

**Biogeoquímica del carbono y nitrógeno en los
pastizales pastoreados del Río de la Plata:
Un análisis basado en modelos de simulación,
sensores remotos y experimentos a campo**

Gervasio Piñeiro
Ingeniero Agrónomo, UDELAR, 1999

Director: José M. Paruelo

Codirector: Martín Oesterheld

Consejero de Estudios: Esteban G. Jobbagy

Tesis para optar por el grado de
Doctor en Ciencias Agropecuarias

Escuela Para Graduados "*Alberto Soriano*"
Facultad de Agronomía
Universidad de Buenos Aires

2006

JURADO DE LA TESIS

Pedro Laterra

Lic. en Ciencias Biológicas (UBA)
Doctor en Ciencias Biológicas (UBA)

Ernesto Francisco Viglizzo

Ing. Agr. (Univ. Nac. de la Pampa)
Magíster Scientiae (Univ. Nac. de la Plata)

Maria Julia Mazzarino

Ing. Agr. (UBA)
Doctora en Ciencias Agrarias (Univ. Georg-August Goettingen,
Alemania)

José María Paruelo:

Ing. Agr. (UBA)
PhD. (Colorado State University)

*Le dedicó esta tesis con mucho cariño a mi madre,
Mercedes, la mecha, mechi, machi, negrita,.. con su amor
me ayudo a comprender la vida.*

AGRADECIMIENTOS.

Quiero agradecer especialmente a José, el principal responsable de esta aventura y a Martín O. y Esteban J., que sin duda marcaron el camino de mi aprendizaje durante estos años. La conjunción de estilos de los tres ha sido sin duda un complemento fundamental para mi formación.

Lau fue una compañera excepcional durante estos años, soporte indispensable para poder seguir andando. También agradezco en este sentido a mi Padre (Diego) y mis hermanos (Santi, Quique, Juanma y Agus), a sus compañeras (Maria, Ale y Rosi) y mis sobrinos, por su comprensión y ayuda y por lograr acortar la distancia entre Buenos Aires y Montevideo. A la nueva familia Argentina (los Weinbaum – Gonzales/Treglia y Martinez) por acompañarme y alegrarme la vida en la gran ciudad.

Durante estos años mucha gente ha colaborado con ideas y consejos en mi formación y en las investigaciones realizadas, agradezco en este sentido especialmente a muchos de los investigadores y estudiantes del IFEVA que de muy buena gana contribuyeron con sus ideas y preguntas en el desarrollo de esta tesis. Especialmente a los compañeritos de oficina, Maria, Daniel, Martín, Marie, Poli, Pedro, Gonzalo, Vero, Adriana, Carla y Marina que tuvieron una participación muy importante en este sentido y que generaron un excelente ambiente de amigos durante la convivencia diaria.

Quiero agradecer especialmente a los compañeros del LART (Lola, Fede, Martín, Coni, Santi, Marcelo, Meche, Male, Viky, Germán, Gonzalo I., Carlitos, Luciana, Gonzalo G., Juan Pablo, Irene, Ariela, Roxi, Oggi y Víctor), que han ayudado enormemente y de manera imprescindible para que esta tesis y muchos otros trabajos llegaran a buen puerto.

Quiero agradecer también especialmente a Lorena, Santiago Baeza y Valeri por su ayuda en el procesamiento de las muestras y las tareas de Laboratorio. A Alice, Claudia, Elsa, Felipe, Bea y el resto de los “F100” por su buena disposición y su colaboración en los estudios realizados en la Banda Oriental. A su vez, mucha gente me ayudo en el trabajo de campo, de laboratorio o con los modelos de simulación y les estoy muy agradecido ya que sin ellos hubiera sido imposible para mi realizar estas tareas. Gracias a Cindy Keough, Pablo V., Felipe L., Roxana A., Juan Pablo G., Gonza G., Dominguin A. y Sebastián Acuña. Agradezco también a Robert B. Jackson quien financió y facilitó los análisis de C y N en suelos y plantas efectuados para la tesis.

ÍNDICE GENERAL

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1—3
1.1. EL PROBLEMA DE ESTUDIO	1—4
1.2. ANTECEDENTES	1—7
1.2.1. <i>Ciclos biogeoquímicos del Carbono y Nitrógeno</i>	1—7
1.2.2. <i>Las ganancias de carbono de los ecosistemas (PPN)</i>	1—9
1.2.3. <i>El pastoreo y sus efectos generales</i>	1—10
1.2.4. <i>El pastoreo y la productividad primaria neta aérea (PPNA)</i>	1—11
1.2.5. <i>El pastoreo y la materia orgánica del suelo (MOS)</i>	1—12
1.3. OBJETIVOS Y ORGANIZACIÓN DE LA TESIS.....	1—13
CAPÍTULO 2. ESTIMACIÓN DE LAS VARIACIONES ESTACIONALES DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA NETA AÉREA Y LA EFICIENCIA EN EL USO DE LA RADIACIÓN DE PASTIZALES TEMPLADOS MEDIANTE SENSORES REMOTOS	2—17
2.1. INTRODUCCIÓN	2—18
2.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	2—20
2.2.1. <i>Descripción del sitio de estudio y de los datos tomados a campo</i>	2—20
2.2.2. <i>Descripción de la información satelital</i>	2—21
2.2.3. <i>Agregación de los datos de IVN y PPNA</i>	2—22
2.2.4. <i>Desarrollo del modelo y estimaciones de la PPNA y ϵ_a</i>	2—23
2.2.5. <i>Evaluación de los modelos</i>	2—25
2.3. RESULTADOS	2—26
2.4. DISCUSIÓN.....	2—33
2.5. CONCLUSIONES	2—36
CAPÍTULO 3. CUATRO SIGLOS DE PASTOREO CON HERBÍVOROS DOMÉSTICOS EN EL SUR DE SUDAMÉRICA: SU IMPACTO SOBRE LOS CICLOS DEL CARBONO Y NITRÓGENO.....	3—39
3.1. INTRODUCCIÓN	3—40
3.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	3—42
3.2.1. <i>Descripción e historia del sitio de estudio</i>	3—42
3.2.2. <i>Descripción del modelo</i>	3—43
3.2.3. <i>Ajuste del modelo y descripción de las simulaciones</i>	3—44
3.2.3.1. <i>Asignación de valores a los parámetros y evaluación del modelo</i>	3—44
3.2.3.2. <i>Patrones generales de los efectos a largo plazo del pastoreo sobre la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas</i>	3—46
3.2.3.3. <i>Mecanismos de los efectos del pastoreo</i>	3—47
3.2.3.4. <i>Efectos del pastoreo de mediano vs. de largo plazo</i>	3—47
3.2.3.5. <i>Análisis de sensibilidad</i>	3—47
3.3. RESULTADOS	3—48
3.3.1. <i>Asignación de valores a los parámetros y evaluación del modelo</i>	3—48
3.3.2. <i>Patrones generales de los efectos de largo plazo del pastoreo sobre la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas</i>	3—48
3.3.3. <i>Mecanismos de los efectos del pastoreo</i>	3—54
3.3.4. <i>Efectos del pastoreo de mediano vs. de largo plazo</i>	3—57

3.3.5. <i>Análisis de sensibilidad</i>	3—59
3.4. DISCUSIÓN	3—62
3.5. CONCLUSIONES	3—65
CAPÍTULO 4. EFECTOS DEL PASTOREO SOBRE LAS RESERVAS SUBTERRÁNEAS DE CARBONO Y NITRÓGENO: UNA RED DE EXCLUSIONES AL PASTOREO EN LOS PASTIZALES DEL RÍO DE LA PLATA.....	4—67
4.1. INTRODUCCIÓN	4—68
4.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	4—72
4.2.1. <i>Los sitios de estudio</i>	4—72
4.2.2. <i>Muestreo de campo y análisis de laboratorio</i>	4—76
4.2.3. <i>Corrección y evaluación de las mediciones</i>	4—77
4.2.4. <i>Análisis estadísticos</i>	4—78
4.3. RESULTADOS.....	4—78
4.3.1. <i>Biomasa Subterránea</i>	4—78
4.3.2. <i>Materia orgánica del suelo</i>	4—81
4.3.3. <i>Densidad aparente del suelo</i>	4—89
4.4. DISCUSIÓN	4—90
4.5. CONCLUSIONES	4—95
CAPÍTULO 5. LOS CICLOS DEL C Y N EN LOS PASTIZALES DEL RÍO DE LA PLATA: SÍNTESIS Y CONCLUSIONES GENERALES.....	5—97
5.1. ESTIMACIÓN DE LA PPNA.....	5—98
5.2. EFECTOS DEL PASTOREO SOBRE LA PPNA	5—100
5.3. EFECTOS DEL PASTOREO SOBRE LA MOS.....	5—102
5.4. FACTORES DE CONTEXTO QUE CONDICIONAN LA RESPUESTA AL PASTOREO.....	5—108
5.5. EFECTOS DEL PASTOREO SOBRE EL CONTENIDO DE NITRÓGENO REACTIVO EN LA ATMÓSFERA	5—111
5.6. IMPORTANCIA DE LOS MODELOS CONCEPTUALES DESARROLLADOS..	5—113
BIBLIOGRAFÍA.....	113
APENDICE I.....	129
APENDICE II.....	139

INDICE DE TABLAS

Tabla 1.1 Flujos de carbono y nitrógeno en un ecosistema. Los números se corresponden con los de la Figura 1.2.	6
Tabla 2.1. Modelos de regresión simple considerando a ϵ_a como variable dependiente y a las variables climáticas como variables independientes.	27
Tabla 2.2. Modelos de regresión múltiple considerando a ϵ_a como variable dependiente y a las variables climáticas como variables independientes.	28
Tabla 2.3. Correlaciones cruzadas entre variables registradas en cada sitio de estudio y para ambos sitios juntos.	28
Tabla 2.4. Coeficientes de determinación y parámetros de los modelos de regresión para estimar PPNA y ϵ_a , obtenidos con diferentes conjuntos de datos.	29
Tabla 3.1. Descripción de los sitios de estudio.	43
Tabla 3.2. Relación entre las predicciones de CENTURY y los valores observados y otras estimaciones independientes de PPNA y COS.	47
Tabla 3.3. Contenidos de C y N ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) y la relación C/N en diferentes compartimentos del ecosistema, antes (año 1600) y después de la introducción de los herbívoros domésticos (año 1970).	50
Tabla 3.4. Asociación entre distintos atributos del sitio y los cambios ocurridos en el carbono orgánico del suelo (COS) y la productividad primaria neta (PPN) luego de la introducción de los herbívoros.	52
Tabla 3.5. Cambios en el contenido de C y N en distintos compartimentos (A) y flujos (B), bajo distintos escenarios de pérdidas de C y N desde el ganado.	54
Tabla 3.6. Contenidos de carbono orgánico del suelo (COS) y valores de productividad primaria neta (PPN) en los pastizales del Río de la Plata, previo a la introducción del ganado (año 1600) y 370 años después (año 1970), bajo diferentes escenarios.	59
Tabla 4.1. Descripción de los sitios de estudio.	73
Tabla 5.1. Efectos del pastoreo (o de la exclusión del pastoreo) sobre distintas propiedades del suelo y la biomasa de raíces.	104
Tabla 5.2. Estimación de la emisión de N reactivo por el ganado.	109

INDICE DE FIGURAS

- Figura 1.1. Diagrama de los principales componentes del Cambio Global y su relación con los ciclos de los nutrientes a escala planetaria. Se muestran también los principales componentes estructurales (imprenta) y funcionales (cursiva) de los ecosistemas. Las flechas gruesas señalan efectos dominantes entre los componentes del cambio global ambiental (dentro de óvalos y subrayados) y las flechas finas efectos menores. Las flechas punteadas muestran la influencia de los componentes del cambio global en los ecosistemas y la atmósfera. Con asteriscos se señalan las variables funcionales y estructurales de los ecosistemas que se analizarán en esta tesis. (*ET- evapotranspiración real, ETP-evapotranspiración potencial, PPNA- productividad primaria neta aérea*). Elaborado por el autor a partir de Vitousek, 1994 . 3
- Figura 1.2. Esquema simplificado de los ciclos del carbono y del nitrógeno. Las flechas continuas representan el flujo del carbono, las punteadas el flujo del nitrógeno, mientras que las flechas de ambos tipos muestran los flujos conjuntos. Los números señalan cada flujo y sus nombres se muestran en la Tabla 1.1. 6
- Figura 2.1. Mapa de la provincia de Buenos Aires, mostrando la Pampa Inundable y los sitios de estudio en los partidos de Magdalena y Laprida. 19
- Figura 2.2. Representación esquemática del proceso de calibración seguido con cada uno de los tres modelos utilizados para estimar la PPNA basados en sensores remotos y datos climáticos. En el proceso de evaluación, nuevos valores de PPNA y de ϵ_a fueron generados utilizando parte de la serie de datos y sus predicciones fueron evaluadas contra los restantes datos de PPNA, no utilizados en la generación del modelo. 22
- Figura 2.3. Regresiones lineales entre PPNA e IVN (el modelo de IVN), para cada sitio y para ambos sitios agrupados. Para Magdalena, $PPNA = 1303IVN - 622$; $r^2 = 0.93$. Para Laprida, $PPNA = 667IVN - 295$; $r^2 = 0.65$. Para ambos sitios agrupados, $PPNA = 791IVN - 360$; $r^2 = 0.68$. Todas las regresiones fueron significativas con $p < 0.01$. 24
- Figura 2.4. Regresiones exponenciales entre la PPNA y la $RFAA_v$ (el modelo de RFAA) para cada sitio y para ambos sitios agrupados. La $RFAA_v$ fue estimada a partir de valores de $fRFAA_v$ y de RFA. La $fRFAA_v$ fue estimada del IVN utilizando el método no lineal (a), el lineal (b) y el método combinado (c). Las ecuaciones de regresión estimadas con el método no lineal fueron: para Magdalena $PPNA = 8.50e^{0.013RFAAv}$, $r^2 = 0.94$; para Laprida $PPNA = 33.73e^{0.0046RFAAv}$, $r^2 = 0.46$; y para ambos sitios agrupados $PPNA = 23.32e^{0.0066RFAAv}$, $r^2 = 0.55$. Las ecuaciones de regresión estimadas con el método lineal fueron: para Magdalena $PPNA = 6.59e^{0.012RFAAv}$, $r^2 = 0.82$; para Laprida $PPNA = 31.81e^{0.0042RFAAv}$, $r^2 = 0.37$; y para ambos sitios agrupados $PPNA = 20.96e^{0.0060RFAAv}$, $r^2 = 0.46$. Las ecuaciones de regresión estimadas con el método combinado fueron: para Magdalena $PPNA = 7.26e^{0.012RFAAv}$, $r^2 = 0.80$; para Laprida $PPNA = 32.42e^{0.0044RFAAv}$, $r^2 = 0.41$; y para ambos sitios agrupados $PPNA = 21.77e^{0.0064RFAAv}$, $r^2 = 0.51$. Todas las regresiones son significativas con $p < 0.01$. 25

Figura 2.5. Variaciones estacionales en el coeficiente de conversión de la energía (ε_a) y el IVN, en cada sitio estudiado, a) Magdalena y b) Laprida. ε_a fue calculado a partir de PPNA/RFAAv, con la RFAAV estimada con el método no lineal (círculos llenos), con el lineal (cuadrados vacíos) o con el método combinado (triángulos vacíos). Las cruces muestran las variaciones del IVN en el segundo eje-y.

26

Figura 2.6. Relación entre la PPNA observada y simulada mediante los tres modelos usados en el trabajo, (a) el modelo de IVN, (b) el modelo de RFAA y (c) el modelo de Epsilon. La PPNA simulada fue calculada a partir de las ecuaciones presentadas en la Tabla 2.4, a partir de datos no incluidos en la generación del modelo (datos independientes). Se muestran solo los datos para ambos sitios agrupados. Para los modelos de RFAA y Epsilon, la $fRFAA_v$ fue obtenida a partir del IVN mediante el modelo no lineal.

30

Figura 2.7. Variaciones estacionales de la PPNA y de ε_a simuladas y observadas en la estancia La Carola. La PPNA observada fue medida en el campo mediante cortes sucesivos de biomasa. La PPNA estimada fue calculada en base al modelo de Epsilon, utilizando datos de IVN de las imágenes MODIS, valores de RFA diarios de una estación meteorológica cercana y valores de ε_a calculados a partir de precipitación y temperatura mensual usando las ecuaciones generadas en la Tabla 4. ε_a observado fue estimado a partir del cociente entre la PPNA y la RFAAv, esta última derivada de las imágenes MODIS. El ε_a simulada fue estimada utilizando la ecuación generada con las imágenes NOAA/AVHRR presentada en la Tabla 2.4.

31

Figura 3.1. Mapa de los pastizales del *Río de la Plata* y sus subregiones: la pampa ondulada (A), la pampa interior (B) con dos subdivisiones, la pampa austral (C), la pampa deprimida (D), la pampa mesopotámica (E), los campos del sur (F) y los campos del norte (G) (Soriano, 1992). Los triángulos muestran los sitios de estudio simulados con CENTURY.

41

Figura 3.2. Relación entre los valores de carbono orgánico del suelo (COS) o de productividad primaria neta aérea (PPNA), simulados con CENTURY y los observados en el campo. En el caso de la PPNA también se comparan los valores simulados por CENTURY con valores estimados utilizando el modelo de Sala et al., (1988). Los valores de COS son promedio para los primeros 20 cm del suelo.

47

Figura 3.3. Variaciones en los contenidos (a) y en los flujos (b) de carbono del ecosistema luego de 370 años de pastoreo con herbívoros domésticos, para cada sitio de estudio (ver tabla 3.1 por descripciones de los sitios). Las diferencias fueron calculadas restando los valores simulados en el año 1970 menos los del año 1600. La respiración del suelo incluye todo el C respirado al descomponerse la materia orgánica del suelo y la broza.

48

Figura 3.4. Variaciones en los contenidos (a) y en los flujos de salida (b) de nitrógeno del ecosistema luego de 370 años de pastoreo con herbívoros domésticos, en cada sitio de estudio (ver tabla 3.1 por descripciones de los sitios). Las diferencias fueron calculadas restando los valores simulados en el año 1970 menos los del año 1600. Las entradas de N al ecosistema fueron consideradas constantes en las simulaciones. Las salidas de N desde la "Veg+suelo" incluyen todas las emisiones de N del suelo y de la vegetación: la desnitrificación y nitrificación, así como las pérdidas de N por lixiviación y las ocurridas durante la senescencia de las hojas. Las salidas de N de los herbívoros incluyen las emisiones por volatilización o lixiviación de los parches de orina y heces.

49

Figura 3.5. Flujos de carbono y nitrógeno en el ecosistema antes y después de 370 años de pastoreo por herbívoros domésticos ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$). Los valores son el promedio de todos los sitios de estudio. Los números representan los valores de los flujos antes de la introducción del ganado (a la izquierda de la flechas) y después de la introducción (valores a la derecha de la flechas). Los valores en cursiva representan los flujos de N y los normales los flujos de carbono. Los tamaños de los compartimentos se muestran en la Tabla 3.3.

51

Figura 3.6. Variaciones en el mediano plazo de atributos clave de los ecosistemas, luego de la introducción de los herbívoros, en dos sitios contrastantes del gradiente ambiental analizado. Los herbívoros domésticos fueron introducidos a altas cargas en el año 0. Las trayectorias observadas para Canelones (a) fueron similares a las de los sitios con suelos de mayor fertilidad (Pergamino, Treinta y Tres, Salto, y Pehuajo), mientras que las trayectorias de H.Ascasubi (b) representan a aquellas observadas en los sitios de menor fertilidad (Dolores, Tacuarembó, Tres Arroyos, Pigue y Colonia).

56

Figura 3.7. Gráficos en tres dimensiones de los cambios ocurridos en el mediano plazo luego de la introducción de los herbívoros domésticos en la PPNA (a), el COS en la fracción activa (b) y el COS en la fracción lenta, en función del contenido de N en la fracción lenta y los años de pastoreo. Los herbívoros domésticos fueron introducidos a altas cargas en el año 0. Los r^2 ajustados de las regresiones múltiples fueron 0.64, 0.69 y 0.77 para la PPN, el COS activo y el COS lento, respectivamente. El área sombreada indica cambios positivos en las variables graficadas en el eje y.

57

Figura 4.1. Mapa de los pastizales del *Río de la Plata* y sus subregiones: la pampa ondulada (A), la pampa interior (B) con dos subdivisiones, la pampa austral (C), la pampa deprimida (D), la pampa mesopotámica (E), los campos del sur (F) y los campos del norte (G) (Soriano, 1991). Las cruces muestran los 5 sitios de estudio.

71

Figura 4.2. Contenidos de C y N y la relación C/N de la biomasa subterránea bajo pastoreo y clausura, a distintas profundidades y en promedio para todos los sitios ($n=15$). Los contenidos están expresados en g de C o N por cm^{-3} de suelo. Los gráficos pequeños muestran los contenidos totales de C y N en la biomasa subterránea para los primeros 30 cm del suelo.

77

Figura 4.3. Relación entre los cambios ocurridos en los contenidos de C y N en la biomasa subterránea luego de la exclusión pastoreo, en los primeros 30 cm del suelo. Véase la Tabla 4.1 por una descripción de los sitios. 78

Figura 4.4. Relación entre los contenidos de C de la biomasa subterránea entre las situaciones pastoreadas y clausuradas. Los datos corresponden a los primeros 5 cm del perfil del suelo, en donde las diferencias entre ambos tratamientos fueron máximas. Véase la Tabla 4.1 por una descripción de los sitios. 79

Figura 4.5. Variaciones en profundidad del contenido de C orgánico en diferentes fracciones de la materia orgánica del suelo bajo pastoreo y clausura, para distintos tipos de suelos (profundos n=8, superficiales n=4 e inundables n=3). Las mediciones corresponden a los siguientes intervalos 0-5, 5-10, 10-30, 30-50, 50-70 y 70-100 cm. MAOM es la materia orgánica asociada a los minerales, POM 53 es la materia orgánica particulada separada utilizando un tamiz de 53 μm y POM 500 es la materia orgánica particulada separada utilizando un tamiz de 500 μm , ver materiales y métodos de este Capítulo por más detalles. Los gráficos pequeños muestran el contenido de C orgánico en el total del perfil de suelo analizado. El C en los sitios clausurados corresponde una masa de suelo equivalente a la registrada en los sitios pastoreados. 81

Figure 4.6. Variaciones en profundidad del contenido de N orgánico en diferentes fracciones de la materia orgánica del suelo bajo pastoreo y clausura, para distintos tipos de suelo (profundos n=8, superficiales n=4 e inundables n=3). Las mediciones corresponden a los siguientes intervalos 0-5, 5-10, 10-30, 30-50, 50-70 y 70-100 cm. MAOM es la materia orgánica asociada a los minerales, POM 53 es la materia orgánica particulada separada utilizando un tamiz de 53 μm y POM 500 es la materia orgánica particulada separada utilizando un tamiz de 500 μm , ver materiales y métodos de este Capítulo por más detalles. Los gráficos pequeños muestran los contenidos de N orgánico en el total del perfil de suelo analizado. El N en los sitios clausurados corresponde a una masa de suelo equivalente a la registrada en los sitios pastoreados. 82

Figure 4.7. Variaciones en profundidad de la C/N en diferentes fracciones de la materia orgánica del suelo bajo pastoreo y clausura, para distintos tipos de suelo (profundos n=8, superficiales n=4 e inundables n=3). Las mediciones corresponden los siguientes intervalos 0-5, 5-10, 10-30, 30-50, 50-70 y 70-100 cm. MAOM es la materia orgánica asociada a los minerales, POM 53 es la materia orgánica particulada separada utilizando un tamiz de 53 μm y POM 500 es la materia orgánica particulada separada utilizando un tamiz de 500 μm , ver materiales y métodos de este Capítulo por más detalles. 83

Figura 4.8. Relación entre los cambios ocurridos en los contenidos de C y N orgánico del suelo luego de la exclusión del pastoreo. Se encontró una asociación similar para las distintas fracciones de la materia orgánica del suelo (ver texto). Los círculos agrupan sitios con un mismo tipo de suelo. 84

- Figura 4.9. Relación entre los contenidos de materia orgánica del suelo en las situaciones clausuradas y pastoreadas, para las distintas fracciones de la materia orgánica. Los datos son para los primeros 5 cm del suelo. MAOM, materia orgánica asociada a los minerales, POM 53 materia orgánica particulada separada usando un tamiz de 53 μm y POM 500 materia orgánica particulada separada usando un tamiz de 500 μm , ver materiales y métodos de este capítulo por más detalles. 86
- Figura 4.10. Relación entre las tasas de cambio en los contenidos de C en la MAOM (a) y en la POM 53 (b) luego de la exclusión del pastoreo, con los contenidos de arena en todos los sitios con suelos profundos. MAOM, materia orgánica asociada a los minerales, POM 53 materia orgánica particulada separada utilizando un tamiz de 53 μm . Los valores de MAOM son acumulados de 0 a 100 cm y los de POM 53 son de 0 a 30 cm. 86
- Figura 4.11. Variaciones en profundidad de la densidad aparente del suelo bajo pastoreo y clausura en distintos tipos de suelos (profundos $n=8$, superficiales $n=4$ e inundables $n=3$). Las mediciones fueron tomadas en los siguientes intervalos 0-5, 5-10, 10-30 cm de profundidad. 87
- Figura 4.12. Relación entre las diferencias en la densidad aparente entre clausura y pastoreo y el porcentaje de arena del suelo. Los datos son promedio para los primeros 30 cm del suelo. Los dos sitios con contacto lítico a menos de 10 cm no fueron incluidos (G84 y G84L). Véase la Tabla 4.1 por una descripción de los sitios. 88
- Figure 4.13. Modelo conceptual de los efectos del pastoreo sobre la materia orgánica del suelo en distintos tipos de suelos. 91
- Figura 4.14. Variaciones en profundidad de los contenidos de C orgánico del suelo bajo pastoreo y clausura, medidos en el sitio *Pa* del Parque Nacional el Palmar. El panel de la izquierda muestra los contenidos de C corregidos a una masa equivalente y el panel de la derecha muestra los contenidos de C a intervalos de profundidad constantes. 93
- Figura 5.1. Imágenes de IVN tomadas por el satélite MODIS en el Establecimiento San Juan, en dos fechas contrastantes. Se muestra además un mapa del campo con los píxeles MODIS utilizados para el análisis en cada portero. En las tablas se muestra el uso por potrero y la PPNA estimada en cada fecha. En el gráfico se muestra la variación de la PPNA por portero durante el año 2005, estimadas a partir del IVN con ecuaciones específicas para la región desarrolladas por Grigera et al., (2004), similares a las presentadas en el Capítulo 2 (Gentileza de F. del Pino y M. Durante, Laboratorio de Análisis Regional y Teledetección, FAUBA). 98
- Figura 5.2. Esquema de los controles de la productividad primaria neta aérea (PPNA), mostrando los efectos del pastoreo sobre éstos. $RFAA_v$ es radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación verde, ϵ_a es la eficiencia de conversión de energía en biomasa y MOS es materia orgánica del suelo. Consultar el texto por detalles. Modificado a partir de Chapin et al. (2002). 99

Figura 5.3. Diagrama simplificado de las entradas y salidas de C y N al suelo, mostrando los efectos directos del pastoreo sobre estas. Ver texto por más detalles. MOS, es materia orgánica del suelo, COS es carbono orgánico del suelo, NOS es nitrógeno orgánico del suelo, PPN es productividad primaria neta, PPNA es la PPN aérea y PPNS es la PPN subterránea.

102

Figura 5.4. Esquema representando los atributos ecosistémicos y a nivel individual que son afectados por el pastoreo y otros factores interrelacionados (a), mostrando ejemplos en los distintos niveles de organización y sus posibles variaciones a distintas escalas temporales (b). El tiempo, la biota potencial, el clima, la topografía y el material madre son considerados por Chapin et al. (2002) “factores de contexto” con influencias en el muy largo plazo sobre los atributos ecosistémicos, mientras que el fuego y la biodiversidad son “controles interactivos” que interactúan con el pastoreo para modificar el ecosistema.

108

Figura 5.5. Ciclo del N en los ecosistemas pastoreados mostrando los flujos y compartimentos considerados comúnmente y nuevos flujos y compartimentos sugeridos para mejorar nuestra comprensión del ciclo del N. Los flujos nuevos se muestran con líneas punteadas. El nuevo compartimento es el nitrógeno reactivo en la atmósfera. El tamaño de los flujos y cajas es proporcional a la magnitud de los mismos. Los números señalan los nombres de los flujos, (1) volatilización de N desde los parches de orina y heces, (2) emisiones de N reactivo desde suelo, (3) redeposición, (4) fijación biológica de N, (5) exportación a sistemas adyacentes, (6) emisiones de N_2O , (7) conversión de N_2 en N reactivo por descargas eléctricas, (8) lixiviación, (9) reciclado a través de la biota del suelo, la vegetación o los herbívoros.

110

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

Lista de abreviaturas:

C	Carbono
N	Nitrógeno
COS	Carbono orgánico del suelo
NOS	Nitrógeno orgánico del suelo
MOS	Materia orgánica del suelo
PRP	Pastizales del Río de la Plata
MAOM	Materia orgánica asociada a los minerales
POM	Materia orgánica particulada
RFA	Radiación fotosintéticamente activa
$fRFAA_v$	Fracción de la radiación fotosintéticamente activa (RFA), que es absorbida por la vegetación verde
$RFAA_v$	Radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación verde ($RFAA_v = RFA \times fRFAA_v$)
PPB	Productividad primaria bruta
PPN	Productividad primaria neta
PPNA	Productividad primaria neta aérea
ε_g	Coefficiente de conversión de la radiación absorbida por la vegetación verde en PPB (biomasa total más la respiración)
ε_n	Coefficiente de conversión de la radiación absorbida por la vegetación verde en PPN
ε_a	Coefficiente de conversión de la radiación absorbida por la vegetación verde en PPNA
IVN	Índice verde normalizado
PMA	Precipitación media anual
TMA	Temperatura media anual
PP	Precipitación mensual
PPAN	Anomalías de la precipitación: = (precipitación mensual – precipitación histórica mensual) / precipitación histórica mensual.
TMED	Temperatura media mensual
TMAX	Temperatura media máxima mensual
TMIN	Temperatura media mínima mensual

Título: Biogeoquímica del carbono y nitrógeno en los pastizales pastoreados del Río de la Plata: un análisis basado en modelos de simulación, sensores remotos y experimentos a campo.

RESUMEN

En esta tesis se analizan los ciclos biogeoquímicos del C y N en los pastizales del Río de la Plata. Primero se analizan los controles a escala mensual de la PPNA y se desarrolla una metodología para estimarla a partir de sensores remotos. Luego, mediante un modelo de simulación, se analizan los mecanismos por los que el pastoreo doméstico habría alterado la PPNA y la MOS en la región. Finalmente se evalúa, en experimentos de campo, los impactos del pastoreo sobre la biomasa subterránea, la MOS y otras propiedades del suelo. Las variaciones estacionales de la PPNA estuvieron asociadas a la RFAA_v, pero en algunos sitios fue necesario estimar las variaciones en ε_a , a partir de variables climáticas, para lograr estimar adecuadamente la PPNA. En las simulaciones, 400 años de pastoreo con herbívoros domésticos disminuyeron la PPNA y la MOS. Los descensos en el largo plazo de la PPNA estuvieron asociados a pérdidas de MOS ocasionadas por la volatilización de N desde los parches de heces y orina. Los efectos de corto plazo del pastoreo fueron variables y distintos a los de largo plazo. Distintos escenarios de fuego alteraron los efectos del pastoreo en la región. Los experimentos de campo mostraron que en los sitios con suelos profundos y bien drenados, la exclusión del pastoreo aumentó la MOS, coincidiendo con los resultados de las simulaciones. Sin embargo, también mostraron que la mayor biomasa subterránea en las áreas pastoreadas puede aumentar la MOS en los suelos superficiales e inundables, donde las pérdidas de N son naturalmente muy altas y entonces las raíces aumentan la retención del N e incrementan las reservas MOS. Las simulaciones y los experimentos sugieren que el N controla la dinámica del C en la región y que el pastoreo aumenta la apertura del ciclo del N y las formas reactivas de N en la atmósfera.

Palabras clave: carbono, nitrógeno, ciclos biogeoquímicos, materia orgánica del suelo, pastoreo, sensores remotos, índice verde, herbívoros domésticos, N reactivo, productividad primaria neta, raíces, pastizales del Río de la Plata.

Title: Biogeochemistry of carbon and nitrogen in the Río de la Plata grasslands of South America: an analysis based on simulation models, remote sensing and field experiments.

ABSTRACT

In this thesis I studied the biogeochemical cycles of C and N in the Río de la Plata grasslands. First, I analyzed the main drivers of aboveground net primary productivity (ANPP) at a seasonal scale and developed a methodology to estimate ANPP from remotely sensed data. Using a simulation model, I analyzed how domestic grazing altered ANPP and soil organic matter (SOM) content in the region. Finally, I evaluated in field experiments the impacts of grazing on belowground plant biomass, SOM and other soil properties. Seasonal changes in ANPP were associated to the photosynthetic active radiation absorbed by green vegetation ($APAR_g$), although in some cases it was necessary to estimate the changes in the coefficient of conversion of absorbed radiation into biomass (ϵ_a) from climatic variables in order to estimate ANPP accurately. The simulations showed that 400 years of grazing with domestic herbivores decreased ANPP and SOM. Long-term reductions in ANPP were associated to SOM losses derived from the volatilization of N from urine and dung patches. Short-term effects of grazing differed from long-term ones. Different fire scenarios altered the effects of the grazing in the region. Field experiments showed that in deep, well-drained soils grazing exclusion increased SOM, in agreement with the results of model simulations. However, experimental results also showed that increases in belowground biomass in grazed areas can augment SOM contents in shallow and flooded soils, where N losses are naturally very high and N retention by roots may favor SOM accumulation. Together, the simulation exercises and field experiments suggest that N cycling controls C dynamics in the study region, and that grazing increased the openness of the N cycle and the emission of reactive N forms to the atmosphere.

Keywords: carbon, nitrogen, biogeochemical cycles, soil organic matter, grazing, remote sensing, vegetation index, domestic herbivores, reactive N, aboveground net primary productivity, roots, Río de la Plata grasslands.

CAPÍTULO 1. Introducción general

1.1. El problema de estudio

Durante los últimos dos siglos, el hombre ha modificado los ecosistemas a tasas desconocidas hasta el presente, afectando los flujos de energía y materiales, la producción y distribución de bienes y servicios, la biodiversidad (Vitousek et al. 1997b, Houghton et al. 2001, Foley et al. 2005) y en última instancia la calidad de vida de buena parte de la humanidad, en algunos de manera positiva y en otros negativamente. Todas estas alteraciones forman parte del fenómeno denominado Cambio Global y representan un gran desafío para la comunidad científica, debido a la necesidad urgente de brindar soluciones prácticas a estos problemas. La población humana ha afectado el planeta de diversas formas (Figura 1.1). La industria y las actividades agropecuarias han afectado la concentración de CO₂ en la atmósfera, principalmente a través de la quema de combustibles fósiles, pero también debido a la agricultura y la deforestación (Keeling et al. 1995, Houghton et al. 2001). Estas alteraciones atmosféricas han provocado, y aún provocan, diversas anomalías en el clima a través del “Efecto Invernadero” (Vitousek 1994, Houghton et al. 2001) (Figura 1.1). Además del C, se han alterado los ciclos biogeoquímicos del N y el agua y disminuido la biodiversidad, principalmente a través de los cambios en el uso de la tierra (Figura 1.1).

Diversos estudios científicos proponen y analizan metodologías para reducir las emisiones de CO₂ a la atmósfera y/o captar o secuestrar C en los ecosistemas (Post y Kwon 2000, Lal 2004b). Fijar C en los ecosistemas terrestres no solo contribuye a disminuir la concentración de CO₂ atmosférico y por ende el efecto invernadero, sino que también puede incrementar las reservas de C y otros nutrientes del suelo, mejorando la fertilidad y la capacidad de producción de bienes y servicios. En este sentido entender el ciclo del C y su interacción con el de otros nutrientes se torna imprescindible para desarrollar estrategias de manejo que maximicen su retención en los ecosistemas.

El hombre ha alterado sustancialmente el ciclo del C a través de los distintos usos que le da al territorio. Estas alteraciones en la biogeoquímica del C pueden contribuir a incrementar el CO₂ atmosférico o, por el contrario, a disminuirlo a través de aumentos en las reservas de C en los ecosistemas (Guo y Gifford 2002, Melillo et al. 2002, Lal 2003)(Figura 1.1). En las últimas décadas se ha registrado un fuerte aumento en el reestablecimiento de la vegetación natural sobre áreas de cultivo abandonadas (generalmente secuestrando C) en los países desarrollados, mientras que la mayor parte de las naciones en desarrollo sufrieron una expansión agrícola muy importante (generalmente liberando C del suelo a la atmósfera)(Ramankutty et al. 2002, Foley et al. 2005). Los pastizales del Río de la Plata (PRP) son un claro ejemplo del último caso. En ellos se observan aumentos importantes del área cultivada y una marcada intensificación agrícola, a menudo en conflicto con la sustentabilidad a largo plazo del sistema y con la provisión de servicios ecosistémicos básicos (Viglizzo et al. 1997, Viglizzo et al. 2004, Puelo et al. 2005). Si bien el proceso de “agriculturización” se ha acelerado en los últimos años, los PRP han experimentado cambios asociados al uso humano desde la colonización Europea a principios del siglo XVI. Prácticamente la totalidad de los ecosistemas de la región han sido transformados a partir del uso pastoril, agrícola o forestal.

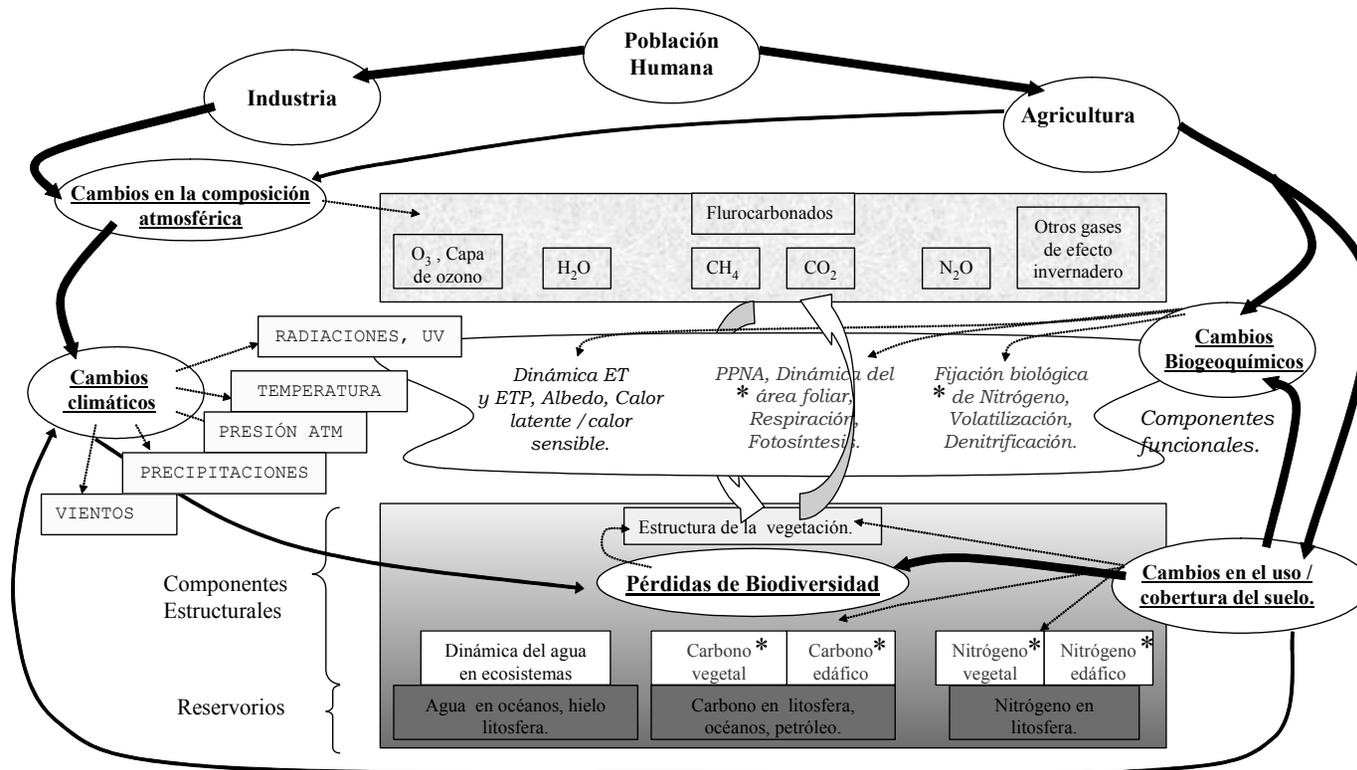


Figura 1.1. Diagrama de los principales componentes del Cambio Global y su relación con los ciclos de los nutrientes a escala planetaria. Se muestran también los principales componentes estructurales (impresita) y funcionales (cursiva) de los ecosistemas. Las flechas gruesa señalan efectos dominantes entre los componentes del cambio global ambiental (dentro de óvalos y subrayados) y las flechas finas efectos menores. Las flechas punteadas muestran la influencia de los componentes del cambio global en los ecosistemas y la atmósfera. Con asteriscos se señalan las variables funcionales y estructurales de los ecosistemas que se analizarán en esta tesis. (ET- evapotranspiración real, ETP- evapotranspiración potencial, PPNA- productividad primaria neta aérea). Elaborado por el autor a partir de Vitousek, 1994.

El pastoreo con herbívoros domésticos representa la más antigua intervención antrópica a escala regional. Actualmente las actividades ganaderas ocupan más de la mitad de los PRP (cerca de 50 millones de ha). Sin embargo, sus impactos ambientales son poco conocidos, probablemente debido a la escasez de documentación ecológica de las situaciones que la antecedieron o de relictos actuales no afectados por el pastoreo que puedan ayudar a inferirlas. La relativamente leve impronta del pastoreo en los ecosistemas (mucho menor que la observable en la transformación de un bosque en tierras de cultivo) y la larga historia (> de 400 años) que tiene en la región, han probablemente favorecido la creencia de que la ganadería no produce modificaciones sustanciales en los ecosistemas de pastizales de la cuenca de Río de la Plata. No obstante, son numerosos los trabajos científicos internacionales que señalan que el contenido de carbono orgánico del suelo (COS) y la producción primaria neta (PPN), dos atributos importantes del ciclo del C y del flujo de la energía en los pastizales, pueden ser alterados por el pastoreo (Frank y McNaughton 1993, Milchunas y Lauenroth 1993, McNaughton et al. 1998, Oesterheld et al. 1999, Schuman et al. 1999, Quadros y Pillar 2001, Semmartin y Oesterheld 2001, Conant et al. 2003, Henderson et al. 2004, Cui et al. 2005). Por otra parte, diversos autores muestran que existe una estrecha vinculación entre el ciclo del C y el del N, principalmente en la acumulación de estos elementos en la materia orgánica del suelo en climas templados a subtropicales como los de los PRP (Drinkwater et al. 1998, Neff et al. 2002, Conant et al. 2005). Por lo tanto, los impactos del pastoreo sobre la materia orgánica del suelo deben ser abordados considerando ambos elementos en conjunto (Conant et al. 2005).

En los PRP, donde la mayoría del territorio es de propiedad privada y las regulaciones ambientales son laxas y de difícil implementación, las estrategias de manejo para aumentar el secuestro de C y la provisión de otros servicios ecosistémicos deben necesariamente ir acompañadas de planteos productivos atractivos (y rentables) para los productores agropecuarios. Las condicionantes económicas y políticas han llevado a que importantes áreas de pastizal fueran convertidas en tierras de cultivo o forestaciones, o que la actividad ganadera se intensificara. Esta última además ha sido desplazada a sitios marginales (Paruelo et al. 2005). La ganadería, en tanto es la actividad que implicaría el menor grado de alteración del ecosistema original, juega un papel central en el desarrollo de sistemas de producción sostenibles que aseguren tanto la producción de bienes y servicios con valor de mercado (*commodities*, turismo, etc.) como la de servicios ecosistémicos básicos (regulación de ciclos biogeoquímicos, mantenimiento de la biodiversidad, etc.). Comprender el impacto del pastoreo sobre los diferentes procesos y componentes de los ecosistemas es un elemento imprescindible para desarrollar estos sistemas.

Esta tesis analiza los ciclos del C y N en los PRP, con especial énfasis en las modificaciones ocasionadas por el pastoreo. El trabajo apunta a describir los cambios inducidos por los herbívoros domésticos y a identificar sus controles y consecuencias. Los resultados servirán para diseñar sistemas ganaderos que compatibilicen la productividad secundaria y la provisión de servicios ecosistémicos. Estrategias de manejo que maximicen la captura de C (PPN) y logren que estas se traduzcan en mayores reservas de COS tendrían importantes impactos sobre la productividad y sostenibilidad de la región.

1.2. Antecedentes

1.2.1. Ciclos biogeoquímicos del Carbono y Nitrógeno

La biogeoquímica es la ciencia que estudia la circulación de nutrientes en la biosfera (Schlesinger 1991), un aspecto clave de la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (Vitousek 1982). El flujo de energía y la circulación de nutrientes están indisolublemente ligados (Odum 1969, Schlesinger 1991). En general la dinámica del C y el N resume e integra buena parte del funcionamiento ecosistémico. Los enlaces C-C de las moléculas orgánicas son la principal forma de almacenamiento y transferencia trófica de la energía y el N es el nutriente que más comúnmente limita la productividad de los ecosistemas terrestres (Burke et al. 1998, Johnson y Matchett 2001).

El C y el N circulan conjuntamente en ciertas partes de sus ciclos (consumo por herbívoros o senescencia) y separadamente en otras (volatilización, respiración, fotosíntesis, etc.), lo cual les confiere tanto interdependencia como autonomía (Asner et al. 1997)(Figura 1.2, Tabla 1.1). Los flujos conjuntos corresponden en general a flujos de reciclaje dentro del ecosistema, mientras que los flujos independientes son principalmente los de entrada y salida. Claramente el C y N son unidos en los vegetales y separados en los procesos de descomposición en el suelo. De esto surge que cambios en el flujo de un elemento pueden afectar ciertos flujos del otro y, por lo tanto, impactar sobre los distintos compartimentos en donde el C y N son almacenados con cierta estequiometría (tanto en el principal reservorio, que es el suelo, como en las plantas o animales)(Baisden y Amundson 2003). Es por esto que la relación C/N del suelo, de las plantas y de los residuos vegetales es un importante indicador de su calidad y afecta diversos flujos en el ecosistema, como la descomposición, la inmovilización y la mineralización del N (Olofsson y Oksanen 2002, Halliday et al. 2003, Weiguo et al. 2003).

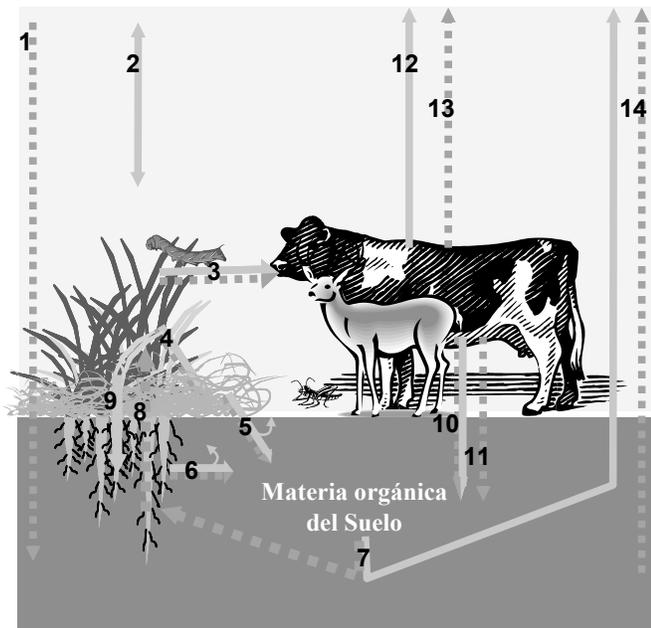


Figura 1.2. Esquema simplificado de los ciclos del carbono y del nitrógeno. Las flechas continuas representan el flujo del carbono, las punteadas el flujo del nitrógeno, mientras que las flechas de ambos tipos muestran los flujos conjuntos. Los números señalan cada flujo y sus nombres se muestran en la Tabla 1.1.

Tabla 1.1 Flujos de carbono y nitrógeno en un ecosistema. Los números se corresponden con los de la Figura 1.2.

Número	Carbono	Nitrógeno
1		Deposiciones atmosféricas y fijación biológica de N
2	Respiración y fotosíntesis de vegetales	
3	Consumo	Consumo
4	Senescencia	Senescencia
5	Descomposición de broza	Mineralización de broza
6	Descomposición de raíces	Mineralización de raíces
7	Descomposición de MOS	Mineralización de MOS
8		Absorción por las raíces
9	Transporte de productos de la fotosíntesis	
10	Heces	Heces
11		Orina
12	Respiración de herbívoros	
13		Volatilización y lixiviación desde orina y heces
14		Volatilización, desnitrificación y lixiviación desde el suelo

La productividad primaria neta (PPN) y la materia orgánica del suelo (MOS) son probablemente el flujo y el componente estructural más importante del ecosistema. La PPN representa las entradas de C al ecosistema y por lo tanto define la energía disponible para el resto de los niveles tróficos (Odum 1969). La MOS representa la principal reserva de nutrientes (especialmente en

pastizales) del ecosistema, y determina fuertemente la fertilidad, la capacidad de retención de agua y la estructura del suelo (Tiessen et al. 1994, Lal 2004a). Los suelos de pastizales pueden almacenar más de 100 toneladas de C por hectárea en el primer medio metro de profundidad, por lo que el secuestro de C en el suelo es potencialmente muy importante (Conant y Paustian 2002, Schuman et al. 2002, Lal 2004a, b). La PPN y la MOS están estrechamente relacionadas. La PPN determina la disponibilidad de detritos para la formación de la MOS y por ende la acumulación de N orgánico en el suelo. Recíprocamente, la MOS determina a la PPN en el largo plazo, a través de su efecto sobre la fertilidad del suelo, particularmente sobre la disponibilidad de N para el crecimiento de las plantas (Burke et al. 1998, Jenkinson et al. 1999).

1.2.2. Las ganancias de carbono de los ecosistemas (PPN)

La productividad primaria neta (PPN) representa las ganancias totales de C del ecosistema (McNaughton et al. 1989, Scurlock et al. 2002) y está relacionada con la productividad primaria neta aérea (PPNA) a través de la partición de los productos de la fotosíntesis entre los órganos aéreos y los subterráneos ($PPN = PPNA * S/A$, donde S/A es la partición de C entre los órganos subterráneos, S y los aéreos, A) (Roxburgh et al. 2005). La PPNA se estima usualmente a través de cortes sucesivos de biomasa, pero este método es laborioso y costoso, lo cual limita su uso y consecuentemente la disponibilidad de datos en el espacio y en el tiempo (Scurlock et al. 2002). La tasa de producción de raíces y órganos subterráneos es aún más complicada de medir que la PPNA, por lo que en general se mide esta última y se supone una partición S/A constante para estimar la PPN (Potter et al. 1999, Lauenroth 2000). Sin embargo, la PPNA puede ser también estimada a través del modelo propuesto por Monteith (1972),

$$PPNA \text{ (kg/ha/mes)} = \varepsilon_a \text{ (kgMS/MJ)} * RFAA_v \text{ (MJ/ha/mes)} \quad (1.1)$$

donde ε_a es la eficiencia de conversión de la energía absorbida por la vegetación verde (MJ) en materia seca aérea (kg MS) y $RFAA_v$ es la radicación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación verde.

La estimación de la $RFAA_v$ requiere conocer la radicación fotosintéticamente activa incidente (RFA) y la fracción de ella que es efectivamente absorbida por los tejidos verdes. La RFA incidente es medida en estaciones meteorológicas. Estudios realizados durante la década del 80 mostraron que la fracción de RFA absorbida puede estimarse a partir del Índice Verde Normalizado (IVN) (Sellers 1987, Potter et al. 1993, Ruimy et al. 1994). El IVN es un índice espectral calculado a partir de datos medidos por los sensores remotos (la reflectancia de la energía en las longitudes de onda del rojo y el infrarrojo). El IVN puede ser calculado a partir de imágenes tomadas por aviones o satélites para grandes regiones del globo y con una resolución temporal alta, lo cual permite obtener mapas de sus variaciones temporales de forma rápida y a bajo costo (Potter et al. 1993, Myneni et al. 2002). La conversión de los valores espectrales en valores biofísicos (kg/ha) fácilmente interpretables por productores y científicos de disciplinas agronómicas es un importante desafío actual para implementar esta tecnología y depende de una adecuada caracterización de ε_a . Algunos autores han relacionado el IVN directamente con la PPNA de manera exitosa a escala anual, mediante regresiones simples

(Tucker et al. 1985, Box et al. 1989, Gamon et al. 1995, Smith et al. 2002, Paruelo et al. 2004). Sin embargo, el cálculo de la PPNA mediante el modelo de Monteith (ecuación 1.1), brinda ventajas para mejorar las estimaciones estacionales de la PPNA y para comprender sus controles estacionales (Nouvellon et al. 2000). Pocos trabajos han logrado estimar las variaciones de la PPNA a escala mensual o estacional (Nouvellon et al. 2000, Paruelo et al. 2000a).

Analizar las variaciones y controles tanto de la RFAA como de ϵ_a en zonas pastoreadas es crucial para comprender los determinantes de la PPNA y, a partir de estos, analizar posibles estrategias que maximicen el secuestro de C y la productividad de estos sistemas. Esta información es importante a distintos niveles. A nivel de establecimiento puede ser utilizada en la estimación de cargas animales o en la evaluación de la marcha estacional de la oferta forrajera. A nivel regional permitirá, por ejemplo, conocer los impactos producidos por eventos extremos (inundaciones, sequías, etc.) sobre las ganancias de C e implementar estrategias de mitigación basadas en información actualizada y espacialmente explícita.

1.2.3. El pastoreo y sus efectos generales

En sistemas ganaderos la cantidad de herbívoros domésticos por unidad de superficie es aproximadamente un orden de magnitud mayor a la de herbívoros nativos presentes en condiciones naturales (Oesterheld et al. 1992). El incremento de las cargas animales conlleva diversas alteraciones estructurales y funcionales de los ecosistemas (Milchunas y Lauenroth 1993). Estas alteraciones estructurales o funcionales del ecosistema pueden afectar el ciclo de los nutrientes, el flujo de la energía o a la composición de las especies animales y vegetales (Sala 1988, Altesor et al. 1998, Schuman et al. 1999). Por otra parte, los cambios ocasionados por el pastoreo pueden separarse en aquellos que son consecuencia inmediata del disturbio (corto plazo) y aquellos que son producto de la acumulación de efectos de los sucesivos eventos de pastoreo (largo plazo)(Brown y Allen 1989).

Si consideramos un área de vegetación no perturbada, el comienzo del pastoreo constituye un disturbio que provoca respuestas inmediatas o de corto plazo. Sin embargo, en muchos ecosistemas este disturbio se torna recurrente y constituye un factor más del ambiente (Brown y Allen 1989). En este último caso, el pastoreo induce, en el largo plazo, una reorganización del ecosistema (Milchunas et al. 1988). Es esperable que existan diferencias importantes en las respuestas de corto plazo (asociadas a respuestas ecofisiológicas, liberación rápida de recursos, etc.) y las de largo plazo (variaciones en la composición de especies, variaciones en las reservas de nutrientes, etc.)(Bardgett y Wardle. 2003).

La interacción del pastoreo con otros disturbios recurrentes, como el fuego, puede condicionar las respuestas de los ecosistemas frente al pastoreo. En sitios fuertemente pastoreados la frecuencia e intensidad de los fuegos disminuye y viceversa (Oesterheld et al. 1999). Esto se debe a que ambos disturbios consumen biomasa y por ende “compiten” por ella, sin embargo la frecuencia, la intensidad y la distribución de los mismos difiere notablemente (Bond y Keeley. 2005). Debido a que entre ambos condicionan su ocurrencia y a

sus efectos disímiles sobre el funcionamiento ecosistémico, es que los mismos deben ser estudiados conjuntamente.

Existe controversia acerca de la magnitud y sentido de los efectos del pastoreo sobre algunos atributos clave de los ecosistemas (Milchunas y Lauenroth 1993). Desde el punto de vista biogeoquímico, el pastoreo provocaría diversas alteraciones, pero las más importantes ocurrirían en las entradas de C al ecosistema (la PPN) y/o en las salidas de N. La modificación de ambos flujos modificará los niveles de materia orgánica del suelo (Burke et al. 1997, Frank et al. 2004). Diversos trabajos han estudiado los efectos del pastoreo sobre estas variables. Sin embargo, no existe un claro consenso de sus efectos. En el caso del impacto del pastoreo sobre la PPNA, se han realizado importantes esfuerzos por generalizar sus efectos (Milchunas y Lauenroth 1993, Oesterheld et al. 1999). Pocos son en cambio los trabajos que tratan de unificar los efectos del pastoreo sobre la MOS, probablemente por lo variado de las respuestas encontradas, muchas veces en sitios muy cercanos (Derner et al. 2006). Una mirada biogeoquímica a este problema podría reconciliar los resultados obtenidos por diferentes autores e intentar establecer patrones generales de respuesta.

1.2.4. El pastoreo y la productividad primaria neta aérea (PPNA)

Los efectos del pastoreo sobre la PPN o la productividad primaria neta aérea (PPNA) a nivel global son variables pero en general negativos (Milchunas y Lauenroth 1993, Oesterheld et al. 1999). Hasta el momento no se ha encontrado una variable que explique la magnitud y el sentido de los cambios provocados por el pastoreo sobre la PPNA. En la región de los PRP algunos estudios realizados señalan una posible disminución de la PPNA debida al pastoreo (Doll y Deregibus 1986, Rusch y Oesterheld 1997), mientras que otros sugieren aumentos (Altesor et al. 2005). El pastoreo puede modificar a la PPNA (o a la PPN) mediante diversos mecanismos, que varían con la escala temporal considerada. En el corto plazo y a nivel de planta, una síntesis reciente de diversos trabajos muestra que la defoliación disminuye la tasa de crecimiento (Ferraro y Oesterheld 2002). En el largo plazo y a nivel de ecosistema, las alteraciones en los ciclos biogeoquímicos y en la composición de especies podrían determinar los cambios de la PPNA (Rusch y Oesterheld 1997, Burke et al. 1998). El pastoreo selectivo y la remoción de biomasa senescente por parte de los herbívoros podrían ser responsables de los cambios en los tipos funcionales de especies registrados en sitios clausurados al pastoreo (arbustización, aumento de especies C₃ y disminución de C₄) (Chaneton et al. 1988, Altesor et al. 1998, Altesor et al. 2005). A su vez, la remoción de biomasa verde o senescente tiene importantes implicancias en la captación de energía por parte de las plantas: la primera la disminuye y la segunda la aumenta. El efecto final del pastoreo, a nivel de la comunidad, sobre la PPNA resultará del impacto relativo sobre la biomasa verde y seca. Los cambios estructurales de la vegetación en conjunto con alteraciones en la magnitud de la intercepción de radiación por la vegetación verde, afectarán el funcionamiento de los ecosistemas. Específicamente son alterados el ciclo del C y del N, pero también el aprovechamiento diferencial de agua por parte de arbustos y pastos, la utilización de nutrientes y el balance de energía (Reich et al. 2004, Briggs et al. 2005).

1.2.5. El pastoreo y la materia orgánica del suelo (MOS)

Algunos estudios en la región indican que el Carbono Orgánico del Suelo (COS) se mantiene en niveles similares a los anteriores a la introducción de los herbívoros domésticos (Lavado y Taboada 1985, Lavado et al. 1995) mientras que otros señalan leves descensos en la materia orgánica (Alvarez 2001). A nivel global, los estudios señalan resultados similares. Sin embargo, algunos autores del hemisferio norte encontraron incrementos en la acumulación de C en los pastizales pastoreados con respecto a situaciones sin pastoreo, pero generalmente significativos solo en los primeros centímetros de suelo (Schuman et al. 1999, Conant et al. 2001). Basándose en estos trabajos (Conant y Paustian 2002, Schuman et al. 2002) proponen al pastoreo como un potencial instrumento para secuestrar C, principalmente en zonas con precipitaciones mayores a 800 mm. Milchunas y Lauenroth (1993) realizaron una revisión bibliográfica extensa a escala global y concluyeron que los efectos del pastoreo sobre el COS son extremadamente variables sin un patrón de aumento o descenso en función de la precipitación. Sin embargo, no profundizaron en los factores que explicarían estas variaciones.

La asignación de recursos entre los órganos aéreos y subterráneos y la distribución vertical de biomasa subterránea son determinantes principales de distribución de COS en el perfil del suelo (Jobbagy y Jackson 2000). El pastoreo altera la asignación de recursos y la distribución de raíces en profundidad (Doll y Deregibus 1986, McNaughton et al. 1998, Pucheta et al. 2004) y puede aumentar o disminuir el COS (Milchunas y Lauenroth 1993, Lavado et al. 1995, Chaneton y Lavado 1996, Bertol et al. 1998, Conant y Paustian 2002). A su vez la magnitud de las entradas de C (la PPN) y la proporción de esta que es destinada a órganos subterráneos (que tienen mayor eficiencia para convertir PPN en COS que las partes aéreas), son factores importantes que pueden ser alterados por el pastoreo y por ende cambiar la acumulación de COS (Derner et al. 2006).

Casi todos los estudios que analizan los efectos del pastoreo sobre la materia orgánica del suelo realizan mediciones del COS total. Sin embargo, las alteraciones en las reservas de materia orgánica pueden ser obsecurecidas por la gran cantidad (generalmente mayor al 50 %) de materia orgánica recalcitrante que es inalterable en el corto y mediano plazo (Andriulo et al. 1999, Amundson y Baisden 2001). Por el contrario, es esperable observar grandes cambios en las fracciones de materia orgánica de reciente formación. La separación de estas fracciones utilizando tamices (Cambardella y Elliot 1992) o con soluciones de alta densidad (Alvarez et al. 1998), ha sido empleada con éxito por otros autores para evaluar los efectos de la agricultura y las forestaciones/deforestaciones sobre el COS (Chan et al. 2002, Galdo del et al. 2003).

El ciclo del N podría condicionar la acumulación y la reserva de C en ecosistemas pastoreados. Debido a la estrecha vinculación existente entre el C y N en algunas partes de sus ciclos (Figura 1.2), es posible que la carencia de un elemento limite la circulación y acumulación del otro (Baisden y Amundson 2003). Debido a que el N comúnmente limita la productividad de los ecosistemas húmedos o subhúmedos, cobra especial importancia analizar los efectos del pastoreo sobre la circulación de N y especialmente sobre las pérdidas de este elemento. La emisión y la lixiviación de N ocasionada por el ganado, principalmente desde los parches de orina, han sido ampliamente documentadas (Whitehead y Raistrick 1993, Frank y Zhang 1997), pero raramente se han

analizado sus consecuencias a largo plazo sobre las reservas de C y N del ecosistema. Estas pérdidas podrían restringir el almacenamiento de C a largo plazo al imponer una limitante adicional asociada a la relativa rigidez de la relación C/N de la materia orgánica del suelo en pastizales (sobre todo en los reservorios más estables). De la misma forma que para el C, es posible determinar el nitrógeno orgánico del suelo (NOS) para cada fracción de la materia orgánica y analizar los efectos del pastoreo sobre el NOS en la materia orgánica de ciclado rápido y lento. A su vez, las variaciones en la relación C/N de las fracciones entre zonas clausuradas y pastoreadas podrían poner en evidencia restricciones en la disponibilidad de N. La velocidad de ciclado del N es otro factor que determina la disponibilidad de N para las plantas y por lo tanto la PPNA. Existen trabajos que muestran que el N aumenta su disponibilidad debido al pastoreo (Frank y Evans 1997, McNaughton et al. 1997). El aumento de la velocidad de ciclado del N, debido a la rápida devolución en formas inorgánicas realizada por los herbívoros, ha sido propuesto como el factor responsable de esta mayor disponibilidad de N. A su vez, las emisiones de N desde heces y orina ocurren como NH_3 en contraste con las de ecosistemas sin herbívoros, dominadas por N_2O y NO_x (Zheng et al. 2002). Por lo tanto, el pastoreo puede alterar los flujos y formas químicas de N hacia la atmósfera (así como la lixiviación de N), afectando la dinámica local del C en el suelo y la magnitud y forma química de los aportes atmosféricos de N al suelo a nivel regional (Bouwman et al. 2002, Neff et al. 2002).

El análisis de los impactos del pastoreo sobre la PPNA y los contenidos de C y N en las distintas fracciones de la materia orgánica del suelo, así como la comprensión de los factores que los determinan, es importante para poder estimar las consecuencias de la ganadería a escala regional y diseñar estrategias factibles para aumentar la productividad de los pastizales naturales y el secuestro de C.

1.3. Objetivos y organización de la tesis

En esta tesis se examinan los controles regionales de las ganancias de C y se analizan, desde una perspectiva biogeoquímica, los impactos del pastoreo sobre los flujos y las variables de estado más relevantes de los ciclos del C y N en los pastizales naturales del “Río de la Plata”. En este sentido, el objetivo general de la tesis es entender los controles regionales de los ciclos del C y del N y el efecto de los cambios en el uso de la tierra (particularmente la ganadería) sobre ellos (Figura 1.1 y 1.2).

La tesis está organizada en cinco capítulos. Los objetivos específicos e hipótesis por capítulo son:

Capítulo 1. Se realiza una introducción general al problema de la tesis, se describen los principales antecedentes y se plantean los objetivos de la investigación (este Capítulo).

Capítulo 2. En el segundo capítulo se analizan los controles ambientales de la PPNA a escala mensual en la región utilizando sensores remotos.

Hipótesis 2.1: La productividad primaria neta aérea (PPNA) a escala mensual está principalmente asociada a las variaciones en la radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación verde ($RFAA_v$).

Hipótesis 2.2: Es posible estimar las variaciones estacionales PPNA para grandes regiones a partir de índices espectrales medidos por sensores remotos a bordo de satélites.

Hipótesis 2.3: Las variaciones estacionales del coeficiente de conversión de la energía absorbida por la vegetación verde en materia seca aérea (ϵ_a), están asociadas regionalmente a las variaciones en la temperatura y la precipitación.

Capítulo 3. En este capítulo se evalúan, utilizando un modelo de simulación biogeoquímico, las alteraciones producidas por la introducción del ganado doméstico sobre los ciclos del C y N en la región (principalmente sobre la PPN y la MOS) a distintas escalas temporales. Además se establece la posible influencia del N como elemento rector de la dinámica del C. También se analizan (mediante un análisis de sensibilidad del modelo), las interacciones del pastoreo con el fuego, los cambios en la composición de especies debidas a la selección animal y las variaciones en la concentración atmosférica de CO_2 . Las hipótesis planteadas fueron:

Hipótesis 3.1: El pastoreo disminuye en el largo plazo las reservas de N orgánico en el suelo debido a un aumento en las pérdidas de N del ecosistema ocasionadas por las excreciones animales.

Hipótesis 3.2: El pastoreo disminuye en el largo plazo las reservas de C en el suelo principalmente debido a la menor disponibilidad de N que limita la formación de materia orgánica.

Hipótesis 3.3: Los efectos biogeoquímicos del pastoreo en el corto y mediano plazo son similares a los de largo plazo.

Hipótesis 3.4: La historia del pastoreo y del fuego y su interacción determinan los impactos contemporáneos del pastoreo.

Hipótesis 3.5: El pastoreo aumenta o disminuye la PPN, en el corto o en el largo plazo, según su efecto sobre la disponibilidad de N.

Capítulo 4. Mediante experimentos de campo se exploran las posibles modificaciones de las reservas de C y N del suelo ocasionadas por la exclusión de los herbívoros domésticos de zonas pastoreadas intensamente por largo tiempo. También se analizan, a lo largo de un gradiente ambiental, los efectos del pastoreo sobre otras variables, como el contenido de raíces y órganos subterráneos y densidad aparente y el pH del suelo. Los resultados obtenidos permitieron evaluar una serie de hipótesis relacionadas con los mecanismos a través de los cuales el pastoreo afecta los procesos biogeoquímicos.

Hipótesis 4.1: La exclusión del pastoreo afectará las reservas de materia orgánica (C y N) del suelo, principalmente en las fracciones jóvenes de la MOS y en menor medida en las fracciones más viejas y recalcitrantes.

Hipótesis 4.2: La exclusión del pastoreo disminuirá las pérdidas de N y por lo tanto aumenta su disponibilidad; consecuentemente, aumentará retención materia orgánica en los suelos.

Hipótesis 4.3: La relación C/N de la materia orgánica será menor en zonas clausuradas.

Hipótesis 4.4: La disminución de la cantidad de raíces en zonas clausuradas producirá una disminución de la materia orgánica, principalmente en la fracción joven.

Hipótesis 4.5: El efecto de la exclusión del pastoreo sobre las reservas de MOS del suelo depende del balance entre los mecanismos propuestos en las hipótesis 2 y 4.

Capítulo 5. Por último, en este capítulo se discuten y sintetizan los principales hallazgos de esta tesis y se relacionan con el conocimiento (regional y global) existente y con experimentos actualmente en desarrollo. Se plantean también futuras líneas de investigación así como los posibles usos de la información generada en esta tesis.

CAPÍTULO 2. Estimación de las variaciones estacionales de la productividad primaria neta aérea y la eficiencia en el uso de la radiación de pastizales templados mediante sensores remotos

Basado de Piñeiro G., Oesterheld M. y Paruelo, J.M. 2006. Seasonal Variation in Aboveground Production and Radiation-use Efficiency of Temperate rangelands Estimated through Remote Sensing. *Ecosystems*, 9: 357-373.

2.1. Introducción

La productividad primaria neta área (PPNA) varía estacionalmente, pero estas variaciones son difíciles de medir debido a limitaciones metodológicas. Los métodos tradicionales para estimar la PPNA están basados en los cortes de biomasa, son caros y presentan algunas complicaciones metodológicas (Sala et al. 1988a, Scurlock et al. 2002). Debido al tiempo y al esfuerzo requerido, las estimaciones de la PPNA son espacial y temporalmente limitadas y, por lo tanto, dudosamente extrapolables regionalmente. Además, es importante la selección del método apropiado para estimar la PPNA según el tipo de pastizal bajo análisis, ya que los diferentes métodos disponibles para estimar la PPNA pueden introducir variaciones de hasta 400% para un mismo conjunto de cortes de biomasa (Scurlock et al. 2002). La información espectral obtenida por los sensores a bordo de satélites tiene un gran potencial para estimar la PPNA en tiempo real, a bajo costo y de forma espacialmente explícita para amplias regiones. Sin embargo, la traducción de los valores obtenidos por los sensores remotos en datos de PPNA, es aún un gran desafío científico. Los intentos de estimar la PPNA a escala anual a partir de índices espectrales han sido numerosos y exitosos (Tucker et al. 1985, Box et al. 1989, Hunt 1994, Gamon et al. 1995, Paruelo et al. 1997, Rasmussen 1998, Matsushita y Tamura 2002, Smith et al. 2002, Wylie et al. 2002, Awaya et al. 2004, Paruelo et al. 2004), pero existen muy pocos trabajos que intentan estimar la PPNA a escala estacional o mensual (Bartlett et al. 1989, Nouvellon et al. 2000, Paruelo et al. 2000b). Diversos índices espectrales han sido propuestos para estimar variables de la vegetación (Choudhury 1987, Baret y Guyot 1991, Ridao et al. 1998, Fensholt 2004), pero el Índice verde normalizado (IVN) es el más usado. El IVN integra dos aspectos importantes de los tejidos fotosintéticos: su baja reflectancia en la longitud de onda del rojo y su alta reflectancia en la longitud de onda del infrarrojo. El IVN es calculado de la siguiente manera:

$$\text{IVN} = (\text{IR}-\text{R})/(\text{IR}+\text{R}) \quad (1)$$

donde R es la reflectancia en el rojo e IR es la reflectancia en el infrarrojo.

El IVN ha sido relacionado directamente con la PPNA en diversos ecosistemas (Goward et al. 1985, Tucker et al. 1985, Box et al. 1989, Prince 1991b, Paruelo et al. 1997, Paruelo et al. 2000b). Sin embargo, la relación más consistente es con el índice de área foliar (IAF) y, consecuentemente, con la fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida por los tejidos verdes ($f\text{RFAA}_v$) (Baret y Guyot 1991, Sellers et al. 1992, Gamon et al. 1995, Asner 1998, Gower et al. 1999, Reeves et al. 2001, Nemani et al. 2003, Asner et al. 2004, Paruelo et al. 2004). Basándonos en la relación entre IVN y $f\text{RFAA}_v$, es posible calcular a partir de datos satelitales la radiación fotosintéticamente activa absorbida por los tejidos verdes (RFAA_v). Esto se hace multiplicando la $f\text{RFAA}_v$ obtenida por los satélites, por la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA), obtenida de estaciones meteorológicas terrestres. La productividad primaria neta (PPN) puede ser calculada a partir del modelo de propuesto por Monteith (1972):

$$\text{PPN} = \varepsilon_n [\text{RFAA}] \quad (2)$$

donde ε_n es el coeficiente de conversión de la energía absorbida en PPN (g de biomasa/MJ) (Ruimy et al. 1999, Running et al. 2001). Esta ecuación puede ser

modificada para estimar la PPNA y por lo tanto ϵ_a puede ser definida como el coeficiente de conversión de la energía absorbida en PPNA (Field et al., 1995).

El modelo teórico propuesto por Monteith (1972) puede ser usado para estimar las variaciones estacionales de la PPNA a partir de satélites si se resuelven dos problemas: 1) la forma de la relación entre el IVN y la $fRFAA_v$, y 2) la variación temporal de ϵ_a . La forma de la relación entre el IVN y la $fRFAA_v$ está actualmente bajo discusión y parecería variar entre biomas. Algunos autores demostraron que el IVN satura a altos valores de la $fRFAA_v$ (generalmente a valores de IAF superiores a 3) (Sellers et al. 1994) y por lo tanto se espera una relación no lineal entre ambas variables, mientras que otros autores sostienen una relación lineal (Choudhury 1987, Goward y Huemmrich 1992). Los modelos de transferencia radiativa muestran mecánicamente los factores condicionantes de la relación entre el IVN y la $fRFAA_v$, cuantificando los efectos ópticos del suelo, la estructura del canopy, la geometría entre el sol y el ángulo de visión, el contenido de clorofila de las plantas, etc. Estos temas han sido ampliamente discutidos en la literatura (Verhoef 1984, Baret y Guyot 1991, Sellers et al. 1994, Myneni et al. 1997, Jacquemoud et al. 2000, Combal et al. 2002, Myneni et al. 2002). Sin embargo, mucho menor atención se ha puesto en estimar las variaciones temporales de ϵ_a , que probablemente tengan una mayor influencia en la estimación de la PPN a partir de sensores remotos (Nouvellon et al. 2000). En este capítulo se usaron métodos empíricos para estimar la $fRFAA_v$ a partir del IVN, usando tanto una relación lineal como no lineal. La cuantificación de las variaciones estacionales de ϵ_a es probablemente más relevante, ya que ha sido demostrado que varía con la precipitación, la disponibilidad de nutrientes y la temperatura (Prince 1991a, Field et al. 1995, Gamon et al. 1995, Gower et al. 1999, Nouvellon et al. 2000). A pesar de que la relación entre ϵ_a y estos factores ha sido reconocida, ϵ_a ha sido solo ocasionalmente cuantificada para pastizales. (Nouvellon et al. (2000) estimaron las variaciones de ϵ_a en la estepa de pastos cortos en Arizona. Estos autores subrayan la falta de información y la importancia de estimar correctamente este coeficiente, particularmente en ecosistemas limitados por agua y, sobre todo, cuando se realizan estimaciones estacionales o mensuales de la PPNA (en vez de anuales).

A partir del modelo conceptual de Monteith, se desprende que la PPNA puede o no estar directamente correlacionada con el IVN. Esto dependerá de las relaciones entre IVN, $fRFAA_v$, RFA y ϵ_a . Una fuerte correlación (ya sea lineal o no lineal) es esperable entre ambas variables si ϵ_a y RFA son constantes o varían en menor proporción que el IVN, a lo largo del rango de situaciones en las cuales la PPNA es estimada a partir del IVN, o si ambas covarían con el IVN. Estos patrones explican por qué el IVN es un buen estimador de la PPNA anual a escalas globales o regionales (Goward et al. 1985, Tucker et al. 1985, Box et al. 1989, Burke et al. 1991, Prince 1991b, Paruelo et al. 1997, Rasmussen 1998, Potter et al. 1999, Seaquist et al. 2003). Los cambios estacionales de la RFA (debidos a las variaciones en el largo del día y el ángulo solar) y de ϵ_a (debidos a las variaciones de la temperatura, el contenido hídrico del suelo, la disponibilidad de nutrientes y la fonología de las plantas) complican la posibilidad de estimar la PPNA solamente a partir de IVN a esta escala temporal (Bartlett et al. 1989, Nouvellon et al. 2000). Calibraciones estacionales nos permitirán examinar los controles ambientales de la PPNA y dilucidar su magnitud e importancia relativa a lo largo del año, principalmente al cuantificar los controles ambientales de ϵ_a .

Los objetivos de este Capítulo son: (1) evaluar la relación entre la PPNA y el IVN a escala estacional, (2) estimar la variación estacional del coeficiente de conversión de la energía fotosintéticamente activa absorbida por a vegetación verde en biomasa vegetal aérea (ϵ_a) y (3) comprender los controles ambientales de dichos cambios temporales. Para ello se usaron tres modelos diferentes que relacionan la PPNA con el IVN obtenido de las imágenes tomadas por los satélites NOAA/AVHRR. Los resultados obtenidos con estas imágenes fueron comparados con los datos derivados del nuevo sensor MODIS, a bordo del satélite TERRA de la NASA.

2.2. Materiales y métodos

2.2.1. Descripción del sitio de estudio y de los datos tomados a campo

Se estudiaron dos pastizales situados en la porción norte (Partido de Magdalena) (35°20'S, 57°60'W) y la porción suroeste (Partido de Laprida) (38°32'S, 61°55'W) de la provincia de Buenos Aires, comprendidas en la región de la Pampa Inundable, en Argentina (Figura 2.1). La Pampa Inundable está cubierta principalmente por pastizales naturales y pasturas sembradas, ambas bajo pastoreo. En los pastizales naturales codominan pastos C_3 y C_4 de los géneros *Stipa*, *Piptochaetium*, *Briza*, *Paspalum*, y *Botriochloa*. Una descripción detallada de estos pastizales se encuentra en Perelman et al. (2001) y las referencias citadas en ese trabajo. Las especies dominantes en las pasturas implantadas son gramíneas como *Festuca arundinacea*, *Lolium multiflorum*, y agropiro (*Agropyron elongatum* or *Elytrigia elongata*), y leguminosas como *Trifolium repens*, *Medicago sativa* y *Lotus corniculatus*. La precipitación anual varía entre 800-900 mm y la RFA entre 2600-2900 MJ/m².año. Las lluvias son más abundantes en verano, pero periodos cortos de sequía son muy frecuentes debido a las altas tasas de evapotranspiración de esta estación. Las temperaturas varían de 7-10 °C en el mes más frío (Julio) a 20-22 °C en el mes más calido (Enero). Los Molisoles son los suelos predominantes y su producción está usualmente limitada por inundación y alcalinidad. LA PPNA de estos sitios es aproximadamente de 6000-8500 (Kg de materia seca/ha.año) (Sala et al. 1981, Doll y Deregibus 1986, Oesterheld y León 1987, Rusch y Oesterheld 1997, Paruelo et al. 2000b).

En la tesis se utilizaron datos publicados de PPNA medidos en cada sitio. Para Magdalena, se utilizaron datos publicados por (Oesterheld y León 1987), (desde Noviembre de 1982 a Noviembre de 1983), de tres pasturas diferentes de 2, 5 y 13 años de edad. La pastura de 13 años fue considerada como un pastizal natural basándonos en su composición de especies (Leon y Oesterheld 1982, Oesterheld y León 1987). En el trabajo citado, la biomasa vegetal fue estimada a partir de cortes en 10 parcelas distribuidas al azar de 0.4 m² y se separó la biomasa verde de la seca. La broza fue colectada de las mismas parcelas y todas las muestras fueron secadas en estufa y pesadas. La PPNA fue estimada considerando los flujos de verde a seco en pie y de seco en pie a broza (por más detalles ver Sala et al. 1981 y Oesterheld y León 1987). Las diferencias en la biomasa cosechada entre parcelas fue baja, en promedio 4.7%, con un máximo de 8.0% y un mínimo de 2.8%. En Laprida se utilizaron datos de PPNA desde 1992 a 1995 informados por Paruelo et al. (2000b), para cinco pastizales que abarcan la mayoría de la heterogeneidad de la región. Ocho parcelas de 1 m²

fueron seleccionadas al azar en cada potrero y su PPNA fue estimada mediante cortes de biomasa a 3 cm de altura dentro de jaulas móviles para excluir el pastoreo. Estos autores separaron a biomasa verde y seca, la secaron y pesaron. La broza no fue colectada en este estudio (ver Paruelo et al. 2000b) por más detalles).

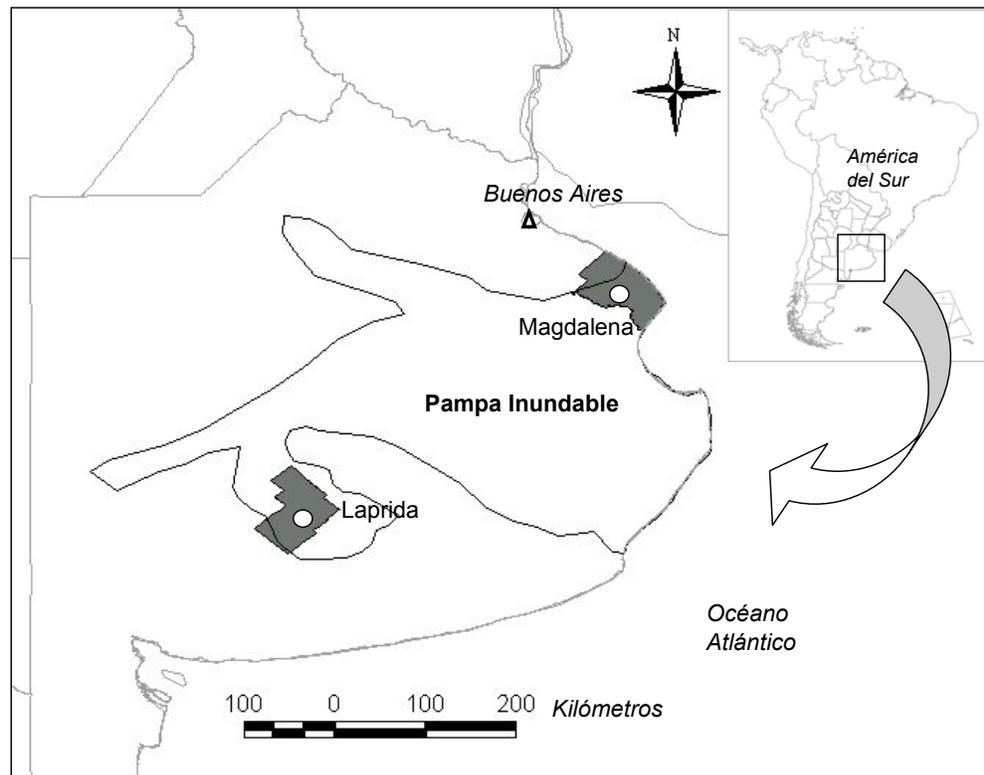


Figura 2.1. Mapa de la provincial de Buenos Aires, mostrando la Pampa Inundable y los sitios de estudio en los partidos de Magdalena y Laprida.

2.2.2. Descripción de la información satelital

Para este Capítulo se utilizó el IVN extraído de imágenes NOAA/AVHRR de la serie 1982-2000 llamada *Pathfinder-Land Data Set*, producida por la NASA en el año 2000. Esta serie de imágenes de IVN tiene varias mejoras hechas por la NASA, que corrigen los problemas detectados en años anteriores (Goward et al. 1991, Goward y Huemmrich 1992, Hanan et al. 1995, Hanan et al. 1997). Estas correcciones incluyen, normalización para variaciones en el ángulo solar (ver comentarios en Goward y Huemmrich 1992, Roujean y Breon 1995) y correcciones atmosféricas avanzadas que consideran la absorción del ozono y los efectos de dispersión de Rayleigh. Estos cambios han mejorado notablemente la calidad de los productos derivados de las imágenes NOAA (por una detallada descripción de las correcciones ver http://daac.gsfc.nasa.gov/CAMPAIGN_DOCS/FTP_SITE/readmes/pal.html). Desafortunadamente, no se contó con información para realizar correcciones por vapor atmosférico, ni contenidos de aerosoles. Sin embargo, algunos trabajos en Bolivia muestran que las correcciones atmosféricas no tienen un efecto importante en los datos de IVN derivados de los satélites NOAA (Moreau et al.

2003), y otros muestran que estas correcciones tienen un efecto menor en el IVN obtenido en zonas de pastizal Canadiense (Cihlar et al. 2004). La serie de datos está formada por compuestos decádicos, donde se extrae el máximo valor de los datos diarios de IVN para un período de 10 días (Holben 1986), lo cual minimiza los efectos negativos de las nubes, con una resolución espacial de 64 km² (Agbu y James 1994). Los valores de IVN, son calculados a partir de la reflectancia de los canales 1 (rojo, 580-680mm) y 2 (infrarojo, 725-1100mm) de los satélites NOAA/AVHRR (por mayores detalles ver Agbu y James 1994, James y Kalluri 1994). Luego de extraer los valores decádicos de los píxeles, se calculó el máximo valor mensual, para evitar desviaciones en el IVN causados por las nubes y otros factores, no corregidos en el compuesto decádico.

Para el análisis se utilizó el IVN, uno de los índices espectrales más usados (Steven et al. 2003), a pesar de que se han propuesto otros índices que podrían comportarse mejor en condiciones de suelo desnudo, o con canopeos muy densos (IAF > 3 o 4, típicos de bosques) (Asner et al. 2004, Haboudane et al. 2004). Ambas situaciones no son comunes en los pastizales de estudio. Por ejemplo la correlación entre IVN y un nuevo índice llamado *Enhanced Vegetation Index* (EVI), ambos derivados del satélite MODIS, es mayor al 0.90 (n=22, p<0.01), considerando 22 píxeles de pastizales durante 4 años.

2.2.3. Agregación de los datos de IVN y PPNA

En este trabajo se relacionó a los valores de IVN con los de PPNA adquiridos en el mismo periodo. Se tomaron los valores de IVN de los píxeles incluidos dentro de dos “áreas objetivo” (una en Laprida y la otra en Magdalena), que fueron delineadas para evitar zonas agrícolas. Según las estadísticas agropecuarias, una proporción muy pequeña de el área objetivo de Magdalena tenía agricultura durante los años de estudio (1982/83 = 3.3% y 1983/84 = 2.1%), y la mayoría del área estaba cubierta por pastizales naturales y pasturas sembradas (<http://www.sagpya.mecon.gov.ar>). Por lo tanto, se definió el área objetivo como los 8 píxeles NOAA que se superponían con los potreros en donde se realizaron los cortes de biomasa. Por el contrario, en Laprida, el área agrícola era importante. Basándonos en mapas de uso del suelo generados por Guerschman et al. (2003), a partir de imágenes LANDSAT TM, se seleccionaron 7 píxeles NOAA alrededor de los sitios de cortes que tuvieran menos del 10% de agricultura. Los valores de IVN de los píxeles seleccionados fueron muy similares (CV: 4% en Magdalena y 5% en Laprida), lo que muestra que las áreas objetivo son homogéneas a esta escala. Finalmente, se promediaron los valores de IVN de los píxeles de cada área objetivo y se confeccionó una serie de tiempo de IVN mensual.

La serie de tiempo de PPNA fue construida a partir de promedios ponderados de los datos de PPNA de cada sitio de corte, considerando la proporción de cada recurso forrajero en el área objetivo. Para Magdalena se consideró que el 50% del área objetivo estaba cubierta por pasturas (25% de 2 años y 25% de 5 años). Sobre la base de estas proporciones, se calculó el promedio ponderado a partir de los datos de PPNA de Oosterheld y León's (1987) y se generó una serie bimensual de PPNA para toda el área objetivo. Para el análisis de Laprida, se utilizó una aproximación similar pero se clasificaron a los cinco tipos de pasturas en tres categorías en base a su productividad: pasturas de alta productividad, pasturas de baja productividad y

pastizal natural. Utilizando la clasificación de Guerschman et al., (2003), se estimó la proporción de cada categoría en el área objetivo y se construyó una serie de PPNA con el promedio ponderado. Posibles desviaciones en las proporciones supuestas no alterarían los resultados de este trabajo, ya que la productividad de los distintos recursos forrajeros fue muy similar.

2.2.4. Desarrollo del modelo y estimaciones de la PPNA y ε_a

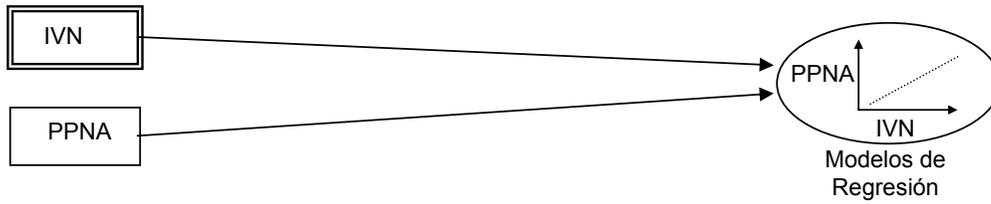
Para cada sitio de forma independiente y para los dos sitios combinados, se analizó la proporción de la variación estacional de la PPNA que estuvo explicada por tres modelos de complejidad creciente (Figura 2.2). El primer modelo (llamado aquí el modelo de IVN), consistió en una regresión entre PPNA-IVN, mientras que el segundo y tercer modelo (el modelo de RFAA y el modelo de Epsilon) se basaron en el modelo de Monteith's (1972).

El modelo de IVN (Figura 2.2) postula que las variaciones estacionales de la PPNA se pueden estimar a partir del IVN. Por lo tanto asume que la RFA, la $RFAA_v$ y ε_a son constantes o covarían fuertemente con el IVN. Se generó un modelo de regresión a partir de los datos de PPNA y de IVN de las series de tiempo mencionadas anteriormente.

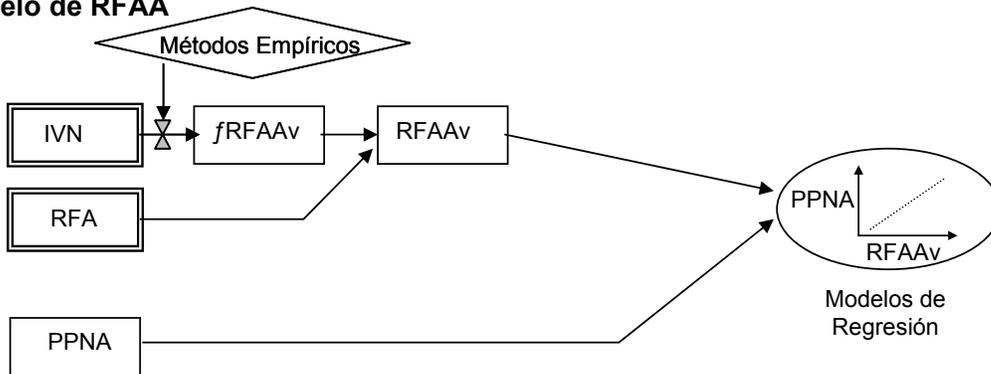
En el modelo de $RFAA_v$ (Figura 2.2), las variaciones estacionales de la PPNA son estimadas a partir de la $RFAA_v$. A diferencia del modelo de IVN, el modelo de $RFAA_v$ mejoraría las estimaciones de la PPNA cuando el IVN y la RFA están desacoplados. Sin embargo, en este modelo, ε_a se asume constante o correlacionada con la $RFAA_v$. Este modelo fue generado a partir de la regresión de valores observados de PPNA y valores de $RFAA_v$ estimados a partir de la RFA y de la $fRFAA_v$. La $fRFAA_v$ fue derivada del IVN mediante los 3 métodos mencionados en la introducción y detallados más abajo.

En el modelo de Epsilon (Figura 2.2), los cambios estacionales de la PPNA dependen de la dinámica de la $RFAA_v$ y de ε_a . Algunos autores relacionan a la productividad primaria bruta (PPB), con la $RFAA_v$ y ε_g , en vez de la PPN con la $RFAA_v$ y ε_n , y por lo tanto incluyen los costos de respiración en el lado derecho de la ecuación (Goetz et al. 1999, Liu et al. 2002, Matsushita y Tamura 2002, Hazarika et al. 2005). Sin embargo, al relacionar la PPN o la PPNA con la $RFAA_v$, se han encontrado buenos resultados si necesidad de estimar la respiración (Potter et al. 1993, Paruelo et al. 1997, Gower et al. 1999, Ruimy et al. 1999, Turner et al. 2002, Medlyn et al. 2003, Paruelo et al. 2004). La separación de los costos de respiración representa una ventaja, principalmente en los modelos que integran distintos biomas, ya que la respiración cambia en función de éstos. Sin embargo, dentro de un mismo bioma, los costos de respiración se mantienen aproximadamente constantes. Por estas dos razones, se utilizó el modelo de PPNA donde los costos de respiración están incluidos en ε_a (Running et al. 2001). Un punto crítico de usar el modelo de Epsilon, es estimar las variaciones estacionales de ε_a . Por ello, se analizaron los controles climáticos de ε_a mediante regresiones múltiples. ε_a fue calculado a partir del cociente entre los valores de campo de la PPNA y los valores de $RFAA_v$ estimados a partir del IVN y la RFA, como se detalla a continuación. Los datos de precipitación fueron obtenidos de las estancias en las cuales se midió la PPNA y la temperatura de estaciones cercanas (Colonia y Dolores).

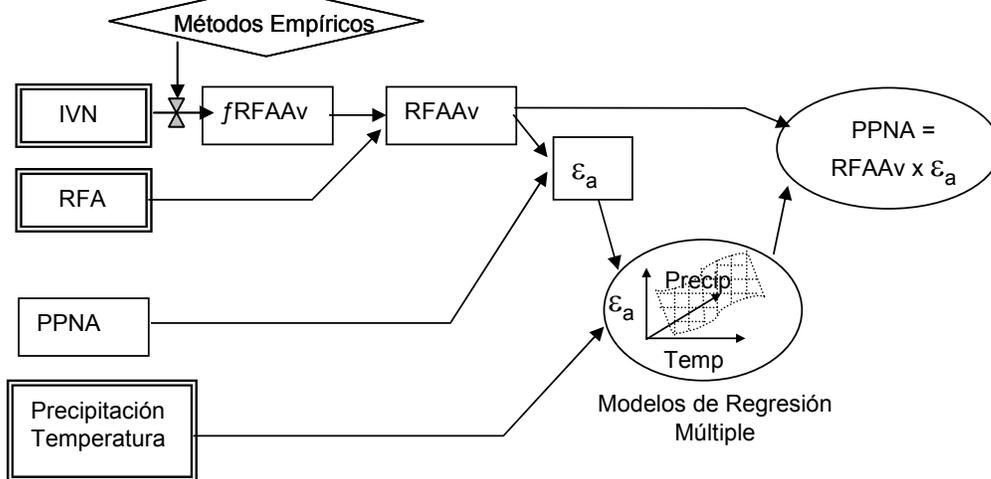
Modelo de IVN



Modelo de RFAA



Modelo de Epsilon



 Variables externas necesarias para estimar la PPNA en cada modelo

Figura 2.2. Representación esquemática del proceso de calibración seguido con cada uno de los tres modelos utilizados para estimar la PPNA basados en sensores remotos y datos climáticos. En el proceso de evaluación, nuevos valores de PPNA y de ϵ_a fueron generados utilizando parte de la serie de datos y sus predicciones fueron evaluadas contra los restantes datos de PPNA, no utilizados en la generación del modelo.

Los datos de $fRFAA_v$ fueron estimados a partir del IVN usando 3 métodos correspondientes a sendas fórmulas semiempíricas comúnmente usadas en la literatura: (1) una relación lineal entre la $fRFAA_v$ y el IVN (Choudhury 1987, Goward y Huemmrich 1992, Ruimy et al. 1994, Moreau et al. 2003) (que llamaremos en adelante el “método lineal”), (2) una relación no lineal entre $fRFAA_v$ y el IVN (Potter et al. 1993, Sellers et al. 1994, Paruelo et al. 1997) (que llamaremos en adelante el “método no lineal”) y (3) el promedio de los dos métodos anteriores (que llamaremos en adelante el “método combinado” (Los et al. 2000). En el caso del método lineal, se calculó el percentil 98 de la serie de tiempo de IVN, que fue de 0.70 y similar para ambos sitios de estudio. Se consideró que este valor máximo de IVN se corresponde con un 95% de la $fRFAA_v$, considerando la saturación de la luz interceptada a altos niveles de IAF. El IVN del suelo desnudo ($fRFAA_v = 0$) fue establecido en 0.01. Con estos valores se obtuvo la ecuación: $fRFAA_v = (\min (1.38 \times IVN - 0.014), 0.95)$. En el caso del método no lineal, se utilizó la ecuación recomendada por Potter et al. (1993), que estableció un máximo de IVN de 0.67 y un mínimo de 0.004, donde $SR_{max} = 5.13$ y $SR_{min} = 1.08$. SR es el “simple ratio index” = $(1+IVN)/(1-IVN)$ = Rojo/Infrarojo. La ecuación resultante es: $fRFAA_v = \min \{SR / (SR_{max} - SR_{min}) - SR_{min} / (SR_{max} - SR_{min}), 0.95\}$. Esta ecuación establece una relación no lineal entre el IVN y la $fRFAA_v$, y considera la comúnmente descrita saturación del IVN a altos valores de IAF (>3) (Baret y Guyot 1991, Sellers et al. 1992, Los et al. 2000, Asner et al. 2004).

2.2.5. Evaluación de los modelos

Para evaluar los tres modelos utilizando datos independientes, se calcularon varios modelos de regresión utilizando parte de la serie de datos de PPNA. Se utilizaron estos modelos para hacer predicciones que luego fueron contrastadas con datos observados de PPNA, no utilizados en la generación del modelo. Debido a la escasa cantidad de datos, solo se realizó este procedimiento para los datos de ambos sitios unidos. En cada caso 16 valores fueron utilizados para generar los modelos y 5 para evaluarlos. Se repitió este procedimiento cinco veces con combinaciones al azar de datos usados para generar y evaluar el modelo (Manly 1997). Los análisis estadísticos fueron realizados en SAS 8.2, utilizando los procedimientos *proc reg* y *proc rsquare*.

Finalmente se evaluó al modelo de Epsilon generado aplicándolo a una nueva serie de dato compuesta por valores de PPNA medidos en la Estancia La Carola (37°20'S, 61°30'W), cercana al sitio de Laprida, y datos de IVN tomados por el sensor MODIS sobre dicha estancia. Comparadas con la serie de datos NOAA/AVHRR, las imágenes MODIS poseen mejor comportamiento radiométrico y geométrico y, debido a su característica multispectral, permiten realizar correcciones atmosféricas completas que incrementan sustancialmente la calidad (Myneni et al. 2002, Fensholt 2004, Running et al. 2004). Sin embargo, este nuevo satélite ha estado funcionando solamente desde 2000, lo cual restringe los análisis de largo plazo. Para el período 2001-2002, se recopilaron imágenes del sensor MODIS, con un tamaño de píxel de 250x250 metros de lado. Al igual que para las imágenes NOAA, se estimó la $fRFAA_v$ a partir del IVN utilizando una función no lineal generada a partir de valores máximos y mínimos de SR. El máximo valor de SR ($SR_{max} = 10.77$), fue derivado a partir del percentil 98 de píxeles MODIS con pastizales y el mínimo SR ($SR_{min} = 1.54$) a partir del

percentil 5 de píxeles MODIS con suelo desnudo. La $fRFAA_v$ derivada de las serie MODIS fue multiplicada por la RFA medida en una estación cercana, generando una serie temporal de valores de $RFAA_v$. Las variaciones estacionales de ε_a fueron calculadas dividiendo a la PPNA por la $RFAA_v$ y fueron comparadas con los valores de ε_a estimados a partir de la ecuación de regresión múltiple obtenida anteriormente con la serie de imágenes NOAA. Los datos de precipitación necesarios para calcular ε_a fueron obtenidos en la estancia La Carola, mientras que los datos de temperatura fueron obtenidos de una estación meteorológica cercana. A su vez, se evaluó la relación entre las estimaciones de PPNA medidas en La Carola y la PPNA estimada a través de multiplicar la $RFAA_v$ derivada de MODIS con ε_a estimado mediante la ecuación de regresión múltiple generada con las imágenes NOAA/AVHRR.

2.3. Resultados

Los resultados del modelo de IVN fueron diferentes entre sitios. La PPNA y el IVN estuvieron fuertemente correlacionados en Magdalena ($r^2=0.93$, $p<0.01$, $n=6$) (Figura 2.3). La relación fue menor en Laprida ($r^2=0.65$, $p<0.01$, $n=15$) o cuando se analizaron en conjunto ambos sitios ($r^2=0.68$, $p<0.01$, $n=21$). Las pendientes de las regresiones no difirieron significativamente entre sitios ($p=0.21$), pero sí las ordenadas al origen ($p<0.05$). En todos los casos los modelos lineales entre PPNA y IVN ajustaron mejor que los exponenciales, pero estos también tuvieron un buen ajuste ($r^2=0.90$, 0.58 y 0.65 para Magdalena, Laprida y ambos sitios unidos, respectivamente).

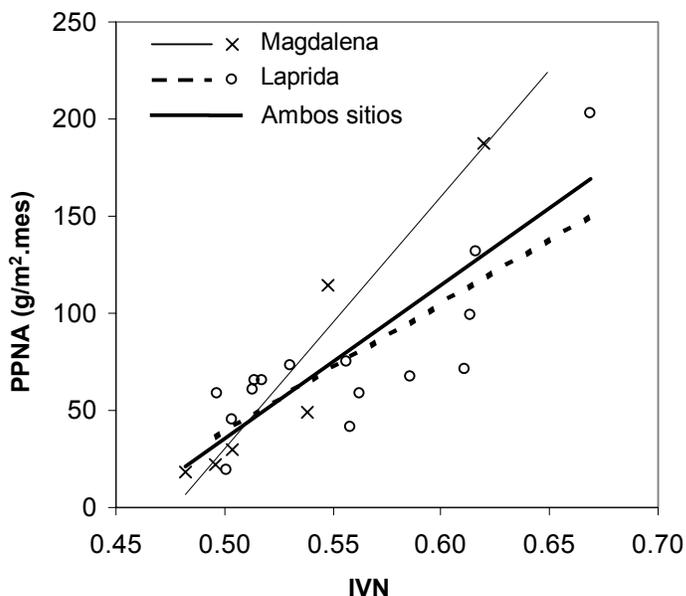


Figura 2.3. Regresiones lineales entre PPNA e IVN (el modelo de IVN), para cada sitio y para ambos sitios agrupados. Para Magdalena, $PPNA = 1303IVN - 622$; $r^2 = 0.93$. Para Laprida, $PPNA = 667IVN - 295$; $r^2 = 0.65$. Para ambos sitios agrupados, $PPNA = 791IVN - 360$; $r^2 = 0.68$. Todas las regresiones fueron significativas con $p < 0.01$.

El modelo de $RFAA_v$ explicó una porción menor de la variabilidad estacional de la PPNA que el modelo de IVN, a pesar de contar con una variable adicional, la RFA (Figura 2.4). Al igual que en el modelo previo, Magdalena presentó un mayor r^2 que Laprida y ambos sitios juntos. A diferencia que en el modelo previo, las funciones exponenciales se ajustaron mejor a los datos que las lineales. Siempre que la $fRFAA_v$ fue calculada a partir del método no lineal, la proporción de la variación de la PPNA explicada por la $RFAA_v$ fue mayor que cuando fue calculada a partir del método lineal o el método combinado.

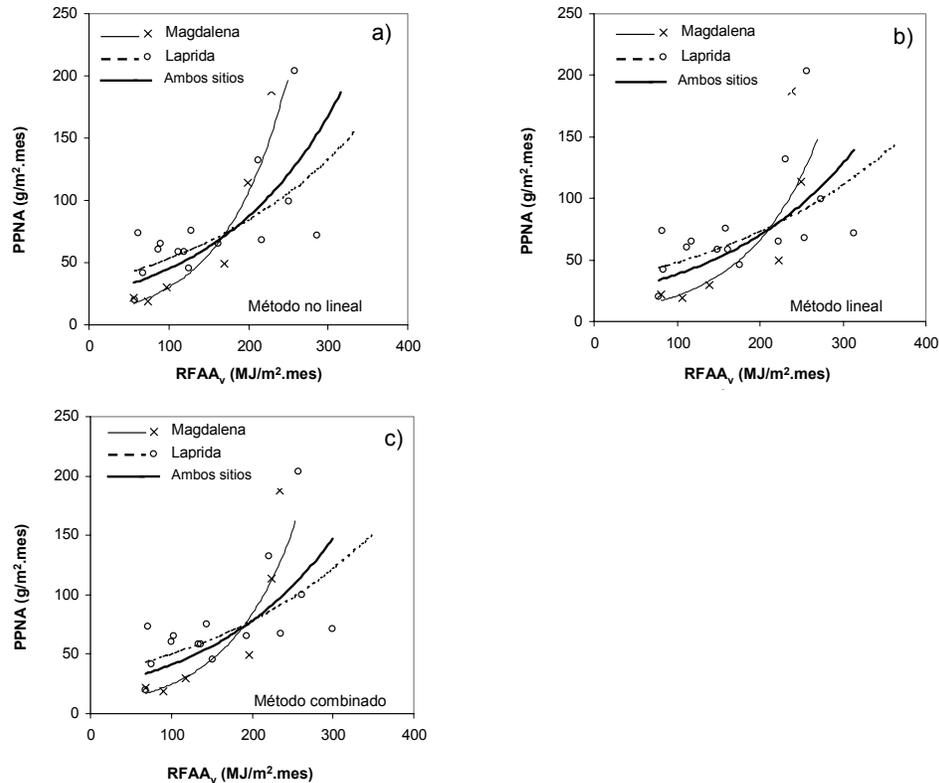


Figura 2.4. Regresiones exponenciales entre la PPNA y la $RFAA_v$ (el modelo de RFAA) para cada sitio y para ambos sitios agrupados. La $RFAA_v$ fue estimada a partir de valores de $fRFAA_v$ y de RFA. La $fRFAA_v$ fue estimada del IVN utilizando el método no lineal (a), el lineal (b) y el método combinado (c). Las ecuaciones de regresión estimadas con el método no lineal fueron: para Magdalena $PPNA = 8.50e^{0.013RFAA_v}$, $r^2 = 0.94$; para Laprida $PPNA = 33.73e^{0.0046RFAA_v}$, $r^2 = 0.46$; y para ambos sitios agrupados $PPNA = 23.32e^{0.0066RFAA_v}$, $r^2 = 0.55$. Las ecuaciones de regresión estimadas con el método lineal fueron: para Magdalena $PPNA = 6.59e^{0.012RFAA_v}$, $r^2 = 0.82$; para Laprida $PPNA = 31.81e^{0.0042RFAA_v}$, $r^2 = 0.37$; y para ambos sitios agrupados $PPNA = 20.96e^{0.0060RFAA_v}$, $r^2 = 0.46$. Las ecuaciones de regresión estimadas con el método combinado fueron: para Magdalena $PPNA = 7.26e^{0.012RFAA_v}$, $r^2 = 0.80$; para Laprida $PPNA = 32.42e^{0.0044RFAA_v}$, $r^2 = 0.41$; y para ambos sitios agrupados $PPNA = 21.77e^{0.0064RFAA_v}$, $r^2 = 0.51$. Todas las regresiones son significativas con $p < 0.01$.

Antes de describir los resultados del modelo de Epsilon, debemos presentar la relación entre ϵ_a con las variables climáticas, ya que estas son una entrada para el modelo de Epsilon. Los valores estacionales de ϵ_a estimados a partir de la PPNA y la $RFAA_v$, variaron entre 0.2 y 1.2 g de biomasa/MJ. El rango fue similar para los dos sitios (Figura 2.5). Los valores de ϵ_a fueron generalmente

altos en invierno y menores en verano, pero periodos con altas precipitaciones o sequías aumentaron o disminuyeron ϵ_a , respectivamente, en cualquier momento del año, como se observó en Magdalena (Figura 2.5). A valores relativamente bajos de IVN, los valores estimados de ϵ_a a partir de la $fRFAAV$ derivada del método no lineal fueron mayores que los valores estimados a partir del método lineal, ya que en este rango de IVN el primero predijo valores más altos de $fRFAAV$ que el segundo. Sin embargo, a valores altos de IVN, ambos métodos predijeron valores similares de $fRFAAV$ y por lo tanto de ϵ_a . Como era esperado, el método combinado produjo valores intermedios de ϵ_a . Las diferencias entre los métodos fueron pequeñas y produjeron una variación en las estimaciones de ϵ_a de solo un 9%.

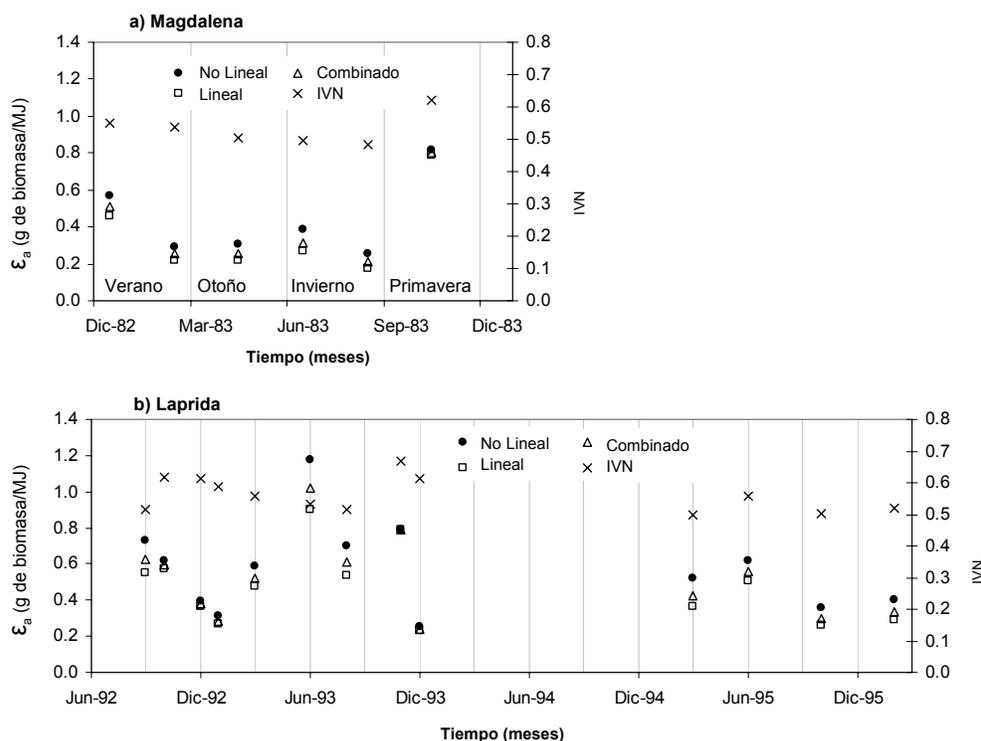


Figura 2.5. Variaciones estacionales en el coeficiente de conversión de la energía (ϵ_a) y el IVN, en cada sitio estudiado, a) Magdalena y b) Laprida. ϵ_a fue calculado a partir de PPNA/RFAAV, con la RFAAV estimada con el método no lineal (círculos llenos), con el lineal (cuadrados vacíos) o con el método combinado (triángulos vacíos). Las cruces muestran las variaciones del IVN en el segundo eje-y.

Una porción importante de las variaciones de ϵ_a fue explicada por la temperatura y la precipitación, pero la importancia de cada variable varió entre sitios (Tabla 2.1). Las precipitaciones (PP) estuvieron altamente correlacionadas con ϵ_a en ambos sitios, pero las anomalías de la precipitación, calculadas como $PPAN = (\text{precipitación mensual} - \text{precipitación histórica mensual}) / \text{precipitación histórica mensual}$, explicaron mejor las variaciones estacionales de ϵ_a (Tabla 2.1). La temperatura no estuvo significativamente asociada a ϵ_a ni en Magdalena, ni al combinar los datos de ambos sitios. En Laprida la asociación entre ϵ_a temperatura sí fue significativa. Las estimaciones de ϵ_a mejoraron al utilizar un modelo de regresión múltiple que incluyó a la temperatura y a la precipitación

como variables independientes, tanto para Laprida como para los dos sitios unidos, pero no para Magdalena. Considerando los dos sitios juntos, la temperatura media mínima mensual (TMIN) aumento la proporción de la varianza explicada por el modelo de 0.49 a 0.58 (promedio para los tres métodos de estimar la $fRFAA_v$ del IVN) (Tabla 2.2). En Laprida el modelo de regresión múltiple que explicó la mayor variabilidad de ε_a incluyó a la precipitación (PP) en vez de a la PPAN, y la temperatura media máxima mensual (TMAX) en vez de la TMIN (Tabla 2.2), a pesar de que la PPAN produjo un r^2 mayor en los modelos simples (Tabla 2.1).

El modelo de Epsilon produjo consistentemente mayores r^2 que los otros modelos, para cada sitio y para ambos sitios agrupados. El r^2 obtenido en la calibración de estos modelos varió para Magdalena entre 0.97 a 0.99 (dependiendo del método usado para calcular $fRFAA_v$ del IVN), para Laprida entre 0.84 a 0.90 y para ambos sitios agrupados de 0.87 a 0.93. El método no lineal para estimar la $fRFAA_v$, siempre ajustó más a los datos, pero las diferencias fueron pequeñas. Los tres métodos produjeron estimaciones similares de PPNA (en promedio $\pm 9\%$). Sin embargo, a altos valores de PPNA las diferencias entre métodos fueron mayores ($\pm 19\%$).

Tabla 2.1. Modelos de regresión simple considerando a ε_a como variable dependiente y a las variables climáticas como variables independientes.

Variable	r^2			Pendiente			y-intercepta		
	No lin	Lineal	CM	No lin	Lineal	CM	No lin	Lineal	CM
<i>Magdalena (n=6)</i>									
PP	0.81	0.84	0.83	0.048	0.052	0.050	-0.046	-0.072	-0.013
PPAN	0.85	0.89	0.88	0.37	0.34	0.36	0.40	0.32	0.36
<i>Laprida (n=15)</i>									
PP	0.13	0.22	0.17	0.025	0.028	0.026	0.38	0.26	0.32
PPAN	0.47	0.45	0.47	0.26	0.21	0.24	0.56	0.45	0.50
TMED	0.30	0.21	0.26	-0.030	-0.021	-0.025	1.01	0.77	0.89
TMAX	0.35	0.26	0.31	-0.028	-0.020	-0.024	1.15	0.88	1.01
TMIN	0.23	NS	0.20	-0.030	NS	-0.025	0.83	NS	0.73
<i>Ambos sitios (n=21)</i>									
PP	0.20	0.31	0.25	0.029	0.033	0.031	0.31	0.19	0.25
PPAN	0.49	0.50	0.50	0.27	0.24	0.26	0.51	0.42	0.46

Los modelos son presentados de acuerdo al método considerado para estimar la $fRFAA_v$: lineal, no lineal (No lin) y el modelo combinado (CM). PP es las precipitación mensual en cm, PPAN son las anomalías de la precipitación, calculadas como PPAN = (precipitación mensual – precipitación histórica mensual) / precipitación histórica mensual. TMED es la temperatura media mensual y TMAX es la temperatura media máxima mensual y TMIN es la temperatura media mínima mensual, todas en °C. Se muestran en la tabla solamente las variables que fueron significativas ($p < 0.10$).

Tabla 2.2. Modelos de regresión múltiple considerando a ε_a como variable dependiente y a las variables climáticas como variables independientes.

Variable	r^2			Pendiente			y-intercepta		
	No lin	Lineal	CM	No lin	Lineal	CM	No lin	Lineal	CM
<i>Laprida</i>									
PP				0.042	0.040	0.041			
TMAX	0.64	0.65	0.66	-0.037	-0.029	-0.033	1.04	0.78	0.91
<i>Ambos sitios</i>									
PPAN				0.28	0.25	0.26			
TMED	0.61	0.55	0.59	-0.020	-0.014	-0.017	0.82	0.63	0.72

Ver referencias en Tabla 2.1. Para Magdalena no existieron modelos de regresión múltiple significativos. Se muestran en la tabla solamente las variables que fueron significativas ($p < 0.10$).

Las correlaciones entre IVN, RFA, RFAA_v y ε_a en cada sitio ayudan a comprender los resultados obtenidos con cada uno de los modelos. En Magdalena, los tres modelos produjeron buenas estimaciones debido a que todas las variables mencionadas estuvieron altamente correlacionadas (Tabla 2.3). Por el contrario, las correlaciones en Laprida y al agrupar ambos sitios fueron débiles y por lo tanto los tres tipos de modelos arrojaron resultados distintos. Es interesante señalar que el sentido de las correlaciones entre la RFA y la RFAA_v con ε_a , varió entre sitios. Probablemente la reducida cantidad de datos de PPNA disponibles para Magdalena sea responsable de estas diferencias.

Tabla 2.3. Correlaciones cruzadas entre variables registradas en cada sitio de estudio y para ambos sitios juntos.

	Magdalena (n=6)	Laprida (n=15)	Ambos sitios (n=21)
IVN vs. RFA	0.69	0.54	0.56
IVN vs. ε_a	0.90 a 0.93	-0.02 a 0.24	0.24 a 0.46
RFA vs. ε_a	0.47 a 0.48	-0.42 a -0.56	-0.15 a -0.30
RFAA _v vs. ε_a	0.64 a 0.76	-0.30 a -0.39	-0.02 a -0.10

En las correlaciones que incluyen a ε_a , se muestra el rango de correlaciones obtenido a partir de los tres métodos para estimar la $fRFAA_v$ del IVN.

La evaluación de los modelos con datos independientes (solo realizada para ambos sitios agrupados), mostró que el modelo de Epsilon generado produjo las mejores estimaciones y las más estables (Tabla 2.4). Para este modelo, los coeficientes calculados a partir de los distintos subgrupos de datos fueron muy similares (ver el Coeficiente de Variación en Tabla 2.4), indicando una relativamente alta estabilidad del modelo. El modelo de IVN fue el que tuvo los coeficientes menos estables. Al comparar las predicciones de los modelos contra datos independientes de PPNA, el modelo de IVN y el de RFAA estimaron con menor exactitud los valores observados (Figura 2.6). El modelo de RFAA subestimó la PPAN a valores altos de la misma. El modelo de Épsilon fue el único que estimó con precisión los dos valores extremadamente altos de PPNA registrados en Magdalena. Estos dos valores extremos (ver Figura 2.6) aumentaron el r^2 de la regresión entre los datos observados y los predichos por el modelo de Epsilon, pero el r^2 se mantuvo alto y significativo al eliminar estos valores ($r^2=0.57$). En los otros modelos el r^2 bajo sustancialmente al eliminar estos valores a 0.20 y 0.31.

Tabla 2.4. Coeficientes de determinación y parámetros de los modelos de regresión para estimar PPNA y ε_a , obtenidos con diferentes conjuntos de datos.

	r^2	a	b	c
<i>Modelo de IVN: PPNA = a + IVN . b</i>				
Subconjunto 1	0.67	-400	856	
Subconjunto 2	0.74	-358	802	
Subconjunto 3	0.52	-193	479	
Subconjunto 4	0.67	-375	820	
Subconjunto 5	0.74	-375	817	
Media	0.67	-340.20	754.80	
Int. de conf.	±0.08	±73.31	±136.25	
Desvío	0.09	83.64	155.45	
CV %	13	25	21	
<i>Modelo de RFAA: PPNA = a . exp^(RFAAv . b)</i>				
Subconjunto 1	0.48	21.5	0.0061	
Subconjunto 2	0.39	24.2	0.0056	
Subconjunto 3	0.32	28.9	0.0041	
Subconjunto 4	0.49	20.3	0.0063	
Subconjunto 5	0.49	18.9	0.0066	
Media	0.43	22.76	0.006	
Int. de conf.	±0.07	±3.46	±0.001	
Desvío	0.08	3.95	0.001	
CV %	18	17	17	
<i>Modelo de Epsilon: $\varepsilon_a = a + PPAN . b + TMED . c$</i>				
Subconjunto 1	0.73	0.69	0.29	-0.014
Subconjunto 2	0.67	0.74	0.27	-0.016
Subconjunto 3	0.60	0.74	0.24	-0.018
Subconjunto 4	0.59	0.76	0.29	-0.018
Subconjunto 5	0.60	0.63	0.28	-0.012
Media	0.64	0.71	0.27	-0.02
Int. de conf.	±0.05	±0.05	±0.02	±0.002
Desvío	0.06	0.05	0.02	0.003
CV %	9	7	8	17

Los conjuntos de datos fueron generados mediante extracciones al azar de 5 datos de la serie (para ambos sitios agrupados). Para el modelo de Epsilon y el de RFAA, la f_{RFAAv} fue obtenida a partir del IVN mediante el modelo no lineal. Todos los modelos son significativos con $p < 0.05$.

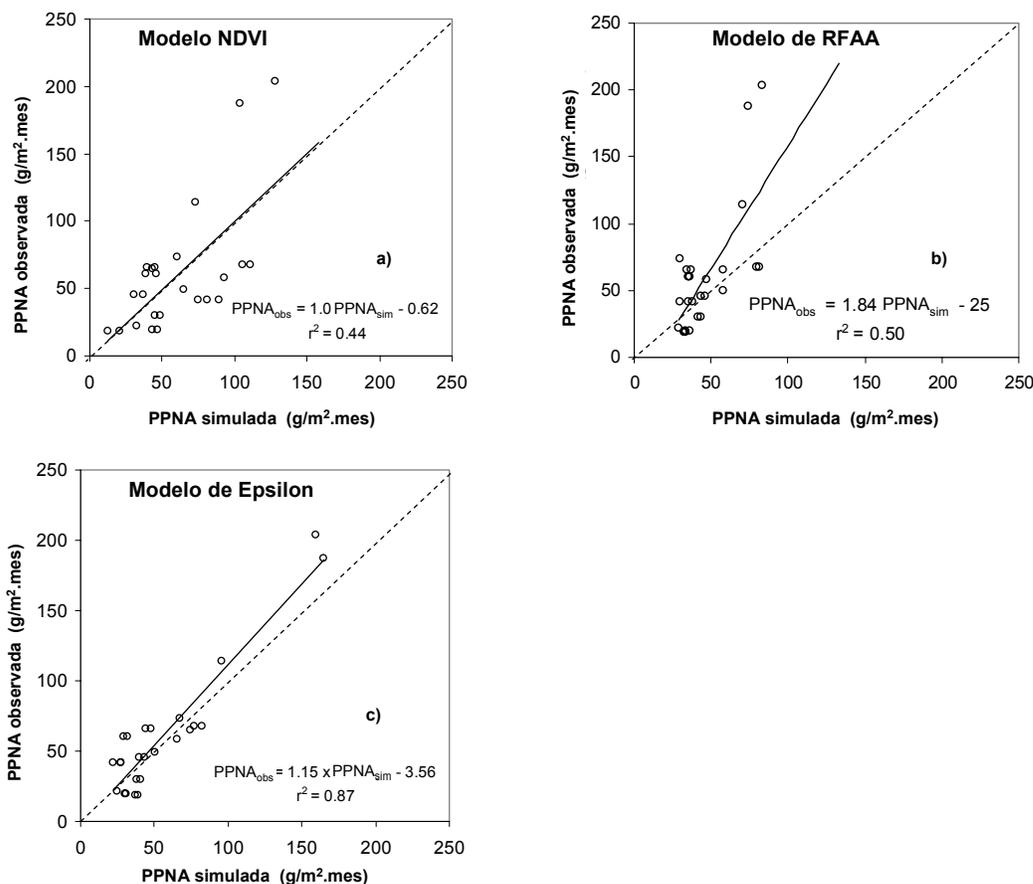


Figura 2.6. Relación entre la PPNA observada y simulada mediante los tres modelos usados en el trabajo, (a) el modelo de IVN, (b) el modelo de RFAA y (c) el modelo de Epsilon. La PPNA simulada fue calculada a partir de las ecuaciones presentadas en la Tabla 2.4, a partir de datos no incluidos en la generación del modelo (datos independientes). Se muestran solo los datos para ambos sitios agrupados. Para los modelos de RFAA y Epsilon, la $fRFAA_v$ fue obtenida a partir del IVN mediante el modelo no lineal.

Las variaciones estacionales de ε_a derivadas de las ecuaciones presentadas en la Tabla 2.4 correlacionaron bien con las estimaciones de ε_a derivadas de la PPNA y de la $RFAA_v$ derivada de MODIS, obtenidas en la estancia La Carola. ($r=0.74$, $n=11$, $p<0.01$; Figura 2.7), a pesar de las diferentes resoluciones espaciales de ambas imágenes. Los patrones estacionales de las estimaciones de ε_a medidas en La Carola, fueron similares a las medidas en Magdalena y Laprida, con valores altos hacia finales de invierno, principios de primavera y valores mínimos en verano. Correlaciones bajas entre PPNA y ε_a son claramente visibles en el gráfico de la Figura 2.7 ($r<0.2$, $n=11$, $p>0.72$). Las estimaciones de PPNA calculadas a partir de la $RFAA_v$, derivada del sensor MODIS y ε_a , estimada a con las ecuaciones de la Tabla 2.4 (generadas con las imágenes NOAA/AVHRR), fueron similares con las mediciones de PPNA realizadas en La Carola (Figura 2.7; $r^2=0.90$, $n=11$, $p<0.01$).

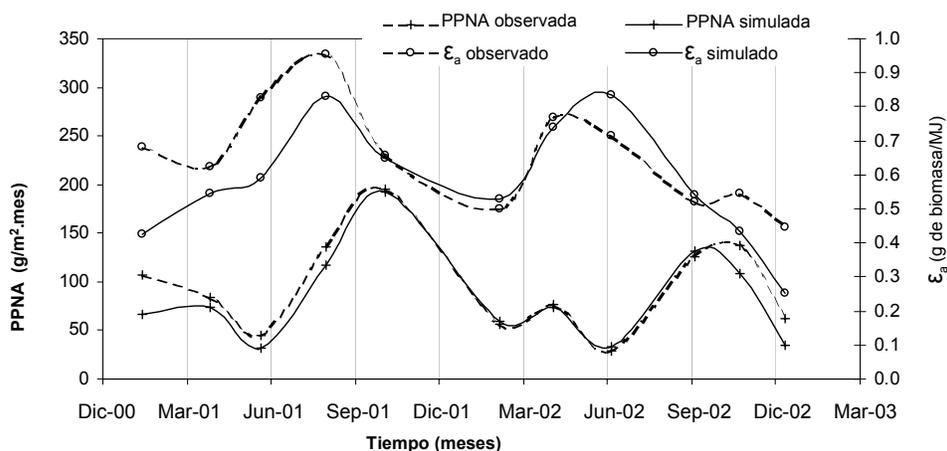


Figura 2.7. Variaciones estacionales de la PPNA y de ϵ_a simuladas y observadas en la estancia La Carola. La PPNA observada fue medida en el campo mediante cortes sucesivos de biomasa. La PPNA estimada fue calculada en base al modelo de Epsilon, utilizando datos de IVN de las imágenes MODIS, valores de RFA diarios de una estación meteorológica cercana y valores de ϵ_a calculados a partir de precipitación y temperatura mensual usando las ecuaciones generadas en la Tabla 4. ϵ_a observado fue estimado a partir del cociente entre la PPNA y la $RFAA_v$, esta última derivada de las imágenes MODIS. El ϵ_a simulada fue estimada utilizando la ecuación generada con las imágenes NOAA/AVHRR presentada en la Tabla 2.4.

2.4. Discusión

Nuestros resultados muestran que con satélites de baja resolución espacial como los NOAA 8x8 km, es posible estimar las variaciones estacionales de la PPNA en forma precisa, pero la selección del modelo a utilizar en una región determinada requiere de ciertas consideraciones. La posibilidad de usar modelos de regresión simples basados en el IVN depende del nivel de correlación entre IVN, RFA y ϵ_a . En el caso de Magdalena, como el IVN estuvo estacionalmente correlacionado con la RFA y ϵ_a (Tabla 2.3), un modelo simple que relaciona la PPNA y el IVN fue suficiente para estimar la dinámica de la PPNA ($r^2=0.93$, Figura 2.3). Fisiológicamente, esto significa que el área foliar verde y la interceptación de radiación (similar a la absorción, $RFAA_v$) variaron de manera conjunta con el coeficiente de eficiencia en el uso de la radiación (ϵ_a). Sin embargo, esta condición no es siempre verdadera en pastizales perennes, como lo demuestran los datos de Laprida. En este sitio, el IVN no estuvo correlacionado con ϵ_a y fue necesario utilizar un modelo más mecanístico (el modelo de Epsilon), para mejorar las estimaciones de la PPNA. Debido a que el IVN estuvo correlacionado con la RFA en ambos sitios (Tabla 2.3), el modelo de RFAA no mejoró las estimaciones de PPNA en nuestro trabajo. Adicionalmente, para cada sitio y para ambos sitios unidos, las regresiones lineales entre la PPNA y la $RFAA_v$, explicaron una menor proporción de la variación que las regresiones utilizando solamente el IVN. Resultados similares fueron encontrados por Rasmussen (1998), que también obtuvo estimaciones de la PPNA más consistentes utilizando IVN que $RFAA_v$, en Senegal.

Debido a la falta de mediciones directas de la $fRFAA_v$, existe cierta incertidumbre sobre si la inclusión de ϵ_a introduce variaciones reales en la

eficiencia del uso de la radiación (hipótesis 1), o si por el contrario esta contrarrestando la limitada sensibilidad del IVN a altos valores de $fRFAA_v$ (hipótesis 2). Dos evidencias soportan a la primera hipótesis. Primero, la misma ecuación es utilizada para calcular ε_a a lo largo de todo el gradiente de PPNA, y estas estimaciones de ε_a mejoraron las estimaciones de la PPNA no solo a valores altos de la PPNA (donde habría saturación de la relación IVN- $fRFAA_v$), sino en todo el gradiente (Figura 2.6). Si la segunda hipótesis fuera verdadera, entonces el modelo de Epsilon no habría mejorado las estimaciones de la PPNA o de ε_a a bajos valores de $fRFAA_v$ o PPNA. Segundo, el modelo de Epsilon, mejoró las estimaciones de la PPNA no solamente con el método lineal, sino también con el método no lineal, el cual considera la saturación del IVN.

El modelo de Epsilon no solo estimó mejor la PPNA (Figura 2.6), sino que también mostró una importante ventaja frente a los otros modelos: puede ser utilizado con datos obtenidos con otro sensor, siempre y cuando la relación entre la $fRFAA_v$ y el IVN sean establecidas para cada sensor. Esto representa una importante ventaja debido a que la $fRFAA_v$ es más fácil de medir que ε_a o la PPNA. La fortaleza de este modelo es que la descripción de la dinámica de ε_a está basada en información climática. Por lo tanto, buenas estimaciones de ε_a permitirán utilizar información derivada de varios sensores para estimar la PPNA por largos periodos, por ejemplo al unir las series de la $fRFAA_v$ derivadas de los sensores NOAA y MODIS (Running et al. 2004). Las estimaciones de ε_a no fueron influidas por la distinta resolución espacial de los sensores, probablemente debido a que una gran proporción del área registrada con las imágenes NOAA presentaba recursos forrajeros similares a los medidos en la estancia La Carola. En lugares con parches heterogéneos de vegetación, es posible que ε_a varíe entre imágenes de distinta resolución espacial. Finalmente, si se considera que el sensor MODIS tiene un comportamiento radiométrico muy superior a NOAA (Fensholt 2004), nuestros resultados sugieren que los posibles errores en esta última serie (debidos a sus escasas correcciones atmosféricas y su baja performance radiométrica) no impactarían seriamente su capacidad de estimar variaciones de PPNA.

Los resultados de este Capítulo también aportaron estimaciones independientes de ε_a y mostraron claramente la relación de este coeficiente con las variaciones climáticas, lo cual mejora substancialmente nuestro conocimiento acerca de aspectos clave del funcionamiento de los pastizales (Bartlett et al. 1989, Prince 1991a, Gamon et al. 1995, Churkina y Running 1998, Gower et al. 1999, Nouvellon et al. 2000). Los valores promedio anuales de ε_a (0.42 y 0.52 g de materia seca/MJ, para los métodos lineales y no lineales, respectivamente), caen dentro del rango de estimaciones realizadas por otros autores para los biomas de pastizal. Por ejemplo, (Paruelo et al. 1997), estimaron ε_a para un amplio rango de pastizales a lo largo de los EEUU. Estos autores estimaron valores de ε_a de 0.23 g de carbono/MJ, que equivale aproximadamente a 0.48 g de materia seca /MJ. A su vez, (Ruimy et al. 1994) realizaron una extensa revisión bibliográfica, encontrando solamente tres estimaciones de ε_a para pastizales templados, con una media relativamente alta de 0.84 g de materia seca/MJ. Field et al. (1995), compararon valores de ε generados con diferentes modelos de productividad a escala de bioma (el modelo CASA y el modelo Miami NPP/GCM APAR). Considerando una relación de partición subterráneo/aéreo de 1.3 y un coeficiente de conversión de carbono en biomasa de 2.22 (Ajtay et al. 1979), estos modelos producen estimaciones de

ε_a de 0.26 y 0.45 g de materia seca /MJ, respectivamente. Las estimaciones de ε_a fueron similares entre pastizales de Sudamérica y Norteamérica. Es necesario realizar más estudios para poder cuantificar las diferencias y las similitudes entre ambas regiones, en cuanto a los controles climáticos y bióticos sobre las variaciones estacionales de ε_a . Adicionalmente, mediciones de la $fRFAA_v$ y de la PPNA en el campo son sumamente importantes para disminuir las incertidumbres en la estimación de ε_a . Próximamente será posible estimar directamente las variaciones de ε_a , a partir de sensores hiperespectrales (Gamon et al. 1992, Smith et al. 2002, Asner et al. 2004), pero la disponibilidad de estos sensores en la actualidad sigue siendo limitada y restringida a observaciones puntuales o locales.

Las relaciones entre ε_a y el clima encontradas en este capítulo proveen evidencias empíricas importantes para describir las variaciones de la PPNA a partir de los sensores remotos. Nuestros resultados muestran que la precipitación fue el principal control de ε_a a lo largo del año, mientras que la temperatura jugó un papel secundario, probablemente porque estuvo correlacionada con la RFA. Diversos autores han desarrollado modelos teóricos para estimar el ε_a a partir de variables climáticas y edáficas (Potter et al. 1993, Ruimy et al. 1994, Field et al. 1995, Goetz et al. 1999, Seaquist et al. 2003), pero ninguno de ellos ha evaluado estos modelos contra mediciones de campo a escala estacional. En estos estudios la precipitación estuvo relacionada positivamente con el ε_a , en coincidencia con nuestro trabajo. Estos autores supusieron en sus artículos una respuesta de tipo óptima del ε_a a la temperatura. Sin embargo, en nuestro trabajo los modelos cuadráticos no tuvieron un mejor ajuste que los modelos lineales al relacionar al ε_a con la temperatura. Es interesante notar que mientras en Magdalena la temperatura no estuvo relacionada con el ε_a , en Laprida y para ambos sitios juntos, aumentos en la temperatura redujeron la eficiencia en el uso de la radiación (Tabla 2.1). Estos resultados podrían estar explicados por los elevados valores de RFA registrados en los meses con altas temperaturas. La alta correlación entre la temperatura y la RFA (más de 89% en estos sitios) en los ecosistemas naturales, torna difícil el estudio por separado de sus efectos sobre el ε_a .

El tipo de método empírico seleccionado para estimar a la $fRFAA_v$ a partir de índices espectrales tuvo un efecto pequeño sobre las estimaciones de la $RFAA_v$ y por lo tanto sobre las estimaciones de ε_a y de la PPNA. Nuestros resultados indican que el método no lineal para estimar la $fRFAA_v$ obtuvo mayor exactitud en las estimaciones de la PPNA, pero las diferencias detectadas entre métodos fueron pequeñas. Desafortunadamente, no se contó con mediciones de la $fRFAA_v$ para verificar si el método no lineal realiza mejores estimaciones de esta variable, lo cual indicaría que corrige la saturación del IVN a altos valores de $fRFAA_v$ o de IAF (Baret y Guyot 1991, Goward y Huemmrich 1992, Sellers et al. 1994, Haboudane et al. 2004). La estimación precisa de las variaciones de ε_a en función de la precipitación fue más importante para estimar correctamente la PPNA que el método de estimar la $fRFAA_v$. Estos últimos resultaron en diferencias del 9% en las estimaciones de la PPNA con un máximo de 19%, mientras que ε_a produjo variaciones del 27% en la PPNA con un máximo de 165% (comparar las estimaciones con el modelo de RFAA contra las del modelo de Epsilon en la Figura 2.6).

Las estimaciones de la $fRFAA_v$ a partir del IVN pueden ser mejoradas a partir de modelos de transferencia radiativa, que consideran las condiciones de la vegetación y las propiedades ópticas del suelo (Baret y Guyot 1991, Goward y Huemmrich 1992, Sellers et al. 1994, Roujean y Breon 1995, Hanan et al. 1997, Asner 1998). Sin embargo, estos modelos no están exentos de complicaciones matemáticas (Combal et al. 2002), y en ciertos casos han sobreestimado los valores medidos de $fRFAA_v$ (Le Roux et al. 1997, Fensholt et al. 2004). Si bien este método mejora las estimaciones de la $fRFAA_v$, tiene serias limitaciones prácticas para ser aplicado sobre extensas regiones y por lo tanto dificultaría la aplicación de nuestros modelos de estimación de la PPNA a escala regional (por ejemplo, es necesario medir en el campo el ángulo de inclinación foliar, los contenidos de clorofila, etc., lo cual es virtualmente imposible en pastizales naturales que contienen cerca de 100 especies por m^2). En un futuro cercano los modelos de transferencia radiativa podrán ser más aplicables debido a los nuevos sensores remotos que pueden estimar algunas de las variables que caracterizan la estructura del canopy (Bicheron y Leroy 1999, Chen et al. 2003). Por el momento, las relaciones casi lineales entre los índices de vegetación y la $fRFAA_v$ son las más usadas y han sido ampliamente documentadas (Bartlett et al. 1989, Sellers et al. 1994, Gamon et al. 1995, Le Roux et al. 1997, Gower et al. 1999, Myneni et al. 2002, Turner et al. 2002, Wylie et al. 2002). En los pastizales esta relación es más afectada por la reflectancia del suelo, mientras que en los bosques influye más la estructura del canopy (Roujean y Breon 1995, Asner 1998). Los pastizales estudiados en este trabajo presentan una cobertura vegetal cercana al 100%, por lo cual es esperable que la interferencia del suelo sea mínima.

Los modelos que estiman la PPNA basados en índices espectrales mejoran nuestra comprensión de la dinámica de la producción de forraje y abren la posibilidad de seguir en tiempo real los recursos forrajeros a bajos costos y sobre áreas extensas. Las asociaciones de productores podrán utilizar las estimaciones de PPNA como datos de entrada de sus propios modelos de balance forrajero y mejorar así la utilización y la planificación forrajera. La descripción de las variaciones entre y dentro de años de la PPNA y ε_a , mejorará nuestro conocimiento del intercambio de carbono y energía, dos factores importantes para entender los efectos del cambio global en estos biomas (Field et al. 1995, Churkina y Running 1998, Bondeau et al. 1999, Gower et al. 1999, Potter et al. 1999). Nuestros resultados podrán ser usados como datos de entrada en los modelos que estiman la PPNA a escala global, como CASA (Field et al. 1995) y Biome-BGC (Nemani et al. 2003), lo cual a su vez permitirá mejorar las estimaciones estacionales de ε_a actualmente incluidas en estos modelos. Estos resultados sugieren que ε_a de los pastizales perennes es más variable a nivel estacional de lo que se había supuesto anteriormente en estos modelos.

2.5. Conclusiones

-Los satélites de baja resolución espacial pueden ser usados para estimar con precisión las variaciones estacionales de la PPNA. Dependiendo de la estructura de correlaciones entre las variables involucradas (IVN, $RFAA_v$ y ε_a), estas estimaciones pueden ser realizadas basadas solamente en el IVN o requerirán de estimaciones de ε_a , que a su vez requieren la estimación de la $RFAA_v$.

-Las variaciones estacionales de ε_a pueden ser estimadas a partir de variables meteorológicas obtenidas en estaciones cercanas. Las estimaciones de ε_a pueden ser combinadas con valores de la $RFAA_v$ derivadas de diferentes sensores satelitales, para estimar las PPNA.

-Las estimaciones de la PPNA fueron más sensibles a las variaciones de ε_a que a los diferentes métodos utilizados para estimar la $fRFAA_v$. Por lo tanto, mayores esfuerzos deberán concentrarse en detectar los factores ambientales que determinan las variaciones estacionales de ε_a que en determinar la forma exacta de la relación entre el IVN y la $fRFAA_v$.

CAPÍTULO 3. Cuatro siglos de pastoreo con herbívoros domésticos en el sur de Sudamérica: su impacto sobre los ciclos del carbono y nitrógeno

Basado en: Piñeiro Gervasio, José María Paruelo and Martin Oesterheld. 2006. Potential long-term impacts of livestock introduction on carbon and nitrogen cycling in grasslands of Southern South America. *Global Change Biology*, 12: 1267-1284.

3.1. *Introducción*

Los pastizales son uno de los biomas más modificados por el hombre, ya que la mayor parte de ellos ha sido reemplazado por cultivos o está sujeto a pastoreo por ganado. Este bioma ocupa casi el 50% de la superficie de tierra (Menke y Bradford 1992) y soporta actualmente presiones de pastoreo diez veces superior a las que experimentaron antes de la introducción de los herbívoros domésticos (Oesterheld et al. 1992). Los efectos del pastoreo sobre los ecosistemas son complejos y afectan su estructura y funcionamiento. Estructuralmente, el pastoreo altera la diversidad vegetal y de los organismos del suelo (Milchunas, 1993; Bardgett y Wardle 2003) y el tamaño de los reservorios de C y nutrientes (Milchunas et al. 1988, Milchunas y Lauenroth 1989). Funcionalmente, el pastoreo altera el intercambio de materia y energía (por ejemplo: la productividad, las pérdidas de nutrientes y la evapotranspiración) (Milchunas y Lauenroth 1993, Oesterheld et al. 1999) y el ciclado de nutrientes (por ejemplo: la mineralización, la nitrificación y la absorción de N por las plantas) (McNaughton et al. 1997, Le Roux et al. 2003).

Las respuestas de los ecosistemas al pastoreo tienen constantes de tiempo variables, desde minutos hasta siglos (Brown y Allen 1989). Los efectos a corto plazo (dentro de una estación de crecimiento) se asocian principalmente a las respuestas fisiológicas de las plantas y se han estudiado ampliamente (Ferraro y Oesterheld 2002). Los impactos de mediano plazo, de años a décadas, normalmente se asocian a las respuestas ecológicas (por ejemplo: cambios en la composición de las especies o en los ciclos biogeoquímicos) y se han evaluado a menudo comparando áreas clausuras y pastoreadas adyacentes (Milchunas y Lauenroth 1993, Chaneton y Lavado 1996, Altesor et al. 1998). Los efectos a largo plazo, desde siglos hasta milenios, pueden involucrar cambios importantes en las propiedades del suelo y en los ciclos biogeoquímicos regionales. Estos cambios sólo pueden estudiarse mediante análisis paleo-ecológicos o mediante modelos de simulación y, por lo tanto, son menos conocidos y a menudo erróneamente estimados a partir de la información de mediano y corto plazo (Hyvönen et al. 1998).

El carbono orgánico del suelo (COS) y la productividad primaria neta (PPN), dos atributos importantes del ciclo de C y del flujo de la energía en pastizales, son profundamente alterados por el pastoreo en el largo plazo. La PPN es determinante del COS y, recíprocamente, el COS puede afectar a la PPN en el largo plazo a través de su influencia en las reservas de nutrientes (Jenkinson et al. 1999). Los suelos de pastizales pueden almacenar más de 100 toneladas de C por hectárea en los primeros 30 cm. de suelo. Estas reservas son una manera eficaz para el secuestro de C, debido a las formas recalcitrantes de sus compuestos orgánicos (Lal 2004b). La asignación de recursos entre los órganos aéreos y subterráneos y la distribución vertical de la biomasa subterránea son los determinantes principales de distribución de COS en el perfil del suelo (Jobbagy y Jackson 2000). El pastoreo altera la asignación de recursos entre los órganos aéreos y subterráneos y la distribución de raíces en profundidad (Doll y Deregibus 1986, McNaughton et al. 1998, Pucheta et al. 2004) y puede aumentar o disminuir el COS (Milchunas y Lauenroth 1993, Lavado et al. 1995, Chaneton y Lavado 1996, Bertol et al. 1998, Conant y Paustian 2002). Los efectos del pastoreo sobre la PPN o la productividad

primaria neta aérea (PPNA) son, en general, negativos (Milchunas y Lauenroth 1993, Oesterheld et al. 1999), aunque varios estudios muestran efectos positivos (Frank y McNaughton 1993, Altesor et al. 2005).

El pastoreo altera el ciclo del N en los ecosistemas y estos cambios pueden restringir la acumulación de C en el suelo. Las emisiones y la lixiviación de nitrógeno ocasionadas por el ganado, principalmente desde los parches de orina, han sido ampliamente documentadas (Whitehead y Raistrick 1993, Frank y Zhang 1997), pero raramente se han analizado sus consecuencias en el largo plazo sobre las reservas de C y N del ecosistema. Las emisiones de nitrógeno desde las heces y orina son principalmente en forma de NH_3 (esencialmente de la orina) y sólo un poco en forma de N_2O y NO_x (Zheng et al. 2002). Por lo tanto, el pastoreo puede alterar la magnitud de los flujos de N a la atmósfera y también cambiar las proporciones de las formas químicas liberadas. Las mayores pérdidas de N pueden limitar la acumulación de C en los suelos porque la relación C/N de la materia orgánica del suelo en pastizales no cambia rápidamente (sobre todo en los reservorios más recalcitrantes y estables); precisamente la falta de C o N podría limitar la formación de la materia orgánica y aumentar las pérdidas del otro elemento (Neff et al. 2002). La dinámica del carbono está entonces fuertemente ligada a la del N.

El impacto de los herbívoros sobre los ecosistemas puede modificarse debido a otros factores actuantes. Por ejemplo, el régimen de fuego, las deposiciones antropogénicas de N, el cambio del clima, la concentración atmosférica de CO_2 y los cambios en las especies pueden afectar las respuestas de los ecosistemas al pastoreo (Oesterheld et al. 1999, Allard et al. 2003, Throop et al. 2004). Algunos de estos factores están asociados al pastoreo (por ejemplo, los cambios en las especies y el régimen de fuego), mientras otros son independientes y resultan de las actividades humanas (por ejemplo, la concentración atmosférica de CO_2 , el aumento de la temperatura o las deposiciones de N). La valoración de la influencia de estos factores sobre la dinámica del pastoreo a largo plazo es un punto crítico para entender los impactos de los herbívoros en los ecosistemas.

El objetivo de este Capítulo fue evaluar, usando CENTURY (Parton et al., 1987), un modelo de simulación biogeoquímico, el impacto de los herbívoros domésticos desde su introducción por los colonizadores europeos en once sitios distribuidos a lo largo del gradiente ambiental principal de los Pastizales del Río de la Plata, en el sur de Sudamérica. Los objetivos específicos fueron: (1) ajustar los parámetros internos del modelo en base a información bibliográfica y luego evaluar sus predicciones para la región; (2) analizar los cambios ocurridos en los ciclos del C y del N después de la introducción de los herbívoros domésticos; (3) explorar los mecanismos por los que el pastoreo puede afectar el ciclo del C y del N en el ecosistema; (4) comparar los efectos de mediano plazo con aquellos de largo plazo, y finalmente (5) realizar un análisis de sensibilidad del modelo incluyendo cambios en la composición de la especies vegetales, el régimen de fuego y la concentración atmosférica de CO_2 .

3.2. Materiales y métodos

3.2.1. Descripción e historia del sitio de estudio

Los Pastizales del Río de la Plata (PRP) ocupan un área superior a las 70 millones de hectáreas en América del Sur, abarcando todo el Uruguay, el centro-este de Argentina y el sur de Brasil (Figura 3.1) (Soriano 1992). La ganadería es una de las principales actividades en la región y tiene diversas implicancias sociales y culturales (Soriano 1992). La precipitación media anual varía entre 600 mm en el SW y 1600 mm en el NE, mientras que la temperatura media anual varía entre 10°C a 20 °C en el mismo gradiente (Soriano 1992). Los pastizales cubren actualmente más de la mitad de la región, mientras que el resto se encuentra bajo cultivos (Hall et al. 1992). Una pequeña porción de los PRP se ha forestado con especies exóticas como Eucaliptos y Pinos (INDEC 1988, MGAP 1999). Durante los últimos 10.000 años, los suelos de la región se desarrollaron bajo vegetación de pradera (Hall et al. 1992, Soriano 1992), con ausencia de árboles en las subregiones de las Pampas y con árboles presentes solamente en las áreas ribereñas o en las sierras rocosas, en la subregiones de los Campos (Figura 3.1)(Soriano 1992). Los primeros colonos europeos introdujeron los herbívoros domésticos (bovinos, equinos y ovinos) a mediados del siglo XVI, pero su densidad se incrementó significativamente a partir del año 1600 (Soriano 1992). El incremento de los herbívoros domésticos alcanzó su máximo cerca del año 1900 (cuando toda la región se cercó con alambrados) y se mantuvo estable en altas cargas hasta el presente (aproximadamente entre 178 a 302 kg.ha⁻¹), consumiendo de 30 a 60% de la PPNA anual (Oesterheld et al. 1998).

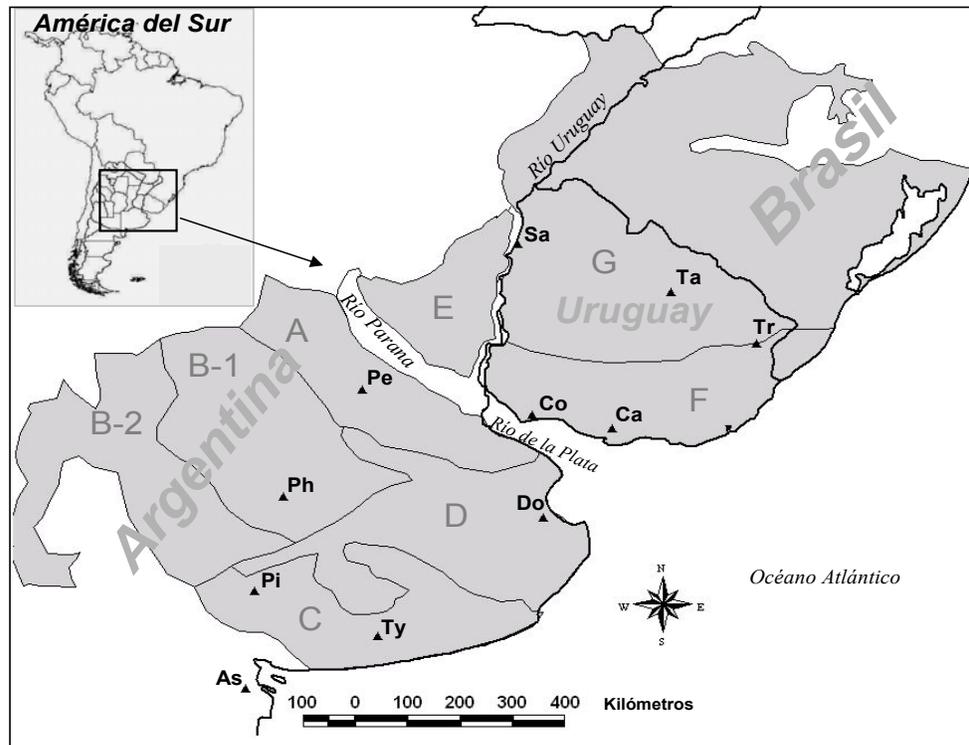


Figura 3.1. Mapa de los pastizales del *Río de la Plata* y sus subregiones: la pampa ondulada (A), la pampa interior (B) con dos subdivisiones, la pampa austral (C), la pampa deprimida (D), la pampa mesopotámica (E), los campos del sur (F) y los campos del norte (G) (Soriano, 1992). Los triángulos muestran los sitios de estudio simulados con CENTURY.

3.2.2. Descripción del modelo

El modelo de simulación utilizado en la tesis fue la versión 5.3 de CENTURY (Parton et al., 1987, www.nrel.colostate.edu/projects/century5), un modelo biogeoquímico mecanístico ampliamente usado en diversas regiones del mundo. El análisis fue realizado para once sitios distribuidos a lo largo de los PRP (Figura 3.1). El modelo opera para una variedad de usos de tierra (pastizales, cultivos, bosques y sabanas) y simula la dinámica del C, N, agua, fósforo y azufre (Parton et al. 1993, Parton y Rasmussen 1994). La materia orgánica del suelo (MOS) es dividida en tres fracciones: activa, lenta y pasiva, con una velocidad de ciclado de entre 1-5, 20-40 y 100-1000 años, respectivamente. El modelo simula la actividad microbiana en superficie y la broza es dividida en dos fracciones, una que contiene los componentes estructurales y la otra los metabólicos (Parton et al. 1987). Los flujos de C al suelo son controlados por variables ambientales (temperatura, agua y textura) y por la relación lignina/N y C/N. La producción aérea y la subterránea son controladas por el agua, los nutrientes y el sombreado. CENTURY puede simular eventos episódicos como el fuego, las fertilizaciones, el pastoreo, el laboreo o el riego. En esta tesis no simulamos limitaciones por fósforo o azufre. La

información necesaria para correr el modelo se obtuvo de las agencias nacionales y de la literatura (ver el Apéndice 1 por detalles).

3.2.3. Ajuste del modelo y descripción de las simulaciones

3.2.3.1. Asignación de valores a los parámetros y evaluación del modelo

Para la asignación de valores a los parámetros del modelo utilizamos datos publicados y datos locales inéditos, dejando los valores predefinidos por el modelo en el caso de que no existiera información local (ver Apéndice 1 por más detalles y referencias). La evaluación de CENTURY se realizó por medio de una comparación entre los valores simulados por el modelo, luego de su parameterización, contra valores observados de carbono orgánico del suelo (COS) y de productividad primaria neta aérea (PPNA) no utilizados en el proceso de la parameterización (Tabla 3.1). Debido a que los experimentos locales y regionales sugieren que varios años de agricultura disminuyen el carbono del suelo en un 20 a 30% (Burke et al. 1989, Andriulo et al. 1999, Fabrizzi et al. 2003), los valores de COS de los sitios con historia agrícola fueron corregidos aumentando sus valores actuales en un 25% (Tabla 3.1). Se encontraron datos de PPNA para sólo 7 sitios, pero que incluían generalmente varios años de mediciones (Tabla 3.1). Debido a los escasos datos de PPNA disponibles, también se realizó una comparación de los valores simulados por CENTURY con datos de PPNA obtenidos con modelos empíricos que relacionan la PPNA de pastizales con la precipitación (Sala et al. 1988b, McNaughton et al. 1993). Las comparaciones fueron realizadas relacionando los valores observados con los predichos por el modelo y comparando la significancia de la pendiente y la ordenada en origen con la recta 1:1 (H_0 : pendiente = 1, ordenada en origen = H_0) (Piñeiro et al. enviado). Los desvíos totales entre las predicciones y los valores observados fueron separados en distintas fuentes de variación, por medio de los Coeficientes de Desigualdad Parciales de Theil (U) (Smith y Rose 1995, Paruelo et al. 1998, Piñeiro et al. enviado).

Tabla 3.1. Descripción de los sitios de estudio.

Código	Ta	Tr	Sa	Co	Ca	Pe	Ph	Do	Ty	Pi	As
Estación meteorológica	Tacuarembó	Treinta y tres	Salto	Colonia	Canelones	Pergamino	Pehuajo	Dolores	Tres Arroyos	Pigüé	H. Ascasubi
Latitud	-32.11	-33.08	-31.25	-34.37	-34.62	-33.91	-35.85	-36.21	-38.38	-37.6	-39.33
Longitud	-55.29	-53.8	-57.87	-57.66	-56.3	-60.35	-61.9	-57.44	-60.29	-62.4	-62.55
TMA ¹ (°C)	17.3	16.8	18.5	16.7	16.5	16.3	15.8	15.2	14.5	13.8	15.1
PMA ¹ (mm)	1403	1323	1268	1115	1087	965	945	915	809	793	464
PMA _{ajust.} ² (mm)	959	1323	760	775	902	917	945	915	650	793	464
RAD ¹ (MJ.m ⁻² . año ⁻¹)	7264	6917	7537	6625	7318	6223	5548	6369	5293	5366	6698
PPNA ³ (g.m ⁻² . año ⁻¹)	400		389	422	602	840		399			240
COS ⁴ (g.m ⁻²)	3408	5908	11040	3961	6353	4284	6826	4142	5980	4978	1373
COS ⁵ Est. (g.m ⁻²)	3408	7877	11040	5281	8471	8000	9101	4142	7973	6637	1831
%C ₄ /%C ₃ ⁶	100/0	75/25	50/50	75/25	75/25	50/50	50/50	75/25	75/25	75/25	0/100
Tipo de suelo ⁷	Hapludoles típicos	Argialboles típicos	Hapludoles líticos	Hapludoles típicos	Argiudoles típicos	Argiudoles típicos	Hapludoles tpto argicos	Argiudoles acuicos	Argiudoles típicos someros	Argiudoles típicos someros	Natrargides típicos
Uso Actual ⁸	Ganadería	Agricultura (arroz)	Ganadería	Ganadería / Agricultura	Lechería	Agricultura	Agricultura / Ganadería	Ganadería	Agricultura (c. invierno)	Agricultura (c. invierno)	Agricultura / Ganadería

¹ Temperatura media anual, precipitación media anual y radiación media anual, provistas por INIA (www.inia.org.uy) y por INTA (www.inta.gov.ar).

² Precipitación media anual menos escurrimiento y drenaje profundo, estimado como el balance entre la pp diaria y el contenido de agua del suelo menos la evapotranspiración.

³ Productividad primaria neta aérea informada por Olmos (1994) en Ta; Berreta (1998) en Sa; Formoso (1994) en Co; Altesor, et al. (2005) en Ca; Oesterheld y León (1987) en Pg, Sala et al. (1981) y Semmartin y Oesterheld (2001) en Do; Distel y Fernandez (1986) en As.

⁴ Contenidos de carbono orgánico del suelo en los primeros 20 cm, relevados por el MGAP (1979), INTA-SAGYP (1990), alrededor del año 1970.

⁵ Contenidos de carbono orgánico del suelo estimados para antes de la introducción de la agricultura (25 % de reducción). Ver el texto por detalles.

⁶ Composición de las especies expresado como % de C₄ y C₃, estimado de Paruelo et al. (1998), Perelman et al. (2001).

⁷ Tipos de suelos dominantes, reportados por el MGAP (1979), INTA-SAGYP (1990).

⁸ Uso actual de la tierra reportado por INDEC (1988), MGAP (1994).

3.2.3.2. Patrones generales de los efectos a largo plazo del pastoreo sobre la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas

Simulamos 8000 años de pastoreo por herbívoros nativos seguidos por 370 años de pastoreo por herbívoros domésticos. A esta simulación me referiré de ahora en adelante como la "simulación base". Los primeros 8000 años simulados sirvieron para estabilizar las reservas de materia orgánica del suelo (MOS) en cada sitio y fueron utilizadas como referencia para contrastar los efectos de los siguientes 370 años. La simulación base tenía los siguientes supuestos (ver Apéndice 1 por más detalles):

- i. la estructura y la composición de la vegetación se mantuvo constante durante todo el período de la simulación
- ii. se simularon cargas bajas de herbívoros nativos durante los 8000 años de estabilización y herbívoros domésticos en densidades crecientes desde 1600 hasta 1970
- iii. no se simularon efectos directos de corto plazo del pastoreo sobre la PPNA o la partición tallo/raíz (el pastoreo afectó estas variables mediante otros mecanismos como se discute en el Apéndice 1)
- iv. se consideró la deposición de N atmosférico constante a través del tiempo, pero variable entre los sitios y en relación directa con la precipitación anual
- v. se consideró que el 70% de N consumido por los herbívoros retorna al suelo como orina y heces
- vi. el C respirado por los herbívoros domésticos se estimó en base a la digestibilidad de la biomasa consumida, que varió según la proporción de especies C_4/C_3 de cada sitio (ver Apéndice 1 por más detalles)
- vii. la concentración atmosférica de CO_2 se mantuvo constante en 300 ppm
- viii. no se simularon eventos de fuego antes o después de la introducción de los herbívoros domésticos
- ix. el clima se mantuvo constante durante toda la simulación en los valores promedio de los últimos 60 años

A partir de la simulación base realizamos diversos análisis de los efectos del pastoreo con herbívoros domésticos sobre los distintos flujos y reservorios de C y N del ecosistema, por medio de comparaciones entre los valores de los parámetros del ecosistema alcanzados antes de la introducción del ganado (año 1600) y 370 años después (año 1970). Un cálculo importante que se realizó fue la estimación del grado de apertura del ciclo de N, que refleja la importancia de las entradas de N al ecosistema con respecto al reciclaje interno o a las reservas de este elemento. La apertura del ciclo del N se estimó por medio de dos aproximaciones distintas: a) dividiendo la magnitud de las entradas (o salidas) de N por la cantidad almacenada en el ecosistema (Austin y Vitousek 1998), o b) dividiendo las entradas de N al ecosistema por el flujo interno de N en el mismo. Este último caso evita considerar la gran cantidad de N almacenado en formas recalcitrantes de la materia orgánica que no está fácilmente disponible para las plantas, pero se requiere la selección de una variable representativa del ciclo del N en el ecosistema. La mineralización bruta más la excreción de N en la orina fue considerada un buen indicador del ciclado de N, ya que entre ambos comprenden todo el N que está fácilmente disponible para las plantas y el crecimiento microbiano. A su vez, también se relacionaron los cambios producidos por el pastoreo doméstico sobre el COS y la PPN con la temperatura media, la radiación solar, la precipitación, la textura de los suelos, los valores de

COS y ANPP previos a la introducción de ganado y el % de consumo a lo largo del gradiente ambiental estudiado.

3.2.3.3. *Mecanismos de los efectos del pastoreo*

Se realizó un experimento de simulación factorial para explorar los mecanismos mediante los cuales el pastoreo afecta el funcionamiento y la estructura de los ecosistemas. Se modificó la cantidad de C respirado por el ganado y la proporción de N que retorna en la orina y heces, para simular un retorno total de C o N al suelo después de haber sido consumidos por los herbívoros. De esta manera se evaluó el efecto relativo en el ecosistema de suprimir las pérdidas de C y N, por separado o juntas, asociadas al ganado. Los tratamientos considerados fueron la eliminación de las pérdidas de C de los herbívoros (C-off) o de N (N-off) y de ambas CyN (CN-off), los cuales se contrastaron con los resultados obtenidos en la simulación base. Aunque, estas simulaciones no se corresponden con situaciones reales, son una valiosa herramienta para explorar los mecanismos a través de los cuales el pastoreo afecta el funcionamiento ecosistémico.

3.2.3.4. *Efectos del pastoreo de mediano vs. de largo plazo*

Se realizó un nuevo conjunto de simulaciones para estudiar los efectos del pastoreo en el mediano plazo (20 años). Se generó una situación de equilibrio del sistema bajo herbívoros nativos (igual al período de estabilización de la simulación base) y luego se simuló la introducción de ganado en proporciones similares a las actuales. Estas simulaciones reflejan los efectos del pastoreo con altas cargas sobre los ciclos de C y del N en la escala de tiempo más comúnmente analizada en los experimentos de campo que comparan regímenes contrastantes de pastoreo (por ejemplo, situaciones pareadas de clausura y pastoreo).

3.2.3.5. *Análisis de sensibilidad*

Se realizó un análisis de sensibilidad para evaluar algunos de los supuestos generales usados en la simulación base (la estructura y composición de las especies, el régimen de fuego y la concentración atmosférica de CO₂). Basados en información de la literatura (ver Apéndice 1 por más detalles) se realizaron tres nuevos conjuntos de simulaciones para evaluar estos supuestos y comparamos sus resultados con la simulación base. Primero, se aumentó durante el período de estabilización, la proporción de especies C₃ informadas en cada sitio en un 25% (excepto en H. Ascasubi, sitio que ya tenía 100% de especies de C₃) y luego a partir del año 1600 se simuló la composición de especies en sus proporciones actuales (que se detallan en la Tabla 3.1). Segundo, se asumió que los PRP evolucionaron bajo un intenso régimen de fuego durante la fase de estabilización del suelo (Pillar y Quadros 1997) (Apéndice 1) y luego se establecieron tres escenarios posibles de fuego inmediatamente después de la introducción de los herbívoros domésticos. En el primer escenario (Fuego 1), el fuego se mantuvo a altas frecuencias (cada 8 años) e intensidades, en el segundo escenario (Fuego 2), la intensidad de fuego disminuyó gradualmente mientras se mantuvo la frecuencia constante y en el tercer escenario (Fuego 3), se suprimieron los fuegos. Tercero, se simuló un

aumento gradual de la concentración de CO₂ atmosférica de 280 ppm en 1800 a 370 ppm en el 2000 (Apéndice 1).

3.3. Resultados

3.3.1. Asignación de valores a los parámetros y evaluación del modelo.

El modelo reprodujo aceptablemente los contenidos regionales de carbono orgánico del suelo (COS) (Figura 3.2a), pero estimó pobremente la productividad primaria neta aérea (PPNA) (Figura 3.2b). La regresión entre los valores modelados y los valores predichos de COS presentó un alto r^2 y su pendiente y ordenada en origen no difirieron de 1 y 0, respectivamente (Tabla 3.2). Sin embargo, los coeficientes de Theil indicaron que 40% de la variación no explicada por el modelo se debió a las desviaciones en la ordenada en origen (ver U_{sesgo} en Tabla 3.2), sugiriendo que CENTURY sobrestimó el COS ligeramente. La falta de datos del campo de PPNA restringió la comparación entre los valores modelados y los observados a sólo 7 sitios. CENTURY sobrestimó los valores de PPNA en la mayoría de los sitios. El gráfico de valores observados vs. predichos mostró una baja variación en los valores estimados por CENTURY, estando la mayoría de las estimaciones cerca de 350 g de C.m⁻².año⁻¹ (Figura 3.2b). Por el contrario, las estimaciones de CENTURY fueron similares a las obtenidas con otros modelos empíricos y datos de precipitación y suelo locales (para Sala et al. 1988b, ver Figura 3.2c; para McNaughton et al. 1993, n=11, $r^2 = 0.75$, $p < 0.01$). Sin embargo, CENTURY también sobrestimó la PPNA en relación a estos modelos y casi el 70% de la variación no explicada fue debido al sesgo entre modelos (ver Figura 3.2c y Tabla 3.2 para el modelo de Sala).

3.3.2. Patrones generales de los efectos de largo plazo del pastoreo sobre la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas

Después de 370 años de pastoreo, los herbívoros domésticos redujeron el tamaño de las reservas de C y la PPN en todos los sitios. Las reducciones más grandes tuvieron lugar en el COS lento (Figura 3.3a). Las reducciones relativas de C orgánico total fueron de 15% a 30% entre los distintos sitios. Las reducciones absolutas variaron entre 15 y 40 toneladas de C por hectárea. La PPN (la ganancia de C del ecosistema) disminuyó después de 370 años de pastoreo, pero también la respiración total del ecosistema (salidas de C). La respiración total del ecosistema disminuyó a pesar de los aumentos en la respiración de los herbívoros debido a la importante disminución en la respiración de la MOS y la broza (Figura 3.3b). En síntesis, tanto las entradas de C al ecosistema como las salidas disminuyeron después de la introducción del ganado y se encontraban por el año 1970 nuevamente en equilibrio (entradas = salidas). Sin embargo, circulaba mucho menos C (24.6%) y energía por el ecosistema en relación a los valores previos a la introducción del ganado (año 1600).

El pastoreo también redujo las reservas de N. Al igual que para el C, las reducciones más grandes ocurrieron en la MOS lenta (Figura 3.4a). Las reducciones relativas de N orgánico total en el ecosistema fueron similares entre los distintos sitios y variaron entre 12% y 28%. Las reducciones absolutas fueron

importantes, con un máximo de 1.8 toneladas de N por la hectárea en Pergamino (25% del volumen total de N) y ocurrieron principalmente en el suelo, como en el caso de C. Tanto la proporción como la magnitud de los cambios ocasionados por el pastoreo en el N orgánico del suelo (NOS) estuvieron correlacionados con las reducciones en el COS ($r > 0.93$, $n = 11$, $p < 0.01$).

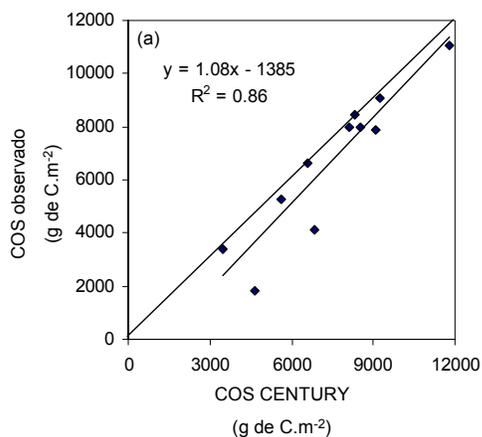


Figura 3.2. Relación entre los valores de carbono orgánico del suelo (COS) o de productividad primaria neta aérea (PPNA), simulados con CENTURY y los observados en el campo. En el caso de la PPNA también se comparan los valores simulados por CENTURY con valores estimados utilizando el modelo de Sala et al., (1988). Los valores de COS son promedio para los primeros 20 cm del suelo.

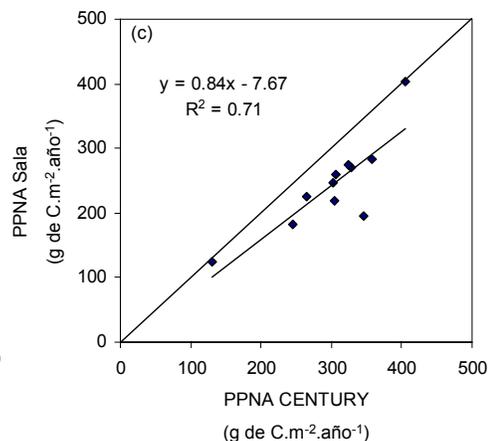
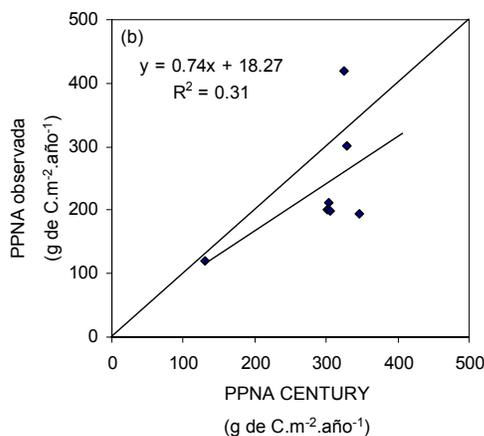


Tabla 3.2. Relación entre las predicciones de CENTURY y los valores observados y otras estimaciones independientes de PPNA y COS.

	COS observado	PPNA observada	PPNA Sala
<i>Valores de p</i>			
H ₀ a=0	0.259	0.887	0.892
H ₀ b=1	0.592	0.592	0.377
<i>Coefficientes de Desigualdad Parciales de Theil</i>			
U _{sesgo}	0.37	0.38	0.69
U _{pendiente}	0.02	0.04	0.03
U _{error}	0.61	0.58	0.28

Se muestran los valores de *p* para las pruebas de hipótesis ($a=0$, $b=1$) de la regresión de los valores observados y los predichos y su desvío de la línea 1:1. Además se muestran los Coeficientes de Desigualdad Parciales de Theil (*U*), que indican la proporción de la variancia total que es explicada por la pendiente, la ordenada en origen y el error. COS observado hace referencia a la relación entre el carbono orgánico del suelo simulado por el modelo y el observado en la bibliografía. PPNA observada hace referencia a la relación entre la productividad primaria neta aérea simulada por el modelo y la observada en la bibliografía y PPNA Sala hace referencia a la relación entre la PPNA simulada por el modelo y la estimada con la ecuación de Sala et al (1988).

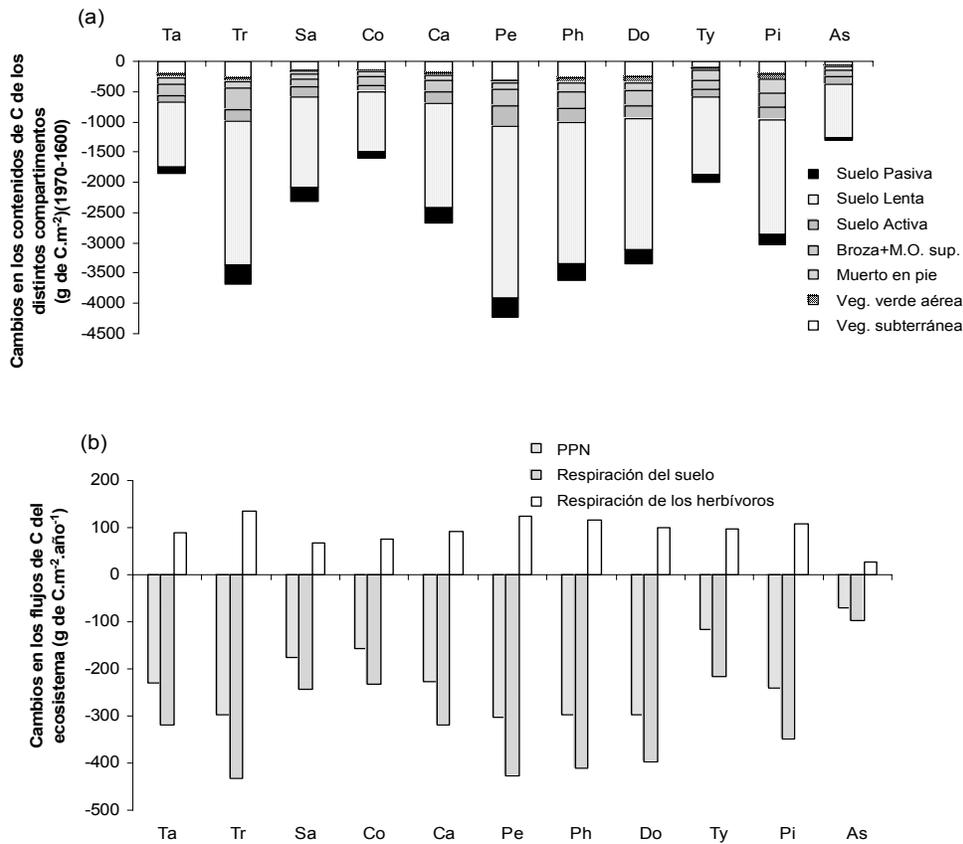


Figura 3.3. Variaciones en los contenidos (a) y en los flujos (b) de carbono del ecosistema luego de 370 años de pastoreo con herbívoros domésticos, para cada sitio de estudio (ver tabla 3.1 por descripciones de los sitios). Las diferencias fueron calculadas restando los valores simulados en el año 1970 menos los del año 1600. La respiración del suelo incluye todo el C respirado al descomponerse la materia orgánica del suelo y la broza.

Las reducciones del NOS estuvieron asociadas con los cambios en las salidas totales de N del ecosistema y con cambios en las fuentes de origen de las emisiones de N. Después de 370 años de pastoreo doméstico, las salidas de N eran todavía mayores que las entradas (1.1 vs. 0.72 g de N.m⁻².año⁻¹, respectivamente), sugiriendo que el ciclo de N no habría alcanzado aún un equilibrio (Figura 3.4b). Las fuentes de origen de las emisiones de N cambiaron drásticamente entre 1600 y 1970. Las salidas derivadas de los herbívoros aumentaron de 0.041 g.m⁻².año⁻¹ (6% de las emisiones totales) a 0.71 g.m⁻².año⁻¹ (63% de las emisiones totales), mientras que las emisiones del suelo y la vegetación se redujeron de 0.67 g.m⁻².año⁻¹ (94% de las emisiones totales) a 0.38 g.m⁻².año⁻¹ (sólo 37% de las emisiones totales) (promedio para todos los sitios, las variaciones en los flujos para cada sitio en Figura se detallan 3.4b).

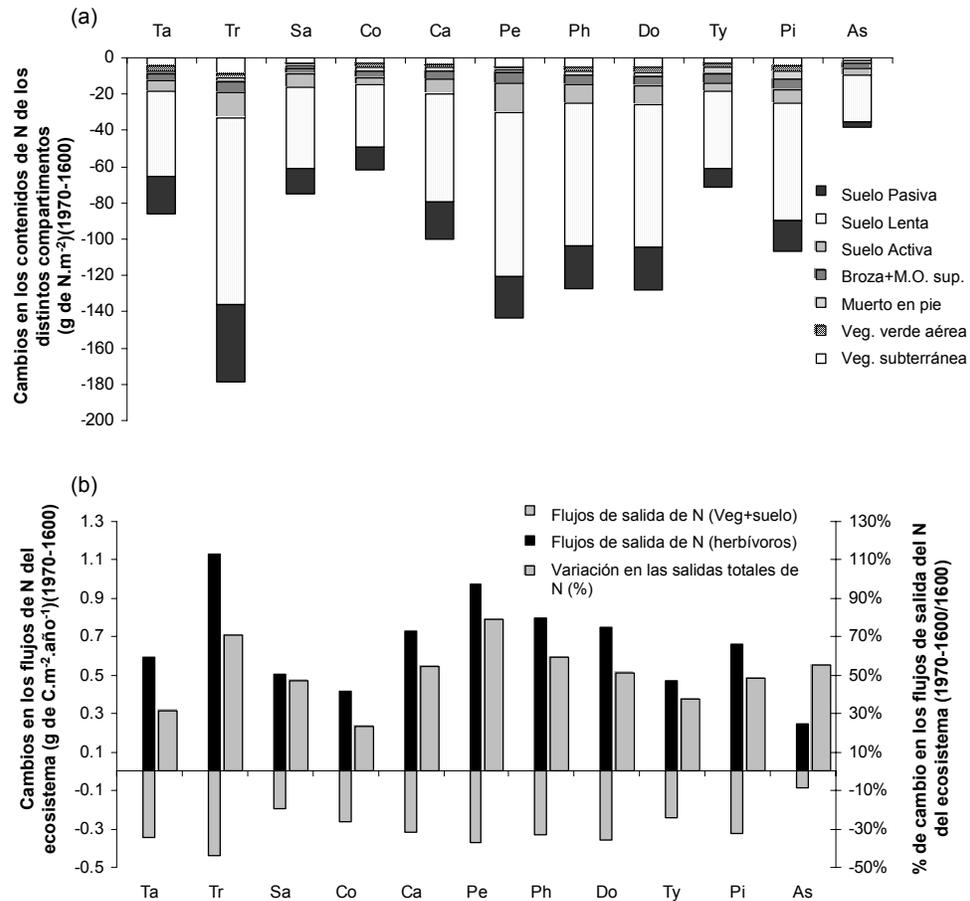


Figura 3.4. Variaciones en los contenidos (a) y en los flujos de salida (b) de nitrógeno del ecosistema luego de 370 años de pastoreo con herbívoros domésticos, en cada sitio de estudio (ver tabla 3.1 por descripciones de los sitios). Las diferencias fueron calculadas restando los valores simulados en el año 1970 menos los del año 1600. Las entradas de N al ecosistema fueron consideradas constantes en las simulaciones. Las salidas de N desde la “Veg+suelo” incluyen todas las emisiones de N del suelo y de la vegetación: la desnitrificación y nitrificación, así como las pérdidas de N por lixiviación y las ocurridas durante la senescencia de las hojas. Las salidas de N de los herbívoros incluyen las emisiones por volatilización o lixiviación de los parches de orina y heces.

El consumo, la excreción, la respiración y las emisiones N por parte de los herbívoros aumentaron inmediatamente después de la introducción del ganado y permanecieron en valores altos, aumentando la apertura del ciclo de N (Figura 3.5). Una porción mayor de la PPN fue respirada por los herbívoros domésticos (aumentando desde 0.8% a 16% luego de 370 años de pastoreo), reduciendo la disponibilidad de C para la biota del suelo y por ende disminuyendo la respiración del suelo en un 35%. Esta desviación del ciclo del C produjo una reducción de la cantidad de C que ingreso al suelo y podría haber provocado las disminuciones del COS del suelo. Sin embargo, como mostramos más adelante, la dinámica de N fue la principal condicionante que provocó las reducciones de COS simuladas. La excreción de N por los herbívoros aumentó luego de la introducción del ganado, pero los flujos de N desde la planta al suelo

y la mineralización bruta del N disminuyeron en mayor magnitud (Figura 3.5). Por consiguiente, los herbívoros redujeron la velocidad de circulación del N y la absorción de N por las plantas en todos los sitios. Aunque el reciclado de N (medido a partir de los g de N.m⁻².año⁻¹ que son reciclados en el ecosistema anualmente) fue reducido por el pastoreo, la tasa de ciclado de los diferentes compartimentos de la materia orgánica del suelo no varió significativamente (COS activo =1.77 y 1.76 años, COS lento =27.6 y 27.9 años y COS pasivo = 1235 y 1226 años, promedio para todos los sitios, antes y después del pastoreo con ganado respectivamente). Así, las reducciones en el reciclado de N estuvieron ocasionadas por los descensos en los contenidos de NOS, en lugar de una menor tasa de descomposición por unidad de NOS. La reducción del reciclado de N por parte de los herbívoros volvió al ecosistema más dependiente en las fuentes externas de N, que son principalmente las entradas anuales por deposición atmosférica. Como Odum (1969) propuso, los disturbios (en nuestro caso la introducción de los herbívoros domésticos) aumentan la apertura de los ciclos biogeoquímicos, particularmente del N. El pastoreo aumentó la apertura del ciclo de N medida como la relación entre las entradas de N/ las reservas de N del ecosistema, pasando de 0.14 a 0.18%. Además, si caracterizamos la apertura del ciclo del N utilizando como indicador al cociente de las entradas de N/flujo de N en el ecosistema, los cambios fueron aún mayores, de 1.7 a 2.7% (la mineralización bruta de N + la excreción de N en la orina varió de 41.2 g.m⁻².año⁻¹ a 26.6 g.m⁻².año⁻¹). Ambas estimaciones sugieren que la deposición atmosférica de N se volvió gradualmente más importante en el balance de N de estos ecosistemas pastoreados.

Tabla 3.3. Contenidos de C y N (g.m⁻²) y la relación C/N en diferentes compartimentos del ecosistema, antes (año 1600) y después de la introducción de los herbívoros domésticos (año 1970)*.

Variable	Carbono		Nitrógeno		C/N		
	1600	1970	1600	1970	1600	1970	Diferencia
Veg. aérea viva	126	70	4	2	33.2	38.4	5.1
Veg. subterránea viva	1003	802	15	11	65.0	72.2	7.2
Total vegetación viva	1129	872	19	13	58.7	67.4	8.7
Muerto en pie	189	74	3	1	56.3	66.0	9.8
Broza y M.org en superficie	485	277	10	5	50.4	55.5	5.1
Total no suelo	1804	1223	32	19	56.0	64.2	8.2
Suelo F. activa	701	516	25	17	28.2	31.0	2.8
Suelo F. lenta	5429	3697	168	107	32.3	34.6	2.2
Suelo F. pasiva	3951	3754	273	254	14.5	14.8	0.3
Total del suelo	10082	7967	465	377	21.7	21.1	-0.5
Total del ecosistema	11886	9190	498	396	23.9	23.2	-0.7

*Valores promedio para todos los sitios.

La introducción del ganado aumentó la relación C/N de todos los compartimentos del ecosistema, sugiriendo que el N limitó más la acumulación de la materia orgánica que el C (Tabla 3.3). A su vez, cambió la proporción de la MOS activa, lenta y pasiva. La proporción relativa de la fracción lenta en el total de COS disminuyó de 54 a 46%, mientras la contribución de la fracción pasiva aumentó de 39 a 47%. Es importante mencionar que los cambios en las

relaciones C/N y en el tamaño de las fracciones de la MOS, produjeron un resultado no intuitivo: mientras la relación C/N de todos los reservorios del ecosistema aumentó después del pastoreo, la relación C/N del total del suelo y la del ecosistema disminuyó (Tabla 3.3). Este resultado paradójico es debido a la variación en la proporción de cada reservorio y sus causas matemáticas e importancia para el modelado de los ecosistemas e interpretación de datos publicados de la relación C/N de la MOS han sido desarrolladas en profundidad en el Apéndice 2.

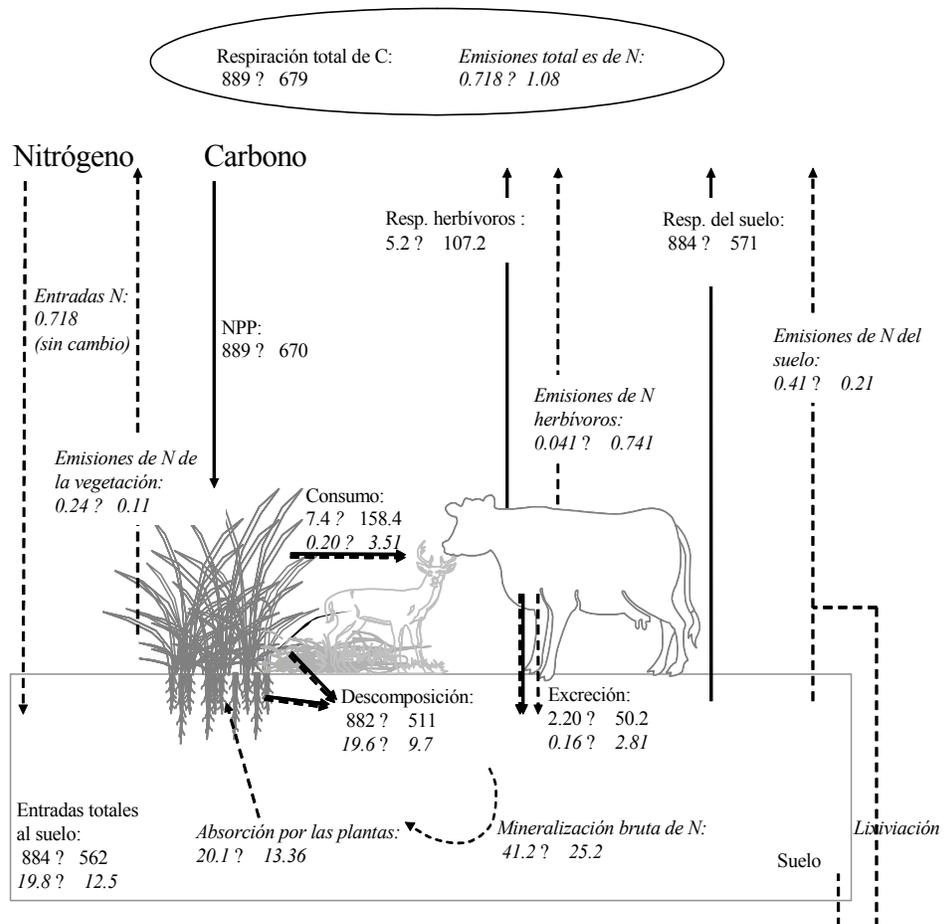


Figura 3.5. Flujos de carbono y nitrógeno en el ecosistema antes y después de 370 años de pastoreo por herbívoros domésticos ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$). Los valores son el promedio de todos los sitios de estudio. Los números representan los valores de los flujos antes de la introducción del ganado (a la izquierda de la flechas) y después de la introducción (valores a la derecha de la flechas). Los valores en cursiva representan los flujos de N y los normales los flujos de carbono. Los tamaños de los compartimentos se muestran en la Tabla 3.3. Dentro de las emisiones de N de los herbívoros se incluyen también las extracciones de animales para consumo.

Regionalmente, la magnitud de las reducciones en el COS y en la PPN luego de la introducción de los herbívoros domésticos estuvieron marginalmente

correlacionadas ($r=0.49$ $p=0.12$, $N=11$) y su variación entre sitios fue explicada por diferentes factores. Los sitios con mayores contenidos de limo en el suelo y elevadas precipitaciones sufrieron las mayores reducciones en el COS, mientras que los suelos con altos contenidos de arena tuvieron las menores (Tabla 3.4). Los cambios en la PPN sólo estuvieron asociados con los niveles de PPN actuales y los previos al pastoreo. Los cambios más negativos en la PPN ocurrieron en los sitios con mayor PPN (Tabla 3.4).

Tabla 3.4. Correlacion entre distintos atributos del sitio y los cambios ocurridos en el carbono orgánico del suelo (COS) y la productividad primaria neta (PPN) luego de la introducción de los herbívoros.

Variable	Cambio en COS	Variable	Cambio en PPN
%Limo	-0.76*	PPN 1600	-0.85*
PMA adj. ¹	-0.60*	PPN 1970	-0.64*
%Arena	+0.54*	COS 1600	-0.31 ns
COS 1600 ²	-0.37 ns	TAM	-0.28 ns
TMA ¹	-0.30 ns	%Limo	-0.25 ns
PPN 1600 ²	-0.29 ns	%Arena	+0.23 ns

¹Ver tabla 3.1 por definiciones.

²PPN (o COS) 1600 (o 1970) representa el valor de la variable simulado por CENTURY en ese año. Se muestran los coeficientes de correlación (r) y su significancia para los 6 atributos con mayor r.

3.3.3. Mecanismos de los efectos del pastoreo

Las simulaciones en las cuales suprimimos la respiración de los herbívoros (C-off), las pérdidas de N de los herbívoros (N-off) o ambas (CN-off), mostraron que tanto la reducción de C como del N luego de 370 años de pastoreo estuvieron mayormente ocasionadas por las mayores pérdidas de N promovidas por el ganado. Cuando las emisiones de N de los herbívoros (volatilización y lixiviación desde parches de orina y heces) fueron anuladas (N-off), las reservas de N aumentaron después de 370 años de pastoreo (Tabla 3.5A), en contraste con las disminuciones registradas en la simulación básica. En total el N aumentó 17.3 g de N.m⁻², que representó un aumento del 3.3% (en promedio para todos los sitios). Los aumentos más grandes en el contenido de N ocurrieron en el suelo (4.4%, Tabla 3.5A). Las reservas totales de C no aumentaron bajo este escenario, pero las reducciones en las reservas de C del ecosistema fueron notablemente más bajas o estuvieron ausentes. El efecto de anular las salidas de carbono de los herbívoros domésticos (respiración), tuvo un impacto mucho menor en el almacenamiento de C que la eliminación de las emisiones de N ocasionadas el ganado (ver el escenario C-off en Tabla 3.5A). Sólo cuando la respiración por herbívoros y las emisiones de N de los herbívoros fueron anuladas en el modelo (CN-off), el pastoreo aumentó las reservas de C y N. Al igual que para las reservas de C del ecosistema, las pérdidas de N promovidas por el ganado ocasionaron reducciones en las ganancias de C (PPN) y el flujo de C a través del ecosistema. La productividad y el flujo de C están limitados por la disponibilidad de N en estos ecosistemas, debido a que los valores más positivos de cambio de C (que simbolizan efectos positivos del pastoreo en los flujos de C) se obtuvieron en el escenario N-off (Tabla 3.5B). Bajo este escenario, la PPN anual aumentó 71 g de C.m⁻², un aumento importante comparado con la reducción ocurrida luego de 370 años de pastoreo doméstico en la simulación básica (-219 g de C.m⁻²). El consumo y las excreciones de C y N de los herbívoros aumentaron notablemente después de la

introducción del ganado en todos los escenarios, mientras que el flujo de la vegetación al suelo de ambos elementos disminuyó. El balance entre flujos ocasionó una reducción en la cantidad de C y N que entró al suelo luego del pastoreo en todos los escenarios excepto en el escenario CN-off, dónde las entradas al suelo fueron similares a la situación original con herbívoros nativos.

Tabla 3.5. Cambios en el contenido de C y N en distintos compartimentos (A) y flujos (B), bajo distintos escenarios de pérdidas de C y N desde el ganado*.

A. Contenidos ($g.m^{-2}$)	C previo a la introducción del ganado	Cambios en el C (1970-1600) bajo distintos escenarios				N previo a la introducción del ganado	Cambios en el N (1970-1600) bajo distintos escenarios			
		Simulación Base	N-off	C-off	CN-off		Simulación Base	N-off	C-off	CN-off
Vegetación viva	1129	-257	87	-344	19	19	-6.3	0.3	-7.8	-0.9
Muerto en pie	189	-116	-85	-128	-93	3.3	-2.3	-1.7	-2.4	-1.8
Broza y M.org en superficie	485	-208	-56	-63	141	9.6	-4.6	-1.8	-3.3	0.1
Total no suelo	1804	-581	-55	-535	67	32	-13.2	-3.1	-13.5	-2.6
Suelo F. activa	701	-185	40	-210	8	24	-8.2	2.1	-8.9	1.2
Suelo F. lenta	5429	-1732	-197	-1416	292	167	-61.0	10.3	-57.7	13.1
Suelo F. pasiva	3951	-197	-4	-193	18	272	-19.0	8.1	-20.8	5.7
Total del suelo	10082	-2115	-161	-1819	318	465	-88.2	20.5	-87.4	20.0
Total del ecosistema	11886	-2696	-216	-2353	384	497	-101.4	17.3	-100.9	17.4
B. Flujos ($g.m^{-2}.year^{-1}$)										
PPN / absorción de N	889	-219	71	-295	3	20.1	-6.8	0.9	-8.4	-0.6
Consumo de herbívoros	7.4	151	222	151	207	0.203	3.3	5.5	3.4	5.1
Emisiones de N de la vegetación						0.249	-0.1	-0.1	-0.2	-0.1
Suelo: respiración/ emisiones de N	884	-313	-63	-286	1	0.418	-0.2	-0.01	-0.2	0.00
Herbívoros: resp./ emisiones de N	5.2	103	151	0	0	0.041	0.7	0.0	0.7	0.0
Total: respiración / emisiones de N	889	-210	88	-286	1	0.718	0.4	-0.1	0.4	-0.1
Excreción	2.20	48	71	151	207	0.162	2.6	5.5	2.7	5.1
Senescencia	882	-371	-151	-446	-204	19.6	-9.9	-4.4	-11.6	-5.6
Total de C o N entrando al suelo	884	-322	-80	-295	3	20.6	-6.6	1.7	-8.2	0.2
Mineralización bruta de N						41.2	-16.0	0.7	-13.3	2.2

*En el escenario C-off todo el C es regresado al suelo vía heces (no hay respiración de herbívoros). En el escenario N-off todo el N consumido es devuelto al suelo vía orina y heces. En el escenario CN-off todo el C y N consumido es regresado al suelo. Valores promedio para todos los sitios. La 2^{da} y 7^{ma} columnas de la tabla muestran los contenidos y los flujos de C y N previos a la introducción del ganado. El resto de las columnas muestran las diferencias ente 1970 y 1600 bajo los distintos escenarios.

Claramente, en la situación C-off, las entradas de C al suelo no cambiaron mucho en comparación con la simulación base (589 contra 562 g de C.m².año⁻¹, respectivamente). Sin embargo, cuando las emisiones de N por los herbívoros fueron eliminadas (escenario N-off), las entradas de C al suelo fueron mucho más grandes que en la simulación base (804 contra 562 g de C.m².año⁻¹, respectivamente). Esto sugiere que el flujo de C al suelo está fuertemente limitado por la disponibilidad de N y, en el largo plazo, es afectado por las emisiones de N inducidas por los herbívoros. Las salidas de C y N del ecosistema fueron menores después de la introducción de los herbívoros domésticos debido a la menor mineralización y las disminuciones en el tamaño de las reservas de MOS (ver simulación base en Tabla 3.5A). Sólo en el escenario CN-off, cuando se suprimieron la respiración y las pérdidas de N por los herbívoros, los flujos de entrada al suelo fueron similares a las cantidades ingresadas en el año 1600, con los herbívoros nativos a densidades muy bajas.

En todos los escenarios y en la simulación base, las entradas y las salidas de C del ecosistema se encontraban cercanas al equilibrio, tanto en el año 1600 como luego de 370 años de pastoreo con herbívoros domésticos (Tabla 3.5B). Contrariamente, el N no se encontraba en equilibrio y pérdidas netas de N se obtuvieron en la simulación base y en el escenario C-off después de 370 años de pastoreo, mientras que en el escenario N-off y CN-off los ecosistemas continuaban incrementando sus contenidos de N.

3.3.4. Efectos del pastoreo de mediano vs. de largo plazo

Las consecuencias en el mediano plazo (1 a 20 años) de la introducción del ganado a altas cargas difirieron significativamente de los efectos de largo plazo descritos anteriormente. Las simulaciones de mediano plazo del pastoreo doméstico sugirieron aumentos en los retornos de N al suelo vía orina y heces del orden de los 40.2 kg.ha⁻¹.mes⁻¹ (2564%). Estos mayores incrementos sobrecompensaron las mayores emisiones de N vía volatilización y lavado, que fueron del orden de 9.2 kg.ha⁻¹.mes⁻¹ (127%), promoviendo un aumento momentáneo del N inorgánico del suelo de 11.8 kg.ha⁻¹ (51%), promedio para todos los sitios. En el modelo, los sitios menos productivos (H. Ascasubi, Dolores, Tacuarembó, Tres Arroyos, Pigüé y Colonia, Tabla 3.1) respondieron a la mayor disponibilidad de N inorgánico, aumentando la absorción de N por las plantas y la PPN, así como las reservas de COS y NOS en las fracciones lábiles del suelo durante los primeros años después de la introducción del ganado (Figura 3.6b). En contraste, en los sitios más productivos (Canelones, Pergamino, Treinta y Tres, Salto, y Pehuajo) estos atributos de los ecosistemas permanecieron inalterados o disminuyeron ligeramente (Figura 3.6a).

Considerando todos los sitios, el contenido inicial de N en la fracción lenta del NOS fue la variable que mejor explicó las variaciones en el mediano plazo de la PPN, el COS activo y el COS lento (los dos reservorios de nutrientes que proporcionan nutrientes en esta escala temporal) ($r^2_{ajust} = 0.64, 0.69$ y 0.77 ; respectivamente) (Figura 3.7). En los sitios con altos niveles de N en la fracción del NOS lenta, el pastoreo doméstico disminuyó la PPN y el COS activo, mientras que lo contrario ocurrió en los sitios con bajos o intermedios contenidos de N (Figura 3.7a y b). Los contenidos de COS en la fracción lenta disminuyeron luego de la introducción del ganado, pero las reducciones fueron más grandes en los sitios con mayores volúmenes de N en la fracción lenta del NOS (Figura

3.7c). El modelo sugiere que las respuestas de mediano plazo del pastoreo difirieren de los efectos a largo plazo y varían entre sitios de acuerdo al contenido de N en la fracción lenta del NOS, la cual refleja la disponibilidad en el mediano plazo de N y la productividad de los sitios (debido a que los contenidos de N en la fracción lenta del NOS estuvieron correlacionados con la PPN, $r=0.72$, $p<0.01$, $n=11$).

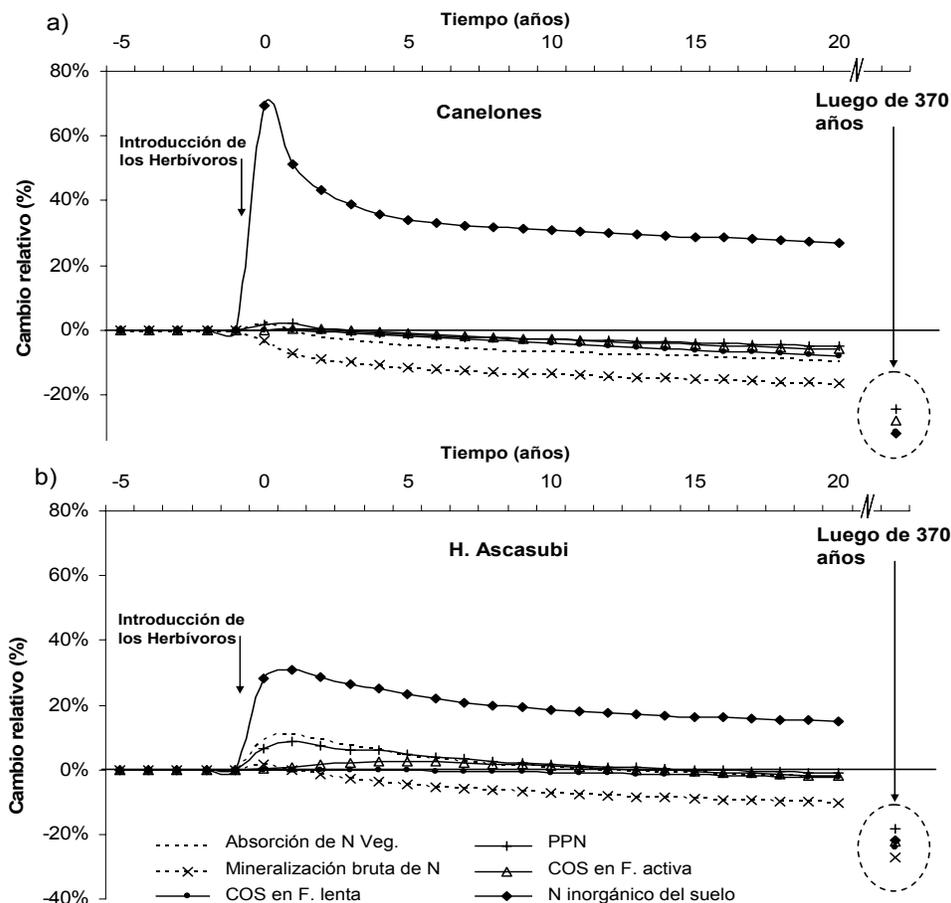


Figura 3.6. Variaciones en el mediano plazo de atributos clave de los ecosistemas, luego de la introducción de los herbívoros, en dos sitios contrastantes del gradiente ambiental analizado. Los herbívoros domésticos fueron introducidos a altas cargas en el año 0. Las trayectorias observadas para Canelones (a) fueron similares a las de los sitios con suelos de mayor fertilidad (Pergamino, Treinta y Tres, Salto, y Pehuajo), mientras que las trayectorias de H. Ascasubi (b) representan a aquellas observadas en los sitios de menor fertilidad (Dolores, Tacuarembó, Tres Arroyos, Pígue y Colonia).

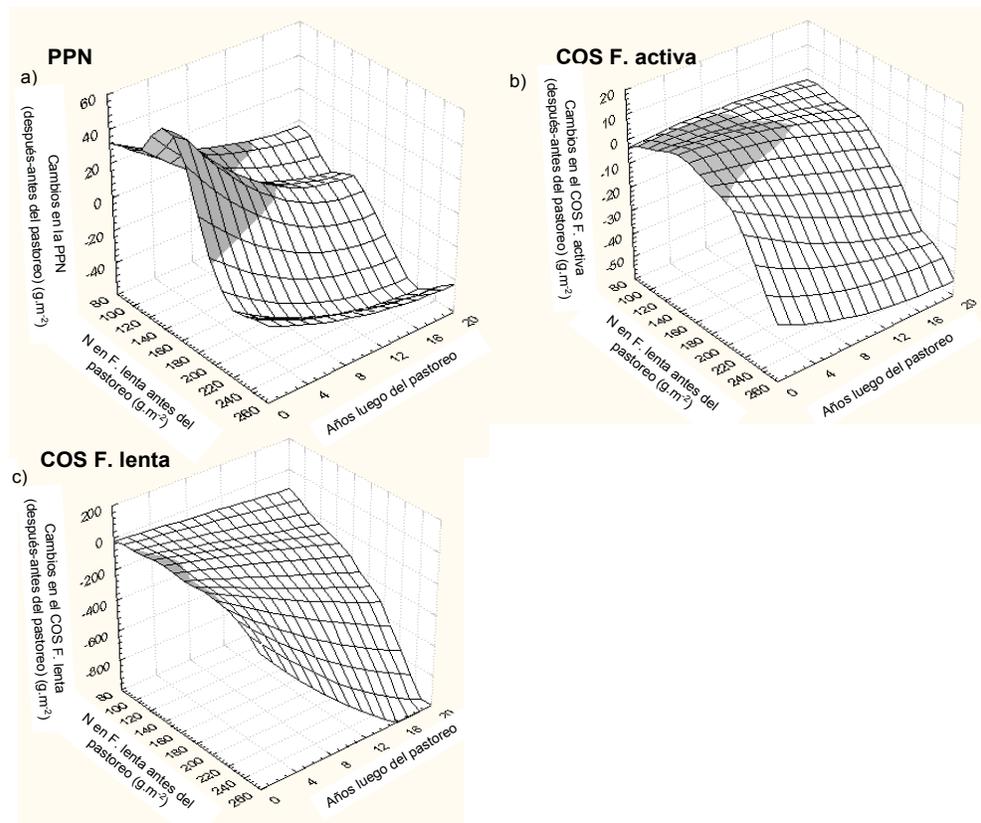


Figura 3.7. Gráficos en tres dimensiones de los cambios ocurridos en el mediano plazo luego de la introducción de los herbívoros domésticos en la PPNA (a), el COS en la fracción activa (b) y el COS en la fracción lenta, en función del contenido de N en la fracción lenta y los años de pastoreo. Los herbívoros domésticos fueron introducidos a altas cargas en el año 0. Los r^2 ajustados de las regresiones múltiples fueron 0.64, 0.69 y 0.77 para la PPN, el COS activo y el COS lento, respectivamente. El área sombreada indica cambios positivos en las variables graficadas en el eje y.

3.3.5. Análisis de sensibilidad

El análisis de sensibilidad mostró que los resultados no fueron afectados substancialmente por cambios en los supuestos iniciales sobre la frecuencia de fuegos, composición de especies y la concentración de CO₂ atmosférico. Sin embargo, estos análisis revelaron importantes interacciones entre el fuego y el pastoreo, que pueden tener influencias importantes en la dinámica del C y N en estos pastizales. La Tabla 3.6 muestra el contenido de COS y la PPN antes y después de 370 años de pastoreo bajo distintos escenarios de fuego, concentración de CO₂ atmosférico y composición de especies. En los escenarios Fuego 1, 2 y 3, los contenidos de MOS fueron estabilizados bajo altas frecuencias de fuego (durante 8000 años). Bajo este escenario, los valores de PPN y de COS simulados en el año 1600 fueron más bajos que los valores obtenidos para el mismo año en la simulación base. En el escenario Fuego 1, donde se simulaban altas intensidades y frecuencias de fuego antes y después

de la introducción del ganado, los efectos del pastoreo doméstico no difirieron mucho de aquéllos obtenidos en la simulación base, donde no se simularon fuegos en absoluto. El escenario Fuego 2 representa la situación más probable para la región, con altas frecuencias e intensidades de fuego antes de la introducción de los herbívoros domésticos y una disminución gradual desde entonces. En este escenario los efectos del ganado no difirieron mucho de la simulación base, pero las disminuciones en la PPN y el COS lento fueron menos pronunciadas. El escenario Fuego 3, simula una situación más extrema e improbable, en la cual el fuego desaparece inmediatamente después de la introducción del ganado. En este escenario, los efectos del ganado difirieron substancialmente de la simulación base. Aunque el COS activo y lento y la PPN disminuyeron después de la introducción de los herbívoros domésticos (y la supresión del fuego), la reducción fue significativamente más pequeña que las observadas en la simulación base. A su vez, el contenido de COS pasivo aumentó a diferencia de la simulación base. Así, la sustitución del fuego por pastoreo cambió las proporciones relativas de las distintas fracciones del COS, alterando la calidad de la materia orgánica.

Los efectos de los herbívoros domésticos sobre los ciclos del C y de N fueron ligeramente afectados por los cambios en la composición de especies y la concentración atmosférica de CO₂. El escenario de cambio de especies vegetales representa la situación más probable de reemplazo de especies luego de la introducción de los herbívoros domésticos (ver las evidencias en los Materiales & los Métodos y Apéndice 1). Los efectos del reemplazo de especies fueron pequeños, pero tendieron a compensar los cambios provocados por los herbívoros en el ciclo del C, probablemente porque las plantas de C₄ requieren menos N para mantener altos niveles de productividad (mayor eficiencia en el uso del N). Finalmente, los efectos de aumentar la concentración atmosférica de CO₂ fueron relativamente pequeños comparados con los cambios registrados en los otros escenarios y el aumento la concentración de CO₂ atmosférico no incremento la PPN en el modelo. La disminución del COS promovida por la introducción del ganado fue responsable de enmascarar los efectos positivos de la mayor concentración atmosférica de CO₂ sobre la PPN.

Tabla 3.6. Contendidos de carbono orgánico del suelo (COS) y valores de productividad primaria neta (PPN) en los pastizales del Río de la Plata, previo a la introducción del ganado (año 1600) y 370 años después (año 1970), bajo diferentes escenarios.

Tratamiento		Simulación Base	Fuego 1	Fuego 2	Fuego 3	Cambio de especies	CO₂
Estabilización		Sin fuego/ Especies actuales/CO ₂ Normal	Fuego Intenso	Fuego Intenso	Fuego Intenso	Especies actuales +25% C ₃	CO ₂ normal
1600 a 1700		Idem	Fuego Intenso	Fuego Intenso	Sin fuego	Especies actuales	CO ₂ normal
1700 a 1800		Idem	Fuego Intenso	Fuego medio	Sin fuego	Especies actuales	CO ₂ normal
1800 a 1900		Idem	Fuego Intenso	Fuego leve	Sin fuego	Especies actuales	CO ₂ aumentado
1900 a 1970		Idem	Fuego Intenso	Sin fuego	Sin fuego	Especies actuales	CO ₂ aumentado
COS activo (g of C.m⁻²)	1600	701	458	458	458	663	701
	1970	516	319	375	416	522	519
	% variación	-29%	-33%	-21%	-12%	-24%	-28%
COS lento (g of C.m⁻²)	1600	5429	3328	3328	3328	5096	5429
	1970	3697	2173	2607	2936	3616	3656
	% variación	-31%	-33%	-19%	-8%	-29%	-32%
COS pasivo (g of C.m⁻²)	1600	3951	2446	2446	2446	3706	3951
	1970	3754	2310	2344	2512	3599	3751
	% variación	-5%	-5%	-3%	4%	-3%	-5%
PPN (g of C.m⁻².año⁻¹)	1600	889	584	581	584	865	889
	1970	670	454	510	554	673	655
	% variación	-25%	-22%	-12%	-5%	-22%	-26%

En la columna de la simulación base mostramos los valores obtenidos en esta simulación, la cual fue descripta anteriormente (ver M&M por detalles). Los escenarios de Fuego simulan distintos regimenes de fuego históricos en la región. El escenario de Cambio de especies simula un aumento del 25% en la proporción de especies C₃ luego de la introducción del ganado. El escenario CO₂ simula los aumentos en la concentración de CO₂ atmosférico por acciones antrópicas. Los valores son promedio para los 11 sitios estudiados. Ver M&M y Apéndice 1 por una detallada descripción de cada escenario.

3.4. *Discusión*

Los resultados de las simulaciones sugieren que la deposición de N vía orina y heces es la alteración biogeoquímica más importante inducida por el pastoreo y que sus efectos sobre el funcionamiento del ecosistema en el mediano y en el largo plazo son opuestos. Las deposiciones de N de los herbívoros produjeron dos efectos principales en el ciclo del N: mayores pérdidas de N de los parches de orina y heces por lixiviación y volatilización (Lovell y Jarvis 1996, Frank y Evans 1997) y retornos más rápidos de N al suelo (Frank et al. 2000). En nuestras simulaciones, tanto en el mediano como en el largo plazo, la mayor volatilización y lavado de N de los parches de orina incrementaron las salidas totales de N del ecosistema. Las mayores salidas de N del ecosistema, fueron compensadas en el mediano plazo por el retorno más rápido de N al suelo, aumentado transitoriamente la disponibilidad de N en la solución del suelo (Figura 3.6). En los sitios de menor fertilidad, esta disponibilidad extra de N fue capitalizada por las plantas aumentando la absorción de N y consecuentemente la PPN y/o las reservas de NOS (Figura 3.6 y 3.7). Esta mayor velocidad de ciclado de N inducida por el pastoreo en el mediano plazo, ha sido informada por diversos estudios (Chaneton et al. 1996, Frank y Evans 1997, McNaughton et al. 1997), pero cuestionada en otros (Ritchie et al. 1998, Verchot et al. 2002). Estos estudios experimentales han sido realizados comparando situaciones pastoreadas con clausuras al pastoreo adyacentes, la transición recíproca a la simulada en este capítulo de la tesis. Notablemente algunos de estos estudios se realizaron en los mismos sitios (las mismas clausuras en el Parque Nacional Yellowstone) con cinco años de retraso (Frank y Evans 1997, Verchot et al. 2002) y mostraron un cambio en la velocidad de ciclado de N, de más lenta circulación a más rápida con el tiempo de clausura (considerando la situación recíproca, sería un cambio de más rápida circulación de N a más lenta con el tiempo de pastoreo). De similar modo, en CENTURY la circulación de N más rápida fue compensada en el largo plazo por las mayores e ininterrumpidas emisiones de N desde la orina y heces bajo pastoreo, las cuales redujeron la disponibilidad de N en la materia orgánica del suelo y en el total del ecosistema (Figura 3.6).

Las reducciones observadas en el nitrógeno orgánico del suelo (NOS) sumaron un total de 61.7 Tg de N, extrapoladas a toda región de los PRP. Además, la relación mineralización bruta/NOS (o la mineralización bruta /COS) fue más baja después de 370 años de pastoreo, indicando que la cantidad relativa de N liberada por la mineralización del NOS disminuyó después del pastoreo a largo plazo. En nuestras simulaciones, el ganado aumentó el reciclado y la disponibilidad de N sólo cuando las emisiones de N de los herbívoros fueron eliminadas (escenario N-off y CN-off) (Tabla 3.5) y consecuentemente la mineralización bruta aumentó después de la introducción del ganado. De nuestros resultados podemos sostener que las consecuencias biogeoquímicas en el mediano plazo del pastoreo son transitorias mientras se estabilizan las reservas de C y N del ecosistema y se alcanza una nueva situación de equilibrio de masas bajo el nuevo régimen de pastoreo (esto puede darse en 370 o en periodos más largos de tiempo). Los efectos de mediano plazo pueden ser revertidos en el largo plazo y su magnitud y signo dependerán de las condiciones iniciales de fertilidad del ecosistema (contenido de N). Así, la

extrapolación de los resultados obtenidos en experimentos de mediano plazo a escalas de tiempo mayores puede llevar a conclusiones erróneas.

La reducción en la PPN provocada por el pastoreo a largo plazo implica menos energía fluyendo a través de los ecosistemas. A pesar de que el modelo no estimó con precisión la PPN, los cambios simulados en la PPN después de la introducción del ganado, son fiables debido a que se derivan de las reducciones del COS (ver Tabla 3.5), las cuales fueron correctamente estimadas por el modelo. Nuestras simulaciones sugieren que los cambios en PPN y MOS ocurrieron lentamente y por eso probablemente imperceptibles para los productores pecuarios, en contraste con las elevadas pérdidas de MOS comúnmente asociadas a la agricultura (Andriulo et al. 1999, Fabrizzi et al. 2003). A su vez, las pérdidas de MOS no han sido identificadas como un componente importante de la degradación del suelo en estos pastizales, probablemente porque en experimentos locales de mediano plazo no se encontraron diferencias claras y significativas entre la MOS de sitios pastoreados y clausurados (Lavado et al. 1995, Chaneton y Lavado 1996). Sin embargo, como mostramos en nuestras simulaciones, las reducciones de MOS por el pastoreo ocurrirán en el largo plazo, mientras que los efectos de mediano plazo pueden ser variables entre sitios. Nuestros resultados sugieren pérdidas promedio de C de 21.5 ton.ha⁻¹ en promedio para los 11 sitios estudiados, lo cual extrapolado a toda la región resulta en reducciones totales de C luego de 370 años de pastoreo de 1.5 Pg de C.

Los resultados sugieren que las pérdidas de N promovidas por el ganado son las principales determinantes de las pérdidas de C del suelo. Las simulaciones realizadas eliminando las pérdidas de N y C del ganado mostraron claramente que el N estaba condicionando la acumulación de C en la MOS y no viceversa. La relación C/N de las MOS fue un indicador de la escasez de N luego de la introducción del ganado y podría usarse para descubrir los cambios en la calidad de las MOS en experimentos a campo. Los resultados del modelo apoyan trabajos anteriores que muestran la estrecha relación entre la dinámica de N y la dinámica del C en los ecosistemas (Neff et al. 2002, Baisden y Amundson 2003) y sugieren que la adición de N es necesaria para aumentar las reservas de C en estos pastizales (Murty et al. 2002, Poulton et al. 2003, Conant et al. 2005). Varios trabajos en la región y en otras regiones muestran que los contenidos de MOS aumentan después de sembrar pasturas con leguminosas, principalmente debido a la fijación biológica del N (Drinkwater et al. 1998). El secuestro de carbono en el suelo promovido por las leguminosas sembradas, podría ser una práctica importante para mitigar las pérdidas de N causadas por los herbívoros en los PRP. Sin embargo, efectos secundarios de la introducción de leguminosas, como la lixiviación de N hacia arroyos y acuíferos (Scholefield et al. 1993), los incrementos en las emisiones de N₂O a la atmósfera (Petersen et al. 2005), o cambios en la estructura y la biodiversidad de la vegetación (Vitousek et al. 1997a) deberán ser cuidadosamente evaluados.

Los resultados del modelo resaltaron la importancia de las condiciones previas a la introducción de los herbívoros, como condicionantes de los efectos del pastoreo sobre la estructura y el funcionamiento del ecosistema. La historia

evolutiva del pastoreo controla los cambios en la composición de especies ocasionados por el pastoreo (Milchunas et al. 1988, Sala 1988, McNaughton et al. 1993). De similar manera, el régimen de perturbación histórico puede alterar las consecuencias biogeoquímicas del pastoreo, a través de sus efectos sobre las reservas de nutrientes. En nuestras simulaciones, las presiones de pastoreo relativamente bajas de los herbívoros nativos durante el desarrollo del suelo determinaron parcialmente las reducciones en el MOS observadas luego de la introducción del ganado. Sin embargo, los fuegos son muy comunes en los pastizales con bajas densidades de herbívoros debido a las grandes cantidades de biomasa inflamable que se acumula sobre el suelo (Oesterheld et al. 1999). Así, el fuego o los herbívoros consumirían la biomasa vegetal (Bond y Keeley 2005). Cuando los fuegos fueron considerados durante el periodo simulado para alcanzar la estabilización de las reservas de C del ecosistema, se obtuvieron los menores contenidos de COS (debido a las elevadas emisiones de N en los eventos de fuego). A consecuencia de esto, las pérdidas de COS debidas al ganado disminuyeron (Tabla 3.6). Nuestro modelo sugiere que el régimen histórico de fuegos y la magnitud y la forma de la substitución de fuego por pastoreo son los principales condicionantes de los cambios biogeoquímicos en los PRP. En nuestras simulaciones, la dinámica de N controló los efectos de largo plazo del fuego y del pastoreo en la acumulación de MOS.

Nuestras simulaciones sugieren que la introducción de los herbívoros domésticos no sólo puede aumentar la volatilización de N, sino también modificar la proporción de las formas químicas liberadas. La emisión de nitrógeno de las heces y orina se produce principalmente como NH_3 y sólo una pequeña porción como N_2O y NO_x (Zheng et al. 2002). Por consiguiente, los animales domésticos son globalmente la principal fuente de emisiones de NH_3 , mayor que cualquier otra fuente humana o natural (Bouwman et al. 1997). En contraste, las emisiones de nitrógeno reactivo desde el suelo (o sea sin considerar el N_2) son principalmente como N_2O y NO_x (Schlesinger 1991). Por consiguiente, el cambio en las emisiones de N simulados por CENTURY (desde el suelo a los herbívoros domésticos) sugiere aumentos en la volatilización de NH_3 y disminuciones en las emisiones de N_2O y NO_x a la atmósfera. Estos resultados sugieren que el pastoreo puede tener impactos beneficiosos disminuyendo las concentraciones de N_2O en la atmósfera (un gas de efecto invernadero que también reacciona con el ozono estratosférico, eliminándolo) y la generación de ozono por los NO_x en el troposfera (Schlesinger 1991). Además, debido a que el NH_3 se transporta pobremente en la atmósfera (Schlesinger 1991), las elevadas emisiones de N por los animales domésticos podrían aumentar las entradas de N significativamente en los ecosistemas adyacentes (redepositaciones)(Galloway y Cowling 2002). Las mediciones locales de la deposición de NH_3 y de NO_x (que varían entre 7.0 a 19.7 kg de $\text{N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$)(De Hein et al. 1981, Morras 1983) son más altas que las estimaciones realizadas por los modelos globales para la región ($\text{NH}_3 = 2.0$ y $\text{NO}_x = 2.0$ kg de $\text{N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$)(Holland et al. 1999), sugiriendo que los modelos probablemente no consideran apropiadamente las emisiones de N de los herbívoros. Un aumento simultáneo en las emisiones de N y las redepositaciones en sitios cercanos, probablemente disminuirá las reducciones en el NOS estimadas por CENTURY, ya que el modelo considera las entradas de N constantes en el tiempo. Probablemente, el pastoreo ha aumentado el pasaje de N a formas reactivas en la atmósfera, lo cual hace al ciclo

del nitrógeno más abierto a nivel local. A pesar de esto, las redeposiciones de NH_3 en sitios cercanos contrarrestarían en parte las mayores emisiones. Sin embargo, la mayor abundancia de formas de N reactivas en la atmósfera aumentará las posibilidades de exportación de N a otras regiones adyacentes, haciendo el ciclo de N más permeable. Futuras mediciones de las emisiones y deposiciones de N en la región son necesarias para evaluar correctamente la importancia de nuestros hallazgos, los cuales apuntan al NH_3 como una forma de N reactivo importante a monitorear en la región.

3.5. Conclusiones

Utilizando una versión del modelo CENTURY con sus parámetros asignados en base a datos de la bibliografía local y evaluada para los Pastizales del Río de la Plata (PRP), simulamos los cambios biogeoquímicos asociados a la introducción del ganado por los europeos. De nuestras simulaciones podemos concluir que:

- luego de 370 años de pastoreo, el ganado redujo los flujos y las reservas de C en el ecosistema. Los contenidos de COS se redujeron en un 22% (10.5 a 35.0 toneladas de $\text{C}\cdot\text{ha}^{-1}$, desde los sitios menos a los más productivos). Estos cambios fueron similares en magnitud a aquéllos ocurridos en periodos más cortos (20 a 40 años) luego de laborear el suelo y sembrar cultivos anuales. Las reducciones en el carbono orgánico del suelo luego del pastoreo a largo plazo fueron de $21.5 \text{ ton}\cdot\text{ha}^{-1}$ y sumaron 1.5 Pg de C, para toda la región. La PPN disminuyó un 24% en promedio para todos los sitios. Las reducciones en la PPN y el COS fueron producidas por las mayores pérdidas de N ocasionadas por el pastoreo.
- cuatro siglos de pastoreo con herbívoros domésticos cambiaron el ciclo del N en los pastizales del Río de la Plata, aumentando las salidas de N del ecosistema (67%), lo cual disminuyó el contenido de N del suelo (en 19% o 970 Kg de $\text{N}\cdot\text{ha}^{-1}$) y el reciclaje de N en el ecosistema, incrementando la apertura del ciclo del N (64%). Las reducciones en los contenidos de nitrógeno ocurrieron principalmente como consecuencia de la volatilización y lixiviación de N desde los parches de orina y heces. Las emisiones de N del ganado probablemente alteraron las deposiciones de N en la región y las formas de N reactivo en la atmósfera. Las reducciones en el contenido de nitrógeno orgánico del suelo (NOS) extrapoladas para la región entera sumaron un total de 61.7 Tg de N.
- el período de tiempo analizado es un factor importante para comprender los impactos de los herbívoros en los ciclos biogeoquímicos. La mayoría de los experimentos sobre pastoreo analizan las consecuencias de corto y mediano plazo. Aquí mostramos que los efectos de largo plazo podrían diferir, tanto en magnitud como en dirección, de los efectos de corto o mediano plazo. Es por esto que debemos ser cautos cuando extrapolamos resultados de experimentos de campo (en general de mediano o corto plazo) en el largo plazo.

- el régimen de fuego interactúa con el régimen de pastoreo determinando en el largo plazo el funcionamiento y la estructura del ecosistema. Nuestros resultados sugieren que la acumulación de C en el suelo de los pastizales del Río de la Plata está principalmente determinada por estos dos disturbios, a través de su restricción en la disponibilidad de N. La historia evolutiva del pastoreo y los regímenes de fuego históricos, parecen ser los factores más importantes en determinar los efectos de los herbívoros domésticos en los ecosistemas, principalmente a través de su efecto en las reservas de C y N del suelo.

**CAPÍTULO 4. Efectos del pastoreo sobre las reservas
subterráneas de carbono y nitrógeno: una red de
exclusiones al pastoreo en los pastizales del Río de la
Plata**

Basado en: Piñeiro G., J.M. Paruelo, E.G. Jobbagy, M. Oesterheld y R.B. Jackson.
Understanding the effects of grazing on belowground C and N stocks: a network of cattle exclusion
experiments in grasslands of Southern South America, en preparación.

4.1. Introducción

Comprender las consecuencias y los mecanismos por los que el pastoreo altera la biogeoquímica de los pastizales es importante para mejorar nuestro conocimiento acerca del funcionamiento de los ecosistemas a escala global, ya que las tierras de pastoreo ocupan cerca de la mitad de la superficie terrestre (Menke y Bradford 1992). Varios autores sugieren que los efectos del pastoreo son complejos, inconstantes entre sitios y, entonces, difíciles de generalizar (Brown y Allen 1989, Milchunas y Lauenroth 1993, Oesterheld et al. 1999). El tipo, sentido y magnitud de las alteraciones biogeoquímicas que ocasiona el pastoreo, particularmente su impacto sobre las reservas de carbono y nitrógeno orgánico del suelo (COS y NOS respectivamente) han generado controversias (Milchunas y Lauenroth 1993, Schuman et al. 2002, Henderson et al. 2004). El manejo del pastoreo tiene grandes implicancias para el secuestro de C y un papel importante en el mantenimiento de la productividad primaria a través de sus efectos sobre la fertilidad del suelo (Conant y Paustian 2002). En este capítulo de la tesis planteamos una serie de hipótesis acerca de los efectos del pastoreo sobre las reservas de materia orgánica del suelo (MOS) y comparamos sus predicciones con los resultados obtenidos en una red de sitios excluidos al pastoreo distribuidos en distintas áreas de los Pastizales del Río de la Plata (PRP).

El pastoreo puede aumentar, disminuir o mantener inalteradas las cantidades de materia orgánica del suelo (MOS) (Milchunas y Lauenroth 1993, Lavado et al. 1995, Chaneton y Lavado 1996, Frank y Evans 1997, Franzluebbers et al. 2000, Schuman et al. 2002, Henderson et al. 2004). Sin embargo, los aumentos observados en las condiciones pastoreadas son en general significativos solo en los primeros centímetros del suelo y a su vez la mayoría de estos trabajos no realizan correcciones que consideren la compactación del suelo, la cual puede aumentar espuriamente los contenidos de MOS (Henderson et al. 2004). También sobre otros atributos ecosistémicos se han descrito efectos variables del pastoreo (Milchunas y Lauenroth 1993, Oesterheld et al. 1999). Por ejemplo, Oesterheld et al. (1999) muestran que el pastoreo tendría efectos predominantemente negativos sobre la productividad primaria neta aérea (PPNA) y que la magnitud del efecto no está asociada a la precipitación del sitio. Estos mismos autores muestran también que el fuego aumenta la PPNA hacia el extremo húmedo del gradiente de precipitación y la reduce hacia el extremo seco. Las fluctuaciones climáticas presentan efectos positivos o negativos sobre la PPNA, pero su impacto relativo sobre la PPNA es más alto en el extremo seco que en el extremo húmedo del gradiente de precipitación (Oesterheld et al. 1999). Los contenidos de MOS son afectados por el clima, la textura del suelo y la vegetación (Jobbagy y Jackson 2000). Al igual que para la PPNA, es posible que el pastoreo interactúe con estos factores en sus efectos sobre la MOS. Recientemente, Derner et al. (2006) mostraron que los efectos del pastoreo sobre la MOS varían entre distintos pastizales de Norte América y que están principalmente asociados al cambio producido por el pastoreo en la partición de C a raíces. En el Capítulo 3 de esta tesis se mostró que el pastoreo a largo plazo puede provocar reducciones en la PPNA y en la MOS de los PRP, principalmente debido a las mayores pérdidas de N.

Los herbívoros pueden afectar la acumulación de MOS a través de una variedad de mecanismos simultáneos. La mayoría de estos mecanismos involucran cambios en la cantidad de C y N (los dos elementos más importantes que componen la materia orgánica) que entra o sale del suelo (Schlesinger 1991, Baisden et al. 2002). Estos mecanismos pueden ser, entre otros: (1) la redistribución de N en el ecosistema (Augustine 2003), que generalmente aumenta las pérdidas de N; (2) la exportación de N en la biomasa de plantas y animales, que también aumenta las salidas de N; (3) los aumentos en la volatilización y lixiviación de N (Frank y Evans 1997); (4) el consumo de C y la respiración por los herbívoros, que disminuye las entradas de C al suelo (Capítulo 3); (5) la compactación del suelo por pisoteo (Henderson et al. 2004), con efectos variables en las entradas y salidas de C; (6) el aumento en la erosión del suelo, que acelera las pérdidas de C y N (Neff et al. 2005), (7) los cambios en la asignación de C y N a raíces (Pucheta et al. 2004), que aumentan o disminuyen las entradas de C y N al suelo; (8) los cambios en la calidad de la broza (Allard et al. 2003), que influyen en la descomposición y las salidas de C; (9) los cambios en la fijación de N (Allard et al. 2003), que influyen en las entradas de N; (10) los cambios en la productividad primaria ocasionados por la remoción de biomasa muerta y verde (Oesterheld et al. 1999), que alteran las entradas de C y (11) la destrucción física del material muerto en pie por el tráfico animal (Schuman et al. 1999), que puede aumentar la PPNA y favorecer la descomposición. Los cambios en la composición de especies inducidos por la herbivoría pueden activar algunos de estos mecanismos biogeoquímicos mencionados. Por ejemplo, las variaciones en la calidad de la broza, la cantidad de C y N que es asignada a las raíces o la abundancia de leguminosas que fijan nitrógeno en el tapiz vegetal (Loiseau et al., Allard et al. 2003). Dependiendo de la magnitud y el signo de los cambios provocados en las entradas y en las salidas de C y N del suelo, el pastoreo tendrá consecuencias positivas o negativas sobre la MOS (Capítulo 3).

Mientras que en los pastizales semiáridos, en los cuales el agua es la principal limitante de la PPNA, la acumulación de MOS estaría controlada por el C (Burke et al. 1998), en los pastizales subhúmedos y húmedos, los nutrientes, particularmente el N, controlarían la PPNA y la acumulación de MOS (Oesterheld et al. 1999, Paruelo et al. 1999, Johnson y Matchett 2001). En este capítulo se plantea la hipótesis de que la acumulación de MOS en los pastizales húmedos y subhúmedos del Río de la Plata estaría regulada por dos efectos contrastantes del pastoreo sobre el ciclo del N: (i) los aumentos de la volatilización y la lixiviación de N desde los parches de orina y heces favorecerían las pérdidas de MOS y (ii) los aumentos de la retención de N en la biomasa subterránea, a través de cambios en la alometría del ecosistema, favorecerían las ganancias de MOS. El balance entre la importancia de uno u otro de estos mecanismos definiría las tendencias en la acumulación de MOS luego del pastoreo o de su suspensión.

Los grandes herbívoros aumentan las pérdidas de N del ecosistema debido a la volatilización y lixiviación de N desde los parches de orina y heces, potencialmente limitando la acumulación de MOS. Aproximadamente el 20% de las deposiciones de N en forma de orina y heces, son pérdidas del ecosistema por volatilización o lavado, dependiendo del pH del suelo, el contenido hídrico del suelo,

la temperatura y la magnitud de las lluvias (Lockyer y Whitehead 1990, Whitehead y Raistrick 1993). Aunque en general existe un consenso sobre las altas pérdidas de N desde los parches de orina y heces, sus impactos en el balance de N del ecosistema no están aún claros. El pastoreo puede acelerar la circulación de N en el ecosistema, a través del retorno más rápido de N en heces y orina (Seastedt 1995, McNaughton et al. 1997), pero este proceso también aumenta las pérdidas de este nutriente. Los incrementos en la velocidad de ciclado no pueden aumentar el contenido de N del ecosistema, sino que solamente aumentan los flujos de N momentáneamente. Es así que el pastoreo a largo plazo disminuye la cantidad de C y N que entra al suelo, debido a las constantes salidas de N (Capítulo 3). Esto está basado en el hecho de que la acumulación de C en los suelos de pastizal, en una escala ecológica de tiempo, está fuertemente condicionada por la disponibilidad de N, debido a la estrecha relación C/N de la materia orgánica (Johnson y Matchett 2001, Conant et al. 2005)(ver también Apéndice 2). Sin embargo, la relación C/N de las MOS puede ser alterada luego de cambios severos en la vegetación (por ejemplo de pastizales a forestaciones)(Kaye et al. 2003) o durante escalas de tiempo geológicas (Baisden et al. 2002). ***La hipótesis de pérdida de N, sostiene que el pastoreo aumenta las pérdidas de N provocando una disminución en los contenidos de NOS (y COS) después del pastoreo.*** Este efecto será mayor en el largo plazo. Se esperan, pues, aumentos de la MOS en sitios donde el ganado ha sido excluido por un período largo de tiempo.

La acumulación de MOS en las capas superficiales del suelo está principalmente determinada por la cantidad de raíces y sus tasas de renovación (Jobbagy y Jackson 2000). Pastizales con similares valores de PPNA, pero con distinta asignación de recursos a órganos subterráneos, pueden tener una acumulación de MOS desigual, debido a que la biomasa aérea puede ser fotodegradada, consumida o respirada antes de entrar al suelo (Vivanco 2003). Por otro lado, la materia orgánica de los órganos subterráneos contribuye en mayor medida a la formación de MOS (Jobbagy y Jackson 2000). A pesar de que se ha demostrado en experimentos con plantas individuales que la asignación de biomasa a raíces disminuye después del pastoreo o la defoliación (Ferraro y Oesterheld 2002), las evidencias recabadas en experimentos de campo (a nivel de comunidad) son contradictorias y muestran que el pastoreo puede aumentar o disminuir la cantidad de raíces y otros órganos subterráneos (Milchunas y Lauenroth 1993, McNaughton et al. 1998). Sin embargo, en los pastizales húmedos y subhúmedos del Río de la Plata, los cuales normalmente tienen períodos cortos de sequía en verano, el pastoreo parece estimular la asignación de recursos a los órganos subterráneos (Doll y Deregibus 1986, Pucheta et al. 2004). La asignación de biomasa a raíces no sólo aumenta el C que entra al suelo sino también la retención de N dentro del ecosistema (Heckathorn y Delucia 1996, Dell et al. 2005). ***La hipótesis de retención de N por raíces sostiene que el pastoreo aumenta la asignación de biomasa a órganos subterráneos, aumentando las entradas de C al suelo y la retención de N dentro del ecosistema, determinando una mayor acumulación de MOS.*** Se espera que la MOS disminuya en aquellos suelos que pierden raíces luego de la exclusión del pastoreo, particularmente en la superficie del suelo en donde los pastizales tienen la mayoría de su biomasa radical (Jackson et al. 1996).

Conjuntamente con los cambios en la MOS, el pastoreo de grandes herbívoros aumenta la compactación del suelo debido al pisoteo. Varios autores muestran cambios en la densidad aparente del suelo ocasionados por el pastoreo (Schuman et al. 1999, Henderson et al. 2004), mientras que otros no detectan efectos significativos (Taboada y Lavado 1988). Hasta ahora ningún trabajo ha relacionado estos efectos variables del pastoreo sobre la densidad aparente del suelo con alguna otra variable. La densidad aparente es una propiedad importante de suelo, estrechamente asociada a los contenidos de MOS (Franzluebbers et al. 2000). La densidad aparente influye en la aeración del suelo y la capacidad de retención de agua y puede alterar las estimaciones de COS y NOS del suelo, particularmente en las horizontes superficiales (Henderson et al. 2004).

Los experimentos que analizan los cambios ocurridos entre zonas clausuradas al pastoreo y las zonas adyacentes pastoreadas tienen varios problemas conocidos. Algunos de estos problemas son inherentes al tipo de estudio, pero otros pueden ser solucionados con relativa facilidad. Los primeros incluyen los supuestos de que el tiempo y el espacio son intercambiables y que los efectos del pastoreo pueden inferirse de la situación inversa, donde los herbívoros son removidos (ausencia de histéresis). El intercambio de espacio por tiempo puede suponerse con cierta confianza si se evalúan las variaciones espaciales de las propiedades del suelo (topografía por ejemplo) y si se comprueba que ciertas propiedades inalterables por los herbívoros (como la textura del suelo en el caso de que la erosión no sea importante) sean similares entre ambas situaciones. Por otro lado, la reversibilidad de los efectos del pastoreo ha sido cuestionada en algunos estudios (Burke et al. 1997), por lo que los efectos de la suspensión del pastoreo deben invertirse con cierta cautela. Un problema frecuente en estos estudios es la pseudoreplicación (Hurlbert, 1984), la cual puede evitarse considerando correctamente las submuestras e incluyendo varios sitios apareados independientes como verdaderas réplicas. Adicionalmente, los cambios ocurridos en la MOS bajo distintos regímenes de pastoreo a menudo son medidos solamente en los primeros centímetros del perfil del suelo, donde la compactación del suelo por efecto del pisoteo es mayor. En esta situación es necesario corregir los contenidos de COS y NOS medidos y llevarlos a una masa equivalente, para no subestimar los contenidos de MOS en la situación no pastoreada (Davidson y Ackerman 1993, Henderson et al. 2004). A su vez, la MOS está compuesta por varias fracciones con distintas tasas de renovación (Apéndice 2) y el pastoreo puede afectarlas de manera distinta al igual que lo observado para cultivos agrícolas por Fabrizzi et al. (2003). Todos los factores arriba expuestos pueden haber contribuido parcialmente a generar los efectos contradictorios del pastoreo sobre la MOS publicados en otros estudios. Por consiguiente, es deseable que un estudio de los efectos del pastoreo sobre la MOS incluya varios pares de sitios independientes, se base en un protocolo común de muestreo, incluya mediciones en los horizontes profundos, separe la MOS en distintas fracciones y realice correcciones que consideren cambios en la compactación del suelo (Henderson et al. 2004).

Los objetivos de este Capítulo fueron evaluar regionalmente y con un protocolo común los efectos de la exclusión de los herbívoros de áreas previamente pastoreadas sobre: (1) la distribución vertical de los contenidos de C y N orgánico en el suelo y en la biomasa subterránea, (2) la densidad aparente del suelo y (3) su

asociación con el clima y las propiedades del suelo a lo largo de un gradiente ambiental. A su vez, se contrastan los resultados obtenidos con las dos hipótesis planteadas (la hipótesis de pérdida de N y la de retención de N por raíces). Finalmente, se discuten las correcciones necesarias para estimar apropiadamente los contenidos de C y N en experimentos pareados de clausura y pastoreo.

4.2. Materiales y métodos

4.2.1. Los sitios de estudio

La investigación se realizó a lo largo de una gradiente ambiental en los pastizales del Río de la Plata (PRP), en Argentina y Uruguay (Figura 4.1). Estos pastizales ocupan cerca de 70 millones de hectáreas y abarcan una variedad de tipos de suelos, floras y clima (Soriano 1992). El clima de los PRP es templado en el sur a subtropical en el norte. La precipitación media anual (PMA) varía desde 600 mm en el sudoeste a 1600 mm en el noreste, mientras que las temperaturas medias mensuales varían a lo largo del mismo gradiente de 7°C a 13°C en invierno y de 22°C a 23°C en verano (Soriano 1992). Los suelos de los PRP se formaron bajo vegetación de pastizal. Los árboles estuvieron restringidos a áreas riparias y a algunos sitios rocosos en el norte de la región (Soriano 1992). Los PRP han sido pastoreados por herbívoros nativos dispersos aproximadamente hasta el año 1500, cuando los colonos europeos introdujeron el ganado. Desde entonces estos pastizales han sido pastoreados por herbívoros domésticos y más intensamente en los últimos 100 años (Soriano 1992, Capítulo 3).



Figura 4.1. Mapa de los pastizales del *Río de la Plata* y sus subregiones: la pampa ondulada (A), la pampa interior (B) con dos subdivisiones, la pampa austral (C), la pampa deprimida (D), la pampa mesopotámica (E), los campos del sur (F) y los campos del norte (G) (Soriano, 1991). Las cruces muestran los 5 sitios de estudio.

El estudio se realizó utilizando un diseño experimental de sitios apareados de clausura y pastoreo (cada sitio considerado como un bloque con una repetición). Se buscaron potreros donde los herbívoros domésticos habían sido excluidos durante al menos 3 años, ya que los estudios locales sugieren que la mayoría de los cambios florísticos inducidos por la exclusión de los herbívoros ocurren durante este período de tiempo (Rodríguez et al. 2003). Se identificaron 15 clausuras y sus pares pastoreados respectivos a lo largo de los PRP. Las parcelas apareadas (PA) se localizaron en cinco áreas diferentes: la Reserva de Flora y Fauna privada “El Relincho” (6 PA), la Estación Experimental del Secretariado Uruguayo de la Lana (SUL) (1 PA), la Estación Experimental INIA-Glencoe (3 PA), todas en Uruguay, y en el Parque Nacional “El Palmar” (3 PA) y la Estancia “Las Chilcas” (2 PA) ambos en Argentina (Figura 4.1, Tabla 4.1). Los suelos de los sitios estudiados variaron en sus contenidos de arena (72% a 13%), rocosidad (0% a 27%), pH (4.5 a 7.5) y profundidad (5 a >100 cm) (ver Tabla 4.1 por detalles de cada sitio). Los sitios estudiados incluyen buena parte de la heterogeneidad estructural de los suelos de los PRP. La carga de herbívoros en las situaciones pastoreadas fue variable, pero se mantuvo dentro de los rangos normales para la región (entre 178 a 302 kg·ha⁻¹), representando consumos de entre el 30 y el 60% de la productividad primaria neta aérea (PPNA) (Oesterheld et al. 1998). En todos los sitios la vegetación

predominante fue de pastizal, con proporciones variables de gramíneas C_3 y C_4 y con arbustos como un componente menor de la comunidad. Una descripción detallada de la vegetación de los PRP puede encontrarse en Soriano (1992), Perelman et al. (2001). Los cambios ocurridos en la estructura de la vegetación luego de la exclusión del pastoreo fueron descriptos para el establecimiento “El Relincho” por Altesor et al. (2006). Los cambios en el resto de los sitios fueron medidos pero se presentaran en detalle en una futura publicación y no en esta tesis (Altesor et al, en la preparación). Como una tendencia general, la exclusión del pastoreo promovió el establecimiento de arbustos nativos en casi todos los sitios y una disminución en las especies de gramíneas postradas C_4 en pos de un aumento de las C_3 .

Tabla 4.1. Descripción de los sitios de estudio.

	Reserva de flora y fauna <i>El Relincho</i>						Parque Nacional <i>El Palmar</i>			Est. Exp. <i>SUL</i>	Estación Experimental <i>Glencoe</i>			Estancia <i>Las Chilcas</i>	
Latitud	33°19' S						31° 50' S			33° 52' S	32° 00' S			36° 30' S	
Longitud	56°58' W						58° 17' W			55° 33' W	57° 08' W			58° 30' W	
PMA (mm)	1099						1300			1161	1406			861	
TMA (°C)	17.4						18.9			16.3	17.3			14.9	
Edad clausuras (años)	11	5	9	3	7	11	30	30	30	13	8	18	18	19	30
Tamaño aproximado (ha)	>10	>3	>5	>10	>10	<1	>1000	>1000	>1000	<2	<2	<2	<2	<2	<2
Nombre sitio	<i>Lz</i>	<i>Bl</i>	<i>Bo</i>	<i>Ñs</i>	<i>Dj</i>	<i>Cc</i>	<i>Pa</i>	<i>Pb</i>	<i>Pc</i>	<i>Sa</i>	<i>G94</i>	<i>G84</i>	<i>G84L</i>	<i>Chb</i>	<i>Chc</i>
Tipo de suelo	prof.	inun d.	prof.	sup.	sup.	prof.	prof.	prof.	prof.	prof.	prof.	sup.	sup.	inund.	inund.
Rocas* (%)	5.6	6.8	8.0	6.4	12	3.2	0.50	0.69	0.94	7.8	3.9	27	6.5	0.0	0.0
Arena* (%)	43	25	18	32	47	36	70	72	44	35	13	26	26	22	18
pH (en agua)*	4.9	6.4	5.1	4.8	4.8	4.5	4.8	4.8	4.8	4.6	4.8	4.7	4.8	7.5	7.2
Profundidad (m)	>1	>1	>1	0.30	0.3	>1	>1	>1	>1	>1	>1	0.10	0.05	>1	>1

*Datos promedio para los primeros 30 cm del suelo (o la máxima profundidad del suelo).

4.2.2. Muestreo de campo y análisis de laboratorio

Se tomaron muestras de suelo y raíces dentro de las clausuras y en las zonas pastoreadas adyacentes en un área de cinco metros a cada lado del alambrado perimetral de las clausuras. Las muestras fueron recolectadas en sentido transversal a la pendiente (para evitar cambios topográficos) y obviando los senderos animales. Se tomaron muestras de raíces y órganos subterráneos con un barreno de 7cm de ancho. Tres submuestras fueron extraídas en los tratamientos pastoreados y cinco en las no pastoreadas, debido a la mayor heterogeneidad espacial. Las muestras de raíces fueron tomadas de 0-5, 5-10 y 10-30 centímetros de profundidad. Las raíces fueron cuidadosamente separadas del suelo y lavadas con agua utilizando un tamiz de 2 mm de diámetro. Luego fueron secadas en un horno a 60°C y se pesaron con precisión de miligramos. Cada submuestra fue molida y analizada separadamente para obtener los contenidos de C y N. Los valores de las submuestras fueron promediados para obtener un único valor por sitio y tratamiento de pastoreo. Los contenidos de C y N fueron medidos por combustión seca en un Analizador Elemental Carlo Erba en el Laboratorio DEVIL'S, de la Universidad del Duke, EE.UU. (<http://www.biology.duke.edu/jackson/devil/>).

Las muestras para análisis de C y N, textura, contenido de rocas y pH correspondientes a los primeros 30 centímetros del perfil del suelo se extrajeron con un barreno de suelos de 2 centímetro de diámetro. Se tomaron 10 muestras y se mezclaron para hacer una sola muestra compuesta para cada tratamiento y sitio. Las muestras fueron separadas en tres intervalos de profundidad: 0-5, 5-10 y 10-30. Entre los 30 y los 100 centímetro de profundidad, se tomaron tres muestras de suelo por tratamiento con un barreno de 5.5 centímetros de diámetro, las cuales fueron agrupadas para formar una muestra compuesta. Las muestras fueron separadas en tres intervalos de profundidad: 30-50, 50-70 y 70-100 cm. Todas las muestras compuestas fueron tamizadas a 2 mm antes de ser separadas en distintas fracciones.

La materia orgánica del suelo fue separada en fracciones según el método descrito por Cambardella y Elliott (1992). Brevemente, para dispersar el suelo se agitaron durante 18 horas 10 g de suelo tamizado a 2 mm en 50 ml de solución de hexametáfosfato de sodio al 0.5%. La solución fue luego pasada a través de tamices de 500- μm y 53- μm puestos en tandem. El material retenido en los tamices fue removido utilizando agua destilada y colectado en vasos de precipitado, colocado en la estufa a 60°C hasta que se evaporara toda el agua y finalmente pesado. El material retenido en el tamiz de 500 μm se denomina materia orgánica particulada (POM 500) y el material retenido en el tamiz de 53 μm POM 53. El material que pasó ambos tamices fue recogido en un vaso de precipitado grande, colocado en la estufa hasta que se evaporara toda el agua y luego pesado. Esta fracción de la MOS se denomina materia orgánica asociada a los minerales (MAOM). Solamente aquellas muestras tomadas a 0-5 centímetros de profundidad, fueron pasadas a través de ambos tamices de 500 y 53- μm , mientras que las muestras tomadas a profundidades inferiores fueron separadas solamente utilizando el tamiz 53 μm . Para facilitar la comparación de los valores de C y N medidos en la POM 53 a 0-5, con aquellos medidos en los intervalos de suelo más profundos, es que los

contenidos de C y N en la fracción POM 53 en la profundidad 0- 5 incluyen la cantidad de materia orgánica medida en la POM 500. Todas las muestras fueron secadas en la estufa a 60-70°C durante 72 hs y luego molidas a polvo utilizando un molinillo analítico (IKA®, modelo A10). Los contenidos de C y N en cada fracción de las MOS (POM 500, POM 53 y MAOM) fueron determinados en un Analizador Elemental Carlo Erba en el Laboratorio DEVIL´S, de la Universidad del Duke, EE.UU.. Los contenidos de C y N en la POM 53 se midieron solo en los primeros 30 cm del suelo, ya que en las muestras tomadas a profundidades mayores los contenidos fueron muy bajos (menos de 0.3% de C y 0.03% de N). Antes de medir los contenidos de C y N en las muestras profundas, se evaluó la presencia de carbonatos, los cuales fueron removidos de las muestras usando 0.5M HCl. El ácido fue luego extraído de la solución agregando agua destilada y centrifugando a 4000 rpm durante 10 minutos. El agua con ácido se separó cuidadosamente de la muestra con una micropipeta. Este procedimiento se repitió al menos 3 veces.

Los contenidos de arena fueron determinados a partir del peso del material retenido en el tamiz de 53 μm , mientras los contenidos de arcilla y limo fueron determinados por el método del hidrómetro o de Buoycous (Elliot et al. 1999). El pH del suelo se estimó en agua destilada con un medidor de pH. Cuatro muestras de suelo se tomaron para estimar la densidad aparente en cada sitio con un barreno de 2 centímetro diámetro. Cada submuestra fue analizada separadamente usando el método propuesto por Elliot et al. (1999) y luego se promediaron las medidas para obtener un único valor por sitio y tratamiento. Las muestras de densidad aparente se tomaron a los mismos intervalos de profundidad que las muestras tomadas para los análisis de C y N y solamente en los primeros 30 centímetros del perfil. La densidad aparente del suelo entre 30 y 100 centímetros de profundidad se estimó en base a la textura y al contenido de MOS (Rawls 1983).

4.2.3. Corrección y evaluación de las mediciones

Los contenidos de COS y NOS en esta tesis se expresan en base a la masa equivalente del suelo, para proporcionar una medida cuantitativa independiente de las diferencias provocadas por el pastoreo al compactar el suelo (Davidson y Ackerman 1993, Henderson et al. 2004). Al compararse regimenes de pastoreo, generalmente las clausuras son establecidas en zonas previamente pastoreadas. La exclusión de los herbívoros (y el pisoteo) produce generalmente una expansión del suelo, necesariamente en altura. Esta expansión del suelo provoca que las muestras tomadas a profundidades fijas tengan distintas masas de suelo en cada tratamiento y puedan incluso abarcar diferentes horizontes (Davidson y Ackerman 1993, Henderson et al. 2004). Es por esto, que la corrección de los valores a una masa equivalente es necesaria para comparar correctamente ambas situaciones. Se ha demostrado que la falta de esta corrección puede alterar significativamente las diferencias encontradas en los contenidos de C entre distintas situaciones de laboreo (Davidson y Ackerman 1993). Los contenidos de C y N orgánicos medidos en las fracciones de la MOS en cada uno de los sitios clausurados, fueron convertidos a una masa equivalente a la observada en su respectiva área pastoreada. Esto se hizo agregando al intervalo superior una cantidad de C o N adicional proveniente del intervalo de suelo inmediatamente más profundo. La masa

adicional de C o N agregada se substrajo de la capa inferior, a la cual se le agrego una cantidad adicional de C o N de la profundidad subsiguiente, hasta alcanzar la misma masa observada en condiciones de pastoreo. Esto se repitió para todas las profundidades del suelo. Es por esto que los espesores y las profundidades del suelo informados en los gráficos de este Capítulo de la tesis hacen referencia a las condiciones pastoreadas, mientras que el espesor del intervalo medido en la situación clausurada varió para obtener una masa igual de suelo a la observada en pastoreo.

Sólo una réplica de cada muestra se envió al analizador de CN debido a los altos costos de procesamiento. Los contenidos de C y N y la relación C/N fueron cuidadosamente examinados y se compararon con las capas de suelo superiores e inferiores, en busca de valores anómalos. Muestras con valores anómalos fueron reanalizadas. Debido a valores muy bajos de N, que no obtuvieron una señal en el analizador elemental de CN, los contenidos de N de cuatro muestras de suelo de la fracción POM 500 (en un total de más de 269 muestras) fueron estimados en base a los contenidos de N de la fracción POM 53.

4.2.4. Análisis estadísticos

Una fortaleza de este estudio es que cada sitio (con un área clausurada y su par pastoreado) fue considerado como una réplica independiente, evitando así un diseño experimental pseudoreplicado (Hurlbert, 1984). Los cambios en las propiedades del suelo a cada profundidad fueron analizados a partir de una prueba t para muestras pareadas. Para evaluar la asociación entre las propiedades del suelo y los efectos del pastoreo en los contenidos de COS y NOS, se utilizó el análisis de la regresión. Los sitios fueron agrupados en función de las características de los suelos clasificándose en: *profundos* aquellos sitios que presentan suelos de pH<6, con profundidades mayores a los 30 centímetros y situados en posiciones altas del terreno; *superficiales* aquellos sitios con suelos ácidos pero que poseen contacto lítico a menos de 30 centímetros; e *inundables* aquellos sitios que poseen suelos de pH>6, situados en las partes bajas del terreno y con eventos frecuentes de inundación. Se evaluó la interacción de los efectos del pastoreo con éstas clases de suelo a partir de un ANOVA de las diferencias entre clausura y pastoreo considerando al tipo de suelo como factor. Las diferencias entre los tratamientos fueron consideradas significativas a $p < 0.05$ e indicadas con nomenclatura estadística clásica (* = $0.1 > p > 0.05$, ** = $0.05 > p > 0.01$, *** = $p < 0.01$).

4.3. Resultados

4.3.1. Biomasa Subterránea

La exclusión del pastoreo disminuyó significativamente la biomasa subterránea (raíces y otros órganos subterráneos) en los pastizales del Río de la Plata (PRP). El contenido de C en órganos subterráneos se redujo, en promedio para todos los sitios, en $-1770 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ (-53%) en los primeros 5 centímetros del perfil

del suelo (Figura 4.2a). Los cambios en los contenidos de C a 0-5 centímetros variaron entre $473 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ y $-4511 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ (sólo un sitio, BI, ganó C luego de la exclusión del pastoreo). La reducción total del contenido de C en los órganos subterráneos para los primeros 30 centímetros del perfil fue en promedio $-1925 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ (-41%), representando una pérdida de $-128 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ (Figura 4.2a). Se encontró una reducción más pequeña pero significativa del contenido de N orgánico en los órganos subterráneos de $-27.1 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ (-38%), después de la exclusión de los herbívoros (de 0-5 centímetros y en promedio para todos los sitios - Figura 4.2b). Las diferencias en los contenidos de N en la biomasa subterránea variaron a esta profundidad desde $52 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ a $-62 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ (sólo un sitio, BI, ganó N luego de la exclusión del pastoreo). La reducción del contenido de N en los órganos subterráneos para los primeros 30 centímetros del perfil fue en promedio de $-28 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ (-31%), que equivale a una pérdida de $-2 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$.

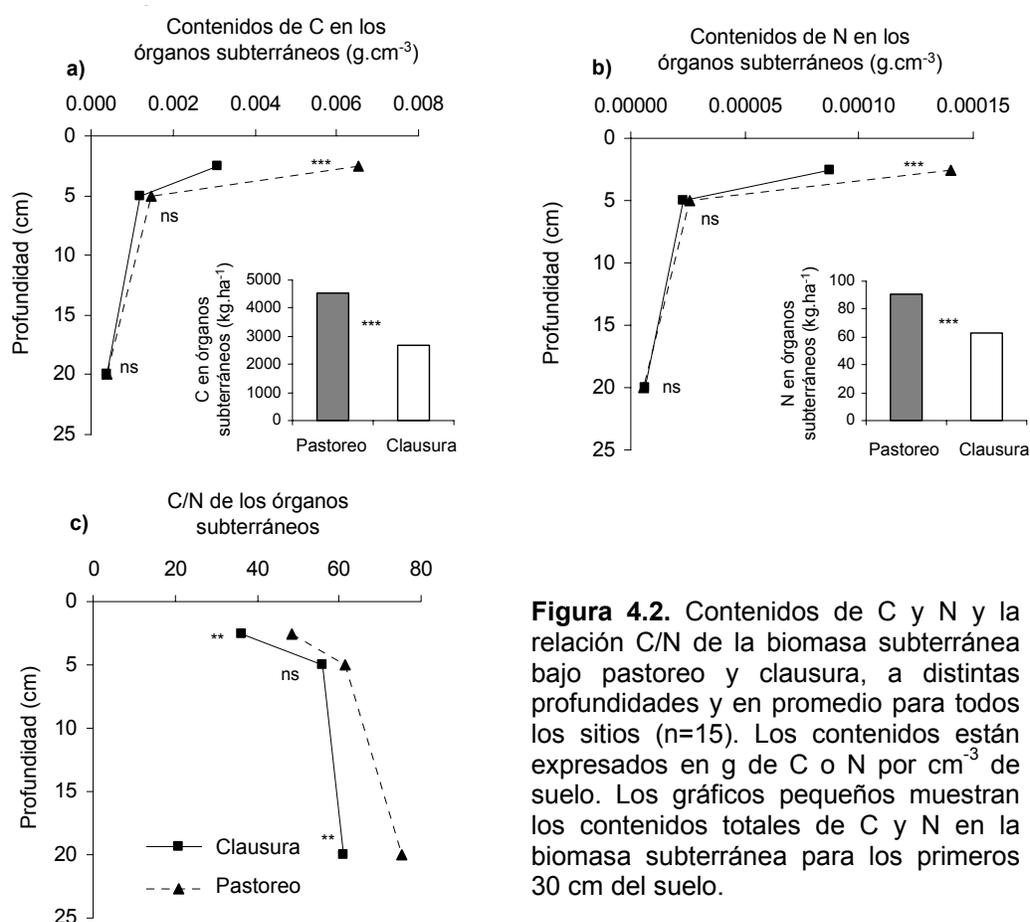


Figura 4.2. Contenidos de C y N y la relación C/N de la biomasa subterránea bajo pastoreo y clausura, a distintas profundidades y en promedio para todos los sitios ($n=15$). Los contenidos están expresados en g de C o N por cm^{-3} de suelo. Los gráficos pequeños muestran los contenidos totales de C y N en la biomasa subterránea para los primeros 30 cm del suelo.

La exclusión del pastoreo promovió una reducción más pequeña en los contenidos de N en los órganos subterráneos que en los contenidos de C, debido a un aumento en la concentración de N en los órganos subterráneos de las clausuras. La concentración de N en órganos subterráneos aumentó de 0.89 a 1.19%, de 0.72 a 0.81% y de 0.60 a 0.78%, en los distintos intervalos medidos 0-5, 5-10 y 10-30

respectivamente. Sin embargo, las diferencias sólo fueron significativas a 0-5 y 10-30 ($p < 0.03$, $n=15$). La concentración de C en la biomasa subterránea permaneció inalterada en ambos tratamientos y por esto la C/N fue mayor bajo pastoreo (Figura 4.2c). Los cambios en los contenidos de C y N de los órganos subterráneos, de 0 a 30cm, estuvieron correlacionados significativamente a través de los distintos sitios estudiados ($r=0.77$, $p < 0.001$, $n=15$) (Figura 4.3). En este intervalo de profundidad, sólo un sitio ganó C y N en los órganos subterráneos (*Bo*) y dos sitios *Ñs* y *Bl* ganaron sólo C o N, mientras todos los otros sitios perdieron ambos elementos después de la exclusión del ganado. Una relación similar existió en el intervalo de 0-5 centímetros ($r=0.81$, $p < 0.001$, $n=15$) y cuando se consideraron las tasas de cambio anuales de C y N (en lugar de los cambios acumulados) para ambos intervalos de profundidad del suelo, 0-30 ($r=0.71$, $p < 0.001$, $n=15$) y 0-5 centímetros ($r=0.81$, $p < 0.01$, $n=15$).

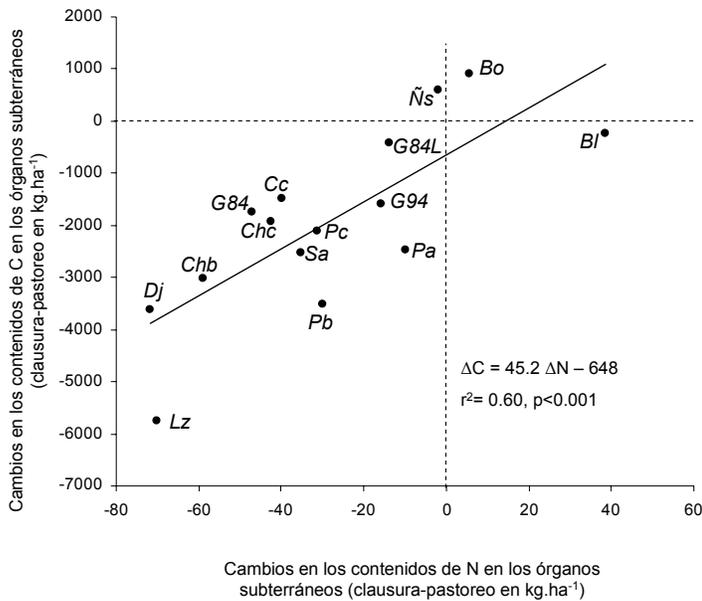


Figura 4.3. Relación entre los cambios ocurridos en los contenidos de C y N en la biomasa subterránea luego de la exclusión pastoreo, en los primeros 30 cm del suelo. Véase la Tabla 4.1 por una descripción de los sitios.

La cantidad de C (y N) en biomasa subterránea bajo pastoreo o clausura no estuvo asociada a lo largo de la región, y las diferencias entre ambos tratamientos fueron mayores, en sitios con mayores contenidos iniciales de C (bajo pastoreo) (Figura 4.4). Las mayores disminuciones en los contenidos de C en la biomasa subterránea ocurrieron en los sitio que inicialmente tenían mayores reservas y la mayoría de las clausuras alcanzaron un valor similar de C en biomasa subterránea cercano a los $\sim 1000 \text{ kg.ha}^{-1}$ (Figura 4.4). A su vez, en esta figura puede observarse que los tres sitios inundables (*Chc*, *Chb* y *Bl*) tuvieron mayores contenidos de C en raíces y que el valor final en las clausuras fue superior a los otros sitios. Este mismo patrón de los sitios inundables fue observado en *Bo*, un sitio muy compactado y que a veces sufre inundaciones y en *Ñs* una clausura muy reciente (de 3 años). Tanto la magnitud como la proporción de los cambios en los contenidos de C o N no estuvieron significativamente asociados con la edad de la clausura, las

propiedades del suelo medidas (pH, textura, densidad aparente, contenido de rocas y profundidad del suelo) o el clima (PMA y TMA). Los efectos del pastoreo sobre los contenidos de C, N o la relación C/N de los órganos subterráneos no difirieron ($p=0.66$, 0.74 y 0.19 , respectivamente, $n=15$) entre los distintos tipos de suelo (profundo, superficial e inundable). La masa total de C o N en los órganos subterráneos estuvo relacionada con la PMA ($r^2>0.40$, $p <0.01$, $n=15$), la TMA ($r^2>0.26$, $p <0.01$, $n=15$) y el % de arena ($r^2>0.17$, $p <0.05$, $n=15$), tanto en los sitios pastoreados como en los clausurados.

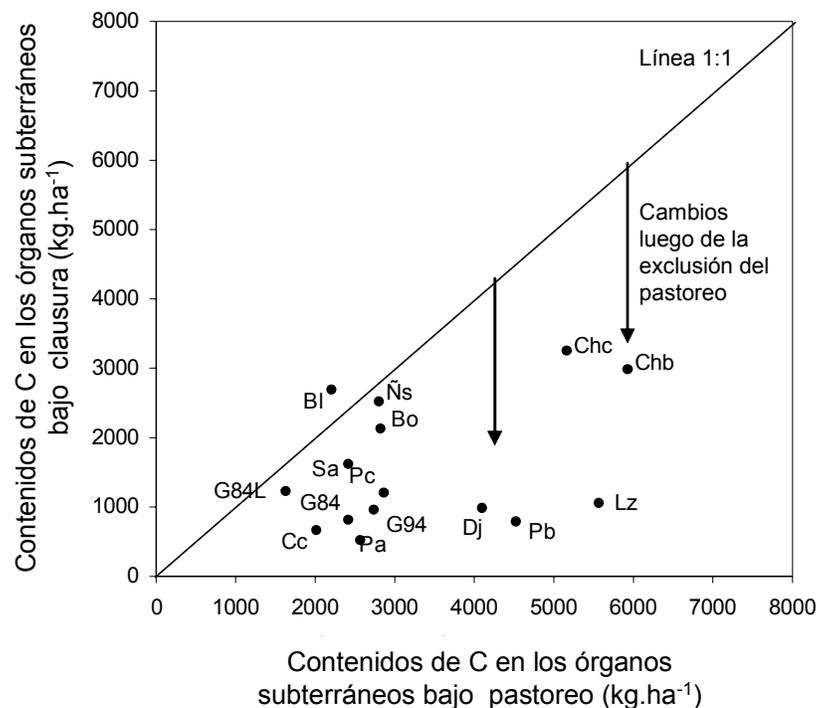


Figura 4.4. Relación entre los contenidos de C de la biomasa subterránea entre las situaciones pastoreadas y clausuradas. Los datos corresponden a los primeros 5 cm del perfil del suelo, en donde las diferencias entre ambos tratamientos fueron máximas. Véase la Tabla 4.1 por una descripción de los sitios.

4.3.2. Materia orgánica del suelo

Los efectos del pastoreo sobre el carbono orgánico del suelo (COS) y el nitrógeno orgánico del suelo (NOS) difirieron entre los distintos tipos de suelo y entre las fracciones de suelo analizadas. En los suelos bien drenados y profundos, los contenidos de C y N en la fracción POM 53 de la MOS no variaron entre las zonas clausuradas y pastoreadas, mientras que los contenidos de C y N en la fracción MAOM aumentaron significativamente en los sitios clausurados (Figura 4.5 y 4.6). En contraste, en los suelos inundables los contenidos de C y N en la MAOM fueron menores en las situaciones clausuradas, principalmente en los primeros 30 centímetros del perfil. En los suelos superficiales los contenidos de C y N en la POM

53 y en la MAOM fueron mayores en las situaciones pastoreadas, principalmente en los primeros 5 cm del suelo. Los contenidos de C en la fracción más gruesa de la MOS (la POM 500) disminuyeron luego de la exclusión pastoreo en todos los sitios, mientras que el contenido de N en esta fracción disminuyó poco o se mantuvo inalterado. Los cambios en los contenidos de COS para todo el perfil del suelo (pastoreo – clausura) fueron: 13726 Kg.ha^{-1} (12.2% y $1137 \text{ Kg.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$) para los suelos bien drenados y profundos, -7381 Kg.ha^{-1} (-16.6% y $-1305 \text{ Kg.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$) para los suelos superficiales y -9052 Kg.ha^{-1} (-9.8% y $-989 \text{ Kg.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$) para los suelos pobremente drenados e inundables (Figura 4.5)(las diferencias fueron significativamente distintas entre sitios $p < 0.001$). Los cambios en los contenidos de NOS para todo el perfil del suelo (pastoreo – clausura) fueron: 1295 Kg.ha^{-1} (12.8% y $98 \text{ Kg.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$) para los suelos bien drenados y profundos, -480 Kg.ha^{-1} (-13.9% y $-80 \text{ Kg.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$) para los suelos superficiales y -1094 Kg.ha^{-1} (-9.8% y $-124 \text{ Kg.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$) para los suelos pobremente drenados e inundables (Figura 4.6) (las diferencias fueron significativamente distintas entre sitios $p < 0.001$).

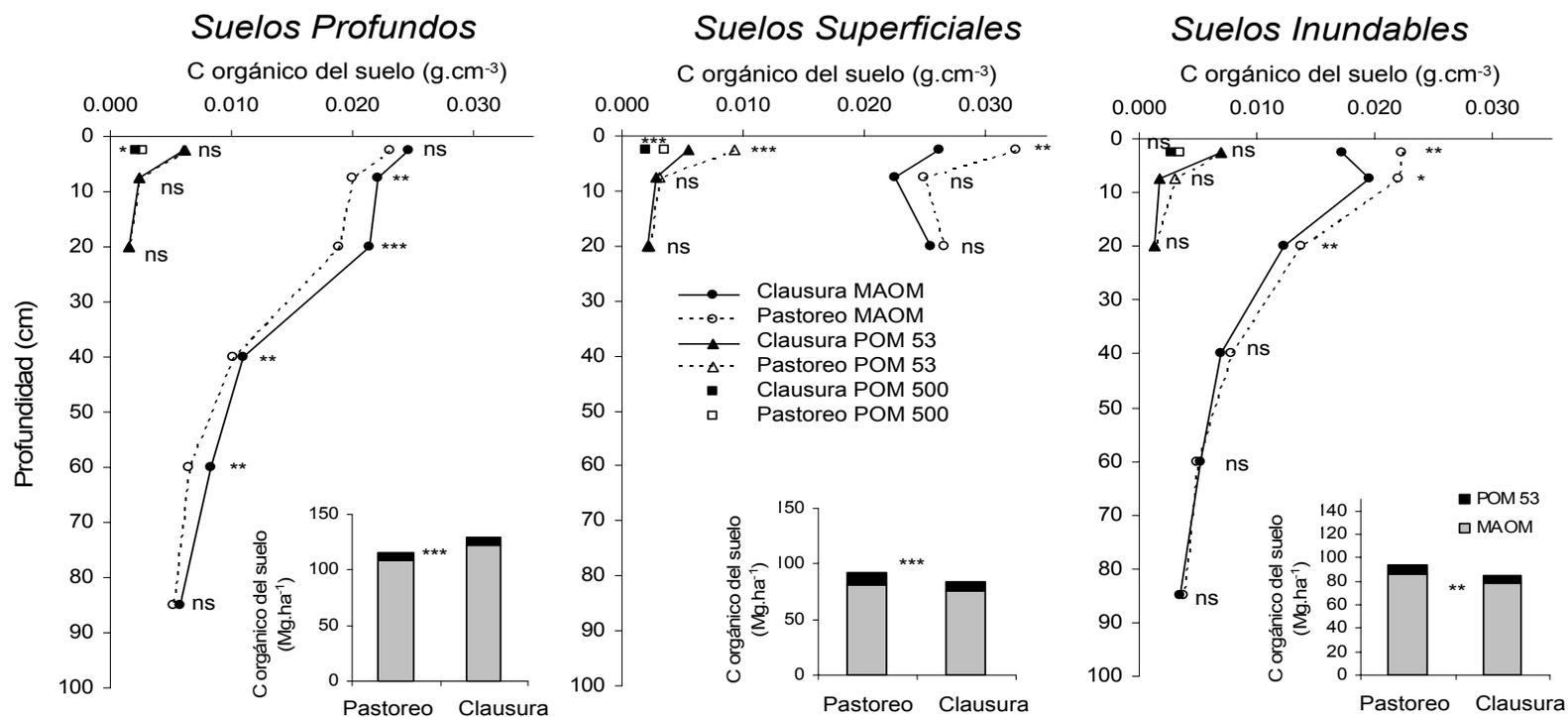


Figura 4.5. Variaciones en profundidad del contenido de C orgánico en diferentes fracciones de la materia orgánica del suelo bajo pastoreo y clausura, para distintos tipos de suelos (profundos $n=8$, superficiales $n=4$ e inundables $n=3$). Las mediciones corresponden a los siguientes intervalos 0-5, 5-10, 10-30, 30-50, 50-70 y 70-100 cm. MAOM es la materia orgánica asociada a los minerales, POM 53 es la materia orgánica particulada separada utilizando un tamiz de $53\ \mu\text{m}$ y POM 500 es la materia orgánica particulada separada utilizando un tamiz de $500\ \mu\text{m}$, ver materiales y métodos de este Capítulo por más detalles. Los gráficos pequeños muestran el contenido de C orgánico en el total del perfil de suelo analizado. El C en los sitios clausurados corresponde una masa de suelo equivalente a la registrada en los sitios pastoreados.

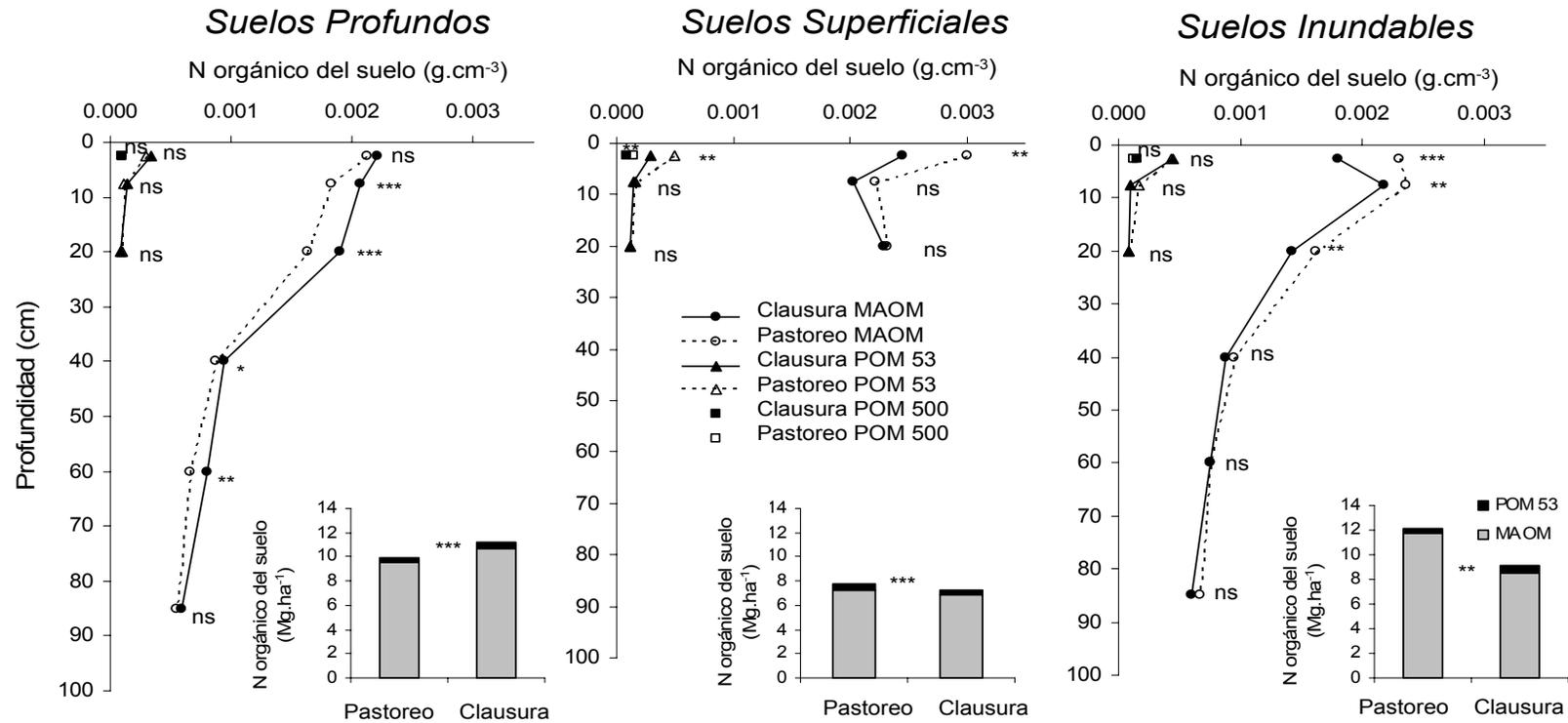


Figure 4.6. Variaciones en profundidad del contenido de N orgánico en diferentes fracciones de la materia orgánica del suelo bajo pastoreo y clausura, para distintos tipos de suelo (profundos $n=8$, superficiales $n=4$ e inundables $n=3$). Las mediciones corresponden a los siguientes intervalos 0-5, 5-10, 10-30, 30-50, 50-70 y 70-100 cm. MAOM es la materia orgánica asociada a los minerales, POM 53 es la materia orgánica particulada separada utilizando un tamiz de $53 \mu\text{m}$ y POM 500 es la materia orgánica particulada separada utilizando un tamiz de $500 \mu\text{m}$, ver materiales y métodos de este Capítulo por más detalles. Los gráficos pequeños muestran los contenidos de N orgánico en el total del perfil de suelo analizado. El N en los sitios clausurados corresponde a una masa de suelo equivalente a la registrada en los sitios pastoreados.

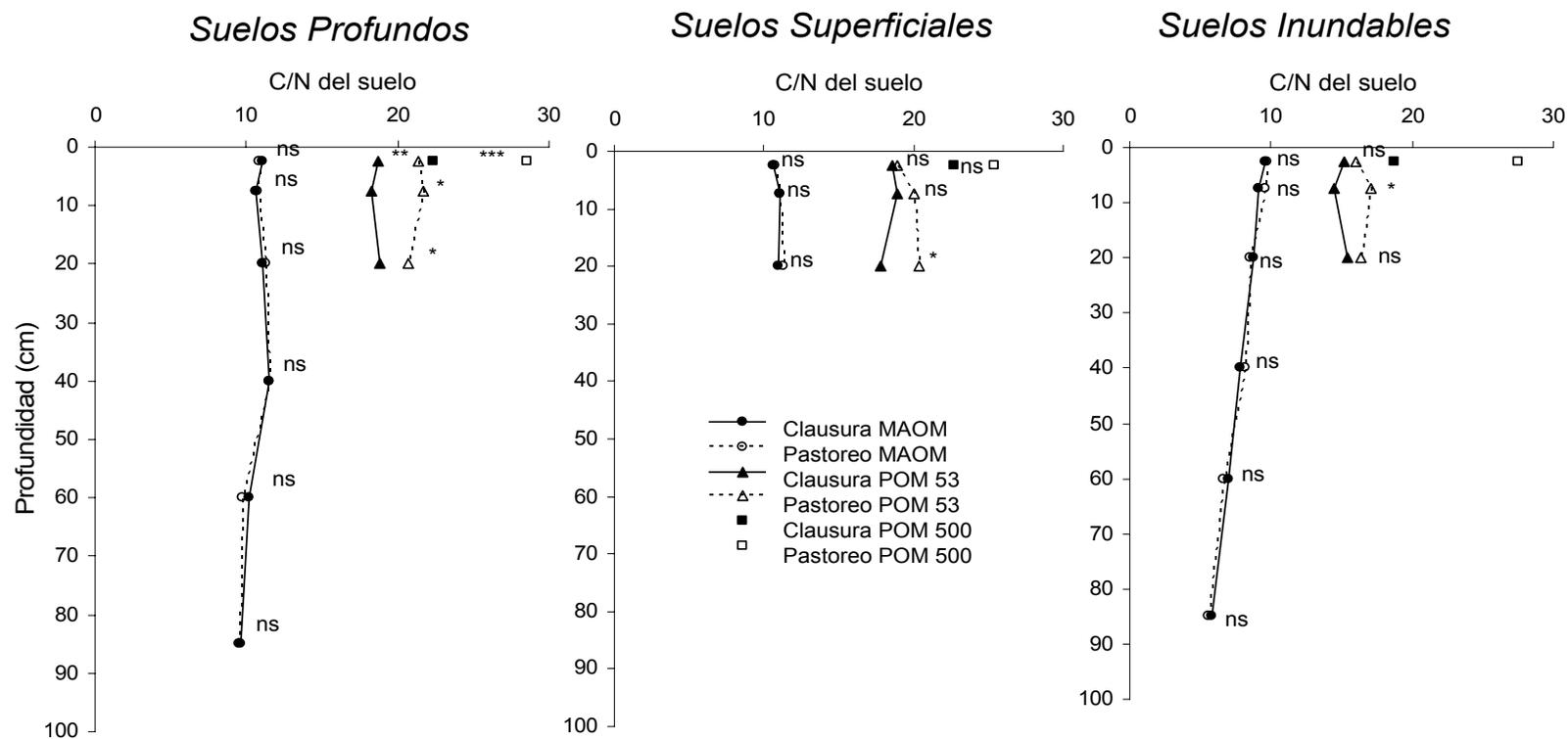


Figure 4.7. Variaciones en profundidad de la C/N en diferentes fracciones de la materia orgánica del suelo bajo pastoreo y clausura, para distintos tipos de suelo (profundos n=8, superficiales n=4 e inundables n=3). Las mediciones corresponden los siguientes intervalos 0-5, 5-10, 10-30, 30-50, 50-70 y 70-100 cm. MAOM es la materia orgánica asociada a los minerales, POM 53 es la materia orgánica particulada separada utilizando un tamiz de 53 μm y POM 500 es la materia orgánica particulada separada utilizando un tamiz de 500 μm , ver materiales y métodos de este Capítulo por más detalles.

A pesar de que los efectos de la exclusión del pastoreo sobre la MOS variaron entre los distintos tipos de suelos (profundos, superficiales e inundables), los cambios en la C/N de las distintas fracciones fueron similares para todos los tipos de suelos. La relación C/N de la MAOM permaneció inalterada en todos los suelos, mientras que la C/N de la POM 53 y POM 500 siempre disminuyó en las zonas no pastoreadas (Figura 4.7), independientemente de los balances positivos o negativos en los contenidos de COS o NOS. La fracción POM 500 disminuyó más que la POM 53, probablemente sustentada por los cambios en la C/N de la biomasa subterránea (Figura 4.2c). Como era esperable, en todos los suelos los valores de C/N fueron mayores en la fracción POM 500, intermedios en la POM 53 y menores en el MAOM, debido a la respiración del C durante la descomposición. Las diferencias en los contenidos de COS y NOS entre los tratamientos pastoreados y clausurados, estuvieron fuertemente asociadas a lo largo de todo el gradiente, a pesar de las diferencias en la profundidad del suelo y el régimen de inundación ($r^2=0.90$, $p < 0.001$, $n=15$) (Figura 4.8). La ordenada de origen de la regresión no fue significativamente diferente de 0 ($p < 0.26$) y la pendiente de la regresión sugiere que por cada g de N ganado/perdido se ganaron/perdieron 10.5 g de C. Se encontraron asociaciones similares en todas las fracciones del suelo (POM 500, $r^2=0.71$, $p < 0.001$, $n=15$; POM 53, $r^2=0.84$, $p < 0.001$, $n=15$; MAOM, $r^2=0.89$, $p < 0.001$, $n=15$), sugiriendo una estrecha relación entre los cambios ocurridos en el COS y en el NOS.

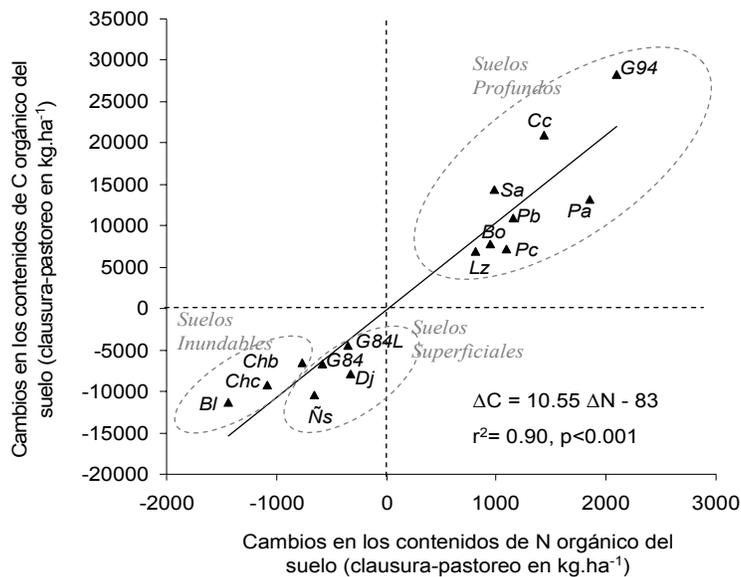


Figura 4.8. Relación entre los cambios ocurridos en los contenidos de C y N orgánico del suelo luego de la exclusión del pastoreo. Se encontró una asociación similar para las distintas fracciones de la materia orgánica del suelo (ver texto). Los círculos agrupan sitios con un mismo tipo de suelo.

A nivel regional y en los primeros 5 cm del suelo, los contenidos de materia orgánica bajo clausura o pastoreo estuvieron asociados (Figura 4.9), excepto para la fracción POM53. A su vez, los cambios ocurridos en la MOS en profundidad estuvieron asociados a la textura del suelo, pero solamente al

considerar los suelos profundos y bien drenados (Figura 4.10). En los primeros 5 cm del suelo, la mayoría de los sitios tuvieron menores contenidos de COS y NOS en las clausuras, reflejando los cambios ocurridos en la biomasa subterránea. En los suelos profundos cerca de la mitad de los sitios mostraron contenidos de COS más altos en las parcelas no pastoreadas, particularmente en la MAOM (ver cambios en los contenidos de C de la MAOM en *Sa*, *Pa*, *Cc*, *G94* y *Bo* en la Figura 4.9). Para el contenido de N los resultados fueron similares (datos no presentados). Los cambios ocurridos en los contenidos de COS o NOS no tuvieron ninguna asociación con la edad de la clausura, los cambios en los contenidos de biomasa subterránea, el clima (la PMA y la TMA) u otras propiedades del suelo (el pH, densidad aparente o contenidos de rocas). Sin embargo, al considerar sólo los suelos profundos y bien drenados, los cambios en los contenidos de C y N en la MAOM ocurridos luego de la exclusión del pastoreo estuvieron significativamente asociados con la textura del suelo (Figura 4.10). Por otra parte, los cambios ocurridos en la POM 53 no estuvieron asociados con esta propiedad del suelo. Estas relaciones podrían deberse al importante papel que tienen las arcillas y limos en la estabilización de la materia orgánica más recalcitrante. En estos suelos, la acumulación de C parece estar controlada además de por el contenido de arcillas y limos, por la disponibilidad de N ya que los suelos que más aumentaron sus contenidos de C en los sitios clausurados también presentaron los mayores incrementos en la relación C/N de sus ganancias de C.

Los contenidos totales de COS estuvieron fuertemente asociados a los contenidos de NOS en la región, tanto en los sitios pastoreados como los no pastoreados ($r^2=0.73$, $p < 0.001$, los $n=15$ y $r^2=0.86$, $p < 0.001$, el $n=15$, respectivamente). A su vez, no estuvieron relacionados con otras variables medidas en los sitios como el pH del suelo, la densidad aparente, los contenidos de roca, la textura, la TMA o la PMA. Sin embargo, al considerar sólo los suelos profundos y bien drenados ($n=8$), los contenidos de COS, bajo pastoreo o clausura, estuvieron fuertemente asociados con la densidad aparente del suelo ($r^2>0.78$, $p < 0.001$) y en una menor proporción a la PMA ($r^2>0.22$, $p < 0.01$) y al % de arena ($r^2>0.19$, $p < 0.05$), sugiriendo que los controles de la MOS difieren entre los distintos tipos de suelo. Estos análisis no fueron realizados para los otros tipos de suelo debido a la falta de replicas suficientes ($n=4$ y $n=3$).

4.3.3. Densidad aparente del suelo

La densidad aparente fue menor en los sitios clausurados que en los pastoreados, tanto en los suelos profundos como en los superficiales, pero no en los suelos inundables (Figura 4.11). La compactación del suelo bajo pastoreo fue mayor en las capas superficiales y disminuyó en profundidad. Los cambios regionales en la densidad aparente ocasionados por la exclusión del pastoreo estuvieron significativamente asociados con la textura del suelo (Figura 4.12), luego de excluir los dos sitios con contacto lítico a menos de 10 centímetros (G84 y G84L). Las disminuciones en la densidad aparente ocurridas en estos dos sitios fueron mucho mayores ($\sim -0.20 \text{ g.cm}^{-3}$) que las esperadas en función de sus contenidos de arena ($\sim 26\%$). Diez de los quince sitios estudiados sufrieron una expansión del suelo luego de la exclusión del ganado, de hasta 4.9 centímetros en altura en los suelos más arenosos.

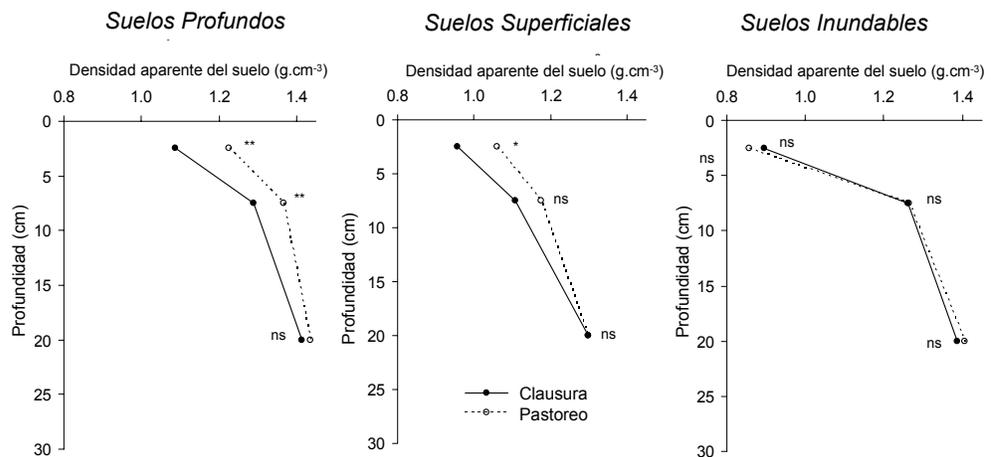


Figura 4.11. Variaciones en profundidad de la densidad aparente del suelo bajo pastoreo y clausura en distintos tipos de suelos (profundos $n=8$, superficiales $n=4$ e inundables $n=3$). Las mediciones fueron tomadas en los siguientes intervalos 0-5, 5-10, 10-30 cm de profundidad.

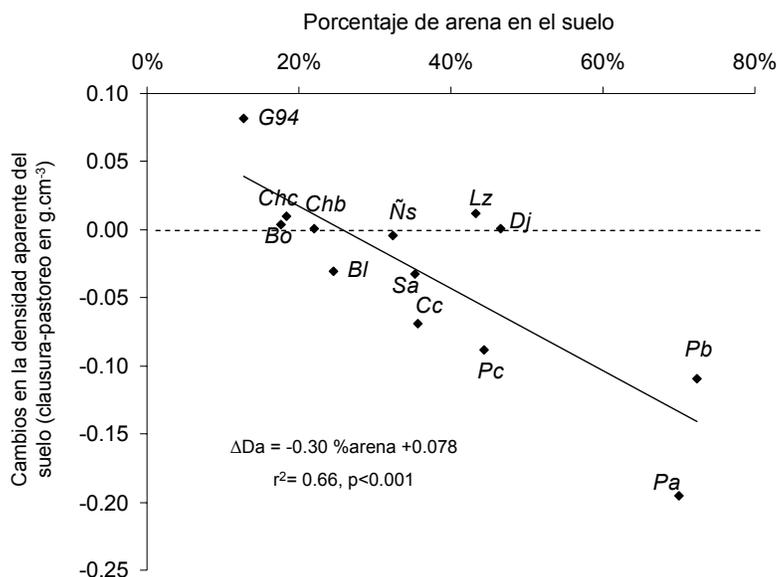


Figura 4.12. Relación entre las diferencias en la densidad aparente entre clausura y pastoreo y el porcentaje de arena del suelo. Los datos son promedio para los primeros 30 cm del suelo. Los dos sitios con contacto lítico a menos de 10 cm no fueron incluidos (G84 y G84L). Véase la Tabla 4.1 por una descripción de los sitios.

4.4. Discusión

La exclusión del pastoreo disminuyó la biomasa subterránea en los PRP. La mayor cantidad de biomasa subterránea observada en las situaciones de pastoreo puede deberse a varias razones no excluyentes: a) una menor disponibilidad de N bajo pastoreo que aumentaría la exploración radical (Johnson y Matchett 2001), b) un mayor estrés hídrico en superficie, que aumentaría la competencia por agua y la partición de biomasa a raíces (Milchunas y Lauenroth 1989) y c) un aumento en la cobertura basal de la vegetación, ocasionada por una mayor cantidad de individuos por unidad de área, pero de menor tamaño (Smoliak et al. 1972, Milchunas y Lauenroth 1989, Frank et al. 1995). Altesor et al. (2006) encontraron que la cobertura vegetal, en especial la de especies prostradas rizomatosas, fue significativamente mayor en las áreas pastoreadas en algunos de los sitios estudiados en esta tesis.

Aunque no presentamos datos de biomasa aérea en la tesis, los valores informados de C y N en la biomasa subterránea y en el suelo son representativos de los contenidos totales del ecosistema, ya que una porción muy pequeña de las reservas de C y N se encuentran en la biomasa aérea en los ecosistemas de pastizal. A su vez, la cantidad de C y N en la biomasa aérea es variable estacionalmente (Altesor et al. 2005, Semmartin et al. 2006) y muy dependiente de la presión de pastoreo (Sala et al. 1981, Bertol et al. 1998). Mediciones realizadas en el Parque Nacional El Palmar (ver Tabla 4.1), mostraron que el 1.7% del C total del ecosistema se encontraba en la biomasa

aérea (vegetación verde y muerta en pie) y un 0.9% como broza. El N mostró proporciones aún más bajas (0.5% y 0.2%, respectivamente).

Los resultados obtenidos sugieren que en estos pastizales los balances de C y N están estrechamente ligados. Regionalmente, los contenidos de C y N y sus variaciones después de la exclusión del pastoreo estuvieron altamente correlacionados entre sí, tanto en la MOS como en la biomasa subterránea (Figura 4.3 y 4.8). Estos resultados concuerdan con las simulaciones realizadas en el Capítulo 3 y sugieren que las ganancias o pérdidas de C subterráneo están asociadas a la disponibilidad de N. A su vez, mediciones realizadas por mí en una parcela cercana a la clausura de la Estación Experimental del SUL, en donde una leguminosa exótica (*Lotus pedunculatus*) había sido sembrada y luego pastoreada por más de 18 años, muestran que los contenidos de MOS pueden aumentar, aún bajo pastoreo, si existen altas entradas de N al ecosistema. En la parcela con *L. pedunculatus* los contenidos de COS en los primeros 30 cm del suelo fueron 49% y 39% más altos que en los tratamientos de pastoreo y clausura, respectivamente. A su vez, en esta parcela, los contenidos de $\delta^{15}\text{N}$ en la fracción POM 53 fueron 35% y 36% más bajos que en los sitios pastoreados y clausurados, mientras que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en la MAOM fueron 47% y 50% más bajos, respectivamente. Estos datos sugieren altas entradas de N por fijación biológica en las parcelas con leguminosas (Shearer 1986). Estas evidencias apoyan la idea de que el N controla el ciclo del C en los pastizales húmedos (Burke et al. 1998, Johnson y Matchett 2001) y que acumulaciones grandes de MOS pueden ocurrir en períodos relativamente cortos de tiempo, sustentadas por las adiciones de N, incluso en las fracciones más recalcitrantes de la MOS.

Los resultados apoyan la hipótesis de que la exclusión del pastoreo disminuye las pérdidas de N en estos pastizales (la hipótesis de pérdida de N) y puede aumentar las reservas de COS y NOS. Diversos trabajos informan de las elevadas pérdidas de N provocadas por disturbios como el pastoreo o fuego (Johnson y Matchett 2001, Dell et al. 2005). Los resultados de este Capítulo sugieren además que la suspensión de las pérdidas de N ocasionadas por los herbívoros (mediante la exclusión del ganado de una parcela), sólo impactarán en las reservas de MOS en aquellos sitios con suelos capaces de convertir la mayor disponibilidad de N en MOS. La adsorción de la materia orgánica a las arcillas y limos es un importante mecanismo para retener MOS (Hassink 1997, Jobbagy y Jackson 2000). Es así que los suelos profundos y bien drenados con altos contenidos de arcilla y limo aumentaron sus contenidos de COS después de la exclusión del pastoreo en la fracción MAOM pero no en la POM 53 (Figura 4.10). Recientemente, Fierer et al. (2005) mostraron que entre un 20 y un 50% de la respiración del suelo en las estaciones secas puede provenir de las capas profundas y que el CO_2 respirado procede de la mineralización del C orgánico joven trasladado en profundidad como C orgánico disuelto durante la estación húmeda. Estas evidencias sugieren que, en los pastizales húmedos, grandes cantidades de materia orgánica disuelta pueden alcanzar las capas profundas de suelo y ser respiradas allí o retenidas por la arcilla y el limo. A su vez, en los suelos poco profundos que no pueden retener MOS en profundidad, no se registraron aumentos en la MOS luego de la exclusión del pastoreo. Por el contrario, en estos suelos, otros procesos como la retención de N por las raíces prevalecieron en el balance global de la MOS, disminuyendo los contenidos de COS y NOS luego de la exclusión del pastoreo, como se discute más adelante.

Los mayores contenidos de C y N en la biomasa subterránea registrados en las situaciones pastoreadas posiblemente favorecieron la acumulación de MOS en la superficie del suelo (la hipótesis de retención de N por las raíces). Los sitios con los mayores contenidos iniciales de biomasa subterránea y de MOS, fueron los que sufrieron las mayores disminuciones en todas las fracciones de la MOS después de la exclusión del pastoreo (Figura 4.9), sugiriendo que bajo pastoreo las raíces mantuvieron altos los contenidos de MOS en la superficie del suelo (Smoliak et al. 1972, Frank et al. 1995, Frank et al. 2000). Sin embargo, a pesar de que los contenidos de biomasa subterránea disminuyeron luego de la exclusión del pastoreo en la mayoría de los sitios estudiados, sus impactos en las reservas de MOS fueron importantes en los suelos superficiales y los inundables, mientras que su impacto fue limitado en los suelos profundos bien drenados. Estos patrones son posiblemente el resultado de dos mecanismos que operan simultáneamente: la hipótesis de pérdida de N y la hipótesis de retención de N por las raíces. A su vez, soportan la idea de que los aumentos en los contenidos de MOS están gobernados por los mayores aportes de N al suelo de las raíces (más que por los aportes de C) (Johnson y Matchett 2001). En la Figura 4.13, se presenta un modelo conceptual de los efectos del pastoreo sobre la MOS, abarcando los distintos tipos de suelo estudiados y representando ambas hipótesis planteadas. En los primeros 5 centímetros de los suelos profundos y bien drenados, la mayor disponibilidad de N en los sitios clausurados fue contrarrestada por las pérdidas de biomasa subterránea sufridas bajo este tratamiento, manteniendo a la MOS inalterada. A su vez, en los horizontes más profundos, en donde la biomasa de raíces no varió, la retención de MOS por las arcillas y limos en la fracción MAOM prevaleció y entonces las clausuras presentaron mayores contenidos de MOS (Figura 4.13). En suelos superficiales la retención por las arcillas está limitada por la profundidad del suelo y entonces la pérdida de biomasa subterránea disminuyó los contenidos de MOS en los sitios clausurados, mientras que en los sitios pastoreados el N fue retenido eficazmente dentro de la zona radical (Figura 4.13). En estos suelos se esperan altas pérdidas de N orgánico disuelto por lixiviación luego de la exclusión del pastoreo (Jackson et al. 2006). Como plantea Dell et al. (2005) “la conservación de N en los tejidos de las plantas y durante su circulación dentro de la zona radical hace pensar en mecanismos por los cuales el pastizal puede ser un ecosistema muy productivo a pesar de la limitada disponibilidad de N”.

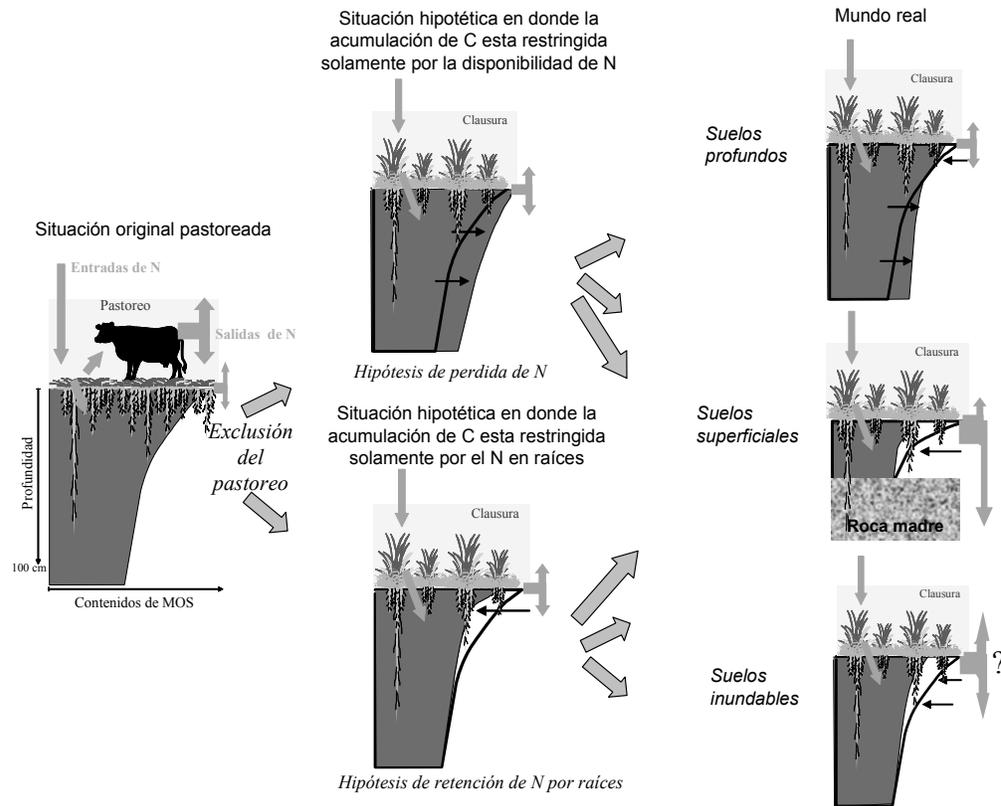


Figure 4.13. Modelo conceptual de los efectos del pastoreo sobre la materia orgánica del suelo en distintos tipos de suelos.

Las parcelas no pastoreadas de los suelos inundables no aumentaron los contenidos de MOS como se esperaba, probablemente porque no pudieron capitalizar la mayor disponibilidad de N en la MOS y entonces la menor retención de N por las raíces en áreas clausuradas prevaleció al igual que en los suelos superficiales (Figura 4.13). El régimen de inundación de estos sitios probablemente interactuó con el pastoreo alterando sus efectos finales (Chaneton y Lavado 1996). La inundación puede haber reducido la disponibilidad de N en los sitios clausurados mediante varios mecanismos que se describen a continuación. Los eventos frecuentes de inundación, en conjunto con el escaso drenaje de estos suelos, podría promover una redistribución lateral del N entre las pequeñas clausuras y la matriz pastoreada circundante. Lavado et al. (1995) encontraron mayores contenidos de N inorgánico (NH_4 y NO_3) en áreas no pastoreadas que podrían ser lavados o redistribuidos espacialmente por la inundación. A su vez, Lavado y Taboada (1985) y Chaneton y Lavado (1996), encontraron en uno de los sitios analizados en esta tesis (*Las Chilcas*), menores niveles de salinidad en los sitios clausurados que en los pastoreados y lo atribuyeron a un mayor lavado de sales de las clausuras durante los eventos de inundación. Los aumentos en los contenidos de agua del suelo en las situaciones clausuradas podrían aumentar la desnitrificación (Lavado et al. 1995, Lovell y Jarvis 1996). Además, su pobre drenaje puede disminuir la cantidad de N que es lixiviado desde los parches de orina y heces. Los cambios en la composición de especies también podrían inducir los cambios observados en la

MOS. El aumento de la proporción de hierbas invernales bajo las situaciones pastoreadas, con altas relaciones C/lignina y bajas concentraciones de N, pudo aumentar la retención de N en la MOS, particularmente en la fracción más recalcitrante (Chaneton y Lavado 1996, Semmartin et al. 2006). Al parecer, el régimen de inundación y el pastoreo interactúan alterando los efectos individuales de cada disturbo sobre los contenidos de MOS. Sin embargo, los mecanismos por los cuales la inundación modifica las consecuencias del pastoreo sobre la MOS aún son inciertos.

En la mayoría de los suelos disminuyó la relación C/N en la POM 53 y 500 luego de la exclusión del ganado, independientemente de si ganaron o perdieron COS o NOS luego del pastoreo. Esta tendencia común podría deberse a un cambio en la composición de especies luego de la exclusión del pastoreo y/o a una mayor limitación de N en condiciones pastoreadas. En la mayoría de los sitios la proporción de arbustos y gramíneas C_3 fue mayor en las zonas clausuradas que en las pastoreadas (Altesor et al., en preparación) y la relación C/N de los órganos subterráneos fue menor en la clausuras (Figura 4.2c). Estos cambios probablemente determinaron las tendencias observadas en la C/N de la MOS. Sin embargo, la mayor disponibilidad de N en los sitios clausurados también podría estar promoviendo (por lo menos en parte) las reducciones en la relación C/N de la MOS en estas zonas. Además, es aún incierto si los cambios en la composición de especies ocurren como resultado de la selección de los herbívoros o debidos a cambios en la disponibilidad de recursos (luz o N).

La magnitud de los cambios en la densidad aparente ocurridos entre ambos regímenes de pastoreo estuvo significativamente asociada a la textura del suelo (Figura 4.12). Esta relación permite explicar los resultados contradictorios obtenidos por otros autores en suelos de texturas finas (Taboada y Lavado 1988) y en suelos de texturas gruesas (Reeder et al. 2004). Los suelos de texturas finas podrían estar contrarrestando la compactación por pisoteo, mediante los procesos de expansión de las arcillas del grupo de las montmorillonitas (usualmente presentes en los suelos de los PRP). Los aumentos en la densidad aparente del suelo pueden aumentar falsamente las estimaciones de COS y NOS realizadas a partir de muestreos a profundidad fija en los sitios pastoreados (Henderson et al. 2004). La Figura 4.14 muestra estimaciones de los contenidos de COS en el sitio *Pa* calculados a una profundidad fija (sin corregir por la compactación ocurrida en los tratamientos pastoreados) y los contenidos de COS estimados para una masa equivalente de suelo (como fue presentado en este Capítulo)(Henderson et al. 2004). Los efectos del pastoreo cambian entre los dos métodos de estimación y ponen en duda muchos de los resultados informados en otros trabajos que no realizan esta corrección. Por ejemplo, Schuman et al. (1999) muestran que los contenidos de NOS en los primeros 30 centímetros del suelo bajo pastoreo intenso son significativamente más altos ($4807 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) que los medidos en un sitio adyacente clausurado ($4297 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$). Sin embargo, si a partir de los datos de densidad aparente presentados por los autores corregimos los contenidos de N en el sitio clausurado llevándolos a una misma masa de suelo que la presente en el sitio pastoreado, la clausura realmente tiene $4582 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ de N y las diferencias no son significativas entre ambos tratamientos a $p=0.05$ ($\text{LSD}=301$).

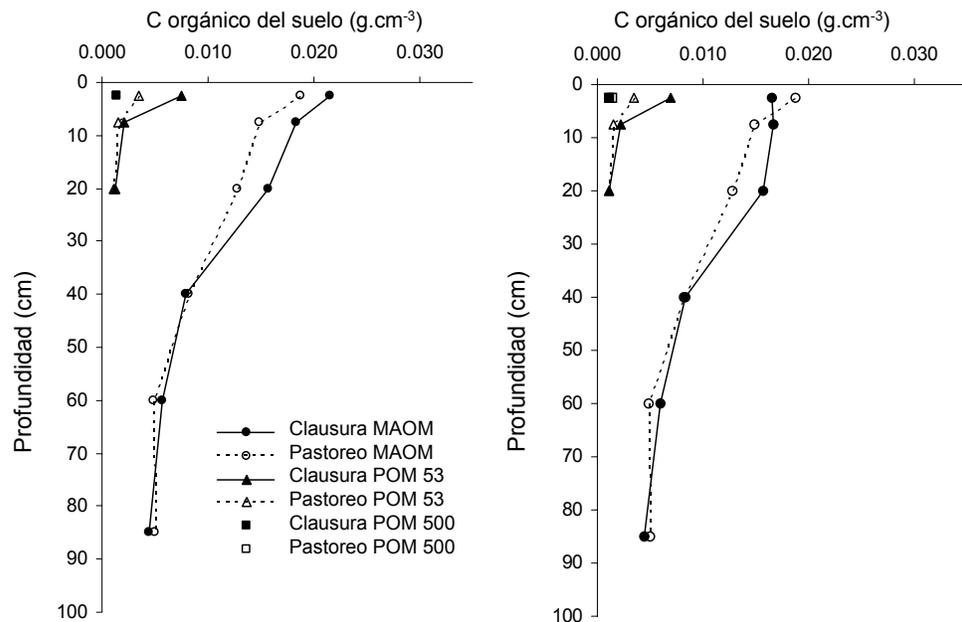


Figura 4.14. Variaciones en profundidad de los contenidos de C orgánico del suelo bajo pastoreo y clausura, medidos en el sitio *Pa* del Parque Nacional el Palmar. El panel de la izquierda muestra los contenidos de C corregidos a una masa equivalente y el panel de la derecha muestra los contenidos de C a intervalos de profundidad constantes.

4.5. Conclusiones

Los resultados presentados en este Capítulo muestran que en los PRP, las consecuencias del pastoreo sobre los contenidos y la calidad de MOS dependen principalmente del tipo de suelo y la vegetación, probablemente debido a que las variaciones climáticas entre los sitios estudiados son pequeñas. Los cambios en los contenidos de MOS entre los tratamientos pastoreados y no pastoreados resultaron del balance entre los cambios en la partición de N (la hipótesis de retención de N por las raíces) y la capacidad del suelo de acumular la mayor disponibilidad de N ocasionada por la suspensión de las pérdidas de N desde los parches de orina y heces (la hipótesis de pérdidas de N).

La exclusión del pastoreo en los PRP promovió:

1. una disminución en los contenidos de biomasa subterránea en todos los tipos de suelos.
2. un aumento de los contenidos de MOS en los suelos profundos y bien drenados, probablemente debido a una eficiente captura de la mayor disponibilidad de N, que contrarrestó las pérdidas de N ocasionadas por la disminución en la biomasa de raíces.
3. una disminución en los contenidos de MOS en los suelos superficiales, probablemente debido a que no pudieron capitalizar en los horizontes profundos la mayor disponibilidad de N y entonces las reducciones en la biomasa subterránea ocasionaron pérdidas de MOS.

4. una disminución de los contenidos de MOS en los suelos inundables, pero los mecanismos por los cuales esto ocurrió no están claros. Probablemente el régimen de inundación interactuó con el pastoreo, obstaculizando la formación de MOS a partir de la mayor disponibilidad de N en las áreas clausuradas.
5. una disminución en la densidad aparente del suelo en los sitios con altos contenidos de arena.
6. una disminución en la relación C/N de la biomasa subterránea (probablemente producido por los cambios en la composición de especies), lo cual a su vez aumentó la C/N de las fracciones POM, pero no la C/N de la fracción MAOM.

CAPÍTULO 5. Los ciclos del C y N en los pastizales del Río de la Plata: síntesis y conclusiones generales.

A lo largo de esta tesis se han analizado los ciclos del C y N en los pastizales del Río de la Plata. En el primer capítulo se comentó la importancia de analizar estos ciclos en los ecosistemas de la región y como las actividades humanas influyen sobre su dinámica. En el Capítulo 2 se estudiaron los controles de la PPNA a escala regional. En el Capítulo 3 se analizaron, mediante un modelo de simulación, los mecanismos por los cuales el pastoreo altera las entradas de C (PPNA) y las reservas de C y N en el ecosistema, a distintas escalas temporales. En el Capítulo 4 se evaluaron los efectos del pastoreo sobre las reservas de C y N en los órganos subterráneos y en la MOS, por medio de comparaciones entre sitios pastoreados y clausurados.

En este capítulo se presenta una síntesis de los principales hallazgos de la tesis, comenzando por los controles de la PPNA a escala regional. Luego se sintetizan los principales efectos del pastoreo sobre las ganancias de C y sobre las reservas de materia orgánica del suelo (MOS). Sus efectos se analizan a diferentes escalas de tiempo y considerando otros factores además del pastoreo. Finalmente se discuten los resultados sobre la influencia del uso de la tierra sobre el ciclo del N a escala regional. En cada sección se comentan las potenciales aplicaciones de los resultados, así como futuras líneas de investigación o trabajos actualmente en marcha.

5.1. Estimación de la PPNA

La productividad primaria neta (PPN) es la variable que define las entradas de C al ecosistema y por lo tanto es un determinante central del almacenamiento de C. En general la PPN aérea (PPNA) es utilizada como un descriptor de las ganancias de carbono de los ecosistemas debido a la dificultad que presentan las mediciones de la PPN subterránea (PPNS). Sin embargo, poco se sabe sobre la variabilidad espacial de la PPNA. Esto se debe a que dado lo laborioso que resulta su estimación mediante cortes la cantidad de estimaciones a realizar y por lo tanto la cobertura espacial de esta es baja. Por otra parte no se cuenta con buenos protocolos de extrapolación de las mediciones puntuales. En esta tesis desarrollamos una metodología para estimar las variaciones estacionales de la PPNA utilizando sensores remotos, que es barata y rápida de implementar en áreas extensas. Los resultados apoyaron la Hipótesis 2.2, que planteaba la posibilidad de estimar las variaciones estacionales de la PPNA mediante sensores remotos. La metodología desarrollada permite analizar las variaciones espaciales de la PPNA a escala regional, pero también a escala de paisaje utilizando los nuevos satélites de alta resolución espacial y temporal como MODIS.

Los resultados presentados en el Capítulo 2 muestran que es posible estimar las variaciones mensuales de la PPNA directamente a partir del índice verde normalizado (IVN), únicamente cuando el IVN, la radiación fotosintéticamente activa (RFA) y la eficiencia de conversión de la energía en biomasa (ϵ_a) se encuentran correlacionadas en el tiempo. Por ello en muchos casos en donde esto no sucede, es necesario considerar las variaciones en la radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación verde (RFAA_v) y ϵ_a para realizar estimaciones precisas de las variaciones estacionales de la PPNA. Considerar a las variaciones estacionales del IVN como equivalentes a las de la PPNA puede ser incorrecto para muchos pastizales de la región.

Resultados similares fueron hallados por otros autores (Bartlett et al. 1989, Nouvellon et al. 2000). Los análisis realizados en esta tesis muestran entonces, que en los PRP la PPNA esta significativamente asociada a la $RFAA_v$ (Hipótesis 2.1) y que es posible estimar las variaciones de ϵ_a a partir de variables climáticas (Hipótesis 2.3).

Los análisis presentados en el Capítulo 2, sugieren que es necesario construir modelos detallados del balance de agua y nutrientes en el suelo para estimar con precisión las variaciones de ϵ_a . El tipo de suelo es una variable cuya inclusión sería importante ya que afecta las reservas de agua y la provisión de nutrientes, factores, que junto con la temperatura y el tipo de vegetación, determinan la eficiencia en el uso de la radiación (Potter et al. 1993, Ruimy et al. 1994, Myneni et al. 2002). Por ejemplo, es posible que en sitios con suelos someros la precipitación efectiva y no la precipitación total explique las variaciones de ϵ_a . Introducir al tipo de vegetación en los modelos que estiman ϵ_a es también importante cuando se trabaja a escalas espaciales detalladas. Por ejemplo, (Grigera et al. 2004) muestran que el tipo de recurso forrajero determina variaciones importantes en la ϵ_a en el sudoeste de la provincia de Buenos Aires. A su vez, estimar ϵ_a en base a variables de la vegetación, del suelo y del clima permite utilizar los modelos de PPNA con estimaciones de la fracción de la radiación fotosintéticamente activa que es absorbida por la vegetación verde ($fRFAA_v$), derivadas de valores de IVN provistos por cualquier sensor. Esto es importante ya que la vida útil de los sensores a bordo de satélites es relativamente corta.

El desarrollo de algoritmos para la estimación de la PPNA a partir de imágenes satelitales a escala local y regional es un importante producto de esta tesis. La disponibilidad creciente de información espectral generada a partir de sensores remotos a bordo de satélites, aviones u otras plataformas, hace de esta un importante insumo para el análisis y monitoreo de los recursos naturales. La interpretación en términos biofísicos de los valores espectrales, es un paso clave para utilizar esta herramienta en sistemas productivos. La calibración de la relación entre índices espectrales y PPNA en la región, permitirá la realización de análisis espaciales y temporales de la productividad de la vegetación, así como generar una herramienta de evaluación periódica de los recursos naturales. Basado en las metodologías propuestas en el Capítulo 2, el Laboratorio de Análisis regional y teledetección (LART) de la Facultad de Agronomía de la UBA (www.agro.uba.ar/lart), del cual formo parte, realiza actualmente el seguimiento forrajero de más de 200.000 ha en la provincia de Buenos Aires. A partir de imágenes del satélite MODIS y de ecuaciones calibradas para distintas zonas por Grigera et al., 2004, se realizan estimaciones mensuales de la PPNA por potrero (Figura 5.1).

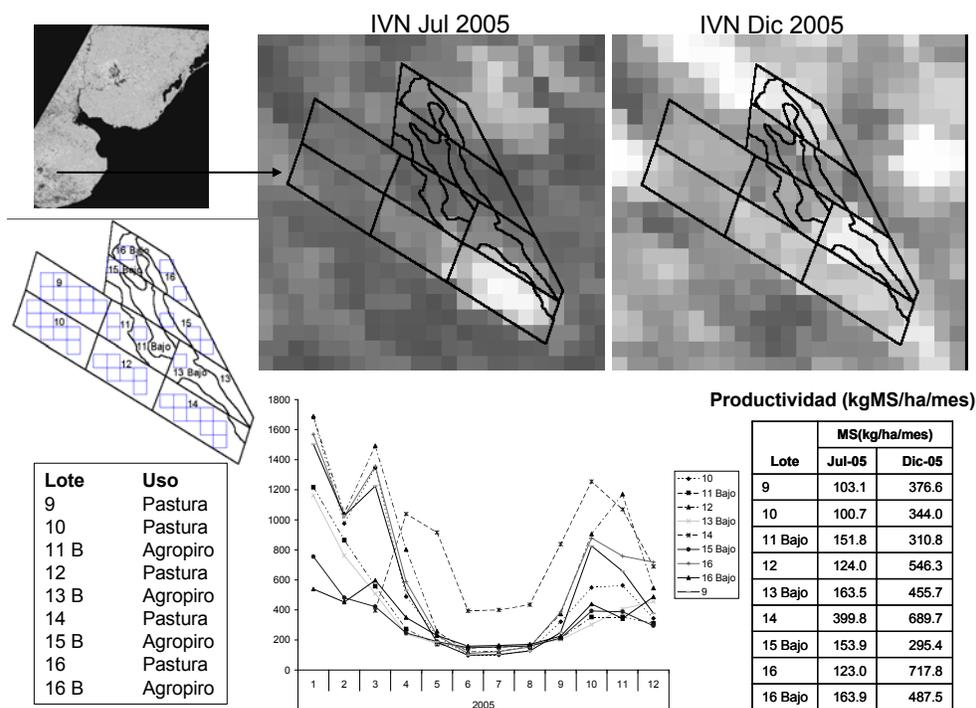


Figura 5.1. Imágenes de IVN tomadas por el satélite MODIS en el Establecimiento San Juan, en dos fechas contrastantes. Se muestra además un mapa del campo con los píxeles MODIS utilizados para el análisis en cada portero. En las tablas se muestra el uso por potrero y la PPNA estimada en cada fecha. En el gráfico se muestra la variación de la PPNA por potrero durante el año 2005, estimadas a partir del IVN con ecuaciones específicas para la región desarrolladas por Grigera et al., (2004), similares a las presentadas en el Capítulo 2 (Gentileza de F. del Pino y M. Durante, Laboratorio de Análisis Regional y Teledetección, FAUBA).

5.2. Efectos del pastoreo sobre la PPNA

Si bien las variaciones regionales de corto plazo (a escala mensual) de la PPNA están principalmente controladas por la RFAA_v (Capítulo 2), los resultados del Capítulo 3 muestran que en el largo plazo, la biogeoquímica del N es uno de los principales controles de la PPNA en los pastizales pastoreados de Río de Plata (Hipótesis 3.5). Chapin et al. (2002) propone en su libro un esquema general para comprender los controles (y sus interacciones) de los procesos ecosistémicos como la PPNA a distintas escalas temporales. Basándonos en estos esquemas construimos uno que representan los controles de la PPNA en los ecosistemas pastoreados (Figura 5.2). Los “factores de contexto” son aquellos factores que restringen a la PPNA en el largo plazo. Tanto el clima, la biota potencial, la topografía o la roca madre condicionan la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas afectando el rango potencial de variación de la PPNA. El tiempo, como factor de desarrollo de los ecosistemas (principalmente para la pedogénesis), es también un condicionante de la PPNA (Torn et al. 1997, Hedin et al. 2003).

Los “controles interactivos”, son aquellos que si bien controlan a la PPNA, están a su vez afectados por esta en el largo plazo. La diversidad de la biota del suelo o de la vegetación, así como la materia orgánica del suelo (MOS) son ejemplos de este tipo de controles. Varios experimentos realizados en los pastizales del Río de la Plata, muestran que el pastoreo puede cambiar la proporción de tipos funcionales (Chaneton et al. 1988, Perelman et al. 2001, Rodríguez et al. 2003) y así modificar la PPNA (Altesor et al. 2005). Los resultados del análisis de sensibilidad del Capítulo 3, muestran que los tipos funcionales alteran la PPNA en el largo plazo. Existen también evidencias que muestran que el pastoreo altera la biota del suelo (Altesor et al. 2006)(Figura 5.2). Sin embargo, no se conocen estudios que relacionen cambios en la biota del suelo con la descomposición en los PRP. Futuras investigaciones deberían analizar estos procesos. La materia orgánica del suelo, que como se muestra en el Capítulo 3 y 4 es afectada por el pastoreo, es otro de los controles de la PPNA en el largo plazo, a través de sus efectos sobre la disponibilidad de nutrientes (Figura 5.2).

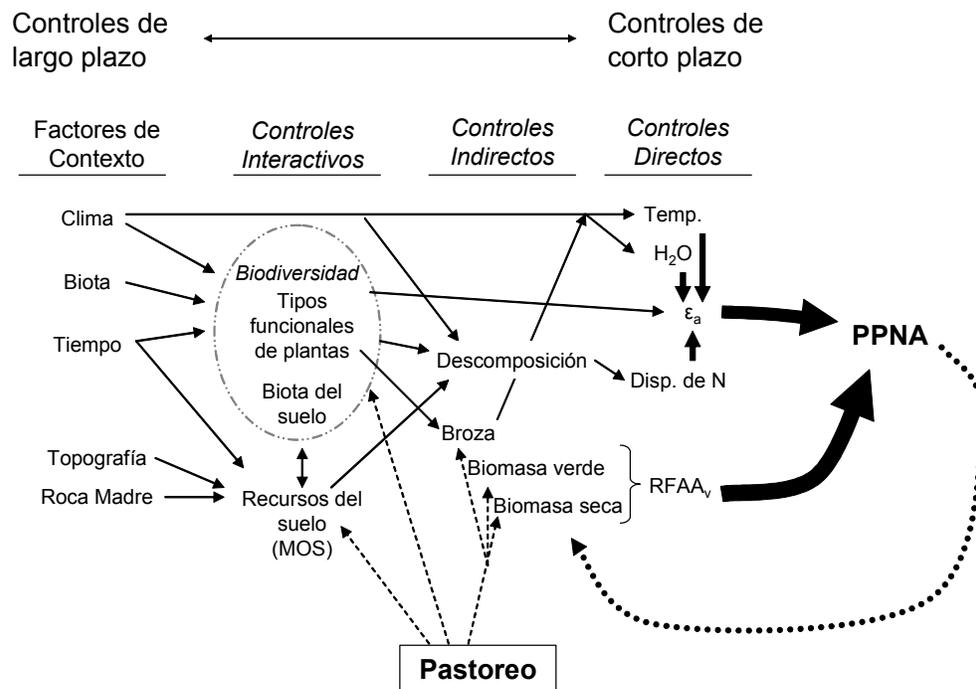


Figura 5.2. Esquema de los controles de la productividad primaria neta aérea (PPNA), mostrando los efectos del pastoreo sobre éstos. RFAA_v es radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación verde, ε_a es la eficiencia de conversión de energía en biomasa y MOS es materia orgánica del suelo. Consultar el texto por detalles. Modificado a partir de Chapin et al. (2002).

Los “controles indirectos” son aquellos que determinan a la PPNA en el corto plazo, pero no directamente sino a través de algún otro “control directo” (Figura 5.2). Ejemplos de controles indirectos son la descomposición, el contenido de broza y la biomasa verde y seca. Los controles indirectos de la PPNA son afectados tanto por los controles interactivos como por el pastoreo.

Por ejemplo, el pastoreo puede alterar la descomposición de los residuos vegetales a través de su impacto en la proporción de tipos funcionales presentes (Figura 5.2). A su vez, los herbívoros pueden alterar la proporción de biomasa verde o seca a través del consumo. La proporción de biomasa verde o seca también varía entre los distintos tipos funcionales, principalmente entre gramíneas erectas y postradas (Leoni et al., 2005).

Los controles directos determinan a la PPNA en el corto plazo y son principalmente la RFAA_v y la eficiencia de conversión de la energía en biomasa (ϵ_a) (Figura 5.2). En períodos cortos de tiempo, la remoción de biomasa por los herbívoros junto a los tipos funcionales presentes afecta la interceptación de radiación de la vegetación verde (RFAA_v). La RFAA_v es el principal control de la PPNA a esta escala temporal, como se mostró en el Capítulo 2. Trabajos en marcha en algunos de los sitios experimentales descritos en el Capítulo 4, sugieren que la RFAA_v anual de las áreas clausuradas es menor que la de las zonas pastoreadas, pero que en algunos períodos del verano la interceptación podría ser mayor en las áreas clausuradas, principalmente debido a la mayor RFAA_v de los arbustos presentes en las clausuras. La disponibilidad de N afecta la conversión de energía en biomasa, ϵ_a , y esta principalmente determinada por la descomposición de materia orgánica del suelo, el clima y la calidad de los residuos vegetales (Knops et al. 2002, Vivanco y Austin 2001). Los resultados del Capítulo 3 muestran que la disponibilidad de N depende de la cantidad de MOS y como el pastoreo puede disminuir la MOS y la disponibilidad de N en el largo plazo. Los tipos funcionales también afectan directamente a ϵ_a , por ejemplo, las gramíneas C₃ necesitan mayores cantidades de N para producir la misma biomasa que la especie C₄, debido a que poseen una C/N más baja en sus tejidos (Craine et al. 2002). En el análisis de sensibilidad realizado en el Capítulo 3, este mecanismo aparece como uno de los responsables de las disminuciones en la PPNA producidas luego del pastoreo. La temperatura y la disponibilidad de agua afectan ϵ_a y por medio de esta a la PPNA en el corto plazo, y dependen del clima regional y el microclima local (Chapin et al. 2002). La acumulación de biomasa senescente y broza en ausencia de pastoreo, altera el balance de energía y modifica la evaporación directa y la temperatura del suelo (Burke et al. 1998)(Figura 5.2). No existen trabajos locales que documenten la magnitud de los cambios en la evapotranspiración o en la temperatura del suelo ocasionados por el pastoreo. Resultados de trabajos en marcha sugieren que la temperatura del suelo superficial en verano en las clausuras disminuye unos 10°C al mediodía con respecto a las situaciones pastoreadas y que además presenta menos amplitud térmica (Piñeiro et al., datos no publicados).

5.3. Efectos del pastoreo sobre la MOS

Los efectos del pastoreo sobre la materia orgánica del suelo mostraron ser complejos y estar mediados por distintos factores. Sin embargo, desde el punto de vista de balances de masas, estos efectos están determinados por alteraciones en las entradas y/o salidas de C y N del suelo. En la Figura 5.3 se presenta un diagrama de los efectos del pastoreo sobre las entradas y salidas de C y N del ecosistema.

El pastoreo altera principalmente de forma directa, las entradas de C al suelo y no así las salidas de este elemento (Figura 5.3). Como se mostró

anteriormente, el pastoreo afecta la magnitud de la PPNA a través de varios mecanismos (Figura 5.2). También influye, vía el consumo, en la proporción de la PPNA que ingresa al suelo ya que la mayoría del C ingerido por los herbívoros es respirado (en proporción inversa a las excreciones de C y proporcional a la digestibilidad del material consumido). Los herbívoros también afectan la proporción de la PPN que es almacenada en las raíces (Capítulo 4)(Figura 5.3). Cuanto mayores sean los incrementos en la PPN subterránea (PPNS), mayor será la cantidad de C que entra al suelo y que esta disponible para formar MOS. A su vez, la eficiencia de conversión de la biomasa de raíces y otros órganos subterráneos en MOS es mucho mayor que la de biomasa aérea (Jobbagy y Jackson 2000)(Capítulo 3 y 4). La magnitud relativa de la pérdida de C ocasionada por la respiración de los herbívoros y el aumento de la PPNS, determinará un aumento o una disminución de la entrada de C al suelo. A pesar de que en las simulaciones con CENTURY (Capítulo 3) no se consideraron aumentos en la PPNS por pastoreo, los experimentos de campo sugieren que en los PRP los incrementos en la PPNS provocados por el pastoreo, sobrecompensarían la mayor respiración de los herbívoros, aumentando las entradas de carbono al suelo e incrementando la materia orgánica joven (o particulada -POM-) en los primeros centímetros (Capítulo 4). En el esquema de la Figura 5.3 también observamos que el pastoreo no estaría afectando directamente las salidas de C del ecosistema, aunque si podría hacerlo de manera indirecta, por ejemplo a través de la compactación del suelo (Capítulo 4). Esto provocaría una menor aireación del suelo, disminuyendo la respiración de la MOS.

A diferencia de lo que ocurre en el ciclo del C, el pastoreo altera principalmente las salidas de N del ecosistema al concentrar el N en los parches de orina y heces, aumentando las pérdidas de este elemento (Hipótesis 3.1). Los Capítulos 3 y 4 aportan evidencias que apoyan esta hipótesis. En tal sentido al aumentar las pérdidas de N, la herbivoría reducirá la MOS. Sin embargo, el pastoreo también puede disminuir las salidas de N desde suelo, por otro mecanismo indirecto. Al incrementar la partición y la biomasa de raíces, el pastoreo puede disminuir las pérdidas de N del suelo a través de una mayor absorción y conservación de N por las plantas (Heckathorn y Delucia 1996). La disminución de las salidas de N por este mecanismo podrá contrarrestar las pérdidas directas de N desde los parches de orina y heces, cuando la lixiviación sea grande (en suelos poco profundos) o la desnitrificación sea importante (en suelos inundables). El resultado neto de ambos mecanismos, determinará aumentos o disminuciones en las reservas de N del ecosistema. A su vez, las mayores emisiones volátiles de N reactivo a la atmósfera podrían incrementar las entradas de N por redistribución en sitios cercanos (Capítulo 3). El pastoreo también podría cambiar la proporción de leguminosas en el tapiz vegetal, alterando las entradas de N al sistema (Capítulo 4).

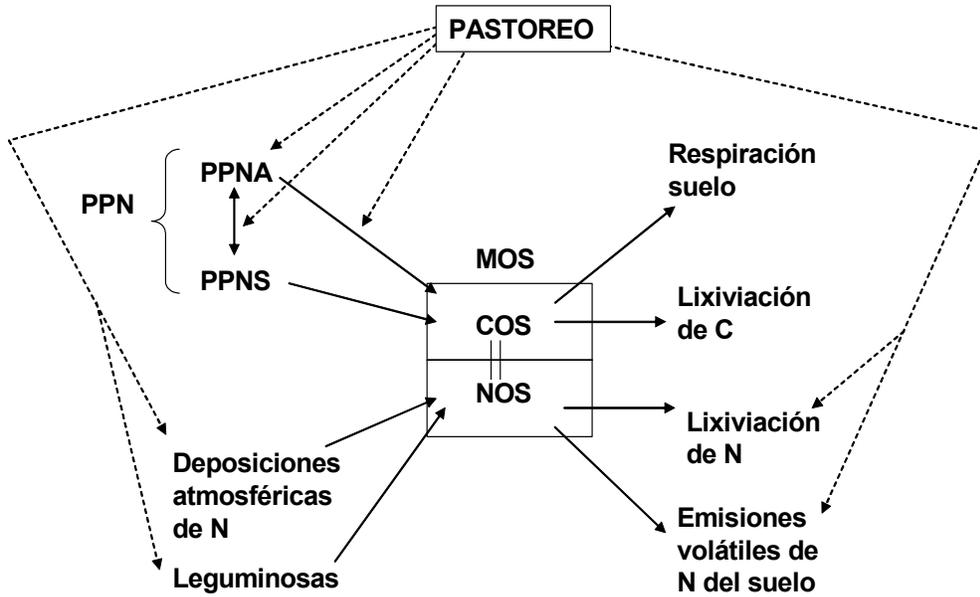


Figura 5.3. Diagrama simplificado de las entradas y salidas de C y N al suelo, mostrando los efectos directos del pastoreo sobre estas. Ver texto por más detalles. MOS, es materia orgánica del suelo, COS es carbono orgánico del suelo, NOS es nitrógeno orgánico del suelo, PPN es productividad primaria neta, PPNA es la PPN aérea y PPNS es la PPN subterránea.

De la descripción de la Figura 5.3, surge que tanto la magnitud como el sentido de los efectos del pastoreo resultarán del balance entre las alteraciones provocadas por los herbívoros en distintas partes de los ciclos de ambos elementos. En los PRP el efecto más importante del pastoreo estaría dado por el aumento en las entradas de C y N subterráneo (ocasionados por un aumento en la partición a raíces) y en las salidas de N desde los parches de orina y heces, apoyando la Hipótesis 4.5. La evidencia presentada en los Capítulos 3 y 4, sugiere que el N (y no el C) es el principal limitante de la acumulación de materia orgánica en los pastizales pastoreados del Río de la Plata (como fue planteado en la Hipótesis 3.2). A su vez, en todos los tipos de suelos el pastoreo aumentaría las salidas de N desde los parches de orina y heces y aumentaría la retención de N en los órganos subterráneos. Sin embargo, la magnitud relativa de estos procesos opuestos varía con la profundidad del suelo y el régimen de inundación. En los suelos profundos, primarían las pérdidas a las ganancias de N en condiciones de pastoreo y por lo tanto los suelos perderían N al ser pastoreados, como fue previamente planteado en la Hipótesis 4.2. En suelos donde las pérdidas de N son grandes (suelos superficiales e inundables), el pastoreo aumentaría el N edáfico, al favorecer la retención de N en raíces, y por ende la MOS.

Una revisión de trabajos que evalúan los impactos del pastoreo sobre el suelo y las raíces en el mediano plazo, muestra resultados variables pero también tendencias comunes. Los incrementos en la relación C/N de la MOS luego del pastoreo (o las disminuciones al realizar clausuras al pastoreo) parecen ser una constante en la mayoría de los trabajos analizados (Tabla 5.1), coincidiendo con los resultados de esta tesis y apoyando la Hipótesis 4.3. Estos

cambios podrían estar debidos a las mayores pérdidas de N en los sitios pastoreados o al cambio de tipos funcionales ocasionado por el pastoreo (Capítulo 4). La mayoría de los trabajos de la Tabla 5.1 muestran incrementos en la densidad aparente luego del pastoreo, aunque algunos no presentaron cambios. Los resultados obtenidos en el Capítulo 4 sostienen que la compactación por pastoreo puede ser mayor en sitios de texturas gruesas (ver también Potter et al. 2001 en Tabla 5.1), aunque lógicamente la carga de herbívoros también afectará la magnitud del cambio en la densidad aparente.

En los trabajos recopilados no existió un efecto único del régimen pastoreo sobre la biomasa de raíces. La cantidad de raíces aumentó, disminuyó o se mantuvo inalterada en condiciones pastoreadas (Tabla 5.1). Sin embargo, al ordenar las variaciones en el gradiente de precipitación, parece existir una tendencia a que los contenidos de raíces sean mayores bajo condiciones pastoreadas, en ambos extremos del gradiente. En la mitad del gradiente (entre ~380 y ~850 mm) las zonas pastoreadas presentaron menores contenidos de raíces. Posiblemente los efectos del pastoreo sobre la biomasa de raíces dependan de la existencia de períodos con alto estrés hídrico (como los existentes en el extremo seco del gradiente), en donde la mayor partición de C y N a raíces representaría una ventaja competitiva (Heckathorn y Delucia 1996, Burke et al. 1998). A su vez, en el extremo húmedo la ventaja competitiva de una mayor PPNS se asociaría a la captación y retención de N en la planta. Sin embargo, cómo éstos u otros mecanismos pueden producir el patrón observado no está claro aún. Un análisis más detallado del balance hídrico y de nutrientes en cada uno de los sitios podría aclarar esta incógnita.

La MOS por su parte, aumentó, disminuyó o se mantuvo inalterada en condiciones de pastoreo, pero en los lugares donde aumentó, las diferencias fueron significativas generalmente solo en los primeros centímetros del suelo. La diferencia de MOS entre situaciones pastoreadas y clausuradas no parece variar de manera predecible a lo largo del gradiente de precipitación (Tabla 5.1) y probablemente este determinada por las características del suelo (Capítulo 4). La variación en los contenidos MOS en los trabajos analizados no estuvo asociada con los cambios ocurridos en la biomasa de raíces luego de la exclusión del pastoreo (al igual que en los resultados obtenidos en el Capítulo 4). Esta evidencia contradice a la Hipótesis 4.4 que afirma que la menor cantidad de raíces en las zonas pastoreadas provoca disminuciones en la MOS. Los resultados de los Capítulos 3 y 4 sugieren que si bien el aumento de la biomasa subterránea favorece la formación de MOS, la consecuencia final de este cambio variará en función de las otras alteraciones provocadas por el pastoreo sobre los ciclos del C y N.

Es importante señalar aquí, que la mayoría de los trabajos recopilados en la Tabla 5.1 no presentan correcciones a masa equivalente (excepto Henderson et al., 2004 y Mikhailova et al., 2000) y por lo tanto las diferencias entre tratamientos pueden deberse a los aumentos en la compactación del suelo y no realmente al régimen pastoreo (véase discusión en Capítulo 4). Sin embargo los cambios en la relación C/N de la materia orgánica, en la densidad aparente y en la biomasa de órganos subterráneos, no afectados por este problema, presentan una tendencia común en los trabajos analizados.

Tabla 5.1. Efectos del pastoreo (o de la exclusión del pastoreo) sobre distintas propiedades del suelo y la biomasa de raíces.

Autor	Precipitación media anual	Temperatura media anual	Δ MOS*	Δ Raíces*	Δ C/N MOS	Δ Dens. Aparente	n (total 47)	Profundidad de análisis	Experimento/edad (años)	Observaciones
(Frank et al. 1995)	s/d	s/d	Disminuye	=	Aumenta	s/d	1	0-100	Clausura, 75	Pastoreo moderado
(Frank et al. 1995)	s/d	s/d	=	Aumenta	=	s/d	1	0-100	Clausura, 75	Pastoreo intenso
(Neff et al. 2005)	207	11.6	Disminuye	s/d	Aumenta, =	=	1	0-30	Nunca pastoreado	Erosión por viento
(Smoliak et al. 1972)	310	s/d	Aumenta	Aumenta	Aumenta	=	1	0-10	Clausura, 42	3 cargas de pastoreo
(Derner et al. 2006)	321	8.6	Aumenta	=	s/d	=	1	0-30	Clausura, 65	Shortgrass
(Reeder et al. 2004)	325	s/d	Aumenta	Aumenta	Aumenta	Aumenta	1	0-90	Clausura, 56	Pastoreo intenso
(Manley et al. 1995)	338	s/d	Aumenta	s/d	s/d	Aumenta	2	0-90	Pastoreo, 11	Significativo solo a 0-7.6
(Cui et al. 2005)	350	0.2	=	Aumenta	s/d	s/d	2	0-80	Clausura, 20	Veg. natural
(Cui et al. 2005)	350	0.2	Disminuye	s/d	s/d	s/d	1	0-80	Clausura, 10	Degradada
(Schuman et al. 1999)	384	s/d	Aumenta	Disminuye	Aumenta, =	Aumenta	2	0-60	pastoreo, 12 (40 clausura)	Pastoreo intenso
(Henderson et al. 2004)	350-480	6.25	=	s/d	s/d	Aumenta	8	0-100	Clausuras, 20 a 71	Corrección a masa eq.
(Xie y Wittig 2004)	411	5.9	Disminuye	Disminuye	s/d	Aumenta	1	0-40	Clausura, 18	4 niveles de pastoreo

*Aumenta, significa que las MOS, las raíces, la C/N o la densidad aparente son mayores en condiciones pastoreadas.

Tabla 5.1. (continuación)

Autor	Precipitación media anual	Temperatura media anual	Δ MOS*	Δ Raíces*	Δ C/N MOS	Δ Dens. Aparente	n (total 47)	Profundidad de análisis	Experimento/edad (años)	Observaciones
(Mikhailova et al. 2000)	587	5.4	=	=	Aumenta	Aumenta	1	0-10	Clausura, 72	Corrección a masa eq.
(Dermer et al. 2006)	588	11.9	=	Disminuye	s/d	=	1	0-30	Clausura, 96	Midgrass
(Fuhlendorf et al. 2002)	766	18.3	Disminuye	Disminuye	Aumenta	s/d	1	0-10	Clausura, 50	Restauracion de areas cult.
(Dermer et al. 2006)	835	12.8	Disminuye	Disminuye	s/d	=	1	0-30	Clausura,35	Tallgrass
(Potter et al. 2001)	842	17	Aumenta	s/d	=	Aumenta	1	0-60	Clausura,11	Suelo arcilloso
(Potter et al. 2001)	842	17	Disminuye	s/d	Aumenta	=	1	0-60	Clausura,11	Suelo arenoso
(Chaneton y Lavado 1996)	900	14.5	Aumenta	s/d	Aumenta	s/d	1	0-10	Clausura, 12	Bajo inundable
(Chaneton y Lavado 1996)	900	14.5	=	s/d	Aumenta	s/d	1	0-10	Clausura, 16	Loma
(Lavado et al. 1995)	900	14.5	=	s/d	=	s/d	1	0-15	Clausura, 13	
Esta tesis	1000	15	Aumenta	Aumenta	Aumenta	=	3	0-100	Clausura, max 30	Suelos inundables
(Welker et al. 2004)	1200	s/d	Aumenta	s/d	Aumenta	=	1	0-10	Clausura, 73	de 0-60cm no hay diff
Esta tesis	1300	15	Disminuye	Aumenta	Aumenta	Aumenta	8	0-100	Clausura, max 30	Suelos profundos
Esta tesis	1300	15	Aumenta	Aumenta	Aumenta	Aumenta	4	0-100	Clausura, max 18	Suelos superficiales

*Aumenta, significa que las MOS, las raíces, la C/N o la densidad aparente son mayores en condiciones pastoreadas.

A pesar de que el objetivo principal de fraccionar la materia orgánica era detectar cambios en las fracciones más lábiles de la MOS (Hipótesis 4.1), se encontraron importantes cambios en la materia orgánica recalcitrante como consecuencia de la exclusión del pastoreo (Capítulo 4). Esto podría significar que las fracciones separadas no fueran realmente de distinta edad o que la materia orgánica recalcitrante tuviera una recuperación rápida a pesar de degradarse lentamente. En base a estudios isotópicos realizados en los mismos sitios descritos en el Capítulo 4, se calculó la velocidad de ciclado promedio de la materia orgánica particulada (POM) en 30 años, mientras que la de la materia orgánica asociada a los minerales (MAOM) fue de 359 años (Piñeiro et al. 2003). Si bien estos resultados muestran que la tasa de renovación promedio de toda la MAOM es lenta (considerar que es promedio y existe un continuo donde parte es degradada en siglos y parte en períodos similares a los de la POM), los resultados obtenidos en el Capítulo 4 sugieren que la MAOM puede formarse en un lapso relativamente breve o menor al esperado para su descomposición. Esto ha sido sugerido muy recientemente por algunos trabajos en otras regiones del mundo (Fierer et al. 2005, Mclauchlan et al. 2006) y tiene importantes implicancias para la comprensión del ciclo del C y el desarrollo de estrategias de secuestro de carbono. La captación de materia orgánica por las arcillas y limos del suelo, podría ser el mecanismo detrás de estos aumentos rápidos de la MAOM (Hassink 1997, Fierer et al. 2005).

5.4. Factores de contexto que condicionan la respuesta al pastoreo

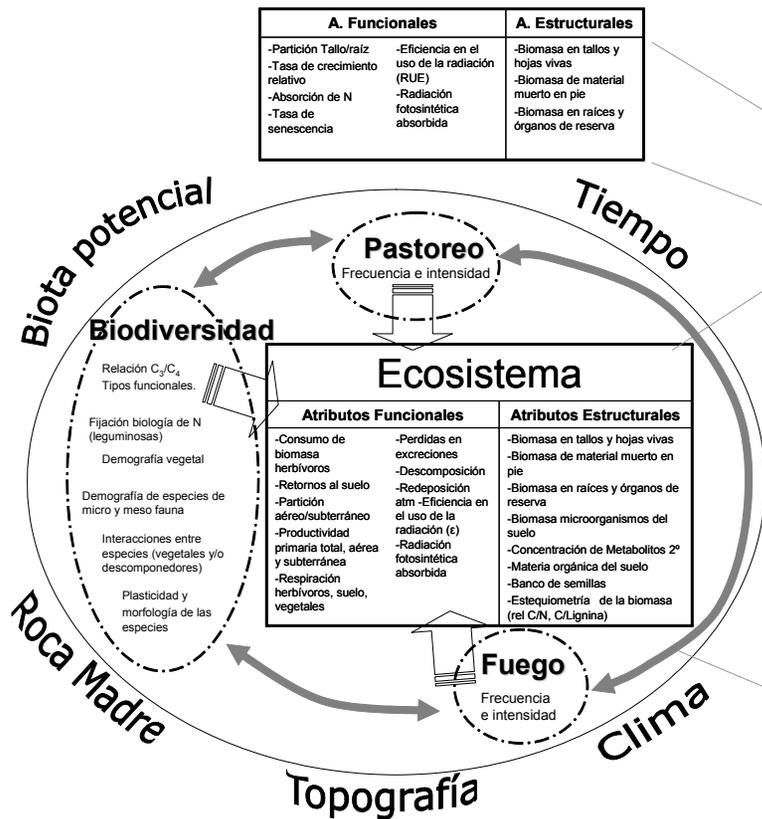
De esta tesis se desprende que los efectos del pastoreo deben analizarse a la escala de tiempo y en el nivel de organización en el cual fueron estudiados. Muchos trabajos analizan el efecto del pastoreo (o la defoliación en realidad) a nivel de individuos, generalmente en experimentos en macetas. Las respuestas de las plantas al pastoreo en este nivel de organización pueden diferir de las registradas a nivel de ecosistema y a escalas temporales mayores (Oosterheld et al. 1999, Ferraro y Oosterheld 2002). En la Figura 5.4a presentamos una lista de los atributos que son afectados por el pastoreo en los distintos niveles de organización y en la Figura 5.4b las variaciones en el tiempo de algunos atributos seleccionados. Los atributos funcionales afectados por el pastoreo en ambos niveles de organización difieren, lo cual facilita su separación, aunque muchas veces han sido confundidos (por ejemplo, a veces se confunde la tasa de crecimiento de una planta y la PPNA del ecosistema). Sin embargo, los atributos estructurales son similares y pueden ser confundidos con mayor facilidad.

El pastoreo interactúa con otros factores y juntos determinan la estructura y el funcionamiento del ecosistema, dentro de un marco establecido por los factores de contexto (Figura 5.4a). Los efectos del pastoreo sobre los atributos funcionales o estructurales del ecosistema están condicionados por los factores de contexto, como se mostraba para la PPNA en la Figura 5.2. Además, el pastoreo puede alterar la biodiversidad e interactúa con otro disturbio, el fuego. En sitios fuertemente pastoreados la frecuencia e intensidad de los fuegos disminuye y viceversa (Oosterheld et al. 1999). Los resultados del Capítulo 3, que incluyen varios escenarios de fuego y pastoreo, sugieren que los impactos contemporáneos del pastoreo están condicionados por la historia anterior de

fuegos (Hipótesis 3.4). Por otro lado, el pastoreo puede alterar la diversidad de especies vegetales directamente mediante la selección de especies palatables o indirectamente modificando la disponibilidad de recursos (Dorrough et al. 2004). El pastoreo también puede alterar la diversidad de la biota del suelo (Altesor et al., 2006; Bardgett 1998; Bardgett y Wardel 2003). Ambos cambios provocan alteraciones en los tipos funcionales de plantas, la fijación biológica de N y la demografía de especies, los que a su vez modifican los atributos estructurales y funcionales del ecosistema (Figura 5.4a).

En escalas de tiempo intermedias, los atributos ecosistémicos (o de las poblaciones o comunidades involucradas) son en general similares a los analizados en escalas de tiempo mayores (Figura 5.4b). Sin embargo, los efectos del pastoreo en el mediano plazo pueden diferir de los de largo plazo, como se demostró en el Capítulo 3. A partir de los resultados obtenidos en ese capítulo quedó refutada la Hipótesis 3.3, que planteaba que los efectos del pastoreo eran similares en ambas escalas de tiempo. Muchos trabajos que analizan los efectos del pastoreo confunden estas dos escalas de tiempo. Esta puede ser en parte la causa que genere resultados contradictorios sobre el efecto del pastoreo sobre la PPNA o la MOS en estudios realizados en lugares cercanos o incluso en el mismo lugar, pero con cierto tiempo de diferencia (ver discusión en el Capítulo 3). Es importante entonces separar los efectos ocurridos en plazos en torno a los 50 años en donde el ecosistema en general se encuentra en un estado no estable, de aquellos de más largo plazo en donde el ecosistema adquiere un nuevo estado estable alternativo resultante de la nueva situación de disturbios (pastoreo y fuego) y los cambios en la biodiversidad (vegetal y animal) derivados de éstos (Figura 5.4).

a) Atributos afectados por el pastoreo y su relación con otros controles



b) Efectos del pastoreo en el tiempo y en los distintos niveles de organización

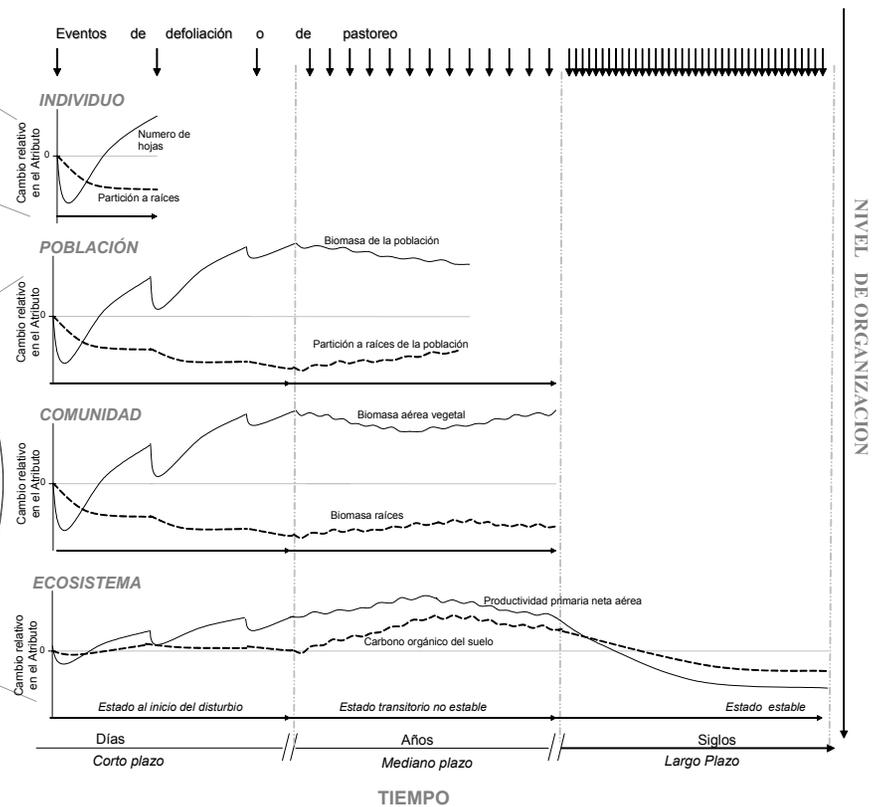


Figura 5.4. Esquema representando los atributos ecosistémicos y a nivel individual que son afectados por el pastoreo y otros factores interrelacionados (a), mostrando ejemplos en los distintos niveles de organización y sus posibles variaciones a distintas escalas temporales (b). El tiempo, la biota potencial, el clima, la topografía y el material madre son considerados por Chapin et al. (2002) “factores de contexto” con influencias en el muy largo plazo sobre los atributos ecosistémicos, mientras que el fuego y la biodiversidad son “controles interactivos” que interactúan con el pastoreo para modificar el ecosistema.

5.5. Efectos del pastoreo sobre el contenido de nitrógeno reactivo en la atmósfera

Las evidencias presentadas en esta tesis sugieren que los efectos del pastoreo sobre el ciclo del N deben ser abordados considerando el N reactivo en la atmósfera. Las formas reactivas de N (o N reactivo) son aquellas formas químicas de N que no son estables en la atmósfera y que generalmente reaccionan con otros gases o son rápidamente redepositados en sitios cercanos (Schlesinger 1991). Ejemplos de estas formas son el NH_4 , NO_x y el N_2O . Los resultados del Capítulo 3 sugieren que los herbívoros domésticos provocan altas emisiones de N, en forma de NH_4 , desde los parches de orina y heces. Por lo tanto, los herbívoros podrían aumentar la cantidad de N reactivo en la atmósfera.

Los resultados conjuntos de los Capítulos 3 y 4 sugieren que la alta acumulación de N observada en los suelos de las clausuras, es debida a la redeposición de NH_4 emitido desde los parches de heces y orina en la matriz pastoreada circundante. En los experimentos de campo (Capítulo 4) se encontró que en los suelos profundos la tasa de acumulación de N fue muy alta, entre 20 a 60 Kg de $\text{N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$. Esta tasa de acumulación puede ser usada como un estimador de los mínimos valores que asumiría la tasa de deposición atmosférica de N, suponiendo que no existen entradas de N por leguminosas y que la fijación asimbiótica de N es despreciable. Esto hace pensar que las tasas de deposición de N en la región son elevadas, ya que los valores esperados en ausencia de industrias o de altas poblaciones de herbívoros, serían cercanos a los 5 Kg de $\text{N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ (Holland et al. 1999). Cálculos muy sencillos muestran que la cantidad de N reactivo emitido por los herbívoros a la atmósfera es similar a la cantidad acumulada en las clausuras de los suelos profundos (Tabla 5.2). Un análisis de sensibilidad de los supuestos utilizados en este cálculo varía las emisiones de N entre 6 y 40 Kg de $\text{N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$.

Tabla 5.2. Estimación de la emisión de N reactivo por el ganado

Productividad $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ (Sala et al., 1981)	5000
Porcentaje consumo (Oesterheld et al., 1992)	58
Consumo de forraje $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$	2900
Carbono Consumido $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$	1450
C/N de forraje consumido (estimado en base a una relación verde/seco de 4, ver Capítulo 3)	14
N consumido $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$	104
% de N consumido que retorna al suelo (Whitehead et al. 1993)	80
Emisiones de N $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$	20.7

En la Figura 5.5 se representa un esquema con los compartimentos y los flujos del ciclo del N en pastizales pastoreados que incluye los descubrimientos realizados en esta tesis (nótese la diferencia con la Figura 1.2 planteada en la introducción de la tesis). En la Figura 5.5 se observa que las mayores emisiones de N desde los parches de orina y heces (Flujo 1) pueden ser redepositadas localmente (Flujo 3), ya que la vida media del NH_4 en la atmósfera es corta. Sin embargo, el NH_4 también puede ser redepositado en regiones adyacentes (Flujo 5), como zonas agrícolas, áreas protegidas, lagunas u océanos. A su vez, los resultados del Capítulo 3 muestran que la emisión de N reactivo desde el suelo disminuye con el pastoreo (Flujo 2) y principalmente la emisión de N_2O (Flujo 6), el cual reacciona en la estratósfera con el ozono. A su vez, el N puede ingresar

al ecosistema desde el reservorio estable de N_2 , a través de la fijación biológica de N (Flujo 4) o vía descargas eléctricas (Flujo 7). El N también recircula en el ecosistema (Flujo 9), ya sea a través de la biota del suelo, la vegetación o los herbívoros y puede ser lixiviado (Flujo 8). Este esquema muestra la importancia de considerar al N reactivo para entender los efectos del pastoreo en la región y hace suponer que las re-deposiciones de N podrían en parte atenuar las mayores pérdidas de N ocasionadas por el pastoreo. Sin embargo, la mayor apertura del ciclo del N, ocasionada por los herbívoros domésticos, vuelve a los ecosistemas más dependientes de la circulación atmosférica de N y menos de la recirculación interna. Aparece como necesario realizar en la región mediciones de las deposiciones de NH_4 y NO_x , así como también estudios sobre la emisión de gases traza (N_2O y NO_x) en situaciones pastoreadas y clausuradas.

Ciclo del Nitrógeno en Ecosistemas Pastoreados

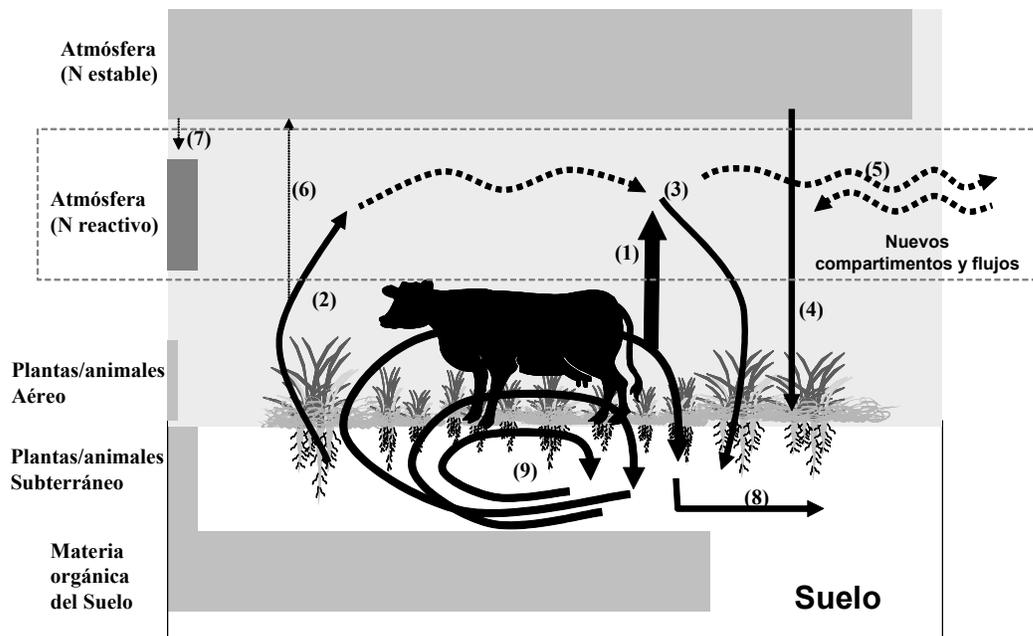


Figura 5.5. Ciclo del N en los ecosistemas pastoreados mostrando los flujos y compartimentos considerados comúnmente y nuevos flujos y compartimentos sugeridos para mejorar nuestra comprensión del ciclo del N. Los flujos nuevos se muestran con líneas punteadas. El nuevo compartimiento es el nitrógeno reactivo en la atmósfera. El tamaño de los flujos y cajas es proporcional a la magnitud de los mismos. Los números señalan los nombres de los flujos, (1) volatilización de N desde los parches de orina y heces, (2) emisiones de N reactivo desde suelo, (3) redepósito, (4) fijación biológica de N, (5) exportación a sistemas adyacentes, (6) emisiones de N_2O , (7) conversión de N_2 en N reactivo por descargas eléctricas, (8) lixiviación, (9) reciclado a través de la biota del suelo, la vegetación o los herbívoros.

5.6. Importancia de los modelos conceptuales desarrollados

La construcción de modelos conceptuales que expliquen los efectos del pastoreo en la región adquiere particular relevancia para el desarrollo de estrategias productivas/conservacionistas en los agroecosistemas del Río de la Plata. La importancia de la ganadería en la región ha sido destacada en la introducción de esta tesis. Los establecimientos ganaderos se caracterizan por su baja adopción de tecnología, por su dependencia casi exclusiva de los pastizales naturales como base forrajera y por la degradación de los mismos debido a periodos alternados de sobre y subpastoreo (Deregibus y Soriano 1980, Duran 1985, Deregibus 2000). Alternativas de manejo que logren aumentar la productividad de los pastizales naturales tendrán un fuerte impacto en la estructura productiva de la región. Éstas deberán estar basadas en el conocimiento de los mecanismos que subyacen a las respuestas del ecosistema al pastoreo y no simplemente en la prueba y error. Salvo excepciones, los estudios de los efectos del pastoreo en la región se limitan a probar sus consecuencias en el ámbito de la disponibilidad de forraje y eventualmente su calidad, pero no ahondan en los mecanismos involucrados en los procesos ecosistémicos modificados. En esta tesis hemos desarrollado modelos conceptuales de los efectos del pastoreo en los PRP. Estos modelos podrán ser utilizados tanto por científicos, productores, tomadores de decisiones o políticos, para el desarrollo de sistemas productivos sostenibles.

BIBLIOGRAFÍA

- Agbu, P. A. y M. E. James. 1994. The NOAA/NASA Pathfinder AVHRR Land Data Set User's Manual. Goddard Distributed Active Archive Center, NASA, Goddard Space Flight Center, Greenbelt.
- Ajtay, G. L., P. Ketner y P. Duvigneaud. 1979. Terrestrial Primary production and phytomass. pp 129-182 *in* B. Bolin, E. T. Degens, S. Kempe, and P. Ketner, editors. The global carbon cycle. John Willey, New York.
- Allard, V., P. C. D. Newton, M. Lieffering, H. Clark, C. Matthew, J.-F. Soussana y Y. S. Gray. 2003. Nitrogen cycling in grazed pastures at elevated CO₂: N returns by ruminants. *Global Change Biology* **9**:1731-1742.
- Altesor, A. I., E. Di Landro, H. May y E. Ezcurra. 1998. Long-term species change in a Uruguayan grassland. *Journal of Vegetation Science* **9**:173-180.
- Altesor, A. I., M. Oesterheld, E. Leoni, F. Lezama y C. Rodríguez. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology* **179**:83-91.
- Altesor, A. I., G. Piñeiro, F. Lezama, R. D. Jackson, M. Sarasola y J. M. Paruelo. 2006. Ecosystem changes associated with grazing removal in sub-humid grasslands of South America. *Journal of Vegetation Science* **17**:323-332.
- Alvarez, R. 2001. Estimation of carbon losses by cultivation from soils of the Argentine Pampa using the Century model. *Soil Use and Management*. **17**:62-66.
- Alvarez, R., M.-E. Russo, P. Prystupa, J. D. Scheiner y L. Blotta. 1998. Soil carbon pools under conventional and non-tillage systems in the Rolling Pampa. *Agronomy Journal* **90**:138-143.
- Amundson, R. y W. T. Baisden. 2001. Stable isotope tracers and mathematical models in soil organic matter studies. pp 117-137 *in* O. E. Sala, R. B. Jackson, H. A. Mooney, and R. W. Howarth, editors. *Methods in ecosystem science*. Springer Verlag, New York.
- Andriulo, A., J. Guerif y B. Mary. 1999. Evolution of soil carbon with various cropping sequences on the rolling pampas. Determination of carbon origin using variations in natural ¹³C abundances. *Agronomie* **19**:349-364.
- Asner, G. P. 1998. Biophysical and biochemical sources of variability in canopy reflectance. *Remote Sensing of Environment* **64**:234-253.
- Asner, G. P., D. Nepstad, G. Cardinot y D. Ray. 2004. Drought stress and carbon uptake in an Amazon forest measured with spaceborne imaging spectroscopy. *Proceedings of The National Academy of Sciences* **101**:6039-6044.
- Asner, G. P., T. R. Seastedt y A. R. Townsend. 1997. The decoupling of terrestrial Carbon and Nitrogen Cycles. *BioScience* **47**:226-234.
- Augustine, D. J. 2003. Long-term, livestock-mediated redistribution of nitrogen and phosphorus in an East African savanna. *Journal of Applied Ecology* **40**:137-149.
- Austin, A. T. y P. M. Vitousek. 1998. Nutrients dynamics on a precipitation gradient in Hawaii. *Oecologia* **113**:519-529.
- Awaya, Y., E. Kodani, K. Tanaka, J. Liu, D. Zhuang y Y. Meng. 2004. Estimation of the global net primary productivity using NOAA images and meteorological data: changes between 1988 and 1993. *International Journal of Remote Sensing* **25**:1597-1613.
- Baisden, W. T. y R. Amundson. 2003. An analytical approach to ecosystem biogeochemistry modelling. *Ecological applications* **13**:649-663.

- Baisden, W. T., R. Amundson, D. L. Brenner, A. C. Cook, C. Kendall y J. W. Harden. 2002. A multiisotope C and N modeling analysis of soil organic matter turnover and transport as a function of soil depth in a California annual grassland soil chronosequence. *Global Biogeochemical Cycles* **16**:1135.
- Baret, F. y G. Guyot. 1991. Potentials and limits of vegetation indices for LAI and APAR assessment. *Remote Sensing of Environment* **35**:161-173.
- Bartlett, D. S., G. J. Whiting y J. M. Hartman. 1989. Use of vegetation indices to estimate indices to estimate intercepted solar radiation and net carbon dioxide exchange of a grass canopy. *Remote Sensing of Environment* **30**:115-128.
- Berreta, J. B. 1998. Principales características de las vegetaciones de los campos de basalto. pp 11-19 *in* J. B. Berreta, editor. XIV reunión del grupo técnico regional del cono sur en mejoramiento y utilización de los recursos forrajeros del área tropical y subtropical: Grupos Campos. INIA-SerieTécnica 94, Tacuarembó, Uruguay.
- Bertol, I., K. E. Gomez, R. B. N. Denardi, L. A. Z. Machado y G. E. Maraschin. 1998. Propriedades físicas do solo relacionadas a diferentes níveis de oferta de forragem numa pastagem natural. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* **33**:779-786.
- Bicheron, P. y M. Leroy. 1999. A method of biophysical parameter retrieval at global scale by inversion of a vegetation reflectance model. *Remote Sensing of Environment* **67**:251-266.
- Bond, W. J. y J. E. Keeley. 2005. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* **20**:387-394.
- Bondeau, A., D. W. Kicklighter, J. Kaduk y T. P. O. T. P. N. M. Intercomparison. 1999. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): importance of vegetation structure on seasonal NPP estimates. *Global Change Biol* **5**:35-45.
- Bouwman, A. F., L. J. M. Boumans y N. H. Batjes. 2002. Estimation of global NH₃ volatilization loss from synthetic fertilizers and animal manure applied to arable lands and grasslands. *Global Biogeochemical Cycles* **16**:1024.
- Bouwman, A. F., D. S. Lee, W. A. H. Asman, F. J. Dentener, K. W. Van Der Hoek y J. G. J. Olivier. 1997. A global high-resolution emission inventory for ammonia. *Global Biogeochemical Cycles* **11**:561-588.
- Box, E. O., B. N. Holben y V. Kalb. 1989. Accuracy of the AVHRR Vegetation Index as a predictor of biomass, primary productivity and net CO₂ flux. *Vegetatio* **80**:71-89.
- Bardgett, R. D. y D. A. Wardle. 2003. Herbivore-mediated links between aboveground and belowground communities. *Ecology* **84**:2258-2268.
- Bardgett, R. D., D. A. Wardle y G. W. Yeates. 1998. Linking above-ground and below-ground interactions: How plants responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology & Biochemistry* **30**:1867-1878.
- Briggs, J. M., A. K. Knapp, J. M. Blair, J. L. Heisler, G. A. Hoch, M. S. Lett y J. K. McCarron. 2005. An Ecosystem in Transition: Causes and Consequences of the Conversion of Mesic Grassland to Shrubland. *BioScience* **55**:243-254.
- Brown, B. J. y T. F. H. Allen. 1989. The importance of scale in evaluating herbivory impacts. *Oikos* **54**:189-194.

- Burke, I. C., T. G. F. Kittel, W. K. Lauenroth, P. Snook, C. M. Yonker y W. J. Parton. 1991. Regional Analysis of the Central Great Plains. *BioScience* **41**:685-692.
- Burke, I. C., W. K. Lauenroth y D. Milchunas. 1997. Biogeochemistry of managed grasslands in Central North America. pp 85-102 *in* E. A. Paul, K. Paustian, E. T. Elliott, and C. V. Cole, editors. *Soil Organic Matter in Temperate Agroecosystems*. CRC Press, Boca raton.
- Burke, I. C., W. K. Lauenroth, M. A. Vinton, P. B. Hook, R. H. Kelly, H. E. Epstein, M. R. Aguiar, M. D. Robles, M. O. Aguilera, K. L. Murphy y R. A. Gill. 1998. Plant-soil interactions in temperate grasslands. *Biogeochemistry* **42**:121-143.
- Burke, I. C., C. M. Yonker, W. J. Parton, C. V. Cole, K. Flach y D. S. Schimel. 1989. Texture, climate, and cultivation effects on soil organic content in U.S. grassland soils. *Soil Science Society of America Journal* **53**:800-805.
- Cambardella, C. A. y E. T. Elliot. 1992. Particle soil organic-matter changes across a grassland cultivation sequence. *Soil Society of America Journal* **56**:777-783.
- Chan, K. Y., D. P. Heenan y A. Oates. 2002. Soil carbon fractions and relationship to soil quality under different tillage and stubble management. *Soil & Tillage Research* **63**:133-193.
- Chaneton, E., J. Lemcoff y R. Lavado. 1996. Nitrogen and phosphorus cycling in grazed and ungrazed plots in a temperate subhumid grassland in Argentina. *J. Appl. Ecol.* **33**:291-302.
- Chaneton, E. J., J. M. Facelli y R. J. C. Leon. 1988. Floristic changes induced by flooding on grazed and ungrazed lowland grasslands in Argentina. *Journal of Range Management* **41**:495-500.
- Chaneton, E. J. y R. S. Lavado. 1996. Soil nutrients and salinity after long-term grazing exclusion in a Flooding papa grasslands. *Journal of Range Management* **49**:182-187.
- Chapin, F. S., P. A. Matson y H. A. Mooney. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer, New York.
- Chen, J. M., J. Liu, S. G. Leblanc, R. Lacaze y J.-L. Roujean. 2003. Multi-angular optical remote sensing for assessing vegetation structure and carbon absorption. *Remote Sensing of Environment* **84**:516-525.
- Choudhury, B. J. 1987. Relationships between vegetation indices, radiation absorption, and net photosynthesis evaluated by a sensitivity analysis. *Remote Sensing of Environment* **22**:209-233.
- Churkina, G. y S. W. Running. 1998. Contrasting climatic controls on the estimated productivity of global terrestrial biomes. *Ecosystems* **1**:206-215.
- Cihlar, J., R. Latifovic, J. Chen, A. Trishchenko, Y. Du, G. Fedosejevs y B. Guindon. 2004. Systematic corrections of AVHRR image composites for temporal studies. *Remote Sensing of Environment* **89**:217-233.
- Combal, B., F. Baret, M. Weiss, A. Trubuil, D. Macé, A. Pragnère, R. Myneni, Y. Knyazikhin y L. Wang. 2002. Retrieval of canopy biophysical variables from bidirectional reflectance: Using prior information to solve the ill-posed inverse problem. *Remote Sensing of Environment* **84**:1-15.
- Conant, R. T. y K. Paustian. 2002. Potential soil carbon sequestration in overgrazed grassland ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles* **16**:1143.
- Conant, R. T., K. Paustian, S. J. Del Grosso y W. J. Parton. 2005. Nitrogen pools and fluxes in grassland soils sequestering carbon. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* **71**:239-248.

- Conant, R. T., K. Paustian y E. T. Elliot. 2001. Grassland management and conversion into grassland: effects on soil carbon. *Ecological applications* **11**:343-355.
- Conant, R. T., J. Six y K. Paustian. 2003. Land use effects on soil carbon fractions in the southeastern United States. I. Management-intensive versus extensive grazing. *Biology and Fertility of Soils* **38**:386–392.
- Craine, J. M., D. Tilman, D. Wedin, P. Reich, M. Tjoelker y J. Knops. 2002. Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology* **16**:563-574.
- Cui, X. Y., Y. F. Wang, H. S. Niu, J. Wu, S. P. Wang, E. Schnug, J. Rogasik, J. Fleckenstein y Y. H. Tang. 2005. Effect of long-term grazing on soil organic carbon content in semiarid steppes in Inner Mongolia. *Ecological Research* **20**:519-527.
- Davidson, E. A. y I. L. Ackerman. 1993. Changes in soil carbon inventories following cultivation of previously untilled soils. *Biogeochemistry*.
- De Hein, W., J. Panigatti y T. Pirolo. 1981. Nitrogeno del agua de lluvia en rafaela. *Publicación Técnica 17*, INTA, Rafaela.
- Dell, C. J., M. A. Williams y C. W. Ricea. 2005. Partitioning of Nitrogen over five growing seasons in Tall grass prairie. *Ecology* **86**:1280–1287.
- Deregibus, V. A. 2000. Animal Production on Argentina's Humid Grazinglands. pp 395-405 *in* G. Lemaire, J. Hodgson, A. de Moraes, C. Nabinge, and P. C. de F. Carvalho, editors. *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. CABI Publishing, UK.
- Deregibus, V. A. y A. Soriano. 1980. Los pastizales de la zona de cría de la Depresión del Salado desde el punto de vista ecológico. *Revista Argentina de Producción Animal* **1**:60-83.
- Derner, J., T. Boutton y D. Briske. 2006. Grazing and Ecosystem Carbon Storage in the North American Great Plains. *Plant and Soil* **280**:77-90.
- Distel, R. A. y O. A. Fernandez. 1986. Productivity of *Stipa tenuis* Phil. and *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hack in semi-arid Argentina. *Journal of Arid Environments* **11**:93-96.
- Doll, U. M. y V. A. Deregibus. 1986. Efecto de la exclusión del pastoreo sobre el subsistema subterráneo de un pastizal templado húmedo. *Turrialba* **36**:337-344.
- Dorrough, J., J. Ash y S. McIntyre. 2004. Plant responses to livestock grazing frequency in an Australian temperate grassland. *Ecography* **27**:798-810.
- Drinkwater, L. E., P. Wagoner y M. Sarrantonio. 1998. Legume-based cropping systems have reduced carbon and nitrogen losses. *Nature* **396**:262-265.
- Duran, A. 1985. *Los suelos del Uruguay*. Hemisferio Sur, Montevideo.
- Elliot, E. T., J. W. Heil, E. F. Kelly y H. C. Monger. 1999. Soil structural and other physical properties. *in* G. P. Robertson, D. C. Coleman, C. S. Bledsoe, and P. Sollins, editors. *Standard soil methods for long-term ecological research*. Oxford University press, Ney York.
- Fabrizzi, K. P., A. Moron y F. O. García. 2003. Soil carbon and nitrogen organic fractions in degraded vs. non-degraded mollisols in Argentina. *Soil Science Society of America Journal* **67**:1831-1841.
- Fensholt, R. 2004. Earth observation of vegetation status in the Sahelian and Sudanian West Africa: comparison of Terra MODIS and NOAA AVHRR satellite data. *International Journal of Remote Sensing* **25**:1641–1659.
- Fensholt, R., I. Sandholt y M. S. Rasmussen. 2004. Evaluation of MODIS LAI, fAPAR and the relation between fAPAR and NDVI in a semi-arid environment using in situ measurements. *Remote Sensing of Environment* **91**:490-507.

- Ferraro, D. y M. Oesterheld. 2002. Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos* **98**:125-133.
- Field, C. B., J. T. Randerson y C. M. Malmstrom. 1995. Global Net Primary Production: combining ecology and remote sensing. *Remote Sensing of Environment* **51**:74-88.
- Fierer, N., O. A. Chadwick y S. E. Trumbore. 2005. Production of CO₂ in Soil Profiles of a California Annual Grassland. *Ecosystems* **8**:412-429.
- Foley, J. A., R. DeFries, G. P. Asner, C. Barford, G. Bonan, S. R. Carpenter, F. S. Chapin, M. T. Coe, G. C. Daily, H. K. Gibbs, J. H. Helkowski, T. Holloway, E. A. Howard, C. J. Kucharik, C. Monfreda, J. A. Patz, I. C. Prentice, N. Ramankutty y P. K. Snyder. 2005. Global Consequences of Land Use. *Science* **309**:570-574.
- Formoso, D. 1994. Productividad y Manejo de pasturas naturales en cristalino. pp 51-56 *in* M. Carambula, D. Vaz Martins, and E. Indarte, editors. Pasturas y producción animal en áreas de ganadería extensiva. INIA-Serie Técnica 13, Montevideo, Uruguay.
- Frank, A. B., D. L. Tanaka, L. Hofmann y R. F. Follett. 1995. Soil carbon and nitrogen of northern great plains grasslands as influenced by long-term grazing. *Journal of Range Management* **48**:470-474.
- Frank, D. A. y R. D. Evans. 1997. Effects of native grazers on grassland N cycling in Yellowstone National Park. *Ecology* **78**:2238-2248.
- Frank, D. A., R. D. Evans y B. F. Tracy. 2004. The role of ammonia volatilization in controlling the natural 15 N abundance of a grazed grassland. *Biogeochemistry* **68**:169-178.
- Frank, D. A., P. M. Groffman, R. D. Evans y B. F. Tracy. 2000. Ungulate stimulation of nitrogen cycling and retention in Yellowstone Park grasslands. *Oecologia* **123**:116-121.
- Frank, D. A. y S. J. McNaughton. 1993. Evidence for the Promotion of Aboveground Grassland Production by Native Large Herbivores in Yellowstone National Park. *Oecologia* **96**:157-161.
- Frank, D. A. y Y. M. Zhang. 1997. Ammonia volatilization from a seasonally and spatially variable grazed grassland: Yellowstone National Park. *Biogeochemistry* **36**:189-203.
- Franzluebbers, A. J., J. A. Stuedemann, H. H. Schomberg y S. R. Wilkinson. 2000. Soil organic C and N pools under long-term pasture management in the Southern Piedmont USA. *Soil Biology and Biochemistry* **32**:469-478.
- Fuhlendorf, S. D., H. Zhang, T. R. Tunnell, D. M. Engle y A. F. Cross. 2002. Effects of Grazing on Restoration of Southern Mixed Prairie Soils. *Restoration Ecology* **10**:401-407.
- Galdo del, I., J. Six, A. Pressotti y M. F. Cotrufo. 2003. Assessing the impact of land-use change on soil C sequestration in agricultural soils by means of organic matter fractionation and stable C isotopes. *Global Change Biology* **9**:1204-1213.
- Galloway, J. N. y E. B. Cowling. 2002. Reactive Nitrogen and the world: 200 years of change. *Ambio* **31**:64-71.
- Gamon, J. A., C. B. Field, M. L. Goulden, K. L. Griffin, A. E. Hartley, G. Joel, J. Penuelas y R. Valentini. 1995. Relationships between NDVI, Canopy structure, and photosynthesis in three Californian vegetation types. *Ecological applications* **5**:28-41.
- Gamon, J. A., J. Penuelas y C. B. Field. 1992. A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sens Environ* **41**:35-44.

- Goetz, S. J., S. D. Prince, S. N. Goward, M. M. Thawley y J. Small. 1999. Satellite remote sensing of primary production: an improved production efficiency modeling approach. *Ecological Modelling* **122**:239–255.
- Goward, S. N. y K. F. Huemmrich. 1992. Vegetation canopy PAR absorbance and the Normalize Difference Vegetation Index: An assessment using the SAIL model. *Remote Sensing of Environment* **39**:119-140.
- Goward, S. N., B. Markham, D. G. Dye, W. Dulaney y J. Yang. 1991. Normalized difference vegetation index measurements from the Advanced Very High Resolution Radiometer. *Remote Sens Environ* **35**:257-277.
- Goward, S. N., S. J. Tucker y D. G. Dye. 1985. North American vegetation patterns observed with the NOAA-7 advanced very high resolution radiometer. *Vegetatio* **64**:3-14.
- Gower, S. T., C. J. Kucharik y J. M. Norman. 1999. Direct and indirect estimation of leaf area index, fAPAR and net primary production of terrestrial ecosystems. *Remote Sensing of Environment* **70**:29-51.
- Grigera, G., M. Oesterheld y F. Pacín. 2004. Monitoring forage production with MODIS data for farmers' decision making. *in* MODIS Vegetation Workshop II. The University of Montana, Missoula, Montana, USA.
- Guerschman, J. P., J. M. Paruelo, C. DiBella, M. C. Giallorenzi y F. Pacín. 2003. Land cover classification in the Argentine Pampas using multi-temporal Landsat TM data. *International Journal of Remote Sensing* **24**:3381-3402.
- Guo, L. B. y R. M. Gifford. 2002. Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis. *Global Change Biol* **8**:345-360.
- Haboudane, D., J. R. Miller, E. Pattey, P. J. Zarco-Tejada y I. B. Strachan. 2004. Hyperspectral vegetation indices and novel algorithms for predicting green LAI of crop canopies: Modeling and validation in the context of precision agriculture. *Remote Sensing of Environment* **90**:337-352.
- Halliday, J. C., K. R. Tate, R. E. McMurtrie y N. A. Scott. 2003. Mechanisms for changes in soil carbon storage with pasture to *Pinus radiata* land-use change. *Global Change Biol* **9**:1294-1308.
- Hanan, N. P., A. Begue y S. D. Prince. 1997. Errors in remote sensing of intercepted photosynthetically active radiation: an example from HAPEX-Sahel. *Journal of Hydrology* **188-189**:676-696.
- Hanan, N. P., S. D. Prince y A. Begue. 1995. Estimation of absorbed photosynthetically active radiation and vegetation net production efficiency using satellite data. *Agricultural and forest meteorology* **76**:259-276.
- Hassink, J. 1997. The capacity of soils to preserve organic C and N by their association with clay and silt particles. *Plant and Soil* **191**:77-87.
- Hazarika, M. K., Y. Yasuoka, A. Ito y D. Dye. 2005. Estimation of net primary productivity by integrating remote sensing data with an ecosystem model. *Remote Sensing of Environment* **94**:298-310.
- Heckathorn, S. A. y E. H. Delucia. 1996. Retranslocation of shoot nitrogen to rhizomes and roots in prairie grasses may limit loss of N to grazing and fire during drought. *Functional Ecology* **10**:396-400.
- Hedin, L. O., P. M. Vitousek y P. A. Matson. 2003. Nutrient losses over four million years of tropical forest development. *Ecology* **84**:2231-2255.
- Henderson, D., B. Ellert y M. Naeth. 2004. Grazing and soil carbon along a gradient of Alberta rangeland. *Journal of Range Management* **57**:402-410.
- Holben, B. 1986. Characteristics of maximum value composite images from temporal AVHRR data. *International Journal of Remote Sensing* **7**:1417-1434.

- Holland, E. A., F. J. Dentener, B. H. Braswell y J. M. Sulzman. 1999. Contemporary and pre-industrial global reactive nitrogen budgets. *Biogeochemistry* **46**:7-43.
- Houghton, J. T., Y. Ding, D. J. Griggs, M. Noguer, P. J. van der Linden y X. D. 2001. IPCC Third Assessment Report: Climate Change 2001. The Scientific Basis Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Cambridge University Press, UK.
- Hurlbert, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* **54**:187-211.
- Hunt, E. R. 1994. Relationship between woody biomass and PAR conversion efficiency for estimating net primary production from NDVI. *Int J RemSen* **15**:1725-1730.
- Hyvönen, R., G. I. Agren y E. Bosatta. 1998. Predicting long-term soil carbon storage from short-term information. *Soil Science Society of America Journal* **6**:1000-1005.
- INDEC. 1988. Censo Nacional Agropecuario 1988. Resultados generales. Instituto Nacional de Estadísticas y Censos, Buenos Aires.
- INTA-SAGYP. 1990. Atlas de suelos de la República Argentina, Bs. As.
- Jackson, R., B. Allen-Diaz, L. Oates y K. Tate. 2006. Spring-water Nitrate Increased with Removal of Livestock Grazing in a California Oak Savanna. *Ecosystems* **9**:254-267.
- Jackson, R. B., J. Canadell, J. R. Ehleringer, H. A. Mooney, O. E. Sala y E. D. Schulze. 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* **108**:389-411.
- Jacquemoud, S., C. Bacour, H. Poilve y J.-P. Frangi. 2000. Comparison of four radiative transfer models to simulate plant canopies reflectance: direct and inverse mode. *Remote Sensing Environment* **74**:471-481.
- James, M. E. y S. N. V. Kalluri. 1994. The pathfinder AVHRR land data set: an improved coarse resolution data set for terrestrial monitoring. *International Journal of Remote Sensing* **15**:3347-3363.
- Jenkinson, D. S., J. Meredith, J. I. Kinyamario, G. P. Warren, M. T. F. Wong, D. D. Harkness, R. Bol y K. Coleman. 1999. Estimating net primary production from measurements made on soil organic matter. *Ecology* **80**:2762-2773.
- Jobbagy, E. G. y R. B. Jackson. 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate an vegetation. *Ecological applications* **10**:423-436.
- Johnson, L. C. y J. R. Matchett. 2001. Fire and grazing regulate belowground processes in tallgrass prairie. *Ecology* **82**:3377-3389.
- Kaye, J. P., D. Binkley y C. Rhoades. 2003. Stable soil nitrogen accumulation and flexible organic matter stoichiometry during primary floodplain succession. *Biogeochemistry* **63**:1-22.
- Keeling, C. D., T. P. Whorf, M. Wahlen y J. van der Plicht. 1995. Interannual extremes in the rate of rise of atmospheric carbon dioxide since 1980. *Nature* **373**: 666-670.
- Knops, J. M. H., K. L. Bradley y D. A. Wedin. 2002. Mechanisms of plant species impacts on ecosystem nitrogen cycling. *Ecology Letters* **5**:454-466.
- Lal, R. 2003. Soil erosion and the global carbon budget. *Environment International* **29**:437-450.
- Lal, R. 2004a. Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science* **304**:1623-1627.

- Lal, R. 2004b. Soil carbon sequestration to mitigate climate change. *Geoderma* **123**:1-22.
- Lauenroth, W. K. 2000. Methods of estimating belowground net primary production. pp 58-69 *in* O. E. Sala, R. B. Jackson, H. A. Mooney, and R. W. Howarth, editors. *Methods in Ecosystem Science*. Springer-Verlag, New York.
- Lavado, R. S., J. O. Sierra y P. N. Hashimoto. 1995. Impact of grazing on soil nutrients in a Pampean grassland. *Journal Range Management* **49**:452-457.
- Lavado, R. S. y M. A. Taboada. 1985. Influencia del pastoreo sobre algunas propiedades químicas de un natracuol de la pampa deprimida. *Ciencia del Suelo* **3**:102-108.
- Le Roux, X., M. Bardy, P. Loiseau y F. Louault. 2003. Stimulation of soil nitrification and denitrification by grazing in grasslands: do changes in plant species composition matter? *Oecologia* **137**:417-425.
- Le Roux, X., H. Gauthier, A. Begue y H. Sinoquet. 1997. Radiation absorption and use by humid savanna grassland: assessment using remote sensing and modelling. *Agricultural and forest meteorology* **85**:117-132.
- Leon, R. J. C. y M. Oesterheld. 1982. Envejecimiento de pasturas implantadas en el norte de la Depresion del Salado. Un enfoque sucesional. *Revista de la Facultad de Agronomia* **3**:41-49.
- Liu, J., J. M. Chen, J. Cihlar y W. Chen. 2002. Net primary productivity mapped for Canada at 1-km resolution. *Global Ecology & Biogeography* **11**:115-129.
- Lockyer, D. R. y D. C. Whitehead. 1990. Volatilization of ammonia from cattle urine applied to grassland. *Soil. biology. & biochemistry*. **22**:1137-1142.
- Loiseau, P., F. Louault, X. Le Roux y M. Bardy. Does extensification of rich grasslands alter the C and N cycles, directly or via species composition? *Basic and Applied Ecology*, en prensa.
- Los, S. O., G. J. Collatz, P. J. Sellers, C. M. Malmstrom, T. S. Pollack, R. S. DeFries, L. Bounoua, M. T. Parris, C. J. Tucker y D. A. Dazlich. 2000. A Global 9-yr biophysical land surface dataset from NOAA AVHRR data. *Journal of Hydrometeorology* **1**:183-199.
- Lovell, R. y S. Jarvis. 1996. Effects of urine on soil microbial biomass, methanogenesis, nitrification and denitrification in grassland soils. *Plant and Soil* **186**:265-273.
- Manley, J. T., G. E. Schuman, J. D. Reeder y R. H. Hart. 1995. Rangeland soil carbon and nitrogen responses to grazing. *Journal of soil and water conservation* **50**:294:299.
- Manly, B. J. F. 1997. Randomization, bootstrap and monte carlo methods in biology., 2nd edition. Chapman and Hall, London.
- Matsushita, B. y M. Tamura. 2002. Integrating remotely sensed data with an ecosystem model to estimate net primary productivity in East Asia. *Remote Sensing of Environment* **81**:58-66.
- Mclauchlan, K. K., S. E. Hobbie y W. M. Post. 2006. Conversion from agriculture to grassland builds soil organic matter on decadal timescales. *Ecological applications* **16**:143-153.
- McNaughton, S., F. Banyikwa y M. McNaughton. 1997. Promotion of the cycling of diet-enhancing nutrients by African grazers. *Science* **278**:1798-1800.
- McNaughton, S., O. Sala y M. Oesterheld. 1993. Comparative ecology of African and South American arid to subhumid ecosystems. pp 548-567 *in* P. Goldblatt, editor. *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven.

- McNaughton, S. J., F. F. Banyikwa y M. M. McNaughton. 1998. Root biomass and productivity in a grazing ecosystem. *The Serengeti. Ecology* **79**:587-592.
- McNaughton, S. J., M. Oesterheld, D. A. Frank y K. J. Williams. 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature* **341**:142-144.
- Medlyn, B., D. Barrett, J. Landsberg, P. Sands y R. Clement. 2003. Conversion of canopy intercepted radiation to photosynthate: review of modelling approaches for regional scales. *Functional Plant Biology* **30**:153-169.
- Melillo, J. M., P. A. Steudler, J. D. Aber, K. Newkirk, H. Lux, F. P. Bowles, C. Catricala, A. Magill, T. Ahrens y S. Morrisseau. 2002. Soil Warming and Carbon-Cycle Feedbacks to the Climate System. *Nature* **298**:2173-2176.
- Menke, J. y G. E. Bradford. 1992. Rangelands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **42**:141-163.
- MGAP. 1979. Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca, Montevideo, Uruguay.
- MGAP. 1994. Censo General Agropecuario 1990. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca, Dirección de Estadísticas Agropecuarias, Montevideo, Uruguay.
- Mikhailova, E. A., R. B. Bryant, D. J. R. Cherney, C. J. Post y I. I. Vassenev. 2000. Botanical composition, soil and forage quality under different management regimes in Russian grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **80**:213-226.
- Milchunas, D. G. y W. K. Lauenroth. 1989. 3-Dimensional distribution of plant biomass in relation to grazing and topography in the shortgrass prairie. *Oikos* **55**:82-86.
- Milchunas, D. G. y W. K. Lauenroth. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* **63**:327-366.
- Milchunas, D. G., O. E. Sala y W. K. Lauenroth. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist* **132**:87-106.
- Monteith, J. L. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology* **9**:747-766.
- Moreau, S., R. Bosseno, X. F. Gu y F. Baret. 2003. Assessing the biomass dynamics of Andean bofedal and totora high-protein wetland grasses from NOAA/AVHRR. *Remote Sensing of Environment* **85**:516-529.
- Morras, H. J. M. 1983. Composición química de las aguas de lluvia en el área de Castelar (provincia de Buenos Aires). *IDIA Enero-Abril*:24-29.
- Murty, D., M. U. F. Kirschbaum, R. E. Mcmurtrie y H. Mcgilvray. 2002. Does conversion of forest to agricultural land change soil carbon and nitrogen? a review of the literature. *Global Change Biology* **8**:105-123.
- Myneni, R. B., S. Hoffman, Y. Knyazikhin, J. L. Privette, J. Glassy, Y. Tian, Y. Wang, X. Song, Y. Zhang, G. R. Smith, A. Lotsch, M. Friedl, J. T. Morisette, P. Votava, R. R. Nemani y S. W. Running. 2002. Global products of vegetation leaf area and fraction absorbed PAR from year one of MODIS data. *Remote Sensing of Environment* **83**:214-231.
- Myneni, R. B., R. R. Nemani y S. W. Running. 1997. Estimation of Global Leaf Area Index and Absorbed Par Using Radiative Transfer Models. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* **35**:1380-1393.
- Neff, J. C., R. L. Reynolds, M. J. Belnap y P. Lamothe. 2005. Multi-decadal impacts of grazing on soil physical and biogeochemical properties in southeast Utah. *Ecological applications* **15**:87-95.

- Neff, J. C., A. R. Townsend, G. Gleixner, S. J. Lehman, J. Turnbull y W. D. Bowman. 2002. Variable effects of nitrogen additions on the stability and turnover of soil carbon. *Nature* **419**:915 - 917.
- Nemani, R. R., C. D. Keeling, H. Hashimoto, W. M. Jolly, S. C. Piper, C. J. Tucker, R. Myrneni y S. W. Running. 2003. Climate-Driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science* **300**:1560-1563.
- Nouvellon, y., D. Lo Seen, S. Rambal, A. Bégué, M. S. Moran, Y. Kerr y J. Qi. 2000. Time course of radiation use efficiency in a shortgrass ecosystem: consequences for remotely sensed estimation of primary production. *Remote Sensing of Environment* **71**:43-55.
- Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* **164**:262-270.
- Oesterheld, M., C. Di Bella y K. Herdiles. 1998. Relation between NOAA-AVHRR satellite data and stocking rate of rangelands. *Ecological applications* **8**:207-212.
- Oesterheld, M. y R. J. León. 1987. El envejecimiento de las Pasturas Implantadas: su efecto en la productividad primaria. *Turrialba* **37**:29-35.
- Oesterheld, M., J. Loreti, M. Semmartin y J. Paruelo. 1999. Grazing, fire, and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. pp 287-306 *in* L. Walker, editor. *Ecosystems of disturbed ground*. Elsevier, Amsterdam.
- Oesterheld, M., O. E. Sala y S. J. McNaughton. 1992. Effect of Animal Husbandry on Herbivore-Carrying Capacity at a Regional Scale. *Nature*. **356**:234-236.
- Olmos, F. 1994. Pasturas naturales en la Región Noreste. *in* M. Carambula, D. Vaz Martins, and E. Indarte, editors. *Pasturas y producción animal en áreas de ganadería extensiva*. INIA- Serie Técnica 13, Montevideo, Uruguay.
- Olofsson, J. y L. Oksanen. 2002. Role of litter decomposition for the increased primary production in areas heavily grazed by reindeer: a litterbag experiment. *Oikos* **96**:507-515.
- Parton, W. J. y P. E. Rasmussen. 1994. Long-term effects of crop management in wheat-fallow. II CENTURY model simulations. *Soil Science Society of America Journal* **58**:530-536.
- Parton, W. J., D. S. Schimel, C. V. Cole y D. S. Ojima. 1987. Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains Grasslands. *Soil Science Society of American Journal* **51**:1173-1179.
- Parton, W. J., M. O. Scurlock, D. S. Ojima, T. G. Gilmanov, R. J. Scholes, D. S. Schimel, T. Kirchner, J. C. Menaut, T. Seastedt, E. Garcia Moya, A. Kamnalrut y J. I. Kinyamario. 1993. Observations and modeling of biomass and soil organic matter dynamics fro the grassland biome worldwide. *Global Biogeochemical Cycles* **7**:785-809.
- Paruelo, J. M., H. E. Epstein, W. K. Lauenroth y I. C. Burke. 1997. ANPP estimates from NDVI for the Central Grassland region of the US. *Ecology* **78**:953-958.
- Paruelo, J. M., M. F. Garbulsky, J. P. Guerschman y E. G. Jobbágy. 2004. Two decades of Normalized Difference Vegetation Index changes in South America: identifying the imprint of global change. *International Journal of Remote Sensing* **25**:2793-2806.
- Paruelo, J. M., J. P. Guerschman y S. R. Veron. 2005. Cambios en el patrón espacial de uso de la tierra en Argentina. *Ciencia Hoy* **15**.

- Paruelo, J. M., E. G. Jobbágy, O. E. Sala, W. K. Lauenroth y I. c. Burke. 1998. Functional and structural convergence of temperate grassland and shrubland ecosystems. *Ecological applications* **8**:194-206.
- Paruelo, J. M., W. K. Lauenroth, I. C. Burke y O. E. Sala. 1999. Grassland precipitation use efficiency varies across a resource gradient. *Ecosystems* **2**:64-68.
- Paruelo, J. M., M. Oesterheld, C. M. Di Bella, M. Arzadum, J. Lafontaine, M. Cahuepé y C. M. Rebella. 2000a. Estimation of primary production of subhumid rangelands from remote sensing data. *Applied Vegetation Science* **3**:189-195.
- Paruelo, J. M., M. Oesterheld, M. Di Bella, M. Arzadum, J. Lafontaine, M. Cahuepé y C. M. Rebella. 2000b. Estimation of primary production of subhumid rangelands from remote sensing data. *Applied vegetation science* **3**:189-195.
- Perelman, S. B., R. J. C. León y M. Oesterheld. 2001. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* **89**:562-577.
- Petersen, S. O., S. Stamatidis y C. Christofides. 2005. Short-term nitrous oxide emissions from pasture soil as influenced by urea level and soil nitrate. *Plant and Soil* **267**:117-127.
- Pillar, V. D. P. y F. L. F. Quadros. 1997. Grasslands-forest boundaries in southern Brazil. *Coenoses* **12**:119-126.
- Piñeiro, G., J. M. Paruelo, E. G. Jobbágy, M. Oesterheld y R. B. Jackson. 2003. Long term grazing impacts on carbon and nitrogen soil particle size fractions in South American grasslands. *in* 89th Meeting of the Ecological Society of America. ESA, Savannah, Georgia, USA.
- Piñeiro, G., S. B. Perelman, J. P. Guerschman y J. M. Paruelo. Enviado. Evaluating models: observed vs. predicted or predicted vs. observed. *Ecology*.
- Post, W. M. y K. C. Kwon. 2000. Soil carbon sequestration and land-use change: processes and potential. *Global Change Biology* **6**:317-327.
- Potter, C. S., S. Klooster y V. Brooks. 1999. Interannual variability in terrestrial net primary production: exploration of trends and controls on regional to global scales. *Ecosystems* **2**:36-48.
- Potter, C. S., J. T. Randerson, C. B. Field, P. A. Matson, P. M. Vitousek, H. A. Mooney y S. A. Klooster. 1993. Terrestrial ecosystem production: a process model based on global satellite and surface data. *Global Biogeochemical Cycles* **7**:811-841.
- Potter, K., J. Daniel, W. Altom y H. Torbert. 2001. Stocking rate effect on soil carbon and nitrogen in degraded soils. *Journal of soil and water conservation* **56**:233-236.
- Poulton, P. R., E. Pye, P. R. Hargreaves y D. S. Jenkinson. 2003. Accumulation of carbon and nitrogen by old arable land reverting to woodland. *Global Change Biology* **9**:942-955.
- Prince, S. D. 1991a. A model of regional primary production for use with coarse resolution satellite data. *International Journal of Remote Sensing* **12**:1313-1330.
- Prince, S. D. 1991b. Satellite remote sensing of primary production: comparison of results for Sahelian grasslands 1981-1988. *International Journal of Remote Sensing* **12**:1301-1311.
- Pucheta, E., I. Bonamici, M. Cabido y S. Díaz. 2004. Below-ground biomass and productivity of a grazed site and a neighboring ungrazed enclosure in a grassland in central Argentina. *Austral Ecology* **29**:201-208.

- Quadros, F. L. F. d. y V. D. P. Pillar. 2001. Vegetation dynamics of natural grassland under treatments of burning and grazing. *Ciência Rural* **31**:863-868.
- Ramankutty, N., J. A. Foley y N. J. Olejniczak. 2002. People on the Land: Changes in Global Population and Croplands during the 20th Century. *Ambio* **31**:251-257.
- Rassmusen, M. S. 1998. Developing simple, operational, consistent NDVI-vegetation models by applying environmental and climatic information. Part I: Assessment of net primary production. *International Journal of Remote Sensing* **19**:97-117.
- Rawls, W. 1983. Estimating soil bulk density from particle size analysis and organic matter content. *Soil Science Society of America Journal* **135**:123-125.
- Reeder, J. D., G. E. Schuman, J. A. Morgan y D. R. Lecain. 2004. Response of Organic and Inorganic Carbon and Nitrogen to Long-Term Grazing of the Shortgrass Steppe. *Environmental Management* **33**:485-495.
- Reeves, M. C., J. C. Winslow y S. W. Running. 2001. Mapping Weekly Rangeland Vegetation Productivity Using MODIS Algorithms. *J. Range Manage.* **54**:90-105.
- Reich, P. B., D. Tilman, S. Naeem, D. S. Ellsworth, J. Knops, J. Craine, D. Wedin y J. Trost. 2004. Species and functional group diversity independently influence biomass accumulation and its response to CO₂ and N. *Proceedings of the National Academy of Science* **101**:10101-10106.
- Ridao, E., J. Conde y I. Mínguez. 1998. Estimating fAPAR from nine vegetation indices for irrigated and nonirrigated faba bean and semileafless pea canopies. *Remote Sensing of Environment* **66**:87-100.
- Ritchie, M. E., D. G. Tilman y M. H. Knops. 1998. Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. *Ecology* **79**:165-177.
- Rodríguez, C., E. Leoni, F. Lezama y A. I. Altesor. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science* **14**:433-440.
- Roujean, J.-L. y F.-M. Breon. 1995. Estimating PAR absorbed by vegetation from bidirectional reflectance measurements. *Remote Sensing of Environment* **51**:375-384.
- Roxburgh, S. H., S. L. Berry, T. N. Buckley, B. Barnes y M. L. Roderick. 2005. What is NPP? Inconsistent accounting of respiratory fluxes in the definition of net primary production. *Functional Ecology* **19**:378-382.
- Ruimy, A., L. Kergoat, A. Bondeau y T. P. O. T. P. N. M. Intercomparison. 1999. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): analysis of differences in light absorption and light-use efficiency. *Global Change Biol* **5**:56-64.
- Ruimy, A., B. Saugier y G. Dedieu. 1994. Methodology for the estimation of terrestrial net primary production from remotely sensed data. *Journal of Geophysical Research* **99**:5263-5283.
- Running, S. W., R. R. Nemani, F. A. Heinsch, M. Zhao, M. C. Reeves y H. Hashimoto. 2004. A Continuous Satellite-Derived Measure of Global Terrestrial Primary Production. *BioScience* **54**:547-560.
- Running, S. W., P. E. Thornton, R. R. Nemani y J. M. Glassy. 2001. Global terrestrial gross and net primary productivity from the earth observing system. pp 44-57 in O. E. Sala, R. B. Jackson, H. A. Mooney, and R. W. Howarth, editors. *Methods in ecosystem science*. Springer Verlag, New York.

- Rusch, G. y M. Oesterheld. 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed pampas grassland. *Oikos* **78**:519-526.
- Sala, O., V. Deregibus, T. Schlichter y H. Alippe. 1981. Productivity dynamics of a native temperate grassland in Argentina. *Journal of Range Management* **34**:48-51.
- Sala, O. E. 1988. The effect of herbivory on vegetation structure. pp 317-330 *in* M. J. A. Werger, P. J. M. van der Aart, H. J. Daring, and J. T. A. Verboeven, editors. *Plant form and vegetation structure*. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Sala, O. E., M. E. Biondini y W. K. Lauenroth. 1988a. Bias in estimates of primary production: an analytical solution. *Ecological Modelling* **44**:43-55.
- Sala, O. E., W. J. Parton, L. A. Joyce y W. K. Lauenroth. 1988b. Primary Production of the central grassland region of the United States. *Ecology* **69**:40-45.
- Schlesinger, W. H. 1991. *Biogeochemistry. An analysis of global change*, 2 edition. Academic Press, San Diego.
- Scholefield, D., K. C. Tyson, E. A. Garwood, A. C. Armstrong, J. Hawkins y A. C. Stone. 1993. Nitrate Leaching from Grazed Grassland Lysimeters -Effects of Fertilizer Input, Field Drainage, Age of Sward and Patterns of Weather. *Journal of Soil Science* **44**:601-613.
- Schuman, G. E., H. H. Janzen y J. E. Herrick. 2002. Soil carbon dynamics and potential carbon sequestration by rangelands. *Environmental Pollution* **116**:391-396.
- Schuman, G. E., J. D. Reeder, J. T. Manley, R. H. Hart y W. A. Manley. 1999. Impact of grazing management on the carbon and nitrogen balance of a mixed-grass rangeland. *Ecological applications* **9**:65-71.
- Scurlock, J. M. O., K. Johnson y R. J. Olson. 2002. Estimating net primary productivity from grassland biomass dynamics measurements. *Global Change Biology* **8**:736-753.
- Seaquist, J. W., L. Olsson y J. Ardöc. 2003. A remote sensing-based primary production model for grassland biomes. *Ecological Modelling* **169**:131-155.
- Seastedt, T. R. 1995. Soil systems and nutrient cycles of the north American prairie. pp 157-174 *in* A. Joern and K. Keeler, editors. *The Changing Prairie. North American grasslands*. Oxford Univ. Press, New York.
- Sellers, P. J. 1987. Canopy reflectance, Photosynthesis, and Transpiration. II. The role of biophysics in the linearity of their interdependence. *Remote Sens Environ* **21**:143-183.
- Sellers, P. J., J. A. Berry, G. J. Collatz, C. B. Field y F. G. Hall. 1992. Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration. III. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme. *Remote Sensing of Environment* **42**:187-216.
- Sellers, P. J., C. J. Tucker, G. J. Collatz, S. O. Los, C. O. Justice, D. A. Dazlich y D. A. Randall. 1994. A global 1° by 1° NDVI data set for climate studies. Part 2: The generation of global fields of terrestrial biophysical parameters from the NDVI. *International Journal of Remote Sensing* **15**:3519-3545.
- Semmartin, M. y M. Oesterheld. 2001. Effects of grazing pattern and nitrogen availability on primary production. *Oecologia* **126**:225-230.
- Semmartin, M., M. Oyarzabal, J. Loreti y M. Oesterheld. 2006. Controls of primary productivity and nutrient cycling in a temperate grassland with year-round production. *Austral Ecology*, en prensa.

- Shearer, G., and D. Kohl., 1986. N₂ fixation in field settings: Estimations based on natural 15-N abundance. *Australian Journal of Plant Physiology* **13**:699–756.
- Smith, E. P. y K. A. Rose. 1995. Model goodness-of-fit analysis using regression and related techniques. *Ecological Modelling* **77**:49-64.
- Smith, M.-L., S. V. Ollinger, M. E. Martin, J. D. Aber, R. A. Hallett y C. L. Goodale. 2002. Direct estimation of aboveground forest productivity through hyperspectral remote sensing of canopy nitrogen. *Ecological applications* **12**:1286–1302.
- Smoliak, S., J. F. Dormaar y A. Johnston. 1972. Long-term Grazing Effects on Stipa-Bouteloua Prairie Soils. *Journal of Range Management* **25**:246-250.
- Soriano, A. 1992. Rio de La Plata Grasslands. pp 367-407 in R. T. Coupland, editor. *Ecosystems of the world 8A. Natural Grasslands. Introduction and western hemisphere*. Elsevier, Amsterdam.
- Steven, M. D., T. J. Malthus, F. Baret, H. Xu y M. J. Chopping. 2003. Intercalibration of vegetation indices from different sensor systems. *Remote Sensing of Environment* **88**:412-422.
- Taboada, M. A. y R. S. Lavado. 1988. Grazing effects on the bulk density in a Natraquoll of the Flooding Pampa of Argentina. *Journal of Range Management* **41**:500-503.
- Throop, H. L., E. A. Holland, W. J. Parton, D. S. Ojima y C. A. Keough. 2004. Effects of nitrogen deposition and insect herbivory on patterns of ecosystem-level carbon and nitrogen dynamics: results from the CENTURY model. *Global Change Biol* **10**:1092-1105.
- Tiessen, H., E. Cuevas y P. Chacon. 1994. The role of soil organic matter in sustaining soil fertility. *Nature* **371**:783-785.
- Torn, M. S., S. E. Trumbore, O. A. Chadwick, P. M. Vitousek y D. M. Hendricks. 1997. Mineral control of soil organic carbon storage and turnover. *Nature* **389**:170-173.
- Tucker, C. J., C. V. Vanpraet, M. J. Sharman y G. Van Ittersum. 1985. Satellite remote sensing of total herbaceous biomass production in the Senegalese Sahel: 1980-1984. *Remote Sensing of Environment* **17**:233-249.
- Turner, D. P., S. T. Gower, W. B. Cohen, M. Gregory y T. K. Maiersperger. 2002. Effects of spatial variability in light use efficiency on satellite-based NPP monitoring. *Remote Sensing of Environment* **80**:397-405.
- Verchot, L. V., P. M. Groffman y D. A. Frank. 2002. Landscape versus ungulate control of gross mineralization and gross nitrification in semi-arid grasslands of Yellowstone National Park. *Soil Biology & Biochemistry* **34**:1691–1699.
- Verhoef, W. 1984. Light scattering by leaf layers with applications to canopy reflectance modelling: the SAIL model. *Remote Sensing of Environment* **16**:125-141.
- Viglizzo, E. F., A. J. Pordomingo, M. G. Castro, F. A. Lertora y J. N. Bernardos. 2004. Scale-dependent controls on ecological functions in agroecosystems of Argentina. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **101**:39-51.
- Viglizzo, E. F., Z. E. Roberto, F. Lertora, E. L. Gay y J. Bernardos. 1997. Climate and land-use change in field-crop ecosystems of Argentina. *Agriculture Ecosystems & Environment* **66**:61-70.
- Vitousek, P. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist* **119**:553-572.

- Vitousek, P. M. 1994. Beyond global warming: Ecology and global change. *Ecology* **75**:1861-1876.
- Vitousek, P. M., J. D. Aber, R. W. Howarth, G. E. Likens, P. A. Matson, D. W. Schindler, W. H. Schlesinger y D. G. Tilman. 1997a. Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological applications* **7**:737-750.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco y J. M. Melillo. 1997b. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* **277**:494-499.
- Vivanco, L. 2003. Global change impacts on litter decomposition: experimental manipulation of UVB radiation, biotic activity and soil carbon and nitrogen in Patagonia, Argentina. *in* International Young Scientists' Global Change Conference., Trieste, Italy.
- Vivanco, L. y A. T. Austin. 2001. Efectos de la biodiversidad sobre la descomposición: Gramíneas de pastizales de América del norte y del sur. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Weiguo, L., A. Zisheng, Z. Weijian, M. J. Head y C. Delin. 2003. Carbon isotope and C/N ratios of suspended matter in rivers: an indicator of seasonal change in C4/C3 vegetation. *Applied Geochemistry* **18**:1241-1249.
- Welker, J. M., J. T. Fahnestock, K. L. Povirk, C. J. Bilbrough y R. E. Piper. 2004. Alpine Grassland CO₂ Exchange and Nitrogen Cycling: Grazing History Effects, Medicine Bow Range, Wyoming, U.S.A. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **36**:11-20.
- Whitehead, D. C. y N. Raistrick. 1993. The Volatilization of Ammonia from Cattle Urine Applied to Soils as Influenced by Soil Properties. *Plant. Soil.* **148**:43-51.
- Wylie, B. K., D. J. Mayer, L. L. Tieszen y S. Mannel. 2002. Satellite mapping of surface biophysical parameters at the biome scale over North American grasslands. A case of study. *Remote Sensing of Environment* **79**:266-278.
- Xie, Y. y R. Wittig. 2004. The impact of grazing intensity on soil characteristics of *Stipa grandis* and *Stipa bungeana* steppe in northern China (autonomous region of Ningxia). *Acta Oecologica* **25**:197-204.
- Zheng, X., C. Fu, X. Xu, X. Yan, Y. Huang, S. Han, F. Hu y G. Chen. 2002. The Asian nitrogen cycle case study. *Ambio* **31**:79-87.

APENDICE I

Información accesoria a las simulaciones realizadas con el modelo CENTURY en el Capítulo 3.

Basado en la información suplementaria del artículo: Piñeiro Gervasio, José María Paruelo y Martín Oesterheld. 2006. Potential long-term impacts of livestock introduction on carbon and nitrogen cycling in grasslands of Southern South America. *Global Change Biology*, 12: 1267-1284.

1. Parámetros de los sitios

Tabla A.11. Parámetros del modelo usados para cada sitio.

<i>Propiedades</i>	<i>Sitios</i>										
	Ta	Tr	Sa	Co	Ca	Pe	Ph	Do	Ty	Pi	As
Unidad de suelo ¹	Ta	LCh	QCh	CñN	TI-Rd	MIT-C-1	MJ:a g 11	Mlac 20	MIT c-28	MKt c-5	DDT c-11
Escurrimiento ²	si	no	si	si	si	si	no	no	si	no	no
Pendiente ³	8	0.5	6	6	2	2.5	0.5	1	2.5	0.5	1
Nlayer ⁴	6	6	1	6	3	7	5	5	3	4	3
Nlaypg ⁴	4	6	1	5	2	6	4	4	2	3	2
Drain ⁴	0.3	0.15	0.9	0.75	0.75	0.66	0.6	0.33	0.66	0.66	0.6
Basef ⁴	0.9	0.3	0.9	0.9	0.9	0.9	0.3	0.3	0.9	0.3	0.3
Storm ⁴	0.9	0.4	0.9	0.9	0.9	0.9	0.4	0.4	0.9	0.4	0.7
Swflag ⁴	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
pH del suelo	5.3	6	5.9	7	6.6	5.8	7	8.2	6.6	7	8.2

¹ Unidades de suelo (MGAP 1979, INTA-SAGYP 1990). Cada unidad de suelo incluye varios tipos de suelos. Se tomaron del suelo dominante de la unidad los valores de textura, profundidad de horizonte y otras características.

² Estimación del escurrimiento basada en la pendiente, la capacidad de retención de agua y los eventos de lluvia. Si, significa que en ese suelo se realizaron cálculos para estimar el escurrimiento superficial.

³ Pendiente promedio de la unidad de suelo (%).

⁴ Parámetros de agua y suelo de CENTURY. Por una descripción de cada parámetro consultar <http://www.nrel.colostate.edu/projects/century5>

2. Asignación de valores a los parámetros del modelo y supuestos establecidos en la simulación base

Parámetros para simular la vegetación

Debido a que la composición de especies originaria de la región no se conoce con exactitud, se realizó la simulación básica suponiendo una composición de especies similar a la actual para cada sitio. Para estimar los parámetros del modelo, se utilizó la proporción de especies C₃ y de C₄ de cada sitio (ver Tabla 3.1), informada por Paruelo et al. (1998) y Perelman et al. (2001). Las leguminosas nativas son un componente menor de estos pastizales y probablemente no juegan un papel importante en la fijación biológica de N (Perelman et al. 2001, Formoso y Colucci 2003, Altessor et al. 2005). La abundancia relativa de arbustos es generalmente menor al 20% y a menudo nula. En base a las relaciones C₄/C₃ presentadas en la Tabla 3.1, se estimó la productividad máxima y las temperaturas óptimas para el crecimiento de la vegetación en cada sitio (Tabla A.1.2). La relación raíz/tallo y los contenidos de lignina de la vegetación se estimaron mediante ecuaciones de CENTURY y datos de precipitación de cada sitio. Los contenidos de lignina en la vegetación estimados por el modelo fueron similares a los pocos datos

locales disponibles (Vivanco y Austin in preparation). La volatilización de N de la vegetación senescente y la máxima y mínima relación C/N de los tallos y raíces fue estimada a partir de los parámetros desarrollados para los pastizales altos de Norte América por Metherell et al. (1993). Estos pastizales son similares en funcionamiento y estructura a los del Río de la Plata (Paruelo et al. 1995, Paruelo et al. 1998). Las tasas de senescencia de los tallos y hojas y los parámetros de retraslocación de nutrientes fueron estimados para cada sitio en base a datos publicados de las variaciones a lo largo del año de la biomasa viva, muerta en pie y la broza (Sala et al. 1981, Oesterheld y León 1987, Altesor et al. 2005)(Tabla A.1.3).

Tabla A.1.2. Parámetros de CENTURY utilizados en la “simulación base” para simular la productividad máxima y las temperaturas óptimas de crecimiento vegetal para cada proporción de especies (C₄/C₃).

<i>Composición de especies C₄/C₃</i>					
<i>Parámetro</i>	100/0	75/25	50/50	25/75	0/100
prdx(1)	300	300	300	270	240
ppdf(1)	30	27	22	18	15
ppdf(2)	45	45	38	35	32
ppdf(3)	1	1	0.3	1.2	1
ppdf(4)	2.5	3.0	5.0	3.0	3.5

Por una descripción de cada parámetro y unidades, consultar <http://www.nrel.colostate.edu/projects/century5>

Tabla A.1.3. Parámetros utilizados en la simulación base para simular la retranslocación de nutrientes y las tasas de muerte de tallos y raíces en cada sitio

<i>Sítios</i>											
<i>Parámetro</i>	Ta	Tr	Sa	Co	Ca	Pe	Ph	Do	Ty	Pi	As
fsdeth(1)	0.2	0.3	0.2	0.2	0.3	0.3	0.2	0.2	0.2	0.1	0.1
fsdeth(2)	0.4	0.4	0.4	0.4	0.4	0.4	0.4	0.4	0.4	0.4	0.4
fsdeth(3)	0.2	0.35	0.2	0.25	0.35	0.4	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
fsdeth(4)	60	50	50	50	50	50	50	50	40	40	30
fallrt	0.2	0.3	0.2	0.2	0.25	0.3	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1
rdr	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05

Por una descripción de cada parámetro y unidades, consultar <http://www.nrel.colostate.edu/projects/century5>

Parámetros para simular el pastoreo

A pesar de que no existen estudios detallados, es muy probable que los PRP hayan sido pastoreados por ungulados nativos durante la formación del suelo (Soriano 1992). El venado de la pampas (*Ozotoceros bezoarticus*) era probablemente el herbívoro nativo más abundante y extendido (Vervoorst 1967, Soriano 1992, Vidart 2000). En las simulaciones del modelo se supuso que los

herbívoros nativos y los domésticos consumen una proporción de material verde/seco de 4 (Formoso 1993). En el modelo la digestibilidad de la biomasa consumida varió según la proporción de especies C_4/C_3 presentes en cada sitio. Las pérdidas de N promovidas por los herbívoros (principalmente por la volatilización y lixiviación desde los parches de orina y heces) fueron consideradas como un 20% del N consumido (Lockyer y Whitehead 1990, Whitehead y Raistrick 1993). La presión de pastoreo de los herbívoros nativos fue estimada a partir de Oesterheld et al., (1992). La presión de pastoreo de los herbívoros domésticos fue 0 en el año 1600 y aumentó siguiendo una curva de crecimiento logística hasta el año 1900. A partir de ese año la carga se mantuvo constante en valores estimados para cada sitio en función de su PPNA (Oesterheld et al. 1992). A partir de esta información se confeccionaron cuatro archivos de pastoreo para realizar las simulaciones en el modelo. Por consiguiente, cuatro aumentos discretos en la presión de pastoreo de los herbívoros domésticos fueron simulados en el año 1600, 1700, 1800 y 1900 (ver Tabla A.1.4).

No se simularon efectos directos del pastoreo sobre la PPNA o sobre la relación raíz/tallo. El modelo CENTURY permite simular efectos directos del pastoreo sobre la PPNA (reducciones o incrementos). La evidencia empírica recabada en los PRP muestra aumentos o disminuciones en la PPNA por efecto del pastoreo (Rusch y Oesterheld 1997, Semmartin y Oesterheld 2001, Altesor et al. 2005), por lo que se escogió no incluir efectos directos del pastoreo sobre la PPNA en las simulaciones. En las simulaciones los efectos del pastoreo sobre la PPNA ocurrieron por otros mecanismos como la disponibilidad de nitrógeno, el sombreado, cambios en la temperatura del suelo, etc. Con respecto a las relación raíz/tallo, las evidencias disponibles, tanto locales (Doll y Deregibus 1986) como de otros pastizales del mundo (Milchunas y Lauenroth 1989, McNaughton et al. 1998) no mostraron un único patrón de cambio. Debido a esto, se decidió que la relación raíz/tallo varié en las simulaciones solamente en función de la temperatura de sitio (Parton et al. 1993).

Tabla A.1.4. Parámetros utilizados en la simulación base para representar el pastoreo.

Sitios											
Parámetros	Ta	Tr	Sa	Co	Ca	Pe	Ph	Do	Ty	Pi	As
<i>Herbívoros nativos</i>											
Parámetros usados desde el año -8000 a el año 1600											
FLGREM	0.0036	0.0104	0.0038	0.0039	0.0069	0.0117	0.0060	0.0061	0.0034	0.0047	0.0032
FDGREM	0.0004	0.0012	0.0005	0.0005	0.0008	0.0013	0.0007	0.0007	0.0004	0.0006	0.0005
GFCRET	0.4	0.363	0.363	0.325	0.325	0.325	0.325	0.325	0.288	0.288	0.288
GRET	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8
GREZEFF	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FECF	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
FECLIG	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25
<i>Herbívoros domésticos</i>											
Parámetros usados desde el año 1600 al año 1700						Pastoreo 1					
FLGREM	0.0102	0.0330	0.0108	0.0119	0.0210	0.0356	0.0151	0.0179	0.0102	0.0123	0.0104
FDGREM	0.0013	0.0041	0.0015	0.0016	0.0026	0.0044	0.0018	0.0023	0.0014	0.0017	0.0018
GFCRET	0.4	0.363	0.363	0.325	0.325	0.325	0.325	0.325	0.288	0.288	0.288
GRET	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8
GREZEFF	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FECF	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
FECLIG	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25
Parámetros usados desde el año 1700 al año 1800						Pastoreo 2					
FLGREM	0.0360	0.1106	0.0366	0.0383	0.0724	0.1256	0.0627	0.0614	0.0342	0.0460	0.0316
FDGREM	0.0055	0.0169	0.0062	0.0066	0.0111	0.0192	0.0096	0.0101	0.0058	0.0079	0.0059
GFCRET	0.4	0.363	0.363	0.325	0.325	0.325	0.325	0.325	0.288	0.288	0.288
GRET	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8
GREZEFF	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FECF	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
FECLIG	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25
Parámetros usados desde el año 1800 al año 1900						Pastoreo 3					
FLGREM	0.083	0.248	0.083	0.085	0.144	0.280	0.144	0.137	0.077	0.102	0.078
FDGREM	0.023	0.064	0.025	0.027	0.033	0.072	0.039	0.043	0.024	0.032	0.018
GFCRET	0.4	0.363	0.363	0.325	0.325	0.325	0.325	0.325	0.288	0.288	0.288
GRET	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8
GREZEFF	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FECF	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
FECLIG	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25
Parámetros usados desde el año 1900 al año 1970						Pastoreo 4					
FLGREM	0.104	0.322	0.100	0.104	0.210	0.365	0.182	0.167	0.099	0.125	0.096
FDGREM	0.043	0.134	0.041	0.052	0.088	0.152	0.076	0.084	0.056	0.063	0.024
GFCRET	0.4	0.363	0.363	0.325	0.325	0.325	0.325	0.325	0.288	0.288	0.288
GRET	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8
GREZEFF	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FECF	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
FECLIG	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25	0.25

Por una descripción de cada parámetro y unidades, consultar <http://www.nrel.colostate.edu/projects/century5>

Parámetros para simular la deposición y fijación de nitrógeno

Las entradas de nitrógeno al ecosistema fueron consideradas constantes para toda simulación y dependientes de la precipitación de cada sitio. Estudios locales han estimado las tasas de deposición atmosféricas de N entre 7.0 a 19.7 Kg/ha para sitios con casi 1000 mm de lluvia (De Hein et al. 1981, Lavado 1983, Morras 1983). En estos estudios no se detalla el método de recolección de lluvia utilizado, pero suponemos que los estudios fueron realizados dejando colectores en el campo y recogiendo los mismos luego de cada evento de lluvia, por lo que las mediciones incluyen las deposiciones secas de N así como las húmedas. Basado en estos datos, modificamos los parámetros de deposición de N de CENTURY a los siguientes valores: EPNFA(1)=0.21 y EPNFA(2)=0.0109. No existen datos medidos de la magnitud de la fijación no simbiótica del N en la región, pero algunos investigadores sostienen que estas deben ser muy escasas (R. Alvarez, comunicación personal). En nuestras simulaciones no consideramos ingresos de N al ecosistema por fijación no simbiótica.

3. Parámetros utilizados en el análisis de sensibilidad

Parámetros para simular los cambios en la composición de especies

Los cambios ocasionados por el pastoreo en la composición de especies han sido analizados en la región comparando sitios clausurados al pastoreo con sitios pastoreados adyacentes (Sala et al. 1986, Chaneton et al. 1988, Altesor et al. 1998, Perelman et al. 2001, Altesor et al. 2005). Estos estudios muestran que los efectos del pastoreo no son iguales en toda la región de los PRP. En las Pampas Argentinas, el pastoreo promueve la invasión de dicotiledóneas exóticas (Sala et al. 1986, Rusch y Oesterheld 1997) y en conjunto con la precipitación determina la abundancia relativa de especies exóticas (Chaneton et al. 2002). Este cambio en la biodiversidad provocado por el pastoreo es importante solo en términos de la presencia de especies (la riqueza), pero no en términos de la cobertura o abundancia relativa de las especies (Chaneton et al. 2002). Con respecto a los cambios en la cobertura, la abundancia relativa o la contribución relativa de los grupos funcionales a la PPNA, la información disponible sugiere que el pastoreo aumenta las gramíneas C₄ en la lomas (Chaneton et al. 2002) y las disminuye en los bajos de la Pampa deprimida (Rusch y Oesterheld 1997, Chaneton et al. 2002). En los Campos Uruguayos y Brasileños la invasión por dicotiledóneas exóticas es menos importante que en la Pampa y el pastoreo provoca principalmente aumentos en la contribución relativa de las gramíneas C₄ nativas a la PPNA total (Altesor et al. 1998, Formoso y Colucci 2003, Altesor et al. 2005). Por simplicidad, se estableció que el pastoreo aumenta la abundancia relativa de la especie de C₄ en toda la región de los PRP. Por consiguiente, para nuestro análisis de sensibilidad se disminuyó la proporción de especies de C₄ en un 25% (aumentando la proporción de C₃) en cada sitio (excepto en H. Ascasubi que ya contaba con un 100% de especies de C₃) durante la estabilización del suelo y los parámetros de la vegetación fueron ajustados para simular esta nueva composición de especies (Tabla A.1.2). Después del período de estabilización del suelo bajo pastoreo por herbívoros nativos, la composición de la especie se cambió a los valores actuales (Tabla 3.1). El análisis de sensibilidad representa entonces el caso más extremo, donde un

cambio drástico en la composición de especies ocurre inmediatamente después de la introducción del ganado en el año 1600.

Parámetros para simular el régimen de fuegos

El régimen de fuegos en la región previo a la introducción de los herbívoros domésticos es desconocido. Las referencias históricas del siglo XVIII y XIX sugieren que los eventos de fuego era frecuentes en estos pastizales (tanto los naturales como los inducidos por los aborígenes)(Vervoorst 1967, Soriano 1992, Vidart 2000). La baja densidad de herbívoros nativos también sugiere que grandes cantidades de biomasa muerta podrían acumularse ofreciendo combustible abundante para los fuegos. Actualmente, los fuegos no son frecuentes en los PRP, aunque en los suelos bajos con matas de pastos C_4 como el *Paspalum quadrifarium*, muchos productores ganaderos realizan fuegos prescritos para mejorar la calidad del forraje (Picone et al. 2003). Los fuegos son disturbios que interactúan con el pastoreo (Oesterheld et al. 1999). Para analizar los efectos del fuego se realizaron tres nuevas simulaciones por sitio como se describe en el Capítulo 3. En estas nuevas simulaciones, se supuso que los PRP evolucionaron bajo un régimen de fuego severo, con fuegos recurrentes cada 8 años y de alta intensidad (Tabla A.1.5)(Pillar y Quadros 1997), a diferencia de la simulación básica en donde no se simularon eventos de fuego durante la estabilización de la MOS. En la Tabla A.1.5 se muestran los parámetros utilizados para simular las distintas intensidades de fuego (intenso, medio y leve).

Tabla A.1.5. Parámetros utilizados para simular las distintas intensidades de fuego.

Parámetros	Intensidades de fuego		
	Leve	Medio	Intenso
FLFRE	0.60	0.70	0.80
DFREM(1)	0.60	0.70	0.80
DFREM(2)	0.20	0.30	0.40
FFCRET	0.05	0.05	0.05
FRET(1)	0.30	0.20	0.20
FRET(2)	1.00	1.00	1.00
FRET(3)	1.00	1.00	1.00
FRTSH	0.20	0.20	0.20
FNUE(1)	10.00	10.00	10.00
FNUE(2)	30.00	30.00	30.00

Por una descripción de cada parámetro y unidades, consultar <http://www.nrel.colostate.edu/projects/century5>

Parámetros para simular los aumentos en la concentración atmosférica de CO₂

El aumento de la concentración atmosférica de CO₂ provoca cambios en la PPNA y en otros atributos del ecosistema (Bultot et al. 1988, Gifford R.M. 1996, Wand et al. 1999). El modelo CENTURY tiene algoritmos que permiten simular diversos efectos del CO₂ sobre vegetación. En el modelo los aumentos de la concentración atmosférica de CO₂ aumentan la productividad, la transpiración, la

relación C/N y la partición raíz/tallo. Los parámetros que simulan los efectos del CO₂ no fueron modificados de sus valores por defecto. (<http://www.nrel.colostate.edu/projects/century5/>).

BIBLIOGRAFÍA

- Altesor, A. I., E. Di Landro, H. May y E. Ezcurra. 1998. Long-term species change in a Uruguayan grassland. *Journal of Vegetation Science* **9**:173-180.
- Altesor, A. I., M. Oesterheld, E. Leoni, F. Lezama y C. Rodríguez. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology* **179**:83-91.
- Bultot, F., A. Coppens, G. L. Dupriez, D. Gellens y F. Meulenberghs. 1988. Repercussions of a CO₂ doubling on the water cycle and on the water balance - a case study for Belgium. *Juornal of Hydrology* **99**:319-347.
- Chaneton, E. J., J. M. Facelli y R. J. C. Leon. 1988. Floristic changes induced by flooding on grazed and ungrazed lowland grasslands in Argentina. *Journal of Range Management* **41**:495-500.
- Chaneton, E. J., S. B. Perelman, M. Omacini y R. J. C. Leon. 2002. Grazing, environmental heretogeinity, and alien invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions* **4**:7-24.
- De Hein, W., J. Panigatti y T. Pirolo. 1981. Nitrogeno del agua de lluvia en rafaela. *Publicación Técnica* 17, INTA, Rafaela.
- Doll, U. M. y V. A. Deregibus. 1986. Efecto de la exclusion del pastoreo sobre el subsistema subterráneo de un pastizal templado humedo. *Turrialba* **36**:337-344.
- Formoso, D. 1993. Composición botánica y calidad de la dieta de ovinos en dos alternativas de pastoreo sobre campo natural. *Producción Ovina* **6**:39-68.
- Formoso, D. y P. E. Colucci. 2003. Vegetation changes in native plant communities in basaltic deep and shallow soils after 10 years of grazing exclosure in Uruguay. *in International Rangelands Congress, Durban, South Africa.*
- Gifford R.M., D. J. B., J.L. Lutze, A.B. Samarakoon. 1996. Agriculture and global change: Scaling direct carbon dioxide impacts and feedbacks throuht time. Pages 229-259 *in* W. S. Walker B., editor. *Global Change and terrestrial ecosystems*. Cambridge, University Press.
- INTA-SAGYP. 1990. Atlas de suelos de la República Argentina, Bs. As.
- Lavado, R. S. 1983. Evaluación de la relación entre el composición química del agua de lluvia y el grado de salinidad y sodicidad de distintos suelos. *Revista de la Facultad de Agronomía, UBA* **4**:135-139.
- Lockyer, D. R. y D. C. Whitehead. 1990. Volatilization of ammonia from cattle urine applied to grassland. *Soil. biology. & biochemistry.* **22**:1137-1142.
- McNaughton, S. J., F. F. Banyikwa y M. M. McNaughton. 1998. Root biomass and productivity in a grazing ecosystem. *The Serengeti. Ecology* **79**:587-592.
- Metherell, A. K., L. A. Harding, C. V. Cole y W. J. Parton. 1993. CENTURY Soil organic matter model environment. Technical documentation. Agroecosystem version 4.0. Great Plains System Research. Unit Technical Report 3, USDA-ARS, Fort Collins, Colorado.
- MGAP. 1979. Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca, Montevideo, Uruguay.

- Milchunas, D. G. y W. K. Lauenroth. 1989. 3-Dimensional distribution of plant biomass in relation to grazing and topography in the shortgrass prairie. *Oikos* **55**:82-86.
- Morras, H. J. M. 1983. Composición química de las aguas de lluvia en el área de Castelar (provincia de Buenos Aires). *IDIA Enero-Abril*:24-29.
- Oesterheld, M. y R. J. León. 1987. El envejecimiento de las Pasturas Implantadas: su efecto en la productividad primaria. *Turrialba* **37**:29-35.
- Oesterheld, M., J. Loreti, M. Semmartin y J. Paruelo. 1999. Grazing, fire, and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. Pages 287-306 *in* L. Walker, editor. *Ecosystems of disturbed ground*. Elsevier, Amsterdam.
- Oesterheld, M., O. E. Sala y S. J. McNaughton. 1992. Effect of Animal Husbandry on Herbivore-Carrying Capacity at a Regional Scale. *Nature* **356**:234-236.
- Parton, W. J., M. O. Scurlock, D. S. Ojima, T. G. Gilmanov, R. J. Scholes, D. S. Schimel, T. Kirchner, J. C. Menaut, T. Seastedt, E. Garcia Moya, A. Kamnalrut y J. I. Kinyamario. 1993. Observations and modeling of biomass and soil organic matter dynamics from the grassland biome worldwide. *Global Biogeochemical Cycles* **7**:785-809.
- Paruelo, J. M., E. G. Jobbágy, O. E. Sala, W. K. Lauenroth y I. c. Burke. 1998. Functional and structural convergence of temperate grassland and shrubland ecosystems. *Ecological applications* **8**:194-206.
- Paruelo, J. M., W. K. Lauenroth, H. E. Epstein, I. C. Burke, M. R. Aguiar y O. E. Sala. 1995. Regional climatic similarities in the temperate zones of North and South America. *Journal of Biogeography* **22**:2689-2699.
- Perelman, S. B., R. J. C. León y M. Oesterheld. 2001. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* **89**:562-577.
- Picone, L. I., G. Quaglia, F. O. García y P. Laterra. 2003. Biological and chemical response of a grassland soil to burning. *Journal of Range Management* **56**.
- Pillar, V. D. P. y F. L. F. Quadros. 1997. Grasslands-forest boundaries in southern Brazil. *Coenoses* **12**:119-126.
- Rusch, G. y M. Oesterheld. 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed pampas grassland. *Oikos* **78**:519-526.
- Sala, O., V. Deregibus, T. Schlichter y H. Alippe. 1981. Productivity dynamics of a native temperate grassland in Argentina. *Journal of Range Management* **34**:48-51.
- Sala, O. E., M. Oesterheld, R. J. C. Leon y A. Soriano. 1986. Grazing effects upon a plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* **67**:27-32.
- Semmartin, M. y M. Oesterheld. 2001. Effects of grazing pattern and nitrogen availability on primary production. *Oecologia* **126**:225-230.
- Soriano, A. 1992. Rio de La Plata Grasslands. Pages 367-407 *in* R. T. Coupland, editor. *Ecosystems of the world 8A. Natural Grasslands. Introduction and western hemisphere*. Elsevier, Amsterdam.
- Vervoorst, F. B. 1967. La vegetación de la República Argentina. SEAGN, INTA, Buenos Aires.
- Vidart, D. 2000. El Uruguay visto por los viajeros. Ediciones de la Banda Oriental, Montevideo.
- Vivanco, L. y A. T. Austin. in preparation. Intrinsic species effects on litter decomposition in grasses from North and South America.

- Ward, S. J. E., G. F. Midgley, M. H. Jones y P. S. Curtis. 1999. Responses of wild C4 and C3 grass (Poaceae) species to elevated atmospheric CO₂ concentration: a meta-analytic test of current hypothesis and perceptions. *Global Change Biology* **5**:723-741.
- Whitehead, D. C. y N. Raistrick. 1993. The Volatilization of Ammonia from Cattle Urine Applied to Soils as Influenced by Soil Properties. *Plant. Soil.* **148**:43-51.

APENDICE II

Cambios opuestos entre la C/N total del suelo y la de sus distintas fracciones: un caso de la paradoja de Simpson con implicancias en el ciclo del N

Basado en: Piñeiro, G. Oosterheld M.; Batista W.B. and Paruelo J.M. 2006. Opposite changes of whole-soil vs. pools C/N ratios: a case of Simpson's paradox with implications on nitrogen cycling. *Global Change Biology*, 12:804-809.

Resumen

En ecología y en las ciencias de la tierra frecuentemente se usa la relación C/N del suelo para estimar la mineralización del N durante la descomposición de la materia orgánica del suelo (MOS). Sin embargo, la MOS está realmente compuesta de varias fracciones y al ignorar esta heterogeneidad se puede estimar incorrectamente la mineralización de N del suelo, ya que la mineralización desde las fracciones más pequeñas del suelo (que son normalmente las más activas) puede ser enmascarada por las fracciones más grandes. En este apéndice de la tesis, se agrega nueva evidencia contra el uso de la relación C/N del total del suelo: se muestra que un disturbio puede **disminuir** la C/N del total del suelo, pero **aumentar** la C/N de todas y cada una de las fracciones que lo componen. Este curioso fenómeno matemático, conocido como la paradoja de Simpson, cuestiona el significado de la relación C/N del total del suelo frecuentemente informada en los trabajos científicos, así como las estimaciones de la mineralización de N derivadas de modelos que consideran a la materia orgánica como un único compartimiento. La C/N del total del suelo no sólo puede enmascarar las propiedades de las fracciones más lábiles de la MOS, si no que también puede oscurecer los cambios ocurridos en las fracciones más recalcitrantes de la MOS, las cuales determinan la disponibilidad de N a largo plazo.

INTRODUCCIÓN

La relación entre el carbono (C) y el nitrógeno (N) de la materia orgánica del suelo (MOS) es el principal indicador de su calidad y ha sido usado extensamente para estimar la producción de N inorgánico después de la descomposición de la MOS. La C/N de la MOS determina cuánto N se mineraliza por unidad de C respirado e influye en la cantidad de N que es inmovilizado por los descomponedores (Accoe et al. 2004). Por estas razones, la C/N es una variable crítica en los modelos biogeoquímicos que analizan los impactos de la agricultura y otros disturbios sobre la descomposición de la MOS y el ciclo del N en los ecosistemas terrestres (Chapin et al. 2002). Estos modelos han asumido tradicionalmente que la MOS está compuesta por un único compartimiento homogéneo, cuya C/N total regula la descomposición y la mineralización de N. Sin embargo, en las últimas décadas, se ha hecho notar que la MOS está compuesta por una variedad de formas químicas, con distintos contenidos de nutrientes y velocidades de ciclado, las cuales pueden agruparse en distintas fracciones (Parton et al. 1987, Parton et al. 1988, Cambardella y Elliot 1992, Accoe et al. 2004, McLauchlan y Hobbie 2004, Probert et al. 2005). Las propiedades de estas fracciones primarias que forman la MOS, las cuales realmente determinan la dinámica del C y de los nutrientes, se pierden cuando toda la MOS es considerada como un solo compartimiento (Davidson et al. 2000, Melillo et al. 2002, Knorr et al. 2005). Por ejemplo, en ecosistemas templados donde la mayor parte de las

reservas de C se encuentran en las fracciones pasivas de la MOS, las fracciones lábiles (en general pequeñas) hacen una contribución relativa mayor a la descomposición de la materia orgánica y a la mineralización de N, en el corto plazo (Andriulo et al. 1999, Alvarez y Alvarez 2000). Por consiguiente, las estimaciones de la descomposición de la materia orgánica y la mineralización de N basadas en los cambios en la C/N del total del suelo han sido imprecisas porque esconden las propiedades de las fracciones en un promedio general (Fabrizzi et al. 2003, Accoe et al. 2004). En este apéndice de la tesis se muestra que un cambio en la relación C/N del total del suelo, no sólo puede esconder cambios ocurridos en la C/N de las fracciones más pequeñas (pero importantes), sino que también puede enmascarar los cambios ocurridos en todas las fracciones, incluso la fracción pasiva de la MOS normalmente grande y cuya dinámica determina el almacenamiento de N a largo plazo.

Al considerar la C/N del total del suelo y la de sus fracciones puede ocurrir la paradoja de Simpson (Simpson 1951), una característica de los promedios que hacen imposible determinar los cambios en las partes basado en las variaciones ocurridas en el total. La paradoja implica la inversión de la asociación entre dos variables, después de que una tercera variable es considerada. Un ejemplo clásico ocurrió en una Universidad en donde la proporción de rechazo en la admisión de mujeres con respecto a los hombres aumentó de un año a otro, mientras que la proporción de rechazos en el mismo período disminuyó en todas las facultades que la formaban. Cuando la paradoja de Simpson es una posibilidad, es necesario decidir si el interés está en el comportamiento de las partes o del todo. ¿En nuestro ejemplo, lo importante es la universidad en su conjunto o cada facultad? Con respecto a la dinámica de la MOS, la paradoja de Simpson se manifiesta cuando los cambios en la C/N del total del suelo ocurren en una dirección, mientras la C/N de cada una y de todas las fracciones cambia en la dirección opuesta. La C/N del total del suelo y de cada una de sus fracciones están relacionadas por la fórmula,

$$R = \sum r_i \rho_i$$

donde R es la relación C/N de la MOS total, r_i es la C/N de la i -ésima fracción de la MOS y ρ_i es la proporción de N orgánico conteniendo en esa fracción. Es fácil verificar que R disminuirá después de un disturbio aún cuando cada r_i aumente, si ρ_i disminuye lo suficiente en alguna fracción con un r_i relativamente alto (Figura A.2.1). Se espera entonces que la paradoja ocurra cuando la C/N de esta fracción de la MOS disminuya mucho luego de un disturbio (ver en la Figura A.2.1, la reducción en ρ_2 de 48.5% a 27.1% después de ocurrido el disturbio).

Si la relación C/N del total de la MOS disminuye después de un disturbio, investigadores que son conscientes de las múltiples fracciones que componen la MOS, pero no conscientes de la paradoja de Simpson, normalmente asumirían que todos o por lo menos las fracciones más grandes han disminuido su C/N. Sin embargo, la paradoja de Simpson introduce una nueva posibilidad contra intuitiva: que todas las fracciones pueden aumentar su C/N a pesar de la disminución en la C/N del total del suelo. Esto determinaría que las predicciones de los impactos de los disturbios en la mineralización bruta de N (o la inmovilización de N), basadas en la relación C/N del total del suelo, pueden ser opuestas a aquéllas basadas en las

diferentes fracciones de la MOS (incluyendo las fracciones con tasas de renovación rápidas y aquellas de tasas muy lentas).

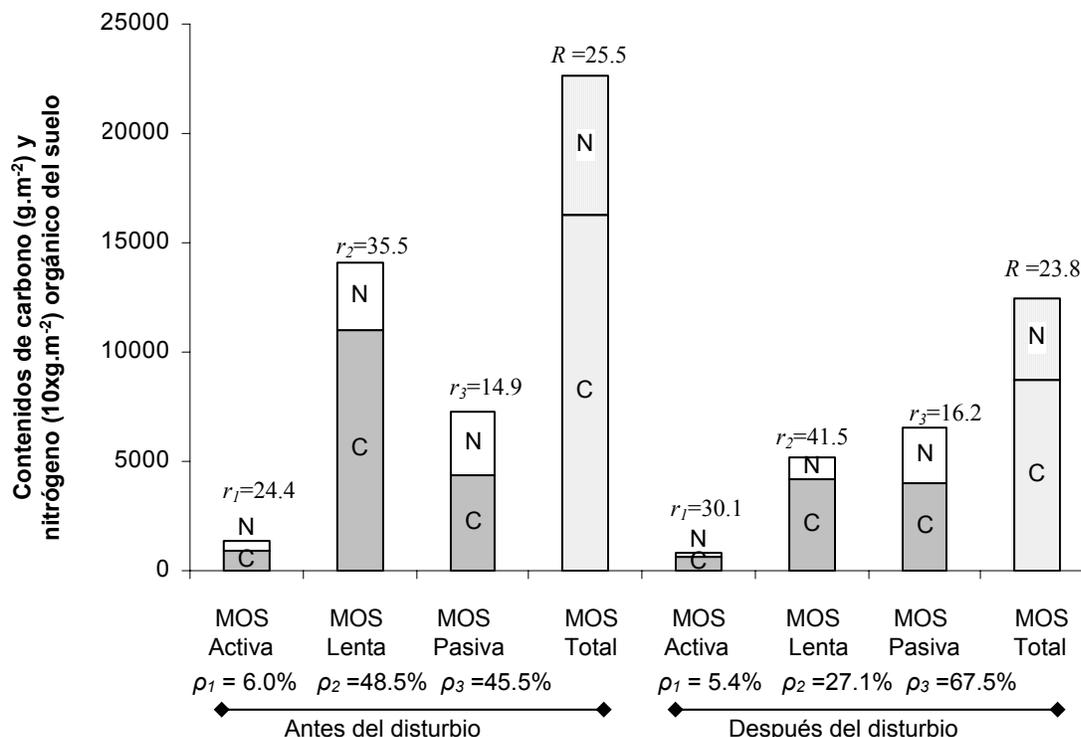


Figura A.2.1. Ejemplo hipotético de la paradoja de Simpson para un caso de cambios en los contenidos del carbono (C) y nitrógeno (N) en el total del suelo y en cada una de las distintas fracciones de la materia orgánica, antes y después de un disturbio. Las C/N (r_i) de cada fracción del suelo se muestra sobre cada barra. La C/N del total del suelo (R) se muestra sobre la barra de la MOS total. Los valores de ρ_i (la proporción de N orgánico total que contiene la i -ésima fracción), se muestra debajo de cada fracción de la MOS. Nótese que se expresan los contenidos de N como 10xg.m^{-2} , para incluirlos en el mismo eje que el carbono.

La paradoja de Simpson ha sido documentada para otras propiedades biológicas (Thomas y Parresol 1989, Allison y Goldberg 2002), pero ignorada en las ciencias de la tierra y se desconocen trabajos que la relacionen con la C/N de la MOS. Debido a que la mayor parte de los procesos biogeoquímicos del suelo son determinados por el comportamiento de las fracciones, y no del total de la MOS, es importante evaluar la incidencia de la paradoja en la dinámica de la MOS. Los objetivos de este apéndice de la tesis son: (1) presentar un ejemplo de los cambios en la relación C/N del total del suelo y en la de sus fracciones donde ocurre la paradoja de Simpson y (2) evaluar las implicancias de usar la C/N del total del suelo o la de cada fracción por separado para estimar la mineralización bruta de N cuando la paradoja de Simpson ocurre. Aunque el ejemplo presentado se basa en datos

simulados, las conclusiones derivadas de este apéndice de la tesis también se aplican a datos medidos experimentalmente.

MÉTODOS

Para evaluar la ocurrencia de la paradoja de Simpson en los cambios sufridos por la C/N del suelo (objetivo 1), se comparó el impacto del pastoreo por el ganado doméstico en la C/N total del suelo y en la de cada fracción utilizando CENTURY, un modelo de simulación biogeoquímico comúnmente utilizado para analizar los cambios en el funcionamiento de los ecosistemas en el largo plazo (Parton et al. 1987, Parton et al. 1988, Parton et al. 1993, Glimanov 1997). El modelo divide la materia orgánica del suelo en tres fracciones con diferentes tasas de renovación: activa, lenta, y pasiva (Parton et al. 1987, Metherell et al. 1993). Los flujos del suelo son controlados por variables climáticas, la relación lignina/nitrógeno y la C/N (véase el Apéndice 1 y el Capítulo 3 por más detalles).

Se simularon los efectos de 400 años de pastoreo por herbívoros domésticos sobre la materia orgánica del suelo en 11 sitios de pastizales en Argentina y Uruguay. Se estimaron las cantidades de C y N en la materia orgánica del suelo (MOS) y se calculó la C/N del total del suelo y en las distintas fracciones para cada sitio, bajo dos escenarios de pastoreo: uno sin pastoreo doméstico (llamado "antes del pastoreo") y otro alcanzado luego de 400 años de pastoreo doméstico (llamado "después del pastoreo"). Estas simulaciones reproducen la introducción de los herbívoros domésticos por los europeos ocurrida aproximadamente en el año 1600 (Soriano 1992). Para las simulaciones se utilizaron datos de suelos publicados por agencias gubernamentales de Argentina (INTA-SAGYP 1990) y Uruguay (MGAP 1979, 1994) y datos climáticos de INIA (www.inia.org.uy) e INTA (www.inta.gov.ar). La calibración y evaluación del modelo CENTURY para estos sitios fue realizada en el Capítulo 3 de esta tesis. La cantidad de la productividad primaria neta aérea (PPNA) consumida por los herbívoros nativos y los domésticos en cada sitio se derivó de Oesterheld et al. (1992). La carga de herbívoros en cada sitio fue incrementada desde los valores esperados en año 1600 (herbívoros nativos) hasta los niveles actuales siguiendo una curva de crecimiento logística (véase el Apéndice 1 y el Capítulo 3 por más detalles).

El segundo objetivo de este apéndice es evaluar las consecuencias de utilizar la relación C/N total del suelo vs. la de cada fracción para estimar los cambios ocurridos luego de un disturbio en la mineralización bruta de N, cuando ocurre la paradoja de Simpson. Para ello se estimó la cantidad total de N mineralizada por gramo de C descompuesto, antes y después de 400 años de pastoreo, usando la C/N del total del suelo o la de cada una de sus fracciones. Para este análisis se utilizaron los contenidos de C y N estimados con CENTURY (ver Capítulo 3), pero los cálculos de mineralización bruta de N fueron realizados fuera de CENTURY por medio de operaciones matemáticas sencillas (CENTURY sólo hace los cálculos de mineralización bruta de N basado en las C/N de cada fracción de la MOS). Nuestro análisis está basado en el supuesto que cuando la descomposición de la MOS ocurre, la biota del suelo respira C orgánico del suelo y por consiguiente una cierta cantidad de N se mineraliza que depende de la relación C/N de la materia orgánica respirada. En los experimentos de laboratorio o de

campo, tanto la mineralización neta como la bruta son difíciles medir, debido a que es complejo poder estimar el C que realmente se descompone y su C/N específica (Davidson et al. 1991). Sin embargo, conceptualmente y en los modelos de simulación, la mineralización bruta de N puede ser estimada mediante un cálculo simple, si la cantidad de materia orgánica descompuesta y su C/N es conocida (sin considerar la inmovilización) (Probert et al. 2005). Entonces, para alcanzar el objetivo 2, se estimó la cantidad de N mineralizado cuando 100 g de C de la MOS fueron descompuestos, mediante dos aproximaciones: primero, considerando a toda la MOS como una fracción única y homogénea y estimando la mineralización bruta de N en base a la C/N del total del suelo (llamada "*Estimación mediante una fracción única*"), y segundo considerando que la descomposición ocurrió separadamente en cada fracción de la MOS y estimando la mineralización bruta de N en base a la C/N de cada fracción de la MOS (llamada "*Estimación mediante varias fracciones*"). En esta segunda aproximación, la cantidad de C respirada desde cada fracción de la MOS se estimó en base a las tasas de renovación de cada fracción propuestas por (Parton et al. 1987), 1-5, 30-40 y 200-1500 años, para la MOS activa, lenta y pasiva, respectivamente. Por simplicidad, se asumieron tasas de renovación de las fracciones de 1.5; 35 y 1000 años, respectivamente. Finalmente, en base a la C/N de cada fracción, se estimó la liberación de N de cada fracción para las dos condiciones de pastoreo. Asumiendo distintas tasas de renovación de las fracciones de la MOS dentro de los rangos mencionados arriba no cambió cualitativamente nuestros resultados.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En 9 de los 11 sitios estudiados las simulaciones mostraron que el pastoreo disminuye la C/N total, pero al mismo tiempo aumenta la C/N de las tres fracciones del suelo (activa, lenta y pasiva). Los resultados para dos sitios demostrativos se presentan en la Tabla A.2.1. El pastoreo produjo en el largo plazo una disminución drástica de la fracción lenta de la MOS, que tenía la C/N más alta (r), reduciendo su proporción (ρ) en el total del suelo, generando la paradoja de Simpson. Después del pastoreo, la MOS lenta con una C/N relativamente alta (32.4 y 33.9 en los distintos sitios) disminuyó su proporción, mientras que la fracción pasiva, con una C/N relativamente baja (14.9 a 14.6) aumentó. Así, en el total del suelo la C/N que era 22.5 y 22.6 en cada sitio antes del pastoreo, tendió a ser más similar a la fracción pasiva, disminuyendo el C/N después del pastoreo. Esta disminución de la fracción lenta de la MOS es común luego de muchos años de uso agrícola y lleva al predominio de la fracción pasiva en la MOS (Cambardella y Elliot 1992, Fabrizzi et al. 2003). A pesar de que se ha explicado la paradoja utilizando datos simulados, se espera que ocurra en aquellos experimentos en donde una fracción grande de la MOS decrece luego de un disturbio.

Tabla A.2.1. Contenidos de C, N y su C/N en distintas fracciones de la MOS antes y después de 400 años de pastoreo, en dos sitios de Argentina y Uruguay.

Fracciones del suelo	Carbono (g.m ⁻²)		Nitrógeno (g.m ⁻²)		C/N		Diferencia
	Antes del pastoreo	Después del pastoreo	Antes del pastoreo	Después del pastoreo	Antes del pastoreo	Después del pastoreo	
Pergamino, Argentina							
Activa	943	602	38.6	23.4	24.4	25.7	1.30
Lenta	6993	4147	216	125	32.4	33.2	0.80
Pasiva	4339	4024	291	268	14.9	15.0	0.10
Total	12275	8773	546	416	22.5	21.1	-1.40
Canelones, Uruguay							
Activa	707	504	17.5	11.2	40.4	45.0	4.60
Lenta	5369	3462	163	97.9	32.9	35.4	2.50
Pasiva	3611	3439	247	230	14.6	15.0	0.40
Total	9687	7405	428	339	22.6	21.8	-0.80

Estos resultados demuestran que la C/N del total del suelo puede estimar erróneamente el impacto de una perturbación en la calidad de la materia orgánica y por lo tanto resultar en estimaciones incorrectas de la mineralización bruta de N. Ya que se ha demostrado que las fracciones de la MOS son las que realmente controlan la mineralización bruta y neta de N (Knorr et al. 2005). Varios autores señalan que considerar a la MOS como un único compartimiento homogéneo puede esconder información importante sobre las fracciones más lábiles de la SOM que la integran, principalmente debido a la interferencia ocasionada por las fracciones más recalcitrantes (Davidson et al. 2000, Knorr et al. 2005). Por ejemplo, Fabrizi et al. (2003), muestran que el laboreo puede disminuir la C/N de la fracción más lábil de la MOS, pero aumentar la del total del suelo, debido a un aumento en el tamaño de las fracciones recalcitrantes. Ha sido establecido entonces, que considerar a la MOS como un solo compartimiento homogéneo y evaluar la C/N del total del suelo puede enmascarar la dinámica de las fracciones más pequeñas y conducir a una incorrecta estimación de la descomposición y mineralización bruta de N.

En este apéndice de la tesis, se aporta nueva evidencia contra el uso de la C/N del total del suelo, mostrando que su utilización para evaluar una perturbación no sólo puede esconder rasgos de las fracciones del suelo más pequeñas en un promedio general, sino también puede mostrar tendencias opuestas a aquéllas ocurridas en todas y cada una de las fracciones de la MOS luego del disturbio. Debido a la paradoja de Simpson, la C/N del total del suelo no sólo puede enmascarar la composición de las fracciones lábiles (normalmente pequeñas), sino también los cambios en las fracciones pasivas (generalmente grandes) ocurridos después de un disturbio. Los cambios en la mineralización bruta de N en las fracciones de la MOS recalcitrantes podrían aumentar la disponibilidad, las pérdidas y/o el reciclado de N en el ecosistema (ya que en estas fracciones generalmente contienen grandes cantidades de N), con importantes implicancias en el funcionamiento ecosistémico.

Se puede demostrar fácilmente que cuando la paradoja de Simpson ocurre, las estimaciones de la mineralización bruta de N, en base a la C/N del total del suelo o a la de las distintas fracciones, son opuestas. El efecto del pastoreo en el largo plazo sobre la mineralización bruta de N fue opuesto cuando se calculo con la “*Estimación mediante una fracción única*” que cuando se realizó en base a la “*Estimación mediante varias fracciones*” (Tabla A.2.2). Usando los datos de Canelones, la liberación de N estimada al considerar toda la MOS como un único compartimiento fue de 4.4 g de N/100 g de C, antes del pastoreo y 4.6 g de N/100 g de C, después del pastoreo (Tabla A.2.2, véase el cálculo de *Estimación mediante una fracción única*). Esto representó un **aumento** del 3.7% en la mineralización bruta de N después del pastoreo. En contraste, la mineralización bruta de N total estimada por el cálculo de *Estimación mediante varias fracciones* fue de 2.6 g de N/100 g de C, antes del pastoreo y 2.4 g de N/100 g de C, después del pastoreo por los herbívoros domésticos. Esto representó una **reducción** del 9.2% en la mineralización bruta de N luego del pastoreo.

Tabla A.2.2. Tasas de mineralización de N previas y posteriores al pastoreo estimadas a partir de la descomposición de 100g de MOS, considerando a la MOS como un único compartimiento o considerándola como compuesta por varias fracciones.

	Antes del pastoreo			Después del pastoreo		
	C descompuesto*	C/N ^β	N mineralizado*	C descompuesto*	C/N	N mineralizado*
<i>Estimación mediante una fracción única</i>						
Total suelo	100	22.6	4.4	100	21.8	4.6
<i>Estimación mediante varias fracciones</i>						
Activa	75.0	40.4	1.9	76.7	45.0	1.7
Lenta	24.4	32.9	0.74	22.6	35.4	0.64
Pasiva	0.57	14.6	0.039	0.78	15.0	0.052
Total suelo	100		2.6	100		2.4

* g de C o N

^β Los valores de C/N son los mismos que los presentados en la tabla A.2.1. para Canelones.

Sin considerar a la paradoja de Simpson, una disminución de la C/N total del suelo luego de un disturbio como la presentada para Canelones en Tabla A.2.1., podría interpretarse de una de las siguientes dos maneras: como un aumento de calidad de la MOS y un subsiguiente aumento en la mineralización bruta de N, o, más conservadoramente, como una repuesta indefinida ya que el valor de la C/N total del suelo podría haber enmascarado aumentos de la C/N de alguna fracción y por ende ninguna conclusión puede extraerse. La paradoja de Simpson permite una nueva posibilidad: que la mineralización bruta de N puede reducirse debido a cambios en la C/N de todas las fracciones opuestos al cambio de la C/N del total del suelo, como fue mostrado en la Tabla A.2.2. Este error en la estimación de la mineralización bruta de N será traducido a la estimación de la mineralización neta de N, ya que la inmovilización de N por los microorganismos del suelo también depende de la C/N (Davidson et al. 1991, Probert et al. 2005). En este caso, una menor inmovilización será predicha si se considera un único compartimiento (ya que disminuye la C/N), mientras que realmente la inmovilización será mayor ya que la C/N de cada fracción ha aumentado.

El uso de la relación C/N del total del suelo no sólo debe ser una preocupación cuando se modela la dinámica del N, sino también cuando se miden e informan datos de estudios experimentales. Artículos que informan resultados experimentales en general muestran datos de la MOS y la C/N total del suelo, ya que son más fáciles y baratos de medir que aquéllos ocurridos en las fracciones individuales. Sin embargo, estos resultados pueden ser mal interpretados por lectores que observan los cambios medidos después de un disturbio y derivan hipótesis de posibles cambios en el funcionamiento ecosistémico. En este apéndice se muestra que los cambios en la C/N de todas las fracciones de la MOS, y por lo tanto el impacto real del disturbio en la dinámica del N, pueden ser opuestos a los informados en estos experimentos.

Se ha discutido extensamente si los modelos que simulan la dinámica de la MOS, necesitan incluir varias fracciones para evaluar correctamente la descomposición bajo distintos escenarios de cambio climático (Fang et al. 2005, Knorr et al. 2005). Aunque cada vez más se consideran las múltiples fracciones de la MOS, algunos trabajos todavía informan solamente los valores totales de la relación C/N (ver por ejemplo, Murty et al. 2002, Luizao et al. 2004). Actualmente, varios modelos se han puesto al día incorporando en sus ecuaciones varias fracciones de la MOS, pero otros siguen considerando a la MOS como un compartimiento único (por ejemplo CEVSA, Cao y Woodward 1998; y TRIFFID, Cox et al. 2000). Además, algunos autores que utilizan modelos con varias fracciones informan sólo la C/N total (ver Halliday et al. 2003, Grunzweig et al. 2004) escondiendo rasgos de las distintas fracciones de la MOS o potencialmente brindando tendencias opuestas. Aquí, se mostró que los modelos que consideran a la MOS como una fracción única pueden evaluar incorrectamente la mineralización bruta de N (y potencialmente la mineralización neta y la inmovilización de N), ya que están basados en la C/N total del suelo. Es probable que un error en la estimación de la mineralización bruta de N se propague a las estimaciones de la disponibilidad de N y por consiguiente a las tasas de ganancia de C por la vegetación. En este apéndice se muestra que no sólo las fracciones lábiles (con impactos de corto plazo en la dinámica de N), sino también las fracciones recalcitrantes que almacenan grandes cantidades de N (con impactos de largo plazo en la dinámica de N), pueden ser enmascaradas por la relación C/N del total del suelo. Una correcta estimación de la liberación de N de estas grandes fracciones recalcitrantes es crucial para evaluar los cambios inducidos por el hombre en el ciclo global de N.

Los resultados presentados en este apéndice indican que las proyecciones y la comprensión de los impactos producidos por el cambio en el uso de la tierra sobre los ciclos biogeoquímicos del C y N debe revisarse tomando en cuenta los efectos de los disturbios sobre las distintas fracciones que componen la MOS, porque las tendencias de la C/N total del suelo pueden ser opuestas a aquéllas producidas en todas y cada una de las fracciones que directamente controlan la dinámica del N.

BIBLIOGRAFÍA

- Accoe, F., P. Boeckx, J. Busschaert, G. Hofman y O. Van Cleemput. 2004. Gross N transformation rates and net N mineralisation rates related to the C and N contents of soil organic matter fractions in grassland soils of different age. *Soil Biology and Biochemistry* **36**:2075-2087.
- Allison, V. J. y D. E. Goldberg. 2002. Species-level versus community-level patterns of mycorrhizal dependence on phosphorus: an example of Simpson's paradox. *Functional Ecology* **16**:346-352.
- Alvarez, R. y C. R. Alvarez. 2000. Soil organic matter and the association with carbon mineralization kinetics. *Soil Science Society of America Journal* **64**:184-189.
- Andriulo, A., B. Mary y J. Guerif. 1999. Modelling soil carbon dynamics with various cropping sequences on the rolling pampas. *Agronomie* **19**:365-377.
- Cambardella, C. A. y E. T. Elliot. 1992. Particle soil organic-matter changes across a grassland cultivation sequence. *Soil Society of America Journal* **56**:777-783.
- Cao, M. y F. I. Woodward. 1998. Dynamic responses of terrestrial ecosystem carbon cycling to global climate change. *Nature* **393**:249-252.
- Chapin, F. S., P. A. Matson y H. A. Mooney. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer, New York.
- Cox, P. M., R. A. Betts, C. D. Jones, S. A. Spall y I. J. Totterdell. 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature* **408**:184 - 187.
- Davidson, E. A., S. C. Hart, C. A. Shanks y M. K. Firestone. 1991. Measuring gross nitrogen mineralization, immobilization, and nitrification by ¹⁵N isotopic pool dilution in intact soil cores. *Journal of Soil Science* **42**:335-349.
- Davidson, E. A., S. E. Turmbore y R. Amundson. 2000. Soil warming and organic content. *Nature* **408**:798-790.
- Fabrizzi, K. P., A. Moron y F. O. García. 2003. Soil carbon and nitrogen organic fractions in degraded vs. non-degraded mollisols in Argentina. *Soil Science Society of America Journal* **67**:1831-1841.
- Fang, C., P. Smith, J. B. Moncrieff y J. U. Smith. 2005. Similar response of labile and resistant soil organic matter pools to changes in temperature. *Nature* **433**:57-59.
- Glimanov, T. A., W.J. Parton, D.S. Ojima. 1997. Testing the "CENTURY" ecosystem level model on data sets from eight grasslands sites in the former USSR representing a wide climatic and soil gradient. *Ecological Modelling* **96**:191-210.
- Grunzweig, J. M., S. D. Sparrow, D. Yakir y F. Stuart Chapin. 2004. Impact of Agricultural Land-use Change on Carbon Storage in Boreal Alaska. *Global Change Biol* **10**:452-472.
- Halliday, J. C., K. R. Tate, R. E. McMurtrie y N. A. Scott. 2003. Mechanisms for changes in soil carbon storage with pasture to *Pinus radiata* land-use change. *Global Change Biol* **9**:1294-1308.
- INTA-SAGYP. 1990. *Atlas de suelos de la República Argentina*, Bs. As.
- Knorr, W., I. C. Prentice, J. I. House y E. A. Holland. 2005. Long-term sensitivity of soil carbon turnover to warming. *Nature* **433**:298-301.

- Luizao, R. C. C., F. J. Luizao, R. Q. Paiva, T. F. Monteiro, L. S. Sousa y B. Kruijt. 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biol* **10**:592-600.
- McLaughlan, K. K. y S. E. Hobbie. 2004. Comparison of Labile Soil Organic Matter Fractionation Techniques. *Soil Society of America Journal* **68**:1616-1625.
- Melillo, J. M., P. A. Steudler, J. D. Aber, K. Newkirk, H. Lux, F. P. Bowles, C. Catricala, A. Magill, T. Ahrens y S. Morrisseau. 2002. Soil Warming and Carbon-Cycle Feedbacks to the Climate System. *Nature* **298**:2173-2176.
- Metherell, A. K., L. A. Harding, C. V. Cole y W. J. Parton. 1993. CENTURY Soil organic matter model environment. Technical documentation. Agroecosystem version 4.0. Great Plains System Research. Unit Technical Report 3, USDA-ARS, Fort Collins, Colorado.
- MGAP. 1979. Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca, Montevideo, Uruguay.
- MGAP. 1994. Censo General Agropecuario 1990. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca, Dirección de Estadísticas Agropecuarias, Montevideo, Uruguay.
- Murty, D., M. U. F. Kirschbaum, R. E. Mcmurtrie y H. Mcgilvray. 2002. Does conversion of forest to agricultural land change soil carbon and nitrogen? a review of the literature. *Global Change Biology* **8**:105-123.
- Oesterheld, M., O. E. Sala y S. J. McNaughton. 1992. Effect of Animal Husbandry on Herbivore-Carrying Capacity at a Regional Scale. *Nature*. **356**:234-236.
- Parton, W. J., D. S. Schimel, C. V. Cole y D. S. Ojima. 1987. Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains Grasslands. *Soil Science Society of American Journal* **51**:1173-1179.
- Parton, W. J., M. O. Scurlock, D. S. Ojima, T. G. Gilmanov, R. J. Scholes, D. S. Schimel, T. Kirchner, J. C. Menaut, T. Seastedt, E. Garcia Moya, A. Kamnalrut y J. I. Kinyamario. 1993. Observations and modeling of biomass and soil organic matter dynamics from the grassland biome worldwide. *Global Biogeochemical Cycles* **7**:785-809.
- Parton, W. J., J. W. B. Stewart y C. V. Cole. 1988. Dynamics of C, N, P and S in grassland soils: a model. *Biogeochemistry* **5**:109-131.
- Probert, M. E., R. J. Delve, S. K. Kimani y J. P. Dimes. 2005. Modelling nitrogen mineralization from manures: representing quality aspects by varying C:N ratio of sub-pools. *Soil Biology and Biochemistry* **37**:279-287.
- Simpson, E. H. 1951. The interpretation of interaction in contingency tables. *American Statistician* **13**:238-241.
- Soriano, A. 1992. Rio de La Plata Grasslands. Pages 367-407 in R. T. Coupland, editor. *Ecosystems of the world 8A. Natural Grasslands. Introduction and western hemisphere*. Elsevier, Amsterdam.
- Thomas, C. E. y B. R. Parresol. 1989. Comparing Basal Area Growth Rates in Repeated Inventories: Simpson's Paradox in Forestry. *Forest Science* **34**:1029-1039.