

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**“Efecto de la exclusión de ganado doméstico sobre la
estructura y funcionalidad de una comunidad vegetal en
el bosque chaqueño semiárido”**

por

Lic. en Cs. Biol. Carolina Beatriz Trigo

Director: Dr. Andrés Tálamo

Co-Director: Dr. Pablo Eugenio Villagra

**Lugar de Trabajo: Instituto de Bio y Geociencias del NOA (IBIGEO), Facultad
de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta**



**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA**

Córdoba, Argentina

2018

COMISIÓN ASESORA

Dra. Sandra Díaz – Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.

Dr. Eduardo Pucheta - Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de San Juan, San Juan.

Dr. Andrés Tálamo - Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta, Salta.

DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y Fecha:

Calificación:

TRIBUNAL

Firma: Aclaración:

Firma: Aclaración:

Firma: Aclaración:

Dedicatoria

Dedico esta tesis a mi familia que estuvo siempre presente para apoyarme.

Agradecimientos

Quiero expresar mi profundo agradecimiento a:

Mi director, el Dr. Andrés Tálamo, por su generosidad, entusiasmo y guía incondicional en el desarrollo de esta tesis desde el principio, proporcionándome además valiosas experiencias, conocimiento y enseñanzas.

Mi codirector, el Dr. Pablo Eugenio Villagra, quien me brindó su conocimiento y dedicación en gran parte del desarrollo de esta tesis.

Mis colegas Gustavo, Andrea, Johanna, Fernanda, Soledad, Eliana, y demás integrantes de mi grupo de trabajo, quienes me ayudaron y apoyaron en distintos momentos del desarrollo de mi trabajo.

A distintos colegas y estudiantes de la facultad como Patricio, Carlos, Nancy, Salomé, Marina, Antonio y demás; quienes me acompañaron a distintos viajes de campo para recolectar datos de esta tesis y que colaboraron con el trabajo de campo y de laboratorio.

A mi familia por acompañarme pacientemente en toda esta etapa, tanto en las crisis como en las alegrías.

A los puesteros que viven en el Parque Nacional Copo, Don “Ganzo”, Don “Boni”, Don “Gallito” y Don “Miguel”, quienes estuvieron presentes en todos los viajes de campo que realicé a este parque y me ayudaron en todo lo que estuvo a su alcance.

A las instituciones que apoyaron la realización de esta tesis y a mi proceso de formación: Universidad Nacional de Salta (UNSa), Instituto de Bio y Geociencias del NOA (IBIGEO), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CIUNSa CONICET-CCT Salta), Consejo de Investigación de la Universidad Nacional de Salta (CIUNSa), Doctorado en Ciencias Biológicas-Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales-Universidad Nacional de Córdoba, Administración de Parques Nacionales-Parque Nacional Copo.

A los miembros de la Comisión Asesora, cuyos aportes mejoraron sustancialmente este trabajo.

Índice General

Resumen	9
Summary	11
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL	13
1.1. Efectos del pastoreo por ganado	14
1.1.1. El pastoreo y la estructura de la comunidad de plantas	15
1.1.2. El pastoreo y los rasgos funcionales	16
1.1.3. El pastoreo y la regeneración de especies arbóreas	17
1.1.4. El pastoreo y la productividad primaria neta aérea (PPNA) y biomasa	18
1.2. Teorías y modelos explicativos	18
1.3. El ganado en los bosques	21
1.4. Exclusión del ganado	22
1.5. El bosque chaqueño semiárido	23
1.6. Objetivos	24
1.7. Hipótesis y predicciones	25
1.3.1. Diversidad específica (Capítulo II, Objetivo 1)	26
1.3.2. Estructura Vertical y Horizontal (Capítulo II, Objetivo 2)	26
1.3.3. Rasgos funcionales (Capítulo III, Objetivo 3)	27
1.3.4. Regeneración de especies arbóreas (Capítulo VI, Objetivo 4)	29
1.3.5. Productividad primaria neta aérea (PPNA) y biomasa (Capítulo V, Objetivo 5)	29
1.4. Área de estudio	30
1.5. Diseño experimental	31
CAPÍTULO II. EFECTO DE LA EXCLUSIÓN DEL GANADO: “ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE PLANTAS”	33
2.1. Resumen	34
2.2. Introducción	35
2.2.1. Hipótesis y predicciones	38
2.2.2. Objetivos	39
2.3. Materiales y métodos	39
2.3.1. Diseño y recolección de datos	39
2.3.1.1. Estimación de riqueza, abundancia y diversidad	39
2.3.1.2. Estimación de estructura vertical y horizontal	40

2.3.2. Análisis de datos	41
2.3.2.1. Análisis de riqueza, abundancia y diversidad	41
2.3.2.2. Análisis de estructura vertical y horizontal	41
2.4. Resultados	42
2.4.1. Riqueza, abundancia y diversidad de arbustos y suculentas	42
2.4.2. Hierbas	43
2.4.3.1. Riqueza y porcentaje de cobertura	44
2.4.3.2. Diversidad de especies	45
2.4.3. Estructura horizontal y vertical	52
2.5. Discusión	54
CAPÍTULO III. EFECTO DE LA EXCLUSIÓN DEL GANADO: “RASGOS FUNCIONALES DE ESPECIES DOMINANTES”	62
3.1. Resumen	63
3.2. Introducción	64
3.2.1. Hipótesis y predicciones	68
3.2.2. Objetivo	69
3.3. Materiales y métodos	69
3.3.1. Diseño y recolección de datos	69
3.3.1.1. Área foliar (A.F.)	70
3.3.1.2. Contenido foliar de materia seca (C.F.M.S.)	71
3.3.1.3. Área foliar específica (A.F.E.)	71
3.3.1.4. Altura máxima	71
3.3.1.5. Espinescencia	72
3.3.1.6. Arquitectura de la planta	72
3.3.2. Análisis de datos	72
3.4. Resultados	73
3.4.1. Arbustos	73
3.4.2. Hierbas	75
3.4.3. Renovales	78
3.5. Discusión	83
CAPÍTULO IV. EFECTO DE LA EXCLUSIÓN DEL GANADO: “REGENERACIÓN DE ESPECIES ARBÓREAS”	90
4.1. Resumen	91

4.2. Introducción	91
4.2.1. Hipótesis y predicciones	95
4.2.2. Objetivos	95
4.3. Materiales y métodos	95
4.3.1. Diseño y recolección de datos	96
4.3.1.1. Estimaciones de riqueza y densidad de renovales	96
4.3.1.2. Medición de rasgos de respuesta al pastoreo en renovales de <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> y <i>Schinopsis lorentzii</i>	96
4.3.2. Análisis de datos	96
4.4. Resultados	96
4.4.1. Riqueza y densidad de renovales	96
4.4.2. Altura y diámetro de base en renovales de <i>A. quebracho-blanco</i> y <i>S. lorentzii</i>	99
4.5. Discusión	100
CAPÍTULO V. EFECTO DE LA EXCLUSIÓN DEL GANADO: “BIOMASA Y PRODUCTIVIDAD PRIMARIA NETA AÉREA”	103
5.1. Resumen	104
5.2. Introducción	105
5.2.1. Hipótesis y predicciones	107
5.2.2. Objetivos	107
5.3. Materiales y métodos	108
5.3.1. Diseño y recolección de datos	108
5.3.1.1. Medición de PPNA en arbustos	108
5.3.1.2. Medición de PPNA de hierbas por método de rebrote	108
5.3.1.3. Medición de PPNA de hierbas por método de diferencia temporal de biomasa en parcelas diferentes	109
5.3.2. Análisis de datos	109
5.4. Resultados	109
5.4.1. Arbustos	109
5.4.2. Hierbas	109
5.5. Discusión	112
CAPÍTULO VI. DISCUSIÓN GENERAL	117
6.1 Discusión general	118

6.2. Recomendaciones de manejo y conservación	121
6.3. Sugerencias para futuros estudios	122
Bibliografía	123
ANEXO	150
ANEXO I Salidas de InfoStat para todos los análisis realizados en los distintos capítulos	150

Resumen

El efecto del pastoreo por ganado en las comunidades vegetales es un t3pico que ha sido estudiado en diversos ecosistemas del mundo. La mayor3a de los estudios sobre el efecto del ganado se han focalizado principalmente en sistemas de pastizales o sabanas y son comparativamente pocos los estudios en ecosistemas forestales, m3s a3n en bosques secos de las zonas 3ridas y semi3ridas del mundo. El Gran Chaco, el segundo bosque m3s importante de Sudam3rica despu3s del Amazonas, se encuentra amenazado por la p3rdida y degradaci3n de sus ecosistemas debido al avance de la frontera agropecuaria. Adem3s, en los parches de bosques remanentes se practica la ganader3a de manera extensiva, y poco se conoce sobre el impacto que ocasiona sobre el ambiente. El objetivo general de esta tesis fue evaluar la relaci3n entre el ganado y distintos atributos de la estructura y funcionalidad de una comunidad vegetal del sotobosque en el bosque chaque3o semi3rido Argentino. Particularmente, se evalu3 el efecto de la exclusi3n del ganado (entre 7 y 9 a3os) sobre 1) la riqueza, abundancia y diversidad espec3fica de arbustos, suculentas y hierbas, 2) la estructura horizontal y vertical de la vegetaci3n, la cobertura y dureza del suelo, 3) los rasgos funcionales de respuesta al pastoreo de especies dominantes de arbustos, hierbas y renovales arb3reos, 4) la regeneraci3n de especies arb3reas por medio de la riqueza, densidad, di3metro de base y altura de renovales y 5) la biomasa y productividad primaria neta a3rea de hierbas y de especies dominantes de arbustos.

El estudio se desarroll3 en el Parque Nacional Copo (Santiago del Estero, Argentina), donde se practica la cr3a de ganado vacuno y caprino desde 1950 aproximadamente. En el 2007 se instalaron en el bosque 5 exclusiones al pastoreo de 50 x 50 m, siguiendo un dise3o en bloques completos al azar, con dos tratamientos: excluido y pastoreado. Los muestreos se realizaron durante 3 a3os consecutivos (2014, 2015 y 2016) en estaciones h3meda y seca. En general, los resultados indicaron que luego de un periodo de exclusi3n del ganado de 7-9 a3os: 1) aument3 la riqueza y cobertura de gram3neas; 2) aument3 la densidad vegetal s3lo en el estrato bajo del sotobosque (hasta 0,5 m) y aument3 la cobertura del suelo; 3) aument3 en algunas especies el 3rea foliar, el contenido foliar de materia seca, el 3rea foliar espec3fica, la altura de la planta y de la inflorescencia, y el largo de las ramificaciones secundarias; por otro lado, disminuy3 el largo de espinas y de ramas de *Acacia praecox* y, finalmente, 4) aument3 la altura de los renovales de *S. lorentzii*. En los dem3s atributos medidos para cada objetivo, no hubo diferencias significativas entre zonas excluidas y pastoreadas.

En conclusión, de 51 variables medidas, se encontraron diferencias en 16. La estructura de la comunidad vegetal no mostró grandes cambios al excluir el ganado por un período de 7-9 años. La preferencia del ganado por el ensamble de gramíneas estaría explicando los cambios encontrados en riqueza y cobertura de pastos, mientras que la acción mecánica del tránsito de los animales explicaría la mayor proporción de suelo desnudo y la menor complejidad del estrato bajo del sotobosque en las zonas pastoreadas. Los cambios principales se observaron a nivel de rasgos individuales específicos, evidenciando la existencia de plasticidad fenotípica promedio dentro de una misma especie en respuesta al pastoreo. Los estudios del efecto del ganado sobre las comunidades vegetales no sólo deberían tener en cuenta medidas estructurales como riqueza, abundancia y diversidad de especies, sino también considerar cambios a nivel funcional, como la variación de rasgos funcionales de las especies dominantes. Analizando los resultados globalmente, se propone que el bosque chaqueño semiárido (a la carga animal del área de estudio de 850 EV) presenta cierta resiliencia a la presión ganadera. Esta resiliencia estaría dada por la presencia de rasgos físicos de las plantas de tolerancia al pastoreo adquiridos evolutivamente por la historia de herbivoría y las condiciones de productividad del ambiente, sumado además a la capacidad de ciertas especies de responder en el corto plazo a la presión de herbivoría mediante la plasticidad fenotípica de ciertos rasgos funcionales.

Palabras claves: Exclusión, ganado, bosque seco, Chaco semiárido, sotobosque, estructura y función de la vegetación, arbustos, hierbas, renovales.

Summary

The effect of livestock grazing on plant communities is a topic studied in diverse ecosystems of the world. However, most of these studies were mainly focused on grasslands or rangelands systems. There are few studies in forest ecosystems, especially in dry forests of arid and semi-arid areas of the world. The Gran Chaco, the second most important forest in South America after the Amazon, is threatened by the loss and degradation of the ecosystem due to the advance of the agricultural frontier. In addition to this, in the remnant forest patches, local residents practice extensive livestock farming, and little is known about its impacts on the environment. The general objective of this thesis was to evaluate the relationship between livestock and attributes of structure and functionality of an understory plant community in the semi-arid Argentinean Chaco forest. Particularly, it was evaluated the effect of livestock exclusion (between 7 and 9 years) on 1) the richness, abundance and specific diversity of shrubs, succulents and herbaceous plants, 2) the horizontal and vertical structure of the vegetation, the coverage, and hardness of the soil, 3) functional traits of response to grazing of dominant species of shrubs, herbaceous and saplings of tree species, 4) regeneration of saplings of tree species by means of richness, density, diameter at the base and height and, 5) biomass and aerial net primary productivity of herbaceous and dominant species of shrub.

The study was carried out in the Copo National Park (Santiago del Estero, Argentina), where cattle and goat breeding are practiced since about 1950. In 2007, 5 enclosures of 50 m x 50 m were installed in the forest, following a design of complete blocks at random, with two treatments: Excluded and Grazed. The samplings were carried out in 3 consecutive years (2014, 2015 and 2016) in wet and dry season. In general, the results indicated that the livestock exclusion for a period of 7-9 years: 1) increased the richness and coverage of grasses; 2) increased the plant density only in the low understory stratum (up to 0.5 m) and increased soil cover; 3) increased in some species the foliar area, the leaf dry matter content, the specific foliar area, the height of the plant and the inflorescence, and the length of the secondary ramifications; on the other hand, the length of the spines and branches of *Acacia praecox* decreased; finally 4) increased the height of the saplings of *Schinopsis lorentzii*. In the other attributes measured for each objective, there were no significant differences between excluded and grazed areas.

In conclusion, of the 51 variables measured, differences were found in 16. The structure of the plant community did not show great changes when livestock was excluded for a period

of 7-9 years. The preference of the livestock for the assembly of grasses would explain the changes found in richness and grass cover, while the mechanical action of walking animals would explain the greater proportion of bare soil and the lower complexity of the understory in the understory grazed. The main changes were observed at the level of individual trait, evidencing the existence of phenotypic plasticity in response to grazing. Studies of the effect of domestic livestock on plant communities should not only take into account structural measures such as species richness, abundance, and diversity but should also consider changes at the functional level, such as the variation of functional traits of dominant species. Analyzing the results globally, we propose that the semi-arid Chaco forest (with the current stocking rate of the 850 EC) presents some resilience to livestock pressure. This resilience is given by the presence of physical traits of grazing tolerance plants. Probably, these traits were acquired evolutionarily by the history of herbivory and the conditions of environmental productivity, and also to the capacity of certain species to respond in the short term to the pressure of herbivory through the phenotypic plasticity of certain functional traits.

Keywords: Exclusion, livestock, dry forest, semiarid Chaco, understory, structure and function of vegetation, shrubs, herbs, saplings

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. Efectos del pastoreo por ganado

A nivel mundial, el efecto del pastoreo por grandes herbívoros es un tema ampliamente estudiado y debatido en las últimas décadas. Estos estudios abarcan tanto herbívoros silvestres (Gordon et al. 2004, Kraaij & Milton 2006, Bernard et al. 2017) como domésticos (Bock & Bock 1993, Carmona et al. 2013, Ochoa Espinoza et al. 2017). Incluyen una amplia variedad de ambientes, desde sabanas y pastizales (Milchunas et al. 1989, Noy-Meir 1989, Pucheta et al. 1998, Rebollo et al. 2013), pasando por matorrales y arbustales (Andrew & Lange 1986, Riginos & Hoffman 2003, Adler et al. 2005), hasta bosques templados (Adams 1975, Belsky & Blumenthal 1997), húmedos (Posada et al. 2000) y secos (Cabin et al. 2000, Tálamo et al. 2015b, Schulz et al. 2018). Los grandes herbívoros pueden causar cambios en distintos atributos de estructura y funcionamiento de las comunidades de plantas (Fleischner 1994, Hobbs 1996, Augustine & McNaughton 1998, Asner et al. 2004, Díaz et al. 2007), como así también de la superficie del suelo (Bauer et al. 1987, Belsky & Blumenthal 1997, Fleischner 1994, Cerdà & Lavee, 1999, Eldridge et al. 2011a, 2011b). Sin embargo, en ciertos ambientes hay menos información disponible que en otros, y por lo tanto el efecto de los grandes herbívoros, sobre todo domésticos, aún se desconoce en profundidad.

La ganadería es una actividad productiva que puede tener diferentes efectos en distintas comunidades vegetales alrededor del mundo (Milchunas & Lauenroth 1993, Oosterheld et al. 1999, Cingolani et al. 2005a, 2008). Los estudios sobre el efecto de los herbívoros domésticos incluyen ovejas (Andrew & Lange 1986, Cingolani et al. 2005b, Masin et al. 2018), cabras (Fernández-Lugo et al. 2009, Celaya et al. 2010, Bellingham et al. 2010), vacas (Blackmore & Vitousek 2000, Dufour-Dror 2007, Carmona et al. 2013) y muchas veces ganado mixto (Adams et al. 1975, Schwabe et al. 2013, Török et al. 2016). Los estudios del efecto del pastoreo por ganado sobre la vegetación, abarcan a distintos niveles de organización, desde individual (Briske & Richards 1994, Díaz et al. 1994), poblacional (Detling & Painter 1983, Carman & Briske 1985, Milchunas & Noy-Meir 2002), comunitario (Sala et al. 1986, Díaz et al. 1994, Fleischner 1994, Altesor et al. 2005) hasta regional (Oñatibia et al. 2018). A nivel comunitario, distintas variables se midieron

en la vegetación, tanto variables estructurales como riqueza de especies (Perevolotsky & Seligman 1998, Waters et al. 2016), diversidad de especies (Noy-Meir et al. 1989, Fleischner 1994, Osem et al. 2002), abundancia (Landsberg et al. 2003, Fensham et al. 2011), estructura vertical y horizontal de la vegetación (Tasker & Bradstock 2006, Reimoser et al. 1999) etc., como variables funcionales, como la productividad primaria neta aérea (PPNA) (Milchunas & Lauenroth 1993, Augustine & McNaughton 1998, Altesor et al. 2005), rasgos funcionales (Díaz et al. 2002, Gómez & Zamora 2002, Díaz et al. 2007), entre otras. Una gran variedad de efectos se registró en distintos ambientes, por un lado, los efectos positivos son variados, como en el rol de dispersión y germinación de semillas (Reid & Ellis 1995, McEvoy et al. 2006, Carmona et al. 2013), generación de micrositios o nichos de regeneración (González-Hernández & Pando 1996), entre otros. Por otro lado, también se registraron efectos negativos, muchas veces relacionados al sobrepastoreo (Podwojewsky et al. 2002, Oztas et al. 2003), invasión de especies exóticas (Pettit et al. 1995), aumento en la erosión y compactación del suelo (Belsky & Blumenthal 1997, Lunt et al. 2007, Etchebarne & Brazeiro 2016), etc.

1.1.1. El pastoreo y la estructura de la comunidad de plantas

Los efectos del pastoreo sobre distintos atributos de la estructura de las comunidades vegetales pueden variar ampliamente y no siempre ajustarse a un patrón general (Lezama et al. 2013). Estos cambios pueden verse reflejados en la riqueza de especies (Milchunas et al. 1988, Noy-Meir et al. 1989, Floyd et al. 2003), abundancia (Landsberg et al. 2003), diversidad específica (Milchunas & Lauenroth 1993, Pucheta et al. 1998, Fleischner 1994, Nai-Bregaglio et al. 2002, Anderson & Hoffman 2007), diversidad estructural (Sala et al. 1986, Milchunas & Lauenroth 1993, Nai-Bregaglio et al. 2002, Landsberg et al. 2003), y composición florística (Pucheta et al. 1998, Nai-Bregaglio et al. 2002). Si bien la mayoría de los estudios del efecto del ganado en la vegetación se han llevado a cabo en ambientes de pastizales, el pastoreo también puede tener influencia en la estructura de los bosques, especialmente en la vegetación del sotobosque. En estos ambientes el impacto del ganado puede ser diverso, ya que puede dar lugar a una disminución o aumento de diversidad y/o abundancia, a cambios en la estructura sin cambios en la diversidad o abundancia, o puede ser que no haya ningún efecto (Reimoser et al. 1999). El pastoreo también puede causar que la estructura del sotobosque se simplifique, disminuya la abundancia de arbustos, aumente la dominancia de hierbas y favorezca un sotobosque menos estratificado y más abierto (Tasker & Bradstock 2006). Además, el pastoreo puede tener un efecto sobre el

suelo, ya que el pisoteo reduce la cobertura y biomasa de hojarasca y costras biológicas (Daryanto et al. 2013), la porosidad del suelo y la tasa de infiltración de agua (Eldridge et al. 2015), y puede desagregar las partículas del suelo favoreciendo la erosión por viento y agua (Tongway et al. 1995, Aubault et al. 2015).

1.1.2. El pastoreo y los rasgos funcionales de las plantas

El pastoreo puede actuar como una presión selectiva que induce cambios en los rasgos funcionales de las plantas (Altesor et al. 2005, Díaz et al. 2007). Los rasgos funcionales son características morfológicas, fisiológicas o fenológicas mensurables a nivel de organismos individuales, que representan estrategias ecológicas (Díaz & Cabido 2001, Violle et al. 2007). Dentro de los rasgos funcionales, están los rasgos de respuesta, que dan información sobre cómo las comunidades responden a cambios ambientales (Salgado Negret et al. 2016). A partir del estudio de cómo la herbivoría afecta a las plantas o cómo responden las plantas a esa herbivoría, se pueden medir rasgos de respuesta al pastoreo. A escala global, son consistentes algunos rasgos de respuesta al pastoreo que marcan diferencias a nivel de especie (Díaz et al. 2007). Existen dos clases de estrategias generales o dos tipos de rasgos de respuesta al pastoreo (Díaz et al. 1992). Por un lado, los rasgos relacionados con la resistencia por tolerancia que implica que las plantas pueden tolerar la herbivoría, es decir, que las plantas tienen la capacidad de crecer y reproducirse luego de una defoliación, sin presentar mecanismos de disuasión anti-herbívoro. Por otro lado, los rasgos relacionados con la resistencia por evitación involucran permiten a las plantas evadir la herbivoría por medio de defensas físicas como espinas y tricomas (Gómez & Zamora 2002, Young et al. 2003), y/o defensas químicas, como compuestos secundarios tóxicos que disminuyen la palatabilidad de la planta (Agrawal 1999). A menor escala, pueden existir diferencias morfológicas entre individuos de la misma especie en respuesta a la herbivoría (McNaughton 1984, Schlichting 1986, Díaz et al. 1992), donde los caracteres morfológicos, la arquitectura y calidad de forraje pueden variar. Distintos individuos de una misma especie pueden presentar distintos fenotipos, ecotipos o estadios ontogénicos, respondiendo de manera diferencial al ambiente (Díaz et al. 2002). Esto se denomina “variación intraespecífica”, es decir, cuando los rasgos pueden variar dentro de una misma especie.

Uno de los mecanismos por los que se puede dar la variabilidad intraespecífica es la plasticidad fenotípica, es decir, los múltiples fenotipos que puede expresar un mismo genotipo en respuesta a la heterogeneidad ambiental en el espacio y tiempo a lo largo de la

ontogenia de la planta (Bradshaw 1965, Schlichting 1986, Piuglici 2005, Salgado Negret et al. 2016). Muchos estudios han demostrado que las plantas son plásticas para numerosos rasgos, que van desde la morfología, la fisiología y la anatomía, hasta el desarrollo y el ritmo reproductivo (WestEberhard 1989, Sultan 2000). El pastoreo es un factor importante que influye sobre la respuesta fenotípica de las plantas (Bradshaw 1965, Painter et al. 1989). A menor escala espacial, numerosos autores encontraron diferencias fisiológicas y morfológicas intraespecíficas en relación al pastoreo (Detling & Painter 1983, Carman & Briske 1985, Oesterheld & McNaughton 1988, Painter et al. 1989, Díaz et al. 1992, Painter et al. 1993, Díaz et al. 1994, Giussani & Collantes 1997, Cingolani et al. 2005b, Whitworth-hulse et al. 2016). Los rasgos de respuesta al pastoreo que pueden mostrar plasticidad fenotípica pueden ser rasgos foliares, como área foliar específica (AFE) y el contenido foliar de materia seca, y caulinares, como la espinescencia y arquitectura de la planta (Belovsky et al. 1991, Young et al. 2003, Goheen et al. 2007, Zhao et al. 2009, Whitworth-hulse et al. 2016). Conocer la relación entre el pastoreo por ganado, los rasgos funcionales y la presencia de plasticidad fenotípica nos permitirá comprender la respuesta de las plantas de sotobosque del Chaco semiárido a los posibles efectos del ganado.

1.1.3. El pastoreo y la regeneración de especies arbóreas

El pastoreo por ganado puede influir en la regeneración de árboles, y por lo tanto modificar la estructura y composición de la vegetación del bosque (Cotler & Ortega Larrocea 2006). Por un lado, el ganado puede actuar como agente dispersor de semillas ectozoocórico a través del pelo, lana, uñas, etc. (Winkel & Roundy 1991, Carmona et al. 2013, Reid & Ellis 1995, Rohner & Ward 1999) y endozoocórico a través del consumo de semillas y frutos (Pakeman et al. 2002, Eichberg et al. 2007, Haarmeyer et al. 2010,); puede crear “nichos de regeneración” o parches de suelo desnudo que favorecen la germinación de semillas (González-Hernández & Pando 1996, McEvoy et al. 2006b) o eliminar la vegetación competitiva y mejorar indirectamente la regeneración y el crecimiento de plántulas (Kuiters et al. 1996, McEvoy et al. 2006). Por otro lado, el ganado puede perjudicar la regeneración al consumir y pisotear las semillas, renovales y juveniles de árboles (Blackmore & Vitousek 2000, Henríquez & Simonetti 2001, Fleischner 1994, Opperman & Merenlender 2000, Ramírez-Marcial et al. 2001). El pisoteo intenso puede compactar el suelo, aumentar la escorrentía y disminuir la disponibilidad de agua, reduciendo así las tasas de germinación de semillas y establecimiento de plántulas y

renovales (Winkel & Roundy 1991, Mohseni Saravi et al. 2015, Kauffman & Krueger 1984, Fleischner 1994, Yates et al. 2000a).

1.1.4. El pastoreo y la productividad primaria neta aérea y biomasa

El pastoreo puede modificar la productividad primaria neta área (PPNA) (Pucheta et al. 1998, Milchunas & Lauenroth 1993, Semmartin & Oesterheld 2001) y la biomasa aérea de las especies vegetales (Sala et al. 1986, Pucheta et al. 1998, Oñatibia & Aguiar 2016). La PPNA es la tasa a la que se produce biomasa aérea por unidad de área y tiempo, mientras que la biomasa es la cantidad de vegetación o energía acumulada (Flombaum & Sala 2007). La PPNA representa la cantidad de biomasa, energía y carbono fijado por las plantas, disponible para niveles tróficos superiores (Singh et al. 1975, Paruelo et al. 2000, Lauenroth et al. 2006). Es un atributo funcional importante de los ecosistemas terrestres, debido a su relación con la biomasa animal, productividad secundaria y ciclo de nutrientes (McNaughton et al. 1989, Paruelo et al. 2000). Históricamente, ha habido más información sobre los efectos del pastoreo en la composición de especies de la comunidad que sobre la PPNA o biomasa vegetal (Milchunas & Lauenroth 1993). Si bien la biomasa aérea y la PPNA pueden variar anualmente con las precipitaciones, el pastoreo es uno de los factores bióticos que más ha alterado la PPNA de las comunidades vegetales en diferentes regiones del mundo (Milchunas & Lauenroth 1993, Oesterheld et al. 1999, O'Connor et al. 2001, Cingolani et al. 2005a). Los herbívoros por medio del ramoneo o pastoreo, pisoteo, deposición de heces y orinas pueden alterar la biomasa y la productividad vegetal (Frank et al. 1994, Augustine & McNaughton 1998). En pastizales, sabanas y matorrales la respuesta de la PPNA al pastoreo puede cambiar a lo largo de gradientes de historias evolutivas de pastoreo y humedad ambiental o productividad (Milchunas et al. 1988, Milchunas & Lauenroth 1993). En los sistemas dominados por pastos, la estimación de la biomasa y PPNA es simple, mientras que en los sistemas dominados o co-dominados por las plantas leñosas la estimación de estas variables es más difícil de lograr (Hughes et al. 1999).

1.2. Teorías y modelos explicativos

En las últimas décadas, distintos modelos conceptuales se han postulado con el objetivo de explicar y/o predecir los efectos del pastoreo sobre la vegetación. La posible explicación del efecto de un disturbio sobre los cambios en la composición de especies de una comunidad se inició con la teoría clásica de Sucesión Ecológica (Clements 1916). Más

tarde, a este modelo se le incorporó el pastoreo como principal disturbio, dando lugar al modelo denominado “Range Succession Model” (Dyksterhuis 1949), convirtiéndose en la primera teoría general que intentaba explicar la respuesta de la vegetación al pastoreo en pastizales (Oesterheld & Semmartin 2011) y el primer modelo sobre la respuesta al pastoreo de los rasgos funcionales (Díaz et al. 2007). Pero, los avances teóricos y la evidencia empírica acumulada indicaban que los sistemas de pastizales no siempre se comportaban de manera lineal y continua, ya que la vegetación en algunos casos puede cambiar hacia estados estables alternativos separados por umbrales, tal como lo explica el Modelo de Estados y Transiciones (Westoby et al. 1989), aún vigente. Sin embargo, estos dos últimos modelos no han sido capaces de explicar el impacto del pastoreo sobre la composición de la vegetación considerando diferentes comunidades (Oesterheld & Semmartin 2011) y no han intentado hacer predicciones universales sobre la respuesta de la vegetación a la intensidad de pastoreo (Cingolani et al. 2005a).

Milchunas et al. (1988) han propuesto un modelo generalizado (“MSL model”) que predice el comportamiento de la estructura de la comunidad vegetal en relación a la intensidad de pastoreo, a través de un gradiente de humedad y de historia evolutiva de pastoreo. El modelo plantea 4 situaciones básicas: pastizales subhúmedos con larga (1) y con corta historia evolutiva (2), y pastizales semiáridos con larga (3) y con corta historia evolutiva (4). Dentro de este gradiente de productividad o humedad y el gradiente de historia evolutiva de pastoreo, pueden existir situaciones intermedias no extremas (Milchunas et al. 1988). En una síntesis más reciente (Cingolani et al. 2005a), han propuesto 3 modificaciones a este modelo que expanden su poder predictivo: 1º) el gradiente de humedad ha sido generalizado a un gradiente de productividad; 2º) se ha agregado un mecanismo alternativo para explicar la respuesta de la diversidad de especies en comunidades con larga historia evolutiva y baja productividad (semiáridas), que ha explicado por qué no todas las plantas que evolucionaron en ambientes de baja productividad son resistentes al pastoreo; y 3º) se ha introducido el concepto de resiliencia, donde sistemas con larga historia evolutiva al pastoreo han desarrollado mecanismos que permiten cambios reversibles en la composición florística a partir de cambios en las intensidades de pastoreo.

Para este modelo, dentro de las comunidades vegetales con larga historia evolutiva de pastoreo, se han planteado dos extremos dentro de un gradiente de humedad o productividad. Por un lado, en pastizales con baja productividad (semiáridos) la función

que describe la diversidad a medida que aumenta la intensidad de pastoreo es casi lineal, con una leve pendiente negativa (Milchunas et al. 1988, Cingolani et al. 2005a). Estas comunidades han estado dominadas por especies que se desarrollaron en respuesta a las presiones de selección convergente de herbivoría y aridez (Milchunas et al. 1988). Es decir, los rasgos relacionados con una mayor supervivencia en ambientes áridos o semiáridos podrían promover la tolerancia o el escape al pastoreo, como la baja altura, los órganos de reserva subterráneos o el rápido crecimiento (Coughenour 1985, Milchunas et al. 1988). Los efectos del pastoreo sobre la composición de la comunidad suelen ser leves debido a que no hay cambio en las interacciones competitivas entre las plantas por los recursos del suelo, la presión de pastoreo ha seleccionado un crecimiento rápido después de la defoliación, y por lo tanto hay una corta duración en la relajación de las interacciones competitivas (Milchunas et al. 1988). Sin embargo, esta selección convergente puede ser parcial, las especies tolerantes tanto a la aridez como al pastoreo pueden ser una parte de todas las especies, ya que bajo una intensidad de pastoreo fluctuante podrían haberse desarrollado dos conjuntos de especies con características divergentes (2° modificación propuesta por Cingolani et al. 2005a). Las abundancias de un grupo de especies disminuyen con el pastoreo, pero son buenas explotadoras de los recursos del suelo, mientras otro grupo son resistentes al pastoreo, pero compiten con menos eficacia por los recursos del suelo. A medida que aumenta la intensidad de pastoreo las disminuciones del primer grupo se compensan por aumentos del segundo grupo, entonces la diversidad puede permanecer constante, aunque existan cambios en la composición florística. Por lo tanto, los mecanismos de resiliencia pueden ser convergentes o divergentes (Cingolani et al. 2005a).

Por otro lado, en pastizales con alta productividad (subhúmedos), la diversidad de especies es máxima a intensidades intermedias de pastoreo (Milchunas et al. 1988, Cingolani et al. 2005a). Este tipo de pastizales se compone de especies de pastos cortos y altos como resultado de: 1) una selección divergente del pasado para la tolerancia al pastoreo y dominancia del dosel, con especies que varían en estructura y altura de dosel y en modo y tasa de rebrote, 2) una disminución de la competencia entre especies (Milchunas et al. 1988) y 3) la resiliencia del sistema actual a grandes cambios en la intensidad de pastoreo debido a mecanismos que operan en distintos niveles (entre los que se encuentra la plasticidad fenotípica a nivel de planta individual), y los cambios en la diversidad de especies son por lo general reversibles (Cingolani et al. 2005a). La

diversidad es baja en ambos extremos del gradiente de intensidad de pastoreo. A intensidades de pastoreo bajas, o en ausencia del mismo, unas pocas especies altas dominan la comunidad; a intensidades de pastoreo elevadas sólo algunas especies de pastos cortos dominan la comunidad (Milchunas et al. 1988). Por lo tanto, la curva de diversidad de especies en función de la intensidad de pastoreo tiene una forma de joroba, similar a la postulada por Milchunas et al. (1988). En estas comunidades, los cambios en la composición y diversidad de especies pueden volverse irreversibles cuando los cambios recientes de uso de la tierra exceden el rango histórico de perturbaciones y rompan los límites de resiliencia del sistema (Cingolani et al. 2005a). Por ejemplo, si el sobrepastoreo excede los límites históricos y a su vez disminuye la frecuencia de fuegos y la acumulación de biomasa combustible, puede ocasionar una invasión de arbustos o leñosas (Cingolani et al. 2005a), un proceso conocido como “woody plant encroachment” (Archer 1990, 1994; Silva et al. 2001, Roques et al. 2001, Villalobos 2013). Si bien el modelo MSL tiene un alto poder predictivo, alcance y generalidad, generalmente su aplicación fue para sistemas de pastizales, matorrales y sabanas. Esto es debido a que la mayoría de los estudios teóricos y empíricos de los efectos del pastoreo por ganado se focalizaron en estos sistemas, siendo menos estudiados los bosques sometidos a ganadería.

1.3. El ganado en los bosques

Con respecto al efecto del pastoreo por ganado en sistemas boscosos, no existen muchos estudios de síntesis ni modelos consensuados que expliquen los posibles mecanismos involucrados, como en el caso de pastizales. Se sabe que el pastoreo y ramoneo por ganado ha tenido un efecto importante en la estructura y el funcionamiento de la comunidad boscosa, por lo que la herbivoría influye fuertemente en la estructura del sotobosque y la composición de especies de plantas, e incluso de animales (Putman 1996, Reimoser et al. 1999). En respuesta a las presiones de selección evolutiva impuestas por grandes herbívoros, las plantas han podido desarrollar diferentes formas de crecimiento, con la dinámica de la historia de vida y fisiología adaptadas a esos cambios (Putman 1996). Los ungulados han impactado sobre la vegetación del bosque a través de diferentes formas: pisoteo, ramoneo “invisible” (consumo de frutos, flores y semillas de plantas) y “visible” (consumo de ramas de árboles), pelado de cortezas y raíces superficiales, etc. (Reimoser et al. 1999). El efecto del pastoreo también ha dependido de las especies de árboles y

arbustos, las condiciones del sitio, el tiempo e intensidad de ramoneo, tipo de bosque, la historia de manejo, el tipo de uso ganadero y la densidad o carga animal, entre otros factores (Reimoser et al. 1999, McEvoy et al. 2006). Existen antecedentes de estudios que encontraron diferentes efectos, tanto positivos como negativos, en el ecosistema forestal (ej. Putman 1996, Reimoser & Gossow 1996, Belsky & Blumenthal 1997, Reimoser et al. 1999, White 2012). Sin embargo, han sido pocos los estudios que evaluaron el efecto del pastoreo en los bosques secos de zonas áridas y/o semiáridas, en comparación con los bosques tropicales o templados. Teniendo en cuenta que los bosques secos constituyen un ecosistema ampliamente extenso, y que la ganadería es una actividad que se desarrolla en estos ambientes, es necesario comprender con urgencia los posibles efectos que el ganado pueda tener sobre distintos atributos de estos bosques.

1.4. Exclusión del ganado

Existen distintas formas de estudiar el efecto del ganado sobre las comunidades de plantas y animales. Hay estudios que utilizan un enfoque observacional y evalúan los cambios del sistema en gradientes espaciales, relacionados con la intensidad de uso, conocidos como efecto piosfera (Lange 1969, Andrew & Lange 1986, Heshmatti et al. 2002); otros comparan áreas pastoreadas vs. áreas no pastoreadas, también siguiendo un enfoque observacional (Bauer et al. 1987, Abril et al. 2005); y otros utilizan un enfoque experimental, instalando exclusiones al pastoreo, llamadas también clausuras (Rusch & Oosterheld 1997, Mc Naughton 1985, Noy-Meir et al. 1989, Altesor et al. 2005). Una exclusión se ha definido como un área experimental que, por medio de una barrera, el área queda protegida o excluida de los animales que pastorean (Daubenmire 1940). El propósito de este procedimiento ha sido controlar el factor “influencia animal” (Daubenmire 1940). La exclusión ha sido una herramienta de manejo utilizada en distintos ecosistemas como pastizales (Bock & Bock 1993, Altesor et al. 2005, Villalobos & Zalba 2010, Rebollo et al. 2013), estepas (Pei et al. 2008, Jeddi & Chaieb 2009, Oñatibia & Aguiar 2016), áreas ribereñas (Schulz & Leininger 1990, Opperman & Merenlender 2000, Brookshire et al. 2002), desiertos (Ayyad & El-Kadi 1982), praderas (Collantes et al. 2013), e incluso en ecosistemas boscosos (Adams 1975, Wassie et al. 2009, Etchebarne & Brazeiro 2015). La exclusión del ganado, especialmente cuando la densidad poblacional de herbívoros es previamente alta, ha llevado en algunos casos a la recuperación de ecosistemas dañados y al aumento de la biodiversidad. En otros casos, la eliminación del ganado y por lo tanto del

pastoreo, ha causado alteraciones ecológicas perjudiciales (aumento de ocurrencia de incendios, por ejemplo) y ha amenazado la biodiversidad (Brown & McDonald 1995).

1.5. El bosque chaqueño semiárido

Los bosques secos representan aproximadamente el 27% de los bosques del mundo (FAO 2015) y un 9 % más de acuerdo a nuevas estimaciones (Bastin et al. 2017), y entre ellos, el Gran Chaco o bosque chaqueño es el segundo bosque nativo más extenso después del Amazonas en Sudamérica (REDAF 1999). Además, representa uno de los principales focos de conservación de la biodiversidad a escala continental (Torres et al. 2014). Estos bosques se encuentran en estado crítico de conservación producto de la pérdida de hábitats acelerada por el avance de la frontera agropecuaria (Cabido et al. 2006, Gasparri & Grau 2009, Seghezzo et al. 2011, Volante et al. 2012, Hansen et al. 2013, Torres et al. 2014, Vallejos et al. 2014, Núñez-Regueiro et al. 2015). Además, en los parches de bosques remanentes, uno de los principales usos de la tierra ha sido la ganadería extensiva o ganadería de monte, donde los animales se mueven libremente en busca de forraje y agua (Morello & Adámoli 1974, Morello 1983, Cabido et al. 2006). En sectores con elevada carga de ganado y elevado tiempo de uso ganadero, el sobrepastoreo es considerado como una de las causas de la degradación y fragmentación del bosque chaqueño (Morello & Adámoli 1974, Morello 1983, The Nature Conservancy et al. 2005).

El bosque seco del Gran Chaco se puede dividir en tres subregiones de acuerdo a sus condiciones climáticas: Chaco serrano, Chaco semiárido y Chaco árido (Torella & Adámoli 2005). El Chaco semiárido es el más extenso, ocupando en Argentina el oeste de las provincias de Chaco y Formosa, la mayor parte de Santiago del Estero, este de Salta y Tucumán y parte del norte de Córdoba. Es un bosque xerófilo, estacional y semicaducifolio con un estrato superior dominado por el quebracho colorado (*Schinopsis lorentzii*) y el quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*) (Morello & Adamoli 1974). Estos bosques constituyen la vegetación típica junto con los pastizales mantenidos por el fuego, y pastizales y sabanas edáficos (Morello & Adamoli 1974). Luego de la introducción del ganado por los europeos, se produjo una arbustificación en muchas de las áreas donde antes eran pastizales (Morello & Saravia-Toledo 1959, Diaz et al. 1994).

En estos bosques semiáridos, los estudios sobre la relación entre en ganado y la vegetación nativa se centran en los pastizales (Kuntz et al. 2007, Chiossone & Vicini

2012), especies forrajeras leñosas y herbáceas utilizadas por el ganado (Martin et al. 1993, Martin & Lagomarsino 2000, Catan & Degano 2007, Ledesma et al. 2017), manejo silvopastoril (Grulke 1994, Kunst et al. 2003, Anriquez et al. 2005, Kunst et al. 2006), etc. Los pocos estudios que han evaluado el efecto del ganado en la vegetación leñosa del bosque muestran que una elevada presión de pastoreo y larga historia de uso ganadero modifica algunos atributos de la comunidad de plantas, como densidad y riqueza de especies leñosas (Trigo et al. 2017), diversidad estructural, riqueza y diversidad de árboles (Macchi & Grau 2012). En otros sitios con menor presión de pastoreo, el ganado ha modificado la distribución espacial de las plantas leñosas, y no así otros atributos comunitarios (Tálamo et al. 2015a). Hay pocos estudios que examinaron los efectos de la exclusión del ganado en el bosque chaqueño semiárido. En la provincia de Santiago del Estero, Brassiolo et al. (1993, 2008) encontraron que en la única exclusión disponible hubo una disminución del número de arbustos en comparación con otros tratamientos silvopastoriles. En esta región no se han realizado trabajos replicados que evalúen el efecto de la exclusión de ganado sobre los atributos comunitarios tanto estructurales como funcionales de la vegetación. Esta tesis, enmarcada en el modelo teórico MSL (originalmente propuesto para sistemas de pastizales), intenta poner a prueba una de sus predicciones en un nuevo contexto empírico, es decir en el sotobosque de un bosque semiárido. Además, en este estudio, a través de un enfoque multigrupo, se evalúan distintos ensambles de plantas del sotobosque: leñosas, suculentas, hierbas (latifoliadas, gramíneas y enredaderas) y renovales. Además, abarca preguntas desde la estructura de la comunidad hasta cuestiones relacionadas con la funcionalidad, como rasgos de respuesta al pastoreo y PPNA. Estos estudios serán importantes, no solo para lograr un mejor entendimiento de la relación ganado-vegetación del bosque chaqueño semiárido, sino también para generar herramientas que contribuyan a la toma de decisiones de manejo para la conservación de estos bosques altamente amenazados.

1.6. Objetivos

Evaluar el efecto de la exclusión de ganado sobre las comunidades vegetales del sotobosque en un sector del bosque chaqueño semiárido, poniendo a prueba las predicciones de los modelos y teorías vigentes sobre posibles patrones y mecanismos que estén actuando, y su generalización a este sistema. Los objetivos específicos fueron los siguientes:

Comparar entre zonas excluidas al ganado y zonas pastoreadas:

- 1) La riqueza, abundancia y diversidad de hierbas y arbustos (Capítulo II).
- 2) La estructura horizontal y vertical del sotobosque (Capítulo II).
- 3) Los rasgos funcionales de respuesta al pastoreo en especies de arbustos dominantes y el ensamble de hierbas (Capítulo III).
- 4) La regeneración de especies arbóreas (Capítulo IV).
- 5) La PPNA y biomasa del ensamble de especies arbustivas y hierbas (Capítulo V).

1.7. Hipótesis y predicciones

En relación a los atributos de estructura y función de la comunidad vegetal se plantearon las hipótesis y sus posibles predicciones. Teniendo en cuenta las cuatro situaciones planteadas en el modelo de MLS (Milchunas et al. 1988, Cingolani et al. 2005a) se clasificó la zona de estudio como un área con larga historia evolutiva de pastoreo y alta productividad. La larga historia evolutiva de pastoreo se puede inferir en base a la presencia de mega herbívoros en el pasado documentados en los estudios de Bucher (1987) y Owen Smith (1988). Con respecto a la productividad, seguimos el mismo criterio utilizado por Cingolani et al. 2005: una zona puede ser clasificada como de alta productividad cuando presenta una PPNA superior a 200 gr/m^2 . Por lo tanto, la afirmación de que el sitio tiene una productividad alta está basada en varias razones: 1) Según Rueda et al. (2013), la PPNA para el Chaco semiárido a nivel regional sería de 5750 kgMS/ha/año , es decir $575 \text{ grMS/m}^2/\text{año}$ aproximadamente. 2) De acuerdo a los datos de PPNA de un trabajo realizado en la misma zona de estudio en pastizales de paleocauces cercanos a las exclusiones, la PPNA anual promedio estimada por el método de rebrote fue de $902,13 \text{ gr/m}^2/\text{año}$. 3) La PPN (productividad primaria neta) aumenta linealmente a lo largo de un gradiente árido-subhúmedo de 150-1500 mm de precipitación media anual (Sala et al. 1988). Esta relación entre PPN y precipitación es muy similar en distintas regiones geográficas, donde hay un incremento de productividad anual aproximado entre 0,5 y $0,75 \text{ g/m}^2$ por cada milímetro de lluvia (Mc-Naughton et al. 1993). A partir de datos de precipitaciones anuales de la zona de estudio, se multiplicó estos valores por el incremento de producción anual aproximado (entre 0,5 y $0,75 \text{ g/m}^2$). Por lo tanto, para la localidad de Pampas de los Guanacos (la ciudad más cercana a la zona de estudio) se

calculó en base a datos de precipitaciones aproximados de septiembre 2014 a agosto 2015 una PPNA de 397 gr/m²/año, y de los datos de precipitaciones de septiembre 2015 a agosto de 2016, una PPNA de 477,5 gr/m²/año. Ambos valores de PPNA (aunque sean aproximados y algo variables entre años) superan el valor de 200 gr/m²/año, y apoyan la afirmación de que la zona de estudio presenta una productividad alta siguiendo el criterio utilizado en Cingolani et al. (2005a).

Se considera que el sistema está sometido a una presión de pastoreo intermedia, no extrema. Si bien las clausuras se ubicaron cerca de los puestos ganaderos, se excluyeron los peladares propiamente dichos (zonas alrededor de los puestos con muy poca vegetación, árboles aislados, alta proporción de suelo desnudo, etc.), sectores sometidos a una alta presión de pastoreo. Por lo tanto, teniendo en cuenta la curva de diversidad de especies en función de la intensidad de pastoreo para la situación de larga historia evolutiva y alta productividad, se considera que el sistema de estudio presentaba una intensidad de pastoreo intermedia, y por lo tanto la diversidad de especies se encontraba cerca del pico máximo de la curva. A continuación, se redactan las hipótesis y predicciones correspondientes a cada capítulo.

1.7.1. Diversidad específica (Capítulo II, Objetivo 1):

Hipótesis: Debido a la larga historia evolutiva de pastoreo, la densidad de grandes herbívoros salvajes y domésticos fluctuaron con el tiempo, dando lugar a una selección divergente con dos grupos en el sotobosque: un grupo tolerante al pastoreo que aumenta a alta intensidad de pastoreo, y otro grupo buenos competidores de recursos y dominantes del dosel del sotobosque, que aumenta a intensidades bajas de pastoreo. En ambos extremos, ya sea alta o baja intensidad de pastoreo, la diversidad disminuye. A una intensidad intermedia de pastoreo, la diversidad es máxima debido a un mosaico de formas de crecimiento, entre las especies tolerantes al pastoreo y las dominantes del dosel, ya que se produce una relajación de la competencia entre ambas.

Predicción 1: Asumiendo que el dosel de leñosas no cambia, se espera que en zonas excluidas (ausencia de pastoreo) los ensamblajes de arbustos, suculentas y herbáceas del sotobosque presenten una menor diversidad de especies, una mayor abundancia relativa de especies dominantes e igual riqueza de especies, comparado con zonas pastoreadas.

1.7.2. Estructura Vertical y Horizontal (Capítulo II, Objetivo 2):

Hipótesis: La herbivoría, pisoteo, compactación del suelo y la creación de sendas por el ganado en los estratos bajos del sotobosque, mantiene más abiertos a dichos estratos y por lo tanto simplifica u homogeniza la distribución de la biomasa (ramas y hojas) en el espacio vertical (estructura vertical). Por otro lado, el ganado aumenta la heterogeneidad en el espacio horizontal de la disposición de la biomasa (estructura horizontal) porque se generan nuevos micrositios con baja cobertura vegetal.

Predicción 1: En cuanto a la estructura vertical, se espera que en zonas excluidas el número de toques vegetales (toques de hojas y ramas sobre una vara vertical) aumente en los estratos bajos al alcance del ganado, mientras que en el estrato superior no se esperan cambios en el número de toques, en comparación con zonas pastoreadas. Por lo tanto, se espera una interacción significativa entre el factor Tratamiento y el factor Estrato vertical. En cuanto a la estructura horizontal, se espera un menor coeficiente de variación en las zonas excluidas en comparación con zonas pastoreadas.

Predicción 2: En zonas excluidas el suelo tendrá mayor cobertura y menor compactación.

1.7.3. Rasgos funcionales (Capítulo III, Objetivo 3):

Plantas herbáceas:

Hipótesis 1: En un ambiente con una alta productividad y disponibilidad de recursos, las especies de hierbas tienden a ser adquisitivas (de recursos) y a presentar una alta tasa de crecimiento, debido a la competencia por los recursos con las plantas vecinas. Si este ambiente además presenta una larga historia de pastoreo, estas plantas pueden tener mecanismos de tolerancia al pastoreo. Ante un evento de herbivoría, las hierbas invierten más nitrógeno en la parte aérea para compensar la pérdida de hojas rápidamente. Por lo tanto, invierten menos carbono en la producción de hojas, y lo destinan a meristemas basales, raíces, estructuras de reserva subterráneas, etc.

Predicción 1: En zonas excluidas, el área foliar (AF) de las hojas de las hierbas será menor o igual que en zonas pastoreadas.

Predicción 2: En zonas excluidas, el contenido foliar de materia seca (CFMS) de las hierbas será mayor que en zonas pastoreadas.

Predicción 3: El área foliar específica (AFE) de las hierbas será menor en zonas excluidas en comparación con zonas pastoreadas.

Hipótesis 2: En ambientes productivos y con una larga historia evolutiva de pastoreo, las hierbas presentan mecanismos de tolerancia al pastoreo. Luego de un evento de defoliación, las plantas destinan más nitrógeno a la parte aérea, produciendo más hojas con una tasa de crecimiento alta, pero con menos proporción de carbono, ya que este se destina a meristemas, estructura de reserva, raíces, etc. Dadas ciertas limitaciones, hay un compromiso en donde la planta no pueden crecer en altura debido a la falta de carbono disponible para la zona aérea. Por lo tanto, tienden a ser más pequeñas o más postradas.

Predicción: En zonas excluidas, las hierbas tendrán una mayor altura que en zonas pastoreadas.

Plantas leñosas (arbustos y renovales):

Hipótesis 1: En un ambiente con alta productividad y una larga historia evolutiva de pastoreo, los arbustos y otras leñosas pueden presentar estrategias de defensa estructurales o arquitectónicas (rasgos de evasión al pastoreo). Es decir, invierten más carbono en los tallos para producir estructuras de defensa contra los herbívoros vertebrados. Por una cuestión de compromiso, las hojas presentan menos inversión de carbono en compuestos estructurales, y además serán más chicas para evitar se consumidas por los herbívoros.

Predicción 1: En zonas excluidas, el AF de las plantas leñosas será mayor que en zonas pastoreadas.

Predicción 2: El CFMS de las plantas leñosas será mayor en zonas excluidas que en zonas pastoreadas.

Predicción 3: El AFE de las plantas leñosas será menor en zonas excluidas que en zonas pastoreadas.

Hipótesis 2: Las plantas leñosas de un sistema que presenta larga historia evolutiva de pastoreo suelen presentar estrategias de defensa estructurales, en donde invierten más proporción de carbono en los tallos para producir estructuras de defensa, como las espinas, que pueden aumentar en densidad o en longitud ante la herbivoría.

Predicción: En zonas excluidas, las plantas leñosas que presenten espinescencia tendrán espinas más cortas o una menor densidad de espinas.

Hipótesis 3: Las plantas leñosas de un sistema con larga historia evolutiva de pastoreo suelen presentar estrategias de defensa estructurales, en donde invierten más proporción de carbono en los tallos. Además de la espinescencia, la planta también puede

complejizar su ramificación de tal forma que las hojas sean menos accesibles para el consumo de los herbívoros. Esto puede darse por un aumento en el número de ramas y disminución en su longitud.

Predicción: En zonas excluidas, las plantas leñosas presentaran un menor número de ramificaciones secundarias y ramas más largas, que en zonas pastoreadas.

1.7.4. Regeneración de especies arbóreas (Capítulo VI, Objetivo 4):

Hipótesis 1: En zonas con larga historia evolutiva de pastoreo y alta productividad, y cargas actuales intermedias, los ungulados domésticos pueden tener un efecto neto positivo en la regeneración de leñosas. Es decir, un aumento de la superficie de suelo desnudo causado por pisoteo, la apertura del sotobosque por el ramoneo y la mejora de las condiciones de germinación por excrementos y nutrientes, puede crear espacios o nichos para germinación, establecimiento y crecimiento de plántulas de renovales arbóreos.

Predicción: En zonas excluidas, la densidad y riqueza de renovales será menor que en zonas pastoreadas.

Hipótesis 2: Los renovales de *S. lorentzii* presentan una alta palatabilidad para el ganado, lo que produce un retraso en su crecimiento.

Predicción: En zonas excluidas, los renovales de *S. lorentzii* presentaran mayor altura y diámetro de base, en comparación con los renovales de esta especie en zonas pastoreadas.

Hipótesis 3: Los renovales de *A. quebracho-blanco* no suelen ser preferidos por el ganado en ninguna época del año, ya que presentan hojas duras (aparentemente con alto contenido de carbono) y un mucrón espinoso en la punta de las hojas, rasgos que pueden ser de evitación al pastoreo.

Predicción: En zonas excluidas, los renovales de *A. quebracho-blanco* presentarán una altura y un diámetro similar que los renovales encontrados en zonas pastoreadas.

1.7.5. Productividad primaria neta aérea y biomasa (Capítulo V, Objetivo 5):

Hipótesis: En zonas con larga historia de pastoreo y productividad alta, el pastoreo continuo moderado (a cargas no muy altas) (1) favorece el aumento en la tasa de acumulación de la biomasa de las plantas (PPNA) debido a los mecanismos de compensación en ellas (tolerancia al pastoreo), y (2) estabiliza la cantidad de biomasa en pie debido al constante pastoreo.

Predicción: En zonas excluidas, la PPNA será menor, y la biomasa en pie será mayor, en comparación a las zonas pastoreadas.

1.8. Área de estudio

Este estudio se llevó a cabo en el sector suroeste del Parque Nacional Copo, un área protegida de 114.250 ha de bosque chaqueño semiárido que se ubica en el extremo noreste de la provincia de Santiago del Estero, Argentina (25°58'21"S; 61°57'30"O). El área se presenta como un paisaje de escasa pendiente, sin cuerpos de agua permanentes (excepto cuerpos de agua artificiales). El clima es marcadamente estacional, con 80% de las precipitaciones anuales (700 mm) concentradas entre los meses de octubre y marzo (primavera-verano) que determina una estación húmeda y calurosa, en donde la oferta de forraje nativo de hierbas y plantas leñosas suele ser abundante, en comparación con una estación seca y fría (otoño-invierno), donde hay poco forraje nativo disponible. El paisaje se compone de un bosque espinoso semideciduo interrumpido por franjas de pastizales naturales asociados a paleocauces (Morello y Adámoli 1974). El estrato arbóreo es abierto, cuyas especies dominantes se encuentran *Schinopsis lorentzii* (Griseb.) Engl., *Aspidosperma quebracho-blanco* Schlttdl. y *Sarcomphalus mistol* (Griseb.) Hauenschild, entre otras (Tálamo et al. 2012). En el estrato arbustivo se presentan individuos de 1 a 10 m de altura, entre los cuales se encuentran *Acacia aroma* Gillies ex Hook. & Arn., *Acacia praecox* Griseb., *Achatocarpus praecox* var. *praecox* Griseb., *Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm., *Anisocapparis speciosa* (Griseb.) X. Cornejo & H.H. Iltis, *Capparicordis tweediana* (Eichler) H.H. Iltis & X. Cornejo, *Cynophalla retusa* (Griseb.) X. Cornejo & H.H. Iltis, *Sarcotoxicum salicifolium* (Griseb.) X. Cornejo & H.H. Iltis, entre otras (Tálamo & Caziani 2003, Tálamo 2006). El estrato herbáceo se compone por una gran variedad de especies de diferentes familias como Acanthaceae (*Justicia* sp., *Ruellia* sp., etc), Asteraceae (*Bacharis* sp., *Eupatorium* sp., etc), Poaceae (*Pennisetum* sp., *Panicum* sp., *Setaria* sp.), Solanaceae (*Cestrum* sp., *Solanum* sp.), entre otras (Chalukian et al. 2006).

En el sector sureste de este parque existen 4 puestos ganaderos donde viven familias de criollos ganaderos (llamados puesteros). Estos puesteros son los dueños del ganado y practican la cría de ganado vacuno y caprino de manera extensiva desde 1940-50 (Tálamo et al. 2009). El método extensivo de crianza es el pastoreo libre donde los animales utilizan

como única fuente de forraje el bosque y los pastizales naturales. En el momento de hacer el muestreo (años 2014 y 2015), a partir de sucesivas entrevistas con los puesteros se pudo averiguar que el stock ganadero se componía aproximadamente de 700-800 vacas y 200-300 cabras (aproximadamente 850 EV). Así mismo, de las entrevistas con los puesteros mencionadas, se estima que las cabras se mueven en un radio de 0,5 a 1 km aproximadamente alrededor de los puestos, y las vacas entre 3 y 5 km de radio, dependiendo si es una estación seca o húmeda, ya que durante la estación húmeda las vacas suelen moverse en radios más grandes. El estudio se realizó en este sector, en 5 sitios ubicados en el bosque entre 300 m y 800 m de distancia a los puestos ganaderos. Esta tesis no tenía por objetivo estimar la carga ganadera del sitio, y tampoco hay estimaciones precisas de la carga ganadera en el aérea a partir de estudios previos. Sin embargo, en esta tesis se considera que una carga aproximada de 850 EV para una superficie de 8000 ha, con movimientos en distintos sectores que varían año a año, con varias represas de agua disponibles en el área acción del ganado, no estaría ejerciendo en el sistema una presión de pastoreo alta, sino más bien intermedia.

1.9. Diseño experimental

Se utilizó un Diseño en Bloques Completos al Azar (DBCA) con dos tratamientos: “Exclusión de ganado” y “Pastoreo continuo”. Primero se seleccionaron 5 sitios o bloques de 100 m (sentido E-O) x 50 m (sentido N-S) a lo largo de una picada que recorre la zona ganadera en sentido E a O. Teniendo en cuenta que la intensidad ganadera aumenta en la cercanía del puesto, los 5 sitios se ubicaron cerca de los 4 puestos, donde la mayor distancia de un sitio con respecto a un puesto fue de 700 m y la menor distancia de un sitio con respecto a un puesto fue de 300 m. En cada sitio se ubicó un bloque, cada bloque se dividió en 2 parcelas de 50 m x 50 m (unidades experimentales), y a cada unidad se le asignó aleatoriamente uno de los dos tratamientos: excluido y pastoreado. La exclusión de ganado se logró instalando en febrero de 2007 una clausura de 50 m x 50 m con alambre rural de 7 hilos, para evitar el ingreso de vacas y cabras (Figura 1.1.). En cada una de las unidades experimentales se midieron las distintas variables de respuesta en base a los objetivos propuestos. Se utilizó un diseño en bloques al azar para controlar posibles efectos de sitio asociados a variables como densidad, cobertura y composición de plantas, propiedades del suelo, apretura de dosel, entre otras. Las diferentes metodologías empleadas se detallan en los siguientes capítulos.

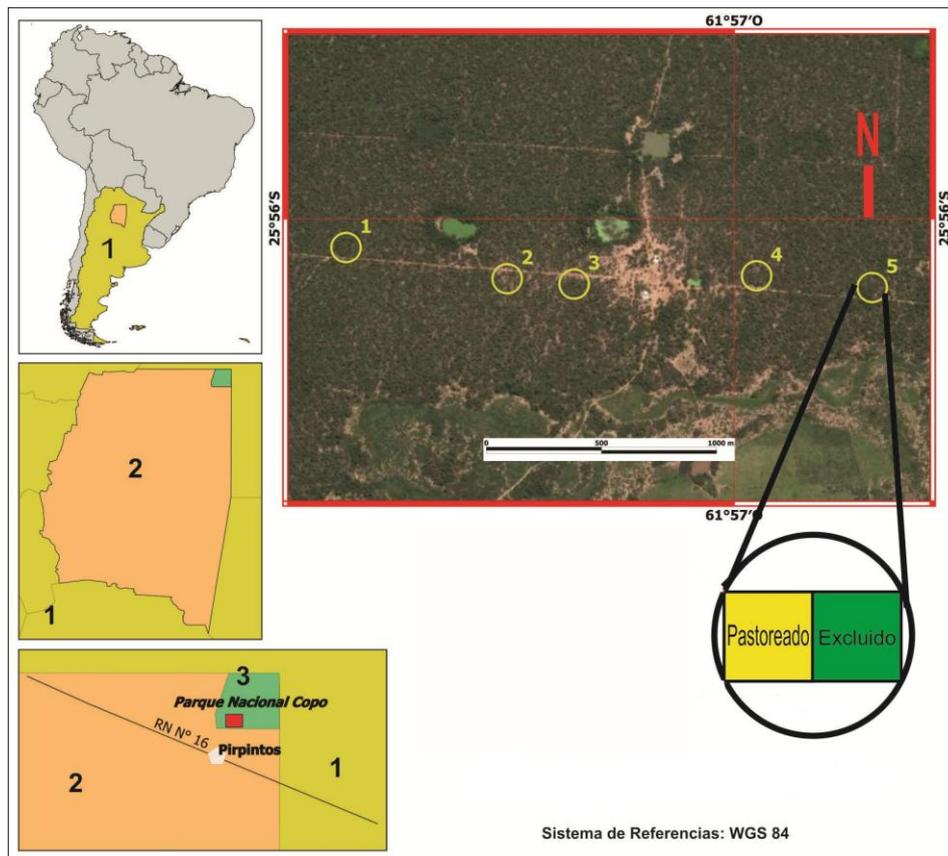


Figura 1.1. Mapa del área de estudio mostrando la ubicación de los bloques (círculos numerados) con sus dos unidades experimentales, en el sector suroeste del Parque Nacional Copo, Santiago del Estero, Argentina.

CAPÍTULO II

EFECTO DE LA EXCLUSIÓN DEL

GANADO:

**“ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD
DE PLANTAS”**

CAPÍTULO II. EFECTO DE LA EXCLUSIÓN DEL GANADO: “ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE PLANTAS”

2.1. Resumen

Se estudió el efecto de la exclusión del ganado sobre la estructura de la comunidad de plantas del sotobosque de un sector del bosque chaqueño semiárido. Las plantas se categorizaron en arbustos, suculentas (cactáceas + *Bromelia hieronymi*) y hierbas (latifoliadas, gramíneas y enredaderas). Los atributos que se estudiaron fueron: riqueza de especies, abundancia (para arbustos y suculentas), porcentaje de cobertura (para hierbas), diversidad de especies, compactación del suelo, proporción de suelo desnudo, estructura vertical y horizontal. Estas variables se compararon entre zonas excluidas (7-8 años de exclusión) y zonas pastoreadas continuamente, en un diseño en bloques completos al azar (DBCA) con 5 réplicas. Los análisis estadísticos se realizaron con pruebas t de Student y ANOVAs utilizando el programa InfoStat. Los resultados indicaron que la comunidad de plantas del bosque chaqueño no mostró diferencias entre sitios excluidos y pastoreados en cuanto a riqueza, abundancia y diversidad de arbustos y suculentas; riqueza y porcentaje de cobertura en latifoliadas y enredaderas; estructura horizontal para arbustos y hierbas; estructura vertical para estrato II (0,5 m – 1 m) y III (1 m – 2 m) y compactación del suelo. En cambio, en las exclusiones se encontró una mayor riqueza y cobertura de gramíneas, donde las especies dominantes fueron *Setaria nicorae* (gramínea), *Trichloris crinita* (gramínea) y *Justicia squarrosa* (latifoliada), todas palatables y preferidas por el ganado. Para sitios pastoreados la especie dominante fue *Stenandrium dulce* (latifoliada) una especie con rasgos de resistencia al pastoreo. En cuanto a la estructura vertical y a la cobertura del suelo, en el estrato más bajo (0 m - 0,5 m) se encontró un mayor porcentaje promedio de toques y menor porcentaje de suelo desnudo en las exclusiones. Al parecer, el ganado no afectó considerablemente la estructura del sotobosque, salvo algunas características del estrato inferior, donde disminuyó la riqueza y cobertura de gramíneas debido a una presión de consumo mayor, generando además una mayor proporción de suelo desnudo. Los resultados de este capítulo arrojan evidencia para proponer que el sistema bajo estudio presenta cierta resiliencia (en cuanto a la estructura de la vegetación) a la presencia de ganado.

2.2. Introducción

El pastoreo por ganado puede ocasionar distintos efectos en los atributos estructurales de las comunidades de plantas. Por ejemplo, 1) la riqueza de especies puede aumentar (Perevolotsky & Seligman 1998, Grace 1999, Fernández-Lugo et al. 2011, Pucheta et al. 1988, Waters et al. 2016) o disminuir (Perelman et al. 1997, Floyd et al. 2003, Fensham et al. 2011, Angassa 2014); 2) la abundancia de especies puede disminuir (Fensham et al. 2011), o responder de manera más compleja, donde ciertas plantas de la comunidad disminuyen con el aumento de la intensidad de pastoreo ("decreasers"), mientras que otras aumentan ("increasers") y otras sólo aparecen a una determinada intensidad de pastoreo ('invaders') (Landsberg et al. 2003, Noy-Meir et al. 1989); 3) la diversidad de especies puede aumentar (Pucheta et al. 1988, Naveh & Whittaker 1980, Noy-Meir et al. 1989, Nai-Bregaglio et al. 2002) o disminuir (Fleischner 1994); 4) la diversidad estructural puede simplificarse (Nai-Bregaglio et al. 2002, Tasker & Bradstock 2006) o no cambiar (Reimoser et al. 1999); 5) el suelo puede compactarse (Belsky & Blumenthal 1997, Fleischner 1994, Lunt et al. 2007). Estos resultados tan dispares, pueden explicarse por diversos factores, como por ejemplo diferencias en la carga ganadera, la intensidad de pastoreo, el tipo de ganado, la historia de pastoreo, la productividad del sistema, el tipo de vegetación, variaciones estacionales e interanuales de las precipitaciones, entre otros (Milchunas et al. 1988, Milchunas & Lauenroth 1993, Osem et al. 2004, Pakeman 2004, Heitschmidt et al. 2005, Cingolani et al. 2005a, 2008, Castro & Freitas 2009). Además, estos factores pueden actuar de manera independiente o interactuar entre sí. El efecto de grandes herbívoros sobre la estructura de las comunidades vegetales ha sido estudiado en diversos ecosistemas (Milchunas & Lauenroth 1993, Arévalo et al. 2011, Lezama et al. 2013). La mayoría de los estudios del efecto del pastoreo por ganado se han focalizado en los sistemas de pastizales y sabanas (porque son los sistemas en donde existe una mayor oferta de forraje, y por lo tanto donde se cría el ganado), y poco es lo que se conoce en sistemas estructuralmente más complejos, como los bosques.

En los ecosistemas boscosos, el ganado puede afectar distintos atributos de la vegetación del sotobosque como la diversidad de especies y la complejidad estructural (Putman 1996, Reimoser et al. 1999, Tasker & Bradstock 2006). Los cambios que el ganado puede generar son difíciles de predecir (Weisberg & Bugmann 2003); por ejemplo, el ganado en el sotobosque puede provocar (1) disminución o aumento de la diversidad y/o abundancia, (2) cambios en la estructura vertical/horizontal sin cambios en la diversidad

y/o abundancia y (3) sin cambios en la diversidad de especies, pero si en la identidad de las mismas; (4) cambios solo en la abundancia de especies; entre otros resultados posibles (Reimoser et al. 1999). En cuanto a los cambios provocados sobre la diversidad de especies, se proponen diferentes mecanismos. El ganado puede a) provocar una reducción de cobertura y/o biomasa de especies dominantes palatables a causa del ramoneo, disminuyendo la competencia con las especies de menor tasa de crecimiento (siempre y cuando no sean palatables o sean menos palatables que las dominantes), facilitando la coexistencia e incrementando la diversidad; b) introducir especies por dispersión de propágulos a través del pelo, pezuñas, heces; c) disminuir la cobertura del suelo por pisoteo por daño mecánico, creando las condiciones para la colonización de especies, siempre y cuando el efecto del pisoteo no sea extremo, ya que puede compactar el suelo y disminuir la cobertura vegetal al impedir la emergencia de plántulas (Putman 1996, McEvoy et al. 2006a,b). El pastoreo también puede tener influencia en la estructura vertical (variación de la estructura a través del plano vertical) y horizontal (variación de la estructura a través del plano horizontal) de la vegetación. Además, si la carga ganadera es elevada, el pisoteo del ganado puede tener un efecto físico sobre el suelo, promoviendo su erosión, aumentando su compactación, y reduciendo las tasas de infiltración de agua (Belsky & Blumenthal 1997, Belsky et al. 1999, Etchebarne & Brazeiro 2016). Los efectos del ganado sobre los sistemas boscosos son más conocidos para los bosques tropicales y/o bosques templados, y se sabe muy poco sobre otros sistemas, como los bosques secos subtropicales.

Dentro de las técnicas usadas para estudiar el efecto del ganado, la exclusión suele ser utilizada en ecosistemas boscosos (Adams 1975, Wassie et al. 2009, Etchebarne & Brazeiro 2015). Algunos estudios en bosques del sudoeste de España encontraron que la exclusión de cabras produjo un incremento de arbustos de una sola especie y empeoró la fertilidad del suelo alterando el ciclo de nutrientes, mientras que el pastoreo continuo a cargas moderadas tuvo el efecto contrario (Mancilla-Leytón et al. 2014, Torrano & Valderrábano 2004). En cambio, estudios en los bosques occidentales de coníferas mixtas de EEUU mostraron que la exclusión de ganado aumenta la cobertura de hierbas en general, el reclutamiento de renovales de especies arbóreas y las tasas de infiltración de agua, disminuyendo además la erosión y compactación del suelo (Belsky & Blumenthal 1997). En los bosques secos de *Acacia aneura* en Australia (Fensham et al. 2011), la riqueza y abundancia de plantas nativas incrementó significativamente y hubo una persistencia de pastos perennes en sectores protegidos del pastoreo. En los bosques de

ladera que se encuentran dentro de la sabana uruguaya en el sureste de Uruguay, la exclusión contribuyó a mejorar las condiciones del suelo aumentando la cubierta de la hojarasca y reduciendo la erosión (Etchebarne & Brazeiro 2016). En los bosques de *Nothofagus sp.* del noroeste de Patagonia (Argentina) donde se estudiaron experimentalmente el efecto de la herbivoría en la regeneración posfuego de especies leñosas, encontraron que el ganado redujo la supervivencia y la altura de plántulas de especies leñosas dominantes, en comparación con zonas excluidas (Blackhall et al. 2005, Tercero-Bucardo et al. 2007). Además, en estos sitios, el efecto combinado del ganado vacuno y las liebres exóticas inhiben la recuperación del bosque de *Nothofagus sp.* y favorecen la transición a matorrales (Raffaele et al. 2011). Otros experimentos de exclusión en distintos bosques también han evidenciado un aumento de la cobertura de la hojarasca y hierbas, y la disminución de la compactación y erosión del suelo (Yates et al. 2000b, Spooner et al. 2002, Dodd & Power, 2007). Si bien la exclusión del ganado puede dar resultados diferentes en muchos tipos de bosques estudiados, se desconoce sus efectos en los bosques secos subtropicales de Sudamérica.

En el bosque chaqueño semiárido argentino, los pocos estudios del efecto del ganado sobre la estructura de la comunidad vegetal mostraron que una elevada presión de pastoreo puede modificar algunos atributos de la comunidad de plantas, como densidad y riqueza de especies leñosas (Trigo et al. 2017), diversidad estructural, riqueza y diversidad de árboles (Macchi & Grau 2012) y la distribución espacial de las plantas leñosas (Tálamo et al. 2015a). La única experiencia publicada sobre la exclusión del ganado en el bosque chaqueño semiárido, consistió en la instalación de una sola parcela experimental, en donde encontraron una disminución en el número de arbustos en esta exclusión, en comparación con otros tratamientos silvo-pastoriles (Brassiolo et al. 1993, 2008). La carencia de réplicas verdaderas impide saber si las diferencias encontradas se deben a la exclusión o a otras variables asociadas al sitio. En este sentido, no se conocen trabajos experimentales replicados que evalúen el efecto de la exclusión del ganado en los bosques de esta región.

En este trabajo se realizó un estudio experimental y replicado para evaluar el efecto de 7-8 años de exclusión de ganado sobre la estructura del sotobosque de una comunidad vegetal en el Chaco semiárido argentino. Como ya se mencionó en la introducción general, dentro del modelo de MLS (Milchunas et al. 1988, Cingolani et al. 2005a) se clasificó la zona de estudio como un área con larga historia evolutiva de pastoreo y productividad alta. Si bien este modelo fue propuesto para pastizales, en este capítulo se buscó poner a prueba

este modelo teórico vigente en un nuevo contexto empírico, es decir en el sotobosque de un bosque seco, y evaluar si sus predicciones se ajustan a sistemas boscosos. Este estudio es el primero en analizar cómo la exclusión del ganado modificó atributos estructurales del sotobosque en distintos grupos de plantas (arbustos, suculentas y hierbas) en el Chaco semiárido argentino. La información de este capítulo, junto con la de los capítulos restantes, será fundamental para diseñar, evaluar y mejorar los planes de manejo ganadero con fines de aumentar la compatibilidad entre la actividad ganadera y la conservación de estos bosques amenazados.

2.2.1. Hipótesis y predicciones

Diversidad específica:

Hipótesis: Debido a la larga historia evolutiva de pastoreo, la densidad de grandes herbívoros salvajes y domésticos fluctuaron con el tiempo, dando lugar a una selección divergente con dos grupos de especies de plantas en el sotobosque: un grupo tolerante al pastoreo que aumenta en abundancia a alta intensidad de pastoreo, y otro grupo buenos competidores de recursos y dominantes del dosel del sotobosque, que aumenta su abundancia a intensidades bajas de pastoreo. En ambos extremos, ya sea alta o baja intensidad de pastoreo, la diversidad disminuye. A una intensidad intermedia de pastoreo, la diversidad es máxima debido a un mosaico de formas de crecimiento, entre las especies tolerantes al pastoreo y las dominantes del dosel, ya que se produce una relajación de la competencia entre ambas.

Predicción: Asumiendo que el dosel de leñosas no cambia, se espera que en zonas excluidas (ausencia de pastoreo) los ensamblajes de arbustos, suculentas y herbáceas del sotobosque presenten una menor diversidad de especies, dado por una mayor abundancia relativa de especies dominantes e igual riqueza de especies, comparado con zonas pastoreadas.

Estructura Vertical y Horizontal

Hipótesis: La herbivoría, pisoteo, compactación del suelo y la creación de sendas por el ganado en los estratos bajos del sotobosque, mantiene más abiertos a dichos estratos y por lo tanto simplifica u homogeniza la distribución de la biomasa (ramas y hojas) en el espacio vertical (estructura vertical). Por otro lado, el ganado aumenta la heterogeneidad en el espacio horizontal de la disposición de la biomasa (estructura horizontal) porque se generan nuevos micrositios con baja cobertura vegetal.

Predicción 1: En cuanto a la estructura vertical, se espera que en zonas excluidas el número de toques vegetales (toques de hojas y ramas sobre una vara vertical) aumente en los estratos bajos al alcance del ganado, mientras que en el estrato superior no se esperan cambios en el número de toques, en comparación con zonas pastoreadas. Por lo tanto, se espera una interacción significativa entre el factor Tratamiento y el factor Estrato vertical. En cuanto a la estructura horizontal, se espera un menor coeficiente de variación en las zonas excluidas en comparación con zonas pastoreadas.

Predicción 2: En zonas excluidas el suelo tendrá mayor cobertura y menor compactación.

2.2.2. Objetivos

Comparar entre zonas excluidas al ganado y zonas bajo pastoreo:

1) La riqueza, abundancia y diversidad de plantas arbustivas, suculentas y hierbas (a su vez discriminadas en gramíneas, latifoliadas y enredaderas).

2) La estructura horizontal por medio del coeficiente de variación (CV) y estructura vertical por medio del nº de toques de hojas y ramas en tres estratos verticales del sotobosque (0 – 0,5 m; 0,5 – 1 m; 1 – 2 m).

3) La cobertura y compactación del suelo.

2.3. Materiales y métodos

2.3.1. Diseño y recolección de datos

2.3.1.1. Estimación de riqueza, abundancia y diversidad

La metodología para medir la abundancia, riqueza, y diversidad de especies dependió de las distintas formas de vida consideradas. Para los arbustos se realizaron 2 mediciones anuales en enero de 2014 y 2015, donde se contabilizó el número de individuos de cada especie de arbustos en 2 subparcelas (submuestras) de 2 m x 50 m dentro de cada unidad experimental (2 subparcelas x 2 tratamientos x 5 bloques = 20 subparcelas en total). Los individuos encontrados se identificaron hasta el nivel de especie para determinar la riqueza específica. A partir del número de individuos se estimó la densidad de arbustos. En las mismas parcelas de 2 m x 50 m se estimó la densidad (sólo en el 2014) de plantas suculentas, dentro de las cuales se incluyen a plantas de la familia Cactaceae y el chaguar

(*Bromelia hieronymi* Mez, Fam. Bromeliaceae). Las hierbas (latifoliadas, enredaderas y gramíneas) se midieron en 8 subparcelas (submuestras) de 1 m x 1 m ubicadas al azar dentro de cada unidad experimental (8 subparcelas x 2 tratamientos x 5 bloques = 80 subparcelas en total). Debido a que estas plantas pueden responder marcadamente a la estacionalidad climática del área de estudio, las mismas se midieron en la estación húmeda (enero) y en la estación seca (julio) en el año 2015. Las hierbas encontradas se identificaron hasta el nivel de especie para obtener la riqueza. En cada subparcela se estimó visualmente el porcentaje de cobertura de cada especie.

2.3.1.2. Estimación de estructura vertical y horizontal

Las estimaciones para estructura vertical y horizontal se llevaron a cabo por medio de diferentes métodos. La estructura vertical se evaluó por medio de la distribución vertical de la biomasa, para la cual se ubicaron aleatoriamente 20 puntos en cada unidad experimental, es decir en cada exclusión (n=5) y en cada zona pastoreada (n=5), tanto en estación húmeda (enero de 2015) como en estación seca (julio de 2015). En cada punto se colocó una vara de 2 m de altura en posición vertical (porque se consideró que más de 2 m de altura el ganado no tendría un efecto significativo) y se contabilizó el número de toques vegetales por individuo y por categorías en distintos estratos verticales: I = 0 - 0,5 m, II = 0,5 - 1 m y III = 1 - 2 m. La estructura horizontal se evaluó por medio de la heterogeneidad espacial de la abundancia/cobertura. Se utilizó la densidad de arbustos y el porcentaje de cobertura de hierbas en las mismas parcelas donde fueron medidas para el objetivo anterior, donde se calculó el Coeficiente de Variación (CV) de esas densidades entre submuestras dentro de cada unidad experimental (submuestras para arbustos = parcelas de 2 m x 50 m, y submuestras para hierbas: parcelas de 1 m x 1 m). A mayor CV, mayor heterogeneidad espacial en la densidad de las especies, y por lo tanto mayor complejidad en la estructura horizontal. Para medir el porcentaje de suelo desnudo se realizaron 2 mediciones anuales en enero de 2014 y 2015, ambas en estación húmeda en las mismas subparcelas de 2 m x 50 m donde se midieron los arbustos y las suculentas. En cada subparcela, con una barra (de 1 m de largo y 2 cm de diámetro) ubicada también en posición vertical se contabilizó el número de toques de suelo desnudo, considerando suelo desnudo como ausencia de vegetación, hojarasca o madera. Ese decir, a lo largo de cada subparcela (50 m de largo), cada 1 m se colocó la punta de la barra en el suelo, y se registró lo que tocaba la barra en ese punto, y a eso se le llamo toque. Aproximadamente se muestrearon 50 toques en cada subparcela por año, y se calculó el % de toques de suelo

desnudo. Finalmente, en estas mismas subparcelas se utilizó un penetrómetro de bolsillo para medir la compactación del suelo, donde se tomaron 11 puntos al azar en cada subparcela.

2.3.2. Análisis de datos

2.3.2.1. Análisis de riqueza, abundancia y diversidad

La riqueza y abundancia se analizaron dependiendo de la forma de vida considerada y la cantidad de factores incluidos en el análisis. La riqueza y densidad promedio de arbustos (para los cuales se promediaron los valores de los dos años muestreados) y suculentas se evaluaron utilizando pruebas t de Student para muestras pareadas, ya que solo se tuvo en cuenta el factor tratamiento con dos niveles: Excluido y Pastoreado. La cobertura de hierbas (latifoliadas, enredaderas y gramíneas) se comparó utilizando un ANOVA de dos factores: Tratamiento y Estación, ambos de efectos fijos. El factor Tratamiento tuvo dos niveles: Excluido y Pastoreado, y el factor Estación también con dos niveles: estación húmeda y estación seca. Para aquellos casos en donde se detectaron diferencias estadísticamente significativas, se utilizó la prueba de Tukey de comparaciones múltiples de medias a “posteriori”. En todos los análisis estadísticos el nivel de significación fijado fue del 5%. Todos los ANOVA (tanto en este capítulo como en los siguientes) se realizaron incluyendo la interacción de factores.

La diversidad de plantas se analizó analíticamente y gráficamente. Analíticamente la diversidad se resumió utilizando el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'). Se comparó la diversidad de arbustos y suculentas utilizando pruebas t de Student, mientras que para hierbas (las 3 subcategorías juntas) se utilizó un ANOVA de dos factores (Tratamiento y Estación). Gráficamente se analizó la diversidad construyendo curvas de rango-abundancia para cada categoría, con el objetivo de comparar la riqueza de especies, sus abundancias relativas, la forma de la curva (equitatividad) y la secuencia de cada una de las especies que componen la comunidad sin perder su identidad (Feinsinger 2004).

2.3.2.2. Análisis de estructura vertical y horizontal

La estructura horizontal (resumida con el CV de la densidad de arbustos y el CV de la cobertura de hierbas) para arbustos se comparó utilizando una prueba t de Student para muestras pareadas, mientras que para hierbas se utilizó un ANOVA de 2 factores (Tratamiento y Estación). Un mayor CV indica una mayor heterogeneidad espacial en la distribución de la densidad/cobertura, lo que indica una estructura espacial más compleja.

El porcentaje de toques de ramas y hojas por estrato vertical se comparó utilizando un ANOVA de 3 factores: estación (húmeda y seca), tratamiento (excluido y pastoreado) y estrato (I: 0-0,5 m, II: 0,5-1 m y III: 1-2 m). Para comparar el porcentaje de toques de suelo desnudo y la compactación del suelo entre zonas excluidas y pastoreadas, se utilizaron pruebas t de Student para muestras pareadas. Todos los análisis estadísticos se hicieron utilizando el programa InfoStat (Di Rienzo et al. 2016).

2.4. Resultados

2.4.1. Riqueza, densidad y diversidad de arbustos y suculentas

En el 2014 se encontraron un total de 14 especies tanto en sitios excluidos como pastoreados, mientras que en el 2015 se hallaron 14 especies en sitios excluidos y 16 especies en sitios pastoreados. No se encontraron evidencias significativas de que la exclusión haya afectado la riqueza promedio (Anexo 1, Figura 2.1.A.), densidad promedio (Anexo 1, Fig. 2.1.B.) ni la diversidad promedio medida por el índice de Shannon-Wiener (Anexo 1, Fig. 2.1.C.). Para el ensamble de suculentas, se encontró un total de 5 especies en sitios excluidos y 3 especies en sitios pastoreados. No hubo evidencias de que la exclusión el ganado haya afectado la riqueza promedio de especies, aunque se observó una tendencia a encontrar una menor riqueza promedio en las zonas pastoreadas (Anexo 1, Figura 2.1.D.). Tampoco se encontraron diferencias significativas en la densidad promedio (Anexo 1, Figura 2.2.E.) y la diversidad promedio medida por el índice de Shannon-Wiener (Anexo 1, Figura 2.2.F.). *Acacia praecox*, *Bromelia hieronymi* y *Celtis ehrenbergiana* dominaron ambos tratamientos, representando el 81% de la abundancia total de los sitios excluidos, y el 88% en los sitios pastoreados. Ambos ensambles de especies presentaron entonces una baja equitatividad (Figura 2.2.G.).

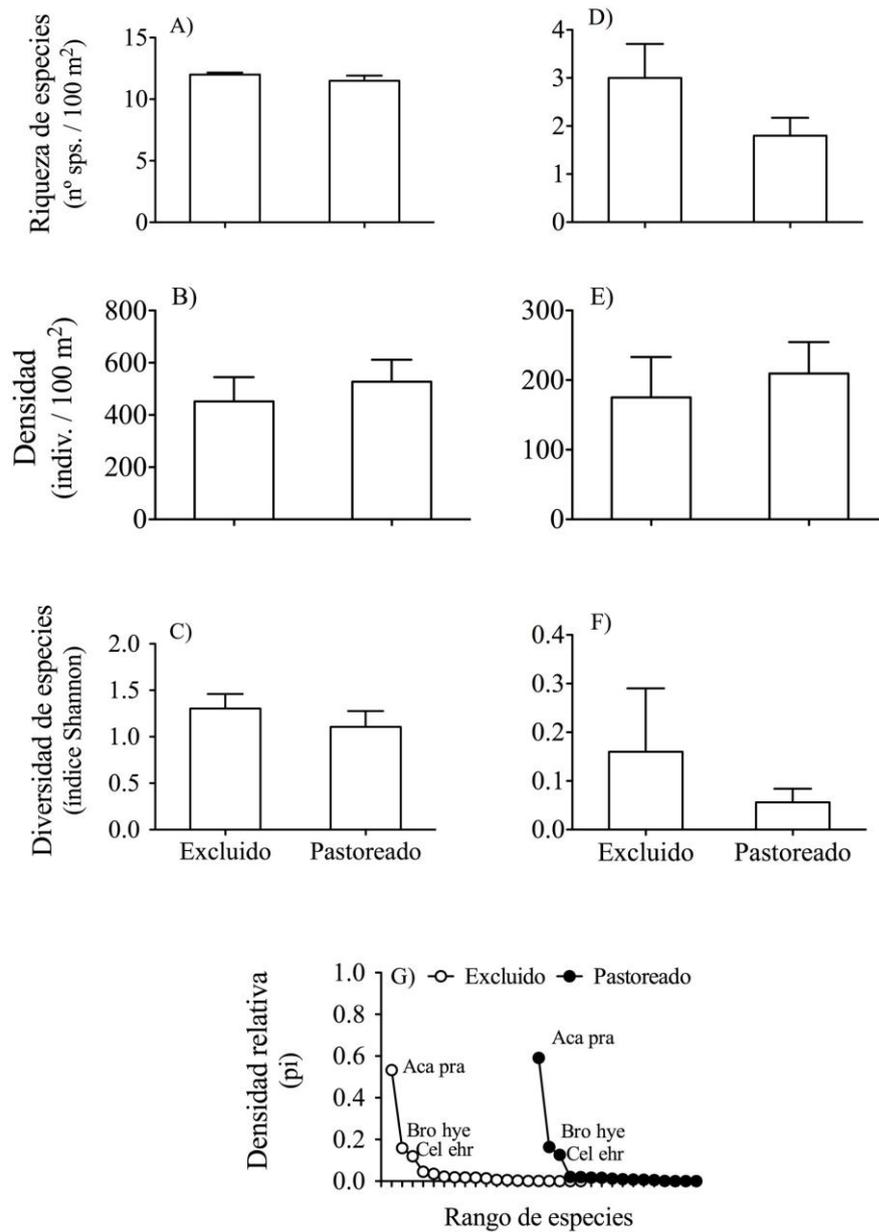


Figura 2.1. Riqueza (A, D), densidad (B, E), índice de diversidad (C, F) y curvas de rango-abundancia (G) entre sitios excluidos y pastoreados para el ensamble de arbustos (A, B y C) y suculentas (D, E y F). En A, B, C, D, E y F se muestran valores promedios + S.E. En G se colocaron los nombres de las especies cuya abundancia fue mayor al 10%. Aca pra: *Acacia praecox*, Bro hye: *Bromelia hieronymi*, Cel ehr: *Celtis ehrenbergiana*.

2.4.2. Hierbas

2.4.2.1. Riqueza y porcentaje de cobertura

Las hierbas se categorizaron en plantas latifoliadas, gramíneas y enredaderas. Latifoliadas: en estación húmeda se encontraron 17 especies de latifoliadas en sitios excluidos y 20 en sitios pastoreados, mientras que en estación seca la riqueza total fue menor, encontrándose 9 especies en sitios excluidos y 10 en sitios pastoreados. No se encontraron evidencias de que la exclusión haya afectado la riqueza promedio de estas especies (Anexo 1), pero sí se encontró una riqueza significativamente mayor en la estación húmeda (Anexo 1). Además, ambos factores actuaron de manera independiente (Anexo 1, Figura 2.3.A.). En cuanto al porcentaje de cobertura promedio, no hubo evidencias de un efecto de la exclusión del pastoreo (Anexo 1), pero sí de la estación (Anexo 1), y ambos factores fueron independientes entre sí (Anexo 1, Figura 2.3.B.).

Gramíneas: en estación húmeda se encontraron 6 especies en sitios excluidos y 3 especies en sitios pastoreados, mientras que en estación seca se hallaron 4 especies en sitios excluidos y 1 especie en sitios pastoreados. La riqueza promedio de especies de gramíneas fue significativamente mayor dentro de las clausuras (Anexo 1) y también para la estación húmeda (Anexo 1). Estos factores actuaron independientemente entre sí (Anexo 1, Figura 2.3.C.). Para esta categoría, el porcentaje de cobertura promedio aumentó con la exclusión del pastoreo (Anexo 1), pero no hubo un efecto de la estación (Anexo 1), y ambos factores fueron independientes (Anexo 1, Figura 2.3.D.).

Enredaderas: en estación húmeda se encontraron 7 especies en sitios excluidos y 6 en sitios pastoreados; y en estación seca se encontró 1 sola especie en sitios excluidos y 2 especies en sitios pastoreados. No hubo efecto de la exclusión sobre la riqueza promedio de especies (Anexo 1), pero sí se encontró una riqueza significativamente mayor en estación húmeda que en seca (Anexo 1). Además, ambos factores actuaron de manera independiente (Anexo 1, Figura 2.3.E.). Tampoco se encontró un efecto de la exclusión del pastoreo sobre el porcentaje de cobertura promedio de enredaderas (Anexo 1), pero sí hubo un efecto de la estación, donde la cobertura fue mayor en estación húmeda en comparación a la estación seca (Anexo 1), y ambos factores fueron independientes (Anexo 1, Figura 2.3.F.).

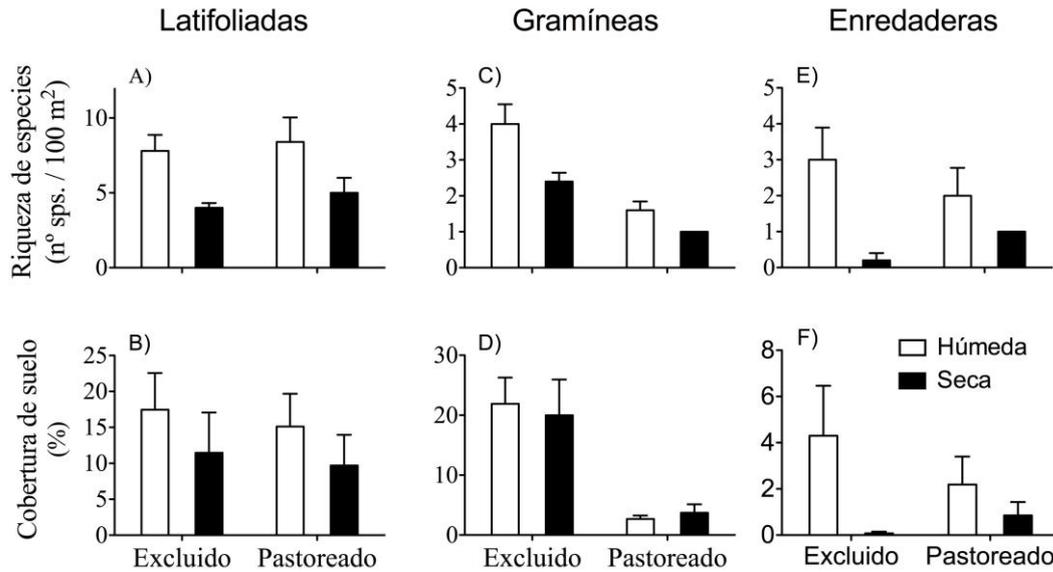


Figura 2.2. Riqueza de especies y porcentaje de cobertura promedio para el ensamble de hierbas, discriminadas en latifoliadas (A, B), gramíneas (C, D) y enredaderas (E, F). En todos los gráficos se muestran valores promedios + E.E.

2.4.2.2. Diversidad de especies

Analizando conjuntamente a todas las categorías de hierbas, tampoco se encontró evidencia significativa de que la exclusión haya afectado la diversidad medida por el índice de Shannon-Wiener (Anexo 1), pero se encontraron evidencias de una mayor diversidad en la estación húmeda (Anexo 1), y ambos factores actuaron de manera independiente (Anexo 1, Figura 2.4.A.). Con respecto a las curvas de rango-abundancia, en la estación húmeda (Figura 2.4.B.) las especies que alcanzaron casi el 60 % del porcentaje total de cobertura para sitios excluidos fueron *Setaria nicorae* Pensiero, *Stenandrium dulce* (Cav.) Nees y *Trichloris crinita* (Lag.) Parodi, esta última especie de gramínea también fue exclusiva de sitios excluidos (Tabla 2.2.). En sitios pastoreados, las especies que alcanzaron casi el 70 % fueron *S. dulce*, *S. nicorae* y *Wissadula densiflora* R.E. Fr. Para la estación seca (Figura 2.4.C.) en los sitios excluidos las especies que alcanzaron un 70 % del porcentaje total de cobertura fueron *S. nicorae*, *T. crinita* y *Justicia squarrosa* Griseb., estas dos últimas especies también fueron exclusivas de sitios excluidos (Tabla 2.2.). Para sitios pastoreados las especies que alcanzaron casi el 80% fueron *S. dulce*, *S. nicorae* y *W. densiflora*.

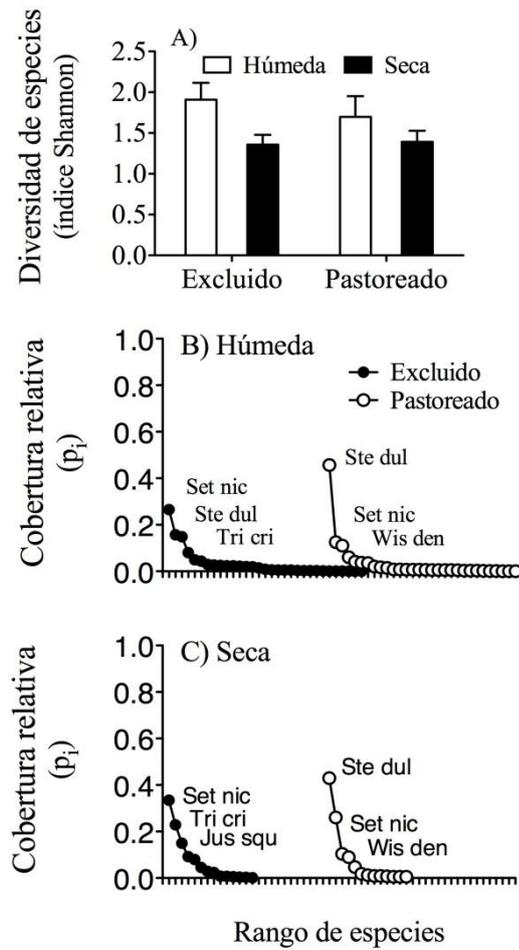


Figura 2.3. Índices de diversidad de especies (A) y curvas de rango abundancia para estación húmeda (B) y seca (C) entre sitios excluidos y pastoreados para el ensamble de hierbas. En A se muestran valores promedios + E.E. En B y C se colocaron los nombres de las especies cuya abundancia fue mayor al 10 %. Set nic: *Setaria nicorae*, Ste dul: *Stenandrium dulce*, Tri cri: *Trichloris crinita*, Wis den: *Wissadula densiflora*, Jus squ: *Justicia squarrosa*.

Tabla 2.1. Densidad promedio (n° de individuos/100 m²) y rol forrajero de especies de arbustos y suculentas encontrados en sitios pastoreados y excluidos. H= Estación húmeda, S= Estación seca, Fr= Fruto, Fl= Flor, H= Hojas, R= Ramas, Cl= Cladodios, TP= Toda la planta.

Categorías/especies ^a	Familia	Pastoreado (Media ± EE)	Excluido (Media ± EE)	Rol Forrajero ^b
Arbustos				
<i>Acacia aroma</i> Gillies ex Hook. & Arn.	Fabaceae	0.05 ± 0.22	0.5 ± 1.47	R, H, Fr, TP
<i>Acacia gilliesii</i> Steud.	Fabaceae	0.15 ± 0.49	0	H, Fr
<i>Acacia praecox</i> Griseb.	Fabaceae	373.75 ± 287.71	287.55 ± 253.42	H, R, Fr
<i>Achatocarpus</i> <i>praecox</i> var. <i>praecox</i> Griseb.	Achatocarpaceae	12.55 ± 15.19	24.45 ± 49.09	H, R, TP
<i>Anisocapparis</i> <i>speciosa</i> (Griseb.) X. Cornejo & H.H. Iltis	Capparaceae	12.7 ± 13.80	19.1 ± 20.73	H, R, Fr
<i>Capparicordis</i> <i>tweediana</i> (Eichler) H.H. Iltis & X. Cornejo	Capparaceae	10.5 ± 9.60	10.1 ± 12.41	H, R, Fr
<i>Capparis</i> <i>atamisquea</i> Kuntze	Capparaceae	7.4 ± 5.67	9.2 ± 6.36	R, H
<i>Castela coccinea</i> Griseb.	Simaroubaceae	4.4 ± 3.53	3.15 ± 3.59	H, R, Fr
<i>Celtis ehrenbergiana</i> var. <i>ehrenbergiana</i> (Klotzsch) Liebm.	Celtidaceae	79.95 ± 24.56	64.7 ± 35.28	H, Fr, R
<i>Cynophalla retusa</i> (Griseb.) X. Cornejo & H.H. Iltis	Capparaceae	6.2 ± 8.05	11.85 ± 15.78	H, R, Fr, TP
<i>Maytenus spinosa</i> (Griseb.) Lourteig & O'Donell	Celastraceae	3.25 ± 2.22	2.85 ± 2.48	H, R, TP
<i>Mimosa detinens</i> Benth.	Fabaceae	10.7 ± 11.14	9.85 ± 12.17	H, R, TP

<i>Prosopis elata</i> (Burkart) Burkart	Fabaceae	0.25 ± 0.64	0.65 ± 0.99	H, R, Fr
<i>Prosopis sericantha</i> Gillies ex Hook. & Arn.	Fabaceae	0.4 ± 0.68	0.55 ± 1.43	---
<i>Sarcotoxikum</i> <i>salicifolium</i> (Griseb.) X. Cornejo & H.H. Iltis	Capparaceae	4.9 ± 3.42	7.55 ± 5.83	H, R, Fr
<i>Senna chacoënsis</i> (L. Bravo) H.S. Irwin & Barneby	Fabaceae	0.1 ± 0.31	01 ± 0.45	---
Suculentas				
<i>Bromelia hieronymi</i> Mez	Bromeliaceae	207.2 ± 131.95	171.3 ± 157.22	Fl
<i>Cereus forbesii</i> Otto ex C.F. Först.	Cactaceae	0	0.2 ± 0.42	Fr, Cl
<i>Cleistocactus</i> <i>baumannii</i> (Lem.) Lem.	Cactaceae	1.7 ± 2.36	3.1 ± 5.7	---
<i>Opuntia quimilo</i> K. Schum.	Cactaceae	0	0.4 ± 0.70	Fr, Cl
<i>Opuntia salmiana</i> Parm.	Cactaceae	0.5 ± 1.08	0	---
<i>Stetsonia coryne</i> (Salm-Dyck) Britton & Rose	Cactaceae	0	0.1 ± 0.32	Fr, Cl

a= Zuloaga & Morrone (Eds) 2012

b= Datos recopilados de Díaz 2007, Ledesma et al. 2017.

Tabla 2.2. Porcentaje de cobertura promedio y rol forrajero de especies de latifoliadas, enredaderas y gramíneas encontrados en sitios pastoreados y excluidos. H= Estación húmeda, S= Estación seca, Fr= Fruto, Fl= Flor, H= Hojas, R= Ramas, Cl= Cladodios, TP= Toda la planta.

Categorías/especies ^a	Familia	Pastoreado (Media ± EE)	Excluido (Media ± EE)	Rol Forrajero ^b
Latifoliadas				
<i>Acalypha poiretii</i> Spreng.	Euphorbiaceae	H= 0.14 ± 0.54 S= 0.13 ± 0.56	H= 0.14 ± 0.47 S= 0	---
<i>Aloysia gratissima</i> <i>var. gratissima</i> (Gillies & Hook. ex Hook.) Tronc.	Verbenaceae	H= 0.14 ± 0.61 S= 0	H= 0.04 ± 0.24 S= 0.23 ± 1	H, R
<i>Aphelandra</i> <i>hyeronymii</i> Griseb.	Acanthaceae	H= 0.01 ± 0.08 S= 0	H= 0 S= 0	---
<i>Ayenia lingulata</i> Griseb.	Malvaceae	H= 0.29 ± 1.13 S= 1.28 ± 4.95	H= 0.20 ± 0.71 S= 0.10 ± 0.30	---
<i>Capsicum chacoense</i> Hunz.	Solanaceae	H= 0.09 ± 0.55 S= 0	H= 0 S= 0	---
<i>Carlowrightia sulcata</i> (Nees) C. Ezcurra	Acanthaceae	H= 0.34 ± 1.91 S= 0	H= 2.15 ± 12.66 S= 0	---
<i>Chromolaena</i> <i>hookeriana</i> (Griseb.) R.M. King & H. Rob.	Asteraceae	H= 0.13 ± 0.40 S= 0.08 ± 0.47	H= 0.55 ± 1.47 S= 0.73 ± 3.10	---
<i>Chromolaena</i> <i>squarroso-ramosa</i> (Hieron.) R.M. King & H. Rob.	Asteraceae	H= 0.05 ± 0.32 S= 0	H= 0.03 ± 0.16 S= 0	---
<i>Euphorbia serpens</i> <i>var. serpens</i> Kunth	Euphorbiaceae	H= 0.14 ± 0.41 S= 0	H= 0.05 ± 0.22 S= 0	---
<i>Evolvulus arizonicus</i> A. Gray	Convolvulacea e	H= 0.03 ± 0.16 S= 0	H= 0.08 ± 0.47 S= 0	---
<i>Justicia squarrosa</i> Griseb.	Acanthaceae	H= 0.03 ± 0.16 S= 0	H= 1.18 ± 4.83 S= 4.70 ± 13.50	TP

<i>Mniodes santanica</i> (Cabrera) S.E. Freire, Chemisquy, Anderb. & Urtubey	Asteraceae	H= 0.10 ± 0.63 S= 0.08 ± 0.47	H= 0.03 ± 0.16 S= 0	---
<i>Pseudabutilon</i> <i>virgatum</i> (Cav.) Fryxell	Malvaceae	H=1.18 ± 1.86 S= 0.13 ± 0.40	H= 0.86 ± 1.99 S= 0.20 ± 0.79	---
<i>Ruellia macrosolen</i> Lillo ex C. Ezcurra	Acanthaceae	H=0.71 ± 1.96 S= 0.25 ± 0.78	H= 0.74 ± 1.37 S= 0.03 ± 0.16	TP
<i>Salvia cardiophylla</i> Benth.	Lamiaceae	H= 0.11 ± 0.57 S= 0.08 ± 0.47	H= 0.10 ± 0.36 S= 0	---
<i>Sida argentina</i> var. <i>argentina</i> K. Schum.	Malvaceae	H= 0.15 ± 0.80 S= 0	H= 0 S= 0	TP
<i>Solanum argentinum</i> Bitter & Lillo	Solanaceae	H= 0 S= 0.10 ± 0.63	H= 0.28 ± 1.74 S= 0.15 ± 0.95	H, R, Fr
<i>Solanum hieronymi</i> Kuntze	Solanaceae	H= 0.05 ± 0.32 S= 0	H= 0 S= 0	---
<i>Sphaeralcea</i> <i>bonariensis</i> (Cav.) Griseb.	Malvaceae	H= 0.09 ± 0.55 S= 0	H= 0 S= 0	TP
<i>Stenandrium dulce</i> (Cav.) Nees	Acanthaceae	H= 9.14 ± 11.55 S= 6.13 ± 9.33	H= 4.53 ± 9.15 S= 2.88 ± 5.32	---
<i>Turnera sidoides</i> L. <i>ssp. Pinnatifida</i> (Juss. ex Poir.) Arbo	Turneraceae	H= 0 S= 0	H= 0.04 ± 0.24 S= 0	---
<i>Wissadula densiflora</i> R.E. Fr. Var. <i>densiflora</i>	Malvaceae	H= 2.20 ± 3.28 S= 1.48 ± 3.32	H= 2.16 ± 3.25 S= 2.48 ± 4.99	R, TP
Enredaderas				
<i>Amphilophium</i> <i>carolinae</i> (Lindl.) L. G. Lohmann	Bignoniaceae	H= 0.11 ± 0.71 S= 0	H= 0.85 ± 2.96 S= 0	---
<i>Araujia variegata</i> (Griseb.) Fontella & Goyder	Apocynaceae	H= 0 S= 0	H= 0.03 ± 0.16 S= 0	---
<i>Desmodium</i> <i>uncinatum</i> (Jacq.) DC.	Fabaceae	H= 0.74 ± 2.42 S= 0	H= 0.89 ± 2.17 S= 0	---
<i>Dolichandra</i> <i>cynanchoides</i> Cham.	Bignoniaceae	H= 0.01 ± 0.08 S= 0	H= 0.14 ± 0.72 S= 0	---

<i>Janusia guaranitica</i> (A. St.-Hil.) A. Juss.	Malpighiaceae	H= 0.83 ± 5.22 S= 0	H= 1.90 ± 8.16 S= 0	TP
<i>Passiflora tucumanensis</i> Hook.	Passifloraceae	H= 0.10 ± 0.43 S= 0.18 ± 0.96	H= 0.04 ± 0.17 S= 0	---
<i>Tragia hieronymi</i> Pax & K. Hoffm.	Euphorbiaceae	H= 0.40 ± 1.04 S= 0.68 ± 3.08	H= 0.39 ± 0.90 S= 0.08 ± 0.35	---
Gramíneas				
<i>Gouinia latifolia</i> (Griseb.) Vasey	Poaceae	H= 0 S= 0	H= 0.11 ± 0.64 S= 0.88 ± 4.22	TP
<i>Gouinia paraguayensis</i> var. <i>paraguayensis</i> (Kuntze) Parodi	Poaceae	H= 0.15 ± 0.66 S= 0	H= 0.23 ± 0.92 S= 1.40 ± 5.80	TP
<i>Leptochloa virgata</i> (L.) P. Beauv.	Poaceae	H= 0.01 ± 0.08 S= 0	H= 0.83 ± 2.84 S= 0	TP
<i>Pappophorum vaginatum</i> Buckley	Poaceae	H= 0 S= 0	H= 1.13 ± 1.72 S= 0	TP
<i>Setaria nicorae</i> Pensiero	Poaceae	H= 2.51 ± 4 S= 3.71 ± 5.53	H= 7.91 ± 10.51 S= 10.53 ± 15.61	---
<i>Trichloris crinita</i> (Lag.) Parodi	Poaceae	H= 0 S= 0	H= 6.36 ± 18.24 S= 7.20 ± 20.24	TP

a= Zuloaga & Morrone (Eds) 2012

b= Datos recopilados de Díaz 2007, Ledesma et al. 2017.

2.4.3. Estructura horizontal y vertical

No se encontraron evidencias del efecto de la exclusión sobre la estructura horizontal para arbustos (Anexo 1, Figura 2.5.A.) ni para hierbas (Anexo 1), y para esta última categoría tampoco hubo evidencia de un efecto de la estación (Anexo 1), y ambos factores actuaron de manera independiente (Anexo 1, Figura 2.5.B.). En cambio, la exclusión sí modificó la estructura vertical. El efecto de la exclusión dependió del estrato (Anexo 1), donde en el estrato más bajo (estrato I) la densidad fue mayor en las exclusiones (Anexo 1). Finalmente, en cuanto a características del suelo, la exclusión disminuyó significativamente la proporción de suelo desnudo (Anexo 1, Figura 2.6.A.) y no se encontraron evidencias de que la compactación cambie entre sitios excluidos y pastoreados (Anexo 1, Figura 2.6.B.).

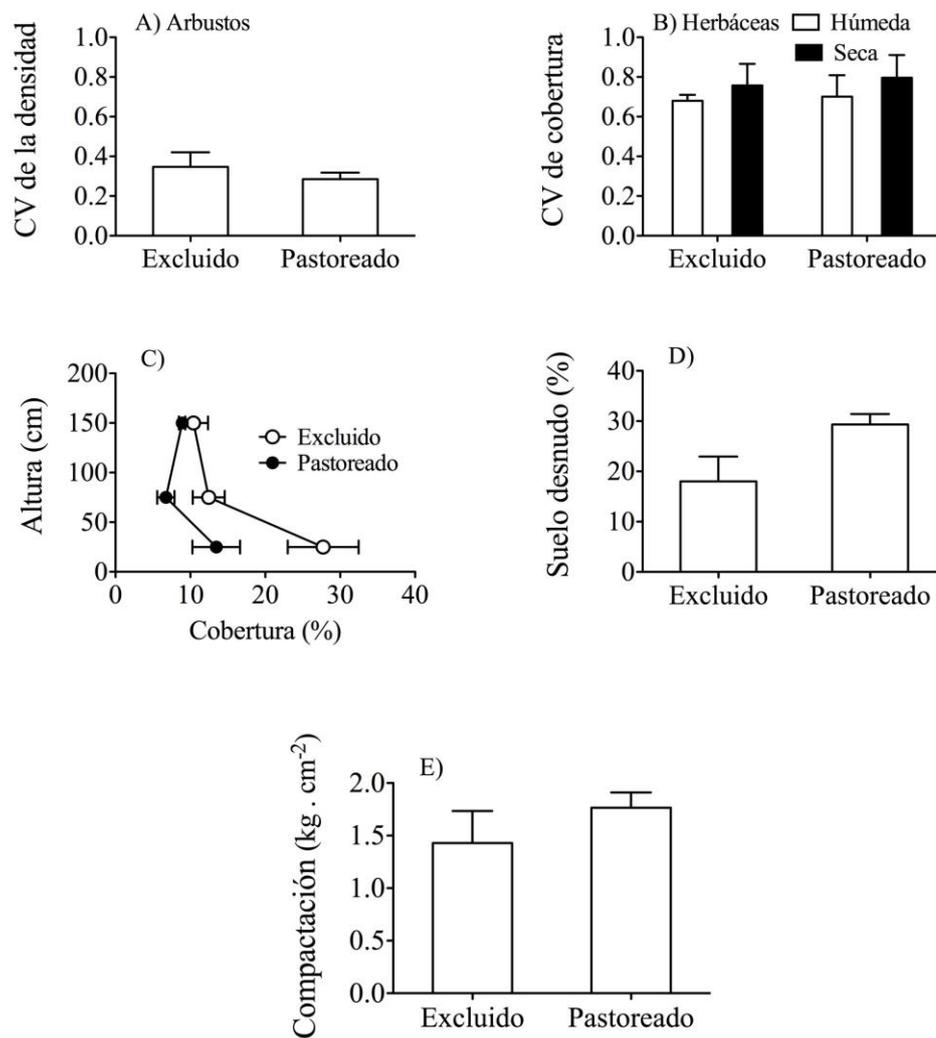


Figura 2.4. Heterogeneidad horizontal para arbustos (A) y hierbas (B), estructura vertical (C), porcentaje de toques de suelo desnudo (D) y compactación del suelo (E) para zonas excluidas y pastoreadas. En A, B, D y E se muestran valores promedios + E.E. y en C se muestran valores promedios \pm E.E. Nota: En C los promedios se unieron con una línea para facilitar la identificación visual, sin indicar mediciones en entratos intermedios.

2.5. Discusión

En términos generales, luego de 7-8 años de exclusión del ganado, la comunidad de plantas del sotobosque chaqueño presentó una mayor riqueza y porcentaje de cobertura de gramíneas, un mayor número de toques vegetales en el estrato más bajo y un menor porcentaje de suelo desnudo, en comparación con sectores similares bajo pastoreo. Para las demás variables estudiadas, no se encontraron diferencias significativas entre sitios excluidos y pastoreados. En este estudio se puso a prueba el modelo teórico MSL (Milchunas et al. 1988, Cingolani et al. 2005a) originalmente propuesto para pastizales, en un nuevo contexto empírico, donde se evaluó si sus predicciones se ajustaban a los sistemas boscosos. Estos hallazgos representan una evidencia a la literatura publicada sobre el efecto del ganado en las comunidades vegetales, y un avance en el conocimiento sobre el efecto del pastoreo en los bosques secos del Chaco semiárido. Además, es el primer estudio experimental y replicado que evalúa el efecto de la exclusión del ganado en el bosque chaqueño semiárido, un ecosistema altamente vulnerable y amenazado a nivel continental por la expansión de la frontera agropecuaria, y cuyo enfoque experimental discrimina el análisis en categorías de plantas pocas veces consideradas (suculentas, latifoliadas y enredaderas), y a su vez tiene en cuenta la estructura vertical del sotobosque. Esta información de base puede contribuir a un mejor entendimiento de la relación ganado-sotobosque y por lo tanto a la elaboración de pautas de manejo ganadero compatibles con la conservación del bosque a largo plazo.

Los distintos grupos de plantas considerados, mostraron respuestas diferentes a la exclusión del ganado. El ensamble de arbustos no se vio afectado por la exclusión de ganado para ninguna de las variables medidas. Esto apoyó la predicción para la hipótesis que planteaba que la riqueza de especies no cambiaría al excluir el ganado, pero no coincidió con lo esperado para diversidad, porque se esperaba que en zonas excluidas habría menor diversidad de especies debido a una mayor abundancia relativa de especies dominantes. Esta falta de apoyo podría deberse a que el tiempo de exclusión (8 años) y la intensidad de pastoreo no fueron lo suficientemente importantes como para provocar cambios en la diversidad del ensamble de plantas leñosas. La mayoría de las especies arbustivas poseen tasas de crecimiento lentas, ciclos de vida más largos, mayor tiempo necesario para llegar a una etapa reproductiva, y presentan rasgos de resistencia al pastoreo (como espinescencia, esclerofilia; Díaz et al. 2007), en comparación a otras formas de vida como las hierbas. En otro estudio en el bosque chaqueño semiárido compararon: una sola

exclusión establecida de 17 años, un bosque con pastoreo sin desarbustar (sin eliminar arbustos) y otro bosque con pastoreo y desarbustado (con eliminación de arbustos) de 10 años (Brassiolo et al. 2008). A diferencia de los resultados de esta tesis, encontraron que en el área clausurada el estrato arbustivo fue más estable en comparación con los otros tratamientos, es decir un menor número de individuos, pero similar área basal, cobertura y diversidad de especies (Brassiolo et al. 2008). Sin embargo, no hay que perder de vista que el estudio mencionado no está replicado, por lo tanto, es difícil asegurar que las diferencias observadas se deban a la clausura solamente. En cambio, los resultados de esta tesis sí coinciden con otro estudio realizado en los bosques de pino en las Islas Canarias, donde la riqueza de arbustos tampoco se vio modificada por el ganado caprino, explicado por la baja presión de herbívoros en ese sitio (Arévalo et al. 2011). Quizás la falta de diferencias para el ensamble de arbustos estudiados en esta tesis podría explicarse en parte a la baja presión de pastoreo (al menos para este ensamble). Estos resultados podrían estar relacionados también a que el sistema tiene larga historia evolutiva con pastoreo, y sugieren la existencia de resiliencia a la herbivoría por ganado.

El ensamble de plantas suculentas tampoco se vio afectado por la exclusión del ganado para ninguna de las variables medidas, por lo tanto, estos resultados tampoco apoyaron la predicción para la primera hipótesis, donde se esperaba menor diversidad de especies y mayor abundancia de especies dominantes, pero sí apoyó la predicción para la riqueza, ya que se esperaba que esta variable no cambie. Esta falta de diferencias se pudo deber a que esta categoría se incluyó especies que no suelen ser consumidas por el ganado, siempre y cuando exista otra oferta forrajera preferida por el ganado. En estación seca o de escasez de forraje las cabras y vacas pueden llegar a consumir cladodios y frutos de algunas cactáceas (con aporte de vitaminas y agua), mientras que de *B. hieronimy* solo prefieren sus flores (Martín et al. 1993, Martín & Lagomarsino 2000, Díaz 2007, Tabla 2.1.). En un estudio realizado en la región del Monte central argentino se reportó el daño producido por ganado asilvestrado (vacas y burros) en poblaciones de cactus columnares de *Trichocereus terscheckii* (Parm. ex Pfeiff.) Britton & Rose, donde los niveles de daño en los individuos estuvieron asociados con la intensidad de uso ganadero (Malo et al. 2011). A diferencia de ese estudio, posiblemente la intensidad de pastoreo no fue lo suficiente alta como para ocasionar un cambio en el ensamble de suculentas evaluado en esta tesis, y la disponibilidad de forraje para el ganado quizás no fue escasa como para que estos herbívoros comiencen a consumir plantas suculentas menos palatables. No se

encontraron estudios que evalúen la influencia del ganado sobre el ensamble de plantas suculentas en el bosque chaqueño, y menos aún estudios sobre la exclusión del pastoreo sobre estas plantas, por lo que este trabajo aporta información novedosa al respecto.

La diversidad de especies de hierbas (sin discriminar categorías), resumida mediante el índice de diversidad utilizado, no varió al excluir el ganado. Esto también contradice la primera predicción, ya que se esperaba encontrar menor diversidad de especies en zonas excluidas. Los posibles efectos del pastoreo sobre la diversidad de hierbas pudieron verse enmascarados al incluir en esta categoría a todos los grupos de especies para el cálculo del índice de diversidad. En este sentido, las curvas de rango abundancia brindaron información acerca de la identidad de las especies y su equitatividad. En general para ambas estaciones, en zonas pastoreadas se encontró un ensamble poco equitativo, dominado por una especie latifoliada (*S. dulce*) que alcanzó casi el 50 % de la abundancia (Figuras 2.4.B. y 2.4.C.). *S. dulce* es una planta con una forma de crecimiento arrosetada, presenta sus órganos de reserva debajo del suelo, sus yemas un poco enterradas a nivel del suelo y hojas planófilas con látex, que son difíciles de alcanzar por los herbívoros grandes. Todos estos atributos relacionados con la resistencia por evasión a la herbivoría (Díaz et al. 1992) contribuirían que esta especie domine el ensamble de los sitios pastoreados. También es posible que el ganado haya disminuido las abundancias de ciertas especies palatables en las zonas pastoreadas, que podrían haber sido competidoras de *S. dulce*, y por lo tanto ésta podría haber aumentado su dominancia en zonas pastoreadas al disminuir su competencia con otras especies palatables (i.e. un efecto indirecto). Estos resultados coinciden con lo encontrado en estudios de exclusión en los pastizales en las sierras de Córdoba, donde *S. dulce* fue una especie exclusiva en zonas pastoreadas (Pucheta et al. 1998) o estuvo en mayor proporción (Nai-Bregaglio et al. 2002). En zonas excluidas la equitatividad fue mayor, donde en la estación húmeda las especies dominantes fueron dos gramíneas (*S. nicorae* y *T. crinita*) y una latifoliada (*S. dulce*), y en estación seca dominaron las mismas especies de gramíneas que en estación húmeda (*S. nicorae* y *T. crinita*), y otra latifoliada (*J. squarrosa*) (Figura 2.4.C.). La mayor equitatividad en las exclusiones pudo deberse a que las especies palatables o forrajeras (Tabla 2.2.) pudieron colonizar y desarrollarse en ausencia de pastoreo. Por otro lado, *J. squarrosa* suele ser una especie forrajera que se encuentra también en los bosques del chaco Árido, y constituye un importante componente en la dieta del ganado, sobre todo en estación seca (Ledesma et al. 2017). De igual manera, en esta tesis esta especie solo estuvo presente en los sectores

excluidos en estación seca (Tabla 2.2.). Contrario a los resultados de este estudio en los bosques de haya oriental (*Fagus orientalis* Lipsky) de Irán se encontró una mayor riqueza y diversidad en el área excluida. Estos autores sugirieron que la protección al pastoreo produjo un incremento en la abundancia y el número de especies, lo que generó una mayor equitatividad en zonas excluidas (Sadat Ebrahimi et al. 2014). Sin embargo, estas explicaciones podrían contradecirse con la explicación de que, para sitios con larga historia evolutiva al pastoreo y productividad alta, el pastoreo aumenta la diversidad al disminuir la competencia entre especies y facilitar la coexistencia de más especies (Cingolani et al. 2005a).

La riqueza y porcentaje de cobertura de gramíneas fue mayor en las exclusiones, contradiciendo lo esperado (mayor abundancia de especies dominantes, menor diversidad e igual riqueza en zonas excluidas). Esta tendencia se puede haber dado por una alta presión de consumo ejercida por el ganado bovino con preferencia de gramíneas antes que otras hierbas (Miñón et al. 1991, Martín & Lagomarsino 2000, Díaz 2007). El principal recurso forrajero para los bovinos en esta región son las gramíneas, tanto en el sotobosque como en los pastizales (Díaz 2007). Por ejemplo, se sabe que las plantas de *T. crinita* y *G. latifolia* son preferidas por los bovinos en estación húmeda (Martín & Lagomarsino 2000, Díaz 2007), y esas mismas especies solo se encontraron en las exclusiones (Tabla 2.2.). Por lo tanto, estas especies que vieron limitado su crecimiento por el pastoreo, al estar protegidas del ramoneo en las exclusiones, pudieron haber rebrotado y colonizado el espacio. Estos hallazgos coinciden con algunos estudios de exclusión en ecosistemas boscosos de pino y coníferas mixtas del Oeste de EEUU, donde el ganado redujo sustancialmente la cubierta vegetal, especialmente de los pastos (Belsky & Blumenthal 1997). En un estudio realizado en la Patagonia argentina también encontraron que la presión de pastoreo no afectó la cobertura de arbustos, pero sí la riqueza y cobertura de pastos palatables (Gaitán et al. 2017), resultado que también coincide con lo encontrado en esta tesis. En ese mismo estudio, también encontraron que la riqueza de especies de pastos disminuyó a medida que aumentaba la presión de pastoreo, resultados que para estos autores son consistentes con las predicciones del modelo de Milchunas et al. (1988) para ambientes secos con suelos pobres en nutrientes y larga historia evolutiva de pastoreo (Gaitán et al. 2017). Para estos autores la aridez y el pastoreo excesivo tienen efectos convergentes sobre la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas, ya que ambos promueven reducciones en la riqueza de especies, la cobertura de pastos palatables y el funcionamiento del suelo (Gaitán et al.

2017). Los resultados de esta tesis sugieren que las propuestas de manejo deberían buscar proteger e incentivar el crecimiento natural del ensamble de gramíneas palatables, sin necesidad de introducir especies forrajeras exóticas, con el objetivo de mejorar la oferta y disponibilidad de forraje para el ganado y resguardar especies sencibles al pastoreo.

En relación a la riqueza y porcentaje de cobertura de plantas latifoliadas y enredaderas, no se encontraron cambios significativos entre zonas excluidas y pastoreadas, por lo que estos resultados tampoco apoyaron la predicción original donde se esperaba que en zonas clausuradas exista una mayor abundancia relativa de especies dominantes, menor diversidad y que la riqueza no cambiara. Estudios en esta región reportaron que, en la estación seca, cuando la oferta de gramíneas es deficiente en calidad y cantidad, los caprinos suelen preferir algunas especies leñosas y latifoliadas por su alto valor nutricional (Catan & Degano 2007, Díaz 2007), y que las vacas a lo largo del año suelen consumir algunas latifoliadas como complemento de su dieta, en menor proporción que gramíneas (Miñón et al. 1991, Martín & Lagomarsino 2000). Ciertas especies de latifoliadas y enredaderas que se encontraron en este estudio podrían ser palatables para el ganado (Tabla 2.2.). Sin embargo, es probable que la presión de pastoreo no haya sido demasiado intensa como para causar cambios en la riqueza y abundancia de estas especies. Por lo tanto, sería necesario que futuros estudios evalúen el efecto de diferentes cargas ganaderas sobre latifoliadas, gramíneas y enredaderas, para poder profundizar sobre el rol forrajero y ecológico de este grupo de plantas en el Chaco semiárido.

En relación al alcance del modelo MSL (Milchunas et al. 1988, Cingolani et al. 2005a) y los resultados obtenidos en este capítulo, para la diversidad de especies, el modelo plantea que a intensidades intermedias de pastoreo la diversidad será máxima. Por lo tanto, se esperaba en que zonas pastoreadas la diversidad sea mayor que en zonas excluidas. Sin embargo, los resultados muestran una tendencia (no significativa) contraria, a que en zonas excluidas la diversidad sea mayor para arbustos (Figura 2.1.C.), cactáceas (Figura 2.1.F.) y hierbas (Figura 2.3.A). Esta tendencia contraria a lo que propone el modelo se podría explicar por dos razones. Por un lado, una razón se puede deber a la intensidad de pastoreo. Si se tiene en cuenta el gráfico para diversidad vs. intensidad de pastoreo para zonas con alta productividad y larga historia evolutiva del modelo MSL (Milchunas et al. 1988, Cingolani et al. 2005a), es probable que originalmente antes de clausurar la intensidad de pastoreo haya sido alta, por lo que, según este modelo, dada una alta intensidad de pastoreo la diversidad es baja. Al clausurar disminuye esta intensidad,

por lo tanto, estaría aumentando la diversidad de especies (acercándose al pico máximo de la curva). Quizás con 7-8 años de exclusión estas tendencias aun no son significativas para ciertos grupos como arbustos y cactáceas, pero sí lo son para las gramíneas, donde claramente hay un aumento de la riqueza y cobertura de especies en zonas excluidas. Otra posibilidad podría haber sido que, teniendo en cuenta el esquema de intensidad de pastoreo y diversidad de especies, los sitios excluidos con varios años sin ganado, se ubicaron al inicio del eje x, es decir en el extremo izquierdo de la curva (nula intensidad de pastoreo) y los sitios pastoreados de la mitad del eje x hacia abajo, es decir en la primera mitad de la curva. Por lo tanto, los resultados de este capítulo no se ajustan a lo predicho por el modelo para sistemas con larga historia de pastoreo y alta productividad. Esto se puede deber a que el sotobosque es un sistema mucho más complejo que un pastizal, en donde coexisten plantas con diferentes formas de vida, están afectadas por el dosel arbóreo, etc. Y podría haber relaciones más complejas de las que puede haber en un pastizal.

La estructura horizontal de la vegetación que se midió por medio de la heterogeneidad espacial no se modificó con la exclusión, tanto para los arbustos como las hierbas. Estos resultados no apoyan la predicción para la segunda hipótesis, donde se esperaba que el sotobosque de zonas pastoreadas presente una mayor heterogeneidad espacial. En cambio, la estructura vertical sí se vio modificada con la exclusión, ya que se encontraron más toques de vegetación en el estrato más bajo (0 a 50 cm) en las zonas excluidas, en comparado con las zonas pastoreadas. Este resultado estaría apoyando la predicción para la estructura vertical, donde se esperaba una distribución vertical de la biomasa más heterogénea en zonas excluidas (más diferencias entre los distintos estratos verticales). Por lo tanto, en el estrato más bajo (0 a 50 cm) las diferencias entre zonas excluidas y pastoreadas fueron más marcadas, y esto se puede explicar porque tanto el ganado bovino como caprino suelen utilizar este espacio, disminuyendo por ramoneo y por acción mecánica la ocurrencia de ramas y hojas, en comparación a las zonas excluidas. Estos resultados también coinciden con la mayor riqueza, el mayor porcentaje de cobertura y dominancia de gramíneas, y con el menor porcentaje de suelo desnudo registrados en las exclusiones (Figuras 2.2.C, 2.2.D.). De manera similar, pero teniendo en cuenta la estructura vertical a nivel de bosque (y no de sotobosque), otro estudio en el Chaco semiárido argentino, analizó esta variable en función un gradiente de presión de pastoreo (biosfera) o distancia a los puestos ganaderos, y encontraron que la estructura vertical de la

vegetación incrementaba o se complejizaba a mayores distancias de los puestos ganaderos (o a menor presión de pastoreo) (Macchi & Grau 2012).

Con respecto al suelo, no se encontraron cambios en la compactación del mismo entre zonas excluidas y pastoreadas, resultado que no apoya la predicción de encontrar menor compactación del suelo en zonas excluidas. Sin embargo, la mayor proporción de suelo desnudo en zonas pastoreadas en comparación con las zonas excluidas sí apoya la predicción planteada sobre la cobertura del suelo. Los sistemas poco productivos que evolucionaron con bajas presiones de herbivoría tienen un mayor riesgo a la erosión, desertificación y pérdida de suelos, a diferencia de los sistemas más productivos que evolucionaron con altas presiones de herbivoría (Cingolani et al. 2005a, 2008). Esto podría explicar la falta de diferencias para la dureza del suelo en el sitio de estudio ya que, como se mencionó anteriormente, el sistema de estudio presentaría una larga historia evolutiva de pastoreo y una productividad alta. En un estudio donde se evaluó la compactación de suelo y tasas de infiltración de agua, encontraron que una exclusión a largo plazo del ganado redujo la compactación del suelo e incrementó la tasa de infiltración (Castellano & Valone 2007). Según estos autores, sus resultados se pueden deber a que los ciclos de humedad-deseccación, congelación-descongelación y la actividad biótica, pueden ser los responsables de la recuperación de la compactación del suelo después de la remoción del ganado. Sin embargo, como tales mecanismos están influenciados por la precipitación, la recuperación de la compactación del suelo puede llevar varios años e incluso décadas, dependiendo de las variaciones interanuales de precipitaciones (Seybold et al. 1999, Valone et al. 2002). Por lo tanto, es probable que 7-8 años de exclusión no fueron suficientes para poder evidenciar cambios en la dureza del suelo en la zona de estudio, aunque se encontró una tendencia de menor compactación en zonas excluidas, a pesar de que no fue significativa. Con respecto a cobertura del suelo, se sabe que altas cargas ganaderas pueden conducir a una pérdida de la cobertura vegetal y de la hojarasca y, por lo tanto, un aumento en la proporción de suelo desnudo (Milchunas et al. 1988). Los resultados de esta tesis coinciden con un estudio en el Chaco semiárido salteño donde se encontró un mayor porcentaje de suelo desnudo en sectores cercanos a las aguadas (alta presión de pastoreo) en comparación con sectores alejados (baja presión de pastoreo) (Trigo et al. 2017).

La falta de apoyo a las predicciones del modelo MSL (originado en pastizales) en cuanto a la diversidad de todos los ensamblajes analizados podría estar relacionado a una mayor diversidad en composición de formas de vida diferentes, estructura, sombreado de

dosel arbóreo, y complejas interacciones que existen en un sotobosque denso de un bosque seco estacional, como es el Chaco semiárido, en comparación a ambientes relativamente más simples como los pastizales. Por otro lado, la falta de diferencias en la mayoría de las variables analizadas en este capítulo, aporta evidencia para proponer que el Chaco semiárido presenta cierta resiliencia ante la presencia por herbívoros, al menos para los niveles intermedios de presión de pastoreo considerados para el área de estudio.

CAPÍTULO III
EFECTO DE LA EXCLUSIÓN DEL
GANADO:
**“RASGOS FUNCIONALES DE
ESPECIES DOMINANTES”**

CAPÍTULO III. EFECTO DE LA EXCLUSIÓN DEL GANADO: “RASGOS FUNCIONALES DE ESPECIES DOMINANTES”

3.1. Resumen

Se evaluó el efecto de 9 años de exclusión de ganado sobre la magnitud de distintos rasgos de respuesta al pastoreo entre individuos de las mismas especies dominantes de hierbas, arbustivas y renovales de árboles en una comunidad de sotobosque del Chaco semiárido argentino. Las especies de arbustos elegidas fueron *Acacia praecox* y *Celtis ehrenbergiana*; las especies de hierbas fueron *Stenandrium dulce*, *Wissadula densiflora* y *Setaria nicorae*; y las especies de renovales arbóreos fueron *Schinopsis lorentzii* y *Aspidosperma quebracho-blanco*. Los rasgos estudiados fueron: área foliar (A.F.), contenido foliar de materia seca (C.F.M.S.), área foliar específica (A.F.E.), altura máxima (Hmax), altura de la inflorescencia, espinescencia (densidad y largo de espinas) y arquitectura (número y largo de ramificaciones). Estas variables se compararon entre zonas excluidas (9 años) y zonas pastoreadas en un diseño en bloques completos al azar (DBCA) con 5 réplicas. El análisis estadístico se realizó a nivel intraespecífico, comparando los rasgos de las mismas especies entre tratamientos excluidos y pastoreados, por medio de un ANOVA anidado en bloques. En zonas excluidas *C. ehrenbergiana* presentó mayor A.F.; *S. nicorae* mayor C.F.M.S., mayor altura de la planta y mayor altura de la inflorescencia; *W. densiflora* mayor altura máxima; *S. lorentzii* mayor A.F. y mayor largo de ramificaciones ^{2°}; *A. praecox* menor largo de espinas y menor largo de ramas; y *S. nicorae* menor A.F.E. Estos resultados sugieren que algunos rasgos presentaron plasticidad fenotípica en estas especies al ser excluidas del ganado por un período de 9 años, mientras que otros rasgos no mostraron cambios. Este es el primer estudio experimental y replicado que evalúa el efecto de la exclusión del ganado en la variación intraespecífica de rasgos funcionales de especies dominantes del sotobosque del bosque chaqueño semiárido. Además, es uno de los pocos estudios que evalúa rasgos funcionales de renovales arbóreos en relación al pastoreo en el Chaco semiárido. A diferencia del capítulo anterior, en donde la exclusión no mostró grandes cambios a nivel comunitario, el ganado sí modificó algunos rasgos foliares y de estructura de la planta, para algunas de las especies seleccionadas. La presencia de plasticidad fenotípica, estaría relacionada con la larga historia evolutiva de pastoreo a la que fue sometida el Chaco semiárido.

3.2. Introducción

Los rasgos funcionales son características foliares, caulinares o fenológicas medibles a nivel de organismos individuales, que representan estrategias ecológicas y determinan cómo las plantas responden a factores ambientales, afectando otros niveles tróficos e influenciando propiedades ecosistémicas (Díaz & Cabido 2001, Violle et al. 2007). Un rasgo funcional puede adquirir un valor particular en un espacio y tiempo determinado, donde cada valor particular es un atributo (Lavorel et al. 1997). Hay ciertos rasgos en plantas que son claves para su desempeño, por ejemplo, los rasgos foliares como el área foliar específica (AFE), que informa sobre la tasa de ganancia de carbono y crecimiento del individuo, y otros rasgos caulinares, como la altura máxima, que determina el acceso a la luz y su tasa de crecimiento (Salgado Negret et al. 2016). Dentro de los rasgos funcionales, están los rasgos de respuesta, que nos dan información sobre cómo las comunidades responden a cambios ambientales y que influyen en la capacidad de las plantas de colonizar, sobrevivir o prosperar en un hábitat y persistir ante cambios ambientales (Salgado Negret et al. 2016). Por ejemplo, un rasgo de respuesta se puede inferir a partir del estudio de cómo afecta la herbivoría a las plantas o, dicho de otro modo, cómo responden las plantas a esa herbivoría. Los rasgos funcionales de las especies dominantes de una comunidad son los que suelen determinar los procesos ecosistémicos (Lavorel & Garnier 2002, Conti & Díaz 2013). El tipo de caracteres morfofuncionales que presentan las plantas más abundantes en un área, también muestran cuáles son los factores selectivos más importantes, como por ejemplo la herbivoría (Díaz et al. 2002).

La variación de rasgos dentro y entre especies es útil para responder preguntas ecológicas a diferentes escalas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Distintos individuos de una misma especie pueden presentar distintos fenotipos, ecotipos o estadios ontogénicos, respondiendo de manera diferencial al ambiente (Díaz et al. 2002). Por lo tanto, los rasgos pueden variar dentro de una misma especie, algo que se conoce como “variación intraespecífica”. A su vez, la variabilidad intraespecífica se puede presentar a distintos niveles: 1) variabilidad poblacional (entre poblaciones dentro de una misma especie), 2) variabilidad entre individuos (dentro de las poblaciones) y 3) variabilidad dentro de un mismo individuo (subindividual, en meristemas, hojas, ramas, etc.) (Schlichting 1986, de Kroon et al. 2005, Hernández-Verdugo et al. 2015). La mayoría de los estudios sobre rasgos funcionales se focalizaron en el nivel interespecífico donde se consideraba el valor

promedio de los rasgos, y recién en las últimas décadas han ido en incremento los estudios sobre variabilidad intraespecífica (Albert et al. 2011).

Uno de los mecanismos por el que se puede dar la variabilidad intraespecífica es la plasticidad fenotípica. La plasticidad fenotípica se refiere a múltiples fenotipos que puede expresar un mismo genotipo en respuesta a la heterogeneidad o cambio ambiental en el espacio y tiempo y a lo largo de la ontogenia de la planta (Bradshaw 1965, Schlichting 1986, Piuglici 2005, Salgado Negret et al. 2016). Esta capacidad es importante en las plantas, cuya forma de vida sésil requiere que reaccionen ante condiciones ambientales, ya que esta habilidad sería una estrategia adicional que le permitiría asegurar su supervivencia y reproducción (Schlichting 1986, Sultan 1987, 2000). Muchos estudios han demostrado que las plantas son plásticas para numerosos rasgos, que van desde la morfología, la fisiología y la anatomía, hasta el desarrollo y el ritmo reproductivo (West-Eberhard 1989, Sultan 2000). La plasticidad puede tener manifestaciones morfológicas y fisiológicas; si bien todos los cambios son de origen fisiológico, cuando estos cambios tienen efectos finales que predominan en lo morfológico, se puede hablar de plasticidad morfológica (Bradshaw 1965). Los cambios morfológicos ocurren durante el desarrollo de la planta y es probable que sean permanentes para el órgano involucrado, mientras que los cambios puramente fisiológicos, pueden ocurrir en cualquier momento, incluso en órganos maduros, y pueden ser reversibles y no permanentes (Bradshaw 1965). La variación genética de la plasticidad fenotípica dentro de las poblaciones implica que puede evolucionar respondiendo a la selección natural, por lo tanto las respuestas plásticas pueden ser adaptativas, es decir que puede haber un efecto de la selección natural sobre la plasticidad (Via & Lande 1985, Schlichting 1986, Sultan 2000, Pigliucci 2005). La variación en la plasticidad es causada principalmente por la selección natural y la deriva génica (Pigliucci & Kolodynska, 2002). Tal variación en la respuesta plástica puede deberse a diferencias en la cantidad o en el patrón de plasticidad de una característica determinada (Schlichting 1986). La variación en la plasticidad fenotípica puede ser un medio importante mediante el cual las especies vegetales colonizan hábitats espacial y temporalmente heterogéneos (Hernández-Verdugo et al. 2015). Numerosos autores encontraron diferencias fisiológicas y morfológicas intraespecíficas en relación al pastoreo (Detling & Painter 1983, Carman & Briske 1985, Oosterheld & McNaughton 1988, Painter et al. 1989, Díaz et al. 1992, Painter et al. 1993, Díaz et al. 1994, Giussani & Collantes 1997, Cingolani et al. 2005b, Whitworth-hulse et al. 2016). Estudiar los posibles efectos de

los herbívoros sobre distintos rasgos de respuesta al pastoreo, puede aportar a la discusión sobre la influencia ecológica de los herbívoros en el desempeño o adecuación biológica (fitness) de las plantas (Valladares et al. 2007).

A escala global, son consistentes algunos rasgos de respuesta al pastoreo que marcan diferencias a nivel de especie que pueden ser modificados por el contexto histórico y climático (Díaz et al. 2007). Existen dos clases de estrategias generales o dos tipos de rasgos de resistencia al pastoreo (Díaz et al. 1992). Por un lado, la resistencia por tolerancia implica que las plantas pueden tolerar a la herbivoría, ya que son capaces de crecer y reproducirse luego de una defoliación, sin presentar mecanismos de disuasión anti-herbívoro. Por otro lado, la resistencia por evitación involucra que las plantas pueden evadir la herbivoría por medio de defensas físicas como espinas y tricomas (Gómez & Zamora 2002, Young et al. 2003), y/o defensas químicas, como compuestos secundarios tóxicos o no palatables (Agrawal 1999). La historia evolutiva de pastoreo y la productividad del hábitat determinan qué rasgos de las plantas son favorecidas por el pastoreo (Milchunas et al. 1988, Díaz et al. 2001, Adler et al. 2005, Díaz et al. 2007). En sistemas con una alta disponibilidad de recursos del suelo, el pastoreo favorece a las especies adquisitivas, aquellas que promueven una rápida adquisición y uso del carbono, una alta tasa de crecimiento, e invierten menos recursos en la protección estructural contra los herbívoros (Díaz et al. 2001, Wright et al. 2004, Cingolani et al. 2005b). Por lo tanto, estas especies suelen presentar, por ejemplo, un área foliar específica alta, bajo contenido de materia foliar secar, etc., como un mecanismo para tolerar la herbivoría. En sistemas con larga historia evolutiva de pastoreo y alta productividad, la selección divergente puede haber dado lugar a especies tolerantes al pastoreo (Milchunas et al. 1988, Cingolani et al. 2005a). Un aumento de precipitación o humedad parece favorecer los rasgos de tolerancia al pastoreo, mientras que la aridez podría favorecer los rasgos de evasión (Adler et al. 2004). Entre los mecanismos de evasión, se encuentran aquellos rasgos relacionados con las defensas estructurales, como por ejemplo la espinescencia (numero y densidad de espinas) o de una arquitectura compleja (mayor ramificación) (Cooper & Owen-Smith 1986, Pérez-Harguindeguy et al. 2013, Tomlinson et al. 2015). Este tipo de defensas implica una mayor inversión de carbono en los tallos, y por lo tanto menos inversión de carbono en las hojas, ya que implica una relación de compromiso, y a la vez restricciones de la planta; por ejemplo, un aumento en la espinescencia esta relacionado con un aumento en el área foliar específica (Tomlinson et al. 2015). A pesar de que la resistencia por

tolerancia y la resistencia por evasión impliquen mecanismos distintos, en un mismo ambiente puede haber especies que presenten combinaciones de ambos mecanismos (Anderson & Briske 1995, Díaz et al. 1992).

En el Chaco serrano del centro de Argentina, se estudiaron los rasgos funcionales de respuesta al pastoreo en pastizales subhúmedos de montaña (Díaz et al. 2001). A nivel intraespecífico, se compararon las respuestas de un pastizal de montaña en relación a, entre otros usos de la tierra, la ganadería (baja intensidad, alta frecuencia y larga historia de disturbio). Se analizaron los rasgos arquitectónicos de las plantas (Díaz et al. 1994) y también se realizaron análisis morfológicos de hierbas sujetas a pastoreo, identificándose grupos funcionales y cambios entre individuos de la misma especie (Díaz et al. 1992). Otro estudio en la misma zona, en un ecosistema subhúmedo de montaña (un mosaico de praderas y bosques de *Polylepis australis*), evaluó las diferencias en atributos medidos en diferentes regímenes de pastoreo (sin pastoreo y con pastoreo) en hierbas y leñosas (Whitworth-hulse et al. 2016). Sin embargo, no hay estudios publicados que evalúen el efecto de la exclusión del ganado en los rasgos funcionales de plantas a nivel intraespecífico en el sotobosque del bosque chaqueño semiárido.

En este trabajo se evaluó el efecto de 9 años de exclusión de ganado sobre la variación de los atributos de rasgos de respuesta al pastoreo (tanto de tolerancia como de evasión) a nivel intraespecífico en hierbas, arbustos y renovales de árboles en el sotobosque del Chaco semiárido argentino. Se seleccionaron aquellas especies que conjuntamente superaban el 80 % de abundancia total. También se tuvo en cuenta el modelo MSL (Milchunas et al. 1988, Cingolani et al. 2005a) para el planteo de la hipótesis y sus predicciones. Como ya se mencionó anteriormente en la introducción general, se considera que la zona de estudio tiene una larga historia evolutiva de pastoreo y una productividad alta. En general, en estos sistemas se ha registrado una resiliencia a los cambios en la intensidad de pastoreo a través de distintos mecanismos que operan a diferentes niveles, por ejemplo, a nivel individual puede haber mecanismos como la plasticidad fenotípica de los rasgos funcionales (Cingolani et al. 2005a). Evaluar cómo responden ciertos rasgos de respuesta a la herbivoría por ganado en este bosque sería importante para contribuir con el conocimiento teórico en general, ya que pocas veces se tiene en cuenta los rasgos funcionales al estudiar los efectos del ganado sobre la vegetación.

3.2.1. Hipótesis y predicciones

Plantas herbáceas:

Hipótesis 1: En un ambiente con una alta productividad y disponibilidad de recursos, las especies de hierbas tienden a ser adquisitivas (de recursos) y a presentar una alta tasa de crecimiento, debido a la competencia por los recursos con las plantas vecinas. Si este ambiente además presenta una larga historia de pastoreo, estas plantas pueden tener mecanismos de tolerancia al pastoreo. Ante un evento de herbivoría, las hierbas invierten más nitrógeno en la parte aérea para compensar la pérdida de hojas rápidamente. Por lo tanto, invierten menos carbono en la producción de hojas, y lo destinan a meristemos basales, raíces, estructuras de reserva subterráneas, etc.

Predicción 1: En zonas excluidas, el área foliar (AF) de las hojas de las hierbas será menor o igual que en zonas pastoreadas.

Predicción 2: En zonas excluidas, el contenido foliar de materia seca (CFMS) de las hierbas será mayor que en zonas pastoreadas.

Predicción 3: El área foliar específica (AFE) de las hierbas será menor en zonas excluidas en comparación con zonas pastoreadas.

Hipótesis 2: En ambientes productivos y con una larga historia evolutiva de pastoreo, las hierbas presentan mecanismos de tolerancia al pastoreo. Luego de un evento de defoliación, las plantas destinan más nitrógeno a la parte aérea, produciendo más hojas con una tasa de crecimiento alta, pero con menos proporción de carbono, ya que este se destina a meristemos, estructura de reserva, raíces, etc. Dadas ciertas limitaciones, hay un compromiso en donde la planta no pueden crecer en altura debido a la falta de carbono disponible para la zona aérea. Por lo tanto, tienden a ser más pequeñas o más postradas.

Predicción: En zonas excluidas, las hierbas tendrán una mayor altura que en zonas pastoreadas.

Plantas leñosas (arbustos y renovales):

Hipótesis 1: En un ambiente con alta productividad y una larga historia evolutiva de pastoreo, los arbustos y otras leñosas pueden presentar estrategias de defensa estructurales o arquitectónicas (rasgos de evasión al pastoreo). Es decir, invierten más carbono en los tallos para producir estructuras de defensa contra los herbívoros vertebrados. Por una

cuestión de compromiso, las hojas presentan menos inversión de carbono en compuestos estructurales, y además serán más chicas para evitar se consumidas por los herbívoros.

Predicción 1: En zonas excluidas, el AF de las plantas leñosas será mayor que en zonas pastoreadas.

Predicción 2: El CFMS de las plantas leñosas será mayor en zonas excluidas que en zonas pastoreadas.

Predicción 3: El AFE de las plantas leñosas será menor en zonas excluidas que en zonas pastoreadas.

Hipótesis 2: Las plantas leñosas de un sistema que presenta larga historia evolutiva de pastoreo suelen presentar estrategias de defensa estructurales, en donde invierten más proporción de carbono en los tallos para producir estructuras de defensa, como las espinas, que pueden aumentar en densidad o en longitud ante la herbivoría.

Predicción: En zonas excluidas, las plantas leñosas que presenten espinescencia tendrán espinas más cortas o una menor densidad de espinas.

Hipótesis 3: Las plantas leñosas de un sistema con larga historia evolutiva de pastoreo suelen presentar estrategias de defensa estructurales, en donde invierten más proporción de carbono en los tallos. Además de la espinescencia, la planta también puede complejizar su ramificación de tal forma que las hojas sean menos accesibles para el consumo de los herbívoros. Esto puede darse por un aumento en el número de ramas y disminución en su longitud.

Predicción: En zonas excluidas, las plantas leñosas presentaran un menor número de ramificaciones secundarias y ramas más largas, que en zonas pastoreadas.

3.2.2. Objetivo

Identificar y comparar entre zonas excluidas y pastoreadas la variación en los atributos de los rasgos funcionales de respuesta al pastoreo en especies dominantes de hierbas, arbustos y renovales de árboles.

3.3. Materiales y métodos

3.3.1. Diseño y recolección de datos

Para cumplir con el objetivo propuesto, se utilizaron las 5 exclusiones al pastoreo ya descritas. En cada exclusión (n=5) y en cada zona pastoreada (n=5), se estudiaron rasgos de respuesta al pastoreo de la comunidad vegetal del sotobosque, teniendo en cuenta hierbas, arbustos y renovales de árboles. Los rasgos medidos fueron: área foliar (A.F., en cm²), contenido foliar de materia seca (C.F.M.S., en gr), área foliar específica (A.F.E., en cm²/gr), altura máxima (en cm), altura de la inflorescencia (en cm), densidad de espinas (en n° de espinas/m), largo de espinas (en mm) y arquitectura de la planta: número y largo de ramificaciones. Los rasgos se midieron en individuos bien desarrollados, que estaban expuestos a la luz del sol (o en los lugares menos sombreados posibles) y en buen estado fitosanitario (no se midió en plantas afectadas por insectos herbívoros o patógenos). La cantidad de individuos por especie dependió de cada rasgo a medir. Debido a que las mediciones de estos atributos debían hacerse en el momento de mayor productividad del sistema (fines de la estación de crecimiento), el muestreo se llevó a cabo a fines del mes de abril de 2016, al finalizar las lluvias. En cuanto a la selección de individuos, en el caso de la gramínea *Setaria nicorae* Pensiero, la unidad en la que se tomaron las mediciones fue el ramet (brote enraizado reconocible por separado sobre el suelo) (Pérez-Harguindeguy et al. 2013, Salgado Negret et al. 2016). Con respecto a los renovales, si bien no cumplían con la condición de que debían ser individuos adultos (Pérez-Harguindeguy et al. 2013), se decidió medir en ellos ciertos rasgos de respuesta al pastoreo porque según la bibliografía los renovales de la especie *Schinopsis lorentzii* (Griseb.) Engl. son palatables y preferidos por el ganado. Como ya se disponía de los datos de abundancia relativa de cada especie por muestreos previos, se seleccionaron las especies que colectivamente alcanzaron un 70-80 % de la abundancia total (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Las especies de arbustos elegidas fueron *Acacia praecox* Griseb. (Garabato) y *Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm. (Tala), las hierbas fueron *Stenandrium dulce* (Cav.) Nees, *Wissadula densiflora* R.E. Fr. y *Setaria nicorae* Pensiero, y las especies de renovales arbóreos fueron *Schinopsis lorentzii* (Griseb.) (quebracho colorado) y *Aspidosperma quebracho-blanco* Schltld. (quebracho blanco).

3.3.1.1. Área foliar (A.F.)

De cada individuo se colectaron partes de ramas con las hojas aún unidas a las mismas, y no se removieron las hojas hasta antes de medirlas. Las ramas con hojas se almacenaron en bolsas plásticas con humedad para evitar que se deshidrataran y contrajeran. Luego se respiró en cada bolsa antes de cerrarla para mejorar la concentración

de CO₂ y humedad del aire, y posteriormente se las etiquetó. Las bolsas se almacenaron a temperaturas bajas para evitar la proliferación de hongos (Pérez-Harguindeguy et al. 2013, Salgado Negret et al. 2016). El área foliar es la superficie de la lámina foliar proyectada. Para medirla, se eliminó el exceso de humedad de la superficie de la hoja con papel secante. Luego se escanearon las hojas con sus pecíolos en la misma imagen, con una escala de referencia de 1 cm x 1 cm, y luego se midió el área con el programa especializado ImageJ®. Para las hojas compuestas se separaron los folíolos y pecíolos, y se escanearon juntos (Pérez-Harguindeguy et al. 2013, Salgado Negret et al. 2016). Se seleccionaron 25 individuos en las exclusiones y 25 individuos en zonas pastoreadas de cada una de las especies analizadas (*C. ehrenbergiana*, *S. dulce*, *W. densiflora*, *S. nicorae*, *S. lorentzii* y *A. quebracho-blanco*). De cada individuo se recolectaron al azar 10 hojas por planta. Para *A. praecox* se seleccionaron también la misma cantidad de individuos y de hojas, pero por cuestiones logísticas no se pudo medir el área foliar.

3.3.1.2. Contenido foliar de materia seca (C.F.M.S.)

Las mismas hojas que se escanearon para obtener el área foliar, fueron pesadas con una balanza de precisión. Después se las colocó en bolsa de papel, se las selló con cinta de papel y se las secó a estufa a 60 °C de 48 a 72 hs. Posteriormente se las pesó nuevamente para obtener el peso seco. El peso seco también se usó para el cálculo del A.F.E. Por último, para obtener el C.F.M.S. se dividió peso seco sobre peso fresco (Pérez-Harguindeguy et al. 2013).

3.3.1.3. Área foliar específica (A.F.E.)

Se calculó dividiendo el área foliar por el peso seco obtenido anteriormente para *C. ehrenbergiana*, *S. dulce*, *W. densiflora*, *S. nicorae*, *S. lorentzii* y *A. quebracho-blanco*. A menor A.F.E., hay una alta proporción de carbono, es decir una mayor inversión en defensas estructurales y una alta longevidad foliar; mientras que especies con alta A.F.E. tienen altos contenidos de nitrógeno en las hojas y altas tasas fotosintéticas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013).

3.3.1.4. Altura máxima

Es la talla máxima que un típico individuo maduro de una especie alcanza en un determinado hábitat. Este rasgo se asocia con la forma de crecimiento, la posición en el gradiente de luz vertical de la vegetación, el vigor competitivo, tamaño reproductivo, fecundidad de toda la planta, el potencial de vida útil y si una especie es capaz de

establecer y alcanzar el tamaño reproductivo entre dos eventos de perturbación como el pastoreo (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Es un rasgo que se midió directamente en el campo. La altura se midió en las hierbas *W. densiflora*, *S. dulce*, y *S. nicorae*, donde para esta última especie, por ser gramínea se le registró la altura máxima y la altura de la inflorescencia; y también se midió en los renovales de *A. quebracho-blanco* y *S. lorentzii*. Para los arbustos *A. praecox* y *C. ehrenbergiana* no se midió su altura, porque es poco probable que esta variable se modifique en arbutos adultos con 8 años de exclusión, debido al ritmo de crecimiento lento de los individuos adultos.

3.3.1.5. Espinescencia

Suele ser considerado un rasgo de evasión al pastoreo, útil para evaluar la eficacia en la disuación contra los herbívoros. Este rasgo se midió directamente en el campo sobre individuos de *A. praecox* y *C. ehrenbergiana*. De cada individuo se eligieron al azar 3 ramas, y en cada rama se contó el número de espinas encontradas en 1 m de rama; además, se midió la longitud de todas las espinas, desde la base de la misma hasta su punta mediante un calibre (Pérez-Harguindeguy et al. 2013).

3.3.1.6. Arquitectura de la planta

Este rasgo se midió en el campo para *A. praecox* y *C. ehrenbergiana*, en 25 individuos para cada tratamiento y 3 ramas por individuo. Para medir la arquitectura de una rama se trabajó a partir de la base de la misma, que fue el punto de partida para la medición de (1) la longitud total de la rama (distancia desde donde comienza hasta donde termina) y (2) el número de puntos de ramificación que llevan ramas vivas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). En renovales de *A. quebracho blanco* y *S. lorentzii* se midió el largo de las ramificaciones secundarias (cm) y el número de ramificaciones terciarias.

3.3.2. Análisis de datos:

El análisis se realizó a nivel intraespecífico, comparando los rasgos de las mismas especies entre tratamientos excluidos y pastoreados. Este análisis se llevó a cabo sin perder la identidad de los individuos, donde para cada especie y rasgo funcional se realizó un ANOVA en bloques con diseño anidado. Un factor fue la exclusión (sitios excluidos y sitios pastoreados) y otro factor fue el individuo, el cual se consideró en el modelo como anidado al factor exclusión y de efectos aleatorios. Todos los análisis estadísticos se hicieron utilizando el programa InfoStat (Di Rienzo et al. 2016).

3.4. Resultados

3.4.1. Arbustos

Para *A. praecox* el largo de espinas (Anexo 1, Figura 3.1.B.) y el largo de ramas (Anexo 1, Figura 3.1.C.) fueron menores en zonas excluidas que en zonas pastoreadas, y no se encontraron evidencias de que la exclusión haya afectado la densidad de espinas (Anexo 1, Figura 3.1.A.) y el n° de ramificaciones (Anexo 1, Figura 3.1.D.). En *C. ehrenbergiana* el A.F. fue mayor en las zonas excluidas que en zonas pastoreadas (Anexo 1, Figura 3.2.B.), y no se encontraron diferencias significativas en la densidad (Anexo 1, Figura 3.1.E.) y largo de espinas (Anexo 1, Figura 3.1.F.), largo de ramas (Anexo 1, Figura 3.1.G.), N° de ramificaciones (Anexo 1, Figura 3.1.H.), C.F.M.S. (Anexo 1, Figura 3.2.A.) y A.F.E. (Anexo 1, Figura 3.2.B.).

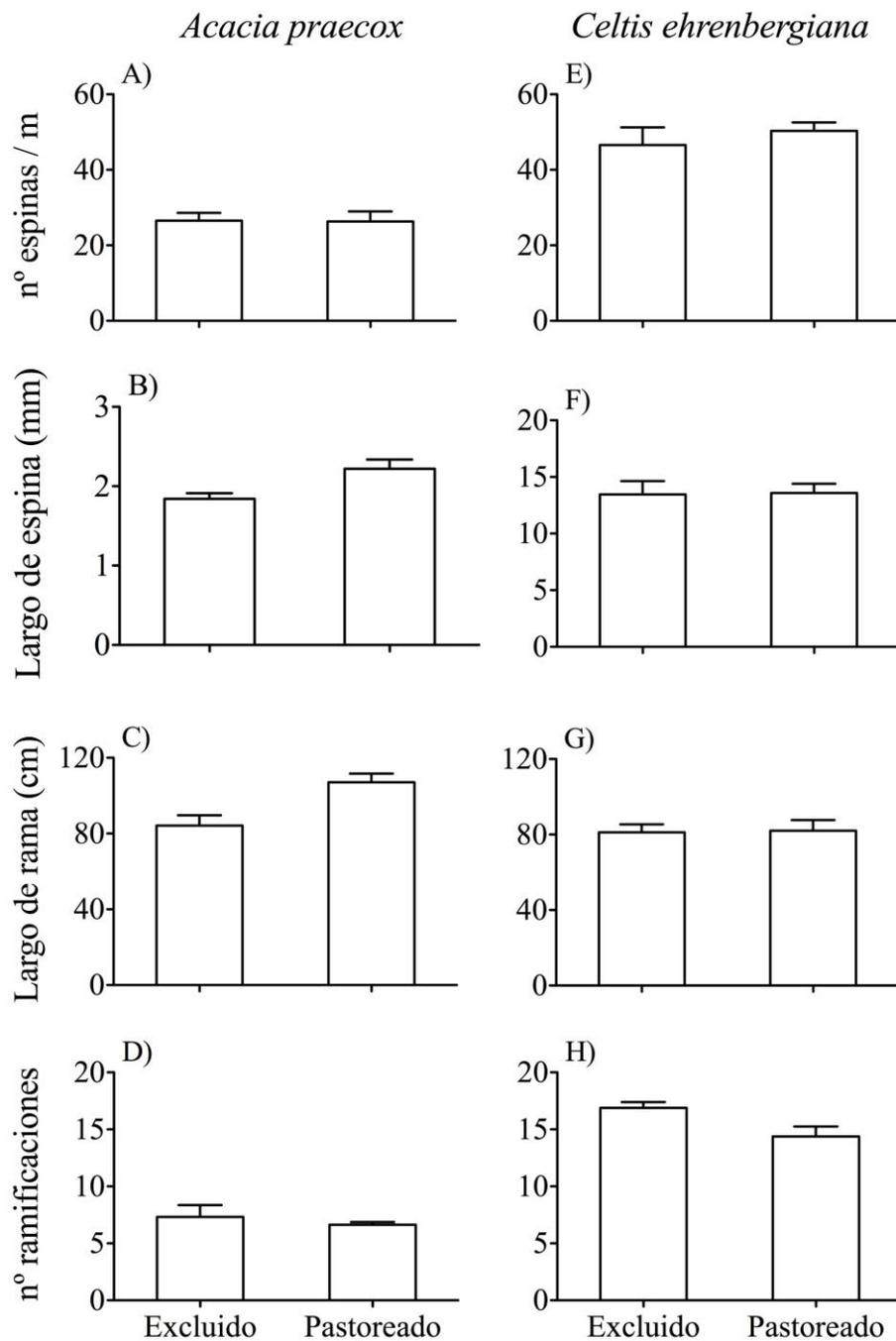


Figura 3.1. N° de espinas/m (A, E), Largo de espinas (B, F), Largo de rama (C, G) y N° de ramificaciones (D, H) en zonas excluidas y pastoreadas para *Acacia praecox* y *Celtis ehrenbergiana*. En los gráficos se muestran valores promedios + E.E.

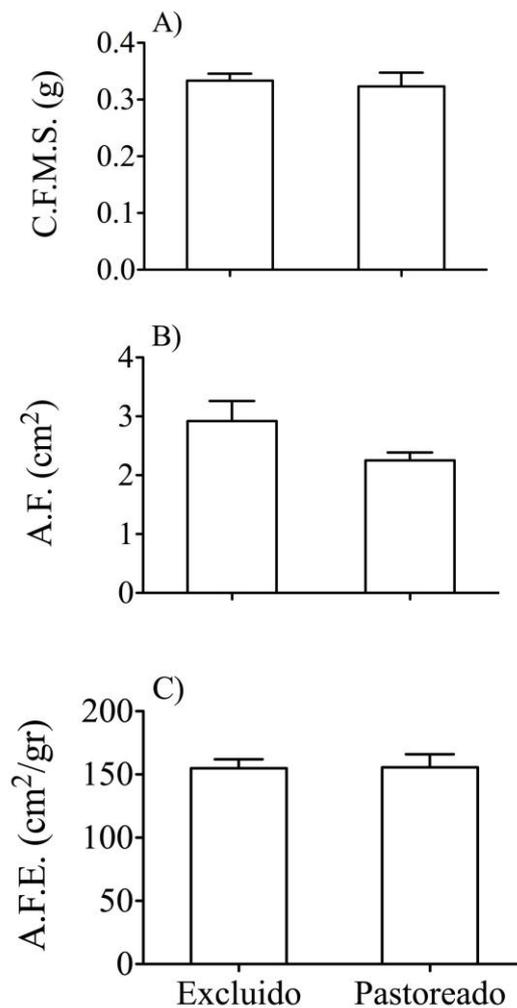


Figura 3.2. Contenido Foliar de Materia Seca (C.F.M.S.) (A), Área Foliar (A.F.) (B) y Área Foliar Específica (A.F.E.) (C) en zonas excluidas y pastoreadas para *Celtis ehrenbergiana*. En los gráficos se muestran valores promedios + E.E.

3.4.2. Hierbas

Para *S. nicorae* (gramínea) la altura de la planta (Anexo 1, Figura 3.3.A.) y de la inflorescencia (Anexo 1, Figura 3.3.B.), y el C.F.M.S. (Anexo 1, Figura 3.3.C.) fueron mayores en las zonas excluidas que en zonas pastoreadas, mientras que el A.F.E. (Anexo 1, Figura 3.3.E.) fue menor en zonas excluidas y no se encontraron diferencias significativas para el A.F. (Anexo 1, Figura 3.3.D.). Con respecto a *W. densiflora* (latifoliada) la altura máxima (Anexo 1, Figura 3.4.A.) fue mayor en zonas excluidas que en zonas pastoreadas, y no se encontraron evidencias de que la exclusión esté afectando el C.F.M.S. (Anexo 1,

Figura 3.4.B.), A.F. (Anexo 1, Figura 3.4.C.) y A.F.E. (Anexo 1, Figura 3.4.D.). Para *S. dulce* (latifoliada) no se encontraron diferencias significativas entre sitios excluidos y pastoreados para el C.F.M.S. (Anexo 1, Figura 3.5.A.), A.F. (Anexo 1, Figura 3.5.B.) y A.F.E. (Anexo 1, Figura 3.5.C.).

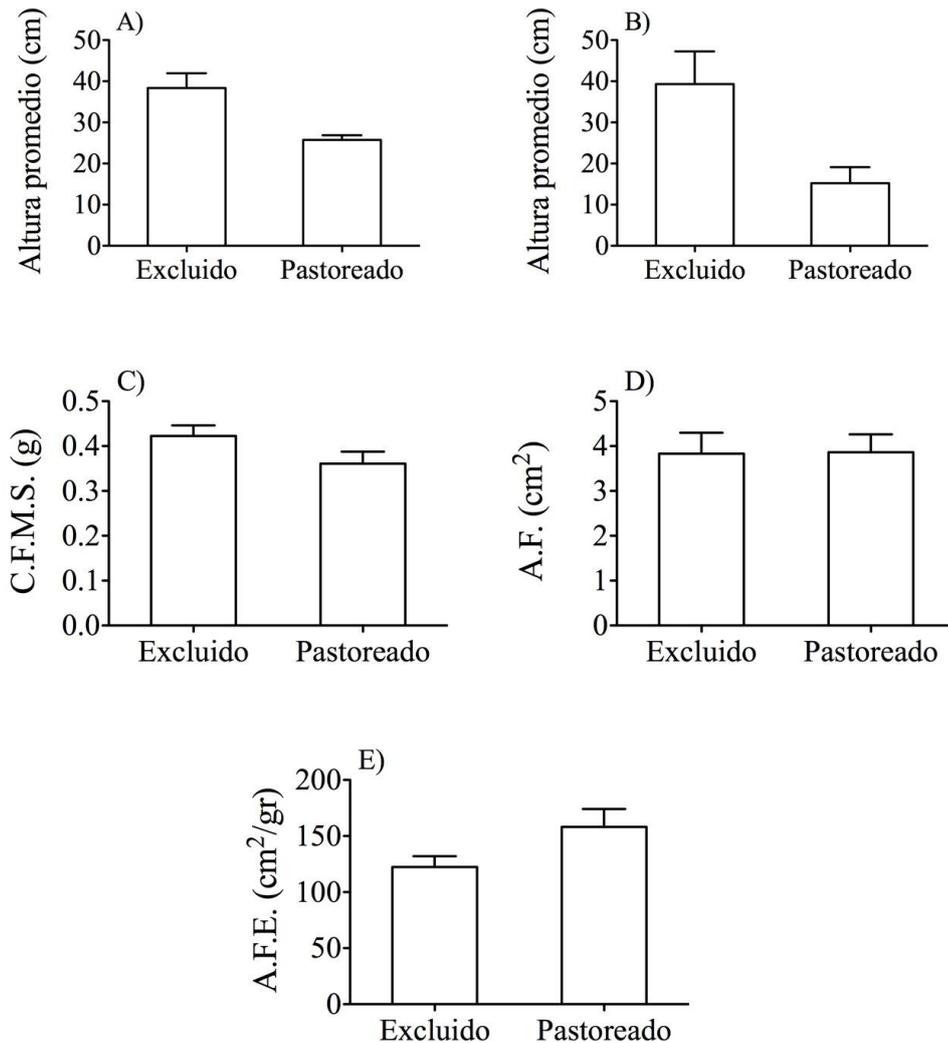


Figura 3.3. Altura de la planta promedio (A), altura de la inflorescencia promedio (B), Contenido Foliar de Materia Seca (C.F.M.S.) (C), Área Foliar (A.F.) (D), y Área Foliar Específica (A.F.E.) (D) en zonas excluidas y pastoreadas para *Setaria nicorae*. En los gráficos se muestran valores promedios + E.E.

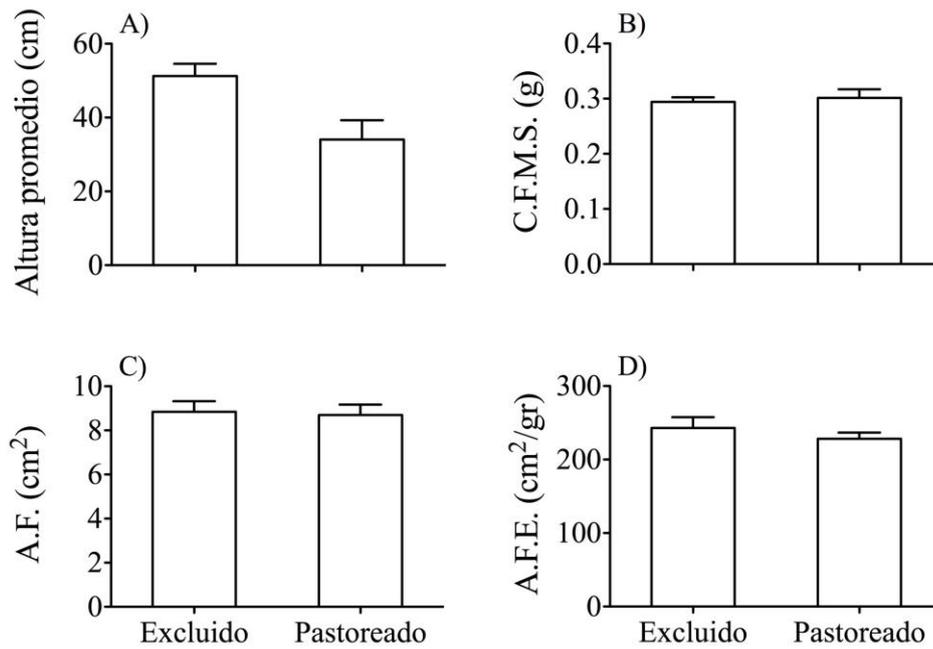


Figura 3.4. Altura de la planta promedio (A), Contenido Foliar de Materia Seca (C.F.M.S.) (B), Área Foliar (A.F.) (C), y Área Foliar Específica (A.F.E.) (D) en zonas excluidas y pastoreadas para *Wissadula densiflora*. En los gráficos se muestran valores promedios + E.E.

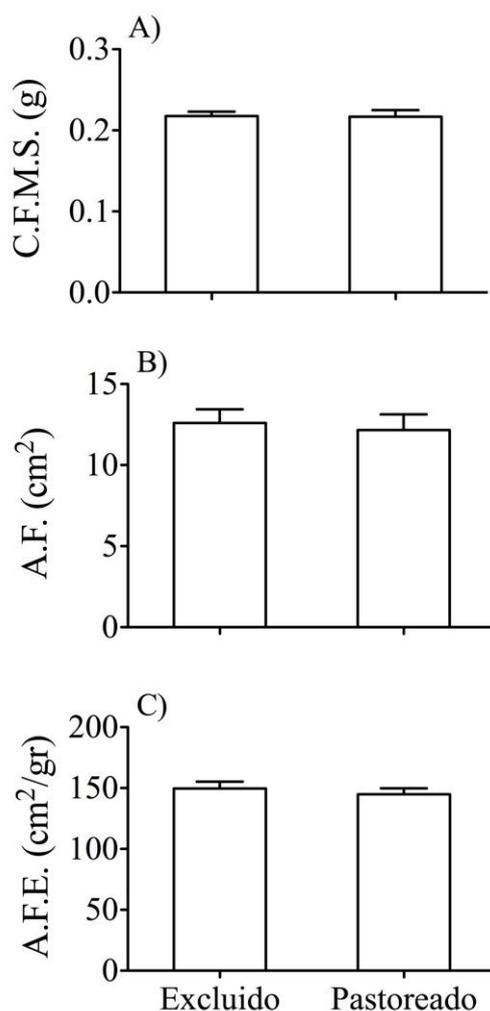


Figura 3.5. Contenido Foliar de Materia Seca (C.F.M.S.) (A), Área Foliar (A.F.) (B), y Área Foliar Específica (A.F.E.) (C) en zonas excluidas y pastoreadas para *Stenandrium dulce*. En los gráficos se muestran valores promedios + E.E.

3.4.3. Renovales

Para los renovales de *S. lorentzii* (quebracho colorado) el largo de ramificaciones 2° (Anexo 1, Figura 3.6.A.) y AF (Anexo 1, Figura 3.7.B.) fueron mayores en las zonas excluidas que en zonas pastoreadas. Mientras que no se encontraron diferencias significativas para el n° de ramificaciones 3° (Anexo 1, Figura 3.6.B.), C.F.M.S. (Anexo 1, Figura 3.7.A.) y A.F.E. (Anexo 1, Figura 3.7.C.). En los renovales de *A. quebracho-blanco* (quebracho blanco) el número de ramificaciones terciarias tendió a ser mayor en las zonas

excluidas (Anexo 1, Figura 3.6.D.) y no se encontraron diferencias significativas en el largo de ramificaciones 2° (Anexo 1, Figura 3.6.C.), C.F.M.S. (Anexo 1, Figura 3.7.D.), A.F. (Anexo 1, Figura 3.7.E.) y A.F.E. (Anexo 1, Figura 3.7.F.).

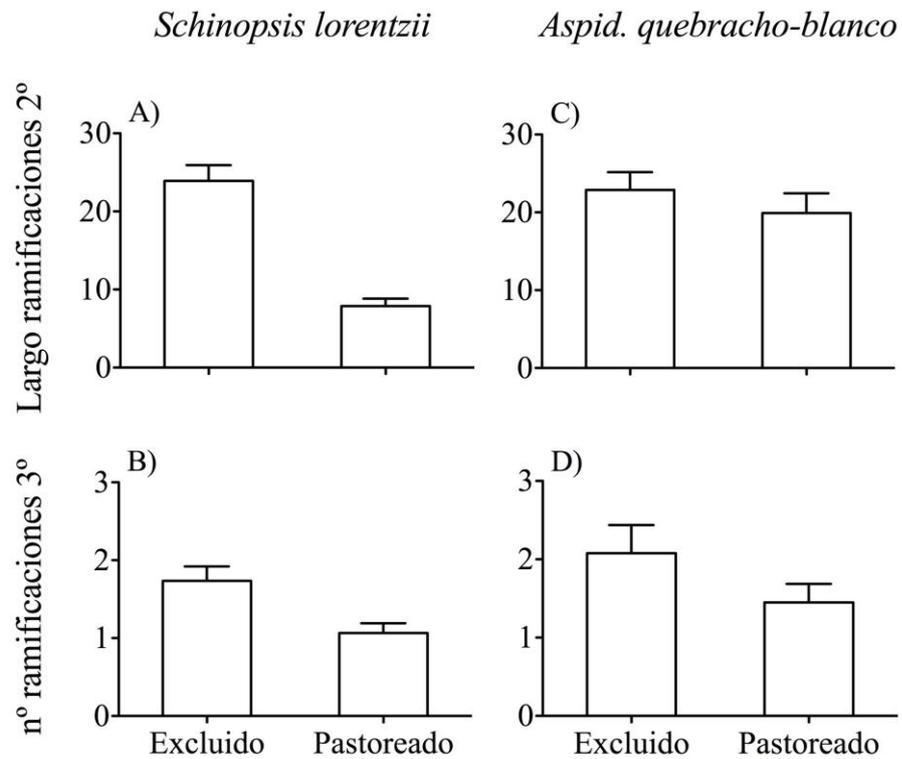


Figura 3.6. Largo de ramificaciones 2° (A, C) y n° de ramificaciones 3° (B, D) en zonas excluidas y pastoreadas para renovales de *Schinopsis lorentzii* y *Aspidosperma quebracho-blanco*. En los gráficos se muestran valores promedios + E.E.

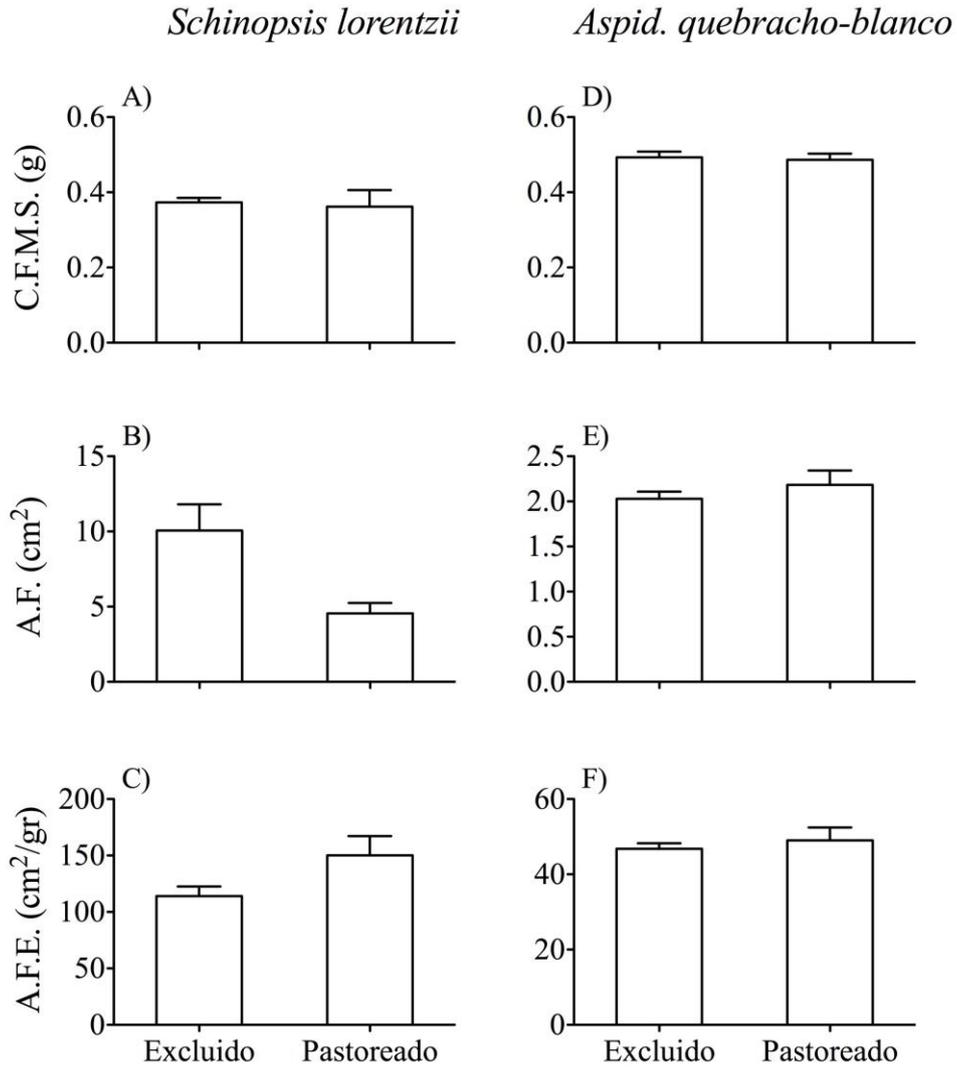


Figura 3.7. Contenido Foliar de Materia Seca (C.F.M.S.) (A, D), Área Foliar (A.F.) (B, E), y Área Foliar Específica (A.F.E.) (C, F) en zonas excluidas y pastoreadas para renovales de *Schinopsis lorentzii* y *Aspidosperma quebracho-blanco*. En los gráficos se muestran valores promedios + E.E.

Tabla 3.1. Resumen de los resultados encontrados por especie para cada rasgo de respuesta al pastoreo.

Categorías/Especies ^a	Rasgo	Diferencias estadísticas	Tendencia
Arbustos			
<i>A. praecox</i>	Largo de espinas	Si	Menor en zonas excluidas
<i>A. praecox</i>	Densidad de espinas	No	-
<i>A. praecox</i>	Largo de ramas	Si	Menor en zonas excluidas
<i>A. praecox</i>	Nº de ramificaciones	No	-
<i>C. ehrenbergiana</i>	A.F.	Si	Menor en zonas excluidas
<i>C. ehrenbergiana</i>	C.F.M.S.	No	-
<i>C. ehrenbergiana</i>	A.F.E.	No	-
<i>C. ehrenbergiana</i>	Densidad de espinas	No	-
<i>C. ehrenbergiana</i>	Largo de espinas	No	-
<i>C. ehrenbergiana</i>	Largo de ramas	No	-
<i>C. ehrenbergiana</i>	Nº de ramificaciones	No	-
Hierbas			
<i>S. nicorae</i>	A.F.	No	-
<i>S. nicorae</i>	C.F.M.S.	Si	Mayor en zonas excluidas
<i>S. nicorae</i>	A.F.E.	Si	Menor en zonas excluidas
<i>S. nicorae</i>	Altura de la planta	Si	Mayor en zonas excluidas
<i>S. nicorae</i>	Altura de la inflorescencia	Si	Mayor en zonas excluidas
<i>W. densiflora</i>	A.F.	No	-
<i>W. densiflora</i>	C.F.M.S.	No	-
<i>W. densiflora</i>	A.F.E.	No	-
<i>W. densiflora</i>	Altura de la planta	Si	Mayor en zonas excluidas
<i>S. dulce</i>	A.F.	No	-
<i>S. dulce</i>	C.F.M.S.	No	-
<i>S. dulce</i>	A.F.E.	No	-
Renovales			
<i>S. lorentzii</i>	A.F.	Si	Mayor en zonas excluidas
<i>S. lorentzii</i>	C.F.M.S.	No	-
<i>S. lorentzii</i>	A.F.E.	No	-

<i>S. lorentzii</i>	N° ramificaciones 3°	No	-
<i>S. lorentzii</i>	Largo de ramificaciones 2°	Si	Mayor en zonas excluidas
<i>A. quebracho-blanco</i>	A.F.	No	-
<i>A. quebracho-blanco</i>	C.F.M.S.	No	-
<i>A. quebracho-blanco</i>	A.F.E.	No	-
<i>A. quebracho-blanco</i>	N° ramificaciones 3°	Si	Mayor en zonas excluidass
<i>A. quebracho-blanco</i>	Largo de ramificaciones 2°	No	-

a= Zuloaga & Morrone (Eds) 2012

3.5. Discusión

El efecto de la exclusión del ganado dependió de la especie y de la variable considerada. En arbustos, hierbas y renovales de leñosas se encontraron cambios en algunos rasgos de respuesta al pastoreo (Tabla 3.1.). Con respecto a los arbustos, para *C. ehrenbergiana* se encontraron cambios solo en un rasgo foliar (mayor A.F. en las exclusiones) pero los rasgos de arquitectura y espinescencia no variaron, mientras que para *A. praecox* se registraron cambios en arquitectura y espinescencia (ramas y espinas más cortas en las exclusiones). Entre las hierbas, *S. dulce* no respondió a la exclusión del ganado, para *W. densiflora* se registraron cambios en una sola variable de estructura (mayor altura en las exclusiones) y en la gramínea *S. nicorae* se registraron modificaciones en rasgos foliares y de estructura (mayor C.F.M.S. y menor A.F.E. y mayor altura en las exclusiones). Finalmente, para los renovales de quebracho blanco solo se encontraron cambios en arquitectura (mayor n° de ramificaciones terciaras en zonas excluidas) y no hubo cambios en los rasgos foliares, mientras que para los renovales de quebracho colorado se encontraron cambios en rasgos foliares y estructurales (mayor A.F., menor A.F.E., ramificaciones secundarias más largas, y mayor número de ramificaciones terciarias). Estos resultados sugieren que algunos rasgos funcionales presentan plasticidad fenotípica, en determinadas especies, en respuesta a 9 años de exclusión del pastoreo, mientras que otros no mostraron cambios, por lo que serían menos plásticos.

Con respecto *A. praecox*, el resultado de las espinas más cortas en las exclusiones apoya la predicción, donde se esperaba que las espinas sean mas cortas o en menor densidad en zonas excluidas. En general, las espinas suelen desarrollarse como una respuesta inducida por grandes herbívoros y pueden cambiar en función de la herbivoría, causando una disminución en la palatabilidad de una planta (Belovsky et al. 1991, Young et al. 2003, Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Si bien son estructuras que sirven de defensa anti-herbívoros vertebrados (Cooper & Owen-Smith 1986), la herbivoría puede variar en espacio y tiempo, por lo que la producción de espinas como una defensa anti-herbívoros puede ser costosa en ausencia de herbívoros (Goheen et al. 2007), y la presencia de plasticidad fenotípica sería una estrategia beneficiosa para las plantas, principalmente en ambientes con una presión variable de herbivoría. El ganado bovino y principalmente, el caprino, consumen las hojas de *A. praecox* durante el invierno y la primavera, y los frutos durante la primavera y el verano, ya que poseen alta calidad nutritiva (18% de proteína bruta y 9% de lignina) (Ledesma et al. 2017). Por lo tanto, el aumento en el largo de las

espinas en presencia de pastoreo podría un rasgo plástico de evasión a la herbivoría. Estos resultados coinciden con lo encontrado por otros autores para otras especies del mismo género. Los árboles de *Acacia drepanolobium* del este de África reducen los costos de asignación de recursos a la espinescencia al reducir la longitud de las espinas en las ramas recién producidas luego de la ausencia de herbivoría por grandes herbívoros, incluso dentro de un mismo individuo (Young et al. 1997, 2003, Young & Okello 1998). Estudios experimentales también demostraron un aumento en la longitud de espinas en *Acacia seyff* en presencia de herbívoros, donde las ramas que estaban al alcance de los mismos tenían espinas más largas que las ramas alejadas (Milewski et al. 1991). Para otras especies, esta tendencia puede diferir si son espinas de las hojas o espinas del tallo. En el pantanal de Brazil, se evaluó el efecto de 30 años de exclusión de ganado en la espinescencia de 4 especies de palmas, donde encontraron que la longitud y la densidad de espinas de las hojas aumentaron con la presencia del ganado, pero no hubo tendencias significativas para la espinescencia del tallo, tal vez reflejando una menor susceptibilidad de los tallos al daño por ramoneo (Göldel et al. 2016). La densidad de espinas de *A. praecox* no varió entre zonas excluidas y pastoreadas, posiblemente por una relación de compromiso entre estos dos rasgos, ya que sería más costoso para una planta invertir al mismo tiempo en espinas más largas y en mayor densidad. Con respecto a la arquitectura, las ramas más cortas en zonas excluidas fue un resultado contrario a la predicción, ya que se esperaba ramas más largas en estas zonas. Quizás, una mayor longitud de ramas en las zonas pastoreadas se deba a una estrategia de evasión a la herbivoría, donde ramas más largas y más altas favorecerían a la planta a escapar del consumo. Los resultados de esta tesis coinciden con un estudio en los bosques del norte de España, donde *Ilex aquifolium* presentó un aumento en el largo de ramificaciones y mayor espinescencia en hojas frente al ramoneo por ungulados (Obeso 1997). Para *A. praecox* el aumento en el largo de espinas y largo de ramas podría ser una estrategia de evasión a la herbivoría.

Para *C. ehrenbergiana*, el A.F. fue mayor en zonas excluidas, resultado que coincide con lo planteado en la predicción (mayor A.F. en las exclusiones). El menor tamaño de hojas registrado en zonas pastoreadas puede deberse a que en el periodo de noviembre-enero las cabras y corzuelas suelen consumir sus hojas tiernas, y en febrero-marzo las vacas complementan su dieta de gramíneas con hojas verdes de esta especie (Martin et al. 1993). Durante el periodo de crecimiento las hojas presentan altos valores nutricionales en su composición química y digestibilidad para la alimentación de herbívoros domésticos y

la fauna nativa (Martin et al. 1993). Las hojas, frutos y ramas tiernas de esta especie suelen ser preferidas por el ganado, cuya calidad forrajera va de alta a muy alta, ya que tiene altos valores de proteína en hoja (19%) y relativamente bajos valores de lignina (6%), lo que se asocia con una mayor digestibilidad (Díaz 2007, Ledesma et al. 2017). En un estudio en zonas pastoreadas de pastizales altos subhúmedos templados de Córdoba (Argentina) y del norte de Israel, se midió A.F. entre otros rasgos en distintas especies, y las plantas se clasificaron según su resistencia al pastoreo (Díaz et al. 2001). Ellos encontraron que las especies resistentes por evasión al pastoreo eran las que poseían hojas más pequeñas (menor área foliar), entre otros caracteres (Díaz et al. 2001). Para otros rasgos que se midieron en *C. ehrenbergiana* (largo de espinas, densidad de espinas, largo de rama promedio, N° de ramificaciones, C.F.M.S. y A.F.E.) no se encontraron cambios entre sitios pastoreados y excluidos. Posiblemente, esta especie esté produciendo hojas más chicas (menor área foliar) como una estrategia para evadir a los herbívoros domésticos, ya que, si bien el largo y la densidad de espinas no cambiaron, un menor tamaño de hoja sería menos accesible para un herbívoro entre sus ramas espinosas. La diferencia en la respuesta del largo de las espinas de los dos arbustos estudiados en este capítulo, podría estar relacionada al diferente origen de dichas estructuras, y a los costos necesarios para su producción. Las espinas de *A. praecox* tienen un origen cortical (son en realidad aguijones desde el punto de vista botánico), mientras que las espinas de *C. ehrenbergiana* son de origen caulinar. Esta explicación será puesta a prueba en futuros estudios comparando otras especies, en lo posible dentro del mismo género con distintos tipos de estructuras espinosas (*A. praecox*, con aguijones, vs. *A. aroma* o *A. cavens*, con espinas caulinares).

Para la gramínea *S. nicorae*, en zonas excluidas el A.F. no registró cambios significativos, mientras que, por otro lado, el C.F.M.S. fue mayor y el A.F.E. fue menor, resultados que coinciden con algunas de las predicciones. *S. nicorae* fue la única especie de gramínea presente en zonas excluidas y pastoreadas, tanto en época húmeda como seca, mientras que de las otras gramíneas algunas especies no fueron encontradas en las zonas pastoreadas y otras aparecen en esta zona solo en época húmeda en menor proporción (Capítulo II, Tabla 2.2.). El ganado bovino suele ejercer una alta presión de consumo sobre las gramíneas debido a su elevada preferencia por este recurso forrajero (Miñón et al. 1991, Martín & Lagomarsino 2000). Varias especies del género *Setaria* son forrajeras y consumidas por el ganado (Pensiero 1999). En otro estudio a nivel de especie, encontraron resultados similares, donde en zonas pastoreadas de pastizales altos subhúmedos templados

de Córdoba (Argentina) y norte de Israel, las especies resistentes al pastoreo eran de menor estatura y con un nivel de AFE mayor que las especies susceptibles al pastoreo (Díaz et al. 2001). Al parecer, la resistencia al pastoreo está asociada tanto a los rasgos de tolerancia (ej: A.F.E. alto), como a los rasgos de evitación (ej: altura pequeña) (Díaz et al. 2001). Estos resultados también coinciden con un estudio en praderas semiáridas de Mongolia (China), donde evaluaron los efectos del pastoreo a largo plazo (> 20 años) en una especie de gramínea dominante *Leymus chinensis*, y encontraron que en zonas pastoreadas había un A.F.E. significativamente mayor que en zonas excluidas (Zhao et al. 2009). En otro estudio en pastizales naturales de Uruguay bajo regímenes contrastantes de pastoreo encontraron que las especies dominantes del área pastoreada también presentaron un A.F.E. mayor (Mello 2006). En un estudio llevado a cabo a nivel intraespecífico, donde se midió A.F.E. y C.F.M.S. en hierbas y leñosas en los pastizales de montaña de centro de Córdoba (Argentina), encontraron que el A.F.E. disminuyó o no varió significativamente con el pastoreo, mientras que el C.F.M.S. varió dependiendo de la especie (Whitworth-hulse et al. 2016). Según los autores, el pastoreo conduce a un complejo conjunto de variaciones intraespecíficas con respuestas en diferentes direcciones o bien el pastoreo no tiene efectos significativos en estos rasgos (Whitworth-hulse et al. 2016). Una mayor A.F.E. indicaría altos contenidos de nitrógeno en las hojas, altas tasas fotosintéticas y bajos contenidos de carbono, es decir que la planta invierte menor biomasa por unidad de área (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Aparentemente, una mayor A.F.E. encontrado para *S. nicorae* estaría siendo un mecanismo de tolerancia al pastoreo, ya que al ser un ambiente con productividad alta y estar debajo de un dosel arbóreo, las plantas deben competir entre ellas por recursos como la luz, pero a su vez tienen la presión de herbivoría por ganado. Por lo tanto, luego de un evento de defoliación, una alta tasa de crecimiento permite a la gramínea renovar rápidamente las hojas. Esto podría explicar la presencia de esta especie tanto en zonas excluidas como pastoreadas.

Tanto para *S. nicorae* como para *W. densiflora* la altura promedio fue mayor en zonas excluidas, lo que coincidió con lo esperado en la predicción para este rasgo. La altura potencial en las plantas herbáceas puede ser un carácter predictivo de su resistencia a la herbivoría por ungulados (Díaz et al. 2001). A nivel mundial las respuestas positivas de plantas de baja altura y respuestas negativas de las plantas altas en relación al pastoreo se registraron con más frecuencia en todos los sistemas estudiados, y con tendencias más marcadas en los sistemas con una larga historia de pastoreo (Díaz et al. 2007). La

disminución de la altura potencial en plantas en respuesta al pastoreo por ungulados ha sido registrada por otros autores (Noy-Meir et al. 1989, Díaz et al. 1992, Landsberg et al. 1999). En otro estudio donde se midió la altura de las hierbas comparando a nivel intraespecífico entre zonas pastoreadas y excluidas, encontraron que plantas individuales que crecían bajo un régimen de pastoreo tenían una altura menor que plantas de la misma especie que crecieron en lugares no pastoreados (Whitworth-hulse et al. 2016). En el caso de *S. nicorae*, más que un rasgo de evasión al pastoreo, su menor altura se podría deber a una restricción en el crecimiento, debido a que las plantas de esta especie en zonas pastoreadas estarían invirtiendo menos carbono en la parte aérea para compensar una alta tasa de crecimiento (mecanismo de tolerancia). Por lo tanto, hay un cierto compromiso entre la asignación de recursos a rasgos foliares y a la altura, donde difícilmente una planta pueda crecer en altura porque estaría invirtiendo más carbono a la parte subterránea (a meristemas basales, raíces, etc.). Para *W. densiflora* la altura fue el único rasgo que varió y coincidió con lo que se esperaba, y no hubo cambios significativos en los demás rasgos (CFMS, AF y AFE), a pesar de que esta especie suele ser palatable para el ganado (Tabla 2.2., Capítulo II). Y con respecto a *S. dulce*, no hubo diferencias en los rasgos foliares medidos (CFMS, AF y AFE), contradiciendo las predicciones. Esto se puede deber a que esta especie no suele ser una planta preferida por el ganado, ya que tiene mecanismos considerados de evitación a la herbivoría como hojas planófilas y con látex, forma de crecimiento arrosetado lo que hace que sus hojas sean difíciles de alcanzar por los herbívoros grandes, y además sus órganos de reserva se encuentran debajo del suelo (Díaz et al. 1992).

Con respecto a los renovales de *S. lorentzii*, el largo de ramificaciones 2° y el A.F. fueron mayores en zonas excluidas, resultados que coinciden con lo que se esperaba. Durante el período Noviembre-Enero hay un gran consumo de hojas de *S. lorentzii* por parte de caprinos y corzuelas (Martin et al. 1993). Desde fines de Marzo y hasta principios de Junio, la baja calidad de los pastos induce a los herbívoros a la búsqueda de hojas tiernas y/o maduras de especies leñosas, como por ejemplo los renovales de esta especie (Saravia Toledo 1990, Martin et al. 1993). Las hojas son consumidas por caprinos y bovinos principalmente en otoño-invierno (Ledesma et al. 2017). Por lo tanto, una disminución en el A.F. en zonas pastoreadas podría indicar un mecanismo de evasión al pastoreo, donde hojas más chicas son más difíciles de alcanzar por los ungulados. En relación al largo de las ramificaciones 2°, los renovales que se encuentran en zonas

pastoreadas presentaron ramas mas cortas, posiblemente también como un mecanismo de evasión al pastoreo, donde ramas más cortas (sumado a las hojas más chicas) limita el alcance de las hojas a por los herbívoros domésticos. A diferencia de *S. lorentzii*, los renovales de *A. quebracho-blanco*, no mostraron cambios en los rasgos. Esta ausencia de diferencias puede deberse a que, si bien el ganado puede consumir las hojas recientemente rebrotadas, por lo general su calidad forrajera es de media a baja, debido a que las hojas tienen bajos niveles de proteína y tienden a no ser preferidas por el ganado a causa del mucrón que tienen en el ápice de las hojas (Ledesma et al. 2007). Esta especie tiene un mayor C.F.M.S en comparación con *S. lorentzii* (Figura 3.7. A, D), por lo tanto, tiene una mayor inversión de carbono en las hojas, lo que favorece a una mayor dureza en las mismas que, sumado al mucrón, podría estar reflejando mecanismos de evasión al pastoreo. Quizás 9 años de exclusión fueron pocos para evidenciar cambios en esta especie, en comparación con *S. lorentzii*, que tiene hojas con menor C.F.M.S. y mayor palatabilidad.

Con respecto al modelo MSL, la zona de estudio presenta larga historia evolutiva de pastoreo, y, por lo tanto, las plantas podrían tener mecanismos de resiliencia al pastoreo que actúan a diferentes niveles, como por ejemplo, la plasticidad fenotípica de rasgos de respuesta al pastoreo a nivel de individuo (Cingolani et al. 2005a). Para esta zona, se pudo comprobar que algunos rasgos tanto de tolerancia como de evasión al pastoreo presentan plasticidad fenotípica. Esto indicaría la adaptación de las plantas al pastoreo y corroboraría la afirmación de que el sistema tiene larga historia evolutiva de pastoreo. Aunque no todos los rasgos mostraron plasticidad, en la literatura se registraron dos clases de estrategias en relación al pastoreo y la plasticidad fenotípica: 1) especies no variables morfológicamente, donde los individuos de una misma especie bajo diferentes condiciones de disturbio tienen formas de crecimiento o morfología muy similares (por ejemplo los renovales de *A. quebracho-blanco*), y 2) especies variables morfológicamente, ya que tienen una alta diferenciación morfológica entre grupos de individuos que crecieron bajo diferentes intensidades de pastoreo, y que por lo general son especies preferidas por el ganado (por ejemplo los renovales de *S. lorentzii*) (Díaz et al. 1992). Que una determinada especie no presente plasticidad para un rasgo en particular no significa necesariamente que carezca de plasticidad en otros rasgos. También, es posible que no se evidencie plasticidad morfológica, pero sí plasticidad en algún carácter fisiológico, por ejemplo, alterar su tasa de crecimiento sin afectar la morfología de la planta (Schlichting 1986). También pueden

estar involucradas otros tipos de defensas en la plasticidad fisiológica, como las defensas químicas, que no se midieron en esta tesis. Además, hay ciertas restricciones a la expresión de la plasticidad fenotípica, como falta de variación genética o limitación de los recursos del ambiente (Schlichting 1986). El pastoreo puede ser considerado un disturbio a nivel de individuo, pero puede no serlo a un nivel poblacional o de comunidad (Milchunas et al. 1989). Esto podría explicar la ausencia de cambios en la riqueza y abundancia de plantas a nivel comunitario (capítulo II) y la presencia de variación intraespecífica de ciertos rasgos en relación al pastoreo a nivel de individuo (mostrado en el presente capítulo). Una recomendación para futuros trabajos sería considerar otras especies de menor abundancia (no solo las dominantes, como fue el caso de esta tesis), y palatables, como por ejemplo *Justicia squarrosa* (Capítulo II) u otras especies de gramíneas. Incluso sería interesante indagar más (sobre las mismas especies estudiadas) considerando la variación intraespecífica de otros rasgos como las defensas químicas.

CAPÍTULO IV
EFECTO DE LA EXCLUSIÓN DEL
GANADO:
**“REGENERACIÓN DE ESPECIES
ARBÓREAS”**

CAPÍTULO IV. EFECTO DE LA EXCLUSIÓN DEL GANADO: “REGENERACIÓN DE ESPECIES ARBÓREAS”

4.1. Resumen

Se estudió el efecto de la exclusión del ganado en la regeneración de especies arbóreas del bosque chaqueño semiárido argentino. Se comparó la riqueza, densidad, altura y diámetro de base de renovales de árboles entre zonas excluidas hace 7-8 años y zonas pastoreadas continuamente en un diseño en bloques completos al azar (DBCA) con 5 réplicas. La riqueza y densidad se estimaron para todos los renovales de árboles en dos años consecutivos, mientras la altura y diámetro de base se midió una sola vez en la estación de máximo crecimiento solo en los renovales de dos especies arbóreas dominantes: *Aspidosperma quebracho-blanco* (quebracho blanco) y *Schinopsis lorentzii* (quebracho colorado). La riqueza promedio y densidad promedio se analizaron por medio de un ANOVA de dos factores, y para la altura promedio y diámetro promedio se realizó un ANOVA en bloques con diseño anidado sin perder la identidad de los individuos (similar al realizado en el capítulo III). Los resultados indicaron que ni la exclusión ni los años tuvieron efecto sobre la riqueza promedio de especies ni sobre la densidad promedio de renovales. Tampoco se encontraron diferencias significativas en el diámetro promedio de ambas especies ni en la altura promedio de *A. quebracho blanco*, pero sí se encontró una menor altura promedio de renovales de *S. lorentzii* en zonas pastoreadas. El ganado no afectó la regeneración de especies leñosas, pero sí modificó el crecimiento en altura de los renovales de *S. lorentzii*, por lo que se recomienda tomar medidas de manejo al respecto, ya que la estructura del futuro dosel en esta zona se podría modificar al impedirse el desarrollo de esta especie dominante.

4.2. Introducción

El pastoreo por ganado puede influir en la regeneración de especies leñosas, y por lo tanto, cambiar la estructura y composición futura de la vegetación del bosque (Putman 1996, Reimoser et al. 1999, Cotler & Ortega Larrocea 2006). El pastoreo puede tener efectos positivos o negativos, facilitando o perjudicando la regeneración de estas especies. Por un lado, la germinación de semillas de ciertas especies es dependiente de la dispersión

por el ganado (Winkel & Roundy 1991, Carmona et al. 2013). Los grandes herbívoros pueden actuar como dispersores (Reid & Ellis 1995, Rohner & Ward 1999) por medio del pelo, pezuñas y heces (Putman 1996, McEvoy et al. 2006). Al dispersar las semillas en sus heces, el ganado tiene efectos cuantitativos y cualitativos en el reclutamiento de árboles (Janzen 1981, Reid & Ellis 1995). El estiércol mejora las condiciones microambientales y la disponibilidad de nutrientes para las futuras plántulas, promoviendo así su establecimiento (Malo & Suárez 1995, Zimmermann et al. 2009). Un nivel moderado de pastoreo y pisoteo también pueden crear parches de suelo desnudo produciendo "nichos de regeneración" para la germinación de semillas (González-Hernández & Pando 1996, McEvoy et al. 2006b) y también aumentar la regeneración al eliminar o disminuir la abundancia de la vegetación competitiva (Kuiters et al. 1996, McEvoy et al. 2006b). Por otro lado, un pastoreo intenso del ganado puede ocasionar cambios directos, al consumir y pisotear las semillas, renovales y juveniles de árboles, comprometiendo así la regeneración de los bosques sobrepastoreados (Blackmore & Vitousek 2000, Fleischner 1994, Opperman & Merenlender 2000, Ramírez-Marcial et al. 2001). El ganado también puede ocasionar daños al consumir ramas de árboles, pelar cortezas y raíces superficiales. (Reimoser et al. 1999). Los cambios indirectos se pueden dar por medio de la acción mecánica del pisoteo sobre el suelo, lo que altera las condiciones del micrositio, ya sea por compactación del suelo, aumento de la escorrentía o reducción de la disponibilidad de agua, y reduciendo así la probabilidad de germinación de semillas y de establecimiento de plántulas y renovales (Winkel & Roundy 1991, Mohseni Saravi et al. 2015, Fleischner 1994, Yates et al. 2000b). Por lo tanto, los efectos del ganado sobre la regeneración de especies arbóreas son muy variados y difíciles de predecir, y deben ser abordados en investigaciones que apunten a evaluar la sustentabilidad del manejo ganadero en los bosques secos amenazados.

La exclusión es una técnica de manejo utilizada en los ecosistemas boscosos, basada en el supuesto de que los grandes herbívoros afectan negativamente la regeneración arbórea, entre otras razones (Vázquez & Simberloff 2004, Gómez 2005). La conservación de muchos bosques está relacionada con la protección de las plántulas y renovales contra los herbívoros domésticos de gran tamaño, ya que de ese modo se estaría promoviendo el reclutamiento y el crecimiento de las especies arbóreas dominantes (Spooner et al. 2002). Sin embargo, debido a los efectos contrastantes sobre los diferentes procesos involucrados en la regeneración, no es simple predecir la respuesta del reclutamiento de plantas leñosas

a la exclusión de herbívoros domésticos (Pulido & Díaz 2005). Por un lado, los beneficios de la exclusión del pastoreo en los bosques incluyen una disminución de la compactación superficial del suelo (Yates et al. 2000) y un aumento en la diversidad y densidad de renovales (Putman 1996, Michels et al. 2012, Cabin et al. 2000). En los bosques secos tropicales de la costa del Pacífico de Panamá se evaluó el efecto de la exclusión del ganado en las etapas iniciales de la regeneración forestal, donde la riqueza, densidad y área basal de las especies leñosas (árboles y arbustos) como así también de otras herbáceas, aumentaron en comparación con zonas pastoreadas (Griscom et al. 2009). Sin embargo, la exclusión también puede tener efectos negativos sobre la germinación de las semillas, el establecimiento de las plántulas y el crecimiento (McEvoy et al. 2006b, Opperman & Merenlender 2000, Ramírez-Marcial et al. 2001). También existen estudios en donde no se detectaron evidencias de mejoras en la regeneración de árboles con la exclusión, lo que refuerza la idea de que la interacción entre la vegetación y el ganado puede ser compleja (Fischer et al. 2009). Por lo tanto, la exclusión del pastoreo tiene efectos variables en el reclutamiento de árboles y arbustos, la riqueza de especies, la composición del sotobosque y las condiciones del suelo (Pettit et al. 1995, Prober & Thiele 1995), haciendo esto necesario la investigación de casos locales en donde se pretendan generar pautas de manejo ganadero.

En distintos bosques del mundo se estudiaron los efectos del ganado en la regeneración. En los bosques de coníferas de EEUU, el ganado altera su dinámica al reducir la biomasa y densidad de pastos del sotobosque los cuales compiten con las plántulas de coníferas, y además interrumpen el reclutamiento de árboles (Belsky & Blumental 1997). En los bosques de coníferas y de madera dura de Noruega el pastoreo ovino redujo drásticamente la altura y el número de plántulas, mientras que el ganado vacuno causó más daño por pisoteo de renovales (Adams 1975). En los bosques de *Juniperus-Olea* en Etiopía, el ganado impactó negativamente en la germinación y crecimiento de renovales (Wassie et al. 2009). En los bosques de *Nothofagus sp.* del noroeste de Patagonia (Argentina) se realizaron experimentos de exclusión para estudiar el efecto de las herbivoría en la regeneración posfuego de especies leñosas, donde encontraron que el ganado produjo una reducción de la supervivencia y la altura de plántulas de especies leñosas dominantes (Blackhall et al. 2005, Tercero-Bucardo et al. 2007). En el centro de Argentina, en los bosques de *Polylepis* el pastoreo intenso produjo una disminución en la supervivencia y crecimiento en altura de renovales arbóreos (Teich

et al. 2005). También en el centro de Argentina, pero en los bosques secos de montaña del chaco serrano, la vegetación leñosa remanente es importante para el establecimiento efectivo de renovales de dos especies de leñosas nativas en zonas pastoreadas por ganado, en un proceso conocido como facilitación mediada por herbívoros (Torres & Renison 2015). En otros lugares, encontraron efectos tanto positivos como negativos en la regeneración de plantas leñosas, como por ejemplo en los bosques lluviosos de México (Ramírez-Marcial et al. 2001) y en los bosques de *Prosopis flexuosa* del desierto del monte central en Argentina (Aschero & García 2012). En los bosques de laderas de Uruguay la exclusión de ganado contribuyó a mejorar la regeneración de plántulas. Sin embargo, los efectos del pastoreo sobre la regeneración arbórea en los bosques secos subtropicales de Latinoamérica son escasamente comprendidos.

En relación a la regeneración arbórea en el bosque chaqueño semiárido Argentino, un estudio manipulativo investigó las influencias directas e indirectas (mediadas por herbívoros) de arbustos espinosos sobre la regeneración de las dos especies arbóreas dominantes: *Schinopsis lorentzii* y *Aspidosperma quebracho-blanco*, en sectores clausurados y pastoreados (Tálamó et al. 2015b). Encontraron que la regeneración temprana de *S. lorentzii* fue mayor al excluir la herbivoría (tanto de ganado como de fauna nativa) (Tálamó et al. 2015b). Otros estudios sobre preferencia y palatabilidad sostienen que los renovales de *S. lorentzii* suelen ser palatables y muy buscados por el ganado sobre todo en estación de baja disponibilidad de forraje (Saravia Toledo 1990, Martín et al. 1993, Ledesma et al. 2017), mientras que los renovales de *A. quebracho-blanco* son menos preferidos, ya que los animales consumen sus hojas solo en estado de rebrote (Ledesma et al. 2017). Es esperable entonces que la respuesta de distintas especies de renovales dependa de características como su grado de palatabilidad, entre otras. En estos bosques, no existen otros estudios que evalúen el efecto de la exclusión del ganado sobre los renovales arbóreos.

En este trabajo se evaluó el efecto de 7-8 años de exclusión del ganado en la riqueza de especies, densidad, diámetro de base y altura de renovales de árboles del Chaco semiárido argentino. Como ya se mencionó en capítulos anteriores, de acuerdo al modelo MSL (Milchunas et al. 1988, Cingolani et al. 2005a), se propone que la zona de estudio presenta una larga historia evolutiva de pastoreo y una productividad alta. Por lo tanto, es probable que la mayoría de las especies de árboles (y sus renovales) presenten una cierta resistencia a la herbivoría, y no se vean afectadas negativamente por este disturbio,

siempre y cuando la presión no sea excesiva. Se buscó entender cómo la exclusión del ganado podía afectar la regeneración de especies arbóreas, y por lo tanto afectar la composición del bosque en el futuro.

4.2.1. Hipótesis y predicciones

Hipótesis 1: En zonas con larga historia evolutiva de pastoreo y alta productividad, y cargas actuales intermedias, los ungulados domésticos pueden tener un efecto neto positivo en la regeneración de leñosas. Es decir, un aumento de la superficie de suelo desnudo causado por pisoteo, la apertura del sotobosque por el ramoneo y la mejora de las condiciones de germinación por excrementos y nutrientes, puede crear espacios o nichos para germinación, establecimiento y crecimiento de plántulas de renovales arbóreos.

Predicción: En zonas excluidas, la densidad y riqueza de renovales será menor que en zonas pastoreadas.

Hipótesis 2: Los renovales de *S. lorentzii* presentan una alta palatabilidad para el ganado, lo que produce un retraso en su crecimiento.

Predicción: En zonas excluidas, los renovales de *S. lorentzii* presentarán mayor altura y diámetro de base, en comparación con los renovales de esta especie en zonas pastoreadas.

Hipótesis 3: Los renovales de *A. quebracho-blanco* no suelen ser preferidos por el ganado en ninguna época del año, ya que presentan hojas duras (aparentemente con alto contenido de carbono) y un mucrón espinoso en la punta de las hojas, rasgos que pueden ser de evitación al pastoreo.

Predicción: En zonas excluidas, los renovales de *A. quebracho-blanco* presentarán una altura y un diámetro similar que los renovales encontrados en zonas pastoreadas.

4.2.2. Objetivos

Comparar entre zonas excluidas al ganado y zonas pastoreadas:

- 1) La riqueza y densidad de renovales de especies arbóreas.
- 2) El diámetro de base y la altura de renovales de *S. lorentzii* y *A. quebracho blanco*.

4.3. Materiales y métodos

4.3.1. Diseño y recolección de datos

4.3.1.1. Estimaciones de riqueza y densidad de renovales

En las mismas parcelas utilizadas para estimar la abundancia de la vegetación arbustiva (2 m x 50 m) se cuantificó la riqueza y densidad de renovales de todas las especies de árboles (individuos < 1,5 m de altura). Se realizaron dos estimaciones, una vez por año en enero de 2014 y 2015.

4.3.1.2. Medición de altura y diámetro de base en renovales de *A. quebracho-blanco* y *S. lorentzii*

Estas dos especies fueron elegidas porque son las que dominan el dosel de los bosques del Chaco semiárido, y según los datos de densidad, son los que conjuntamente superan el 70 % de la abundancia de renovales de especies arbóreas. Para cada especie se eligieron en total 25 individuos en zonas excluidas y 25 en zonas pastoreadas. A cada individuo se le midió con una cinta métrica la altura total desde la base hasta donde terminaba la última rama (sin estirla). También se midió el diámetro de base del tronco con un calibre. Estas mediciones se realizaron una sola vez a fines de la época de crecimiento (abril de 2016).

4.3.2. Análisis de datos

La riqueza promedio y la densidad promedio se analizaron con un ANOVA de dos factores (Tratamiento y Años) siguiendo un experimento factorial en parcelas divididas bajo el diseño en Bloques. La altura promedio y el diámetro de base promedio para los renovales de *A. quebracho blanco* y *S. lorentzii* se analizó a nivel intraespecífico, comparando las mismas especies entre tratamientos excluidos y pastoreados. Este análisis, al igual que en el capítulo III, se llevó a cabo sin perder la identidad de los individuos, donde se realizó un ANOVA en bloques con diseño anidado. Un factor fue la exclusión (sitios excluidos y sitios pastoreados) y otro factor fue el individuo, el cual se consideró en el modelo como anidado al factor exclusión y de efectos aleatorios. Todos los análisis estadísticos se hicieron utilizando el programa InfoStat (Di Rienzo et al. 2016).

4.4. Resultados

4.4.1. Riqueza y densidad de renovales

No se encontraron efectos significativos de la exclusión y de los años sobre la riqueza promedio de especies, y ambos factores fueron independientes (Anexo 1, Figura 4.1.A.). Se encontró un total de 7 especies de renovales arbóreos, la mayoría compartida entre sitios excluidos y pastoreados (Tabla 4.1.). Con respecto a la densidad promedio de renovales, no se encontró un efecto significativo de la exclusión ni de los años, y ambos factores actuaron de manera independiente (Anexo 1, Figura 4.1.B).

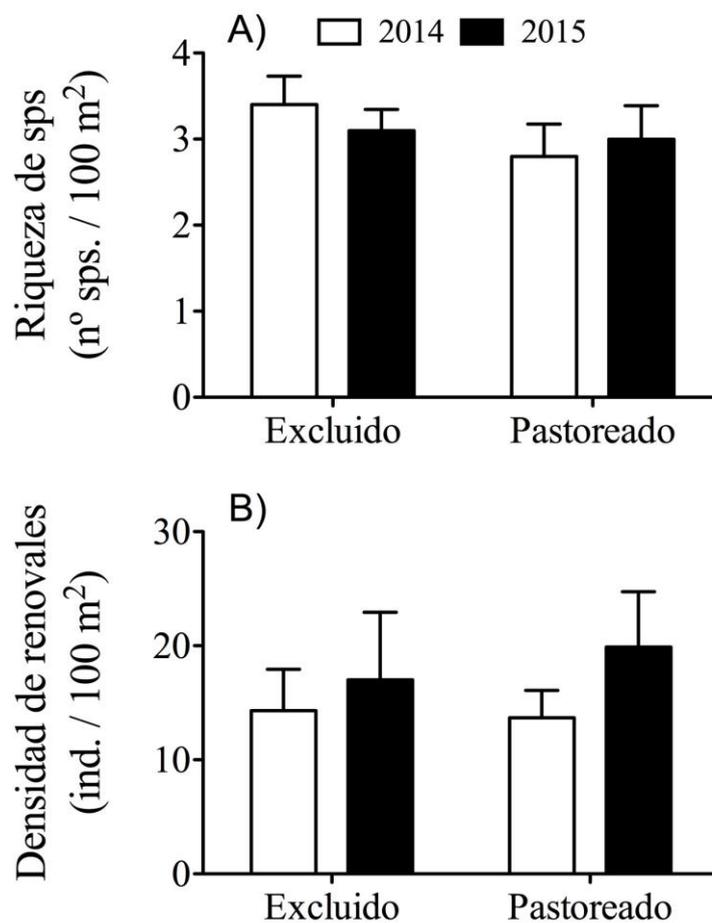


Figura 4.1. Riqueza (A) y densidad (B) de renovales para zonas excluidas y pastoreadas en los años 2014 y 2015. En todos los gráficos se muestran valores promedios + E.E.

Tabla 4.1.: Especies de renovales de árboles encontrados en los sitios pastoreados y excluidos para los años 2014 y 2015.

Espece ^a	Nombre vulgar	Excluido 2014 - 2015	Pastoreado 2014 - 2015	Rol forrajero ^b
<i>Bougainvillea praecox</i> Griseb.	-	1,2 - 0,2	0,7 – 1	Las hojas son consumidas por muchos animales.
<i>Caesalpinia paraguariensis</i> (D. Parodi) Burkart	Guayacán, Ibirá-verá	0 - 0,1	0,2 - 0,8	Frutos y hojas consumidos por los caprinos y bovinos. Sus semillas son dispersadas por animales (dispersión zoócora)
<i>Sarcophalus mistol</i> (Griseb.) Hauenschild	Mistol	3,2 - 1,1	1,1 – 1	Caprinos: Hoja verdes y secas durante todo el año, y fruto en verano. Bovinos: ramonean y consumen frutos.
<i>Ximenia americana</i> L. var. <i>argentiniensis</i> De Filippis	Pata, Albaricoque	0,4 - 0,6	0 - 0,2	Frutos por caprinos, porcinos y bovinos. Hojas tiernas.
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schltdl.	Quebracho blanco	3,1 - 3,1	5,9 - 7,7	Hojas solo en rebrote.
<i>Schinopsis lorentzii</i> (Griseb.) Engl.	Quebracho colorado	5,4 - 9,9	5,5 - 8,4	Hojas son consumidas por caprinos y bovinos en otoño e invierno.
<i>Jodina rhombifolia</i> (Hook. & Arn.) Reissek	Sombra de toro	0,2 - 0,6	0,2 - 0,3	Hojas solo en rebrote.
	Total de especies	6/7	6/7	

a= Zuloaga & Morrone (Eds) 2012

b= Datos recopilados de Martin et al. 1993, Díaz 2007, Ledesma et al. 2017.

4.4.2. Altura y diámetro de base en renovales de *A. quebracho-blanco* y *S. lorentzii*

La altura promedio de los renovales de *S. lorentzii* fue mayor en las zonas excluidas que en zonas pastoreadas (Anexo 1, Figura 4.2.A.), mientras que no se detectaron diferencias significativas en el diámetro de base promedio (Anexo 1, Figura 4.2.B.). En cuanto a los renovales de *A. quebracho-blanco* ni la altura promedio (Anexo 1, Figura 4.2.C.) ni el diámetro de base promedio (Anexo 1, Figura 4.2.D.) mostraron diferencias entre zonas excluidas y pastoreadas.

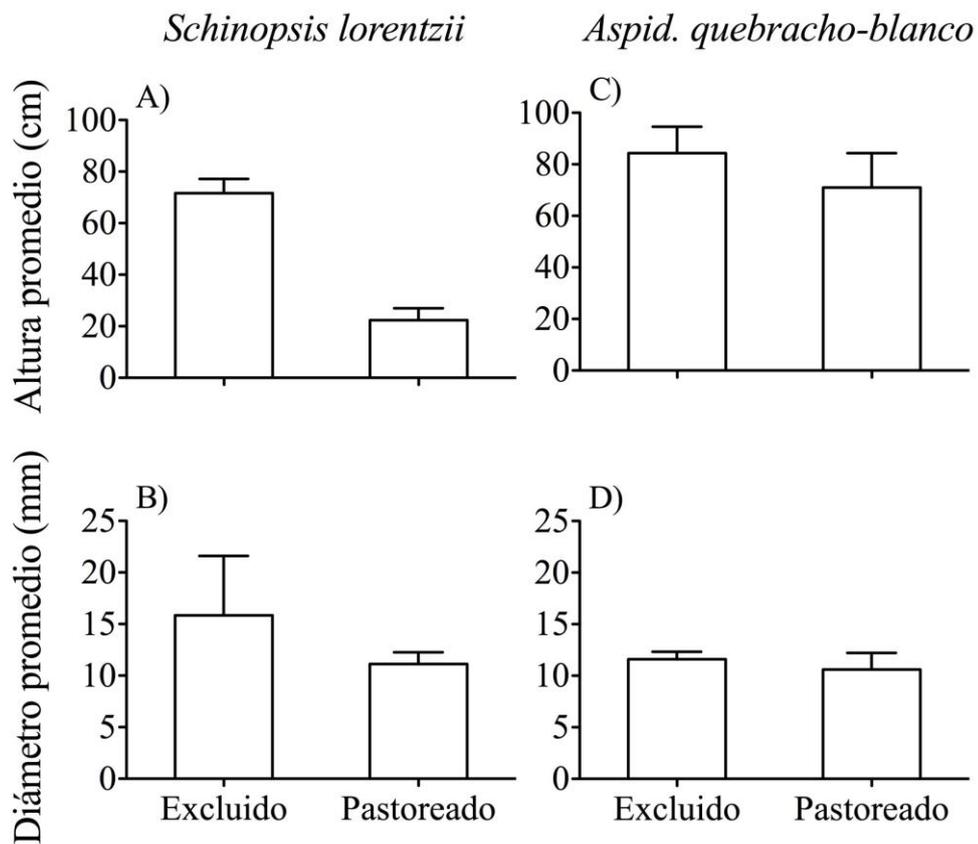


Figura 4.2. Altura promedio (cm) y diámetro promedio de base (mm) en zonas excluidas y pastoreadas para renovales de *Schinopsis lorentzii* y *Aspidosperma quebracho-blanco*. En los gráficos se muestran valores promedios + E.E.

4.5. Discusión

La exclusión del ganado por un período de 7-8 años no modificó la riqueza ni la densidad promedio de renovales de especies de árboles, y no influyó en el diámetro de base promedio de los renovales de *S. lorentzii*, resultados que no coinciden con lo esperado. La exclusión tampoco afectó el diámetro de base promedio *A. quebracho-blanco* y la altura promedio, pero sí aumentó la altura promedio de los renovales de *S. lorentzii*, resultados que concuerdan con lo esperado. La ausencia de diferencias significativas en la densidad y riqueza de renovales sugiere que el ganado no estaría ejerciendo una presión de pastoreo lo suficientemente severa como para producir cambios en el ensamble de renovales en su conjunto. Como ya se mencionó anteriormente, la zona de estudio tiene una larga historia evolutiva de pastoreo, y por lo tanto esta falta de diferencias, sumado a la falta de cambios en altura y diámetro de base de *A. quebracho-blanco*, estarían apoyando la existencia de resiliencia del sistema a la herbivoría (Cingolani et al. 2005a). Desafortunadamente no se conoce la densidad de renovales en las zonas excluidas y pastoreadas que existía antes de la colocación de las exclusiones, por lo que no se sabe si algunas especies/individuos de renovales aparecieron inmediatamente luego de instalación de las exclusiones, o si ya estaban presentes. En futuros experimentos de exclusión de ganado, sería necesario realizar un relevamiento de la regeneración en el estado “cero” del experimento.

La menor altura y similar diámetro de los renovales de *S. lorentzii* en zonas pastoreadas indicarían que el crecimiento en altura estuvo siendo limitado por el ramoneo del ganado, pero no así el incremento en el diámetro. El follaje de *S. lorentzii* es altamente palatable (Tabla 4.1.); durante el período Noviembre-Enero hay un gran consumo de hojas tiernas de esta especie por parte de caprinos y corzuelas, y desde fines de Marzo y hasta principios de Junio, la baja calidad de los pastos conduce a los caprinos y bovinos a la búsqueda de hojas tiernas y/o maduras de especies leñosas, entre las que se encuentran los renovales de esta *S. lorentzii* (Martin et al. 1993, Saravia Toledo 1990, Ledesma et al. 2017). Por otro lado, la falta de diferencias en la altura y el diámetro de base de renovales de *A. quebracho-blanco* corrobora la hipótesis de que, si bien el ganado puede llegar a consumir sus hojas solo cuando rebrotan, su calidad forrajera y palatabilidad es relativamente baja debido a los bajos niveles de proteína en las hojas y a la presencia del mucrón que tienen en su ápice (Ledesma et al. 2007).

En otros bosques, estudios de exclusión de ganado encontraron resultados diferentes en cuanto a la densidad de renovales arbóreos. En algarrobales del desierto del Monte

central (Argentina) se comparó la regeneración de *Prosopis flexuosa* entre una zona excluida al ganado a largo plazo (40 años) y una zona con pastoreo continuo (Aschero & García 2012). En la zona excluida encontraron menor reclutamiento de árboles y emergencia de plántulas (a pesar de tener mayor producción de semillas y supervivencia de plántulas), mientras que en la zona pastoreada la supervivencia fue mayor y hubo mayor abundancia de renovales. Estos resultados son explicados por la calidad forrajera de los frutos de *P. flexuosa* ya que la dispersión de los mismos por el ganado influye en la regeneración del algarrobal, y porque los efectos positivos del ganado sobre la emergencia de las plántulas compensan los efectos negativos en la producción de semillas y en la supervivencia de plántulas y renovales (Aschero & García 2012). En bosques de laderas de Uruguay, la exclusión mejoró la regeneración arbórea al aumentar la densidad de renovales (+ 60 %), sin evidenciar cambios sobre la composición de las especies (Etchebarne & Brazeiro 2016), en concordancia con los resultados de esta tesis. En bosques remanentes del sur de Australia se investigó el efecto de la exclusión del ganado en el reclutamiento de árboles y se encontró que en los sitios excluidos hubo un mayor reclutamiento de árboles (59 %) en comparación con los sitios pastoreados (13 %) (Spooner et al. 2002). Otros autores que estudiaron el impacto del pastoreo de ganado en la densidad de plántulas en un bosque de roble *Quercus ithaburensis* entre zonas con y sin pastoreo, encontraron que en zonas pastoreadas la densidad de plántulas fue un 60 % menor que en el tratamiento sin pastoreo (Dufour-Dror 2007). Por lo tanto, hay evidencias de que el ganado podría promover o perjudicar la regeneración de especies leñosas dependiendo de varios factores (intensidad de pastoreo, historia de vida de las especies de árboles consideradas, tiempo de exclusión, entre otros) y modificar otras variables que no fueron tenidas en cuenta en este estudio y que podrían influir en el proceso de regeneración, como por ejemplo la germinación de semillas.

Con respecto al crecimiento en altura y diámetro, los resultados de esta tesis difieren a lo encontrado en otros ambientes semiáridos. En los bosques de *Acacia xanthophloea* en el Parque Nacional Lake Nakuru en el Valle del Rift de Kenia el crecimiento en altura de renovales en la zona pastoreada fue menor, pero el crecimiento en diámetro del tallo fue mayor (Dharani et al. 2009). Aparentemente, la presión de ramoneo aumentó el crecimiento en diámetro del tallo de los renovales, pero disminuyó el crecimiento en altura, lo cual podría ser una estrategia (respuesta compensatoria) de esta especie para evitar el daño por ramoneo al asignar más recursos a los tallos que a las partes aéreas (Dharani et al.

2009). En otro estudio se evaluó el efecto del ramoneo de ciervos en bosques de las montañas del norte-este de Francia en la regeneración forestal del abeto plateado (*Abies alba*) y abeto rojo (*Picea abies*), donde encontraron que los ciervos disminuyeron la densidad, altura y diámetro de renovales del abeto plateado, pero aumentaron la altura de los renovales del abeto rojo (Bernard et al. 2017). En el Parque Nacional Nahuel Huapi en el noroeste de la Patagonia, se evaluó los efectos de la exclusión del ganado en la recuperación post-incendio de un bosque *Nothofagus dombeyi* y *Austrocedrus chilensis*, donde el ganado no redujo la cobertura vegetal total y la riqueza total de especies, pero sí redujo las alturas máximas de la mayoría de las especies leñosas (Blackhall et al. 2008). Estos resultados indican el impacto diferencial que pueden tener los herbívoros sobre distintas especies de árboles, de manera similar a lo encontrado en esta tesis para los renovales de *S. lorenzii* y *A. quebracho-blanco*.

Para futuros estudios, sería importante considerar otras etapas de la regeneración (no solo la densidad, altura y diámetro), abarcando aspectos de la producción de frutos y semillas, dispersión de semillas, germinación y supervivencia y crecimiento de plántulas y renovales (Schupp 1993, Clark et al. 1999). Por ejemplo, no se conoce información sobre el efecto del ganado en la dispersión de semillas y el rol del estiércol del ganado en la germinación y supervivencia de plántulas en el bosque chaqueño semiárido. El estiércol puede mejorar las condiciones microambientales y la disponibilidad de nutrientes para la germinación y emergencia de las plántulas (Malo & Suárez 1995, Zimmermann et al. 2009), siendo frecuente encontrar plántulas de algunas especies creciendo de manera agrupada en el estiércol, evidenciando el rol dispersor que cumple el ganado en estos sistemas semiáridos (Aschero & García 2012). En cuanto al experimento que ya se encuentra en marcha en el Parque Nacional Copo, se sugiere continuar monitoreando en el tiempo los renovales arbóreos, para poder evaluar el efecto de las exclusiones en un lapso temporal mayor que abarque la variabilidad interanual del área de estudio.

CAPÍTULO V

EFECTO DE LA EXCLUSIÓN DEL GANADO:

“BIOMASA Y PRODUCTIVIDAD PRIMARIA NETA AÉREA”

CAPÍTULO V. EFECTO DE LA EXCLUSIÓN DEL GANADO: “BIOMASA Y PRODUCTIVIDAD PRIMARIA NETA AÉREA”

5.1. Resumen

Se estudió el efecto de 8 años de exclusión del ganado en la biomasa y productividad primaria neta aérea (PPNA) de arbustos y hierbas en una comunidad del sotobosque del Chaco semiárido argentino. Los muestreos se realizaron con métodos de cosecha de biomasa aérea durante la estación húmeda (enero-marzo de 2015) siguiendo un DBCA con 5 réplicas. Para la estimación de PPNA de arbustos se seleccionaron 3 individuos de 6 especies arbustivas dominantes: *Acacia praecox*, *Celtis ehrenbergiana*, *Achatocarpus praecox*, *Cynophalla retusa*, *Anisocapparis speciosa* y *Capparicordis tweediana*. Se realizó una única cosecha al final de la estación de crecimiento (marzo de 2015), donde se recolectó la biomasa nueva de todo el individuo; ese valor de biomasa se utilizó como indicador de la PPNA de los arbustos. La PPNA en hierbas se estimó por dos métodos. Un método consistió en estimar la PPNA por medio de la cosecha de biomasa rebrotada en parcelas previamente cortadas (productividad estimulada por el corte). La PPNA fue entonces la biomasa rebrotada entre enero (corte) y marzo (cosecha). El segundo método consistió en la diferencia temporal de biomasa en parcelas diferentes, donde la PPNA se estimó por diferencia de biomasa entre dos cosechas sucesivas en parcelas diferentes. Los análisis estadísticos se realizaron por medio de pruebas t de Student para muestras pareadas. La PPNA de arbustos no cambió en respuesta a la exclusión. La PPNA de las hierbas por la técnica de rebrote fue 2.6 veces mayor en las clausuras, sin embargo, esta diferencia no resultó estadísticamente significativa ($p=0.11$). La diferencia entre zonas excluidas y pastoreadas en la PPNA de las hierbas estimada por la técnica de diferencia de biomasa no resultó estadísticamente significativa. La biomasa promedio de hierbas no presentó diferencias estadísticamente significativas, aunque hubo una tendencia a que la biomasa en zonas excluidas fuera mayor que en zonas pastoreadas. El ganado no afectó significativamente la PPNA y biomasa de arbustos y hierbas. Sin embargo, las tendencias mencionadas (menor PPNA por rebrote y menor biomasa en zonas excluidas) deberían ser más profundamente estudiadas para terminar de confirmar si el ganado está modificando la biomasa y la PPNA del bosque chaqueño semiárido estudiado.

5.2. Introducción

Una de las variables más importantes que describe el funcionamiento de la vegetación de un sistema es la productividad primaria neta (PPN) del mismo. La PPN es la diferencia entre la fotosíntesis total (productividad primaria bruta-PPB) y la respiración total de las plantas en un ecosistema (Clark et al. 2001), y por lo tanto define las entradas de carbono a un sistema o la captación neta de carbono desde la atmósfera hacia la vegetación (Melillo et al. 1993, Cristiano 2010). Dada la dificultad de medir la productividad como la diferencia entre ambos procesos (Clark et al. 2001) generalmente la PPN es definida como el total de materia orgánica producida durante un intervalo específico de tiempo en un ecosistema (Clark et al. 2001, Chapin et al. 2011). La PPN representa la cantidad de biomasa, energía y carbono fijado por los organismos autótrofos disponible para niveles tróficos superiores (Singh et al. 1975, Paruelo et al. 2000, Lauenroth et al. 2006). El cálculo de la PPN es un indicador del potencial ecológico y un atributo funcional importante de los ecosistemas terrestres, debido a su relación con la biomasa animal, productividad secundaria y ciclo de nutrientes (McNaughton et al. 1989, Paruelo et al. 2000). La PPN tiene un componente aéreo (PPNA) y otro subterráneo (PPNS), sin embargo, en general los herbívoros domésticos solo tienen acceso a la PPNA (Golluscio 2009). La PPNA es la tasa a la que se produce biomasa aérea por unidad de área y tiempo, mientras que la biomasa es la cantidad de vegetación o energía acumulada en un tiempo determinado (Flombaum & Sala 2007). Las estimaciones de biomasa aérea y la PPNA se han utilizado para diversos estudios relacionados con el ciclo de nutrientes, interacciones tróficas, descomposición, dinámica de CO₂ y balance global del carbono, disponibilidad de forraje para el ganado, efecto del pastoreo, consumo de herbívoros, capacidad de carga, estrategias de pastoreo, entre otros temas (Milchunas & Lauenroth 1993, Hobbs 1996, Nelson et al. 1999, Jobbágy & Sala 2000, Keller et al. 2001, Luo et al. 2002, Sampaio & Silva 2005, Flombaum & Sala 2007). Conocer la PPNA de un ecosistema, además de la estructura de sus comunidades, brinda información complementaria y fundamental para comprender una parte del funcionamiento del mismo.

El pastoreo puede cambiar la productividad primaria de las comunidades vegetales, y esto se ha demostrado en diferentes regiones del mundo (Milchunas & Lauenroth 1993, Cingolani et al. 2005a). Históricamente, hubo más información sobre los efectos del pastoreo sobre la composición de especies de la comunidad que sobre la PPNA o biomasa de plantas (Milchunas & Lauenroth 1993). Los herbívoros por medio del ramoneo o

pastoreo, pisoteo y deposición de heces y orina pueden alterar la biomasa y la productividad vegetal (Frank et al. 1994, Augustine & McNaughton 1998). En pastizales, sabanas y matorrales la respuesta de la PPNA potencial del sitio con respecto al pastoreo puede cambiar a lo largo de gradientes de historias evolutivas de pastoreo y humedad ambiental o productividad (Milchunas et al. 1988, Milchunas & Lauenroth 1993). Los sistemas con larga historia evolutiva de pastoreo favorecen a las especies con capacidad de rebrotar luego de un evento de defoliación (Milchunas & Lauenroth 1993), donde la tasa de rebrote es mayor en especies que son tolerantes al pastoreo (Milchunas et al. 1988). Estos sistemas son resilientes a cambios en la intensidad de pastoreo a través de distintos mecanismos que actúan a diferentes niveles, por ejemplo, a nivel de planta individual puede haber una tolerancia al pastoreo relacionado con la capacidad de rebrote (Cingolani et al. 2005a). También está registrado que varios años de exclusión del pastoreo en estos sitios con larga historia evolutiva y alta productividad, la PPNA potencial local disminuye (Milchunas & Lauenroth 1993). Por lo tanto, la PPNA podría aumentar en algunas situaciones (Milchunas & Lauenroth 1993), aunque la hipótesis sobre el rebrote compensatorio en respuesta a la herbivoría es controvertida (McNaughton 1979, 1983, Belsky 1986, 1987, Dyer et al. 1993). Hay evidencias de que el crecimiento compensatorio podría estar asociado con la tolerancia a la herbivoría (Strauss & Agrawal 1999, Stowe et al. 2000).

Con respecto a los estudios sobre biomasa y productividad vegetal en el bosque chaqueño semiárido argentino, se han desarrollado modelos de estimación de la biomasa para especies de arbustos con el fin de mejorar la cuantificación de la biomasa y stock de carbono (Gaillard de Benitez et al. 2002, Hierro et al. 2000, Northup et al. 2005, Iglesias et al. 2012, Iglesias & Barchuk 2010, Conti et al. 2013); también existen estimaciones sobre la apropiación humana de la PPN a escala regional (Rueda et al. 2013). Quizás la falta de estudios de PPNA a partir de cosecha de biomasa en este bosque puede estar relacionada con la complejidad de la técnica, ya que, en los sistemas dominados por pastos, la estimación de la biomasa y PPNA es simple, mientras que en los sistemas dominados o co-dominados por plantas leñosas, con un sotobosque cerrado y complejo, la estimación de estas variables es más difícil de lograr (Hughes et al. 1999). En el bosque chaqueño no hay estudios empíricos a escala local que evalúen con métodos minuciosos los posibles efectos del ganado sobre la PPNA del sotobosque. Este tipo de estudios sería importante para poner a prueba algunas ideas o hipótesis generales y también como información de base

para la elaboración de herramientas de manejo ganadero que contribuyan a la conservación de estos bosques amenazados. Por ejemplo, a partir de estos datos se podría estimar la capacidad de carga o receptividad ganadera de un sistema, es decir la densidad máxima de animales que un hábitat determinado puede mantener (Begon et al. 1988, Scarnecchia 1990).

En este trabajo se evaluó el efecto de 8 años de exclusión del ganado en la biomasa y PPNA de hierbas y PPNA de arbustos en el sotobosque del Chaco semiárido argentino. Como ya se mencionó en otros capítulos anteriores, de acuerdo al modelo MSL (Milchunas et al. 1988, Cingolani et al. 2005a), se propone que la zona de estudio presenta una larga historia evolutiva al pastoreo y una productividad alta. Es probable que las especies al tener mecanismos de tolerancia al pastoreo (capítulo III), uno de ellos sea el crecimiento compensatorio, es decir, un aumento en las tasas fotosintéticas en plantas que fueron defoliadas (McNaughton 1983). Por lo tanto, se espera que haya un efecto positivo del pastoreo sobre la PPNA. En sistemas complejos como los bosques, las estimaciones de biomasa y PPNA pueden llevarse a cabo mediante el uso de sensores remotos (Chirici et al. 2007, Wang et al. 2011, Kale & Roy 2012, Zhao et al. 2012) o con métodos más detallados y precisos como los métodos de cosecha (Whittaker 1961, Joshi & Rawat 2011, Conti et al. 2013). En este estudio todas las estimaciones de biomasa y PPNA se llevaron a cabo con métodos de cosecha.

5.2.1. Hipótesis y predicciones

Hipótesis: En zonas con larga historia de pastoreo y productividad alta, el pastoreo continuo moderado (a cargas no muy altas) (1) favorece el aumento en la tasa de acumulación de la biomasa de las plantas (PPNA) debido a los mecanismos de compensación en ellas (tolerancia al pastoreo), y (2) estabiliza la cantidad de biomasa en pie debido al constante pastoreo.

Predicción: En zonas excluidas, la PPNA será menor, y la biomasa en pie será mayor, en comparación a las zonas pastoreadas.

5.2.2. Objetivos

Comparar entre zonas excluidas al ganado y zonas pastoreadas:

- 1) La PPNA de especies dominantes de arbustos
- 2) La PPNA y biomasa de hierbas

5.3. Materiales y métodos

5.3.1. Diseño y recolección de datos

Para realizar las mediciones de PPNA en arbustos y hierbas se usaron las exclusiones al pastoreo ya descritas anteriormente. Los muestreos se llevaron a cabo durante la estación húmeda, que comienza con las primeras lluvias a fines de la primavera (noviembre), y finaliza al empezar el otoño (marzo). Previamente al inicio de la estación húmeda (agosto 2014), se realizó una exclusión temporal adyacente en cada exclusión, de forma triangular de 10 m x 15 m x 15 m aproximadamente cada una, con el fin de evitar que los herbívoros consumieran la biomasa en ese periodo de crecimiento. Debido a que los arbustos y hierbas tienen diferentes hábitos de crecimiento, las técnicas que se usaron para medir PPNA fueron diferentes.

5.3.1.1. Medición de PPNA en arbustos

La estimación de PPNA se realizó por medio de cosechas de biomasa aérea en zonas pastoreadas y excluidas. Se seleccionaron 3 individuos de las 6 especies arbustivas dominantes: *Acacia praecox* (garabato), *Celtis ehrenbergiana* (tala), *Achatocarpus praecox* var. *praecox* (palo tinta), *Cynophalla retusa* (sacha poroto), *Anisocapparis speciosa* (sacha limón), *Capparicordis tweediana* (sacha membrillo). Las exclusiones temporarias (colocadas en agosto de 2014) se ubicaron de manera tal de garantizar la presencia de arbustos de las especies seleccionadas, con el fin de que los herbívoros no consumieran los brotes nuevos de los arbustos a estimar su PPNA. Al final de la estación de crecimiento en marzo de 2015, se cosechó el crecimiento del año de cada individuo. Para la cosecha se tuvo en cuenta el último nudo en los extremos de las ramas, ya que en estas especies es fácil de identificar visualmente el nuevo crecimiento del arbusto por la coloración diferente del brote y de las hojas. Las muestras se colocaron en bolsas de papel, se cerraron con cinta de papel, se etiquetaron y en el laboratorio se las secó en estufa a 60° C hasta peso constante (72 hs). Posteriormente se estimó el peso de materia seca obtenido en cada muestra, valor que se interpretó como la biomasa producida ese año, o sea la PPNA.

5.3.1.2. Medición de PPNA de hierbas por método de rebrote

En enero de 2015 se cosechó la biomasa de hierbas en 4 parcelas de 1 m² distribuidas al azar en cada unidad experimental de ambos tratamientos, tanto en las exclusiones fijas

como en las exclusiones temporarias (4 parcelas x 2 tratamientos x 5 bloques = 40 parcelas). En marzo de 2015 se cosechó la biomasa rebrotada en cada una de las parcelas cortadas en enero. Las muestras se colocaron en bolsas de papel, separando por especie de herbácea y se cerraron con cinta de papel. En el laboratorio se las secó en estufa a 60° C hasta peso constante (72 hs) y se pesó las muestras en una balanza analítica. Se consideró la PPNA como el peso seco de la biomasa rebrotada entre enero y marzo, y se expresó en gr de materia seca rebrotada / m² / mes.

5.3.1.3. Medición de PPNA de hierbas por método de diferencia temporal de biomasa en parcelas diferentes

La PPNA se estimó por diferencia de biomasa entre dos cosechas sucesivas en parcelas diferentes. Además de la biomasa de las parcelas de 1 m² cosechada en enero de 2015 (mencionadas en el punto anterior), se repitió el mismo procedimiento en marzo de 2015 (también en 40 parcelas en total), en distintas parcelas ubicadas al azar dentro de las unidades experimentales. Es decir, para esta técnica nunca se cosechó en una parcela previamente cortada. La PPNA en cada unidad experimental se calculó como la diferencia entre la biomasa seca promedio de las 4 parcelas obtenida en marzo de 2015 con la biomasa promedio de las 4 parcelas de enero de 2015.

5.3.2. Análisis de datos

La PPNA promedio de arbustos, de hierbas (por ambos métodos) y la biomasa de hierbas de ambos meses de cosecha (enero y marzo) se comparó entre sitios excluidos y pastoreados mediante pruebas t de Student para muestras pareadas, incluyendo en el análisis a todas las especies juntas. Todos los análisis estadísticos se hicieron utilizando el programa InfoStat (Di Rienzo et al. 2016).

5.4. Resultados

5.4.1. Arbustos

La PPNA de arbustos no cambió en respuesta a la exclusión (Anexo 1, Figura 5.1.A.).

5.4.2. Hierbas

La PPNA de hierbas por la técnica de rebrote tendió a ser mayor en las exclusiones fijas, aunque no se encontraron diferencias significativas (Anexo 1, dif. media= 4,34 gr/m²/mes, Figura 5.1.B.). La PPNA de hierbas por la técnica de diferencia de biomasa no resultó estadísticamente significativa (Anexo 1, dif. media = -10,10 gr/m²/mes, Figura 5.1.C.). La biomasa promedio estimada en ambos meses (enero y marzo) no se modificó con la exclusión (Anexo 1, Enero: dif. media = 40,43 gr/m², Figura 5.2.A.; Anexo 1, Marzo: dif. media = 42,56 gr/m², Figura 5.2.B.).

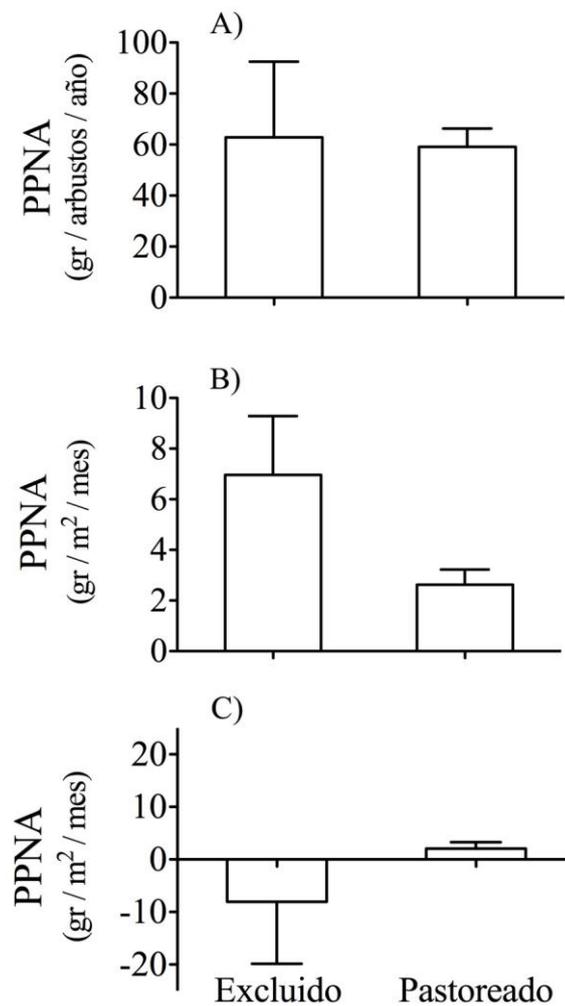


Figura 5.1. Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) de arbustos (A), hierbas por método de rebrote (B) y por método de diferencia de corte (C) entre zonas excluidas y pastoreadas. En los gráficos se muestran valores promedios + E.E.

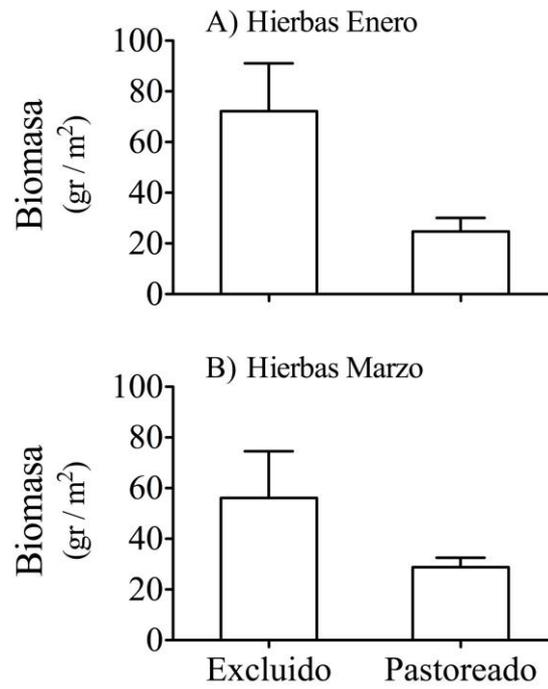


Figura 5.2. Biomasa de hierbas para enero (A) y marzo (B) entre zonas excluidas y pastoreadas. En los gráficos se muestran valores promedios + E.E.

5.5. Discusión

Los resultados no apoyaron la predicción de que la PPNA de sitios excluidos sería menor que en sitios pastoreadas. Si bien para la biomasa de hierbas no hubo diferencias significativas, se puede observar una tendencia a que la biomasa en zonas excluidas sea mayor que en zonas pastoreadas para las dos cosechas (enero y marzo). Esta tendencia si apoyaría lo predicho para esta variable, ya que se esperaba que en zonas excluidas la biomasa fuera mayor. La falta de diferencias significativas indica que la presencia de ganado no modificó la PPNA de arbustos y hierbas en el sotobosque, pero aparentemente disminuyó la biomasa de hierbas (aunque la tendencia no es significativa). Este es uno de los pocos estudios experimentales que evalúa el efecto de la exclusión del ganado sobre la PPNA y biomasa de arbustos dominantes y hierbas del sotobosque del bosque chaqueño semiárido mediante métodos de cosecha. Por un lado, estos hallazgos son novedosos con respecto al efecto del pastoreo por ganado sobre las comunidades vegetales de este bosque seco, y por otro, esta información contribuirá al conocimiento sobre la productividad de especies forrajeras, y servirá para realizar estimaciones de la disponibilidad de forraje para el ganado y para futuros cálculos sobre la receptividad ganadera del sistema. Para esto, resta por estimar la PPNA forrajera aportada por las especies palatables.

En relación a los arbustos, aparentemente el ganado no habría afectado su PPNA. Si bien algunas de las especies elegidas tienen sus hojas palatables y suelen ser preferidas por el ganado (Capítulo II, Tabla 2.1.), la presión de pastoreo sobre este grupo no sería lo suficientemente intensa como para provocar un cambio en la PPNA. Otra posibilidad es que estas estimaciones de PPNA se realizaron en estación húmeda, y los arbustos suelen ser más consumidos en estación seca, cuando no hay casi gramíneas disponibles. Estos resultados también coinciden con los obtenidos para riqueza, abundancia y diversidad de especies entre las zonas excluidas y pastoreadas (Capítulo II, Figura 2.1.), donde no hubo cambios significativos para estas variables. En los pastizales mediterráneos de montaña de España se analizaron los efectos de la exclusión del ganado en la biomasa arbustiva durante un período de 5 años en estación de crecimiento, donde se observó, a diferencia de los resultados de esta tesis, un aumento de biomasa de arbustos en las exclusiones (Riedel et al. 2013). Quizás, los arbustos en la zona de estudio no modificaron su PPNA en función de la herbivoría por ganado como un mecanismo de tolerancia al pastoreo, porque podrían presentar otros mecanismos de tolerancia o evasión al pastoreo, como en el caso de la

espinescencia en *A. praecox* (capítulo III). Por lo tanto, sería interesante estudiar algunos rasgos de respuesta al pastoreo en los demás arbustos a los que se les estimó la PPNA.

Con respecto a la PPNA de hierbas medida por medio de la técnica del rebrote, aunque las diferencias no hayan sido significativas (Figura 5.1.B.), se observa una tendencia llamativa, ya que la PPNA fue 2,6 veces mayor en sitios excluidos. Posiblemente la vegetación con 8 años de exclusión haya asignado gran parte de sus recursos al rebrote aéreo luego del corte, mientras que la vegetación pastoreada podría haber asignado mayor proporción de recursos a la producción de biomasa subterránea, lo que estaría relacionado con un mecanismo de tolerancia al pastoreo similar al encontrado en *Setaria nicorae* (capítulo III). Es decir, las hierbas que se encontraban en las exclusiones, al no ser consumidas por el ganado durante 8 años, pudieron asignar más recursos a almacenar reservas, y por lo tanto cuando rebrotaron lo hicieron con mayor vigor. Además, en las plantas que no fueron defoliadas es de esperar un aumento en la tasa de fotosíntesis acompañado por un cambio en la edad, ya que el follaje más joven suele exhibir mayor capacidad fotosintética (Nowak & Caldwell 1984). En cuanto a la PPNA de hierbas por medio de la técnica de diferencia de biomasa, en zonas excluidas la diferencia promedio arrojó resultados negativos en la mayoría de los bloques del experimento, lo que indicaría una falta de acumulación de biomasa entre ambos períodos de tiempo considerados. Considerando que este resultado (mayor senescencia que productividad) es improbable e plena época de crecimiento, es necesario considerar explicaciones alternativas. Este resultado anti-intuitivo pudo deberse a la ubicación aleatoria de las cuatro parcelas para ser cosechadas dentro de cada unidad experimental, y a su vez a la heterogeneidad de la vegetación horizontal dentro de las exclusiones, donde había zonas con mayor cobertura de hierbas que otras, e incluso entre las diferentes exclusiones. Para futuros estudios con el uso de esta técnica, se recomienda cosechar en parcelas que estén cercanas a la parcela previamente cortada (no sobre la misma), con el objetivo de controlar esta variabilidad espacial entre microsítios. En un estudio con una metodología similar, se analizó el efecto del pastoreo en la PPNA de un pastizal en Uruguay, comparando 3 tratamientos: área pastoreada, 9 años de exclusión y parcelas con pastoreo simulado dentro de las clausuras (Altesor et al. 2005). Estos autores encontraron que la PPNA fue 51 % más alta en la parcela pastoreada que en las exclusiones, pero el tratamiento simulado adentro de las clausuras fue el tratamiento más productivo, ya que tuvo un 29 % más de PPNA que en parcelas pastoreadas (Altesor et al. 2005). Esto último coincide con las tendencias

encontradas en este estudio (Figura 5.1.B.) donde la PPNA por rebrote adentro de las exclusiones fue mayor. Otro estudio en los pastizales de Pampas inundables (Argentina) encontró que el pastoreo redujo drásticamente la PPNA en comparación con zonas excluidas (Rush & Oesterheld 1997). En el Parque Nacional del Serengeti, Tanzania y en la Reserva de Caza de Masai Mara, Kenya, donde se especula que la historia de pastoreo es larga y la productividad es alta, encontraron que el pastoreo a intensidades intermedias estimuló la PPN (McNaughton 1985), algo que se esperaba que ocurriera en la zona de estudio (predicción).

Con respecto a la biomasa, si bien no hay diferencias estadísticas significativas entre los tratamientos, como ya se mencionó anteriormente, existió una tendencia a que la biomasa sea mayor en zonas excluidas (Figura 5.1.B.). En los pastizales de Pampa de Achala en Córdoba (Argentina) se evaluaron los cambios en la biomasa y PPNA de diferentes formas de crecimiento entre sitios excluidos al pastoreo durante 2, 4 y 15 años y en un sitio muy pastoreado, y encontraron que el pastoreo produjo una disminución del 33 % en la biomasa en el sitio pastoreado en comparación al sitio excluido por 2 años, pero la PPNA no difirió significativamente entre estos sitios y hubo una tendencia a aumentar la biomasa y PPNA con el aumento del tiempo de protección (Pucheta et al. 1998). Estos autores sostienen que los sitios excluidos durante 4 y 15 años se ajustaron a las predicciones de Milchunas & Lauenroth (1993) donde hubo efectos negativos del pastoreo para los sitios con una larga historia evolutiva de pastoreo, alta productividad y muchos años de protección de los herbívoros; en cambio la respuesta de la PPNA del sitio recientemente excluido fue positiva (Pucheta et al. 1998). En otro estudio en una estepa de arbustos mixtos de clima templado en la Patagonia se estimó el efecto del pastoreo en la biomasa, comprando la exclusión de ovejas con dos niveles de pastoreo continuo: moderado (ligero) e intensivo, donde encontraron que la biomasa verde total fue dos veces más alta en zonas moderadamente pastoreadas que zonas sin pastoreo y con pastoreo intensivo (Oñatibia & Aguiar 2016). Ellos concluyen que estos resultados son una evidencia de que en los pastizales áridos el manejo continuo moderado del pastoreo podría ser una herramienta para aumentar la productividad, en comparación con la exclusión de pastoreo, ya que además no causaría cambios en la composición de las especies, mientras que un pastoreo intensivo podría disminuir la producción de biomasa y promover cambios indeseables en la composición (Oñatibia & Aguiar 2016). Es probable que si bien el pastoreo cambió la PPNA de arbustos y hierbas, la biomasa habría sido disminuida a causa

de un sobrepastoreo en este estrato, sobre todo en las gramíneas, como ya se discutió en el Capítulo II; es decir, la disminución de biomasa en sitios pastoreados coincide con la disminución de la riqueza y abundancia de gramíneas y la simplificación del estrato vertical de 0-0.5 m (Figuras 2.3.C., D. y 2.5.C.).

La idea de que el pastoreo puede aumentar la productividad está relacionada con la hipótesis de "optimización del pastoreo", que sostiene que el consumo de tejido vegetal por parte de los herbívoros podría aumentar la productividad total de la planta, es decir una "sobrecompensación" al aumentar la producción de biomasa. El crecimiento compensatorio de las plantas luego de la herbivoría puede aliviar el potencial daño causado (McNaughton 1983). Sin embargo, a altas densidades o sobrepastoreo la productividad disminuye, posiblemente porque se consumen todas las reservas que posibilitan el rebrote (McNaughton 1979, 1983, Dyer et al. 1986). La densidad óptima de herbívoros para que la productividad de la planta aumente va a depender, entre otros factores, de la potencialidad del hábitat (McNaughton 1979, Wardle et al. 2004). La mayor parte de la evidencia para la sobrecompensación o compensación fue documentada para sistemas altamente productivos con alta fertilidad y humedad del suelo como pastizales subtropicales (McNaughton 1979, Bartolome 1993). Sin embargo, si esta capacidad de rebrote en forma de sobrecompensación tiene o no un impacto positivo en la aptitud física y si evolucionó o no como una estrategia anti-herbívoros es un tema controvertido (McNaughton 1983, Belsky et al. 1993). Con respecto al modelo MSL, es probable que a falta de diferencias significativas en la PPNA tanto de arbustos con de herbáceas se deba a que el mecanismo de compensación como una estrategia de tolerancia al pastoreo no se haya dado en las plantas de este sistema, pero sí podrían haber actuado otros mecanismos de resistencia, ya sea por tolerancia o evasión al pastoreo (estudiados en el capítulo III, para los cuales hubo diferencias significativas en algunos rasgos).

A pesar de la falta de diferencias significativas tanto en la PPNA como en la biomasa, sería importante realizar un seguimiento a través de los años de la relación entre la PPNA y el pastoreo en la zona de estudio, debido a que el efecto del ganado sobre la vegetación puede cambiar dependiendo de las variaciones interanuales en las precipitaciones (Blanco et al. 2008). Por ejemplo, a una menor precipitación, la producción de forraje será menor, el consumo se mantiene similar y por lo tanto habrá mayor presión de pastoreo sobre la vegetación. También se podría indagar sobre el efecto de la deposición de orina y heces, ya que en algunos estudios se ha demostrado que el retorno de nutrientes

al suelo a través de los desechos de los ungulados puede tener un efecto en la PPNA (Semmartin & Oosterheld 2001), para el cual no hay información en la zona de estudio. Debido a que las gramíneas suelen ser las plantas más afectadas por el pastoreo en la zona de estudio (Capítulo II), sería interesante realizar estudios de compensación o sobrecompensación en este grupo de hierbas, ya que disponer de esa información sería importante para planificar un manejo ganadero más sustentable. Por lo tanto, para futuros estudios convendría realizar un análisis más detallado para evaluar el efecto del ganado en la eliminación de la necromasa en pie. La PPNS es otro parámetro de funcionamiento del ecosistema que pocas veces se tiene en cuenta, y sería interesante poder abordarlo en futuros estudios del bosque chaqueño semiárido.

CAPÍTULO VI
DISCUSIÓN GENERAL

CAPÍTULO VI. DISCUSIÓN GENERAL

6.1. Discusión general

A partir de esta tesis se buscó poner a prueba el modelo teórico MSL (Milchunas et al. 1988, Cingolani et al. 2005a), originalmente propuesto para pastizales, en un nuevo contexto empírico, es decir en el sotobosque cerrado y complejo de un bosque estacional seco. Dentro de las 4 situaciones que propone el modelo, el sistema estudiado se clasificó como una zona con larga historia evolutiva y productividad alta. Para poner a prueba las predicciones, se evaluó el efecto de la exclusión del ganado en un sector del bosque chaqueño semiárido que presenta ganado mixto (vacas y cabras). Se compararon distintas variables estructurales y funcionales, tanto a nivel comunitario como a nivel intraespecífico, teniendo en cuenta la vegetación del sotobosque en distintas categorías: arbustos, suculentas, herbáceas (latifoliadas, gramíneas, enredaderas) y renovales de árboles. Este enfoque multigrupo, como así también la aplicación de un modelo originalmente propuesto para pastizales en un ambiente distinto, hacen novedoso el enfoque de esta tesis. Además, la falta generalizada de estudios replicados que evalúen el efecto de la exclusión de ganado en este bosque seco amenazado. hace que los resultados encontrados sean importantes no solo para llenar un vacío de conocimiento a nivel regional, sino también para contribuir con información de base para el manejo de la ganadería a monte en el bosque chaqueño semiárido.

Lo resultados mostraron que, de las 51 variables analizadas, sólo 16 mostraron cambios en respuesta a la exclusión del pastoreo. En síntesis, la exclusión de 8-9 años de ganado causó: 1) Un aumento en la riqueza y porcentaje de cobertura de gramíneas, y en la dominancia de las especies *S. nicorae* (gramínea), *T. crinita* (gramínea) y *J. squarrosa* (latifoliada), todas palatables y preferidas por el ganado. También causó un aumento en la complejidad vertical del estrato bajo del sotobosque (de 0 – 50 cm) y una disminución del porcentaje de suelo desnudo (Capítulo II). 2) Un aumento del área foliar para *C. ehrenbergiana*; del contenido foliar de materia seca, altura de la planta y altura de la inflorescencia para *S. nicorae*; de la altura máxima para *W. densiflora*; del área foliar y largo de ramificaciones 2º para *S. lorentzii*. A su vez, produjo una disminución en el largo de espinas y largo de ramas en *A. praecox* y en el área foliar específica para *S. nicorae*

(Capítulo III). 3) Un aumento en la altura de los renovales de *S. lorentzii* (Capítulo IV) (Figura 6.1.). Por lo tanto, desde el punto de vista de la estructura de la comunidad, el ganado no habría afectado el sotobosque ni la regeneración de especies arbóreas, a excepción del estrato inferior (0 – 50 cm) donde habría disminuido la riqueza y cobertura de gramíneas, el n° de toques vegetales en el estrato bajo, la altura de renovales de *S. lorentzii* y aumentado el porcentaje de suelo desnudo. Desde el punto de vista funcional de la comunidad, algunos rasgos funcionales presentarían plasticidad fenotípica en respuesta al pastoreo, rasgos tanto de tolerancia como de evasión al pastoreo. La mayoría de las predicciones inferidas a partir del modelo MSL no fueron apoyadas por los resultados. Esto se puede deber al hecho de que el sistema en estudio es un sotobosque denso predominantemente leñoso y comparativamente más complejo (mayor diversidad de formas de vida y complejidad en las interacciones, bajo el efecto del dosel superior del bosque) en comparación a un sistema más simple como un pastizal. Las predicciones aplicables para pastizales que se derivan del modelo MSL, no se aplicarían enteramente al sotobosque de un sistema boscoso (seco y estacional), teniendo en cuenta los distintos ensamblajes estudiados en el sotobosque.

A partir de los resultados y tendencias encontradas, también se puede inferir que el sistema estudiado presenta una alta resiliencia a la herbivoría. El sitio de estudio entraría en la categoría de larga historia evolutiva de pastoreo debido a la evidencia fósil de registro de mega herbívoros en este ambiente (Bucher 1987, Owen Smith 1988). La presencia de rasgos físicos de evasión de pastoreo adquiridos evolutivamente por la historia de herbivoría (como la espinescencia), y además la capacidad de ciertas especies de responder en el corto plazo a la relajación de la presión de herbivoría mediante la plasticidad fenotípica de rasgos de respuesta al pastoreo tanto de evasión como de tolerancia, indicarían una alta resiliencia del sistema a la herbivoría, al menos para las cargas actuales experimentadas. La plasticidad fenotípica es un mecanismo de resiliencia de sistemas con larga historia evolutiva de pastoreo que actúan a nivel de individuo. Por ejemplo, el aumento en el largo de espinas del arbusto *A. praecox* en zonas pastoreadas indicarían un mecanismo de resistencia por evasión al pastoreo, mientras que un aumento en el A.F.E. de la gramínea *S. nicorae* indicaría un mecanismo de tolerancia al pastoreo. Tanto la tolerancia como la evasión son rasgos de resistencia al pastoreo que pueden presentarse en sitios con larga historia evolutiva (Milchunas et al. 1988, Cingolani et al. 2005a). Si bien no se cuenta con un dato exacto de la carga ganadera del sistema, se estima que la carga (al

menos durante el periodo de exclusión y de muestreo) fue intermedia a baja. Por lo tanto, los resultados de este estudio solo podrían aplicarse en sistemas con una carga similar, como así también con una alta productividad.

En general, los estudios del efecto del ganado, o bien los efectos de la exclusión del ganado sobre las comunidades vegetales no solo deberían tener en cuenta medidas estructurales como riqueza, abundancia y diversidad de especies, sino también considerar cambios a nivel funcional, como la variación de rasgos funcionales de las especies dominantes y la PPNA. La identificación de rasgos y tipos funcionales de plantas que expliquen y predigan la respuesta de las especies y comunidades a la intensidad de pastoreo es una herramienta cada vez más utilizada en el manejo de sistemas pastoreados (Díaz et al. 2001, Strahan et al. 2015). Por lo tanto, este tipo de estudios más abarcativos son necesarios para una prudente planificación de medidas de manejo ganadero y para llegar a un entendimiento más profundo de la ecología y del manejo del pastoreo realizado en el bosque chaqueño semiárido.

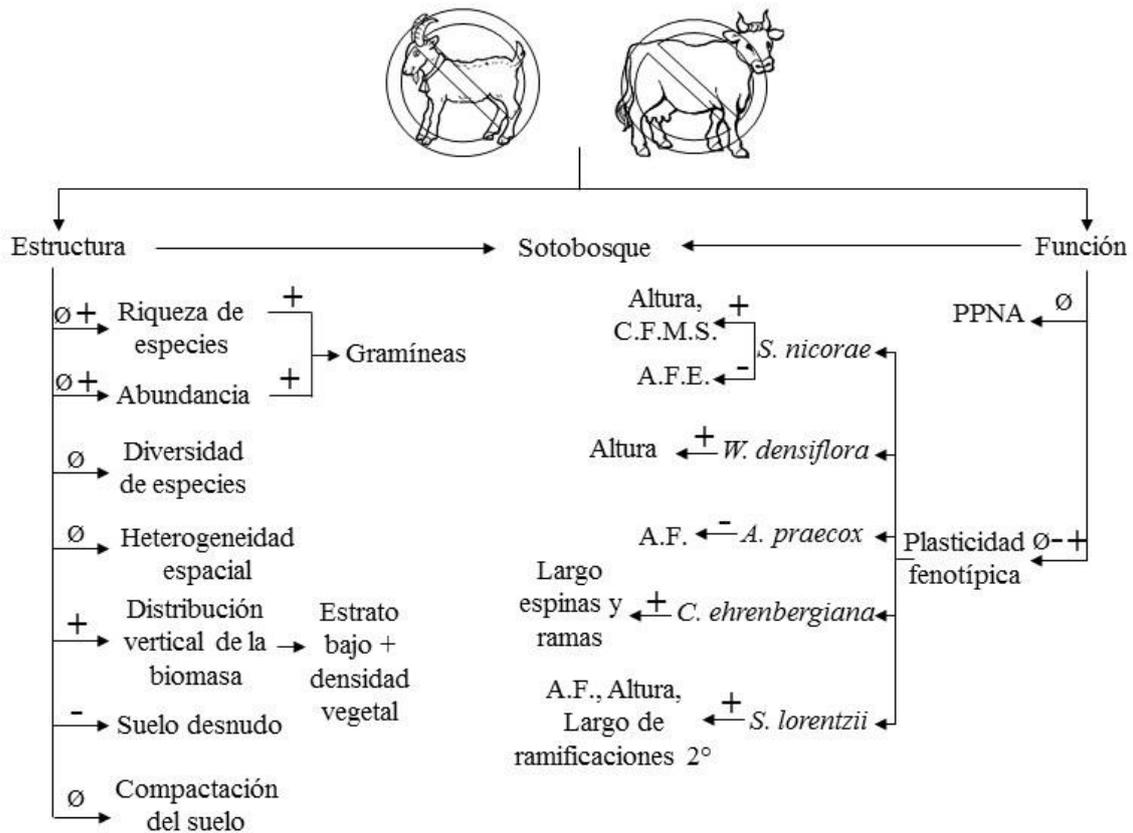


Figura 6.1. Esquema resumen de los principales resultados de excluir el ganado en las distintas variables tanto estructurales como funcionales. Ø = sin efecto, + = efecto positivo o aumento, - = efecto negativo o disminución.

6.2. Recomendaciones de manejo y conservación

Los resultados obtenidos en esta tesis pueden contribuir como base para la elaboración de pautas de manejo ganadero compatibles con la conservación del bosque chaqueño, sobre todo en áreas protegidas donde la cría de ganado es común. A pesar de que la mayoría de las variables no mostraron cambios con 8-9 años de exclusión, algunos resultados permiten proponer que las exclusiones del ganado serían una herramienta de manejo útil para distintos propósitos en el bosque chaqueño semiárido. Al clausurar algunos sectores del bosque, se lograría: 1) recuperar la cobertura vegetal disminuida, 2) aumentar la riqueza de pastos y garantizar la permanencia de especies sencibles al pastoreo, 3) aumentar la cobertura de algunas especies palatables para los herbívoros, principalmente algunas gramíneas, 4) permitir un mayor crecimiento en altura de renovales

de *S. lorentzii* (una de las especies arbóreas emblemáticas de este ambiente), y potencialmente aumentar la biomasa y la PPNA (si es que estas tendencias se demuestran en futuros estudios). Nuevamente, es importante recalcar que estos resultados se aplicarían para sistemas con larga historia evolutiva, alta productividad y cargas ganaderas moderadas a bajas. Difícilmente se podría predecir si estos resultados se aplican a sistemas con cargas ganaderas más altas, situación que debería ser evaluada en futuros estudios, incorporando sitios con diferente carga animal, abarando un gradiente amplio de situaciones reales encontradas en la vasta extensión del bosque chaqueño semiárido.

5.3. Sugerencias para futuros estudios

Como recomendación para futuros trabajos sería importante: 1) Replicar este estudio en otras zonas de la ecoregión del gran Chaco con mayor nivel de degradación por el sobrepastoreo. 2) Intentar separar el efecto de vacas y cabras, con el fin de entender cuál es el impacto de cada tipo de ganado en la comunidad de plantas. 3) Realizar estudios de cafetería (oferta experimental de alimento) en el área de estudio para saber la preferencia dietaria de cabras y vacas, ya que por un lado, podría ayudar a comprender por qué no hay diferencias marcadas en las variables estudiadas, y por otro lado, podría contribuir al manejo ganadero de la zona, ya que permitiría promover las especies preferidas por el rodeo. 4) Teniendo en cuenta que las cabras y vacas tienen variaciones en la preferencia por arbustos y hierbas dependiendo de la estación del año (Miñón et al. 1991, Martín & Lagomarsino 2000, Cora et al. 2005, Catan & Degano 2007), se recomienda continuar el estudio del efecto de la exclusión del ganado sobre la comunidad de plantas chaqueñas abarcando las diferentes estaciones (húmeda y seca) y diferentes años (para abarcar la variabilidad anual) considerando otras variables que apunten a nivel individuo o población de arbustos, como grosor de la hoja, contenido de nitrógeno foliar, etc. 5) Explorar el efecto de la deposición de heces y orina en los componentes químicos de las plantas y la tasa de descomposición de la materia vegetal muerta, como así también su rol en la dispersión y germinación de semillas de especies arbóreas. 6) Estimar la PPNS, para comprender cómo el ganado puede estar modificando la asignación de recursos a diferentes partes de la planta (aérea vs. Subterránea). 7) Indagar sobre la relación entre el ganado y las distintas etapas de regeneración de las especies arbóreas, como su rol en la dispersión y germinación de semillas.

Bibliografía

- Abril A., Barttfield P. & E. H. Bucher. 2005. The effect of fire and overgrazing disturbs on soil carbon balance in the Dry Chaco forest. *Forest Ecology & Management* 206: 399-405
- Adams S. N. 1975. Sheep and cattle grazing in forests: a review. *Journal of Applied Ecology* 12: 143-152
- Adler P. B., Milchunas D. G., Lauenroth W. K., Sala O. E. & I. C. Burke. 2004. Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: a test of grazing histories. *Journal of Applied Ecology* 41: 653-663
- Adler P. B., Milchunas D. G., Sala O. E., Burke I. C. & W. K. Lauenroth. 2005. Plant traits and ecosystem grazing effects: Comparison of U.S. sagebrush steppe and Patagonian steppe. *Ecological Applications* 15: 774-792
- Agrawal A. A. 1999. Induced responses to herbivory in wild radish: effects on several herbivory and plant fitness. *Ecology* 80: 1713-1723
- Albert C. H., Grassein F., Schurr F. M., Vieilledent G. & C. Violle. 2011. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution & Systematics* 13: 217-225
- Altesor A., Oesterheld M., Leoni E., Lezama F. & C. Rodríguez. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology* 179: 83-91
- Anderson V. J. & D. D. Briske. 1995. Herbivore-induced species replacement in grasslands: Is it driven by herbivory tolerance or avoidance? *Ecological Applications* 5: 1014-1024
- Anderson P. M. L. & M. T. Hoffman. 2007. The impacts of sustained heavy grazing on plant diversity and composition in lowland and upland habitats across the Kamiesberg mountain range in the Succulent Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments* 70: 686-700
- Andrew M. H. & R. T. Lange. 1986. Development of a new piosphere in arid chenopod shrubland grazed by sheep. 1. Changes to the vegetation. *Australian Journal of Ecology* 3: 411-424

- Angassa A. 2014. Effects of grazing intensity and bush encroachment on herbaceous species and rangeland condition in southern Ethiopia. *Land Degradation & Development* 25: 438-451
- Anriquez A., Albanesi A., Kunst C., Ledesma R., López C., Rodríguez Torresi A. & J. Godoy. 2005. Rolado de fachinales y calidad de suelos en el Chaco occidental, Argentina. *Ciencia del suelo* 23: 145-157
- Archer S. 1990. Development and Stability of Grass/Woody Mosaics in a Subtropical Savanna Parkland, Texas, U. S. A. *Journal of Biogeography* 17: 453-462
- Archer S. 1994. Woody plant encroachment into southwestern grasslands and savannas: rates, patterns, and proximate causes. Pages 13-68 in M. Vavra, W. Laycock, and R. Pieper, editors. *Ecological implications of livestock herbivory in the West*. Society for Range Management, Denver, Colorado, USA.
- Arévalo J. R., Nascimento L., Fernández-Lugo S., Mata J. & L. Bermejo. 2011. Grazing effects on species composition in different vegetation types (La Palma, Canary Islands). *Acta Oecologica* 37: 230-238
- Aschero V. & D. García. 2012. The fencing paradigm in woodland conservation: consequences for recruitment of a semi-arid tree. *Applied Vegetation Science* 15: 307-317
- Asner G. P., Elmore A. J., Olander L. P., Martin R. E. & A. T. Harris. 2004. Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual Review of Environment and Resources* 29: 261-299
- Aubault H., Webb N. P., Strong C. L., McTainsh G. H., Leys J. F. & J. C. Scanlan. 2015. Grazing impacts on the susceptibility of rangelands to wind erosion: the effects of stocking rate, stocking strategy and land condition. *Aeolian Research* 17: 89-99
- Augustine D. J. & S. J. McNaughton. 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *The Journal of Wildlife Management* 62: 1165-1183
- Ayyad M. A. & H. F. El-Kadi. 1982. Effect of protection and controlled grazing on the vegetation of a Mediterranean desert ecosystem in northern Egypt. *Vegetatio* 49: 129-139

- Bartolome J. W. 1993. Application of herbivore optimization theory to rangelands of the western United States. *Ecological Applications* 3: 27-29
- Bastin J. F., Berrahmouni N., Grainger A., Maniatis D., Mollicone D., Moore R., Patriarca C., Picard N., Sparrow B., Abraham E. M., Aloui K., Atesoglu A., Attore F., Bassüllü C., Bey A., Garzuglia M., García-Montero L. G., Groot N., Guerin G., Laestadius L., Lowe A. J., Mamane B., Marchi G., Patterson P., Rezende M., Ricci S., Salcedo I., Sanchez-Paus Diaz A., Stolle F., Surappaeva V. & R. Castro. 2017. The extent of forest in dryland biome. *Science* 356: 635-638
- Bauer A., Cole C. V. & A. L. Black. 1987. Soil property comparisons in virgin grasslands between grazed and nongrazed management systems. *Soil Science Society of America Journal* 51: 176-182
- Begon M., Harper J. L. & C. R. Townsend. 1988. *Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona.
- Bellingham P. J., Wiser S. K., Wright A. E., Cameron E. K. & L. J. Forester. 2010. Disperser communities and legacies of goat grazing determine forest succession on the remote Three Kings Islands, New Zealand. *Biological Conservation* 143: 926-938
- Belovsky G. E., Schmitz O. J., Slade J. B. & T. J. Dawson. 1991. Effects of spines and thorns on Australian arid zone herbivores of different body masses. *Oecologia* 88: 521-528
- Belsky A. J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *The American Naturalist* 127: 870-892
- Belsky A. J. 1987. The Effects of Grazing: Confounding of Ecosystem, Community, and Organism Scales. *The American Naturalist* 129: 777-783
- Belsky A. J. & D. M. Blumenthal. 1997. Effects of livestock grazing on stand dynamics and soils in upland forests of the interior West. *Conservation Biology* 11: 315-327
- Belsky A. J., Matzke A. & S. Uselman. 1999. Survey of livestock influences on stream and riparian ecosystems in the western United States. *Journal of Soil and Water Conservation* 54: 419-431
- Bernard M., Boulanger V., Dupouey J. L., Laurent L., Montpied P., Morin X., Picard J. F. & S. Said. 2017. Deer browsing promotes Norway spruce at the expense of silver fir in the forest regeneration phase. *Forest Ecology & Management* 400: 269-277

- Blackhall M., Raffaele E. & T. T. Veblen. 2008. Cattle affect early post-fire regeneration in a *Nothofagus dombeyi* – *Austrocedrus chilensis* mixed forest in northern Patagonia, Argentina. *Biological Conservation* 141: 2251-2261
- Blackmore M. & P. M. Vitousek. 2000. Cattle grazing, forest loss, and fuel loading in a dry forest ecosystem at Pu'u Wa'aWa'a Ranch, Hawaii. *Biotropica* 32: 625-632
- Blanco L. J., Aguilera M. O., Paruelo J. M. & F. N. Biurrun. 2008. Grazing effect on NDVI across an aridity gradient in Argentina. *Journal of Arid Environments* 72: 764-776.
- Bock C. E. & J. H. Bock. 1993. Cover of perennial grasses in southeastern Arizona in relation to livestock grazing. *Conservation Biology* 7: 371-377
- Bradshaw A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13: 115-155
- Brassiolo M., Renolfi R., Werner H. & A. Fumagalli. 1993. Manejo Silvopastoril en el Chaco Semiárido. *Quebracho* 1: 15-28
- Brassiolo M., Lorea L., Gonzalez D. P. & M. H. Zárate. 2008. Reacción del estrato arbustivo a diferentes intervenciones y presencia de ganado vacuno, en el Chaco Semiárido. *Quebracho* 16: 51-61
- Briske, D. D. & J. H. Richards. 1994. Physiological responses of individual plants to grazing: current status and ecological significance. p. 147-176. in M. Vavra, W.A. Laycock, and R.D. Pieper (eds.), *Ecological implications of livestock herbivory in the west*. Soc. for Range Manage., Denver, CO.
- Brookshire E. N. J, Kauffman J. B., Lytjen D. & N. Otting. 2002. Cumulative effects of wild ungulate and livestock herbivory on riparian willows. *Oecologia* 132: 559-566
- Brown J. H. & W. McDonald. 1995. Livestock Grazing and Conservation on Southwestern Rangelands. *Conservation Biology* 9: 1644-1647
- Bucher E. H. 1987. Herbivory in arid and semi-arid regions of Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 265-273
- Cabin R. J., Weller S. G., Lorence D. H., Flynn T. W., Sakai A. K., Sandquist D. & L. J. Hadway. 2000. Effects of long-term ungulate exclusion and recent alien species control

on the preservation and restoration of a Hawaiian Tropical Dry Forest. *Conservation Biology* 1: 439-453

- Cabido M., Zak M. R., Cingolani A., Cáceres D. & S. Díaz. 2006. Cambios en la cobertura de la vegetación del centro de Argentina. ¿Factores directos o causas subyacentes? En Oesterheld M., Aguiar M., Ghersa C. & J. Paruelo (Ed.). *La Heterogeneidad de la Vegetación de los Agroecosistemas*. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Buenos Aires, pp. 271-300. Facultad de Agronomía (UBA), Buenos Aires.
- Carman J. G. & D. D. Briske. 1985. Morphologic and allozymic variation between long-term grazed and non-grazed populations of the bunchgrass *Schizachyrium scoparium* var. *frequens*. *Oecologia* 66: 332-337
- Carmona C. P., Azcarate F. M. & B. Peco. 2013. Does cattle dung cause differences between grazing increaser and decreaser germination response? *Acta Oecologica* 47: 1-7.
- Castellano M. J. & T. J. Valone. 2007. Livestock, soil compaction and water infiltration rate: Evaluating a potential desertification recovery mechanism. *Journal of Arid Environments* 71: 97-108
- Castro H. & H. Freitas. 2009. Aboveground biomass and productivity in the Montado: from herbaceous to shrub dominated communities. *Journal of Arid Environments* 73: 506-511
- Catan A. & C. A. M. Degano. 2007. Composición botánica de la dieta de caprinos en un bosque del Chaco semiárido (Argentina). *Quebracho* 14: 15-22
- Celaya R., Jáuregui B. M., Rosa García R., Benavides R., García U. & K. Osorio. 2010. Changes in heathland vegetation under goat grazing: effects of breed and stocking rate. *Applied Vegetation Science* 13: 125- 134
- Cerdà A & H. Lavee. 1999. The effect of grazing on soil and water losses under arid and Mediterranean climates. Implications for desertification. *Pirineos* 153-154: 159-174
- Chalukian S. C., Belaus A. & M. S. Bustos, Administración de Parques Nacionales (Salta). Delegación Regional Noroeste. 2006. Plan de manejo del Parque Nacional Copo: versión final.
- Chapin S. T., Matson A. P. & P. M. Vitousek. 2011. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. 2nd edition. Springer, New York.

- Chiossone J. & R. Vicini. 2012. Producción de materia seca de Gatton panic en el dpto. Almirante Brown en diferentes sistemas de manejo. Ed. INTA EEA Sáenz Peña, 4pp.
- Chirici G., Barbati A. & F. Maselli. 2007. Modelling of Italian forest net primary productivity by the Integration of remotely sensed and GIS data. *Forest Ecology & Management* 246: 285-285
- Cingolani A. M., Noy-Meir I. & S. Díaz. 2005a. Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications* 15: 757-773
- Cingolani A. M., Posse G. & M. B. Collantes. 2005b. Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology* 42: 50-59
- Cingolani A. M., Noy-Meir I., Renison D. D. & M. Cabido. 2008. La ganadería extensiva, ¿es compatible con la conservación de la biodiversidad y de los suelos? *Ecología Austral* 18: 253-271
- Clark J., Beckage B., Camill P., Cleveland B., Hille Ris Lambers J., Lichter J., McLachlan J., Mohan J. & P. Wyckoff. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* 86: 1-16
- Clark D. A., Brown S., Kicklighter D. W., Chambers J. D., Thomlinson J. R. & J. Ni. 2001. Measuring net primary production in forest: concepts and field methods. *Ecological application* 11: 356-370
- Clements F. E. 1916. *Plant Succession: An analysis of the Development of Vegetation*. Washington: Carnegie Institution.
- Collantes M. B., Escartin C., Braun K., Cingolani A. & J. Anchorena. 2013. Grazing and grazing exclusion along a resource Gradient in magellanic meadows of Tierra del Fuego. *Rangeland Ecology & Management* 66: 688-699
- Conti G. & S. Díaz. 2013. Plant functional diversity and carbon storage – an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology* 101: 18-28
- Conti G., Enrico L. & F. Casanoves. 2013. Shrub biomass estimation in the semiarid Chaco forest: a contribution to the quantification of an underrated carbon stock. *Annals of Forest Science* 70: 515-524

- Cooper S. M. & N. Owen-Smith. 1986. Effects of plant spinescence on large mammalian herbivores. *Oecologia* 68: 446-455
- Cotler H. & M. P Ortega Larrocea. 2006. Effects of land use on soil erosion in a tropical dry forest ecosystem, Chamela watershed, Mexico. *Catena* 65: 107-117
- Coughenour M. B. 1985. Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 852-863
- Cristiano P. M. 2010. Estimación de la productividad primaria mediante el modelo de eficiencias y sensores remotos. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Daubenmire R. F. 1940. Exclosure technique in ecology. *Ecology* 21: 514–515.
- Daryanto S., Eldridge D. J. & H. L. Throop. 2013. Managing semi-arid woodlands for carbon storage: grazing and shrub effects on above- and belowground carbon. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 169: 1-11
- De Kroon H., Huber H., Stuefer J. F. & J. M. van Groenendael. 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* 166: 73-82
- Detling J. K. & E. L. Painter. 1983. Defoliation responses of western wheatgrass populations with diverse histories of prairie dog grazing. *Oecologia* 57: 65-71
- Dharani N., Kinyamario J. I., Wagacha P. W. & A. J. Rodrigues. 2009. Browsing impact of large herbivores on *Acacia xanthophloea* Benth in Lake Nakuru National Park, Kenya. *African Journal of Ecology* 47: 184-191
- Díaz R. 2007. Utilización de pastizales naturales. Editorial Brujas. 456 pp.
- Díaz S., Acosta A. & M. Cabido. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science* 3: 689-696
- Díaz S., Acosta A. & M. Cabido. 1994. Community structure in montane grasslands of central Argentina in relation to land use. *Journal of Vegetation Science* 5: 483-488
- Díaz S. & M. Cabido. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes (review article). *Trends in Ecology & Evolution* 16: 646-655

- Díaz S., Noy-Meir I. & M. Cabido. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38: 497-508
- Díaz S., Gurvich D. E., Pérez Harguindeguy N. & M. Cabido. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 37: 135-140
- Díaz S., Lavorel S., McIntyre S., Falczuk V., Casanoves F., Milchunas D. G., Skarpe C., Rusch G., Sternberg M., Noy-Meir I, Landsberg J., Zhang W., Clark H. & B. Campbell. 2007. Plant trait responses to grazing – a global synthesis. *Global Change Biology* 13: 313-341
- Di Rienzo J. A., Casanoves F., Balzarini M. G., Gonzalez L., Tablada M. & C. W. Robledo. 2016. InfoStat. Statistical software. Grupo Infostat FCA UNC, Córdoba.
- Dodd M. B. & I. L. Power. 2007. Recovery of Tawa-dominated forest fragments in the Rotura Basin, New Zealand, after cessation of livestock grazing. *Ecological Management & Restoration* 8: 208-217
- Dufour-Dror J. M. 2007. Influence of cattle grazing on the density of oak seedlings and saplings in a Tabor oak forest in Israel. *Acta Oecologica* 31: 223-228
- Dyer M. I., De Angelis D. L. & W. M. Post. 1986. A model of herbivore feedback on plant productivity. *Mathematical Biosciences* 79: 171-184
- Dyer M. I., Turner C. L. & T. R. Seastedt. 1993. Herbivory and its consequences. *Ecological Applications* 3: 10-16
- Dyksterhuis E. J. 1949. Condition and management of rangelands based on quantitative ecology. *Journal of Range Management* 2: 104-115
- Eichberg C., Storm C. & A. Schwabe. 2007. Endozoochorous dispersal, seedling emergence and fruiting success in disturbed and undisturbed successional stages of sheep-grazed inland sand ecosystems. *Flora* 202: 3-26
- Eldridge D. J., Bowker M. A., Maestre F. M., Roger E., Reynold J. F. & W. G. Whitford. 2011a. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology Letters* 14: 709-722
- Eldridge D. J., Val J. & A. I. James. 2011b. Abiotic effects predominate under prolonged livestock-induced disturbance. *Austral Ecology* 36: 367-377

- Eldridge D. J., Beecham G. & J. Grace. 2015. Do shrubs reduce the adverse effects of grazing on soil properties? *Ecohydrology* 8: 1503-1513
- Etchebarne V. & A. Brazeiro. 2016. Effects of livestock exclusion in forests of Uruguay: Soil condition and tree regeneration. *Forest Ecology & Management* 362: 120-129
- FAO. 2015. *Global Forest Resources Assessment 2015*. Rome. 253pp
- Feinsinger P. 2004. El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad. Editorial FAN, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 242pp.
- Fensham R. J., Silcock J. L. & J. M. Dwyer. 2011. Plant species richness responses to grazing protection and degradation history in a lowproductivity landscape. *Journal of Vegetation Science* 22: 997-1008
- Fernández-Lugo S., de Nascimento L., Mellado M., Bermejo L. A. & J. R. Arévalo. 2009. Vegetation change and chemical soil composition after 4 years of goat grazing exclusion in a Canary Islands pasture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 132: 276-282
- Fernández-Lugo S., Nascimento L., Mellado M. & J. R. Arévalo. 2011. Grazing effects on species richness depends on scale: a 5-year study in Tenerife pastures (Canary Islands). *Plant Ecology* 3: 423-432
- Fischer J., Sott J., Zerger A., Warren G., Sherren K. & R. I. Forrester. 2009. Reversing a tree regeneration crisis in an endangered ecoregion. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 10386-10391
- Fleischner T. L. 1994. Ecological costs of livestock grazing in western North America. *Conservation Biology* 8: 629-644
- Flombaum P. & O. E. Sala. 2007. A non-destructive and rapid method to estimate biomass and aboveground net primary production in arid environments. *Journal of Arid Environments* 69: 352-358
- Floyd L. M., Fleischner T. L., Hanna D. & P. Whitefield. 2003. Effects of Historic Livestock Grazing on Vegetation at Chaco Culture National Historic Park, New Mexico. *Conservation Biology* 17: 1703-1711

- Frank, D. A., Inouye R. S., Huntly N., Minshall G. W. & J. E. Anderson. 1994. The biogeochemistry of a north-temperate grassland with native ungulates—Nitrogen dynamics in Yellowstone National Park. *Biogeochemistry* 26: 163-188
- Gaillard de Benitez C., Pece M., Juárez de Galíndez M., Vélez S., Gómez A. & M. Zárate. 2002. Determinación de funciones para la estimación de biomasa aérea individual de jarilla (*Larrea divaricata*) de la provincia de Santiago del Estero, Argentina. *Foresta Veracruzana* 4: 23-28
- Gaitán J. J., Bran D. E., Oliva G. E., Aguiar M. R., Buono G. G., Ferrante D., Nakamatsu V., Ciari G., Salomone J. M., Massara V., Martínez G. G., & F. T. Maestre. 2017. Aridity and overgrazing have convergent effects on ecosystem structure and functioning in patagonian rangelands. *Land Degradation & Development*.
- Garnier E. 1992. Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *Journal of Ecology* 80: 665-675
- Gasparri N. I. & H. R. Grau. 2009. Deforestation and fragmentation of Chaco dry forest in NW Argentina (1972–2007). *Forest Ecology & Management* 258: 913-921
- Giussani M. L. & M. B. Collantes. 1997. Variación fenotípica en el complejo *Poa rigidifolia* asociada al efecto del pastoreo ovino y al ambiente en Tierra del Fuego, Argentina: consecuencia taxonómica. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 421-434
- Goheen J. R., Young T. P., Keesing F. & T. M. Palmer. 2007. Consequences of herbivory by native ungulates for the reproduction of a savanna tree. *Journal of Ecology* 95: 129-138
- Göldel B., Araujo A. C., Kissling W. D. & J. C. Svenning. 2016. Impacts of large herbivores on spinescence and abundance of palms in the Pantanal, Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society* 182: 465-479
- Golluscio R. 2009. Receptividad ganadera: marco teórico y aplicaciones prácticas. *Ecología Austral* 19: 215-232
- Gómez J. M. & R. Zamora. 2002. Thorns as induced mechanical defense in a long-lived shrub (*Hormathophylla spinosa*, Cruciferae). *Ecology* 83: 885-890
- Gómez J. M. 2005. Non-additive effects of herbivores and pollinators on *Erysimum mediohispanicum* (Cruciferae) fitness. *Oecologia* 143: 412-418

- González-Hernández M. P. & F. J. Silva-Pando. 1996. Grazing effects of ungulates in a Galician oak forest. *Forest Ecology & Management* 88: 65-70
- Gordon I. J., Hester A. J. & M. Festa-Bianchet. 2004. The management of wild large herbivores to meet economic, conservation and environmental objectives. *Journal of Applied Ecology* 14: 1021-1031
- Grace J. B. 1999. The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2:1-28
- Griscom H. P., Griscom B.W. & M. S. Ashton. 2009. Forest regeneration from pasture in the dry tropics of Panama: effects of cattle, exotic grass, and forested riparia. *Restoration Ecology* 17: 117-126
- Grulke M. 1994. Propuesta de manejo silvopastoril en el Chaco Salteño. *Quebracho* 2: 5-13
- Haarmeyer D. H., Bösing B. M., Schmiedel U. & J. Dengler. 2010. The role of domestic herbivores in endozoochorous plant dispersal in the arid Knersvlakte, South Africa. *South African Journal of Botany* 76: 359-364
- Hansen M. C., Potapov P. V., Moore R., Hancher M., Turubanova S. A., Tyukavina A., Thau D., Stehman S. V., Goetz S. J., Loveland T. R., Kommareddy A., Egorov A., Chini L., Justice C. O. & J. R. G Townshend. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science* 342: 850-853
- Heitschmidt, R. K., Klement K. D. & M. R. Haferkamp. 2005. Interactive effects of drought and grazing on northern Great Plains rangelands. *Rangeland Ecology and Management* 58: 11-19
- Heshmatti G. A., Facelli J. M. & J. G. Conran. 2002. The piosphere revisited: plant species patterns close to water points in small, fenced paddocks in chenopod shrublands of South Australia. *Journal of Arid Environments* 51: 547-560
- Henríquez C. A. & J. A. Simonetti. 2001. The effect of introduced herbivores upon an endangered tree (*Beilschmiedia miersii* Lauraceae). *Biological Conservation* 98: 69-76
- Hernández-Verdugo S., Gonzáles-Sánchez R. A., Porrás F., Parra-Terraza S., Valdez-Ortiz A., Pacheco-Olvera A. & López-España R. G. 2015. Plasticidad fenotípica de poblaciones de chile silvestre (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) en respuesta a disponibilidad de luz. *Botanical Sciences* 93: 231-240

- Hierro J. L., Branch L. C., Villarreal D. & K. L. Clark. 2000. Predictive equations for biomass and fuel characteristics of Argentine shrubs. *Journal of Range Management* 53: 617-621
- Hobbs N. T. 1996. Modification of ecosystems by ungulates. *The Journal of Wildlife Management* 60: 695-713
- Hughes R. F., Kauffman J. & V. Jaramillo. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of México. *Ecology* 80: 1892-1908
- Iglesias M. R. & A. H. Barchuk. 2010. Estimación de la biomasa aérea de seis leguminosas leñosas del Chaco Árido (Argentina). *Ecología Austral* 20: 71-79
- Iglesias M. R., Barchuk A & M. P. Grilli. 2012. Carbon storage, community structure and canopy cover: a comparison along a precipitation gradient. *Forest Ecology & Management* 265: 218-229
- Janzen D. 1981. *Enterolobium cyclocarpum* seed passage rate and survival in horses, Costa Rican Pleistocene seed dispersal agents. *Ecology* 62: 593-601
- Jeddi K. & M. Chaieb. 2010. Changes in soil properties and vegetation following livestock grazing exclusion in degraded arid environments of South Tunisia. *Flora* 205: 184-189
- Jobbagy E. G. & O. E. Sala. 2000. Controls of grass and shrub aboveground production in the Patagonian Steppe. *Ecological Applications* 10: 541-549
- Joshi M. & Y. S. Rawat. 2011. Net primary productivity and species diversity of herbaceous vegetation in banj-oak (*Quercus leucotrichophora* A. Camus) forest in Kumaun Himalaya, India. *Journal of Mountain Science* 8: 787-793
- Kale M. P & P. S. Roy. 2012. Net primary productivity estimation and its relationships with tree diversity for tropical dry deciduous forests of central India. *Biodiversity Conservation* 21: 1199-1214
- Kauffman J. B. & W. C. Krueger. 1984. Livestock impacts on riparian ecosystems and streamside management implications. *Journal of Range Management* 37: 430-438
- Keller M., Palace M. & G. Hurtt. 2001. Biomass estimation in the Tapajos National Forest, Brazil: examination of sampling and allometric uncertainties. *Forest Ecology & Management* 154: 371-382

- Kraaij T. & S. J. Milton. 2006. Vegetation changes (1995–2004) in semi-arid Karoo shrubland, South Africa: Effects of rainfall, wild herbivores and change in land use. *Journal of Arid Environments* 64: 174-192
- Kuiters A.T., Mohren G. M. J. & S.E. VanWieren. 1996. Ungulates in temperate forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 88: 1-5
- Kunst C., Ledesma R., Basan M., Angella G., Prieto D. & J. Godoy. 2003. Rolado de fachinales e infiltración de agua en el suelo en el Chaco occidental argentino. *Revista de Investigaciones Agropecuarias* 32: 105-122
- Kunst C., Carrizo M. C., Lopez C., Monti E., Arroquy J. & J. Godoy. 2006. Influencia del manejo del pastoreo de majadas caprinas sobre la condición corporal y por la preferencia de especies nativas. *Quebracho* 13: 66-76
- Landsberg J., Lavorel S. & J. Stol. 1999. Grazing response groups among understorey plants in arid rangelands. *Journal of Vegetation Science* 10: 683-696
- Landsberg J., James C. D., Morton S. R., Muller W. J. & J. Stol. 2003. Abundance and composition of plant species along grazing gradients in Australian rangelands. *Journal of Applied Ecology* 40: 1008-1024
- Lange R. T. 1969. The piosphere: sheep track & dung patterns. *Journal of Range Management* 22: 396-400
- Lauenroth W. K., Wade A. A., Williamson M. A., Ross B. E., Kumar S. & D. P. Cariveau. 2006. Uncertainty in calculations of net primary production for grasslands. *Ecosystems* 9: 843-851
- Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J., & T. D. A. Forbes. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 474-478
- Lavorel S. & E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545-556
- Ledesma R., Saracco F., Coria R. D., Epstein F., Gomez A., Kunst C., Ávila M. & J. F. Pensiero. 2017. Guía de forrajeras herbáceas y leñosas del chaco seco: identificación y características para su manejo. Buenas prácticas para una ganadería sustentable. Kit de extensión para el Gran Chaco. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires. 92pp.

- Lezama F., Baeza S., Altesor A., Cesa A., Chaneton E. J. & J. M. Paruelo. 2013. Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science* 25: 8-21
- Lunt I. D., Eldridge D. J., Morgan J. W. & G. B. Witt. 2007. A framework to predict the effects of livestock grazing and grazing exclusion on conservation values in natural ecosystems in Australia. *Australian Journal of Botany* 55: 401-415
- Luo T. X., Li W. H. & H. Z. Zhu. 2002. Estimated biomass and productivity of natural vegetation on the Tibetan Plateau. *Ecological Applications* 12: 980-997
- Macchi L. & H. R. Grau. 2012. Piospheres in the dry Chaco. Contrasting effects of livestock puestos on forest vegetation and bird communities. *Journal of Arid Environments* 87: 176-187
- Malo J. E., Acebes P., Giannoni S. M. & J. Traba. 2011. Feral livestock threatens landscapes dominated by columnar cacti. *Acta Oecologica* 37: 249-255
- Mancilla-Leytón J. M., Cambrollé J., Figueroa M. E. & A. Martín Vicente. 2014. Effects of long-term herbivore exclusion on the preservation of *Thymus albicans*, an endangered endemic Mediterranean species. *Ecological Engineering* 70: 43-49
- McEvoy P. M., Flexen M. & J. H. McAdam. 2006a. The effects of livestock grazing on ground flora in broad leaf woodlands in Northern Ireland. *Forest Ecology & Management* 225: 39-50
- McEvoy P. M., McAdam J. H., Mosquera Losada M. R. & A. Rigueiro-Rodríguez. 2006b. Tree regeneration and sapling damage of pedunculate oak *Quercus robur* in a grazed forest in Galicia NW Spa a comparison of continuous rotational grazing systems. *Agroforestry Systems* 66: 85-92
- McNaughton S. J. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist* 113: 691-703
- McNaughton S. J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40: 329-336
- McNaughton S. J. 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form and coevolution. *The American Naturalist* 124: 863-886

- McNaughton S. J. 1985. Ecology of a grazing ecosystem: The Serengeti. *Ecological Monographs* 55: 259-294
- McNaughton S. J., Oesterheld M., Frank D. A. & K. J. Williams. 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature* 341: 142-1
- Martín G. O., Nicosia M. G. & E. D. Lagomarsino. 1993. Rol forrajero y ecológico de leñosas nativas del NOA. Proc. XIV Grupo Técnico Regional del Cono Sur en Mejoramiento y Utilización de los Recursos Forrajeros del Área Tropical y Subtropical. Santiago del Estero, Argentina, pp. 93-98
- Martín G. O. & E. D. Lagomarsino. 2000. Hábitos alimentarios del bovino Criollo en el Noroeste Argentino, bajo sistemas extensivos de producción. *Therios* 29: 6-12
- Masin E., Nelson C. R. & M. T. Valliant. 2018. Can sheep control invasive forbs without compromising efforts to restore native plants? *Rangeland Ecology & Management* 71: 185-188
- Melillo J. M., McGurie A. D., Kicklighter D. W., Moore B., Vorosmarty C. J. & A. L. Schloss. 1993. Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature* 363: 234-240
- Mello A. L. 2006. Análisis comparativo del área foliar específica de gramíneas dominantes en pastizales naturales bajo régimen contrastantes de pastoreo. Informe de pasantía. 22pp
- Michels G. H., Vieira E. M. & F. Nogueira de Sa. 2012. Short- and long-term impacts of an introduced large herbivore (Buffalo, *Bubalus bubalis* L.) on a neotropical seasonal forest. *European Journal of Forest Research* 131: 965-976
- Milchunas D. G., Sala O. E. & W. K. Lauenroth. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community. *The American Naturalist* 132: 87-106
- Milchunas D., Lauenroth W., Chapman P., & M. Kazempour. 1989. Effects of grazing, topography, and precipitation on the structure of a semiarid grasslands. *Vegetatio* 80: 11-23
- 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

- Milchunas D. G. & I. Noy-Meir. 2002. Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos* 99: 113-130
- Milewski A. V., Young T. P. & D. Madden. 1991. Thorns as induced defenses: experimental evidence. *Oecologia* 86: 70-75
- Miñón D. P., Fumagalli A. & A. Auslender. 1991. Hábitos alimentarios de vacunos y caprinos en un bosque de la Región Chaqueña Semiárida. *Revista Argentina de Producción Animal* 11: 275-283
- Mohseni Saravi M., Chaichi M. R. & B. Attaeian. 2015. Effects of soil compaction by animal trampling on growth characteristics of *Agropyrum repens* (Case Study: Lar Rangeland, Iran). *International Journal of Agriculture & Biology* 7: 909-914
- Morello J. & J. Adámoli. 1974. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco Argentino. Segunda Parte: Vegetación y ambiente de la Provincia del Chaco. INTA. Serie Fitogeográfica 13: 1-130
- Morello J. H. 1983. El Gran Chaco: el proceso de expansión de la frontera agrícola desde el punto de vista ecológico-ambiental. En: Expansión de la frontera agropecuaria y medio ambiente en América Latina (pp. 341-396). Madrid, Spain: United Nations and CIFCA.
- Morello J. & C. Saravia-Toledo. 1959. El bosque chaqueño II. La ganadería y el bosque en el oriente de Salta". *Revista Agronómica del Noroeste Argentino* 3: 209-25
- Nai-Bregaglio M., Pucheta E. & M. Cabido. 2002. El efecto el pastoreo sobre la diversidad florística y estructural en pastizales de montaña del centro de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 613-623
- Naveh Z. & R. H. Whittaker. 1980. Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in Northern Israel and other Mediterranean areas. *Vegetatio* 41: 171-190
- Nelson B. W., Mesquita R., Pereira J. L. G., Souza S. G. A., Batista G. T. & L. B. Couto. 1999. Allometric regressions for improved estimate of secondary forest biomass in the central Amazon. *Forest Ecology & Management* 117: 149-167
- Northup B. K., Zitzer S. F., Archer S., McMurtry C. R. & T. W. Boutton. 2005. Above-ground biomass and carbon and nitrogen content of woody species in a subtropical thorn scrub parkland. *Journal of Arid Environment* 62: 23-43

- Nowak R. S. & M. M. Caldwell. 1984. A test of compensatory photosynthesis in the field: implications for herbivory tolerance. *Oecologia* 61: 311-318
- Noy-Meir I., Gutman M. & Y. Kaplan. 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology* 77: 290-310
- Núñez-Regueiro M. M., Branch L., Fletcher Jr. R. J., Marás G. A., Derlindati E. & A. Tálamo. 2015. Spatial patterns of mammal occurrence in forest strips surrounded by agricultural crops of the Chaco region, Argentina. *Biological Conservation* 187: 19-26
- Obeso J. R. 1997. The induction of spinescence in European holly leaves by browsing ungulates. *Plant Ecology* 129: 149-156
- Ochoa Espinoza J. J., Cantú Ayala C., Estrada Castellón E., González Saldivar F., Uvalle Saucedo J., Jurado E., Chapa Vargas L., Meléndez Jaramillo E. & E. Ortiz Hernández. 2017. Livestock effect on floristic composition and vegetation structure of two desert scrublands in northwest Coahuila, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 62: 138-145
- O'Connor T., Haines L. & H. Snyman. 2001. Influence of precipitation and species composition on phytomass of a semi-arid African grassland. *Journal of Ecology* 89: 850-860
- Oosterheld M. & S. J. McNaughton. 1988. Intraspecific variation in the response of *Themeda triandra* to defoliation: the effect of time of recovery and growth rates on compensatory growth. *Oecologia* 77: 181-186
- Oosterheld M., Loreti J., Semmartin M. & J. M. Paruelo. 1999. Grazing, fire, and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. *Ecosystems of Disturbed Ground*. In: Walker, L.R. (Ed.), *Ecosystems of the World*, vol.16.USA, p.287–306
- Oñatibia G. R. & M. R. Aguiar. 2016. Continuous moderate grazing management promotes biomass production in Patagonian arid rangelands. *Journal of Arid Environments* 125: 73-79
- Oñatibia G.R., Boyero L. & M. R. Aguiar. 2018. Regional productivity mediates the effects of grazing disturbance on plant cover and patch-size distribution in arid and semi-arid communities. *Oikos*
- Opperman J. J. & A. M. Merenlender. 2000. Deer herbivory as an ecological constraint to restoration of degraded riparian corridors. *Restoration Ecology* 8: 41-47

- Osem Y., Perevolotsky A. & J. Kigel. 2002. Grazing effect on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: interactions with small-scale spatial and temporal variation in primary production. *Journal of Ecology* 90: 936-946
- Osem Y., Perevolotsky A. & J. Kigel. 2004. Site productivity and plant size explain the response of annual species to grazing exclusion in a Mediterranean semi-arid rangeland. *Journal of Ecology* 92: 297-309
- Owen-Smith. 1988. *Megaherbivores: The influence of very large body size on ecology.* Cambridge University Press (Cambridge Studies in Ecology Series), 369pp.
- Oztas T., Koc A. & B. Comakli. 2003. Changes in vegetation and soil properties along a slope on overgrazed and eroded rangelands. *Journal of Arid Environments* 55: 93-100
- Painter E. L., Detling J. K. & D. A. Steingraeber. 1989. Grazing history, defoliation, and frequency dependent competition: effects on two North American grasses. *American Journal of Botany* 76: 1368-1379
- Painter E. L., Detling J. K. & D. A. Steingraeber. 1993. Plant morphology and grazing history: Relationships between native grasses and herbivores. *Vegetatio* 106: 37-62
- Pakeman R. J., Engelen J. & J. P. Attwood. 2002. Ecological correlates of endozoochory by herbivores. *Functional Ecology* 16: 296-304
- Pakeman R. J. 2004. Consistency of plant species and trait responses to grazing along a productivity gradient: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 92: 893-905
- Paruelo J. M., Oesterheld M., Di Bella C. M., Arzadum M., Lafontaine J., Cahuepé M. & C. M. Rebella. 2000. Estimation of primary production of subhumid rangelands from remote sensing data. *Applied Vegetation Science* 3: 189-195.
- Pei S., Fu H. & C. Wan. 2008. Changes in soil properties and vegetation following exclosure and grazing in degraded Alxa desert steppe of Inner Mongolia, China. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 124: 33-39
- Pensiero J. F. 1999. Las especies sudamericanas del género *Setaria* (Poaceae, Paniceae). *Darwiniana* 37: 37-151
- Perelman S. B., León E. J. C. & J. P. Bussacca. 1997. Floristic changes related to grazing intensity in a Patagonian shrub steppe. *Ecography* 20: 400-406

- Pérez Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M. S., Cornwell W. K., Craine J. M., Gurvich D. E., Urcelay C., Veneklaas E. J., Reich P. B., Poorter L., Wright I. J., Ray P., Enrico L., Pausas J. G., De Vos A., Buchmann N., Funes G., Quétier F., Hodgson J. G., Thompson K., Morgan H. D., Ter Steege H., Van Der Heijden M. G. A., Blonder B., Poschlod P., Vaieretti M. V., Conti G., Staver M. C., Aquino S. & J. H. C. Cornelissen. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167-234
- Perevolotsky A. & N. G. Seligman. 1998. Role of grazing in Mediterranean rangeland ecosystems: inversion of a paradigm. *Bioscience* 48: 1007-1017
- Pettit N. E., Froend R. H. & P. G. Ladd. 1995. Grazing in remnant woodland vegetation: changes in species composition and life form groups. *Journal of Vegetation Science* 6: 121-130
- Pigliucci M. & A. Kolodynska. 2002. Phenotypic plasticity to light intensity in *Arabidopsis thaliana*: invariance of reaction norms and phenotypic integration. *Evolutionary Ecology* 16: 27-47
- Pigliucci M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *TRENDS in Ecology & Evolution* 20: 481-486
- Podwojewski P., Poulenard J., Zambrana T. & R. Hofstede. 2002. Overgrazing effects on vegetation cover and properties of volcanic ash soil in the páramo of Llangahua and La Esperanza (Tungurahua, Ecuador). *Soil Use & Management* 18: 45-55
- Posada J. M., Aide T. M. & J. Cavelier. 2000. Cattle and weedy shrubs as restoration tools of tropical montane rainforest. *Restoration Ecology* 8: 370-379
- Prober S. M. & K. R. Thiele. 1995. Conservation of the grassy white box woodlands: relative contributions of size and disturbance to floristic composition and diversity of remnants. *Australian Journal of Botany* 43: 349-366
- Pucheta E., Cabido M., Díaz S. & G. Funes. 1998. Floristic composition, biomass, and aboveground net plant production in grazed and protected sites in a mountain grassland of central Argentina. *Acta Oecologica* 19: 97-105
- Pulido F. & M. Díaz. 2005. Regeneration of a Mediterranean oak: a whole-cycle approach. *Ecoscience* 12: 92-102

- Putman R. J. 1996. Ungulates in temperate forest ecosystems: perspectives and recommendations for future research. *Forest Ecology & Management* 88: 205-214
- Raffaele E., Veblen T. T., Blackhall M. & N. Tercero Bucardo. 2011. Synergistic influences of introduced herbivores and fire on vegetation change in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 22: 59-71
- Ramírez-Marcial N., González-Espinosa M. & G. Williams-Linera. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forests in Chiapas Mexico. *Forest Ecology & Management* 154: 311-326
- Rebollo S., Milchunas D. G., Stapp P., Augustine D. J. & J. D. Derner. 2013. Disproportionate effects of non-colonial small herbivores on structure and diversity of grassland dominated by large herbivores. *Oikos* 122: 1757-1767
- REDAF (Red Agroforestal del Chaco).1999. Estudio Integral de la Región del Parque Chaqueño. Ministerio de Desarrollo Social y Medio Ambiente. Buenos Aires, Argentina, (En español).
- Reid R. & J. Ellis. 1995. Impacts of pastoralism on woodlands in South Turkana, Kenya: livestock mediated tree recruitment. *Ecological Applications* 5: 978-992
- Reimoser F. & H. Gossow. 1996. Impact of ungulates on forest vegetation and its dependence on the silvicultural system. *Forest Ecology & Management* 88:107-119
- Reimoser F., Armstrong H. & R. Suchant. 1999. Measuring forest damage of ungulates: what should be considered. *Forest Ecology & Management* 120: 47-58
- Riedel J. L., Bernués A. & I. Casasús. 2013. Livestock grazing impacts on herbage and shrub dynamics in a Mediterranean Natural Park. *Rangeland Ecology & Management* 66: 224-233
- Riginos C. & M. T. Hoffman. 2003. Changes in population biology of two succulent shrubs along a grazing gradient. *Journal of Applied Ecology* 40: 615-625
- Rohner C. & D. Ward. 1999. Large mammalian herbivores and the conservation of arid Acacia stands in the Middle East. *Conservation Biology* 13: 1162-1171
- Roques K. G., O'Connor T. G. & A. R. Watkinson. 2001. Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall, and density dependence. *Journal of Applied Ecology* 38: 268-280

- Rueda C. V., Baldi G., Veron S. G. & E. G. Jobbágy. 2013. Apropiación humana de la producción primaria en el Chaco Seco. *Ecología Austral* 23: 44-54
- Rusch G. M. & M. Oesterheld. 1997. Relationship between productivity and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grasslands. *Oikos* 78: 519-526
- Sadat Ebrahimi S., Pourbabaci H., Potheir D., Omidi A. & J. Torkaman. 2014. Effect of livestock grazing and human uses on herbaceous species diversity in oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) forests, Guilan, Masal, northern Iran. *Journal of Forestry Research* 25: 455-462
- Sala O. E., Oesterheld M., Leon R. J. C. & A. Soriano. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67: 27-32
- Sala O. E., Parton W. J., Lauenroth W. K. & L. A. Joyce. 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology* 69: 40-45
- Salgado Negret B. 2016. La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 238 pp.
- Sampaio E. V. S. B. & G. C. Silva. 2005. Biomass equations for Brazilian semiarid caatinga plants. *Acta Botánica Brasilica* 19: 935-943
- Saravia Toledo C. 1990. Guía preliminar de recursos forrajeros arbóreos de la región chaqueña semiárida. Oficina regional de la FAO para américa latina y el caribe, Santiago, Chile, 50 pp.
- Scarnecchia D. L. 1990. Concepts of carrying capacity and substitution ratios: a systems viewpoint. *Journal of Range Management* 43: 553-555
- Schlichting C. D. 1986. The evolution of the phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics* 17: 667-693
- Schulz T. T. & W. C. Leininger. 1990. Difference in riparian vegetation structure between grazed and ungrazed areas and exclosures. *Journal of Range Management* 43: 295-299
- Schulz K., Guschal M., Kowarik I. & J. S. Almeida-Cortez. 2018. Grazing, forest density, and carbon storage: towards a more sustainable land use in Caatinga dry forests of Brazil. *Regional Environmental Change* 1-13

- Schupp E. W. 1993. Quantity, quality, and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 15-2
- Schwabe A., Süß K. & C. Storm. 2013. What are the long-term effects of livestock grazing in steppic sandy grassland with high conservation value? Results from a 12-year field study. *Tuexenia* 33: 189-212
- Semmartin M. & M. Oesterheld. 2001. Effects of grazing pattern and nitrogen availability on primary production. *Oecologia* 126: 225-230
- Seybold C. A., Herrick J. E. & J. J. Brejda. 1999. Soil resilience: a fundamental component of soil quality. *Soil Science* 164: 224-234
- Silva J. F., Zambrano A. & M. R. Fariñas. 2001. Increase in the woody component of seasonal savannas under different fire regimes in Calabozo, Venezuela. *Journal of Biogeography* 28: 977-983
- Singh J. S., Lauenroth W. K. & R. K. Steinhorst. 1975. Review and assessment of various techniques for estimating net aerial primary production in grasslands from harvest data. *Botanical review* 41: 181-232
- Spooner P., Lunt I. & W. Robinson. 2002. Is fencing enough? The short-term effects of stock exclusion in remnant grassy woodlands in southern NSW. *Ecological Management & Restoration* 3: 117-126
- Stowe K. A., Marquis R. J., Hochwender C. G. & E. L. Simms. 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology & Systematics* 31: 565-595
- Strauss S. Y. & A. A. Agrawal. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 179-185
- Sultan S. E. 1987. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evolutionary Biology* 21: 127-178
- Sultan S. E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* 5: 537-542
- Táلامo A. & S. M. Cáziani. 2003. Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *Forest Ecology & Management* 184: 79-92

- Tálamó A. 2006. Biodiversidad de plantas leñosas y disturbios humanos en el bosque chaqueño semiárido: efectos del aprovechamiento forestal. Tesis Doctorado de la Universidad de Buenos Aires
- Tálamó A., Trucco C. E. & S. M. Caziani. 2009. Vegetación leñosa de un camino abandonado del Chaco semiárido en relación a la matriz de vegetación circundante y el pastoreo. *Ecología Austral* 19: 157-165
- Tálamó A., López de Casenave J. & S. M. Caziani. 2012. Components of woody plant diversity in semi-arid Chaco forests with heterogeneous land use and disturbance histories. *Journal of Arid Environments* 85: 79-85
- Tálamó A., Barchuk A., Cardozo S., Trucco C., Maras G. & C. Trigo. 2015a. Direct vs. indirect facilitation (herbivore-mediated) among woody plants in a semiarid Chaco forest: a spatial association approach. *Austral Ecology* 40: 573-580
- Tálamó A., Barchuk A. H., Garibaldi L. A., Trucco C. E., Cardozo S. & F. Mohr. 2015b. Disentangling the effects of shrubs and herbivores on tree regeneration in a dry Chaco forest (Argentina). *Oecologia* 178: 847-854
- Tasker E. M. & R. A. Bradstock. 2006. Influence of cattle grazing practices on forest understorey structure in north-eastern New South Wales. *Austral Ecology* 31: 490-502
- Teich I., Cingolani A., Renison D., Hensen I. & M. Giorgis. 2005. Do domestic herbivores retard *Polylepis australis* Bitt. woodland recovery in the mountains of Córdoba, Argentina? *Forest Ecology & Management* 219: 229-241
- Tercero-Bucardo N., Kitzberger T., Veblen T. T. & E. Raffaele. 2007. A field experiment on climatic and herbivore impacts on post-fire tree regeneration in northwestern Patagonia. *Journal of Ecology* 95: 771-779
- The Nature Conservancy (TNC), Fundación Vida Silvestre Argentina (FVSA), Fundación para el Desarrollo Sustentable del Chaco & Wildlife Conservation Society Bolivia (WCS). 2005. Evaluación Ecorregional del Gran Chaco Americano / Gran Chaco Americano Ecoregional Assessment, pp. 24. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina
- Tomlinson K. W., van Langevelde F., Ward D., Prins H. H. T., de Bie S., Vosman B., Sampaio E. V. S. & F. J. Sterck. 2016. Defence against vertebrate herbivores trades off

- into architectural and low nutrient strategies amongst savanna Fabaceae species. *Oikos* 125: 126-136
- Tongway D. J. 1995. Monitoring soil productive potential. *Environmental Monitoring and Assessment* 37: 303-318
- Torella S. A. & J. Adámoli. 2006. Situación ambiental de la ecoregión del Chaco seco. In: 'Brown, A., Martínez Ortiz, U., Acerbi, M., and Corcuera, J. (2005). La situación ambiental Argentina. pp. 75-82. Ed. Fundación Vida Silvestre Argentina, (Buenos Aires, Argentina)
- Török P., Valkó O., Deák B., Kelemen A., Tóth E. & B. Tóthmérész. 2016. Managing for species composition or diversity? Pastoral and free grazing systems in alkali steppes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 234: 23-30
- Torrano L. & J. Valderrábano. 2004. Review. Impact of grazing on plant communities in forestry áreas. *Spanish Journal of Agricultural Research* 2: 93-105
- Torres R. C. & D. Renison. 2015. Effects of vegetation and herbivores on regeneration of two tree species in a seasonally dry forest. *Journal of Arid Environments* 121: 59-66
- Torres R., Gasparri N. I., Blendinger P. G. & H. R. Grau. 2014. Land use and land-cover effects on regional biodiversity distribution in a subtropical dry forest: a hierarchical integrative multi-taxa study. *Regional Environmental Change* 14: 1549-1561
- Trigo C. B., Tálamo A., Núñez-Regueiro M. M., Derlindati E. J., Marás G. A., Barchuk A. H. & A. Palavecino. 2017. A woody plant community & tree-cacti associations change with distance to a water source in a dry Chaco forest of Argentina. *The Rangeland Journal* 39: 15-23
- Valone T. J., Meyer M., Brown J. H. & R. M. Chew. 2002. Timescale of perennial grass recovery in desertified arid grasslands following livestock removal. *Conservation Biology* 16: 995-1002
- Valladares F., Gianoli E. & J. M. Gómez. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist* 176: 749-763
- Vallejos M., Volante J. M., Mosciaro M. J., Vale L. M., Bustamante M. L. & J. M. Páruelo. 2014. Transformation dynamics of the natural cover in the Dry Chaco ecoregión: A plot level geo-database from 1976 to 2012. *Journal of Arid Environments* 123: 1-9

- Vázquez D. P. & D. Simberloff. 2004. Indirect effects of an introduced ungulate on pollination and reproduction. *Ecological Monographs* 74: 281-308
- Via S. & R. Lande. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39: 505-522
- Villalobos A. E. & S. M. Zalba. 2010. Continuous feral horse grazing and grazing exclusion in mountain pampean grasslands in Argentina. *Acta Oecologica* 36: 514-519
- Villalobos A. E. 2013. El sobrepastoreo del ganado doméstico como disparador de la arbustización. *BioScriba* 6: 51-57
- Violle C., Navas M. L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I. & E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892
- Volante J. N., Alcaraz-Segura D., Mosciaro M. J., Viglizzo E. F. & J. M. Paruelo. 2012. Ecosystem functional changes associated with land clearing in NW Argentina. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 154: 12-22
- Wardle D. A., Bardgett R., Klironomos J. N., Setälä H., van der Putten W. H. & D. H. Wall. 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304: 1629-1633
- Wassie A., Sterck F. J., Teketay D. & F. Bongers. 2009. Effects of livestock exclusion on tree regeneration in church forests of Ethiopia. *Forest Ecology & Management* 257: 765-772.
- Waters C. M., Orgill S. E., Melville G. J., Toole I. D. & W. J. Smith. 2016. Management of Grazing Intensity in the Semi-Arid Rangelands of Southern Australia: Effects on Soil and Biodiversity. *Land Degradation & Development* 28: 1363-1375
- Weisberg P. J. & H. Bugmann. 2003. Forest dynamics and ungulate herbivory: from leaf to landscape. *Forest Ecology & Management* 181: 1-12.
- West-Eberhard J. 1989. Phenotypic Plasticity and the Origins of Diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 20: 249-78
- Westoby M. 1989. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant & Soil* 199: 213-227

- Wang S., Zhou L., Chen J., Ju W., Feng X. & W. Wu. 2011. Relationships between net primary productivity and stand age for several forest types and their influence on China's carbon balance. *Journal of Environmental Management* 92: 1651-1662
- Whittaker R. H. 1961. Estimation of net primary production of forest and shrub communities. *Ecology* 42: 177-180
- White M. A. 2012. Long-term effects of deer browsing: composition, structure and productivity in a northeastern Minnesota old-growth forest. *Forest Ecology and Management* 269: 222-228.
- Whitworth-hulse J. I., Cingolani A. M., Zeballos S. R., Poca M. & D. E. Gurvich. 2016. Does grazing induce intraspecific trait variation in plants from a sub-humid mountain ecosystem? *Austral Ecology* 41: 745-755
- Winkel V. & B. Roundy. 1991. Effects of cattle trampling and mechanical seedbed preparation on grass seedling emergence. *Journal of Range Management* 44: 176-180
- Wright I. J., Reich P. B., Westoby M., Ackerly D. D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen J. H., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P. K., Gulias J., Hikosaka K., Lamont B. B., Lee T., Lee W., Lusk C., Midgley J. J., Navas M. L., Niinemets U., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Poot P., Prior L., Pyankov V. I., Roumet C., Thomas S. C., Tjoelker M. G., Veneklaas E. J. & R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-7
- Yates C. J., Hobbs R. J. & L. Atkins. 2000a. Establishment of perennial shrub and tree species in degraded *Eucalyptus salmonophloia* (Salmon Gum) remnant woodlands: Effects of restoration treatments. *Restoration Ecology* 8: 135-143.
- Yates C. J., Norton D. A. & R. J. Hobbs. 2000b. Grazing effects on plant cover, soil and microclimate in fragmented woodlands in south-western Australia: implications for restoration. *Austral Ecology* 25: 36-47.
- Young T. P., Okello B. D., Kinyua D. & T. M. Palmer. 1997. KLEE: A long-term multi-species herbivore exclusion experiment in Laikipia, Kenya. *African Journal of Range and Forage Science* 14: 94-102
- Young T. P. & B. D. Okello. 1998. Relaxation of an induced defense after exclusion of herbivores: spines on *Acacia drepanolobium*. *Oecologia* 115: 508-513

- Young T. P., Stanton M. L. & C. E. Christian. 2003. Effects of natural and simulated herbivory on spine lengths of *Acacia drepanolobium* in Kenya. *Oikos* 101: 171-179
- Zhao W., Chen S. P., Han X. G. & G. H. Lin. 2009. Effects of long-term grazing on the morphological and functional traits of *Leymus chinensis* in the semiarid grassland of Inner Mongolia, China. *Ecological Research* 24: 99-108
- Zhao J., Yan X., Guo J. & G. Jia. 2012. Evaluating spatial - temporal dynamics of net primary productivity of different forest types in northeastern China based on improved FORCCHN. *Plos One* 7: e48131
- Zimmermann H., Renison D., Leyer I. & I. Hensen. 2009. Do we need livestock grazing to promote *Polylepis australis* tree recruitment in the Central Argentinean Mountains? *Ecological Research* 24: 1075-1081
- Zuloaga & Morrone (Eds). 2012. Flora del Como Sur. Edición online. <http://www2.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/Especies.asp>

ANEXO

ANEXO 1: Salidas de InfoStat para todos los análisis realizados en los distintos capítulos.

Capítulo II: “Estructura de la comunidad de plantas”

Arbustos

*Riqueza

Prueba T (muestras apareadas)

Obs(1)	Obs(2)	N	media(dif)	Media(1)	Media(2)	DE(dif)	LI(95%)	LS(95%)	T	Bilateral
AD	AF	5	-75,10	452,15	527,25	182,84	-302,12	151,92	-0,92	0,4104

*Abundancia

Prueba T (muestras apareadas)

Obs(1)	Obs(2)	N	media(dif)	Media(1)	Media(2)	DE(dif)	LI(95%)	LS(95%)	T	Bilateral
AD	AF	5	-75,10	452,15	527,25	182,84	-302,12	151,92	-0,92	0,4104

*Diversidad

Prueba T (muestras apareadas)

Obs(1)	Obs(2)	N	media(dif)	Media(1)	Media(2)	DE(dif)	T	Bilateral
AD	AF	5	0,20	1,30	1,11	0,21	2,06	0,1081

Suculentas

*Riqueza

Prueba T (muestras apareadas)

Obs(1)	Obs(2)	N	media(dif)	Media(1)	Media(2)	DE(dif)	T	Bilateral
AD	AF	5	1,20	3,00	1,80	1,10	2,45	0,0705

*Abundancia

Prueba T (muestras apareadas)

Obs(1)	Obs(2)	N	media(dif)	Media(1)	Media(2)	DE(dif)	T	Bilateral
AD	AF	5	-34,30	175,10	209,40	67,45	-1,14	0,3190

*Diversidad

Prueba T (muestras apareadas)

Obs(1)	Obs(2)	N	media(dif)	Media(1)	Media(2)	DE(dif)	T	Bilateral
AD	AF	5	0,10	0,16	0,06	0,12	1,95	0,1230

Hierbas

Latifoliadas

***Riqueza**

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Riqueza	20	0,78	0,65	27,61

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	129,90	7	18,56	6,13	0,0032
Bloque	61,70	4	15,43	5,10	0,0123
Tratamiento	3,20	1	3,20	1,06	0,3240
Epoca	64,80	1	64,80	21,42	0,0006
Tratamiento*Epoca	0,20	1	0,20	0,07	0,8014
Error	36,30	12	3,03		
Total	166,20	19			

Test:Tukey Alfa=0,05 DMS=1,69472

Error: 3,0250 gl: 12

Epoca	Medias	n	E.E.	
Seca	4,50	10	0,55	A
Humeda	8,10	10	0,55	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p > 0,05)

***Abundancia**

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Abundancia	20	0,84	0,74	39,80

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	27,58	7	3,94	8,82	0,0006
Bloque	24,70	4	6,17	13,82	0,0002
Tratamiento	0,33	1	0,33	0,74	0,4054
Epoca	2,54	1	2,54	5,68	0,0346
Tratamiento*Epoca	0,01	1	0,01	0,01	0,9063
Error	5,36	12	0,45		
Total	32,94	19			

Test:Tukey Alfa=0,05 DMS=0,65135

Error: 0,4468 gl: 12

Epoca	Medias	n	E.E.	
Seca	1,32	10	0,21	A
Humeda	2,04	10	0,21	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p > 0,05)

Enredaderas

*Riqueza

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Riqueza	20	0,68	0,50	74,73

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	34,85	7	4,98	3,71	0,0227
Bloque	12,70	4	3,18	2,37	0,1113
Tratamiento	0,05	1	0,05	0,04	0,8502
Epoca	18,05	1	18,05	13,45	0,0032
Tratamiento*Epoca	4,05	1	4,05	3,02	0,1079
Error	16,10	12	1,34		
Total	50,95	19			

Test:Tukey Alfa=0,05 DMS=1,12864

Error: 1,3417 gl: 12

Epoca Medias n E.E.

Seca 0,60 10 0,37 A

Humeda 2,50 10 0,37 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

*Abundancia

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Abundancia	20	0,58	0,33	136,16

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	1,64	7	0,23	2,36	0,0917
Bloque	0,84	4	0,21	2,11	0,1422
Tratamiento	0,03	1	0,03	0,35	0,5644
Epoca	0,60	1	0,60	6,07	0,0298
Tratamiento*Epoca	0,16	1	0,16	1,64	0,2249
Error	1,19	12	0,10		
Total	2,84	19			

Test:Tukey Alfa=0,05 DMS=0,30734

Error: 0,0995 gl: 12

Epoca Medias n E.E.

Seca 0,06 10 0,10 A

Humeda 0,41 10 0,10 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Gramíneas

*Riqueza

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Riqueza	20	0,88	0,82	25,34

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	29,85	7	4,26	13,12	0,0001
Bloque	4,50	4	1,13	3,46	0,0422
Tratamiento	18,05	1	18,05	55,54	<0,0001
Epoca	6,05	1	6,05	18,62	0,0010
Tratamiento*Epoca	1,25	1	1,25	3,85	0,0735
Error	3,90	12	0,33		
Total	33,75	19			

Test: Tukey Alfa=0,05 DMS=0,55549

Error: 0,3250 gl: 12

Tratamiento Medias n E.E.

Af 1,30 10 0,18 A

Ad 3,20 10 0,18 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Test: Tukey Alfa=0,05 DMS=0,55549

Error: 0,3250 gl: 12

Epoca Medias n E.E.

Seca 1,70 10 0,18 A

Humeda 2,80 10 0,18 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

*Abundancia

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Abundancia	20	0,65	0,44	74,01

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	27,72	7	3,96	3,18	0,0381
Bloque	2,92	4	0,73	0,59	0,6791
Tratamiento	24,61	1	24,61	19,74	0,0008
Epoca	0,01	1	0,01	0,01	0,9170
Tratamiento*Epoca	0,17	1	0,17	0,13	0,7207
Error	14,96	12	1,25		
Total	42,68	19			

Test:Tukey Alfa=0,05 DMS=1,08794

Error: 1,2466 gl: 12

Tratamiento	Medias	n	E.E.
Af	0,40	10	0,35 A
Ad	2,62	10	0,35 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

*Diversidad por índice de Shannon (las tres categorías juntas)

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Indice shanon	20	0,88	0,81	12,46

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	3,37	7	0,48	12,25	0,0001
Bloque	2,33	4	0,58	14,84	0,0001
Tratamiento	0,04	1	0,04	1,01	0,3349
Epoca	0,92	1	0,92	23,45	0,0004
Tratamiento*Epoca	0,08	1	0,08	1,93	0,1903
Error	0,47	12	0,04		
Total	3,84	19			

Test:Tukey Alfa=0,05 DMS=0,19304

Error: 0,0392 gl: 12

Epoca	Medias	n	E.E.
Seca	1,38	10	0,06 A
Humeda	1,80	10	0,06 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Estructura Horizontal

*Arbustos

Prueba T (muestras apareadas)

Obs(1)	Obs(2)	N	media(dif)	Media(1)	Media(2)	DE(dif)	T	Bilateral
Excluido	Pastoreado	5	0,06	0,35	0,29	0,08	1,82	0,1427

*Hierbas

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Coef. de Var.	20	0,55	0,29	23,50

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	0,44	7	0,06	2,12	0,1202
Bloque	0,40	4	0,10	3,37	0,0457
Tratamiento	4,4E-03	1	4,4E-03	0,15	0,7068
Epoca	0,04	1	0,04	1,24	0,2879
Tratamiento*Epoca	4,3E-04	1	4,3E-04	0,01	0,9062
Error	0,36	12	0,03		
Total	0,80	19			

Estructura Vertical

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
%promedio	60	0,82	0,75	36,11

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	4474,98	15	298,33	12,97	<0,0001
Bloque	878,33	4	219,58	9,55	<0,0001
Epoca	419,42	1	419,42	18,24	0,0001
Tratamiento	770,42	1	770,42	33,50	<0,0001
Estrato	1603,40	2	801,70	34,86	<0,0001
Epoca*Tratamiento	80,61	1	80,61	3,51	0,0678
Epoca*Estrato	293,81	2	146,90	6,39	0,0037
Tratamiento*Estrato	423,40	2	211,70	9,21	0,0005
Epoca*Tratamiento*Estrato	5,60	2	2,80	0,12	0,8857
Error	1011,84	44	23,00		
Total	5486,81	59			

Test:Tukey Alfa=0,05 DMS=2,49539

Error: 22,9963 gl: 44

Epoca	Medias	n	E.E.	
Seca	10,64	30	0,88	A
Humeda	15,92	30	0,88	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p > 0,05)

Test:Tukey Alfa=0,05 DMS=2,49539

Error: 22,9963 gl: 44

Tratamiento	Medias	n	E.E.	
Af	9,70	30	0,88	A
Ad	16,86	30	0,88	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p > 0,05)

Test:Tukey Alfa=0,05 DMS=3,67813

Error: 22,9963 gl: 44

Estrato	Medias	n	E.E.	
II	9,59	20	1,07	A
III	9,66	20	1,07	A
I	20,59	20	1,07	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p > 0,05)

Test:Tukey Alfa=0,05 DMS=4,67532

Error: 22,9963 gl: 44

Epoca	Tratamiento	Medias	n	E.E.	
Seca	Af	8,21	15	1,24	A
Humeda	Af	11,18	15	1,24	A B
Seca	Ad	13,06	15	1,24	B
Humeda	Ad	20,67	15	1,24	C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p > 0,05)

Test:Tukey Alfa=0,05 DMS=6,38857

Error: 22,9963 gl: 44

Epoca	Estrato	Medias	n	E.E.	
Seca	II	8,45	10	1,52	A
Seca	III	8,64	10	1,52	A
Humeda	III	10,68	10	1,52	A
Humeda	II	10,73	10	1,52	A
Seca	I	14,82	10	1,52	A
Humeda	I	26,36	10	1,52	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Test:Tukey Alfa=0,05 DMS=6,38857

Error: 22,9963 gl: 44

Tratamiento	Estrato	Medias	n	E.E.	
Af	II	6,73	10	1,52	A
Af	III	8,91	10	1,52	A B
Ad	III	10,41	10	1,52	A B
Ad	II	12,45	10	1,52	A B
Af	I	13,45	10	1,52	B
Ad	I	27,73	10	1,52	C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Compactación del suelo

Prueba T (muestras apareadas)

Obs(1)	Obs(2)	N	media(dif)	Media(1)	Media(2)	DE(dif)	T	Bilateral
Ad	Af	5	-0,34	1,43	1,77	0,63	-1,20	0,2963

Suelo desnudo

Prueba T (muestras apareadas)

Obs(1)	Obs(2)	N	media(dif)	Media(1)	Media(2)	DE(dif)	T	Bilateral
Excluido	Pastoreado	5	-11,32	18,02	29,34	7,32	-3,46	0,0259

Capítulo III: Rasgos funcionales de especies dominantes

Acacia praecox (garabato)

*Densidad de espinas

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Densidad de espinas	50	0,16	0,00	59,13

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	1686,82	13	129,76	0,53	0,8901	
Bloque	335,73	4	83,93	0,34	0,8471	
Ad.Af	0,60	1	0,60	3,6E-03	0,9537	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	1350,48	8	168,81	0,69	0,6978	
Error	8810,34	36	244,73			
Total	10497,16	49				

*Largo de espinas

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
LN Largo de espinas	50	0,37	0,14	32,69

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	1,03	13	0,08	1,61	0,1272	
Bloque	0,21	4	0,05	1,08	0,3825	
Ad.Af	0,40	1	0,40	7,76	0,0237	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	0,42	8	0,05	1,06	0,4140	
Error	1,78	36	0,05			
Total	2,81	49				

Test: Tukey Alfa=0,05 DMS=0,14892

Error: 0,0521 gl: 8

Ad.Af Medias n E.E.

Ad 0,59 25 0,05 A

Af 0,77 25 0,05 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

*Largo de ramas

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Largo de rama	50	0,50	0,32	20,05

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	13398,74	13	1030,67	2,80	0,0073	
Bloque	4476,40	4	1119,10	3,04	0,0293	
Ad.Af	6526,53	1	6526,53	21,79	0,0016	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	2395,81	8	299,48	0,81	0,5946	
Error	13234,97	36	367,64			
Total	26633,71	49				

Test: Tukey Alfa=0,05 DMS=11,28720

Error: 299,4760 gl: 8

Ad.Af Medias n E.E.

Ad 84,20 25 3,46 A

Af 107,05 25 3,46 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

*N° de ramificaciones

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
LN N° de ramificaciones	50	0,16	0,00	17,56

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	0,75	13	0,06	0,53	0,8916	
Bloque	0,40	4	0,10	0,91	0,4681	
Ad.Af	0,03	1	0,03	0,87	0,3779	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	0,32	8	0,04	0,36	0,9332	
Error	3,95	36	0,11			
Total	4,71	49				

Celtis ehrenbergiana (tala)

*Densidad de espinas

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Densidad de espinas	50	0,22	0,00	31,01

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	2277,14	13	175,16	0,78	0,6789	
Bloque	560,84	4	140,21	0,62	0,6504	
Ad.Af	179,24	1	179,24	0,93	0,3624	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	1537,07	8	192,13	0,85	0,5652	
Error	8125,92	36	225,72			
Total	10403,06	49				

*Largo de espinas

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Largo de espinas	50	0,54	0,37	17,23

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	227,52	13	17,50	3,23	0,0027	
Bloque	179,86	4	44,96	8,29	0,0001	
Ad.Af	0,18	1	0,18	0,03	0,8646	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	47,47	8	5,93	1,09	0,3897	
Error	195,26	36	5,42			
Total	422,78	49				

*Largo de ramas

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Largo de rama	50	0,32	0,07	19,02

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	4082,80	13	314,06	1,30	0,2559	
Bloque	2583,01	4	645,75	2,68	0,0470	
Ad.Af	8,00	1	8,00	0,04	0,8411	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	1491,79	8	186,47	0,77	0,6279	
Error	8673,79	36	240,94			
Total	12756,59	49				

*N° de ramificaciones

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
N° de ramificaciones	50	0,34	0,11	34,39

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	544,23	13	41,86	1,45	0,1857	
Bloque	70,49	4	17,62	0,61	0,6584	
Ad.Af	79,38	1	79,38	1,61	0,2401	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	394,36	8	49,30	1,71	0,1308	
Error	1040,71	36	28,91			
Total	1584,94	49				

*A.F.

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
AF	50	0,40	0,18	35,75

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	20,36	13	1,57	1,83	0,0759	
Bloque	9,66	4	2,42	2,82	0,0390	
Ad.Af	5,64	1	5,64	8,94	0,0173	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	5,05	8	0,63	0,74	0,6578	
Error	30,81	36	0,86			
Total	51,17	49				

Test: Tukey Alfa=0,05 DMS=0,51831

Error: 0,6315 gl: 8

Ad.Af Medias n E.E.

Af 2,25 25 0,16 A

Ad 2,92 25 0,16 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

*C.F.M.S.

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
CFMS	50	0,26	0,00	29,65

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	0,12	13	0,01	0,95	0,5169	
Bloque	0,06	4	0,01	1,58	0,1998	
Ad.Af	1,3E-03	1	1,3E-03	0,18	0,6796	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	0,06	8	0,01	0,73	0,6623	
Error	0,34	36	0,01			
Total	0,46	49				

*A.F.E.

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
AFE	50	0,19	0,00	35,19

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	25366,99	13	1951,31	0,65	0,7922	
Bloque	11245,39	4	2811,35	0,94	0,4509	
Ad.Af	6,48	1	6,48	3,7E-03	0,9532	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	14115,12	8	1764,39	0,59	0,7785	
Error	107433,05	36	2984,25			
Total	132800,04	49				

Wisadula densiflora

*Altura

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Altura	100	0,44	0,27	39,14

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	16382,98	23	712,30	2,55	0,0012	
Bloque	4152,34	4	1038,09	3,72	0,0080	
Ad.Af	7413,21	1	7413,21	27,70	0,0001	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	4817,43	18	267,64	0,96	0,5130	
Error	21189,46	76	278,81			
Total	37572,44	99				

Test: Tukey Alfa=0,05 DMS=6,87403

Error: 267,6350 gl: 18

Ad.Af Medias n E.E.

Af 34,05 50 2,31 A

Ad 51,27 50 2,31 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

*AF

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
AF	50	0,33	0,09	23,29

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	75,14	13	5,78	1,39	0,2138	
Bloque	31,19	4	7,80	1,87	0,1372	
Ad.Af	0,29	1	0,29	0,05	0,8229	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	43,66	8	5,46	1,31	0,2708	
Error	150,19	36	4,17			
Total	225,33	49				

*CFMS

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
CFMS	50	0,17	0,00	28,80

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	0,06	13	4,3E-03	0,59	0,8488	
Bloque	0,01	4	1,6E-03	0,22	0,9247	
Ad.Af	6,6E-04	1	6,6E-04	0,11	0,7508	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	0,05	8	0,01	0,83	0,5816	
Error	0,26	36	0,01			
Total	0,32	49				

*AFE

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
AFE	50	0,17	0,00	31,15

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	38919,47	13	2993,81	0,56	0,8717	
Bloque	12530,94	4	3132,73	0,58	0,6777	
Ad.Af	2719,55	1	2719,55	0,92	0,3658	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	23668,99	8	2958,62	0,55	0,8111	
Error	193807,64	36	5383,55			
Total	232727,11	49				

Stenandrium dulce

*AF

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
AF	50	0,36	0,13	21,44

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	142,41	13	10,95	1,55	0,1455	
Bloque	102,90	4	25,72	3,65	0,0135	
Ad.Af	2,44	1	2,44	0,53	0,4890	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	37,08	8	4,63	0,66	0,7243	
Error	253,66	36	7,05			
Total	396,08	49				

*CFMS

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
CFMS	50	0,27	0,00	12,77

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	0,01	13	7,7E-04	1,00	0,4720	
Bloque	0,01	4	1,5E-03	1,91	0,1299	
Ad.Af	7,9E-06	1	7,9E-06	0,02	0,9044	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	4,1E-03	8	5,1E-04	0,67	0,7165	
Error	0,03	36	7,7E-04			
Total	0,04	49				

*AFE

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
AFE	50	0,22	0,00	15,26

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	5194,75	13	399,60	0,79	0,6645	
Bloque	3368,90	4	842,23	1,67	0,1789	
Ad.Af	289,91	1	289,91	1,51	0,2541	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	1535,94	8	191,99	0,38	0,9242	
Error	18184,05	36	505,11			
Total	23378,80	49				

Setaria nicorae

*Altura normal

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Altura normal	100	0,56	0,42	27,65

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	7460,57	23	324,37	4,13	<0,0001	
Bloque	2223,44	4	555,86	7,08	0,0001	
Ad.Af	3975,30	1	3975,30	56,71	<0,0001	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	1261,83	18	70,10	0,89	0,5879	
Error	5963,56	76	78,47			
Total	13424,13	99				

Test: Tukey Alfa=0,05 DMS=3,51806

Error: 70,1014 gl: 18

Ad.Af Medias n E.E.

Af 25,73 50 1,18 A

Ad 38,34 50 1,18 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

*Altura de la inflorescencia

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Altura inflorescencia	100	0,56	0,42	59,72

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	25319,01	23	1100,83	4,15	<0,0001	
Bloque	7040,65	4	1760,16	6,64	0,0001	
Ad.Af	14488,13	1	14488,13	68,80	<0,0001	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	3790,23	18	210,57	0,79	0,7002	
Error	20140,60	76	265,01			
Total	45459,61	99				

Test: Tukey Alfa=0,05 DMS=6,09728

Error: 210,5683 gl: 18

Ad.Af Medias n E.E.

Af 15,22 50 2,05 A

Ad 39,30 50 2,05 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

*AF

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
AF	50	0,20	0,02	42,73

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	27,35	9	3,04	1,12	0,3691
Bloque	22,84	4	5,71	2,11	0,0974
Ad.Af	0,01	1	0,01	4,2E-03	0,9488
Individuo	4,51	4	1,13	0,42	0,7957
Error	108,19	40	2,70		
Total	135,54	49			

*CFMS

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
CFMS	50	0,24	0,00	28,98

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	0,14	13	0,01	0,86	0,5979	
Bloque	0,06	4	0,01	1,13	0,3593	
Ad.Af	0,05	1	0,05	9,82	0,0139	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	0,04	8	4,8E-03	0,38	0,9269	
Error	0,46	36	0,01			
Total	0,61	49				

Test:Tukey Alfa=0,05 DMS=0,04533

Error: 0,0048 gl: 8

Ad.Af Medias n E.E.

Af 0,36 25 0,01 A

Ad 0,42 25 0,01 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

*AFE

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
AFE	50	0,31	0,06	38,94

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	48423,76	13	3724,90	1,25	0,2876	
Bloque	14914,45	4	3728,61	1,25	0,3074	
Ad.Af	15999,26	1	15999,26	7,31	0,0269	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	17510,05	8	2188,76	0,73	0,6611	
Error	107371,81	36	2982,55			
Total	155795,57	49				

Test:Tukey Alfa=0,05 DMS=30,51433

Error: 2188,7563 gl: 8

Ad.Af Medias n E.E.

Ad	122,36	25	9,36	A
Af	158,14	25	9,36	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Renovales

Aspidosperma quebracho-blanco

*Largo ramificaciones 2°

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Ramificacion 2°	50	0,31	0,06	45,20

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	1491,01	13	114,69	1,22	0,3026	
Bloque	464,84	4	116,21	1,24	0,3110	
Ad.Af	110,10	1	110,10	0,96	0,3555	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	916,07	8	114,51	1,22	0,3140	
Error	3370,92	36	93,64			
Total	4861,93	49				

*N° ramificaciones 3°

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
N° de ramificaciones 3°	50	0,20	0,00	75,23

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	16,31	13	1,25	0,71	0,7398	
Bloque	3,02	4	0,76	0,43	0,7868	
Ad.Af	4,94	1	4,94	4,73	0,0613	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	8,34	8	1,04	0,59	0,7781	
Error	63,46	36	1,76			
Total	79,76	49				

*AF

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
AF	50	0,38	0,15	20,50

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	4,06	13	0,31	1,68	0,1089	
Bloque	1,91	4	0,48	2,56	0,0549	
Ad.Af	0,30	1	0,30	1,31	0,2851	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	1,85	8	0,23	1,24	0,3035	
Error	6,71	36	0,19			
Total	10,77	49				

*CFMS

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
CFMS	50	0,49	0,30	10,86

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	0,10	13	0,01	2,64	0,0106	
Bloque	0,05	4	0,01	4,31	0,0060	
Ad.Af	5,1E-04	1	5,1E-04	0,09	0,7773	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	0,05	8	0,01	2,12	0,0592	
Error	0,10	36	2,8E-03			
Total	0,20	49				

*AFE

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
AFE	50	0,33	0,09	20,32

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	1674,91	13	128,84	1,36	0,2271	
Bloque	618,67	4	154,67	1,63	0,1878	
Ad.Af	62,72	1	62,72	0,51	0,4975	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	993,52	8	124,19	1,31	0,2703	
Error	3415,16	36	94,87			
Total	5090,07	49				

Schinopsis lorentzii

*Largo de ramificación 2°

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Ramificacion 2°	50	0,70	0,59	46,99

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	4701,36	13	361,64	6,48	<0,0001	
Bloque	297,28	4	74,32	1,33	0,2772	
Ad.Af	3218,43	1	3218,43	21,72	0,0016	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	1185,65	8	148,21	2,65	0,0212	
Error	2009,96	36	55,83			
Total	6711,32	49				

Test: Tukey Alfa=0,05 DMS=7,94034

Error: 148,2067 gl: 8

Ad.Af Medias n E.E.

Af 7,88 25 2,43 A

Ad 23,92 25 2,43 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

N° de ramificaciones 3°

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
N° de ramificaciones 3°	50	0,42	0,21	71,43

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	26,09	13	2,01	2,00	0,0500	
Bloque	3,04	4	0,76	0,76	0,5590	
Ad.Af	5,63	1	5,63	2,59	0,1465	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	17,42	8	2,18	2,17	0,0535	
Error	36,06	36	1,00			
Total	62,15	49				

*AF

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
AF	50	0,51	0,34	54,42

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	603,97	13	46,46	2,93	0,0053	
Bloque	145,87	4	36,47	2,30	0,0773	
Ad.Af	380,05	1	380,05	38,96	0,0002	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	78,04	8	9,76	0,62	0,7584	
Error	570,04	36	15,83			
Total	1174,00	49				

Test: Tukey Alfa=0,05 DMS=2,03718

Error: 9,7555 gl: 8

Ad.Af Medias n E.E.

Af 4,56 25 0,62 A

Ad 10,07 25 0,62 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

*CFMS

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
CFMS	50	0,37	0,14	41,92

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	0,49	13	0,04	1,60	0,1323	
Bloque	0,11	4	0,03	1,12	0,3633	
Ad.Af	1,7E-03	1	1,7E-03	0,04	0,8562	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	0,38	8	0,05	2,03	0,0711	
Error	0,85	36	0,02			
Total	1,35	49				

***AFE**

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
AFE	50	0,22	0,00	62,30

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	66919,03	13	5147,62	0,76	0,6941	
Bloque	12037,89	4	3009,47	0,44	0,7757	
Ad.Af	16345,40	1	16345,40	3,39	0,1027	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	38535,73	8	4816,97	0,71	0,6799	
Error	243816,21	36	6772,67			
Total	310735,24	49				

Capítulo IV: “Regeneración de especies arbóreas”

*Riqueza de renovales

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Riqueza	20	0,09	0,00	27,34

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	0,95	6	0,16	0,22	0,9617
Bloque	0,32	4	0,08	0,11	0,9749
Año	0,01	1	0,01	0,02	0,8962
Tratamiento	0,61	1	0,61	0,87	0,3688
Error	9,19	13	0,71		
Total	10,14	19			

*Densidad de renovales

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Densidad	20	0,27	0,00	59,72

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	453,05	6	75,51	0,80	0,5842
Bloque	347,43	4	86,86	0,92	0,4791
Año	99,01	1	99,01	1,05	0,3232
Tratamiento	6,61	1	6,61	0,07	0,7949
Error	1220,69	13	93,90		
Total	1673,74	19			

Aspidosperma quebracho-blanco

*Altura

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Altura	50	0,36	0,13	49,12

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	29708,06	13	2285,24	1,57	0,1397	
Bloque	12994,28	4	3248,57	2,24	0,0845	
Ad.Af	2244,50	1	2244,50	1,24	0,2976	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	14469,28	8	1808,66	1,24	0,3026	
Error	52325,72	36	1453,49			
Total	82033,78	49				

*Diámetro

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Diámetro	50	0,13	0,00	50,50

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	175,50	13	13,50	0,43	0,9479	
Bloque	80,20	4	20,05	0,64	0,6386	
Ad.Af	12,50	1	12,50	1,21	0,3038	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	82,80	8	10,35	0,33	0,9491	
Error	1131,00	36	31,42			
Total	1306,50	49				

Schinopsis lorentzii

*Altura

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Altura	50	0,58	0,43	58,37

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	37900,64	13	2915,43	3,87	0,0006	
Bloque	2295,12	4	573,78	0,76	0,5575	
Ad.Af	30356,48	1	30356,48	46,27	0,0001	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	5249,04	8	656,13	0,87	0,5500	
Error	27139,28	36	753,87			
Total	65039,92	49				

Test: Tukey Alfa=0,05 DMS=16,70706

Error: 656,1300 gl: 8

Ad.Af Medias n E.E.

Af 22,40 25 5,12 A

Ad 71,68 25 5,12 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

*Diámetro

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Diametro	50	0,13	0,00	110,85

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo.	1310,48	9	145,61	0,65	0,7459	
Ad.Af	278,48	1	278,48	2,16	0,1800	(Ad.Af>Individuo)
Ad.Af>Individuo	1032,00	8	129,00	0,58	0,7899	
Error	8932,00	40	223,30			
Total	10242,48	49				

Capítulo V: “Biomasa y productividad primaria neta aérea”

***PPNA Arbustos**

Prueba T (muestras apareadas)

Obs(1)	Obs(2)	N	media(dif)	Media(1)	Media(2)	DE(dif)	T	Bilateral
Ad	Af	5	3,78	62,87	59,09	66,92	0,13	0,9056

***PPNA Hierbas por diferencia de corte**

Prueba T (muestras apareadas)

Obs(1)	Obs(2)	N	media(dif)	Media(1)	Media(2)	DE(dif)	T	Bilateral
Ad	Af	5	-10,10	-8,05	2,05	24,57	-0,92	0,4103

***PPNA Hierbas por rebrote**

Prueba T (muestras apareadas)

Obs(1)	Obs(2)	N	media(dif)	Media(1)	Media(2)	DE(dif)	T	Bilateral
Ad	Af	5	4,34	6,97	2,63	4,71	2,06	0,1084

***Biomasa hierbas (Enero)**

Prueba T (muestras apareadas)

Obs(1)	Obs(2)	N	media(dif)	Media(1)	Media(2)	DE(dif)	T	Bilateral
Ad	Af	5	47,51	72,23	24,72	40,43	2,63	0,0583

***Biomasa hierbas (Marzo)**

Prueba T (muestras apareadas)

Obs(1)	Obs(2)	N	media(dif)	Media(1)	Media(2)	DE(dif)	T	Bilateral
Ad	Af	5	27,32	56,14	28,82	42,56	1,44	0,2245