	Departamento	LAT	LON	Región Fitogeográfica (Cabrería 1976)	# de campos	Rango en años de datos
Chubut	Languineo	43° 29' S	70° 48' O	1	1	29
Chubut	Cushamen	42° 24' S	71° 04' O	1	1	29
Río Negro	Pilcaniyeu	41° 07' S	70° 43' O	1	1	29
Buenos Aires	C. Pringles	37° 59' S	61° 18' O	2	4	4
Buenos Aires	B. Juárez	37° 40' S	59° 48' O	2	4	4
Buenos Aires	Laprida	37° 32' S	60° 47' O	2	4	4
Buenos Aires	C. Suarez	37° 27' S	61° 54' O	2	4	4
La Pampa	Utracán	37° 22' S	64° 36' O	3 / 4	4	5 a 14
Buenos Aires	G. Lamadrid	37° 14' S	61° 15' O	2	9	5 a 8
Buenos Aires	Ayacucho	37° 08' S	58° 28' O	2	7	4 a 10
Buenos Aires	G. Madariaga	36° 59' S	57° 08' O	2	6	4 a 11
Buenos Aires	Maipú	36° 51' S	57° 52' O	2	5	4 a 11
Buenos Aires	Rauch	36° 46' S	59° 05' O	2	5	4 a 17
La Pampa	Lovontué	36° 28' S	65° 19' O	3 / 4	3	6 a 9
Buenos Aires	Tapalqué	36° 21' S	60° 01' O	2	7	4 a 8
Buenos Aires	Castelli	36° 05' S	57° 48' O	2	7	4 a 14
Buenos Aires	Las Flores	36° 03' S	59° 06' O	2	4	4 a 16
Buenos Aires	Lezama	35° 52' S	57° 53' O	2	4	4 a 9
Buenos Aires	G. Belgrano	35° 46' S	58° 29' O	2	4	4 a 6
Buenos Aires	R. Pérez	35° 24' S	59° 20' O	2	7	4 a 16
Buenos Aires	Magdalena	35° 04' S	57° 31' O	2	4	5 a 7
San Luis	G. Pedernera	33° 40' S	65° 27' O	5 / 4	6	5 a 12
Corrientes	C. Cuatía	29° 47' S	58° 03' O	4 / 5	6	4
Corrientes	Mercedes	29° 11' S	58° 04' O	4 / 5	6	4

Tabla 2.2. Ubicación geográfica de los departamentos en los que se ubican los grupos CREA y los establecimientos de la Patagonia. Se detalla el tipo de región fitogeográfica dominante. 1: Patagonia; 2: Pampa; 3: Monte; 4: Espinal; 5: Chaco. Para cada departamento se indica el número de establecimientos utilizados para conformar el valor medio de carga y producción secundaria neta. También se indica el rango de años con datos para cada grupo.

Los 110 establecimientos dedicados a la producción de carne vacuna pertenecen al movimiento CREA (Consortios Regionales de Experimentación Agropecuaria). El objetivo principal de este consorcio es desarrollar empresas rentables y al mismo tiempo sustentables. Los establecimientos se vinculan en grupos de aproximadamente diez miembros. Dentro de cada grupo los establecimientos comparten una serie de características: pertenecen a una misma zona ecológica y climática, y comparten rasgos tecnológicos, como por ejemplo, los recursos forrajeros y el manejo de la sanidad animal. Los tres establecimientos de las estepas de la Patagonia también comparten el tipo de manejo sanitario, el biotipo de especie ovina y el manejo del pastoreo (Golluscio et al. 1998).

Los sistemas ganaderos fueron agregados espacialmente con el objetivo de compararlos con los sistemas naturales a una resolución espacial similar. En particular, los datos provenientes de los establecimientos CREA se agregaron a la resolución de grupo. No fue así en el caso de los establecimientos de Patagonia dado su gran tamaño, entre 50.000 y 170.000 ha. Como resultado de esta agregación, de 113 establecimientos se pasó a 21 grupos y 3 establecimientos de Patagonia, n=24.

2.2.2 Procesamiento de los datos

La PPNA se estimó a partir de una transformación lineal de la precipitación media anual tomada del modelo empírico de Sala et al. (1988). La PPNA en g de materia seca.m⁻².año⁻¹, fue transformada a energía a partir de la constante propuesta por Golley (1968), también utilizada en el trabajo de Oosterheld et al. (1992), 16,76 KJ.g

MS⁻¹. A su vez, los valores de biomasa animal expresados en kg de peso vivo fueron transformados a energía a partir de la constante también utilizada en el trabajo de Oesterheld et al. (1992), 9900 KJ.kg PV⁻¹ (Coughenour et al. 1985). Finalmente, para la producción de lana se aplicaron las siguientes constantes, para la proteína 23,50 KJ.g⁻¹ y para la grasa 40,18 KJ.g⁻¹ (Burton & Reid 1969). Se consideró una proporción de 77,5% de grasa y 22,5% de proteína en la lana, lo cual corresponde a una finura media de 20 µm (Burton & Reid 1969).

Las estimaciones de eficiencia trófica y sus componentes, índice de cosecha y eficiencia de producción, se realizaron a partir de las tres fuentes independientes de datos mencionadas anteriormente, la producción secundaria, la carga animal y la PPNA. La eficiencia trófica se estimó como el cociente entre la producción secundaria neta y la PPNA. El índice de cosecha se estimó como el cociente entre el consumo y la PPNA. Para estimar el consumo, en KJ.m⁻².año⁻¹, se siguió el criterio utilizado por otros autores (McNaughton et al. 1989, Cebrian 1999, Golluscio et al. 1998). Este criterio contempla que el consumo representa un porcentaje de la carga animal. Este porcentaje normalmente se estima como el 3% del peso vivo de un individuo. Por ejemplo, si se toma un valor de carga de 400 kg de peso vivo.ha⁻¹, el consumo diario en términos de kg de materia seca, equivale a 12 kg MS.ha⁻¹.día⁻¹, o 4380 kg MS.ha⁻¹.año⁻¹. Este valor de consumo se llevó a unidades de energía utilizando las constantes mencionadas anteriormente. A partir de esto, se estimó el índice de cosecha como la relación entre el consumo y la PPNA, y la eficiencia de producción como la relación entre la producción secundaria neta y el consumo.

Para analizar las relaciones entre la carga animal o, la producción secundaria neta con la PPNA se hicieron dos tipos de análisis. En primer lugar, se realizaron análisis de regresión lineal simple. En segundo lugar, y sólo en aquellos casos donde no se observó un ajuste mediante la técnica anteriormente mencionada, se exploraron técnicas de regresión no lineales siempre que éstas explicaran significativamente más variación que un modelo lineal. En particular, se aplicó la técnica de regresión por tramos (Faraway 2002), que busca un punto de quiebre natural en el conjunto de datos. Por encima y por debajo de dicho punto de quiebre natural, la técnica ajusta modelos lineales. A su vez, se analizó la relación entre la eficiencia trófica o sus componentes con la PPNA. Este análisis tuvo por objetivo describir si existe algún patrón de variación de dicha eficiencia o sus componentes a lo largo de un gradiente regional de recursos.

Los autores de trabajos directamente relacionados con este capítulo, McNaughton et al. (1989, 1991), Oesterheld et al. (1992) y Fritz & Duncan (1994), analizaron las relaciones espaciales entre la carga animal y la PPNA (McNaughton et al. 1989 y 1991, Oesterheld et al. 1992 y Fritz & Duncan 1994) o entre la producción secundaria (McNaughton et al. 1989 y 1991) y la PPNA sobre la transformación logarítmica de los datos sobre un modelo original del tipo:

$$y = a.x^b \quad (\text{Ec. 1})$$

La transformación logarítmica de los datos conduce a un modelo lineal:

$$\text{Log } y = \text{Log } a + b.\text{Log } x \quad (\text{Ec. 2})$$

Este tipo de transformaciones son muy frecuentes en análisis de tipo econométricos. En particular, permiten estimar la elasticidad de una determinada relación. Es decir la sensibilidad que presenta la variable y ante cambios en la variable x . El estimador de la elasticidad en una regresión lineal de tipo log-log (doble logaritmo) es la pendiente de dicha regresión (Ec. 1 y 2). En términos generales pendientes de la relación log-log mayores a 1 indican relaciones elásticas (Figura 2.2). Esto significa que cambios en la variable x son acompañados por cambios más que proporcionales en la variable y

(Figura 2.2). Por el contrario, valores entre 0 y 1 indican relaciones inelásticas. Esto significa que cambios en la variable x son acompañados por cambios menos que proporcionales en la variable y (Figura 2.2) (Christensen 1997).

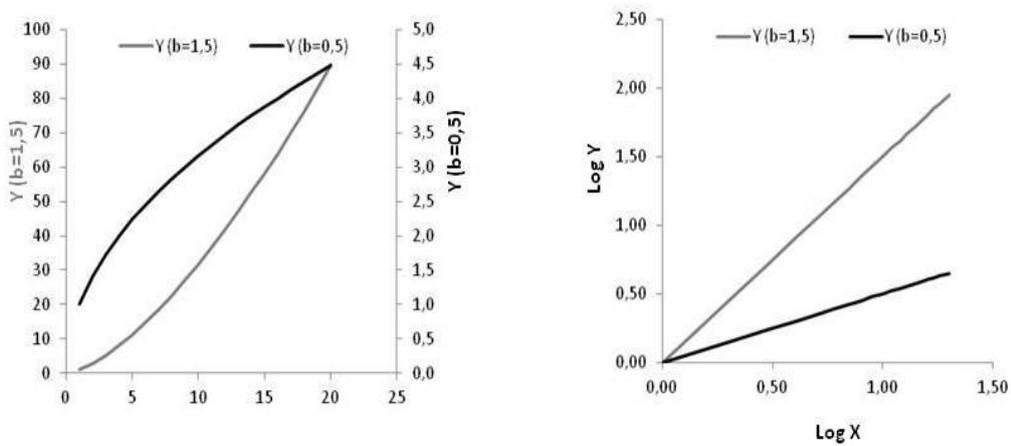


Figura 2.2. Panel izquierdo: Esquema de la relación $y=a.x^b$ considerando un valor de b mayor a 1 o menor a 1. Panel derecho: Esquema de la relación $\text{Log } y = \text{Log } a + b \cdot \text{Log } x$.

2.3. Resultados

El patrón de variación de la carga animal de establecimientos ganaderos con la PPNA presentó similitudes y diferencias con el patrón previamente estudiado a nivel de departamentos. Entre las similitudes se destaca que, los niveles de carga alcanzados en los sistemas ganaderos fueron en términos generales similares a ambas escalas, departamental y establecimientos (Figura 2.3.a). Entre las diferencias, la principal fue que la carga animal a nivel establecimiento mostró un patrón unimodal de relación con la PPNA (Figura 2.3.b). Los sistemas ganaderos mostraron una menor carga a nivel establecimiento que a nivel departamental en ambos extremos del gradiente de PPNA y mayores a niveles intermedios altos (Figura 2.3 b). Esto evidenció una relación negativa entre carga y PPNA a valores altos de PPNA que no había sido observada en el estudio anterior (Figura 2.3.a y b). Por otro lado, el modelo ajustado a los establecimientos ganaderos mostró valores esperados de carga animal entre 6 y 14 veces mayores a los del modelo correspondiente a los sistemas naturales a nivel global, lo cual brinda más detalle sobre el efecto humano que, según el estudio a nivel departamental, consistía en un aumento de un orden de magnitud independientemente de la PPNA.

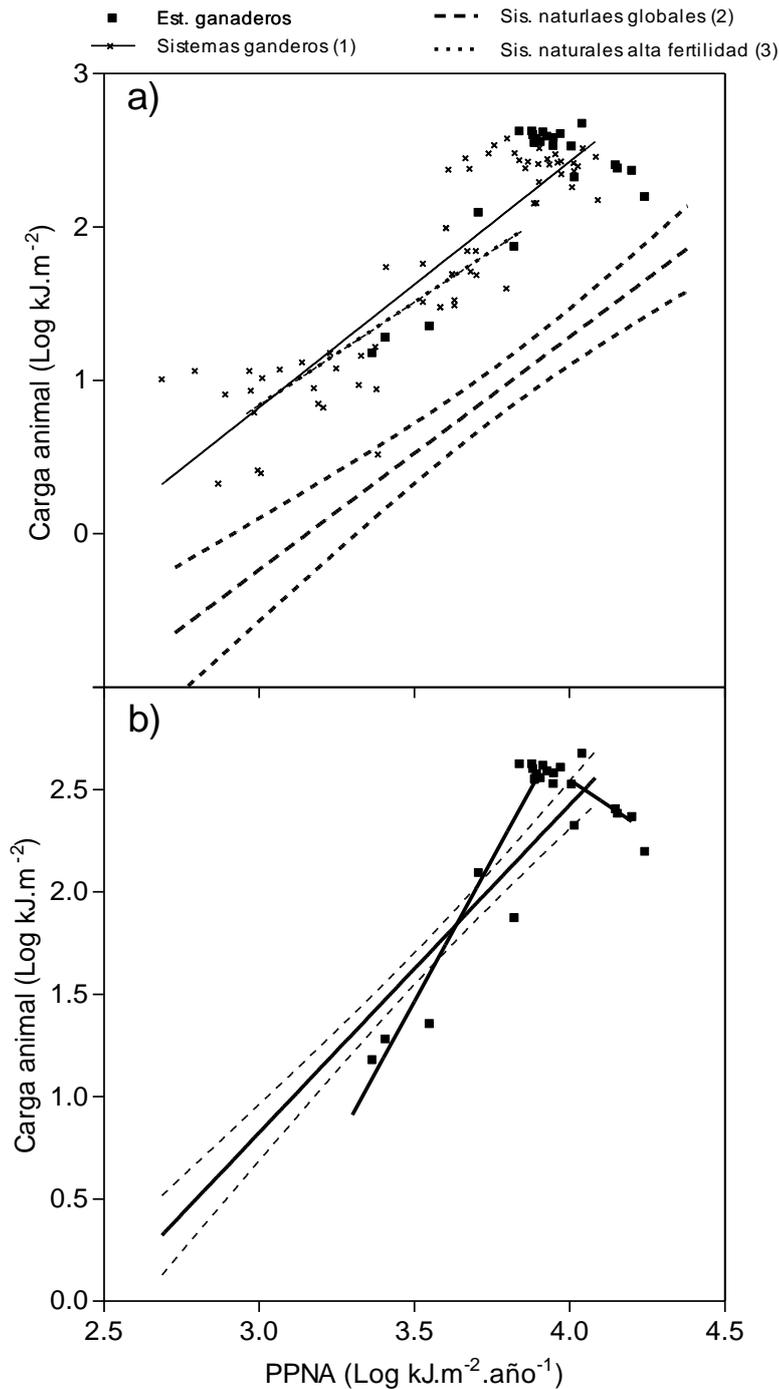


Figura 2.3. a) Relación entre el logaritmo decimal de la carga animal y el logaritmo decimal de la productividad primaria neta aérea, PPNA en sistemas naturales(1) y ganaderos, a escala departamental (2) y de establecimientos. b) Detalle de la relación de la carga animal y la PPNA, entre ambas resoluciones de sistemas ganaderos. El modelo ajustado a los establecimientos ganaderos corresponde a la metodología denominada regresión por tramos (n=24). Las líneas punteadas representan el intervalo de confianza (95%).

La pendiente de la fase ascendente de la relación entre la carga animal y la PPNA de establecimientos ganaderos fue entre 1,8 y 2,1 veces mayor que en los sistemas naturales a nivel global, McNaughton et al. (1989), y de sitios de alta fertilidad natural de África, Fritz & Duncan (1994), respectivamente. A su vez, resultó 1,7 veces mayor respecto de sistemas ganaderos a nivel departamental (Tabla 2.3). Por su parte, la pendiente fue mayor a 1, lo cual indica que un cambio de la PPNA fue acompañado por un cambio más que proporcional en la carga animal.

Tipo Sistema	pendiente	constante	R ²	N	Fuente
Establecimientos Ganaderos *<4962 kg Ms.ha ⁻¹ .año ⁻¹	2,75 (2,20; 3,31)	-8,17 (-10,28; -6,07)	0,89	13	
Establecimientos Ganaderos *>4962 kg Ms.ha ⁻¹ .año ⁻¹	-1,02 (-1,76;-0,27)	6,59 (3,56; 9, 62)	0,59	11	
Sistemas Ganaderos Escala Departamental	1,60 (1,40; 1,81)	-3,99 (-4,72; -3,26)	0,79	66	(1)
Sistema Natural Compilación global	1,52 (1,15; 1,89)	-4,79 (-6,21; -3,38)	0,58	50	(2)
Sistema Natural Alta fertilidad	1,35 (1,02; 1,68)	-3,21 (-4,41; -2,02)	0,80	20	(3)

Tabla 2.3. Estimadores de la pendiente y la constante de los modelos de regresión lineal entre el logaritmo decimal de la carga animal y el logaritmo decimal de la PPNA (intervalo de confianza, L.I.; LS 95%). El punto de corte entre la fase ascendente y descendente en los sistemas ganaderos se obtuvo mediante el uso de la técnica de regresión por tramos.. (1): Oesterheld et al. (1992); (2): McNaughton et al. (1989 y 1991); (3): Fritz & Duncan (1994). *El punto de quiebre en el modelo de regresión por tramos correspondió a un valor de 3, 92 en escala logarítmica del eje de PPNA.

La producción secundaria neta de establecimientos ganaderos también mostró un patrón de tipo unimodal en relación con la PPNA (Figura 2.4). El valor esperado de la producción secundaria neta fue entre 3 y 16 veces mayor a la de los sistemas naturales, a nivel global, a igual PPNA. Si bien el modelo de ajuste para los establecimientos ganaderos se ubicó por encima del modelo de ajuste de los sistemas naturales, en las dos fases de aquel modelo, se registraron casos de sistemas naturales con una producción secundaria neta similar a la de los establecimientos ganaderos (Figura 2.4). Estos sistemas naturales se encuentran dominados por herbívoros poiquiloterms, mientras que los establecimientos ganaderos se encuentran dominados por herbívoros homeoterms.

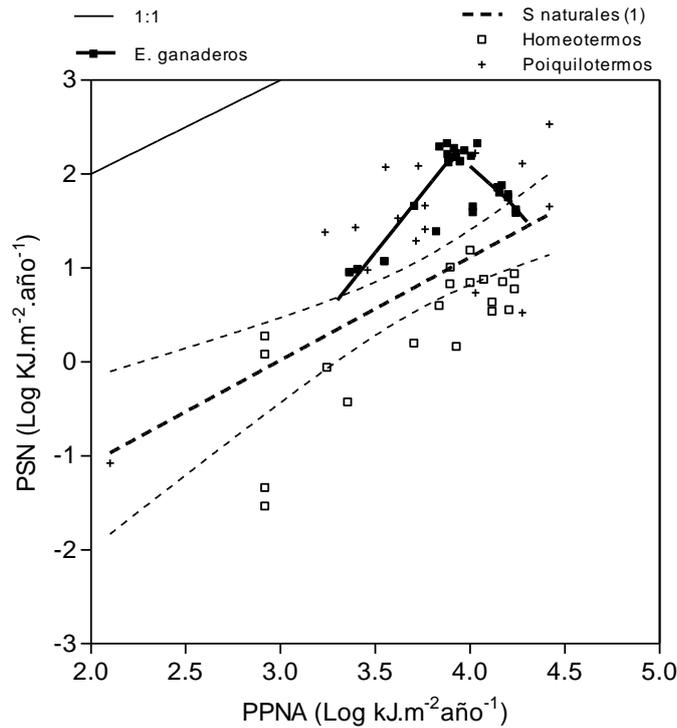


Figura 2.4. Relación entre el logaritmo decimal de la producción secundaria neta, PSN, y el logaritmo decimal de la productividad primaria neta aérea, PPNA. El modelo ajustado a los establecimientos ganaderos, dominado por herbívoros homeotermos, corresponde a la metodología denominada por tramos (n=24). (1): Sistemas naturales a nivel global, McNaughton et al. (1989 y 1991). Las líneas punteadas representan el intervalo de confianza (95%). Las nubes de puntos de los sistemas naturales corresponden a sistemas dominados por herbívoros homeotermos (cuadrados) y poiquilotermos (cruces).

La pendiente de la fase ascendente de la relación entre la PSN y PPNA fue 2,3 veces mayor en los establecimientos ganaderos respecto de los sistemas naturales considerando sistemas dominados por herbívoros homeotermos o por poiquilotermos (Tabla 2.4). A su vez, fue significativamente mayor a 1, lo cual indica un aumento más que proporcional de la PSN ante aumentos de la PPNA y diferente del patrón de sistemas naturales, que fue lineal.

Tipo Sistema	pendiente	constante	R ²	N	Fuente
Establecimientos Ganaderos * < 4962 kg Ms.ha ⁻¹ .año ⁻¹	2,53 (1,82; 3,25)	-7,69 (-10,39; -5,00)	0,83	13	
Establecimientos Ganaderos * > 4962	-1,80 (-2,96; -0,64)	9,30 (4,60; 13,99)	0,53	11	

kg Ms.ha ⁻¹ .año ⁻¹						
Natural global	1,05 (0,57; 1,54)	-3,07 (-4,88; -1,25)	0,36	36	(1)	
Natural Homeot ermo	1,01 (0,49; 1,53)	-3,30 (-5,23; -1,37)	0,62	20	(2)	
Natural Poiquilot ermo	1,02 (0,38; 1,66)	-2,39 (-4,81; 0,02)	0,45	16	(2)	

Tabla 2.4. Estimadores de la pendiente y la constante de los modelos de regresión lineal entre el logaritmo decimal de la producción secundaria neta, PSN y el logaritmo decimal de la PPNA (intervalo de confianza, L.I; LS 95%). El punto de corte entre la fase ascendente y descendente en los sistemas ganaderos, que sólo consideró a herbívoros homeotermos, se obtuvo mediante el uso de la técnica de regresión por tramos. Sistemas naturales a nivel global: (1): McNaughton et al. (1989); (2): McNaughton et al. (1991). *El punto de quiebre en el modelo de regresión por tramos correspondió a un valor de 3, 92 en escala logarítmica del eje de PPNA.

La eficiencia trófica (PSN/PPNA) y sus componentes presentaron similitudes y diferencias entre ambos tipos de sistemas, naturales y ganaderos (Figura 2.5 a, b, y c). Por ejemplo, la eficiencia trófica fue similar entre los sistemas naturales dominados por herbívoros poiquilotermos y los sistemas ganaderos. Pero fue 22 veces superior al comparar los establecimientos ganaderos con sus pares naturales dominados por herbívoros homeotermos (Figura 2.5.a). Por su parte, los subcomponentes de la eficiencia trófica presentaron patrones contrapuestos entre los sistemas ganaderos y los naturales (Figura 2.5). El índice de cosecha (Consumo / PPNA) de los establecimientos ganaderos fue 6,9 veces mayor si se compara con los sistemas naturales dominados por poiquilotermos u homeotermos para los que se contaba con datos de producción secundaria neta. En cambio, si se compara el índice de cosecha de los establecimientos ganaderos con el conjunto de sistemas dominados por herbívoros homeotermos, inclusive aquellos sin datos de producción secundaria, la diferencia fue de 1,47 veces a favor de los establecimientos ganaderos (Figura 2.5.b). La eficiencia de producción de los establecimientos ganaderos fue la quinta parte de la de los sistemas naturales dominados por herbívoros poiquilotermos, pero fue 2,25 veces mayor que la de sus pares, sistemas naturales dominados por herbívoros homeotermos (Figura 2.5.c).

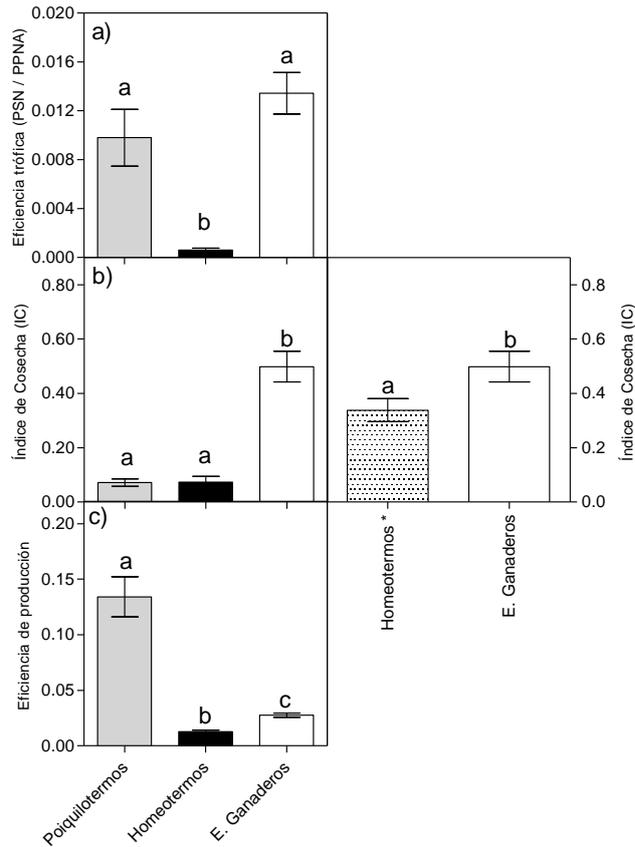


Figura 2.5. Valor medio de la eficiencia trófica, índice de cosecha y eficiencia de producción de los sistemas naturales a nivel global (McNaughton et al. 1989 y 1991) y de los establecimientos ganaderos. Las barras de error indican el desvío estándar entre sitios. Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre las medias (Valor $p < 0,05$). *: Los datos compilados por McNaughton et al. (1989 y 1991) no se encontraban en forma completa para todos los componentes del flujo de la PPNA a la producción secundaria neta. Por ejemplo, el número de casos con datos de producción secundaria neta era de 36, en cambio contaban con 50 casos en los que se cuantificó el consumo por herbívoros.

La eficiencia trófica y sus componentes presentaron una alta dispersión a lo largo del gradiente de PPNA (Figura 2.6). En los sistemas naturales ninguna de ellas mostró un patrón de relación estadísticamente significativo con la PPNA, en cambio en los sistemas ganaderos la eficiencia de producción disminuyó con el aumento de la PPNA en forma significativa (Figura 2.6. a, b y c). En el caso de la eficiencia trófica de los sistemas naturales la nube de puntos ubicada en la parte superior está dominada por herbívoros poiqiloterms. En cambio, la nube de puntos que se encuentra en la parte inferior está dominada por herbívoros homeoterms. Los sistemas ganaderos se ubicaron entre ambos tipos de sistemas naturales. A pesar que no se observó un patrón estadísticamente significativo, los establecimientos ganaderos ubicados a valores intermedios de PPNA alcanzaron los valores máximos de eficiencia trófica (Figura 2.6.a). El índice de cosecha también fue máximo a niveles intermedios de PPNA en los establecimientos ganaderos (Figura 2.6.b), y fue más bajo en el extremo más árido que en el extremo más húmedo. En general, se ubicó por encima de los sistemas naturales. La eficiencia de producción de los establecimientos ganaderos

disminuyó a medida que aumentó la PPNA, estuvo por encima de las de sus pares de sistemas naturales dominados por herbívoros homeotermos, y fue menos variable que éstos (Figura 2.6.c). Los establecimientos ganaderos ubicados a ambos extremos del gradiente presentaron una eficiencia trófica similar, pero explicada por mecanismos diferentes (Figura 2.6.a, b y c). En zonas de baja PPNA, áridas, el índice de cosecha fue bajo y la eficiencia de producción fue relativamente más alta, mientras que en zonas de alta PPNA, subtropicales, sucedió lo contrario (Figura 2.6.a, b y c).

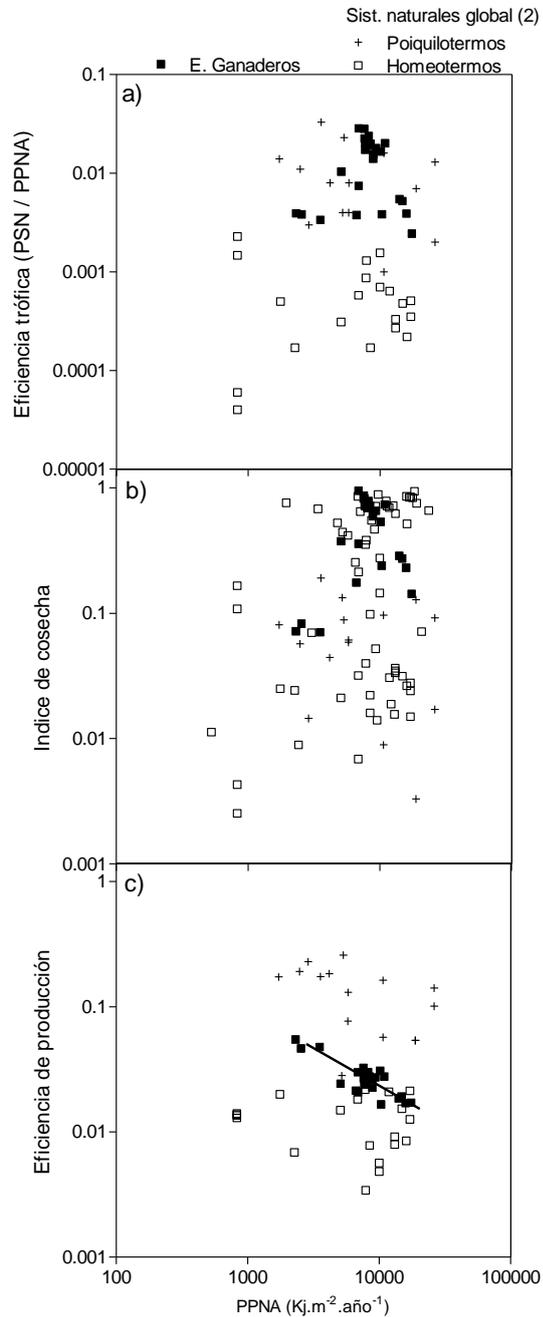


Figura 2.6. Relación entre la eficiencia trófica (a), el índice de cosecha (b) y la eficiencia de producción (c) con la productividad primaria neta aérea, PPNA para sistemas naturales a escala global McNaughton et al. (1989 y 1991), y ganaderos. Modelo para Est. Ganaderos: $\text{Ef. de producción} = 0,049(e^{-0,000064\text{PPNA}})$; $R^2: 0,61$; Valor $P < 0,05$.

2.4. Discusión

Este análisis sobre la variación espacial de la producción secundaria y la carga en sistemas ganaderos a lo largo de gradientes regionales mejoró nuestro conocimiento en los siguientes aspectos: (1) La carga animal y la producción secundaria neta de los establecimientos ganaderos presentaron un patrón unimodal a lo largo del gradiente de PPNA estudiado, con valores bajos en los sistemas áridos y subtropicales y máximos en los sistemas templados. (2) A igual nivel de PPNA, la producción secundaria neta de los establecimientos ganaderos estuvo por encima de la de los sistemas naturales dominados por homeotermos. (3) La eficiencia trófica de los establecimientos ganaderos resultó mayor a la de los sistemas naturales dominados por herbívoros homeotermos, y similar a la de sistemas dominados por herbívoros poiquilotermos. (4) Este patrón se debió a que el índice de cosecha fue en promedio 6 veces mayor en los establecimientos ganaderos respecto del conjunto de sistemas naturales. (5) La eficiencia de producción de los establecimientos ganaderos fue la quinta parte de la de sistemas naturales dominados por herbívoros poiquilotermos, pero 2,25 veces mayor a la de los naturales dominados por homeotermos. (6) A su vez, la eficiencia de producción en los sistemas ganaderos disminuyó con el aumento de la PPNA, probablemente asociado al incremento de temperatura, por ende, al aumento de la respiración.

Las variaciones a lo largo del gradiente regional de la carga y la producción secundaria se asocian directamente a la combinación de las restricciones dadas por el ambiente y a los efectos producidos por los humanos. El incremento de la carga y la producción secundaria ante aumentos de la PPNA se asociaría a por lo menos dos factores propios del ambiente. En primer lugar, como se mencionó en la introducción de este capítulo, a medida que aumentan las precipitaciones desde sitios secos a sitios más templados, como desde las estepas de la Patagonia a los pastizales templados de la Pampa Inundable, aumenta la PPNA y disminuye la abundancia de especies tolerantes al xerofitismo. En segundo lugar, a lo largo del mismo gradiente disminuye la proporción de arbustos (Epstein et al. 2002). La disminución de la carga animal y la producción secundaria neta desde sistemas templados, pastizales de la Pampa Inundable, a pastizales dominados por especies C_4 , subtropicales, se asociaría a una restricción que ejerce el ambiente, la disminución de la calidad de la vegetación, junto con la estacionalidad de la PPNA, y a la falta de herbívoros capaces de procesar de manera eficiente el material vegetal de baja calidad. Por ejemplo, Cebrian & Lartigue (2004) observaron que en sistemas naturales terrestres el índice de cosecha aumenta con el porcentaje de fósforo. Este patrón asociado a la calidad de la vegetación, en conjunto con la ausencia de diversidad de herbívoros explicaría la fase descendente en la relación entre la carga y la producción secundaria neta con la PPNA en establecimientos ganaderos. Los valores de digestibilidad de la materia orgánica en los pastizales de la Pampa Inundable se encuentran alrededor del 63% (Hidalgo & Cahuepé 1991). En cambio, en los pastizales subtropicales de Corrientes la digestibilidad difícilmente supera el 57% (Pizzio 2001). A medida que aumenta el porcentaje de fibra en la vegetación disminuye el porcentaje de digestibilidad, y el consumo por kilogramo de peso vivo disminuye en todas las especies de herbívoros (Meyer et al. 2010). Sin embargo, cuando el contenido de fibra en la vegetación supera el 65%, los rumiantes consumen un 60% menos de biomasa que otros tipos de herbívoros (Meyer et al. 2010). A su vez, en pastizales tropicales y dominados por herbívoros naturales la proporción de especies de gran tamaño, no rumiantes, es mayor (Olf et al. 2002).

La magnitud de las diferencias en los componentes de la eficiencia trófica entre sistemas naturales y ganaderos podría estar subestimada. Los datos aquí presentados sólo consideraron la producción secundaria y la carga de herbívoros domésticos. Es probable que en todos los establecimientos ganaderos coexistan herbívoros domésticos y silvestres. Esta coexistencia tendría consecuencias en las estimaciones efectuadas sobre la transferencia de energía desde los productores primarios a los consumidores. Sin embargo, el impacto de los herbívoros silvestres en los sistemas ganaderos sería poco importante. Por ejemplo, la carga animal en los sistemas ganaderos es 10 veces mayor que la de los sistemas naturales a igual valor de PPNA (Oesterheld et al. 1992). En particular, en la Patagonia, en sitios donde coexisten ovejas y guanacos la carga de los primeros puede llegar a ser hasta 10,5 veces mayor que la de los segundos (elaboración propia a partir de datos de Baldi et al. 2001).

El mayor índice de cosecha de los sistemas ganaderos respecto de los naturales, inclusive de aquellos dominados por homeotermos, fue uno de los contrastes más importantes entre ambos tipos de sistema. Además de los datos correspondientes a McNaughton et al. (1989), Cebrian (1999) cuantificó el índice de cosecha para una alta diversidad de ecosistemas naturales, entre ellos pastizales. El rango de variación en esa compilación estuvo entre menos de 10% y un valor máximo de 70%, con una media de 30% (Cebrian 1999). Por su parte, Oesterheld et al. (1999) observaron que a lo largo de un gradiente de PPNA el índice de cosecha aumentó desde valores de 30% hasta 70% en sistemas naturales dominados por herbívoros homeotermos. Éste último rango, es similar al descrito por Cebrian (1999), pero es menor al descrito en esta tesis en los establecimientos ganaderos (7%-90%, media: 50%). Estos valores corroboran que el aumento de carga en los sistemas ganaderos respecto de los naturales, condujo a un aumento en el consumo, y por ende en el índice de cosecha. El mecanismo asociado a este aumento probablemente se asocia a dos factores: la incorporación de aguadas y el uso de alambrados. Los puntos de bebida ubicados a más de 1,5 km de distancia disminuyen el índice de cosecha potencial en forma lineal (Bailey et al. 1996). El control del pastoreo, mediante alambrados, permite determinar el tiempo de ocupación y la frecuencia con que se pastorea un determinado área y así optimizar la carga animal (Heitschmidt et al. 1991). A pesar que esta herramienta continúa siendo cuestionada (Briske et al. 2008), el control de pastoreo es la principal herramienta de manejo utilizada en todo el gradiente estudiado (Golluscio et al. 1998, Vecchio et al. 2008, Guevara et al. 2008).

El impacto humano también se manifestó en la eficiencia de producción. Los cuidados sanitarios y la mejora genética animal, tienen por objetivo disminuir el flujo de respiración de los herbívoros y por ende aumenta la eficiencia de producción. En sistemas naturales dominados por herbívoros rumiantes homeotermos la eficiencia de producción varía entre 0,75% y 1,75% para pequeños y grandes animales respectivamente (adaptado de Chapin et al. 2002). En sistemas naturales dominados por herbívoros homeotermos, tanto rumiantes como no rumiantes, esta eficiencia es aproximadamente del 1% (adaptado de McNaughton et al. 1989 y 1991) y la de establecimientos ganaderos, que se encuentran dominados por rumiantes, resultó 3 veces mayor. Este cambio, como se mencionó anteriormente, se asocia probablemente a la eliminación de las pérdidas que significan las enfermedades. Por ejemplo, Fourichon et al. (1999) describieron pérdidas de hasta el 50% de la producción de leche por diversos tipos de enfermedades. A su vez, Bennet (2003) describió pérdidas de hasta un 70% de la producción de carne por enfermedades. En ambos casos, se compararon sistemas productivos en los que se aplicaron planes sanitarios, respecto de aquellos que solo tomaban medidas luego de percibir la presencia de una enfermedad.

La eficiencia de producción en los sistemas ganaderos disminuyó con el aumento de la PPNA. Como se mencionó en la introducción de este capítulo a lo largo del gradiente ambiental analizado a medida que aumenta la precipitación, aumenta la PPNA, pero también lo hace la temperatura, desde 7°C a 22°C aproximadamente de temperatura media anual (Lauenroth 1979). Este incremento en la temperatura probablemente implica un aumento en los mecanismos asociados a la disipación del calor, que dentro del flujo de energía (Figura 1.1) se visualiza como un incremento en la respiración del ganado para mantener su temperatura corporal constante. Por ejemplo, en bovinos de leche el rango de temperatura óptimo fue entre 10°C y 25°C. Por encima de este valor, aumentó la temperatura corporal y disminuyó la producción de leche, posiblemente por un incremento en los costos energéticos para mantener la homeostasis (Berman et al. 1985). Este incremento en la respiración, por un aumento en la temperatura, se asocia en forma negativa con la capacidad reproductiva (Fuquay 1981) y productiva de bovinos (Fuquay 1981; West 2003). Este resultado representa una de las primeras cuantificaciones de la disminución en la eficiencia de producción a nivel regional.

**Capítulo III. Variación temporal de la carga animal y la producción
primaria neta aérea**

3.1. Introducción

El capítulo anterior se ocupó de las variaciones espaciales de la carga animal en relación con la PPNA. Este capítulo trata sobre las variaciones temporales y sobre los diferentes patrones temporales que pueden existir a lo largo de gradientes espaciales, tanto para sistemas naturales como ganaderos. La variación temporal de la carga animal puede verse de dos maneras igualmente interesantes. Una de ellas es caracterizar la variabilidad interanual en sí misma, por ejemplo mediante el CV interanual. Esta forma de describir la variabilidad puede brindar una característica relevante de un sitio y, más aún, la comparación de esa variabilidad entre sitios puede acercarse a la formulación de un modelo de variación espacio temporal de la carga. La otra manera de ver la variación temporal es a través de la relación entre la carga animal de varios años y algún descriptor de la oferta de recursos forrajeros, como por ejemplo la lluvia o la productividad. Cada sitio puede tener una relación particular para esta variación. Por tal razón, caracterizarla y entender su variación entre sitios es altamente relevante. En los párrafos que siguen, se revisan los principales conocimientos y se destacan algunos aspectos no resueltos sobre ambas aproximaciones tanto en sistemas naturales como ganaderos.

El conocimiento respecto de la primera forma de ver la variación en el tiempo, a través del coeficiente de variación inter anual de la carga animal, y de la comparación de ésta entre sitios, es nulo. Hasta el momento no existe un análisis que haya podido establecer diferencias en términos del coeficiente de variación entre diferentes sitios, y menos aún que compare dicha variabilidad entre sistemas ganaderos y naturales. Sin embargo, es esperable que sitios con una alta variabilidad en el flujo de entrada de energía tiendan a tener una alta variabilidad en los componentes del siguiente nivel trófico. En relación a este punto, existe una situación análoga desarrollada para el nivel trófico de los productores, y con resultados contradictorios. Por ejemplo, Knapp & Smith (2001) encontraron que la variabilidad (CV) de la PPNA no estaba asociada con la variabilidad (CV) de la precipitación a lo largo de un amplio gradiente regional. En cambio, Paruelo & Launerth (1998) y Fang et al. (2001) sí encontraron una relación positiva entre el coeficiente de variación inter anual de un estimador de la PPNA y el coeficiente de variación de la lluvia, también a escala regional. A su vez, Paruelo & Lauenroth (1998) observaron que el coeficiente de variación de la PPNA fue menor al de la lluvia.

El conocimiento sobre la segunda forma de ver la variabilidad, la relación entre la carga animal de varios años y algún descriptor de la oferta de recursos forrajeros, es escaso y altamente atomizado. Por ejemplo, en varios sistemas naturales, la dinámica inter anual de la carga está asociada con variaciones del clima, la abundancia de recursos y la densidad de depredadores (Mduma et. al. 1999, Coughenor & Singer 1996, Ogotu & Owen-Smith 2005, Owen-Smith & Mills 2006, Pettorelli et al. 2006). En particular, Mduma et al. (1999) observaron que la mortalidad de la población de ñú (*Connochaetes taurinus*) en el Serengeti disminuía con la disponibilidad de biomasa vegetal durante la estación seca. Por su parte, Coughenour & Singer (1996) observaron una relación positiva entre el reclutamiento de jóvenes y la lluvia de períodos previos, y una relación negativa entre la mortalidad de adultos de ciervos canadienses (*Cervus canadensis*) y la lluvia, en el norte del parque nacional Yellowstone. Ogotu & Owen-Smith (2005) observaron diferentes patrones de variación temporal de la carga en 12 especies de herbívoros en el parque nacional Kruger. Estas diferencias de respuesta fueron atribuidas a la interacción entre cada una de las especies y los depredadores. Sobre el mismo sistema, Owen-Smith & Mills (2006) observaron que disminuciones en la carga de 5 especies a lo largo del tiempo se debieron a un aumento de la densidad de depredadores de períodos anteriores,

sumado a los efectos de la lluvia. En cambio, las especies que no presentaron una tendencia a lo largo del tiempo, pero sí una fluctuación alrededor de la media, presentaron una estrecha relación entre la carga del año en curso y la carga del año anterior. Pettorelli et al. (2006) describieron una relación positiva entre el peso de corzos (*Capreolus capreolus*) y el índice de vegetación normalizado, IVN, de la primavera anterior. Esta relación se observó en un sitio de baja calidad ambiental, mientras que en otro de alta calidad no se observó ninguna relación (Pettorelli et al. 2006). En síntesis, la información disponible muestra que las condiciones climáticas y la disponibilidad de recursos afectan la carga animal. Pero la forma de esa relación es hasta el momento sitio específica: no se ha descrito aún ningún patrón general.

En sistemas ganaderos esta misma relación ha sido menos explorada que en sistemas naturales. Por ejemplo, en un sistema de producción extensivo semiárido (500 mm.año⁻¹), se observó una relación positiva de saturación entre la carga animal y la lluvia. A su vez, la lluvia explicó una mayor proporción de la variación inter anual de la carga animal que la biomasa de pastos (Fynn & O'Connor 2000). En cambio, en otro sistema productivo con igual precipitación media anual que el anterior se observó una relación positiva pero lineal entre la carga animal y la lluvia (Angassa & Oba 2007). Finalmente, Texeira et al. (2008) observaron una relación positiva entre el reclutamiento de juveniles ovinos, medido a través del índice de señalada, y el IVN de principios de la primavera en establecimientos ganaderos del noroeste patagónico. Entre los dos primeros ejemplos, y el último, existen importantes diferencias en el grado de antropización de los sistemas. Mientras que los dos primeros ejemplos, son casos de sistemas de pastoralismo, movimientos de humanos nómades en tierras comunes, el último se trata de sistemas ganaderos extensivos en tierras privadas.

De los párrafos anteriores, se resume que el estudio de la variación temporal de la carga animal encierra tres importantes vacíos de conocimiento para los cuales solo se pueden proponer por el momento algunas hipótesis. El primer vacío, asociado al estudio de la variabilidad a través del coeficiente de variación, es el desconocimiento absoluto de la relación entre el coeficiente de variación inter anual de la carga animal y el coeficiente de variación inter anual de la lluvia, como una medida de la variabilidad de la producción forrajera, a lo largo de un gradiente regional. Como se mencionó anteriormente, una hipótesis razonable es que exista una relación positiva entre ambas variables, ya que se espera que la variabilidad del flujo de entrada de energía desde los productores primarios repercuta sobre la productividad y componentes del siguiente nivel trófico. Para llenar al menos parcialmente este vacío, es necesario cuantificar la variabilidad de la lluvia y de la carga para sitios ubicados a lo largo de amplios gradientes regionales.

El segundo vacío es el desconocimiento del efecto de los humanos sobre la variabilidad de la carga animal. Dos hipótesis alternativas pueden guiar la exploración de este problema, ya que entre los sistemas naturales y ganaderos existen mecanismos antagónicos que pueden derivar en patrones opuestos. Una de estas hipótesis es que el manejo ganadero intentaría amortiguar la variabilidad inter anual en la carga animal. Las prácticas de manejo, como el cuidado sanitario, la regulación del pastoreo; el suministro artificial de agua y eventualmente alimento, buscan minimizar el efecto de las fluctuaciones climáticas. Eso determinaría un menor coeficiente de variación inter anual de la carga que en los sistemas naturales. La otra hipótesis, en cambio, es que la mayor diversidad de herbívoros de los sistemas naturales les confiera mayor estabilidad ante fluctuaciones climáticas y, por lo tanto, posean un menor coeficiente de variación de la carga que los sistemas ganaderos ("hipótesis de seguro", McNaughton 1977). Para llenar al menos parcialmente este segundo vacío, es necesario comparar el valor del coeficiente de variación de la carga animal entre

sistemas naturales y ganaderos con similar coeficiente de variación inter anual de la lluvia. Hasta el momento, esta comparación no ha sido realizada.

El tercer vacío de conocimiento se relaciona con la relación entre la carga animal y la disponibilidad de recursos a través del tiempo. En particular, no existen evidencias de si esta relación cambia a lo largo de un gradiente regional de recursos. Una primera hipótesis en este sentido es que la pendiente de la relación entre la carga animal y la disponibilidad de recursos varíe a lo largo de un gradiente regional de recursos, algo observado en el nivel trófico de los productores. La respuesta de la PPNA ante variaciones de la precipitación en un mismo sitio a través del tiempo difiere de la respuesta de la PPNA media ante variaciones de la precipitación media a través de diferentes sitios (Lauenroth & Sala 1992). Estas dos formas de respuesta se conocen como respuesta temporal y espacial respectivamente (Lauenroth & Sala 1992). A su vez, la respuesta temporal de la PPNA ante cambios en la precipitación anual difiere a lo largo de un gradiente de precipitación (Pruel et al. 1999; Huxman et al. 2004).

Una segunda hipótesis relacionada con este tercer vacío de conocimiento es que exista un retraso en la respuesta animal frente a la escasez o abundancia de recursos. Esto significa que puede existir una relación positiva entre la carga animal y la disponibilidad de recursos de períodos anteriores (Coghenour & Singer 1996, Pettoelli et al. 2006). En particular no existen evidencias acerca de si el retraso en la respuesta animal está a su vez asociado a la disponibilidad promedio de recursos. Es decir, no se sabe si en sistemas más áridos, por ende con menor PPNA, la respuesta de los animales a la disponibilidad de recursos en períodos anteriores es más o menos marcada que en sistemas más húmedos. También para este fenómeno hay una analogía con el nivel trófico de los productores, ya que Oesterheld et al. (2001) demostraron que la relación entre la PPNA y la lluvia en un mismo sitio a través del tiempo era altamente dependiente no sólo de la lluvia del corriente año, sino de la lluvia del año anterior. Para llenar al menos parcialmente este tercer vacío, es necesario contar con series de tiempo con los valores de la carga animal y de la PPNA para un mismo sitio. A su vez, esta información debe encontrarse para diferentes sitios a lo largo de un gradiente regional de recursos para poder evaluar si las respuestas difieren a lo largo del mismo.

El estudio de la relación temporal entre la carga animal y la PPNA, a lo largo de gradientes regionales, se encuentra limitado por la escasez de datos de ambas variables. Sin embargo, en el caso de la carga animal, la recientemente divulgada base de datos de las campañas de vacunación aftosa (<http://www.siiia.gov.ar/index.php/series-por-tema/ganaderia>) representa una fuente única de datos en la Argentina y singular a nivel mundial. El uso de un protocolo nacional para erradicar esta enfermedad ha permitido desarrollar un estimador de la cantidad de animales bovinos diferenciados por categorías etarias. A su vez, este protocolo se ha desarrollado para todos los partidos o departamentos de la Argentina al norte del río Colorado, lo cual brinda un gradiente ambiental extenso.

En el caso de la PPNA, existen dos limitantes, datos de PPNA propiamente dichos y de su principal control, la precipitación. En la Argentina, para un amplio gradiente regional desde estepas a pastizales templados, tropicales y sabanas, son extremadamente limitados los datos de PPNA y de precipitación. La ausencia de estas dos fuentes de información para un mismo sitio durante varios años imposibilita el desarrollo de modelos temporales como el propuesto por Lauenroth & Sala (1992). Los índices espectrales derivados de satélites representan una herramienta potente para sortear esta limitante. Los índices espectrales permiten estimar la PPNA con una gran cobertura espacial y temporal (Prince 1991; Running et al. 2000). El vínculo entre la

PPNA y los índices espectrales de vegetación puede visualizarse a través del modelo propuesto por Monteith (1977):

$$PPNA = RFAI \times fRFAA \times ea \quad (\text{Ec. 1})$$

En dicho modelo la PPNA es la productividad primaria neta aérea en $\text{gr.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$, RFAI es la radiación fotosintéticamente activa incidente expresada en $\text{MJ.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$, $fRFAA$ es la fracción de esta radiación que es absorbida por la vegetación, y ea es la eficiencia de conversión, expresada en gr.MJ^{-1} (ecuación 1). El vínculo entre los índices espectrales de vegetación, en particular el índice de vegetación normalizado, IVN, y la PPNA se debe a que el IVN se relaciona estrechamente con la fracción de radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación (Sellers et al. 1992; Di Bella et al. 2004; Huete et al. 2002). En el caso de pastizales existen evidencias de una estrecha relación entre la PPNA y el IVN (Paruelo et al. 1997); inclusive se ha demostrado que la $fRFAA$ es el principal determinante de la productividad primaria bruta (Garbulsky et al. 2009). Más aun existen evidencias de la relación entre la carga animal y el valor medio de IVN a lo largo de gradientes regionales, tanto para sistemas ganaderos (Oesterheld et al. 1998) como para sistemas naturales (Pettorelli et al. 2009).

3.1.1. Objetivos

Los objetivos generales de este capítulo son: (1) cuantificar el impacto humano sobre la variabilidad interanual de la carga animal, determinante de la producción secundaria, y (2) cuantificar la relación temporal entre la carga animal y la PPNA, a lo largo de un gradiente de recursos. Los objetivos específicos son:

- 1) Relacionar los coeficientes de variación inter anual de la carga animal y de la precipitación anual para sistemas ganaderos, a nivel de grupo de establecimientos, y naturales, inclusive aquellos con alta diversidad de herbívoros. Relacionar los coeficientes de variación inter anual de la carga animal y de la PPNA para sistemas ganaderos a nivel regional.
- 2) Comparar las relaciones regionales y temporales entre la carga animal de sistemas ganaderos y la PPNA estimada a partir de información satelital.
- 3) Describir si un eventual retraso de la respuesta de la carga animal a cambios de la PPNA está asociado a la disponibilidad promedio de recursos en sistemas ganaderos. Es decir, describir si el retraso en la respuesta animal está asociado a la disponibilidad promedio de recursos

3.2. Metodología

3.2.1. Fuentes de datos

Para alcanzar el primer objetivo se compiló información de la variabilidad interanual de la carga animal y la precipitación anual de sistemas ganaderos, naturales y pastoralistas. En el caso de sistemas naturales y pastoralistas se compiló información de bibliografía publicada (Tabla 3.1). En particular, se tomaron estudios con datos de densidad de diferentes especies de ungulados durante al menos 15 años. Para aquellos casos donde se incluían datos de una sola especie, solo se las consideró cuando dicha especie era el herbívoro dominante. La variabilidad de la precipitación anual fue tomada de los mismos trabajos excepto en el caso de las poblaciones de los sitios Hirta, Ram Mountain y Sheep river (Tabla 3.1), se tomó información de estaciones meteorológicas cercanas a los sitios de estudio (una distancia menor a 100 km). Dentro de los sistemas naturales, se tomó el parque nacional Kruger en Sudáfrica para evaluar el efecto de la diversidad de herbívoros sobre la estabilidad en la carga animal (Tabla 3.1). El uso de este sitio se debió a que era el único con datos de la dinámica del número de individuos para 12 especies dentro de una misma área y un mismo período (Ogutu & Owen-Smith 2005). Dado que en este trabajo no se informaba el peso de los individuos se colectó información bibliográfica sobre el peso individual de cada una de las especies (Tabla 3.2).

Tipo de Sistema	Especies	LAT	LON	Ubicación geográfica de la población	n (años)	Fuente
Natural	oveja de Soay	57°, 48' N	008°, 34' O	Hirta, Reino Unido	52	Owen-Smith 2010
	alce	48°, 00' N	089°, 02' O	Isle Royal, Michigan EEUU	49	Owen-Smith 2010
	kudú	23°, 37' S	031°, 33' E	Tshokwane Parque nacional Kruger Sudáfrica	15	Owen-Smith 2010
	Kudú	23°, 47' S	031°, 34' E	Pretorious Kope Parque nacional Kruger Sudáfrica	15	Owen-Smith 2010
	ciervo rojo	57°, 00' N	006°, 19' O	Isla de Rum, Escocia	70	Owen-Smith 2010
	ñu	02°, 09' S	034°, 41' E	Parque nacional Serengeti Tanzania	14	Mduma et al. 1999
	ciervo canadiense	44°, 37' N	110°, 31' O	Parque nacional Yellowstone Wyoming, EEUU	51	Owen-Smith 2010
	oveja canadiense	51°, 58' N	115°, 15' O	Montaña Ram Alberta Canadá	27	Owen-Smith 2010
	oveja canadiense	49°, 54' N	114°, 02' O	Sheep River, Alberta Canadá	20	Owen-Smith 2010
	cabra alpina	45°, 31' N	007°, 15' O	Parque nacional Gran Paradiso Italia	45	Jacobson et al. 2004
	12 especies	23°, 40' S	031°, 34' E	Kruger National Park South Africa	24-29	Ogutu & Owen-Smith 2005
	Pastoralista	<i>Bovinos</i>	43°, 58' N	101°, 34' O	Pradera mixta Dakota del sur, EEUU	34
<i>Bovinos</i>		5°, 00' N	39°, 00' E	Áreas de pastoreo comunales, Etiopia	21	Angassa & Oba 2007

Tabla 3.1. Fuentes de datos sobre variabilidad inter anual de la densidad de herbívoros y la precipitación anual en sistemas naturales y pastoralistas. En todos los casos se estimó la variabilidad a partir del coeficiente de variación.

Nombre común	Nombre científico	Peso vivo (kg/individuo)	Fuente
Jirafa	<i>Giraffa camelopardalis</i>	1555	Pettorelli et al. 2009
Antílope común	<i>Taurotragus oryx</i>	650	Pettorelli et al. 2009
Búfalo Africano	<i>Syncerus caffer</i>	550	Pettorelli et al. 2009
Gran Kudú	<i>Tragelaphus strepsiceros o imberbis</i>	301	Wilson et al. 2005
Antílope ruano	<i>Hippotragus equinus</i>	262	Pettorelli et al. 2009
Cebra	<i>Equus zebra</i>	230	Wilson et al. 2005
Antílope sable	<i>Hippotragus Niger</i>	230	Pettorelli et al. 2009
Ñu	<i>Connochaetes gnou</i>	200	Wilson et al. 2005
Tsessebe común	<i>Damaliscus lunatus</i>	140	Wilson et al. 2005
Facóquero común	<i>Phacochoerus africanus</i>	90	Wilson et al. 2005
Antílope acuático	<i>Kobus ellipsiprymnus</i>	90	Wilson et al. 2005
Impala	<i>Aepyceros melampus</i>	57	Pettorelli et al. 2009

Tabla 3.2. Peso vivo promedio asignado a las especies estudiadas por Ogutu y Owen-Smith (2005) en el parque nacional Kruger.

Para los sistemas ganaderos se utilizaron dos fuentes de información. En primer lugar, la información descrita en el capítulo dos de esta tesis. Se incluyeron solo establecimientos con al menos cuatro años de datos de carga. Estos establecimientos contaban además con los datos de precipitación anual correspondientes, excepto los ubicados en San Luis, para los cuales se usaron datos del servicio meteorológico nacional (<http://www.siiia.gov.ar/index.php/series-por-tema/agrometeorologia>) para el departamento provincial al que pertenecía cada establecimiento. El uso de estos sistemas ganaderos permitió la comparación con los sistemas naturales sobre una base común, la variabilidad de las precipitaciones.

En segundo lugar, a partir de información regional de carga animal y de la estimación de la PPNA a partir de información satelital, fue posible analizar la relación entre la variabilidad inter anual de la carga y de la PPNA, pero sólo para sistemas ganaderos. Para lograr esta comparación vinculada con los dos últimos objetivos específicos se estimaron la carga animal y la PPNA a partir de dos fuentes independientes de información, que se detallan a continuación.

La carga animal se estimó a partir de dos bases de datos, la primera permitió tener una medida del número de individuos vacunos, la segunda permitió tener una medida de la superficie ganadera. Por su parte, la PPNA se estimó a partir de información satelital, meteorológica y de una síntesis de valores de eficiencia de conversión inédita compilada en el sistema de seguimiento forrajero (Grigera et al. 2007).

Para construir el valor de carga animal se tomaron datos de sus tres componentes, el número de individuos, su peso individual, y la superficie ganadera, tal como se explica a continuación. El componente número de individuos se compiló a partir de la información de las campañas 2002-2009 de vacunación aftosa de la Argentina (<http://www.sija.gov.ar/index.php/series-por-tema/ganaderia>). El plan consiste en dos vacunaciones anuales y requiere que los productores informen el número y categoría de animales a vacunar. Las categorías se dividen en tres grandes grupos, reproductores (vacas y toros), crías (terneros y terneras) y recría (novillitos, novillos y vaquillonas).

Al componente peso individual se lo estimó a partir del peso promedio de cada categoría según el mercado concentrador de hacienda de Liniers desde enero de 2005 hasta febrero de 2011 (<http://www.mercadodeliniers.com.ar/>, Tabla 3.3). El período analizado comprende el cambio de peso de faena establecido por la oficina nacional de control comercial agropecuario.

Categoría	Peso Vivo medio Liniers (kg)*
Vaca	438
Toro	605
Vaquillona	349
Novillo	468
Novillito	382
Ternero	302
Ternera	302

Tabla 3.3. Peso vivo promedio por categoría (fuente: Mercado de Liniers) asignado a la base de datos de número de cabezas basada en el plan nacional de vacunación de aftosa bovina.

El componente superficie ganadera se compiló a partir del uso de la tierra por departamento del Censo Nacional Agropecuario 2002 (<http://www.indec.mecon.ar/>). En particular se tomaron los registros de: superficie implantada y superficie destinada a

otros usos. Se consideró superficie ganadera a la superficie implantada designada como superficie forrajera, y a la superficie destinada a otros usos designada como pastizales y bosques o montes naturales (Cuadro 4.2 de Censo Nacional Agropecuario). A partir de la estimación de la superficie forrajera del conjunto de todos los departamentos de la Argentina al norte del río Colorado se realizaron dos selecciones de los mismos. En primer lugar, se consideraron todos los departamentos cuya superficie forrajera representaba al menos el 70% de la superficie total. Mediante este filtro se buscó eliminar departamentos cuya dinámica del IVN, utilizada para estimar la PPNA, pudiese estar afectada por cultivos agrícolas. En segundo lugar se seleccionaron los departamentos de las siguientes provincias: La Pampa, San Luis, Buenos Aires, Córdoba, Santa Fe, Entre Ríos y Corrientes (Tabla 3.4). Esta decisión se basó en dos aspectos. En primer lugar, estas provincias concentran el 70% del stock ganadero vacuno nacional y los vacunos son el principal herbívoro doméstico, a diferencia de lo que sucede en muchas regiones áridas y semiáridas, donde herbívoros más pequeños son más relevantes (Oesterheld et al. 1992). En segundo lugar, los recursos forrajeros más frecuentes son áreas de pastizales, pasturas implantadas o verdes, y no bosques cuya dinámica del IVN, puede no estar reflejando la situación forrajera promedio. En este sentido se permitió que como máximo, el porcentaje de bosques o montes representara el 40% de la superficie forrajera (Tabla 3.4).

Provincia	n (departamentos)	Rango PPNA (kg Ms.ha ⁻¹ .año ⁻¹)	Rango carga (kg Pv.ha ⁻¹)	Rango proporción bosque o monte
Buenos Aires	36	982-6672	57-559	0,00-0,25
Córdoba	4	739-3292	40-210	0,02-0,38
Corrientes	21	2843-5452	186-489	0,00-0,24
Entre Ríos	10	3708-5154	266-406	0,00-0,35
Santa Fe	6	2446-5806	193-385	0,00-0,25
La Pampa	14	204-1838	11-329	0,00-0,40
San Luis	3	893-1281	100-175	0,00-0,35

Tabla 3.4. Descripción del rango de variación de la PPNA, la carga y la proporción de bosques o montes para el conjunto de departamentos utilizados para el análisis de la relación, en el tiempo, entre la carga y la PPNA.

Como resultado de las metodologías de estimación utilizadas, es importante resaltar que la carga animal solo puede variar entre años por fluctuaciones del número de individuos, ya que el peso individual y la superficie ganadera se tomaron como fijos.

Para construir el valor de PPNA, como se mencionó anteriormente, se utilizaron tres fuentes independientes de información. La radiación fotosintéticamente activa incidente se obtuvo de la base de datos utilizada en el sistema de seguimiento forrajero (Tabla 3.5). En particular, se utilizaron tres áreas diferentes de la base de datos y los departamentos de las provincias evaluadas se ubicaron dentro de cada una de estas tres áreas (Tabla 3.5).

	RFAI (Mj.m ⁻² .mes ⁻¹)		
	La Pampa; San Luis	Córdoba; Santa Fe; Buenos Aires	Entre Ríos; Corrientes
Ene	355	345	311
Feb	296	271	239
Mar	252	233	206
Abr	183	165	149
May	137	113	121
Jun	121	92	99
Jul	135	110	131
Ago	183	152	163
Sep	246	217	189
Oct	315	279	242
Nov	352	325	284
Dic	375	362	313
Total anual (Mj.m ⁻² .año ⁻¹)	2950	2663	2446

Tabla 3.5. Valores mensuales de radiación fotosintéticamente activa incidente, RFAI, en Mj.m⁻².mes⁻¹. Los encabezados que contienen los nombres de las provincias indican los valores de RFAI utilizados en los departamentos de cada una de ellas. Fuente de los datos: base de datos del sistema de seguimiento forrajero (Grigera et al. 2007).

Los valores de $fRFAA$ se obtuvieron a partir de una transformación de los valores de IVN (Grigera et al. 2007). A su vez, los datos del IVN fueron provistos por la plataforma TERRA que porta el sensor MODIS. Este sensor registra la radiación reflejada y emitida por la superficie terrestre y permite estimar atributos funcionales de ecosistemas con moderada resolución espacial (píxel de 230 m de lado, 5,3 ha de superficie) y alta resolución temporal (Huete et al. 2002). Esta plataforma se encuentra en la órbita matutina desde 1999. A partir de la información espectral registrada en forma diaria se realizan compuestos de 16 días, por lo que se cuenta con 23 datos para cada píxel por año (Huete et al. 2002). El índice espectral IVN es una combinación de dos áreas del espectro electromagnético, el área del rojo y la del infra-rojo cercano (ecuación 2)

$$IVN = (IRc - R) / (IRc + R) \quad (Ec. 2)$$

IRc es la proporción de la radiación incidente que es reflejada en el infra-rojo cercano por una superficie, y R es la proporción de la radiación incidente que es reflejada en la porción del rojo. El IVN, como se mencionó en la introducción de este capítulo, es un buen estimador de la $fRFAA$ porque canopeos fotosintéticamente activos absorben fuertemente la radiación incidente correspondiente al rojo y reflejan aquella asociada al infra-rojo cercano. Por lo tanto, canopeos con alta actividad fotosintética tendrán valores de IVN positivos y altos, mientras que áreas con baja cobertura o baja actividad fotosintética tendrán IVN bajos y cercanos a 0 (Tucker et al.1985). Los valores de IVN correspondieron al valor promedio por partido o departamento. Para ello, se compiló una base de datos del valor medio y su desvío estándar espacial para cada una de las 23 fechas por año para el período 2000-2010, para todos los departamentos de la Argentina al norte del río Colorado. Con esta información se estimó la $fRFAA$ a partir del modelo sugerido por Grigera et al. (2007). Este modelo, y como se mencionó anteriormente, contempla una relación exponencial creciente entre la $fRFAA$ y el IVN.

Los valores de eficiencia de conversión se obtuvieron de una compilación inédita correspondiente al sistema de seguimiento forrajero. Se tomaron los valores de eficiencia de conversión de 24 sitios, en donde cada sitio contaba con un rango de 40 a 60 valores de eficiencia de conversión, correspondientes a diferentes tipos de pasturas y pastizales de la Argentina. Específicamente se tomaron los valores medios de eficiencia de conversión de tres tipos de pastizales, templados con dominancia de especies C_3 con alta eficiencia ($0,69 \text{ g.Mj}^{-1}$) y baja eficiencia ($0,49 \text{ g.Mj}^{-1}$), y subtropicales con dominancia de especies C_4 ($0,62 \text{ g.Mj}^{-1}$). Los departamentos comprendidos en las provincias de La Pampa y San Luis recibieron los valores de baja eficiencia para sistemas templados. Los departamentos de las provincias de Córdoba, Buenos Aires y Santa Fe, recibieron los valores de alta eficiencia de sistemas templados. Finalmente, los departamentos de las provincias de Entre Ríos y Corrientes recibieron los valores de eficiencia para pastizales dominados por especies C_4 .

3.2.2 Análisis de los datos

Para alcanzar el primer objetivo se realizó un análisis de regresión simple entre el coeficiente de variación interanual de la carga animal y el coeficiente de variación interanual de la precipitación de los sistemas naturales (de baja y alta diversidad), pastoralistas y ganaderos a nivel de grupos de establecimientos. A su vez, y sólo para los sistemas ganaderos, a nivel departamental, se realizó un análisis de regresión lineal entre el coeficiente de variación de la carga animal y el coeficiente de variación de la PPNA, estimada a partir de información satelital.

Para los últimos dos objetivos se realizaron cuatro tipos de análisis de regresión lineal. En primer lugar, se desarrollaron los modelos temporales relacionando la carga de un año con la PPNA del mismo año. En segundo lugar, se desarrollaron modelos temporales donde la variable dependiente fue la carga del año en curso y la variable independiente fue el valor de la PPNA del año anterior. En tercer lugar, se desarrollaron modelos de regresión múltiple entre la carga y la PPNA del corriente año y la PPNA del año anterior, para cada uno de los departamentos analizados. En cuarto y último lugar, se desarrolló un modelo espacial donde la variable dependiente fue la carga promedio de cada departamento (2002-2009) y la independiente fue la PPNA promedio del departamento para el mismo período. Este análisis tuvo por objetivo desarrollar un modelo espacial con el cual contrastar los modelos temporales. Con el objetivo de observar si existe un nivel de inercia en la respuesta de la carga ante variaciones de la PPNA anual se compararon los valores de ajuste de los modelos de regresión considerando la PPNA del año corriente, o la PPNA del año anterior, o la PPNA del año corriente y del año anterior.

Con el objetivo de comparar la respuesta en un mismo sitio a través del tiempo (respuesta temporal), con la respuesta a lo largo de un gradiente regional de recursos (respuesta espacial), se realizó el cociente entre el estimador de la pendiente del modelo temporal y el estimador de la pendiente del modelo espacial, tal como se ha realizado para la relación entre la PPNA y la precipitación (Paruelo et al. 1999). Los valores que puede tomar este cociente indican la sensibilidad que presenta un partido o departamento a la variación entre años respecto de la variación promedio que hay a lo largo de un gradiente de recursos. Los valores del cociente mayores a 1 y menores a -1 indican que la respuesta temporal es más sensible que la respuesta espacial, en cambio valores entre -1 y 1 indican lo contrario. Este análisis se realizó para los modelos temporales que consideran a la PPNA del corriente año y, por otro lado, aquellos que consideran a la PPNA del año anterior.

3.3. Resultados

El coeficiente de variación inter anual de la carga animal no se relacionó con el coeficiente de variación inter anual de las precipitaciones, tanto en sistemas naturales como ganaderos (Figura 3.1). El coeficiente de variación inter anual de la carga de los sistemas ganaderos fue, en promedio, aproximadamente la mitad del de los naturales. Inclusive el coeficiente de variación fue menor que el del único sistema natural con alta diversidad de herbívoros (Figura 3.1). En la mayoría de los sistemas ganaderos, el coeficiente de variación de la carga fue menor que el de la precipitación. No se observaron sistemas ganaderos en sitios donde el coeficiente de variación de la lluvia fue mayor a 0,4. Estos resultados sugieren por un lado que en sistemas ganaderos el nivel trófico herbívoros es capaz de amortiguar la variabilidad del nivel trófico previo y, por otro lado, que en los sistemas ganaderos puede haber un desacople entre la variación de las precipitaciones y la variación de la PPNA, asociado a transformaciones del paisaje. Dentro de los sistemas naturales parecen diferenciarse dos grupos: sistemas en los que el coeficiente de variación de la carga animal es mayor al coeficiente de variación de las precipitaciones y sistemas donde ocurre lo contrario. En los sistemas de pastoralismo se observan valores muy similares entre ambas variables (Figura 3.1).

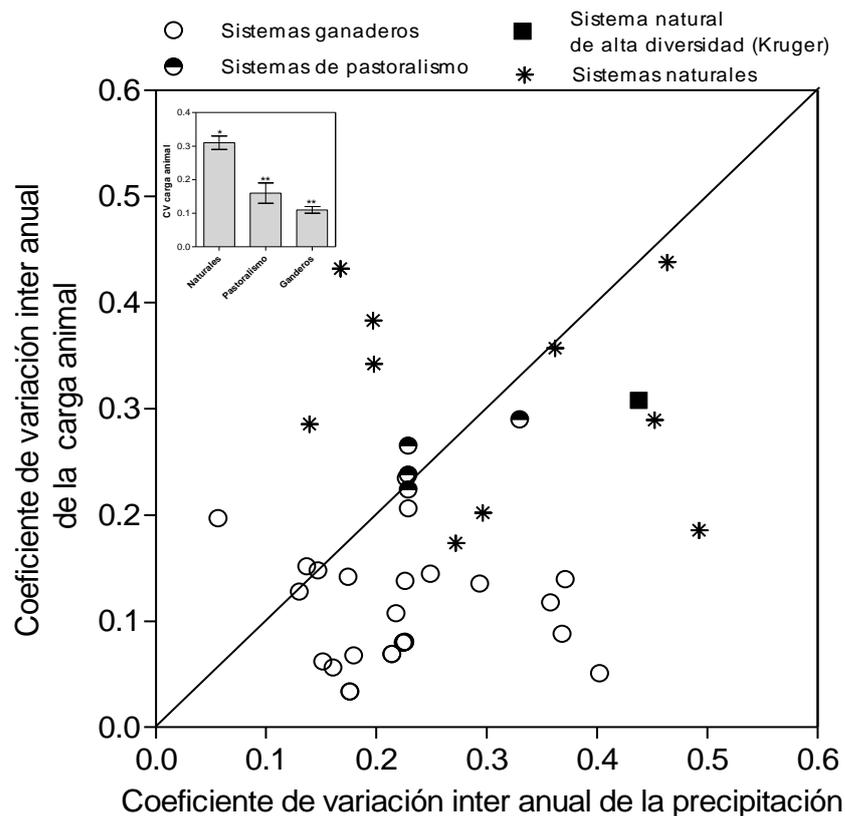


Figura 3.1. Relación entre la variación inter anual en la carga animal (CV) y la variación inter anual en la precipitación anual (CV). Se diferencian tres tipos de sistemas, naturales, de pastoralismo y ganaderos. El panel interno muestra los valores medios para el CV de la carga animal según los tres tipos de sistemas. Las barras indican el E.E. Los *;** indican diferencias significativas (F: 27,44; Valor $p < 0,0001$).

En los sistemas ganaderos es esperable que exista algún grado de desacople entre la variabilidad de la precipitación y la variabilidad de la PPNA, asociado a prácticas culturales. En este sentido, el coeficiente de variación inter anual de la carga animal, a nivel departamental, se relacionó en forma positiva con el coeficiente de variación inter anual de la PPNA (Figura 3.2). Sin embargo, al igual que con la variabilidad en las precipitaciones, la variabilidad de la PPNA fue dos veces mayor que la variabilidad de la carga animal (Figura 3.2). Llamativamente, a niveles relativamente bajos de variabilidad de las precipitaciones o de la de la PPNA, se observaron valores de variabilidad de carga por encima de la relación 1:1 en los sistemas ganaderos (Figuras 3.1 y 3.2).

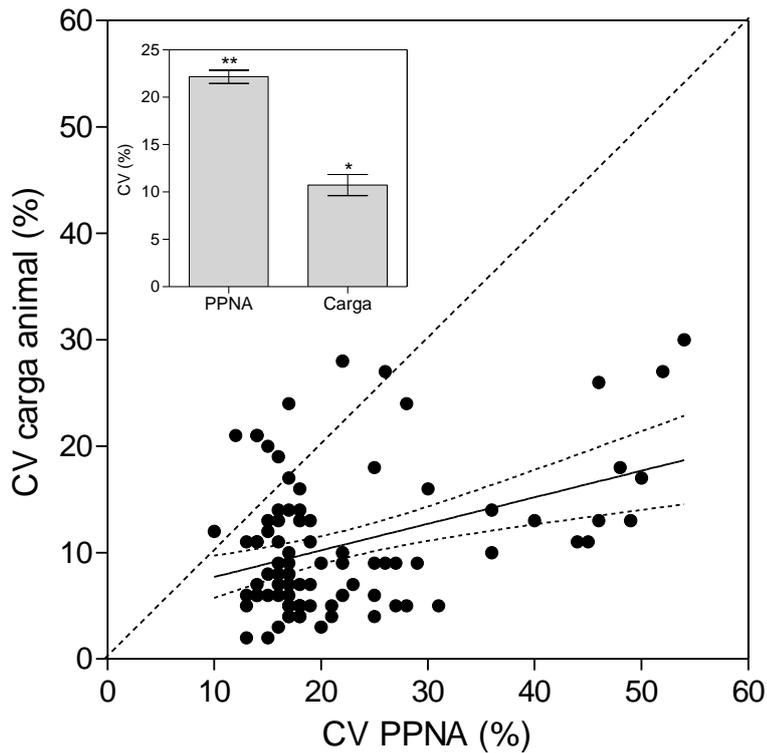


Figura 3.2. Relación entre la variación inter anual en la carga animal (CV) y la variación inter anual de la PPNA (CV) para el conjunto de departamentos en los que se estimó la relación entre la carga y la PPNA (a partir de información satelital). $CV_{\text{carga}} = 0,25 CV_{\text{PPNA}} + 5,21$; $R^2_{\text{ajustado}}: 0,15$ (Valor $p < 0,0001$), las líneas punteadas representan el intervalo de confianza del 95%. La figura interna muestra el valor medio del CV de la carga y del CV de la PPNA para el mismo conjunto de datos. Las barras indican el E.E. Los *, ** indican diferencias estadísticamente significativas (F: 76,41; Valor $P < 0,0001$).

La relación temporal entre la carga y la PPNA, considerando alguno de los tres modelos posibles, carga en $f(PPNA_t)$, carga en $f(PPNA_{t-1})$ o carga en $f(PPNA_t + PPNA_{t-1})$, fue significativa en el 32% (N=30) de los 94 departamentos provinciales analizados (Tabla 3.6). Dentro de este grupo, en el 77% de los departamentos (N=23), la variación de la carga fue mejor explicada por una combinación de la PPNA del año corriente y el del año anterior, carga en $f(PPNA_t + PPNA_{t-1})$ (Tabla 3.6). En el 23%

restante el mejor modelo incluyó sólo la PPNA del año corriente, en el 16% de los casos, o del año anterior, en el 7% de los casos (Tabla 3.6).

	Carga: f(PPNA)	Carga: f(PPNA _{t-1})	Carga: f(PPNA;PPNA _{t-1})	Total de casos
1 # casos por modelo con MAX R ² ajustado	5	2	23	30
2 # total de casos valor p <0,09	23 (24%)	15 (16%)	25 (26,6%)	
Media R ² ajustado (Desvío estándar)	0,44 (0,14)	0,43 (0,17)	0,67 (0,13)	

Tabla 3.6. Número de departamentos en los que se observó: 1) el mejor de los tres modelos posibles de relación temporal entre la carga y el PPNA, y 2) el número total de casos significativos por modelo. Los modelos posibles contemplaron solo la relación con el PPNA del año en curso Carga: f(PPNA), o con el año anterior Carga: f(PPNA_{t-1}), o con ambos momentos Carga: f(PPNA;PPNA_{t-1}).

El porcentaje de variación explicado por cada modelo varió sensiblemente. Los modelos que consideraron sólo la PPNA del año en curso o la PPNA del año anterior explicaron en promedio el 44% de la variación inter anual de la carga (Tabla 3.6). En cambio, los modelos que consideraron la PPNA del año en curso y la del año anterior, en promedio explicaron el 67% de la variación en la carga. Es decir, que se observó un efecto de inercia, que se pudo visualizar en el mayor número de departamentos donde la relación entre la carga y la PPNA del año en curso y del año anterior fue significativa, y en el porcentaje de la variación de la carga explicada por este tipo de modelo (Tabla 3.6).

Como se mencionó en la sección materiales y métodos, se generó un modelo espacial de la relación entre la carga y la PPNA, con el fin de comparar los modelos temporales de cada departamento. Entre departamentos la carga aumentó con el valor promedio de PPNA, la cual explicó el 65% de la variación de la carga (Figura 3.3). El estimador de la pendiente de dicho modelo, $0,06 \text{ kg Pv.kg Ms}^{-1}$, se utilizó como denominador de la relación entre la pendiente temporal de cada departamento y el modelo espacial.

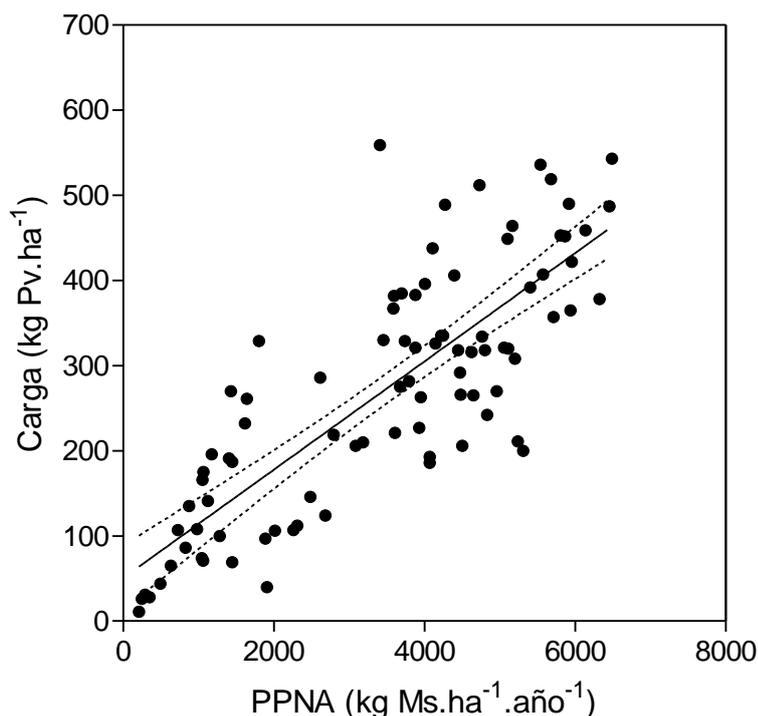


Figura 3.3. Relación entre la carga promedio y la PPNA, promedio por departamento. Cada punto representa un partido o departamento de la Argentina (al norte del río Colorado, en los que domina la ganadería bovina). La línea completa representa el ajuste del modelo de regresión lineal, las líneas punteadas representan el intervalo de 95% de confianza. $n = 94$. Modelo regional: $Carga \text{ (kg Pv.ha}^{-1}\text{)} = 0,06 \text{ PPNA} + 50,6$; R^2 : 0,65; Valor $p < 0,05$.

La comparación de los patrones temporales con el patrón espacial presentó resultados contrastantes a lo largo del gradiente regional de PPNA (Figura 3.4). Al analizar el cociente entre la pendiente del modelo de regresión simple entre la carga y la PPNA del corriente año, se observó que la pendiente del modelo temporal fue menor a la del modelo espacial en el 96% de los departamentos, en los que se observó un modelo estadísticamente significativo. (Figura 3.4 panel superior). En un departamento la pendiente del modelo temporal fue mayor a la pendiente espacial. En este caso, el valor del estimador de la pendiente temporal fue $-0,07 \text{ kg Pv.ha}^{-1}.\text{kg Ms}^{-1}$. A lo largo de todo el gradiente se observaron valores del cociente cercanos a cero, lo cual indica que la carga no varió con la PPNA a través del tiempo (Figura 3.4 panel superior). En el caso del modelo temporal basado en la PPNA del año anterior, la pendiente del modelo temporal fue menor a la del modelo espacial en el 100% de los departamentos, en los que se observó un modelo estadísticamente significativo (Figura 3.4 panel inferior).

Entre ambos tipos de modelos, carga-PPNA versus carga-PPNA_{t-1}, se observaron diferencias en dos aspectos (Figura 3.4). En primer lugar, la media de los valores de las pendientes para la relación entre la carga y la PPNA del corriente año, y en términos absolutos fue un 8,6% mayor respecto de la relación con la PPNA del año anterior. En segundo lugar, el número de departamentos en los que se observó una

relación entre la carga y la PPNA del corriente año fue un 19% mayor respecto de los que consideraron el año anterior.

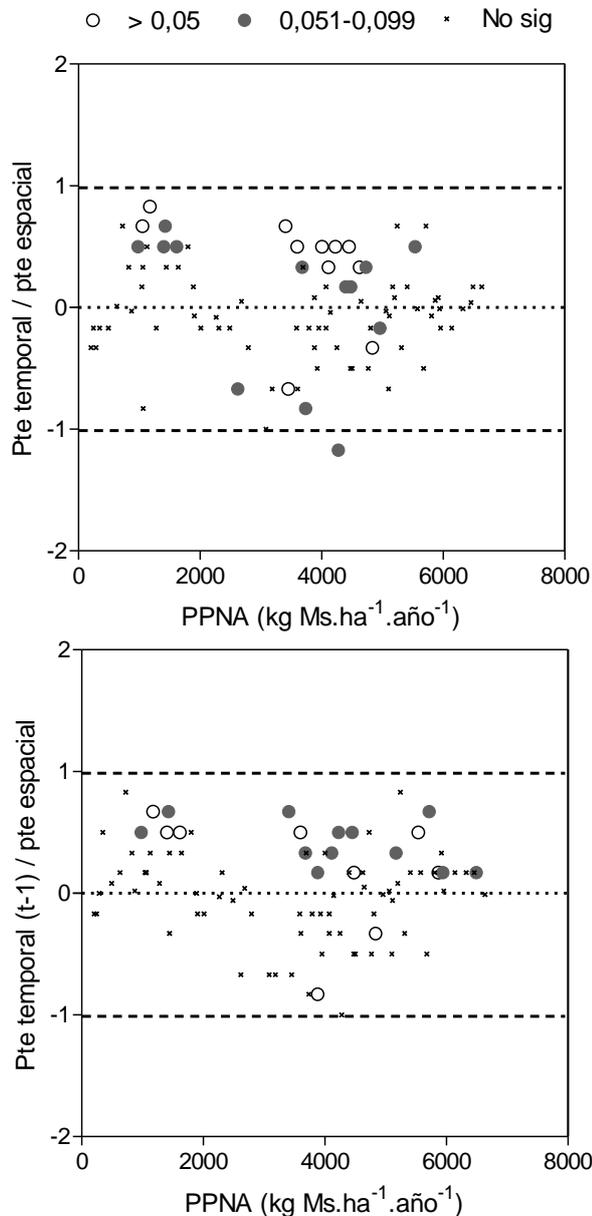


Figura 3.4. Panel superior: Cociente entre la pendiente de la relación entre la carga y la PPNA del corriente año (Pte temporal) para cada departamento, modelo temporal, y la pendiente de la misma relación regional (Pte espacial), modelo espacial, a lo largo de un gradiente de PPNA. Panel inferior: Cociente entre la pendiente de la relación entre la carga y la PPNA del año anterior (T-1) para cada sitio (Pte temporal T-1), modelo temporal, y la pendiente del modelo regional. (n=94). Cada punto representa un departamento para el que se estimó la relación temporal entre la carga animal y la PPNA. Los círculos indican una relación estadísticamente significativa del modelo temporal en la relación entre la carga animal y la PPNA, ya sea del año en curso o del año anterior.

3.4 Discusión

Este análisis sobre la variación temporal de la carga a lo largo de gradientes regionales mostró que: (1) el coeficiente de variación inter anual de la carga animal no se relacionó con el coeficiente de variación inter anual de la lluvia, fue menor en los sistemas ganaderos que en los naturales, incluido el único caso con alta diversidad de herbívoros dentro de un sistema natural, (2) En los sistemas ganaderos a nivel departamental, sí se relacionó en forma positiva con el coeficiente de variación de la PPNA, pero en promedio el CV de la PPNA fue el doble que el CV de la carga. (3) En la amplia mayoría de los sitios analizados, la pendiente, en términos absolutos, de la relación entre la carga animal y la PPNA a través del tiempo fue menor a la pendiente de esta misma relación en el espacio. A su vez, las pendientes de los modelos temporales fueron tanto positivas como negativas.

En relación al primer resultado es importante resaltar dos aspectos. Por un lado, la falta de relación entre el coeficiente de variación inter anual de la carga animal, determinante de la producción secundaria, con el de la precipitación es análoga a la falta de relación observada entre el coeficiente de variación de la PPNA con el coeficiente de variación de la lluvia a escala continental (Paruelo & Lauenroth 1998, Knapp & Smith 2001). En este último estudio se propuso que los ecosistemas dominados por plantas con estrategias *r* presentaban un mayor coeficiente de variación inter anual de la PPNA que aquellos dominados por especies *K* (Knapp & Smith 2001). En este estudio, las estrategias *r* o *K* de las especies animales no parecen haber tenido una relevancia importante para diferenciar a los sistemas. Por ejemplo, el conjunto de sistemas naturales que presentaron coeficiente de variación de la carga mayor que el de la lluvia correspondieron tanto a sistemas dominados por animales pequeños, *r* (15 kg de peso vivo para las ovejas de Soay Owen-Smith 2010), como por animales grandes, *K*, de más de 500 kg de peso vivo (alces; Owen-Smith 2010). Por otro lado, y en relación al menor coeficiente de variación inter anual de la carga animal en los sistemas ganaderos respecto de los sistemas naturales, de baja y alta diversidad de herbívoros, representa una de las primeras mediciones del impacto humano sobre la variabilidad de la carga animal. Este patrón estaría asociado a cuatro mecanismos principales, tendientes a disminuir la variación temporal, el uso de suplementos para paliar momentos de escasez, los cuidados sanitarios, la eliminación de depredadores, y la incorporación de aguadas artificiales en el paisaje. Por ejemplo, y respecto de este último factor, la incorporación de aguadas artificiales en áreas de sabanas en Sudáfrica disminuyó las variaciones inter anuales en el número de individuos de elefantes (Chamaillé-Jammes et al. 2007).

Respecto a la relación entre la carga y la PPNA, tanto del año en curso como del anterior, y manteniendo la analogía con la relación entre la PPNA y la lluvia Lauenroth & Sala (1992), Paruelo et al. (1999) y Oesterheld et al. (2001) postularon y mostraron que una menor pendiente en la relación temporal entre la PPNA y la lluvia respecto del modelo espacial se debe a restricciones que limitan la capacidad de respuesta de los sistemas ante cambios entre años en la disponibilidad de recursos. En particular, propusieron y mostraron el efecto de años anteriores (Lauenroth & Sala 1992, Paruelo et al. 1999 y Oesterheld et al. 2001). En la relación entre la carga y la PPNA, también se observó un efecto de años anteriores. Por ejemplo, considerar la disponibilidad del año en curso y del año anterior explicó mejor la variación entre años de la carga, respecto a cada una de ellas por separado. Este patrón coincide con el observado en sistemas naturales por otros autores (Coghenour & Singer 1996, Pettorelli et al. 2006).

Además de esta limitante, el impacto humano, pareció ser un factor importante en la relación entre la carga animal y la PPNA. Este impacto se puede visualizar a través de

dos patrones. En primer lugar, a través del patrón de relación negativa entre la carga y la PPNA. Para ello, resulta necesario comprender el mecanismo de esta relación. Se pueden identificar dos escenarios de dinámicas temporales de la carga y la PPNA que conducen a relaciones con pendientes negativas (Figura 3.5). El primer escenario se relaciona con una tendencia temporal marcada, es decir a lo largo del período estudiado aumenta la carga y la PPNA disminuye (Figura 3.5 escenario 1). El segundo escenario representa una dinámica temporal asincrónica, es decir aumenta la carga y disminuye la PPNA o sucede lo contrario (Figura 3.5 escenario 2). Todos los sistemas observados con pendientes negativas se ajustaron al escenario 1 (Figura 3.5). Es decir, la carga aumentó en el tiempo conjuntamente con una disminución de la PPNA.

Para este patrón, existen dos posibles mecanismos. El primer mecanismo posible es que se está observando un efecto negativo de la herbivoría sobre la PPNA. Es decir, que pueden existir factores externos que condujeron a un aumento de carga en detrimento de la oferta de los recursos forrajeros. Un escenario posible es que haya existido una serie de años secos, pero independientemente de ello en esos sitios siguieron aumentando la carga. Recientemente, se mostró que la última década presentó un descenso muy generalizado de la PPNA a nivel mundial (Zhao & Running 2010).

El segundo mecanismo, puede estar dado por prácticas de manejo asociadas a un cambio en el uso de la tierra. En particular, el reemplazo de superficies de bosque o pastizales naturales por cultivos forrajeros estacionales puede disminuir el IVN y, por lo tanto, disminuir la PPNA anual (Guerschman & Paruelo 2005). Estos cultivos tienen por objetivo aumentar la oferta de forraje en momentos limitantes para la producción animal. La vía de acción de estos recursos, muchas veces no está focalizada en un aumento importante de la PPNA, sino en mejorar los atributos de la calidad de la vegetación consumida, y aumentar la PPNA estacional de un momento limitante, como puede ser el invierno. Al movilizar dicha limitante es probable que se pueda aumentar la carga animal, en detrimento de la PPNA total anual.

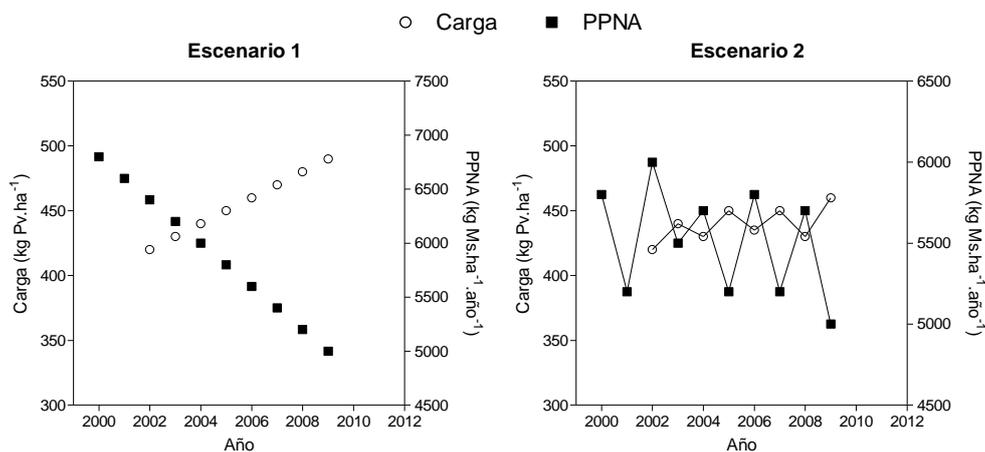


Figura 3.5. Diferentes escenarios en la dinámica de la carga y PPNA, a través del tiempo, que conducen a una relación temporal negativa entre ambas variables.

El segundo factor relacionado con el impacto humano se asocia a que una buena proporción de los departamentos estudiados no presentaron un patrón

estadísticamente significativo entre ambas variables, carga y PPNA, y que el coeficiente de variación inter anual de la carga animal fue estadísticamente más bajo que el de la PPNA. La falta de una relación entre la carga y la PPNA sugiere un desacople de esta relación. Este patrón, junto con el menor coeficiente de variación en la carga respecto del de la PPNA, sería una medida del efecto humano en desacoplar las variaciones de la disponibilidad de recursos de las de la carga animal.

Capítulo IV. Variación estacional del índice de cosecha ante cambios de la PPNA y la carga

4.1 Introducción

El segundo capítulo de esta tesis intentó describir las variaciones del índice de cosecha entre sitios. En este capítulo se tratan las variaciones estacionales del índice de cosecha. Este componente resulta fundamental para establecer el nivel de producción secundaria, a partir de conocer la PPNA. Por ejemplo, a lo largo de un gradiente regional de productividad primaria, el índice de cosecha de sistemas naturales varía 1683 veces, desde 0,05% hasta 93%. En cambio, la eficiencia de producción lo hace 75 veces, desde 0,34% hasta 25% (calculado a partir de McNaughton et al. 1989 y 1991). A la luz de estos datos resulta crucial conocer los factores que regulan las variaciones del índice de cosecha a escala local. En particular, existen dos vacíos de conocimiento. En primer lugar, no existen claras descripciones sobre la relación entre el índice de cosecha con sus componentes. En segundo lugar, el conocimiento sobre su variación estacional es muy escaso.

El índice de cosecha, IC, resulta del cociente entre el consumo y la PPNA, (Ec. 1).

$$IC = \text{Consumo} / \text{PPNA} \quad (\text{Ec. 1})$$

A su vez, dado que el consumo resulta del producto entre la carga y el consumo individual, el índice de cosecha se puede expresar a través de tres componentes (Ec. 2)

$$IC = (\text{Carga} \times \text{consumo individual}) / \text{PPNA} \quad (\text{Ec. 2})$$

En algunos sistemas naturales y ganaderos, como se mencionó en la introducción de esta tesis, el índice de cosecha aumenta a lo largo de gradientes regionales desde sitios de baja PPNA a sitios de alta PPNA. En sistemas naturales dominados por herbívoros homeotermos, varía desde 30% con una PPNA de 1200 kg MS.ha⁻¹.año⁻¹ hasta 85% con una PPNA de 16100kg MS.ha⁻¹.año⁻¹ (Oesterheld et al. 1999). En sistemas ganaderos, varía desde 5% con una PPNA de 500 kg MS.ha⁻¹.año⁻¹ hasta 60% con una PPNA de 7500 kg MS.ha⁻¹.año⁻¹ (Golluscio et al. 1998, a partir de Oesterheld et al. 1992). Holecheck (1989) resumió los valores de índice de cosecha de un gran número de trabajos de diversas áreas ganaderas de los Estados Unidos. En particular, detalló que desde los 100 mm de precipitación anual hasta 1750 mm el índice de cosecha varió desde 25% hasta 60% respectivamente (Holecheck 1989).

A pesar de este conocimiento a nivel regional, la inclusión del índice de cosecha en decisiones sobre sistemas ganaderos suele ser confusa. Por ejemplo, Díaz Solís et al. (2009) desarrollaron un modelo para la gestión ganadera en un sistema árido de Méjico. Para poder determinar la carga establecieron un valor constante del índice de cosecha, 60%. A pesar de hacer explícito dicho valor, no quedan claros los criterios seguidos para definirlo. A su vez, el valor utilizado es equivalente al observado en sistemas ganaderos sub-húmedos por Golluscio et al. (1998) o húmedos por Holechek (1989). Por su parte, Beukes et al. (2002) al desarrollar un modelo de retorno económico en relación al tipo de sistema de manejo animal establecieron de una manera poco clara que el índice de cosecha era una función inversa del tamaño de los potreros: a potreros de más 200 ha se les asignaba un índice de cosecha del 20%, mientras que a potreros de menos de 30 ha se les asignaba un índice de cosecha del 80%. A su vez, determinaron que el uso de estimulantes de la actividad ruminal incrementaba el índice de cosecha en un 50% respecto del valor dado por el tamaño del potrero (Beukes et al. 2002). A pesar de hacer explícitos estos valores, no describieron el mecanismo de la relación entre el tamaño del potrero y el índice de cosecha alcanzable. Tampoco describieron cómo obtuvieron dichos valores de índice de cosecha.

Los antecedentes mencionados no consideraron dos aspectos. En primer lugar, no hicieron explícita la relación esperada entre el índice de cosecha y sus componentes. En segundo lugar, no consideraron variaciones en el tiempo, tanto entre años como dentro de un mismo año. En relación al primer aspecto, sólo en un antecedente, Macdonald et al. (2008), se mostró que el índice de cosecha no necesariamente era un reflejo de la carga: ante una duplicación de la carga, el índice de cosecha solo aumentó un 20%. Sin embargo, no llegaron a determinar si esta desproporción fue explicada por cambios del consumo individual, de la PPNA o de ambos. Por su parte el consumo individual, expresado como porcentaje del peso vivo puede variar entre un mínimo de 0,5% y un máximo de 3,6% (Mathis 2000)

En relación al segundo aspecto, las variaciones temporales del índice de cosecha han sido muy poco cuantificadas, y menos aun se han explorado las causas de sus posibles variaciones. Vecchio et al. (2008) estimaron el índice de cosecha, para tres años consecutivos, en dos comunidades de pastizales de la Pampa Inundable con PPNA contrastante. En la comunidad de mayor PPNA, 3300 kg Ms.ha⁻¹.año⁻¹, el índice de cosecha promedio fue 76% y el coeficiente de variación inter-anual 7%. En la comunidad de menor PPNA, 1617 kg Ms.ha⁻¹.año⁻¹, el índice de cosecha promedio fue 62% y el coeficiente de variación 15% (Vecchio et al. 2008). Por su parte Kennedy et al. (2006) estimaron el índice de cosecha contemplando diferencias entre principios y fines de primavera, y variaciones de la carga animal. En todos los casos el índice de cosecha fue superior al 73% y alcanzó un valor máximo de 87%. Dicho valor se alcanzó a inicios de la primavera con altas cargas. En este momento del año la PPNA era menor respecto de los otros momentos evaluados.

De los antecedentes anteriormente descriptos se desprenden al menos dos aspectos relacionados con los vacíos de conocimiento mencionados. El primero está asociado a los cambios estacionales del índice de cosecha y el segundo a la importancia relativa de la carga en modificar dicho valor. En relación al primer vacío, un patrón esperable indicaría que ante los cambios en la dinámica estacional de la PPNA, y con similares valores de carga a lo largo del año, se observarían valores altos de índice de cosecha en los momentos de baja PPNA. El mecanismo asociado a este patrón estaría dado porque a lo largo del año, entre estaciones, la carga no cambia y la PPNA puede variar hasta 10 veces. Para que se cumpla esta hipótesis el nivel de carga debe ser lo suficientemente alto para que en el momento de menor PPNA el consumo se vea restringido. Esta situación es habitual en cualquier sistema ganadero donde la base de la alimentación es el forraje en pie (Holecheck 1989). Sin embargo, la estructura de la vegetación y su calidad pueden restringir el nivel de respuesta en el índice de cosecha. En momentos en que la PPNA es baja, la proporción de tejidos de baja calidad es mayor (Sala et al. 1981). Este factor debiera ser una limitante al consumo por individuo y, por lo tanto, limitaría el índice de cosecha. A su vez, la estructura de la vegetación puede presentar un porte que limita el acceso de los animales, lo cual también tendría una incidencia negativa en el valor esperado de índice de cosecha.

En relación al segundo vacío, es esperable que a igual valor de PPNA, aumentos de la carga por encima de cierto umbral disminuyan el consumo individual, pero aumenten el consumo por hectárea. Como consecuencia de ello, aumentaría el índice de cosecha. Sin embargo, y al tomar en cuenta el único antecedente, Macdonald et al. (2008), este patrón parece poco relevante.

4.1.1. Objetivo

Cuantificar las variaciones estacionales del índice de cosecha ante cambios del tipo de comunidad vegetal y la carga.

4.2. Materiales y métodos

4.2.1. Diseño experimental

Para lograr este objetivo se trabajó dentro de un establecimiento ganadero en dos ambientes contrastantes por su disponibilidad de recursos, productividad y composición florística, en las cuatro estaciones del año, con tres niveles de carga animal.

El contraste de situaciones asociadas a diferente PPNA se logró mediante el estudio de dos ambientes marcadamente diferentes. En un establecimiento ganadero ubicado en la Depresión de Laprida (Batista et al. 1988), en el partido de Gral. Lamadrid, 37° 17' 41,54'' LAT sur y 61° 28' 21,21'' LON oeste, se seleccionaron dos lotes que presentaban niveles contrastantes de PPNA total anual, asociados a dos tipos de recursos forrajeros denominados localmente pastura de loma y pastizal de bajo. Las pasturas de loma, en rotación con agricultura, tienen una base de dos especies, *Festuca arundinacea* y *Medicago sativa*. El pastizal de bajo, dominado por *Stipa formicarum*, *Distichlis sp.* y *Panicum sp.*, presenta una composición florística similar a las comunidades III y V descritas por Batista et al. (1988). Tanto la pastura como el pastizal presentan similar dinámica estacional de la PPNA, con valores máximos en primavera y mínimos en invierno (Grigera et al. 2007). Sin embargo, las pasturas de loma alcanzan valores de PPNA 2,3 veces superiores a los pastizales de bajo (Grigera et al. 2007).

Con el objetivo de estimar la dinámica estacional del índice de cosecha se realizaron mediciones en cuatro momentos a lo largo de 2010: en febrero (verano), abril (otoño), agosto (invierno), y noviembre (primavera).

Con el objetivo de evaluar los efectos de la carga animal, se establecieron corrales en cada uno de los dos lotes y dentro de ellos se manejaron distintas cargas. En la pastura, el área clausurada fue de 5000 m² y en el pastizal fue de 20000 m². En cada corral, se determinaron pequeñas parcelas alambradas de tamaño variable a lo largo del año para que correspondieran a tres niveles de carga, 0,95; 1,2 y 1,5 vacas.ha⁻¹, mediante el uso de un animal por parcela. Como cada nivel de carga contó con cuatro réplicas, se utilizaron 24 vacas de 400 kg de peso vivo (dos sitios x tres niveles de carga x cuatro réplicas). Para mantener la independencia de los tratamientos, dentro del corral se sortearon los espacios que ocuparía cada ensayo estacional. Es decir, cada ensayo estacional fue independiente de las otras estaciones. Dentro de cada ensayo estacional se sortearon las repeticiones de los tratamientos de carga. Es decir, los tratamientos de carga fueron independientes entre sí, pero compartieron un mismo espacio dentro de cada estación.

La lógica general del ensayo se explica en este párrafo, mientras que los detalles de procedimiento se explican en los párrafos siguientes. El diseño experimental buscó representar tres sistemas ganaderos en cada comunidad vegetal, sometidos a pastoreos con descansos con tres niveles de carga. Para ello, se buscó representar durante una ventana de tiempo acotada, cuatro días, la situación promedio dentro de cada estación del año, 90 días. Para ello, se estimó el consumo esperado para cada nivel de carga, basado en un consumo de 3% del peso vivo, y se estimó la PPNA de cada estación a partir del sistema de seguimiento forrajero. El cociente entre el consumo esperado para cada nivel de carga y la PPNA de la estación dio como resultado un índice de cosecha esperado (Consumo / PPNA). Para reproducir en cuatro días una presión de pastoreo coincidente con tal índice de cosecha, se estimó

la biomasa acumulada al comienzo del ensayo y se asignó la carga instantánea necesaria para que con un nivel de consumo del 3% del peso vivo se consumiera el porcentaje de la biomasa indicado por el índice de cosecha esperado. Por lo tanto, si bien estrictamente el índice de cosecha es el cociente entre consumo y productividad, bajo las condiciones del ensayo se consideró al cociente entre consumo y biomasa acumulada como índice de cosecha.

Los tres tratamientos de carga fueron establecidos de manera que el índice de cosecha esperado en el tratamiento de menor carga no superara el 100%. El consumo para cada uno de los niveles de carga se estimó como el producto entre el nivel de carga, el peso vivo y el consumo individual expresado como un porcentaje del peso. Para ello, se utilizó un peso vivo por individuo de 400 kg y un consumo individual esperado del 3% del peso vivo, respetando los tres niveles de carga anteriormente mencionados y un período de ocupación de 90 días, es decir el largo de cada estación del año. La PPNA de cada estación se estimó a partir de la suma de la PPNA mensual durante los 90 días de cada estación del año. El valor de PPNA se obtuvo del sistema de seguimiento forrajero (Grigera et al. 2007) implementado en cada uno de los dos recursos forrajeros y para estos lotes específicamente.

Por definición, el índice de cosecha esperado aumenta con la carga (que afecta al numerador del índice) y disminuye con la PPNA (denominador del índice). Como consecuencia del patrón estacional de la PPNA, el índice de cosecha esperado fue máximo en otoño e invierno y mínimo en primavera (Tabla 4.1). A su vez, para las altas cargas el índice de cosecha esperado superó al 100% en los períodos más restrictivos (Tabla 4.1). Esto fue consecuencia planificada por el diseño, que buscó generar situaciones en las que el consumo individual real se vea limitado, es decir que sea menor al 3% del peso vivo. También se destaca que excepto en el invierno, cuando ambos sistemas tienen igualmente baja PPNA, el índice de cosecha esperado fue mayor en el pastizal de bajo que en la pastura de loma debido a la menor PPNA del primero (Tabla 4.1).

A campo, se estimó la biomasa acumulada y se ajustó la carga mediante el tamaño de la parcela como para que el porcentaje de consumo (consumo / biomasa acumulada y estimador de la PPNA acumulada) luego de cuatro días de pastoreo, a razón del 3% del peso vivo, fuera igual al índice de cosecha esperado según la Tabla 4.1. Esto significó que en cada una de las cuatro estaciones del año, se armaron 24 parcelas para ajustarse a los tratamientos de carga.

Momento del año	Índice de cosecha esperado (%)					
	Pastizal de bajo			Pastura		
	1,55 <i>ind.ha⁻¹</i>	1,2 <i>ind.ha⁻¹</i>	0,95 <i>ind.ha⁻¹</i>	1,55 <i>ind.ha⁻¹</i>	1,2 <i>ind.ha⁻¹</i>	0,95 <i>ind.ha⁻¹</i>
Otoño	147	114	90	138	107	85
Invierno	155	120	95	155	120	95
Primavera	76	59	46	51	40	32
Verano	91	71	56	71	55	43

Tabla 4.1. Valores de índice de cosecha esperados en cada uno de los tres niveles de carga y momento del año para ambos recursos forrajeros, pastizal y pastura. Nótese que en algunos períodos y niveles de carga el índice de cosecha esperado es mayor al 100%, en esos casos se espera que exista una restricción al consumo individual, es decir que sea menor que el 3% del peso vivo.

4.2.2. Toma de datos

Para estimar la biomasa con una alta precisión, y cubriendo la totalidad de las áreas clausuradas, se utilizó un método indirecto, a través de dos modelos de “pasturómetro” (Martín et al. 2005), uno correspondiente al INTA y otro realizado por el Ing. Agr. Martín Durante, de la cátedra de Ecología de la FAUBA. Ambos instrumentos están compuestos por una vara cilíndrica de aluminio de 150 cm de largo, graduada con una precisión de 0,5 cm, sobre la que se desplaza suavemente una placa de aluminio de 40x40 cm. La superficie de aluminio ejerce una presión de 2 kg.m⁻². Al apoyar la superficie de aluminio sobre el terreno, la vegetación ejerce una fuerza opuesta a la dada por el peso de la superficie de aluminio, y esto desplaza hacia arriba dicha superficie. La altura del desplazamiento está positivamente relacionada con la biomasa.

Para traducir los valores de altura registrados a través del pasturómetro en términos de biomasa se realizaron cosechas de calibración y se analizaron mediante regresión lineal simple. En cada estación se realizaron dos calibraciones en cada recurso forrajero, una a la entrada y otra a la salida de los animales. En cada una se realizaron entre 6 y 10 cosechas de biomasa tratando de abarcar todo el rango de variación.

Las mediciones del pasturómetro explicaron entre el 52% y 94% de la variación de la biomasa (Tabla 4.2). En el sitio de pastura el uso del pasturómetro explicó entre el 52% y el 94% de la variación en la biomasa, mientras que en el pastizal explicó entre el 74% y el 90% (Tabla 4.2). En el recurso forrajero pastura, en el otoño los modelos pre-pastoreo (Pre) y pos-pastoreo (Pos) resultaron diferentes entre sí, mientras que fueron similares en los restantes períodos (Tabla 4.2). En el recurso pastizal, los modelos surgidos de la calibración también fueron diferentes en el otoño, como así también en el invierno y el verano.

Sitio	Estación	Modelo	R ² ajustado
Pastura	Otoño	Biomasa (Pre kg.ha ⁻¹) = 304,35 + 169,71 altura cm	0,64
		Biomasa (Pos kg.ha ⁻¹) = 103,26 + 189,78 altura cm	0,55
	Invierno	Biomasa (Pre kg.ha ⁻¹) = 17251 - 516,37 altura cm	0,94
		Biomasa (Pos kg.ha ⁻¹) = 14893 - 438,98 altura cm	0,85
	Primavera	Biomasa (Pre kg.ha ⁻¹) = 8957 - 255,08 altura cm	0,52
		Biomasa (Pos kg.ha ⁻¹) = 10702 - 244,84 altura cm	0,65
	Verano	Biomasa (Pre kg.ha ⁻¹) = 332,05 + 171,92 altura cm	0,77
		Biomasa (Pos kg.ha ⁻¹) = 329,36 + 147,85 altura cm	0,89
Pastizal	Otoño	Biomasa (Pre kg.ha ⁻¹) = 1531,4 + 53,359 altura cm	0,77
		Biomasa (Pos kg.ha ⁻¹) = -90,87 + 105,19 altura cm	0,85
	Invierno	Biomasa (Pre kg.ha ⁻¹) = 7793,8 - 237,17 altura cm	0,90
		Biomasa (Pos kg.ha ⁻¹) = 11462 - 365,86 altura cm	0,87
	Primavera	Biomasa (Pre kg.ha ⁻¹) = 8384,7 - 200,07 altura cm	0,74
		Biomasa (Pos kg.ha ⁻¹) = 7044,1 - 194,24 altura cm	0,80
	Verano	Biomasa (Pre kg.ha ⁻¹) = 66,49 + 107,27 altura cm	0,79
		Biomasa (Pos kg.ha ⁻¹) = 14,624 + 82,93 altura cm	0,71

Tabla 4.2. Modelos de calibración del pasturómetro según el sitio y el momento de medición, pre-pastoreo (Pre) y pos-pastoreo (Pos). Los modelos con fondo en color gris corresponden al modelo del pasturómetro desarrollado por el INTA, los restantes corresponden al modelo de pasturómetro desarrollado por el Ing. Agr. Martín Durante. Las diferencias en los signos de los parámetros de las ecuaciones, entre modelos de pasturómetro, se debieron a la graduación de la escala del pasturómetro.

A partir de las calibraciones anteriormente mencionadas, se estimó la biomasa total presente a la entrada y a la salida de los animales en cada parcela mediante registros de pasturómetro. Cada una de las veinticuatro parcelas se dividió en una grilla de medición con más de 120 puntos. Luego, se tomó el promedio por parcela de las mediciones con el pasturómetro a la entrada y a la salida de los animales. El promedio de cada parcela se utilizó para estimar la biomasa a partir de las regresiones de calibración mencionadas anteriormente.

4.2.3. Variables de respuesta

Las estimaciones de la biomasa previas a la entrada y a la salida de los animales permitieron estimar el consumo por parcela, la biomasa disponible y el consumo individual expresado como porcentaje del peso vivo. El consumo por parcela se estimó como la diferencia entre la biomasa presente a la entrada de los animales y la biomasa remanente a su salida. La biomasa disponible, se estimó a partir de la biomasa previa a la entrada de los animales. Esta estimación fue una medida de la biomasa acumulada en cada período del año. A partir de estas medidas fue posible estimar el índice de cosecha como el cociente entre la biomasa removida y la biomasa previa a la entrada de los animales (biomasa acumulada). El consumo individual expresado como el porcentaje del peso vivo diario, se estimó como el cociente entre el consumo por parcela, el peso de cada animal, 400 kg de peso vivo, y el tiempo de ocupación, 4

días, como se mencionó anteriormente esta ventana de tiempo fue una medida de lo esperado en 90 días.

4.2.4. Análisis de datos

Para evaluar el efecto de la carga y el momento del año sobre el índice de cosecha se realizaron análisis de varianza. Para evaluar la relación entre el índice de cosecha y sus otros dos componentes, la biomasa disponible y el consumo individual se utilizaron técnicas de regresión. Dentro de los análisis de regresión se ajustaron dos tipos de relaciones lineales, simples o en el caso en que no se observó un ajuste, polinómicas de grado dos. A su vez, se realizó un análisis de regresión múltiple exhaustivo con el objetivo de identificar qué combinación de variables (biomasa acumulada, consumo individual y carga) y formas de relación (simple o polinómica de grado dos) mejor explicaron las variaciones estacionales del índice de cosecha. Para ello, se consideraron como variables independientes la biomasa disponible, el consumo individual y la carga. El criterio utilizado para seleccionar los modelos fue el de maximizar el valor de R^2 ajustado del mejor modelo por número de variables independientes.

4.3. Resultados

El índice de cosecha medio anual fue similar en ambos recursos forrajeros, 54,3% (D.E 12%) en pasturas y 53,7% (D.E15%) en pastizales. El índice de cosecha en la pastura fue máximo en otoño y mínimo en primavera o verano según la carga (Figura 4.1). Solo en verano hubo un efecto de la carga sobre el índice de cosecha: un aumento de 1,57 veces en la carga aumentó 1,83 veces el índice de cosecha (Figura 4.1). El índice de cosecha en el pastizal de bajo fue máximo en invierno y mínimo en verano (Figura 4.1). A diferencia de la pastura, no se observaron diferencias asociadas a la carga (Figura 4.1).

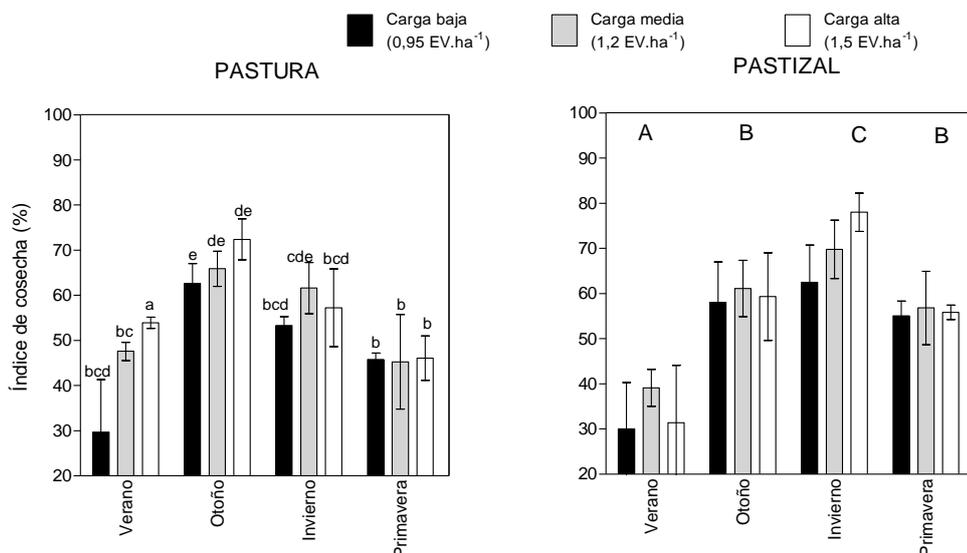


Figura 4.1. Dinámica estacional del índice de cosecha entre niveles contrastantes de carga animal. Los valores 0,95; 1,2 y 1,5 indican los niveles de carga utilizados entre los tratamientos y se expresan en $EV.ha^{-1}$. Las letras diferentes indican diferencias significativas (valor $p < 0,05$).

El índice de cosecha presentó un patrón unimodal en relación con la biomasa acumulada (Figura 4.2 panel izquierdo). Los modelos ajustados indicaron que en el sitio de pastizal el valor máximo del índice de cosecha se alcanzó con la mitad de la biomasa acumulada que en el sitio correspondiente a la pastura (Figura 4.2). Los modelos ajustados indicaron que la biomasa acumulada explicó el 49% de la variación del índice de cosecha en el pastizal y el 35% en la pastura.

El índice de cosecha presentó un patrón lineal y positivo de relación con el consumo individual, sólo en la pastura (Figura 4.2. panel derecho). El modelo ajustado indicó que el consumo individual explicó una proporción menor de la variación en el índice de cosecha respecto de la PPNA. En este caso, el consumo individual explicó el 13% de la variación en la pastura (Figura 4.2 panel derecho). Finalmente es importante resaltar que el consumo individual medio anual fue similar en ambos recursos, 1,8% (D.E 0,8%) en pasturas y 1,5% (D.E 0,5%) en pastizales, e inferior al valor esperado 3% (Figura 4.2 panel derecho). En ambos casos presentó un amplio rango de variación, 11 veces en la pastura, y 5 veces en el pastizal.

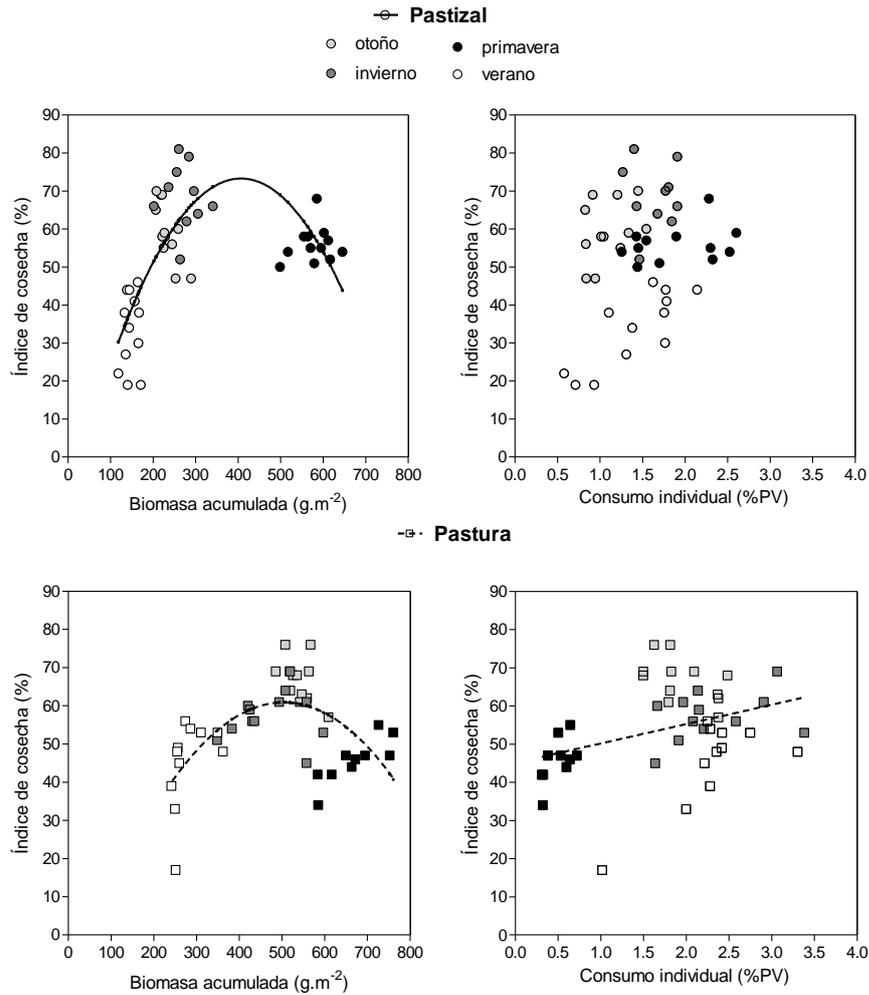


Figura 4.2. Paneles izquierdos: Relación entre el índice de cosecha y la biomasa acumulada, BA (equivalente a la PPNA acumulada de cada estación). Modelo Pastizal: $IC = -12,36 - 0,0005BA^2 + 0,42BA$; R^2 ajustado: 0,49. Modelo Pastura: $IC = -16,1666 - 0,0003BA^2 + 0,3056BA$; R^2 ajustado: 0,35. Paneles derechos: Relación entre el índice de cosecha y el consumo individual, CI, expresado como porcentaje del peso vivo. Modelo Pastura: $IC = 45,11 + 5,07CI$; R^2 ajustado: 0,13. Cada punto representa una de las parcelas asignadas a cada estación del año y nivel de carga $N=48$.

La exploración exhaustiva mostró diferencias y similitudes entre ambas comunidades vegetales (Tabla 4.3). La principal similitud fue que en ambas comunidades el modelo que explicó la mayor variación del índice de cosecha fue aquél que consideró una relación lineal y positiva con el consumo individual y la carga y un patrón unimodal con la biomasa acumulada (Tabla 4.3). Entre las diferencias se destacan dos aspectos. En primer lugar, los modelos evaluados explicaron en la mayoría de los casos una proporción mayor de la variación del índice de cosecha en la comunidad vegetal del pastizal que en la de pastura. En segundo lugar, en la pastura la carga animal tuvo un rol más preponderante que en el sitio del pastizal. Esto se puede observar en que los valores de R^2 ajustado al incorporar la carga aumentaron sensiblemente en la pastura y no en el pastizal (Tabla 4.3).

# variables	Variables del mejor modelo	R ² ajustado		Variables del mejor modelo
		Pastura	Pastizal	
4	IC: f(CI;C;BA ² ;BA)	0,56	0,55	IC: f(CI;C;BA ² ;BA)
3	IC: f(CI;C;BA)	0,50	0,54	IC: f(CI;BA ² ;BA)
2	IC: f(BA;BA ²)	0,35	0,49	IC: f(BA ² ;BA)

Tabla 4.3. Valores de R² ajustado realizados a partir de una exploración exhaustiva de todas las combinaciones posibles de relación entre el índice de cosecha (IC) y el consumo individual (CI), la carga (C) y la biomasa acumulada (BA). En ambos casos se muestran los mejores modelos evaluados por número de variables ordenados en forma decreciente por el valor de R² ajustado de los mismos.

4.4. Discusión

Este análisis sobre las variaciones estacionales del índice de cosecha en comunidades vegetales contrastantes resultó novedoso en los siguientes aspectos. (1) El índice de cosecha medio anual fue similar en ambos recursos forrajeros, e inferiores a los valores esperados por modelos regionales. (2) En ambos recursos las variaciones en el índice de cosecha se asociaron en primer lugar con la biomasa acumulada, y en segundo lugar con el consumo individual. La carga no tuvo un rol preponderante.

El valor medio anual del índice de cosecha fue similar entre los recursos forrajeros pastizal y pastura e inferior a los esperados por el nivel de PPNA anual. Por ejemplo, el valor observado fue un 10% menor en el ambiente del pastizal, y un 22% menor en el ambiente de la pastura, de acuerdo a lo esperado por Oesterheld et al. (1999) A su vez, fue un 7% menor en el pastizal y un 27,6% menor en la pastura de acuerdo a lo esperado por Golluscio et al. (1998). Probablemente las diferencias entre estimaciones se deben al método para alcanzar el valor de índice de cosecha. Golluscio et al. (1998) y Oesterheld et al. (1999) realizaron los cálculos suponiendo que el consumo individual es un 3% del peso vivo. Como se observó en este experimento, difícilmente el consumo diario alcance este porcentaje, lo cual indicaría que dichas estimaciones sobrestimaron el consumo individual. A su vez, el valor de consumo individual menor al esperado condujo a que el índice de cosecha nunca alcanzara el valor máximo esperado, 100% (ver Tabla 4.1 sección materiales y métodos). Seguramente, como ha sido varias veces descrito, esto se deba a que existe un tamaño de la estructura de la vegetación que resulta inaccesible, al menos para este tipo de herbívoros (Distel et al. 1995, Wallis De Vries 1995).

La biomasa acumulada resultó el principal control de la variación del índice de cosecha, mientras que el consumo individual tuvo un efecto marginal, y los niveles de carga utilizados prácticamente no tuvieron efecto sobre el índice de cosecha. Estos resultados intentaron resolver los dos vacíos planteados en la introducción de este capítulo. En relación al primer vacío, se observó que los cambios en la dinámica estacional de la biomasa acumulada, por cambios en la PPNA, tuvieron un impacto importante en la dinámica del índice de cosecha, pero no exactamente como se esperaba. A lo largo del año, entre estaciones, y a igual valor de la carga, la biomasa acumulada varió aproximadamente 6 veces. Sin embargo, en el momento de mínima biomasa acumulada no se observó el máximo valor de índice de cosecha. El bajo valor de índice de cosecha, a niveles bajos de biomasa acumulada, y como se mencionó anteriormente, pudo haberse dado por una restricción en el consumo, en particular por un menor tamaño de bocado (Distel et al. 1995, Wallis De Vries 1995). Este patrón fue particularmente evidente en el sistema pastizal, donde los mínimos valores de índice de cosecha, verano, coincidieron con los valores más bajos de consumo individual.

En cambio a altos niveles de biomasa acumulada, el bajo nivel de índice de cosecha sí coincidiría con el patrón esperado. Es decir, el consumo limitaría al valor de índice de cosecha, porque el nivel de carga no es lo suficientemente alto para cosechar los altos niveles de biomasa. Este patrón presenta similitudes y diferencias respecto al observado en los modelos regionales que consideran diferencias entre sitios (Holecheck 1989, Golluscio et al. 1998, Oesterheld et al. 1999). La principal similitud es que, en ambos casos el nivel de PPNA, evaluado a través de los cambios de biomasa, tuvo un rol fundamental en explicar las variaciones en el índice de cosecha. En cambio la principal diferencia fue que, el valor estacional de índice de cosecha, y a valores altos de biomasa, fue inverso a los modelos regionales. Esto último,

confirmaría que los niveles de carga, fijados por el momento más restrictivo plantean un techo al índice de cosecha estacional.

En relación a la carga, los aumentos de la misma propuestos en este experimento no provocaron una disminución del consumo individual, ni un aumento del consumo por hectárea, por lo tanto no tuvieron un efecto marcado sobre el índice de cosecha. Este patrón coincide con lo observado por Macdonald et al. (2008), quienes mostraron que ante una duplicación de la carga, el índice de cosecha sólo aumentó un 20%. Es probable que los niveles de carga utilizados en este estudio, como en el de Macdonald et al. (2008), hayan sido tan altos que no permitieron ver el impacto sobre el índice de cosecha. Evaluar el efecto sobre la producción secundaria sería la demostración última del impacto que tienen los componentes evaluados. Es esperable que duplicar la carga animal, tenga un alto impacto en la producción secundaria. Sin embargo, los resultados de Macdonald et al. (2008) no parecen indicar esto. Por ejemplo, un cambio de 2 veces en la carga, produjeron un cambio de 1,3 veces en la producción secundaria. Esto indicaría que el punto de equilibrio, dado por el nivel de carga, en el que se maximiza la producción secundaria (Mott 1960; Cingolani et al. 2008) representa un rango relativamente amplio de la carga.

Capítulo V. Discusión General

5.1. Resumen

Esta tesis contribuye a mejorar nuestro entendimiento de cuatro aspectos del flujo de energía en ecosistemas ganaderos. 1) Estableció por primera vez el patrón de relación entre la producción secundaria y la PPNA de sistemas ganaderos a lo largo de un gradiente regional. 2) Cuantificó por primera vez la eficiencia trófica de los sistemas ganaderos y el impacto humano sobre dicha eficiencia con respecto a sistemas naturales compilados mundialmente. 3) Demostró por primera vez, tanto para sistemas ganaderos como naturales, que existe un desacople en la variabilidad del principal control del abiótico, la lluvia, y la variabilidad en un componente de la producción secundaria, la carga animal. También demostró que en los sistemas ganaderos la variabilidad de la PPNA es el doble de la de la carga animal, determinante de la producción secundaria. A su vez se demostró que los humanos redujeron la variabilidad interanual de la carga animal a la mitad respecto de la de sistemas naturales. 4) Describió la dinámica estacional del índice de cosecha, principal componente de la eficiencia trófica. Dichas variaciones estuvieron principalmente asociadas a la dinámica de la PPNA.

5.2. Principales resultados obtenidos

5.2.1. Impacto humano y variación espacial del flujo de energía

El patrón unimodal de relación entre la carga animal o la producción secundaria neta y la PPNA representa la primera evidencia del impacto de la introducción de herbívoros exóticos a lo largo en un gradiente regional de PPNA. Este patrón estaría explicado por dos factores. En primer lugar, por el cambio radical que existe a lo largo del gradiente evaluado en la proporción de especies vegetales leñosas, y con síndrome fotosintético C_3 y C_4 , y por ende, un cambio en la calidad del forraje y la estacionalidad de la PPNA, sin un cambio en el tipo funcional de herbívoros. En segundo lugar, por una disminución en la eficiencia de producción, probablemente asociada a un aumento de las pérdidas por respiración de los herbívoros debidas al aumento de la temperatura media.

A partir de los resultados anteriormente mencionados se cuantificó la eficiencia trófica de los sistemas ganaderos y, por primera vez, se la comparó con la de sistemas naturales compilados mundialmente. La eficiencia trófica de los sistemas ganaderos resultó mayor a la de los sistemas naturales dominados por herbívoros homeotermos, y similar a la de sistemas dominados por herbívoros poiquilotermos. Este patrón se debió a un aumento del índice de cosecha respecto del conjunto de sistemas naturales, y a que la eficiencia de producción fue mayor a la de los sistemas naturales dominados por herbívoros homeotermos.

5.2.2. Impacto humano y variación temporal del flujo de energía

En esta tesis se cuantificaron por primera vez dos aspectos de la variabilidad de la carga animal. En primer lugar, se demostró que no hay una asociación directa entre la variabilidad en la lluvia, principal control abiótico del flujo de entrada, y la variabilidad en un componente del siguiente nivel trófico, la carga animal, en sistemas naturales y ganaderos. Sin embargo, sí se observó una relación entre la variabilidad de la PPNA y la variabilidad de la carga animal en sistemas ganaderos. En segundo lugar, es la

primera demostración de que el impacto de los humanos permite alcanzar una mayor estabilidad que la de un sistema natural de alta diversidad de herbívoros. A su vez, se demostró que la sensibilidad de la respuesta de la carga animal ante cambios en la disponibilidad de recursos es menor en un mismo sitio a través del tiempo que entre sitios a lo largo de un gradiente de recursos. Asimismo, la respuesta en el tiempo también está fuertemente controlada por las acciones humanas.

5.2.3. Variación estacional del índice de cosecha en sistemas ganaderos

Esta tesis representa una de las primeras exploraciones de los controles del índice de cosecha a escala de paisaje. A pesar de presentar niveles contrastantes de PPNA, el valor anual medio del índice de cosecha fue similar en dos recursos forrajeros diferentes, pastizal y pastura. En ambos casos el valor observado de índice de cosecha fue menor al esperado por modelos regionales. A su vez, se mostró que el componente del índice de cosecha que tuvo mayor incidencia en explicar las variaciones estacionales del índice fue la PPNA.

5.3. Significado y consecuencias de los resultados obtenidos en el contexto de la ecología de ecosistemas y el impacto humano

5.3.1 Variación espacial de la producción secundaria y la PPNA

Las actividades humanas pueden producir fuertes cambios en el uso de la tierra. En particular, el reemplazo de áreas de vegetación natural por la agricultura es uno de los principales cambios que ejercen los humanos para apropiarse de la PPNA (Vitousek et al. 1986, 1997). Se han estudiado las modificaciones producidas por el pastoreo sobre algunos procesos ecosistémicos, por ejemplo las invasiones por especies vegetales (Milchunas et al. 1988, Milchunas & Lauenroth 1993) o cambios en los ciclos de los nutrientes (Milchunas & Lauenroth 1993). Sin embargo, los cambios generados en la transferencia de energía desde la PPNA a la producción secundaria neta no estaban totalmente establecidos.

Las áreas ganaderas del sur de Sudamérica presentan una historia evolutiva común entre la vegetación y los ungulados que en ellas habitaron hasta las extinciones masivas del pleistoceno (Lessa & Fariña 1996). La re-introducción de ungulados en estas áreas tuvo consecuencias sobre muchos procesos ecosistémicos. Por ejemplo, en áreas de pastizales templados, el pastoreo condujo a invasiones por especies C_3 que modificaron la estacionalidad de la PPNA (Rusch & Oesterheld 1997). También produjo cambios importantes en el ciclado de nutrientes. En particular, el contenido de nitrógeno orgánico del suelo disminuyó por aumentos de la volatilización y la lixiviación (Piñeiro et al. 2006b). Sin embargo el efecto humano sobre la transferencia de energía, hasta ahora había sido parcialmente abordado, no sólo en el gradiente particular del sur de Sudamérica, sino a nivel mundial.

Esta tesis cuantificó por primera vez el impacto humano positivo sobre la producción secundaria, a igual valor de PPNA. A su vez, mostró que la relación entre la producción secundaria y la PPNA a lo largo de un amplio gradiente regional presentó un patrón unimodal. Este patrón unimodal sería consecuencia de la interacción particular entre tres factores, la calidad de la vegetación, expresada en el porcentaje de especies C_3 y C_4 , la proporción de especies leñosas, la estacionalidad de la PPNA también asociado a la proporción de especies C_3 y C_4 y la introducción de ganado doméstico, exótico, vacunos (*Bos taurus*).

Frente a esta descripción es lícito preguntarse si *¿Es esperable que este patrón se reproduzca en otras regiones del mundo?* Para contestar esta pregunta es necesario que se cumplan al menos dos supuestos. El primero es que el gradiente de variación de la proporción de especies C_3 y C_4 tiene que ser lo suficientemente amplio, y que a lo largo de dicho gradiente exista, en las áreas ganaderas, sólo un tipo funcional de herbívoro, vacunos. Respecto a este factor, el gradiente analizado en esta tesis representa uno de los más amplios que se pueden observar dentro de áreas ganaderas a nivel mundial (Tabla 5.1, cita 5).

Sitio	Rango precipitación	Rango temperatura	% C_4 gramíneas	Cita
-------	---------------------	-------------------	-------------------	------

Mongolia	50 a 500 mm	-4,8 a 6.9°C	>5% a 40%	(1).
Sudáfrica		10 a 28°C	10% a 100%	(2)
EEUU		0 a 25°C	0% a 83%	(3)
Australia Sur de			0% a 100%	(4)
Sudamérica <i>Pampa</i>	100 a 1400 mm	5 a 27°C	>10% a <80%	(5)
<i>Inundable</i>	800 a 1100 mm	14 a 16 °C	18% a 35%	(6)

Tabla 5.1. Rango de variación de precipitación, temperatura y porcentaje de especies con síndrome fotosintético C₄ para diferentes gradientes regionales de áreas ganaderas mundiales. (1) Pyankov et al. (2000), (2) Stock et al. (2004), (3) Paruelo & Lauenroth (1996), (4) Murphy & Bowman (2007), (5) Epstein et al. (2002), (6) Perelman et al. (2001).

En este gradiente los máximos valores de producción secundaria se observaron en las áreas sub-húmedas de la Pampa Inundable. En esta zona las especies C₄ se encuentran en co-dominancia con las especies C₃, 35% (Tabla 5.1). Por encima de este valor, la dominancia por gramíneas C₄, limitaría la producción secundaria de los sistemas ganaderos por una disminución de la calidad de la vegetación, y la estacionalidad de la misma (Figura 5.1). Por ejemplo, a lo largo de un amplio gradiente de precipitación y temperatura en áreas ganaderas de los Estados Unidos se observó que a medida que aumenta la temperatura media anual, la calidad de la vegetación pastoreada disminuye (Craine et al. 2010). En cambio, a valores bajos de precipitación y temperatura, por ende con menor proporción de especies C₄, respecto de los observados en la Pampa Inundable, los sistemas ganaderos presentan una baja PPNA, pero no necesariamente una baja calidad (Figura 5.1). Como consecuencia de este patrón, los sistemas ganaderos se encontrarían limitados por la baja PPNA (Figura 5.1). Otro de los factores asociados a la calidad, es la proporción de especies leñosas. En el caso particular, del gradiente analizado en el capítulo II, este factor podría explicar, junto con el nivel de PPNA, los cambios que se observan desde las estepas de la Patagonia a los pastizales de la Pampa Inundable, ya que en este sentido disminuye el porcentaje de especies leñosas (Epstein et al. 2002).

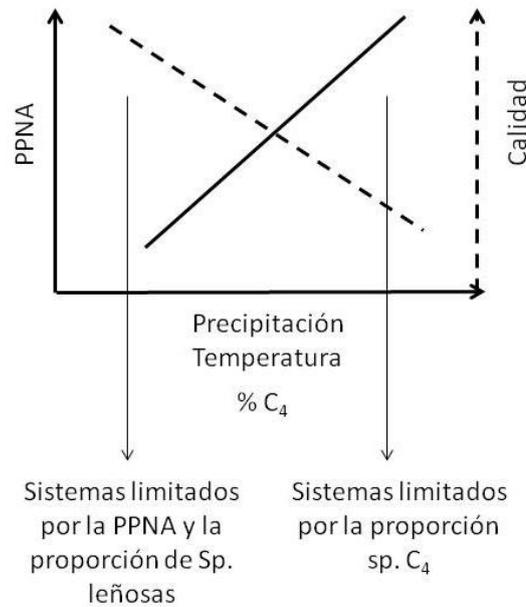


Figura 5.1. Modelo conceptual de la relación entre la PPNA y su calidad a lo largo de un gradiente regional de precipitación y temperatura, estas dos últimas variables están correlacionadas en forma positiva en los sistemas de pastizales y estepas (Lauenroth 1979). Como consecuencia del aumento de la temperatura y la precipitación, aumenta el porcentaje de dominancia por especies con síndrome fotosintético C_4 . A ambos extremos del gradiente regional la producción secundaria de sistemas ganaderos se encuentra limitado, en el extremo árido por la baja PPNA, y la proporción de especies leñosas y en los sistemas más húmedos por la calidad de la vegetación y la estacionalidad de la PPNA, ambos asociados a la proporción de sp. C_4 .

Por otro lado, el aumento en la proporción de especies con síndrome fotosintético C_4 es consecuencia de un aumento de la temperatura media anual (Paruelo & Lauenroth 1996, Pyankov et al. 2000, Epstein et al. 2002, Stock et al. 2004, Murphy & Bowman 2007). Esto a su vez tiene como consecuencia, como se mostró en esta tesis, una disminución de la eficiencia de producción en los sistemas ganaderos.

5.3.2. La eficiencia trófica y sus componentes

Como consecuencia del patrón anteriormente descrito fue posible contestar una pregunta fundamental relacionada con el impacto humano y la transferencia de energía desde la PPNA a la producción secundaria: *¿Qué vías de la transferencia de energía modificaron los humanos?*

Chapin et al. (2002) realizaron una síntesis de las vías de transferencia de energía, las cuales habían sido ya propuestas por Lindeman (1942) y Odum (1969, 1971), y encierran uno de los principales procesos ecosistémicos, la eficiencia trófica. La síntesis realizada por Chapin et al. (2002) no logró describir dos aspectos que sí se analizaron en esta tesis. En primer lugar, se describió tanto para sistemas naturales como ganaderos la variación de la eficiencia trófica a lo largo de un gradiente regional de recursos. En segundo lugar, se mostró por primera vez que la eficiencia trófica de los

sistemas ganaderos es similar a la de sistemas naturales dominados por herbívoros poiquilotermos, y mayor que la de sus pares dominados por herbívoros homeotermos. Las causas de este aumento se debieron, en primer lugar al incremento en el índice de cosecha, con respecto a ambos tipos de sistemas naturales. Y en segundo lugar, a un aumento de la eficiencia de producción respecto de los sistemas dominados por homeotermos.

Ambas vías de modificación encierran al menos tres aspectos significativos: la intervención humana en la relación planta-herbívoro a escala de paisaje, el efecto de la domesticación versus los cuidados sanitarios, y la ausencia o eliminación de los depredadores.

El primer aspecto a tener en cuenta es que en sistemas naturales las variaciones en el índice de cosecha están fuertemente reguladas por los movimientos migratorios de los herbívoros (Senft et al. 1987, Bailey et al. 1996, Frank et al. 1998). Sin embargo, los valores mostrados en esta tesis indicarían que los humanos intervenimos fuertemente sobre ese patrón adaptativo de los ungulados. El mecanismo asociado a este cambio estaría dado por dos vías: la asignación de agua de bebida en forma artificial, y los cambios en el movimiento de los animales dentro del paisaje, debidos a la presencia de alambrados.

El segundo aspecto, domesticación versus cuidados sanitarios, se relaciona con que existen al menos dos mecanismos que pueden influir en el cambio en la eficiencia de producción, por ende en la producción secundaria, en los sistemas ganaderos respecto de sus pares naturales. El primero y más intuitivo es que la domesticación del ganado vacuno lleva aproximadamente 11000 años (Beja-Periera et al. 2006). A lo largo de este período se ha generado una presión de selección a favor de los rasgos de interés productivo, los cuales debieran expresarse en una disminución en el flujo de respiración de los herbívoros y, por ende, representarían un aumento de la eficiencia de producción. Sin embargo, los cuidados sanitarios constituyen otro mecanismo, independiente de la mejora genética, que pueden tener un impacto sobre la producción secundaria, por una disminución de la mortalidad natural, y si no hay un efecto compensatorio (Cingolani et al. 2008). Por ejemplo, Fourichon et al. (1999) y Bennet (2003) describieron pérdidas entre 50% y 70% de la producción secundaria por enfermedades. Hasta el momento, no existe una cuantificación que permita establecer cuál de estas dos vías ha sido la más importante en generar los aumentos de eficiencia de producción.

El tercer y último aspecto, se relaciona con el efecto global que tiene la presencia de depredadores sobre la eficiencia trófica. Este último factor, representa un eje central de la ecología, ya que trata sobre si la dinámica de la energía es controlada de abajo hacia arriba o viceversa (Power 1992). En sistemas naturales muchas especies de herbívoros presentan un fuerte control demográfico asociado a sus depredadores (Owen-Smith & Mills 2006), lo cual impacta directamente sobre la producción secundaria. A su vez, existe un efecto indirecto de los depredadores, que se encuentra asociado al comportamiento ingestivo de los herbívoros. Los efectos indirectos se asocian a dos factores. En primer lugar hay un efecto por la selección del parche de vegetación a pastorear. Este rasgo presenta patrones contradictorios entre herbívoros. Por ejemplo en ovejas se ha demostrado que prefieren parches de vegetación abiertos respecto de parches cerrados (Bertiller & Ares 2008). En cambio, en situaciones experimentales con herbívoros más pequeños se ha observado lo opuesto (Brown & Kotler 2004, Nersesian et al. 2011). Independientemente del tipo de parche seleccionado, la ausencia de depredadores modificaría el comportamiento de los herbívoros en el paisaje, lo cual incidiría en el índice de cosecha. En segundo lugar, se

ha demostrado que la sola presencia de un depredador desencadena un cambio en el comportamiento ingestivo de los herbívoros. En particular, disminuye el consumo individual, debido a cambios en el tiempo relativo que destina a la ingesta (Nersesian et al. 2011).

5.3.3. Estabilidad temporal en el flujo de energía

El estudio de las intervenciones humanas sobre la variabilidad entre el flujo de entrada de un nivel trófico, o de un recurso como la lluvia, y el flujo de salida del siguiente nivel trófico casi no ha sido abordado. Uno de los posibles interrogantes que surgen es el siguiente: *Las acciones humanas, ¿tienden a estabilizar el flujo del cual están interesados en apropiarse?*

Sorprendentemente, no existe en la literatura un cuerpo suficiente de conocimiento para dar una respuesta definitiva a esta pregunta. Más aun, el único ejemplo (Verón et al. 2002) análogo al desarrollado en esta tesis presenta similitudes y diferencias con los resultados presentados en el capítulo III de esta tesis. Verón et al. (2002) describieron la variabilidad, de la lluvia y del IVN para áreas de pastizales, y del rendimiento de trigo a lo largo de un gradiente regional, desde áreas semiáridas a sub-húmedas.

La similitud radica en que para ambos tipos de sistemas, pastizales y sistemas trigueros, observaron un desacople entre la variabilidad en principal control del flujo de entrada del recurso, la lluvia, y el flujo de salida, el rendimiento de trigo o el IVN de los pastizales (Verón et al. 2002). Este patrón es análogo al desacople observado entre la variabilidad de la lluvia y la variabilidad de la carga, tanto en sistemas naturales como ganaderos. Las diferencias radican en que, en el caso de Verón et al. (2002), las intervenciones humanas incrementaron la variabilidad respecto de los sistemas menos manejados. Es decir, a igualdad de variabilidad en la lluvia, los sistemas trigueros presentaron mayor variabilidad que los pastizales. Inclusive, observaron sistemas trigueros con mayor variabilidad que la de la lluvia. A su vez, en los sistemas ganaderos se observó una relación positiva entre la variabilidad de la carga y de la PPNA, pero la variabilidad promedio de la PPNA fue dos veces más grande que la variabilidad promedio de la carga.

Los patrones descritos por Verón et al. (2002) y los descritos en esta tesis parecerían indicar que las intervenciones humanas no estabilizan el flujo de energía de todos los niveles tróficos que estamos interesados en apropiarnos. Frente a esta conclusión es válido evaluar la siguiente pregunta: *¿Presentan algún rasgo común las acciones humanas sobre la dinámica de los flujos de energía apropiables?*

Al igual que en el caso anterior, no podemos aproximar una respuesta concluyente. Sin embargo, existen dos evidencias que representan una analogía a los patrones evaluados en esta tesis en la relación entre la carga animal y la PPNA. Lauenroth et al. (2000) evaluaron la respuesta del rendimiento de trigo ante cambios en la precipitación en un mismo sitio entre años. Más aún, realizaron esta evaluación a lo largo de un amplio gradiente de precipitación de las planicies trigueras de los Estados Unidos. Por su parte, Verón et al. (2002) realizaron la misma evaluación que Lauenroth et al. (2000) pero en un gradiente regional de la región pampeana en Argentina. Entre las dos referencias mencionadas y esta tesis se destaca un patrón similar, es que se observaron relaciones temporales negativas entre el rendimiento de trigo y la lluvia, análogas a la relación negativa entre la carga y la PPNA.

Estas dos evidencias (Lauenroth et al. 2000, Verón et al. 2002) junto con las presentadas en esta tesis indicarían que los humanos al intervenir en la relación entre un flujo apropiable y la dinámica de su recurso, pueden desacoplar totalmente el patrón esperado, evaluado a través de relaciones negativas.

5.4. Significado y consecuencias de los resultados obtenidos para el manejo de ecosistemas ganaderos

La carga animal representa el principal determinante de la producción secundaria (Walker 1995). El cálculo de la carga animal, y por ende el de la producción secundaria, depende totalmente de conocer la PPNA y el porcentaje de ésta que puede ser consumida, el índice de cosecha (Ec. 1).

$$\text{Carga animal} = \text{PPNA} \times \text{índice de cosecha} / \text{consumo individual} \quad (\text{Ec. 1})$$

$$(\text{cabezas.ha}^{-1}) \quad (\text{kg Ms.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}) \quad (\text{kg Ms.individuo}^{-1}.\text{año}^{-1})$$

Este modelo (Ec. 1) permite comprender que la toma de decisiones en sistemas ganaderos está limitada por la disponibilidad de información de PPNA y del índice de cosecha. El desarrollo de sistemas de evaluación de la PPNA mediante información satelital ha representado un significativo avance a nivel mundial (Running et al. 2004, Zhao & Running 2010) y regional (Piñeiro et al. 2006, Grigera et al. 2007, Altesor et al. 2011, Irisarri et al. 2012) en al menos dos aspectos. En primer lugar, permite contar con información cada 5,3 ha, un tamaño bastante adecuado para explorar diferencias entre paisajes dentro de una misma zona. En segundo lugar, esta información está disponible cada 16 días, desde el año 2000 hasta la actualidad, lo cual representa una adecuada resolución para determinar variaciones entre estaciones, y de estas entre años.

Contar con este tipo de información ha tenido repercusiones inéditas en los sistemas ganaderos de la región del sur de Sudamérica (Grigera et al. 2007, Altesor et al. 2011). Sin embargo, el otro componente, el índice de cosecha no contaba hasta el momento con una descripción lo suficientemente detallada como sí tiene la PPNA. En este contexto, los resultados de esta tesis representan una de las primeras exploraciones de los controles del índice de cosecha a escala de paisaje, y para las diferentes estaciones del año. Para visualizar mejor este avance se presentan dos ejemplos puntuales basados en información del sistema de seguimiento forrajero (Grigera et al. 2007; <http://larfile.agro.uba.ar/lab-sw/sw/gui/Inicial.page>) que a partir de ahora podría complementarse con los modelos desarrollados en esta tesis de la relación entre el índice de cosecha y la biomasa acumulada, esta última estimada a partir de la PPNA de cada estación.

En particular, el sistema de seguimiento forrajero permite contar con un valor de PPNA, expresado en $\text{kg Ms.ha}^{-1}.\text{mes}^{-1}$. Si a este valor se lo suma por el período de duración de cada estación del año, 90 días, se puede contar con una estimación de la biomasa acumulada (Figura 5.2). Hasta el momento, para determinar el índice de cosecha se tomaba como referencia el valor dado por modelos regionales (Golluscio et al. 1998, Golluscio 2009). Sin embargo, el índice de cosecha estimado por modelos regionales se basa en la PPNA anual, es decir no contempla variaciones entre estaciones del año, o entre años (Figura 5.2). Como consecuencia de ello, las estimaciones de carga sólo toman en cuenta las variaciones de la PPNA media anual (Tabla 5.2). El modelo desarrollado en esta tesis permitiría resolver los dos aspectos

no resueltos, las diferencias entre estaciones y paisajes (Figura 5.2). Como consecuencia de la implementación de este modelo se pudo observar que los valores de carga son sensiblemente más bajos al considerar la variación estacional del índice de cosecha (Tabla 5.2). A su vez, estas diferencias no son similares entre ambos recursos forrajeros. Por ejemplo, en el área de pastizal, la carga estimada por el modelo estacional es un 35% menor respecto de la carga estimada por el modelo regional, mientras que en el área de pastura esta diferencia es sólo del 15% (Tabla 5.2).

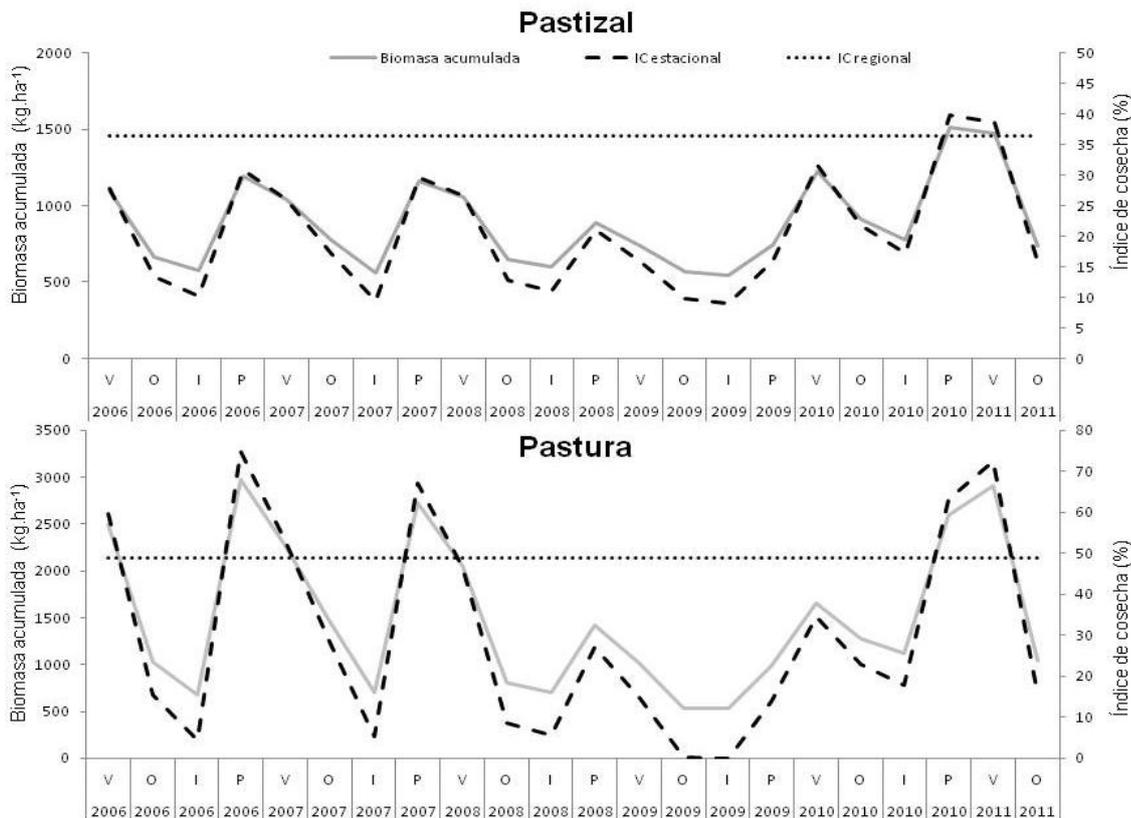


Figura 5.2. Dinámica estacional de la biomasa acumulada y el índice de cosecha para dos recursos forrajeros, pastizal (panel superior) y pastura (panel inferior). Los valores de biomasa acumulada se estimaron a partir del sistema de seguimiento forrajero, como la PPNA acumulada por estación del año. El valor de índice de cosecha regional se estimó a partir de la PPNA anual mediante la ecuación propuesta por Golluscio et al. (1998). Los valores de índice de cosecha estacional se estimaron a partir de los modelos desarrollados en el capítulo IV de esta tesis.

Año	Pastizal carga (vacas.ha ⁻¹)		Pastura carga (vacas.ha ⁻¹)	
	modelo regional	modelo estacional	modelo regional	modelo estacional
2006	0,30	0,19	0,81	0,90
2007	0,30	0,19	0,81	0,80
2008	0,27	0,14	0,56	0,34
2009	0,22	0,08	0,35	0,07
2010	0,37	0,31	0,75	0,62
Media	0,292	0,182	0,656	0,546

Tabla 5.2. Valores de carga animal estimados a partir de conocer la dinámica de la biomasa acumulada, la PPNA anual y de dos formas de estimar el índice de cosecha, a través de un modelo regional (Golluscio et al. 1998) o de valores estacionales estimados a partir de los modelos desarrollados en el capítulo IV de esta tesis.

5.5. Perspectivas

Las preguntas planteadas a lo largo de este capítulo abren al menos tres interrogantes por resolver:

En primer lugar, ¿es esperable que este patrón se reproduzca en otras regiones del mundo? Resulta relevante establecer si se observa un patrón similar al observado en este gradiente en otras regiones ganaderas del mundo. Asimismo, resulta fundamental establecer si existe algún patrón de variación de la calidad de la vegetación, de la proporción de especies leñosas, y de la estacionalidad de la PPNA dentro de este gradiente estudiado.

En segundo lugar, ¿qué vías de la transferencia de energía modificaron los humanos? Como se mencionó anteriormente no se ha podido establecer las causas de las diferencias entre sistemas ganaderos y naturales. Estas diferencias se deberían a la presencia de depredadores en los segundos y/o a las modificaciones en los patrones de movimiento de los herbívoros, a través de alambrados o incorporación de aguadas en el paisaje de los primeros. A su vez, dentro de los sistemas ganaderos no se sabe cuál es el mecanismo más influyente en el aumento de la eficiencia de producción, la domesticación o los cuidados sanitarios.

En tercer lugar, ¿los humanos tendemos a estabilizar los flujos de los que estamos interesados en apropiarnos? Como se mostró en este capítulo no existen suficientes evidencias para dar una respuesta definitiva a esta pregunta. Una opción a explorar es la evaluación de la variabilidad de múltiples flujos apropiables por los humanos, comparando esta variabilidad con la de sistemas naturales adyacentes. Esta evaluación permitiría cuantificar las intervenciones humanas, en la medida en que se compara los ecosistemas naturales con sus pares modificados por humanos. A su vez, permite establecer la variabilidad intrínseca entre los distintos sistemas naturales adyacentes.

Bibliografía citada

- Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship. *Oikos* 79:439-449.
- Altesor, A., W. Ayala & J. M. Paruelo (editores). 2011. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Descripción de la heterogeneidad florística y seguimiento de la productividad primaria y secundaria del campo natural. INIA, Serie: FPTA N° 26
- Angassa, A., & G. Oba. 2007. Relating long-term rainfall variability to cattle population dynamics in communal rangelands and a government ranch in southern Ethiopia. *Agricultural Systems* 94:715-725.
- Bailey, D. W., J. E. Gross, E. A. Laca, L. R. Rittenhouse, M. B. Coughenour, D. M. Swift, & P. L. Sims. 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution. *Journal of Range Management* 49:386-400.
- Batista, W. B., R. J. C. León, & S. Perelman. 1988. Las comunidades vegetales de un pastizal natural de la región de Laprida, Prov. de Buenos Aires, Argentina. *Phytocoenologia* 16:465-480.
- Beja-Pereira, A., D. Caramelli, C. Lalueza-Fox, C. Vernesi, N. Ferrand, A. Casoli, F. Goyache, L. J. Royo, S. Conti, M. Lari, A. Martini, L. Ouragh, A. Magid, A. Atash, A. Zsolnai, P. Boscato, C. Triantaphylidis, K. Ploumi, L. Sineo, F. Mallegni, P. Taberlet, G. Erhardt, L. Sampietro, J. Bertranpetit, G. Barbujani, G. Luikart, & G. Bertorelle. 2006. The origin of European cattle: Evidence from modern and ancient DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103:8113-8118.
- Bennett, R. 2003. The 'direct costs' of livestock disease: The development of a system of models for the analysis of 30 endemic livestock diseases in Great Britain. *Journal of Agricultural Economics* 54:55-71.
- Berman, A., Y. Folman, M. Kaim, M. Mamen, Z. Herz, D. Wolfenson, A. Arieli & Y. Graber. 1985. Upper critical temperatures and forced ventilation effects for high-yielding dairy cows in a subtropical climate. *Journal of Dairy Science* 68:1488-1495
- Bertiller, M. B., & J. O. Ares. 2008. Sheep Spatial Grazing Strategies at the Arid Patagonian Monte, Argentina. *Rangeland Ecology & Management* 61:38-47.
- Beukes, P. C., R. M. Cowling, & S. I. Higgins. 2002. An ecological economic simulation model of a non-selective grazing system in the Nama Karoo, South Africa. *Ecological Economics* 42:221-242.
- Briske, D. D., J. D. Derner, J. R. Brown, S. D. Fuhlendorf, W. R. Teague, K. M. Havstad, R. L. Gillen, A. J. Ash, & W. D. Willms. 2008. Rotational grazing on rangelands: Reconciliation of perception and experimental evidence. *Rangeland Ecology and Management* 61:3-17.
- Brown, J. S., & B. P. Kotler. 2004. Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecology Letters* 7:999-1014.

- Burton, J. H., & J. T. Reid. 1969. Interrelationships among energy input, body size, age and body composition of sheep. *Journal of Nutrition* 97:517-524.
- Cabrera, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *En* W. F. Kugler, editor. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. ACME, Buenos Aires.
- Chamaillé-Jammes, S., M. Valeix, & H. Fritz. 2007. Managing heterogeneity in elephant distribution: Interactions between elephant population density and surface-water availability. *Journal of Applied Ecology* 44:625-633.
- Chapin, F. S., P. A. Matson, & H. A. Mooney. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer, New York.
- Christensen. 1997. Log –linear models and logistic regression. Springer-Verlag New York.
- Cebrian, J. 1999. Patterns in the fate of production in plant communities. *The American Naturalist* 154:449-468.
- Cebrian, J., & J. Lartigue. 2004. Patterns of herbivory and decomposition in aquatic and terrestrial ecosystems. *Ecological Monographs* 74:237-259.
- Cingolani, A.M., I. Noy-Meir, D. Renison & M. Cabido. 2008. La ganadería extensiva, ¿es compatible con la conservación de la biodiversidad y los suelos? *Ecología Austral* 18: 253-271.
- Coe, M., D. Cumming, & J. Philipson. 1976. Biomass and production of large African Herbivores in relation to rainfall and primary production. *Oecologia* 22:341-354.
- Coughenour, M. B., J. E. Ellis, D. M. Swift, D. L. Coppock, K. Galvin, J. T. McCabe, & T. C. Hart. 1985. Energy extraction and use in a nomadic pastoral ecosystem. *Science* 230:619-625.
- Coughenour, M. B., & F. J. Singer. 1996. Elk population processes in Yellowstone National Park under the policy of natural regulation. *Ecological Applications* 6:573-593.
- Craine, J. M., A. J. Elmore, K. C. Olson, & D. Tolleson. 2010. Climate change and cattle nutritional stress. *Global Change Biology* 16:2901-2911.
- Del Grosso, S., W. Parton, T. Stohlgren, D. Zheng, D. Bachelet, S. Prince, K. Hibbard, & R. Olson. 2008. Global potential net primary production predicted from vegetation class, precipitation, and temperature. *Ecology* 89:2117-2126.
- Díaz-Solís, H., W. E. Grant, M. M. Kothmann, W. R. Teague, & J. A. Díaz-García. 2009. Adaptive management of stocking rates to reduce effects of drought on cow-calf production systems in semi-arid rangelands. *Agricultural Systems* 100:43-50.
- DiBella, C. M., J. M. Paruelo, J. E. Becerra, C. Bacour, & F. Baret. 2004. Effect of senescent leaves on NDVI-based estimates of fAPAR: experimental and modelling evidences. *International Journal of Remote Sensing* 25:5415-5427.

- Distel, R. A., E. A. Laca, T. C. Griggs, & M. W. Demment. 1995. Patch selection by cattle: maximization of intake rate in horizontally heterogeneous pastures. *Applied Animal Behaviour Science* 45:11-21.
- Dunn, B. H., A. J. Smart, R. N. Gates, P. S. Johnson, M. K. Beutler, M. A. Diersen, & L. L. Janssen. 2010. Long-term production and profitability from grazing cattle in the northern mixed grass prairie. *Rangeland Ecology and Management* 63:233-242.
- East, R. 1984. Rainfall, soil nutrient status and biomass of large African savanna mammals. *African Journal of Ecology* 22:245-270.
- Epstein, H. E., R. A. Gill, J. M. Paruelo, W. K. Lauenroth, G. J. Jia, & I. C. Burke. 2002. The relative abundance of three plant functional types in temperate grasslands and shrublands of North and South America: effects of projected climate change. *Journal of Biogeography* 29:875-888.
- Fang, J., S. Piao, Z. Tang, C. Peng, & W. Ji. 2001. Interannual variability in net primary production and precipitation. *Science* 293:1723.
- Faraway, J.J. 2002. Practical Regression and Anova using R. <http://cran.r-project.org/doc/contrib/Faraway-PRA.pdf>
- Fourichon, C., H. Seegers, N. Bareille, & F. Beaudeau. 1999. Effects of disease on milk production in the dairy cow: A review. *Preventive Veterinary Medicine* 41:1-35.
- Frank, D. A., S. J. McNaughton, & B. F. Tracy. 1998. The ecology of the earth's grazing ecosystems: Profound functional similarities exist between the Serengeti and Yellowstone. *BioScience* 48:513-521.
- Fritz, H., & P. Duncan. 1993. Large herbivores in rangelands. *Nature* 364:292-293.
- Fritz, H., & P. Duncan. 1994. On the carrying capacity for large ungulates of African savanna ecosystems. *Proceedings of the Royal Society of London B* 256:77-82.
- Fuquay, J. W. 1981. Heat stress as it affects animal production. *Journal of animal science* 52:164-174.
- Fynn, R. W. S., & T. G. O'Connor. 2000. Effect of stocking rate and rainfall on rangeland dynamics and cattle performance in a semi-arid savanna, South Africa. *Journal of Applied Ecology* 37:491-507.
- Garbulsky, M. F., J. Peñuelas, D. Papale, J. Ardö, M. L. Goulden, G. Kiely, A. D. Richardson, E. Rotenberg, E. M. Veenendaal, & I. Filella. 2009. Patterns and controls of the variability of radiation use efficiency and primary productivity across terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* 19:253-267.
- Georgiadis, N. J., J. G. N. Olweroa, G. Ojwang, & S. S. Roman. 2007. Savanna herbivore dynamics in a livestock-dominated landscape: I. Dependence on land use, rainfall, density, and time. *Biological Conservation* 137:461 –472.
- Golley, F. B. 1968. Secondary productivity in terrestrial communities. *American Zoologist* 8:53-59.

- Golluscio, R. A., J. Paruelo, J. Mercau, & V. Deregibus. 1998a. Urea supplementation effects on the utilization of low-quality forage and lamb production in Patagonian rangelands. *Grass and Forage Science*. 53:47-56.
- Golluscio, R. A., V. A. Deregibus, & J. M. Paruelo. 1998. Sustainability and range management in the Patagonian steppes. *Ecología Austral* 8:265-284.
- Golluscio, R. 2009. Carrying capacity of animal production systems: Theoretical framework and practical applications. *Receptividad ganadera: Marco teórico y aplicaciones prácticas*. *Ecología Austral* 19:215-232.
- Grigera, G., M. Oesterheld, & F. Pacín. 2007. Monitoring forage production for farmers' decision making. *Agricultural Systems* 94:637-648.
- Guerschman, J. P., & J. M. Paruelo. 2005. Agricultural impacts on ecosystem functioning in temperate areas of North and South America. *Global and Planetary Change* 47:170-180.
- Guevara, J. C., E. G. Grünwaldt, O. R. Esteveza, A. J. Bisigato, L. J. Blanco, F. N. Biurrune, C. A. Ferrando, C. C. Chirino, E. Morici, B. Fernández, L. I. Allegretti, & C. B. Passera. 2008. Range and livestock production in the Monte Desert, Argentina. *Journal of Arid Environments* 73: 228-237.
- Hall, S. A., & J. M. Paruelo. 2006. Environmental controls on lambing rate in Patagonia (Argentina): A regional approach. *Journal of Arid Environments* 64:713-735.
- Heitschmidt, R. K., & C. A. Taylor. 1991. Livestock Production. En: *Grazing management: An Ecological Perspective*. R. K. Heitschmidt & J. W. Stuth (editor). Portland, OR: Timber Press. p 161-177
- Hidalgo, L. & M. Cahuepé, 1991. Producción de forraje de las comunidades de la Depresión del Salado. *Revista de AACREA*. 149: 58-62.
- Holechek, J.L., R.D. Peiper, & C.H. Gerbe. 1989. *Range management principles and practices*. Prentice Hall. Englewood Cliffs, NJ.
- Huete, A., & K. Didan, T. Miura, E.P. Rodriguez, X. Gao, L.G. Ferreira. 2002. Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sensing of Environment* 83:195-213.
- Huxman, T. E., M. D. Smith, P. A. Fay, A. K. Knapp, M. R. Shaw, M. E. Loik, S. D. Smith, D. T. Tissue, J. C. Zak, J. F. Weltzin, W. T. Pockman, O. E. Sala, B. M. Haddad, J. Harte, G. W. Koch, S. Schwinning, E. E. Small, & D. G. Williams. 2004. Convergence across biomes to a common rain-use efficiency. *Nature* 429:651-654.
- Irisarri, J. G. N., M. Oesterheld, J. M. Paruelo, & M. A. Texeira. 2012. Patterns and controls of above-ground net primary production in meadows of Patagonia. A remote sensing approach. *Journal of Vegetation Science* 23: 114-126.
- Jacobo, E. J., A. Rodriguez, J. Rossi, L. Salgado, and V. Deregibus. 2000. Rotational stocking and production of Italian ryegrass on Argentinean grasslands. *Journal of Range Management* 53:483-488.

Jacobson, A. R., A. Provenzale, A. von Hardenberg, B. Bassano, & M. Festa-Bianchet. 2004. Climate forcing and density dependence in a mountain ungulate population. *Ecology* 85:1598-1610

Kennedy, E., M. O'Donovan, J. P. Murphy, F. P. O'Mara, & L. Delaby. 2006. The effect of initial spring grazing date and subsequent stocking rate on the grazing management, grass dry matter intake and milk production of dairy cows in summer. *Grass and Forage Science* 61:375-384.

Knapp, A. K., & M. D. Smith. 2001. Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science* 291:481-484.

Lauenroth, W.K. 1979. Grassland primary production: North American grasslands in perspective. P. 3-24 en N. French (editor). *Perspectives in grassland ecology*. Springer-Verlag, New York.

Lauenroth, W. K., & O. E. Sala. 1992. Long-Term forage production of North American shortgrass steppe. *Ecological Applications* 2:397-403.

Lauenroth, W. K., I. C. Burke, & J. M. Paruelo. 2000. Patterns of production and precipitation-use efficiency of winter wheat and native grasslands in the Central Great Plains of the United States. *Ecosystems* 3:344-351.

Lessa, E. P., & R. A. Fariña. 1996. Reassessment of extinction patterns among the late Pleistocene mammals of South America. *Palaeontology* 39:651-659.

Lindeman, R. 1942. The trophic dynamic aspect of Ecology. *Ecology* 23:399-418.

Macdonald, K. A., J. W. Penno, J. A. S. Lancaster, & J. R. Roche. 2008. Effect of stocking rate on pasture production, milk production, and reproduction of dairy cows in pasture-based systems. *Journal of Dairy Science* 91:2151-2163.

Martin, R. C., T. Astatkie, J. M. Cooper, & A. H. Fredeen. 2005. A comparison of methods used to determine biomass on naturalized swards. *Journal of Agronomy and Crop Science* 191:152-160.

Mathis, C. P. 2000. Protein and energy supplementation to beef cows grazing New Mexico rangelands. Cooperative extension Service • Circular 564 College of Agriculture and Home Economics. New Mexico State University

McNaughton, S. J. 1977. Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *American Naturalist* 111:515-525.

McNaughton, S. J., M. Oesterheld, D. A. Frank, and K. J. Williams. 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature* 341:142-144.

McNaughton, S. J., M. Oesterheld, D. A. Frank, & K. J. Williams. 1991. Primary and secondary production in terrestrial ecosystems. P. 120-139 en J. Cole, G. Lovett, & S.

Findlay (editor). *Comparative Analyses of Ecosystems. Patterns, Mechanisms, and Theories*. Springer-Verlag, New York.

McNaughton, S., O. Sala, & M. Oesterheld. 1993. Comparative ecology of African and South American arid to subhumid ecosystems. P 548-567 en P. Goldblatt (editor). *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven.

Mduma, S. A. R., A. R. E. Sinclair, & R. Hilborn. 1999. Food regulates the Serengeti wildebeest: a 40-year record. *Journal of Animal Ecology* 68:1101-1122.

Meyer, K., J. Hummel, & M. Clauss. 2010. The relationship between forage cell wall content and voluntary food intake in mammalian herbivores. *Mammal Review* 40:221-245.

Milchunas, D. G., O. E. Sala, & W. K. Lauenroth. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132:87-106.

Milchunas, D. G., & W. K. Lauenroth. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63:327-366.

Monteith, J. L. 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 281:277-294.

Mott, G. O. 1960. Grazing pressure and the measurement of pasture production. P. 606-611. En 5th International Grass Congress.

Murphy, B. P., & D. M. J. S. Bowman. 2007. Seasonal water availability predicts the relative abundance of C3 and C4 grasses in Australia. *Global Ecology and Biogeography* 16:160-169.

Mysterud, A., N. C. Stenseth, N. G. Yoccoz, R. Langvatn, & G. Steinheim. 2001. Nonlinear effects of large-scale climatic variability on wild and domestic herbivores. *Nature* 410:1096-1099.

Nersesian, C. L., P. B. Banks, & C. McArthur. 2011. Behavioural responses to indirect and direct predator cues by a mammalian herbivore, the common brushtail possum. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1-9. DOI: 10.1007/s00265-011-1250-y

Noy-Meir, I. 1973. Desert Ecosystems: Environment and Producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:25-51.

Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164:262-270.

Odum, E. P. 1971. *Fundamentals of Ecology*. Saunders, Filadelfia, EEUU.

Oesterheld, M., O. E. Sala, & S. J. McNaughton. 1992. Effect of animal husbandry on herbivore-carrying capacity at a regional scale. *Nature* 356:234-236.

Oesterheld, M., C. M. D. Bella, & H. Kerdiles. 1998. Relation between NOAA-AVHRR satellite data and stocking rate of rangelands. *Ecological Applications* 8:207-212.

- Oesterheld, M., J. Loreti, M. Semmartin, & J. M. Paruelo. 1999. Grazing, fire and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. P 287-306. En L. R. Walker, (editor). *Ecosystems of disturbed Ground*. Elsevier, New York.
- Oesterheld, M., J. Loreti, M. Semmartin, & 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.
- Ogutu, J. O., & N. Owen-Smith. 2005. Oscillations in large mammal populations: Are they related to predation or rainfall? *African Journal of Ecology* 43:332-339.
- Olf, H., M. E. Ritchie, & H. H. T. Prins. 2002. Global environmental controls of diversity in large herbivores. *Nature* 415:901-904.
- Olson, K. C. 2005. Range management for efficient reproduction. *Journal of Animal Science* 83:107-116.
- Oltjen JW, & J. L. Beckett. 1996. Role of ruminant livestock in sustainable agricultural systems. *Journal of Animal Science* 74: 1406–1409.
- Owen-Smith, N. 2002. *Adaptive Herbivore Ecology: From Resources to Populations in Variable Environments*. Cambridge University Press.
- Owen-Smith, N., & D. M. G. L. Mills. 2006. Manifold interactive influences on the population dynamics of a multiple ungulate assemblage. *Ecological Monographs* 76:73–92.
- Owen-Smith, N. 2010. *Dynamics of Large Herbivore Populations in Changing Environments*. Wiley-Blackwell. Oxford UK.
- Paruelo, J. M., & W. K. Lauenroth. 1996. Relative abundance of plant functional types in grasslands and shrublands of North America. *Ecological Applications* 6:1212-1224.
- Paruelo, J. M., H. E. Epstein, W. K. Lauenroth, & I. C. Burke. 1997. ANPP estimates from NDVI for the central grassland region of the United States. *Ecology* 78:953-958.
- Paruelo, J. M., & W. K. Lauenroth. 1998. Interannual variability of NDVI and its relationship to climate for North American shrublands and grasslands. *Journal of Biogeography* 25:721-733.
- Paruelo, J. M., W. K. Lauenroth, I. C. Burke, & O. E. Sala. 1999. Grassland precipitation-Use Efficiency varies across a resource gradient. *Ecosystems* 2:64-68.
- Pearson, C. J. 1987. *Agronomy of grassland systems*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Perelman, S., R. León, & M. Oesterheld. 2001. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *J. of Ecology* 89:562-577.
- Pérez Harguindeguy, N., S. Díaz, F. Vendramini, D.E. Gurvich, A.M. Cingolani, M.A. Giorgis & M. Cabido. 2007. Direct and indirect effects of climate on decomposition in native ecosystems from central Argentina. *Austral Ecology* 32: 749-757.

- Pettorelli, N., J. M. Gaillard, A. Mysterud, P. Duncan, N. C. Stenseth, D. Delorme, G. Van Laere, C. Toågo, & F. Klein. 2006. Using a proxy of plant productivity (NDVI) to find key periods for animal performance: The case of roe deer. *Oikos* 112:565-572.
- Pettorelli, N., J. Bro-Jorgensen, S. M. Durant, T. Blackburn, & C. Carbone. 2009. Energy availability and density estimates in African ungulates. *American Naturalist* 173:698-704.
- Piñeiro, G., J. M. Paruelo, & M. Oesterheld. 2006. Potential long-term impacts of livestock introduction on carbon and nitrogen cycling in grasslands of Southern South America. *Global Change Biology* 12:1267–1284.
- Piñeiro, G., M. Oesterheld, & J. M. Paruelo. 2006b. Seasonal Variation in Aboveground Production and Radiation-use Efficiency of Temperate rangelands estimated through Remote Sensing. *Ecosystems* 9:357–373.
- Pizzio, R. 2001. Caracterización y uso del recurso forrajero de la unidad experimental de cría vacuna de la EEA Mercedes Corrientes, p. 6-13. Folleto Día de Campo: 10 años Unidad Experimental de Cría Vacuna (1990 – 2000). INTA Mercedes Corrientes.
- Posse, G., & A. M. Cingolani. 2004. A test of the use of NDVI to predict secondary productivity. *Applied Vegetation Science* 7:201-208.
- Posse, G. & A. M. Cingolani. 2000. Environmental controls of NDVI and sheep production in the Tierra del Fuego steppe of Argentina. *Applied Vegetation Science* 3: 253-260.
- Power, M. E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology* 73:733-746.
- Prince, S. D. 1991. Satellite remote sensing of primary production: comparison of results for Sahelian grasslands 1981-1988. *International Journal of Remote Sensing* 12:1301-1311.
- Pyankov, V. I., P. D. Gunin, S. Tsoog, & C. C. Black. 2000. C4 plants in the vegetation of Mongolia: Their natural occurrence and geographical distribution in relation to climate. *Oecologia* 123:15-31.
- Reid, R. L., G. A. Jung, J. M. Coxganser, B. F. Rybeck, & E. C. Townsend. 1990. Comparative utilization of warm-season and cool-season forages by cattle, sheep, and goats. *Journal of Animal Science* 68:2986-2995.
- Rodriguez, A. M., E. J. Jacobo & V. A. Deregibus. 1998. Germination behaviour of Italian ryegrass in flooding pampa rangelands. *Seed Science Research* 8:521-528.
- Rodríguez, A. M. & E. J. Jacobo. 2010. Glyphosate application changes plant functional groups proportion and reduces floristic richness and diversity in Flooding Pampa rangeland (Argentina). *Agriculture, Ecosystems and Environment* 138: 222-231.
- Rosenzweig, M. 1968. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *American Naturalist* 102:67-74.

- Rusch, G. M., & M. Oesterheld. 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos* 78:519-526.
- Running, S. W., P. E. Thornton, R. R. Nemani, & J. Glassy. 2000. Global terrestrial gross and net primary productivity from the Earth observing system. *Methods in Ecosystem Science*: 44-57.
- Running, S. W., R. R. Nemani, F. A. Heinsch, M. Zhao, M. Reeves, & H. Hashimoto. 2004. A continuous satellite-derived measure of global terrestrial primary production. *BioScience* 54:547-560.
- Sala, O. E., V. A. Deregibus, T. Schlichter, & H. Alippe. 1981. Productivity dynamics of a native temperate grassland in Argentina. *Journal of Range Management* 34:48-51.
- Sala, O. E., W. J. Parton, L. A. Joyce, & W. K. Lauenroth. 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology* 69:40-45.
- Sala, O. E., & A. T. Austin. 2000. Methods of estimating aboveground primary production. P. 386. En O. E. Sala, R. B. Jackson, H. A. Mooney, & R. W. Howarth (editor). *Methods in ecosystem science*. Springer, New York.
- Sellers, P., G. J. Collatz, C. B. Field, & F. G. Hall. 1992. Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration. III. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme. *Remote Sensing of Environment* 42:187-216.
- Senft, R. L., M. B. Coughenour, D. W. Bailey, L. R. Rittenhouse, O. E. Sala, & D. M. Swift. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. Landscape ecology can enhance traditional foraging theory. *BioScience* 37:789-799.
- Soriano, A. 1983. Deserts and semideserts of Patagonia. P. 423-460. En N. E. West (editor). *Temperate Deserts and Semi-Deserts*. Elsevier Scientific Publishing Company, The Netherlands.
- Soriano, A. 1992. Rio de La Plata Grasslands. P. 367-407. En R. T. Coupland (editor). *Ecosystems of the world 8A. Natural Grasslands. Introduction and western hemisphere*. Elsevier, Amsterdam.
- Stige, L. C., J. Stave, K.-S. Chan, L. Ciannelli, N. Pettorelli, M. Glantz, H. R. Herren, & N. C. Stenseth. 2006. The effect of climate variation on agro-pastoral production in Africa. *Proceedings of the National Academy of Science* 103:3049-3053.
- Stock, W. D., D. K. Chuba, & G. A. Verboom. 2004. Distribution of South African C3 and C4 species of Cyperaceae in relation to climate and phylogeny. *Austral Ecology* 29:313-319.
- Texeira, M., & J. M. Paruelo. 2006. Demography, population dynamics and sustainability of the Patagonian sheep flocks. *Agricultural Systems* 87:123-146.
- Texeira, M., J. M. Paruelo & E. Jobbagy. 2008. How do forage availability and climate control sheep reproductive performance?: An analysis based on artificial neural networks and remotely sensed data. *Ecological Modelling* 217: 197-206

- Tucker, C. J., C. V. Vanpraet, M. J. Sharman, & G. V. Ittersum. 1985. Satellite remote sensing of total herbaceous biomass production in the Senegalese Sahel: 1980-1984. *Remote Sensing of Environment* 17:233-249.
- Vecchio, M. C., R. A. Golluscio, & M. I. Cordero. 2008. Estimation of the carrying capacity at paddock scale in natural grasslands of the flooding Pampa, Argentina. Cálculo de la receptividad ganadera a escala de potrero en pastizales de la Pampa Deprimida. *Ecología Austral*. 18:213-222.
- Verón, S. R., J. M. Paruelo, O. E. Sala, & W. Lauenroth. 2002. Environmental Controls of Primary Production in Agricultural Systems of the Argentine Pampas. *Ecosystems* 5:625-635.
- Verón, S. R., M. Oesterheld, & J. M. Paruelo. 2005. Production as a function of resource availability: Slopes and efficiencies are different. *Journal of Vegetation Science* 16:351-354.
- Vitousek, P. M., P. R. Ehlich, A. H. Ehlich, & P. A. Matson. 1986. Human appropriation of the products of photosynthesis. *Bioscience* 36:368-373.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco, & J. M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277:494-499.
- Wallis De Vries, M. F. 1995. Estimating forage intake and quality in grazing cattle: a reconsideration of the hand-plucking method. *Journal of Range Management* 48:370-375.
- Walker, J. W. 1995. Viewpoint: grazing management and research now and in the next millennium. *Journal of Range Management* 48: 350-357.
- Walter, H. 1977. *Zonas de vegetación y Clima*. Ediciones Omega, Barcelona.
- West, J. W. 2003. Effects of heat-stress on production in dairy cattle. *Journal of Dairy Science* 86:2131-2144.
- Wheeler, R.D., G. L. Kramer, K. B. Young, E. Ospina. 1981. *The World Livestock Product Feedstuff, and Food Grain System*. Winrock International, Morrilton, AK.
- Wiegand, T., H. A. Snyman, K. Kellner, & J. M. Paruelo. 2004. Do grasslands have a memory: modeling phytomass production of a semiarid South African grassland. *Ecosystems* 7:243–258
- Wilson, D. E. & Reeder D. A. M. (editores). 2005. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. 3ra edición, Johns Hopkins University Press.
- Yahdjian, L., & O. E. Sala. 2006. Vegetation structure constrains primary production response to increased water availability in the Patagonian steppe of Argentina. *Ecology* 87:952-962.
- Yu, M., J. E. Ellis, & H. E. Epstein. 2004. Regional Analysis of Climate, Primary Production, and Livestock Density in Inner Mongolia. *Journal of Environmental Quality* 33:1675–1681.

Zhao, M., & S. W. Running. 2010. Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *Science* 329:940-943.