



Universidad Nacional del Comahue  
Centro Regional Universitario Bariloche

# **Efectos del pastoreo sobre la dinámica de agua en el suelo y el intercambio de agua y CO<sub>2</sub> en la estepa patagónica**

Trabajo de Tesis para optar al Título de  
Doctor en Biología

**Daniel Augusto Pereyra**

Director de tesis: Dr. Fabián G. Scholz

Codirectora: Dra. Sandra J. Bucci

Lugar de trabajo: Grupo de Estudios Biofísicos y Ecofisiológicos (GEBEF), Instituto de Biociencias de la Patagonia (INBIOP, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco - CONICET).



## Agradecimientos

Quiero destacar a mi familia (Paula, Benja y Emi) por acompañarme en este camino durante todos estos años.

Agradezco el gran acompañamiento y paciencia de mis directores Sandra y Fabián para llegar a este momento.

Así también agradezco a mis compañeros del Grupo de Estudios Biofísicos y Ecofisiológicos (GEBEF, INBIOP, UNPSJB - CONICET) que transitando por el mismo desafío compartimos muchas campañas de campo.

Agradezco al INTA por el espacio y acompañamiento en el trabajo, en especial al personal del Campo Experimental Rio Mayo (CERM).

Por último y no menos importante a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica por la beca de doctorado que me fue asignada dentro del PICT 2008-1202 con la cual financié parte de estos estudios.

Gracias Chenki!! Por el camino.

# Efectos del pastoreo sobre la dinámica de agua en el suelo y el intercambio de agua y CO<sub>2</sub> en la estepa patagónica

Prof. Daniel A. Pereyra  
Director: Dr. Fabián Gustavo Scholz  
Co-directora: Dra. Sandra Janet Bucci

## Resumen:

La estepa patagónica, una de las regiones más extensas de Argentina, tiene una larga historia de pastoreo por la presencia de guanacos desde hace más de 10000 años, sumado a la introducción del ganado ovino desde finales del siglo XIX. Los efectos del pastoreo ovino en la estepa patagónica han sido analizados desde el punto de vista de los cambios en la composición de las comunidades, en la estructura y dinámica de las poblaciones de pastos y arbustos y en algunos otros aspectos del funcionamiento del ecosistema. Sin embargo, escasos estudios han determinado cuantitativamente y por métodos directos en campo el impacto del pastoreo ovino sobre la hidrología del ecosistema y sus especies dominantes así como el efecto sobre los flujos de CO<sub>2</sub> desde el suelo, temas centrales de esta tesis. Para el estudio se seleccionó un gradiente de intensidad de pastoreo determinado por la distancia a una fuente de agua artificial y permanente en un potrero ubicado en una estepa herbácea arbustiva en el suroeste de la Provincia del Chubut. El potrero tiene una carga animal de 0,14 ovejas por hectárea, menor que la carga media regional, y el régimen de pastoreo es rotativo. Dentro del potrero se seleccionaron tres sitios distantes a 300, 1500 y 2500 m de la fuente de agua. Se determinaron los flujos de agua a la atmósfera por evapotranspiración (ET), los que fueron mayores en el sitio más cercano a la aguada, con mayor intensidad de pastoreo, representando 92% de la precipitación en el sitio más pastoreado y 78% en el menos pastoreado. El componente de la ET que más varió entre sitios fue la transpiración del estrato arbustivo, el cual tendió a presentar mayor cobertura para el sitio con mayor intensidad de pastoreo. Mientras la biomasa total de raíces en el perfil del suelo hasta 2 m de profundidad no exhibió cambios, sí lo hizo su distribución, tal que la mayor intensidad de pastoreo estuvo asociada a menor biomasa de las raíces más superficiales y de las más profundas. Estos cambios en la distribución de raíces y en la cobertura de arbustos posiblemente contribuyeron a una mayor retención de agua en el suelo, tal que a pesar de la mayor ET, las reservas de agua en el suelo fueron significativamente mayores en el sitio más cercano a la aguada. Las especies arbustivas dominantes de esta estepa (*Adesmia volckmannii*, *Azorella prolifera* y *Senecio filaginoides*) así como una gramínea de moderada preferencia por el ganado (*Pappostipa speciosa*) tuvieron un mejor estado hídrico, mayor tasa de transpiración por planta y mayor eficiencia en la absorción y transporte de agua desde el suelo a las hojas en el sitio más pastoreado. El tamaño foliar no cambió a lo largo del gradiente de intensidad de pastoreo, pero sí la densidad de madera de los arbustos, la cual fue menor con mayor presión de pastoreo. En todas las especies hubo un adelanto y/o una extensión en el periodo de

producción de hojas en el sitio más pastoreado, excepto en *S. filaginoides*. *Azorella prolifera* además, presentó un adelanto y una extensión de su periodo de floración, de 1 mes cada uno. No solo los flujos de agua a nivel de ecosistema fueron afectados por el nivel de intensidad de pastoreo; la emisión de CO<sub>2</sub> desde el suelo principalmente producto de la respiración autotrófica y heterotrófica, fue relativamente menor en el sitio más pastoreado que en el más alejado de la aguada y menos pastoreado. Estas diferencias fueron significativamente mayores en el periodo frío. Independientemente de la intensidad de pastoreo la respiración del suelo a lo largo del año se relacionó con la biomasa de raíces y la temperatura del suelo.

Los resultados sugieren que una carga animal como la considerada en este estudio permitiría incorporar al suelo más agua de las precipitaciones y perder menos agua hacia el subsuelo por drenaje profundo al mismo tiempo que mejoraría el estado hídrico de las plantas (preferidas y no preferidas por el ganado), incrementaría las tasas de transpiración, probablemente también la asimilación de CO<sub>2</sub> y reduciría el potencial del suelo como fuente de CO<sub>2</sub>. Si se tiene en cuenta que la carga animal podría ser homogenizada en todo el potrero eliminando o reduciendo el gradiente de intensidad de pastoreo al aumentar el número de fuentes de agua, la carga animal total por potrero sería incrementada, favoreciendo los servicios ecosistémicos de regulación (flujos de agua, secuestro de C y reducción de la emisión de CO<sub>2</sub> desde el suelo) y de provisión (tendencia a mayor cobertura vegetal y agua en el suelo).

*Palabras clave:* consumo de agua, fenología; eficiencia hidráulica, estado hídrico; evapotranspiración; gradiente de pastoreo; raíces; respiración del suelo.

## Grazing effects on soil water dynamic and water and CO<sub>2</sub> exchange in the patagonian steppe

### Abstract:

Patagonian steppe is one of most extended area in Argentina which has been subjected historically to grazing by guanacos from 10000 years ago and more recently by domestic livestock (sheep). The grazing in this ecosystem has been analyzed from the view point of the effects on plant structure and composition of grasses and shrubs, as well as of some ecosystem functional aspects. However, scarce quantitative and field studies of the grazing effects on ecohydrology at plant and ecosystem levels and CO<sub>2</sub> soil efflux, which are analyzed in this thesis, have been developed. A gradient of grazing intensity according to artificial and permanent water source distance in a paddock with approximately 0.14 sheep /ha was selected in an herbaceous-shrubby steppe in the SO of Chubut Province. In the paddock, three sites at 300, 1500 and 2500 m far water source were selected. Water fluxes to atmosphere were higher in the site closer to water source and thus with higher grazing intensity. In this site the annual evapotranspiration represented 92% of the total annual precipitation compared with 78% in the site more far to water point and with less grazing intensity. The ET partitioning indicated that shrubby component was that exhibiting higher differences in transpiration among sites as well as in plant coverage. Total root biomass in the 0-2 m soil layer was similar along grazing intensity gradient although their distribution in the soil profile was different, with less roots in the shallowest and in the deepest layers in the site with higher grazing. These changes in root pattern, and shrub cover could contribute to retain significantly more water in the soil despite to higher ET close to water source. Dominant shrubby species (*Adesmia volckmannii*, *Azorella prolifera* and *Senecio filaginoides*) and the grass moderately preferred by livestock (*Pappostipa speciosa*) had higher water potential, transpiration rate, daily water consumption and hydraulic efficiency in the site with higher grazing intensity than in the less grazed site. Leaf size did not change among sites; however sapwood density in shrub species was lower close to water source. In all study species, with exception of *S. filaginoides*, growing season or the period with maximum vegetative biomass was larger. *Azorella prolifera*, also exhibited earlier and extended flowering (1 month each). In addition of grazing effects on water fluxes, soil CO<sub>2</sub> efflux also changed between sites. Soil respiration (autotrophic and heterotrophic) tended to decrease in the site closer to water source. These differences were more pronounced and significant during the cool season. Independently of grazing intensity soil respiration was functionally related with soil temperature and root biomass throughout the year. Taking into account that livestock stocking could be homogenized in whole paddock, removing the grazing gradient, by increasing water points, the total stocking in the paddock should be increased, which would increase soil water storages, plants would improve their water status and may maintain higher photosynthesis rate and carbon assimilation, at the same time that would reduce the potential of the soil to act as source of CO<sub>2</sub>.

*Key-words* evapotranspiration; hydraulic efficiency; plant water consumption; phenology; piosphere; roots; soil respiration; water status

## Índice General

---

Capítulo 1	Introducción General .....	16
1.1	Objetivos e hipótesis general .....	21
1.2	Estructura de la tesis .....	23
Capítulo 2	Efectos del pastoreo ovino sobre el contenido de agua en el suelo y la evapotranspiración en la estepa patagónica.....	24
2.1	Introducción .....	24
2.2	Materiales y métodos .....	27
2.2.1	Sitio de estudio y diseño experimental .....	27
2.2.2	Diseño experimental .....	29
2.2.3	Variables ambientales .....	30
2.2.4	Características físico químicas del suelo .....	31
2.2.5	Contenido de agua en el suelo .....	32
2.2.6	Cobertura vegetal, índice de área foliar y distribución vertical de raíces	33
2.2.7	Evaporación y transpiración .....	35
2.2.8	Conductancia del canopeo.....	37
2.2.9	Análisis estadístico.....	38
2.3	Resultados .....	38
2.3.1	Densidad de heces, cobertura y distribución de raíces .....	38

2.3.2	Compactación y contenido de agua del suelo.....	42
2.3.3	Evapo-transpiración.....	45
2.3.4	Relación entre la evapotranspiración y el contenido de agua en el suelo	48
2.3.5	Conductancia del canopeo.....	49
2.4	Discusión.....	51
2.4.1	Respuestas de la evapotranspiración a la intensidad de pastoreo .....	51
2.4.2	Controles de la conductancia del canopeo.....	53
2.4.3	Efectos del pastoreo sobre la distribución de raíces y la captura de agua desde el suelo .....	55
2.4.4	Efectos del pastoreo sobre las reservas de agua en el suelo.....	56
Capítulo 3	Efectos del pastoreo sobre las relaciones hídricas y la fenología de especies vegetales de la estepa patagónica .....	59
3.1	Introducción.....	59
3.2	Materiales y métodos.....	62
3.2.1	Sitio de estudio y descripción de especies en estudio .....	62
3.2.2	Potencial hídrico y curvas de presión-volumen de hojas.....	64
3.2.3	Conductividad hidráulica específica.....	67
3.2.4	Conductancia hidráulica foliar total aparente entre el suelo y las hojas (Gt)	69
3.2.5	Transpiración .....	69
3.2.6	Fenología.....	69



3.2.7	Análisis estadístico.....	69
3.3	Resultados.....	70
3.3.1	Cobertura vegetal .....	70
3.3.2	Potencial hídrico foliar y relaciones de presión-volumen.....	71
3.3.3	Conductividad hidráulica específica y densidad de madera.....	77
3.3.4	Conductancia hidráulica foliar total aparente entre el suelo y las hojas	79
3.3.5	Transpiración .....	81
3.3.6	Desarrollo fenológico.....	91
3.4	Discusión.....	94
3.4.1	Efectos del pastoreo sobre las relaciones hídricas.....	94
3.4.2	Efectos del pastoreo sobre los estados fenológicos .....	98
Capítulo 4 Efectos del pastoreo sobre los flujos de CO <sub>2</sub> desde el suelo .....		102
4.1	Introducción .....	102
4.2	Materiales y Métodos .....	104
4.2.1	Diseño experimental .....	104
4.2.2	Cobertura vegetal, propiedades químicas y compactación del suelo.....	104
4.2.3	Respiración, temperatura y contenido de agua del suelo .....	104
4.2.4	Biomasa de raíces .....	106
4.2.5	Análisis estadístico.....	106
4.3	Resultados.....	106

4.3.1	Condiciones ambientales .....	106
4.3.2	Cobertura vegetal y biomasa de raíces.....	107
4.3.3	Propiedades físico-químicas del suelo .....	109
4.3.4	Respiración del suelo .....	111
4.4	Discusión.....	116
4.4.1	Dinámica estacional de la respiración del suelo.....	116
4.4.2	Efectos del pastoreo sobre la respiración del suelo.....	117
Capítulo 5	Discusión General .....	121
	Bibliografía.....	127

## Índice de Figuras

<b>Figura 1.</b> Modelo conceptual de efecto del pastoreo sobre la evapo-transpiración.....	18
<b>Figura 2.1 Arriba.</b> Ubicación geográfica del área de estudio.....	28
<b>Figura 2.10</b> Distribución de raíces en el perfil de suelo entre 0 y 2 m.....	41
<b>Figura 2.11</b> Distribución de raíces en cuatro capas de suelo.....	42
<b>Figura 2.12</b> Cantidad de agua almacenada en el suelo.....	43
<b>Figura 2.13</b> Variación en el contenido de agua del suelo.....	44
<b>Figura 2.15 (A)</b> Precipitación y déficit de saturación del aire.....	45
<b>Figura 2.15. (A)</b> Evaporación directa del suelo expuesto, (B) transpiración total de pastos + arbustos, (C) transpiración de pastos, y (D) transpiración de arbustos,.....	47
<b>Figura 2.17</b> Disminución del contenido de agua.....	48
<b>Figura 2.18.</b> Conductancia del dosel de arbustos A) y de pastos B) en función del déficit de saturación de aire (D) y en función del a temperatura del aire.....	49
<b>Figura 2.19</b> Conductancia del dosel de arbustos (A) y de pastos (b) en función del contenido de agua del suelo.....	50
<b>Figura 2.2</b> Heces ovinas.....	30
<b>Figura 2.3</b> a) Estación micro-meteorológica ubicada en el sitio de estudio.....	31
<b>Figura 2.4</b> Penetrómetro.....	32
<b>Figura 2.5</b> a) Instalación de sondas ECH2O.....	33

**Figura 2.6** Ceptómetro ..... 34

**Figura 2.7** a) Extracción de muestras de suelo..... 34

**Figura 2.8 Arriba:** Representación del modelo diseñado de la cámara abierta (OTC) para medir transpiración ..... 37

**Figura 2.9** Índice de área foliar ..... 40

**Figura 3.1** *Pappostipa speciosa* ..... 63

**Figura 3.2** a) *Adesmia volckmannii*, b) *Azorella prolifera* y c) *Senecio filaginoides*. ..... 64

**Figura 3.3 a y b.** Cámara de presión tipo Scholander ..... 65

**Figura 3.4** a) Determinación de curvas presión-volumen ..... 66

**Figura 3.5.** Determinación de la conductividad hidráulica de segmentos de tallos de tres especies arbustivas..... 68

**Figura 3.6** Dinámica estacional de los potenciales hídricos foliares máximos ( $\Psi_{max}$ ) (paneles a la izquierda) y potenciales hídricos foliares mínimos ( $\Psi_{min}$ )..... 72

**Figura 3.7** Dinámica estacional de los potenciales hídricos foliares máximos (paneles a la izquierda) y mínimos (paneles a la derecha) ..... 73

**Figura 3.8(A)** Potencial osmótico en el punto de pérdida de turgencia (B) potencial osmótico a saturación para tres especies de arbustos ..... 74

**Figura 3.9(A)** Fracción simplástica (B) Módulo de elasticidad (C) Contenido de soluto para tres especies de arbustos..... 76

**Figura 3.10** Conductividad hidráulica específica (Ks) de los arbustos..... 78

**Figura 3.11.** Conductancia hidráulica foliar total aparente entre el suelo y las hojas ( $G_t$ ) ..... 80

**Figura 3.12.** Dinámica diaria de la transpiración ( $\text{mmol planta}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) para tres especies de arbustos (A) *A. volckmannii*, (B) *A. prolifera* y (C) *S. filaginoides* y una gramínea (D) *Pa. speciosa* durante el otoño ..... 82

**Figura 3.13.** Dinámica diaria de la transpiración ( $\text{mmol planta}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) para tres especies de arbustos (A) *A. volckmannii*, (B) *A. prolifera* y (C) *S. filaginoides* y una gramínea (D) *Pa. speciosa* durante el invierno..... 83

**Figura 3.14.** Dinámica diaria de la transpiración ( $\text{mmol planta}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) para tres especies de arbustos (A) *A. volckmannii*, (B) *A. prolifera* y (C) *S. filaginoides* y una gramínea (D) *Pa. speciosa* durante la primavera ..... 85

**Figura 3.15** Dinámica diaria de la transpiración ( $\text{mmol planta}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) para tres especies de arbustos (A) *A. volckmannii*, (B) *A. prolifera* y (C) *S. filaginoides* y una gramínea (D) *Pa. speciosa* durante el verano..... 86

**Figura 3.16.** Consumo de agua ( $\text{L}/\text{dia}^{-1}$ ) para tres especies de arbustos (A) *A. volckmannii*, (B) *A. prolifera*, (C) *S. filaginoides* y una gramínea (D) *Pa. speciosa* ..... 88

**Figura 3.17** Transpiración en función del déficit de saturación del aire..... 90

**Figura 3.18.** Proporciones de desarrollo fenológico (verde= vegetativo, amarillo= floración y violeta= fructificación) para las tres especies de arbustos ..... 92

**Figura 3.19.** Proporciones de desarrollo fenológico (verde= vegetativo, amarillo= floración y violeta= fructificación) medio de *Pappostipa speciosa*..... 93

**Figura 4.1** Sistema de intercambio de gases..... 105

**Figura 4.2** Temperatura media, máxima media y mínima media mensual del aire ..... 107

**Figura 4.3.** Cobertura de las especies de gramíneas y arbustos dominantes y cobertura de suelo expuesto ..... 108

**Figura 4.5** Biomasa de raíces (mg de masa seca cm<sup>-3</sup>) en los primeros 10 cm del suelo..... 109

**Figura 4.6** Dinámica estacional del contenido de agua del suelo a 5 cm de profundidad (A) temperatura del suelo (° C) a 10 cm de profundidad (B) y tasa de respiración del suelo (μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) (C) ..... 112

**Figura 4.7** Relación entre la temperatura y la respiración del suelo..... 114

**Figura 4.8** Relación entre la respiración del suelo y la densidad de raíces ..... 115

## Índice de Tablas

---

<b>Tabla 2.1</b> Características de los tres sitios estudiados a lo largo de un gradiente de intensidad de pastoreo.....	39
<b>Tabla 3.1</b> Porcentajes de cobertura vegetal y suelo expuesto determinados en los tres niveles de intensidad de pastoreo estudiados.....	71
<b>Tabla 4.1</b> Propiedades químicas e impedancia del suelo en los tres sitios estudiados.....	110

## Capítulo 1      Introducción General

---

Los pastizales ocupan aproximadamente el 40% de la superficie terrestre y se distribuyen principalmente en regiones áridas y semiáridas (LeCain et al. 2002). A pesar de las limitaciones climáticas estos ecosistemas son social, económica y ecológicamente importantes. Contribuyen a los medios de subsistencia de más del 40% de la población humana (De Jode 2009), proporcionan hábitats para la vida silvestre y actúan como cuencas hidrográficas para sistemas fluviales grandes (Lund 2007), al mismo tiempo que constituyen áreas de almacenamiento de carbono (FAO 2009), entre otros servicios ecosistémicos de provisión y regulación (Bengtsson et al. 2019). La degradación de los pastizales, la disminución de la productividad y de la función ecológica debido a la actividad antrópica o procesos naturales, es considerada un grave problema ecológico y ambiental alrededor del mundo. En estos ecosistemas, una de las principales actividades antrópicas es el pastoreo de grandes herbívoros (Robinson et al. 2014). Debido a las históricas prácticas de manejo aplicadas, y al sobrepastoreo, esta actividad ha resultado en una de las principales causas de degradación de estos ecosistemas junto con el cambio climático (Li et al. 2013). Varios autores han mencionado que existe un compromiso inevitable entre los servicios ecosistémicos de provisión y los de regulación en ecosistemas pastoreados (Lemaire 2012, Austrheim et al. 2016; Divinski et al. 2017), que indica que las prácticas de manejo que incrementan un tipo de servicio ecosistémico podrían afectar negativamente a otro. Sin embargo, otros autores como Oñativia et al. (2015) indican que cuando la intensidad de pastoreo es moderada existen interacciones sinérgicas tal que algunos servicios ecosistémicos responden de manera similar a una práctica de manejo y condiciones ecológicas específicas, como, por ejemplo, aumento en la provisión de forraje y en las reservas de C y N.

El impacto del pastoreo varía entre los ecosistemas, las escalas de estudio dependiendo de las condiciones ambientales, así como de la práctica de manejo (Milchunas & Lauenroth 1993). A nivel de paisaje, los efectos del pastoreo son diferentes de un sitio a otro, siendo de mayor impacto alrededor de las fuentes de agua (Lange 1969), dado que la concentración del ganado crea gradientes de pastoreo o piósfera. Estos gradientes de pastoreo han sido

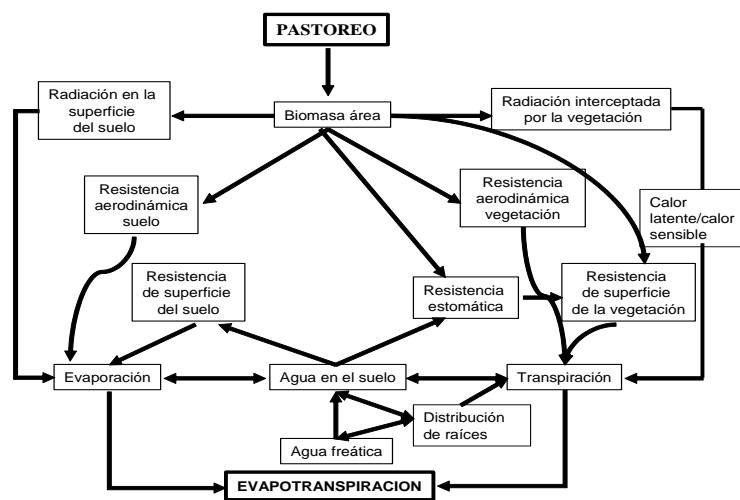


considerados para entender el impacto del pastoreo en los pastizales (Landsberg et al. 2002) lo cual ha sido objeto de varios estudios debido a sus efectos dinámicos a corto y largo plazo sobre las características del suelo e hidrología, composición botánica, ciclos biogeoquímicos, entre otros aspectos (McNaughton 1985; Milchunas & Lauenroth 1993; Adler et al. 2001; Asner et al. 2004; Golluscio et al. 2009; Zhou et al. 2010a; Evans et al. 2012; Wang et al. 2016c).

La productividad primaria neta puede ser mantenida por un crecimiento compensatorio o estimulado por mecanismos sobre-compensatorios en respuesta al pastoreo, de acuerdo a resultados experimentales y de modelos de simulación para distintos ecosistemas. Cuando la producción de biomasa en las plantas defoliadas supera a la de las plantas intactas se considera que el crecimiento es *sobre-compensatorio*, mientras que cuando la biomasa perdida no es recuperada por el nuevo crecimiento se habla de *compensación parcial*. En otras situaciones, la cantidad de tejido removido puede ser recuperada totalmente (*crecimiento compensatorio total*). El grado de compensación frente a la defoliación puede depender de la intensidad de la herbivoría, del grado de tolerancia a la perturbación de la especie en estudio y de la disponibilidad de recursos en el ambiente (Ferraro & Oesterheld 2002; Asner et al. 2004; Zhao et al. 2010). Estas diferentes respuestas de las plantas al pastoreo pueden promover diversos cambios en la estructura de la vegetación con consecuencias sobre distintos procesos ecológicos como los flujos de agua y de carbono (McNaughton 1985; Milchunas & Lauenroth 1993; Zhao et al. 2010).

La disponibilidad de agua es uno de los principales factores que determinan la estructura y dinámica de los ecosistemas áridos/semiáridos (Noy-Meir 1973; Sala et al. 1992). Mientras que la entrada de agua a estos ecosistemas ocurre principalmente a través de pequeños y erráticos pulsos de agua, la principal fuente de pérdida de agua ocurre a través de la evapotranspiración (Cristiano et al. 2016; Pereyra et al. 2017). La pérdida de agua del ecosistema puede ser afectada por el pastoreo a través de diferentes mecanismos (Bremer et al. 2001) (Fig. 1). Por ejemplo, los cambios en la biomasa aérea (cantidad y/o distribución y calidad) modifican la cantidad de radiación que es interceptada por la vegetación y así la cantidad de energía que es distribuida entre las hojas y consecuentemente la transpiración. Por otro lado, la radiación sobre la superficie del suelo puede variar, y con ello su temperatura y la evaporación directa. De este modo, el pastoreo podría modificar la distribución de energía

entre la vegetación y el suelo (transpiración/evaporación). Otra variable afectada por el pastoreo es la resistencia aerodinámica al transporte de vapor de agua desde el suelo, que puede ser reducida por aumentos en las velocidades del viento en el caso de una disminución en la biomasa aérea o por cambios en su patrón de distribución (Ham & Heilman, 1991), generando un incremento en la evaporación directa. Por otra parte, la relación inversa observada entre la resistencia de la vegetación al transporte de vapor de agua y el índice de área foliar (Kim & Verma, 1991; Bucci et al. 2008) sugiere que el pastoreo podría incrementar esta resistencia al remover parte de la biomasa aérea y consecuentemente, si no hubieran mecanismos compensatorios, disminuir la transpiración. Desde otro punto de vista, el pisoteo por animales grandes puede compactar la superficie del suelo (Stephens et al. 2008) reduciendo la porosidad, disminuyendo la tasa de infiltración y aumentando la evaporación directa (Naeth et al. 2007; Zhou et al. 2010a; Yang & Zhou 2011). Dependiendo de la intensidad del pastoreo y del ecosistema en estudio los cambios mencionados podrían conducir a diferentes resultados a nivel de ecosistema: por ejemplo, una disminución en la transpiración podría ser compensada por un incremento en la evaporación y así el balance de agua no sería afectado por el pastoreo (Bremer et al. 2001; Chen et al. 2007); o estas variables podrían no compensarse y por lo tanto el pastoreo efectivamente afectaría los contenidos de agua del suelo y otras propiedades físicas relativas a la hidrología del ecosistema (Zhou et al. 2010b; Lu et al. 2011; Gan et al. 2012a,b).



**Figura 1.** Modelo conceptual de efectos del pastoreo sobre la evapo-transpiración

(Modificado de Bremer et al. 2001).

Por otra parte, los cambios en la cantidad de radiación de onda corta absorbida y en la resistencia aerodinámica por efecto del pastoreo modifican la temperatura del suelo (Bremer et al. 2001). Estos cambios en la temperatura (Cao et al. 2004) y la humedad del suelo (Davidson et al. 1998; Conant et al. 2000; LeCain et al. 2002) afectan la actividad biológica subterránea, incluyendo la respiración del suelo (Davidson et al. 2006). De este modo el impacto del pastoreo sobre la vegetación afecta indirectamente los flujos de C desde el suelo. El efecto puede ocurrir a partir de la alteración de la actividad de las raíces y de los microorganismos del suelo, de cambios en la producción de biomasa y de la cantidad y calidad del sustrato (Wan et al. 2007). El carbono orgánico está principalmente concentrado en la superficie del suelo con lo cual es particularmente sensible a los cambios en el uso de la tierra (Golluscio et al. 2009; Peri et al. 2016). Mientras que la entrada de C al suelo puede ser afectada por el pastoreo a través de la orina, heces, cambios en la calidad de hojarasca y las tasas de descomposición (Semmartín et al. 2004; Bahamonde et al. 2017), las pérdidas de C dependen particularmente de la respiración de las raíces y microorganismos (Hanson et al. 2000; Trumbore 2000; Chen et al. 2016). La respiración del suelo es uno de los principales caminos en el ciclo global de carbono (Bolstad et al. 2004; Borken et al. 2006). Aunque un número creciente de estudios muestra que la salud de los pastizales depende de las estrategias de manejo, hay aún controversia en cuanto a los efectos del pastoreo sobre la respiración del suelo. Algunos estudios han mostrado que tanto una carga animal alta (Liebig et al. 2013) como la exclusión del pastoreo (Jia et al. 2007a) contribuyen a flujos elevados de CO<sub>2</sub> desde el suelo, mientras que otros estudios han encontrado resultados opuestos (Chen et al. 2016).

La región patagónica es la más extensa de la Argentina y la mayor parte de su superficie está ocupada por tierras áridas y semiáridas. Aunque esta región tiene una larga historia evolutiva de herbivoría por la presencia de guanacos (*Lama guanicoe*) desde hace más de 10000 años (Lauenroth 1998), desde fines del siglo XIX la principal actividad antrópica ha sido la ganadería ovina extensiva. Los impactos del pastoreo ovino sobre la estructura de las estepas patagónicas han sido muy bien y extensivamente documentados desde hace más de seis décadas por investigadores de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires y del Conicet (ej. Bertiller 1990; Perelman et al. 1997; Bertiller & Bisigato 1998; Cipriotti & Aguiar 2005; Rotundo & Aguiar 2008; Golluscio et al. 2009; Cesa & Paruelo 2011; Verón et al.

2011; Oñatibia & Aguiar 2016); sin embargo, escasos estudios (Golluscio et al. 1998b; Bisigato & Laphitz, 2009; Larreguy et al. 2017) se han centrado sobre la ecofisiología de las especies expuestas a la herbivoría doméstica de la región, así como sobre los flujos de agua y de carbono a nivel de ecosistema. La vegetación de las áreas áridas/semiáridas esta co-dominada por pastos perennes o anuales y arbustos, representando menos del 60% de la cobertura del suelo. Las especies de arbustos, aunque integran en menor grado la dieta de los ovinos (Cavagnaro et al. 2003; Golluscio et al. 2011), han desarrollado diferentes mecanismos de resistencia anti-herbivoría (Golluscio et al. 2011). Por otra parte, la otra forma de vida dominante en la estepa, las gramíneas perennes, son altamente preferidas por el ganado ovino dado que presentan menos defensas químicas y estructurales que los arbustos (Cingolani et al. 2005). Aunque el pastoreo doméstico en la estepa patagónica no ha modificado la típica organización espacial de la vegetación en la estructura de parches de arbustos y pastos (Cipriotti & Aguiar 2005) ha cambiado la composición de las comunidades incrementando la cobertura de pastos no palatables (Perelman et al. 1997; Cipriotti & Aguiar 2005; Golluscio et al. 2009), reduciendo la riqueza de especies (Gaitán et al. 2018) y la proporción pastos/arbustos (Aguiar et al. 1996). Aunque la conversión de pastizales a arbustales es un fenómeno generalizado (Eldridge et al. 2015), en la región patagónica se han observado diferentes escenarios, desde una arbustización en pastizales húmedos (Aguiar et al. 1996; Bertiller et al. 1996; Perelman et al. 1997) a una falta de respuesta en sitios más áridos (Sperry et al. 1998; Adler et al. 2005; Cipriotti & Aguiar 2012; Gaitán et al. 2018). A pesar de que las gramíneas tienen sistemas radicales más superficiales que la mayoría de las especies arbustivas, este cambio en la cobertura y riqueza de pastos bajo presión de pastoreo no ha tenido impactos significativos sobre la cantidad de biomasa de raíces cerca de la superficie del suelo (Oñatibia et al. 2017). Sin embargo, la productividad primaria aérea es reducida con el pastoreo intenso (Aguiar et al. 1996), e incrementada bajo moderado y continuo régimen de pastoreo (Oñatibia & Aguiar 2016). Todos estos cambios pueden tener importantes consecuencias sobre la economía de agua y otros recursos de la estepa. Asociados a estos cambios en la composición de grupos funcionales, Aguiar et al. (1996), aplicando el modelo DINAQUA (Paruelo & Sala 1995) a lo largo de un gradiente de pastoreo, infirieron un incremento en la evaporación y en el drenaje profundo y una disminución en la transpiración total. Otros estudios (Golluscio et al. 2009; Larreguy et al. 2017) han observado una

disminución de recursos del suelo (N y/o C) por efecto del pastoreo. Más recientemente, se ha observado que el pastoreo moderado emite 30% más de CO<sub>2</sub> desde el suelo que pastizales expuestos a pastoreo más intenso (Peri et al. 2015). Sin embargo, Oñatibia & Aguiar (2016), basados en sus propios resultados (mayor producción de forraje y reservas de C y N) así como en los de Perelman et al. (1997) y Cippriotti & Aguiar (2005), sugieren que en la estepa patagónica el pastoreo moderado es el uso de la tierra más adecuado. Sin embargo, la historia de pastoreo de la mayoría de los pastizales patagónicos reflejan prácticas de manejo ineficientes y/o inexistentes con intensidades altas de pastoreo.

Así, considerando el estado actual de degradación de la mayoría de los ecosistemas que han estado bajo una fuerte presión de ganadería ovina resulta clave tener un mejor conocimiento no solo de los cambios en la estructura y funcionamiento de la vegetación sino también, esencialmente, del impacto sobre los recursos hídricos y los flujos de carbono. En este sentido, no se pueden dejar de lado los procesos ecofisiológicos involucrados en el transporte de agua o de CO<sub>2</sub>. Para entender los mecanismos que operan a mayores escalas de organización (p.e. comunidad) es necesario evaluar los procesos a escalas más pequeñas (p.e. planta individual), aunque las respuestas puedan llegar a ser opuestas. De este modo, en la presente tesis los estudios han sido desarrollados a escala de individuo y de comunidad considerando tanto los procesos que ocurren en la biomasa aérea como en el suelo. El estudio brinda herramientas que pueden ser aplicadas a prácticas de manejo que garanticen un uso racional de los recursos.

## 1.1 Objetivos e hipótesis general

El **objetivo general** consistió en estudiar los efectos del pastoreo ovino sobre la ecofisiología de las especies dominantes de una estepa patagónica y sobre los flujos de agua y CO<sub>2</sub> a nivel de ecosistema a lo largo de un gradiente de intensidad de pastoreo. Se consideraron los siguientes **objetivos específicos**:

- 1- Estudiar el efecto del pastoreo ovino sobre la dinámica espacio-temporal del contenido de agua en el suelo.

- 2- Evaluar el efecto del pastoreo ovino sobre la evapotranspiración total del ecosistema, integrando la evaporación del suelo expuesto, la transpiración de pastos y la transpiración de arbustos.
- 3- Determinar el efecto del pastoreo sobre las relaciones hídricas, el intercambio de gases y características hidráulicas de pastos y arbustos.
- 4- Cuantificar el efecto de la intensidad de pastoreo sobre el consumo de agua de los diferentes componentes de la vegetación (pastos y arbustos).
- 5- Determinar el efecto del pastoreo sobre la liberación de CO<sub>2</sub> desde el suelo.

La hipótesis general de la presente tesis fue que *los sitios más expuestos a la presión de pastoreo presentan mayor pérdida de agua del ecosistema por evapotranspiración, menor contenido de agua en el suelo y menores tasas de respiración edáfica que los sitios menos pastoreados*. El sitio más cercano a la fuente de agua y que ha experimentado mayor presión de pastoreo a lo largo de varias décadas tiene mayor cobertura de arbustos, sin cambios en la cobertura de pastos, lo que incrementará el consumo de agua total del ecosistema. La mayor evapotranspiración disminuye el contenido de agua en el suelo, lo cual reduciría la actividad metabólica de las comunidades microbianas y de las raíces, disminuyendo la liberación de CO<sub>2</sub> por respiración.

Las hipótesis específicas fueron:

- \* El pastoreo incrementa la ET del ecosistema debido al aumento en la cobertura de arbustos, lo cual disminuye las reservas del agua en el suelo y afecta la distribución y biomasa de raíces y la conductancia al vapor de agua del canopy.
- \* La T de los arbustos contribuye más que la T de los pastos a la ET total del ecosistema, particularmente en el sitio más pastoreado
- \* Las especies en los sitios más pastoreados presentan mayor déficit hídrico que en sitios con baja intensidad de pastoreo, con lo cual disminuye el consumo de agua por planta.
- \* El pastoreo altera las emisiones de CO<sub>2</sub>, disminuyendo la respiración del suelo ya que la humedad del suelo superficial y la calidad de la broza disminuyen, pudiendo afectar negativamente a la actividad metabólica de las raíces y/o de los microorganismos.

## 1.2 Estructura de la tesis

La tesis se divide en cinco capítulos organizados de la siguiente manera:

El **capítulo 1** incluye la introducción general de la problemática a trabajar, describiendo tanto el marco conceptual como las principales investigaciones que conducen al conocimiento del actual estado del arte a escala global y local, planteando luego los objetivos generales del presente proyecto.

En el **capítulo 2** se muestran los efectos del pastoreo ovino sobre los flujos de agua a nivel de ecosistema en la estepa patagónica y la contribución de cada estrato de vegetación y del suelo expuesto.

En el **capítulo 3** se indica el efecto del pastoreo sobre las relaciones hídricas, la transpiración y la arquitectura hidráulica de tres especies de arbustos y de una gramínea dominantes en la estepa patagónica estudiada.

En el **capítulo 4** se muestran los efectos del pastoreo ovino sobre la respiración del suelo.

El **capítulo 5** incluye la discusión y las conclusiones generales del trabajo.

## Capítulo 2 Efectos del pastoreo ovino sobre el contenido de agua en el suelo y la evapotranspiración en la estepa patagónica

---

### 2.1 Introducción

La evapotranspiración (ET) es un componente clave del ciclo hidrológico en regiones áridas dado que puede retornar a la atmósfera gran parte del agua precipitada (Huxman et al. 2004; Wilcox & Thurow 2006). La ET puede ser dividida en dos componentes, una de naturaleza física: la evaporación desde superficies como el suelo (E), y la otra de naturaleza biológica: la transpiración (T) derivada de la absorción del agua del suelo por las raíces y la pérdida de agua a la atmósfera, principalmente desde las hojas en forma de vapor de agua, la cual es parcialmente controlada por los estomas. La ET está limitada por la demanda atmosférica de vapor de agua, que está determinada por la radiación y/o por la humedad del suelo. La magnitud relativa de estos controles de la ET depende de la estructura y la composición de especies, la cual puede ser afectada por la intervención humana en los ecosistemas.

El pastoreo es la práctica de uso de la tierra más omnipresente en todo el mundo. Los pastizales, arbustales y bosques abiertos impactados por animales domésticos ocupan alrededor del 25% de la superficie terrestre global, convirtiendo al pastoreo doméstico en la forma de uso de la tierra más extendida (Asner et al. 2004). A pesar de la importancia de estos ecosistemas, existen aún evidencias contrastantes sobre los efectos del pastoreo en los procesos hidrológicos, las cuales podrían estar relacionadas a diferencias en la intensidad de pastoreo. El pastoreo, dependiendo de la intensidad, puede cambiar la estructura biofísica del canopeo a través de la defoliación y del reemplazo de especies (Milchunas & Lauenroth 1993; Aguiar & Sala 1999; Cipriotti & Aguiar 2005; Carrera et al. 2008); también puede modificar las propiedades hidráulicas del suelo a través de modificaciones en su estructura (Krümmelbein, 2011; Hao & He, 2019). Estos cambios pueden alterar los flujos de agua en el suelo, las interacciones suelo-planta-atmósfera y la magnitud del almacenamiento de agua en el suelo (Chen et al. 2007). El pastoreo puede alterar el ciclo del agua en diferentes formas, puede



reducir (Wang et al. 2012; Li et al. 2015b; Wang et al. 2016a), aumentar (Day & Detling, 1990), o mantener constante (Chen et al. 2007; Ketzner et al. 2010) la ET total.

Los efectos del pastoreo sobre la composición de las plantas también han sido exhaustivamente estudiados, pero los resultados tampoco son uniformes. En zonas áridas el pastoreo puede disminuir la cobertura de arbustos (Cipriotti & Aguiar 2005; Lezama et al. 2014), incrementar la invasión de arbustos o aumentar los espacios vacíos para el establecimiento de especies leñosas (Adler et al. 2005; Archer et al. 2017; Oñatibia & Aguiar, 2016; Oñatibia et al. 2015). Dada la estrecha interacción entre pastos y arbustos y la importancia de su abundancia relativa en el funcionamiento de los ecosistemas esteparios, el pastoreo puede tener importantes impactos en los procesos hidrológicos a través de la compactación del suelo, de la reducción en la infiltración y de la mayor exposición de áreas de suelo desnudo (Asner et al. 2004). Sin embargo, muchos aspectos relacionados con los flujos de agua entre el suelo y la atmósfera no han sido tomados en cuenta, como los cambios en la conductancia del canopy ( $G_c$ ) debido a la defoliación parcial y/o a los cambios en los patrones de asignación de la biomasa. La  $G_c$  es uno de los principales determinantes del intercambio de energía (Monteith & Unsworth, 1990) y es útil para evaluar la contribución relativa de los factores fisiológicos y físicos que determinan la ET (Baldocchi et al. 1991). Por otra parte los cambios en los patrones de distribución radical debido a la redistribución de los recursos entre la biomasa aérea y la subterránea o en la composición de especies también pueden alterar la distribución del agua dentro del perfil del suelo así como los patrones de absorción de agua por las raíces (Lu et al. 2011).

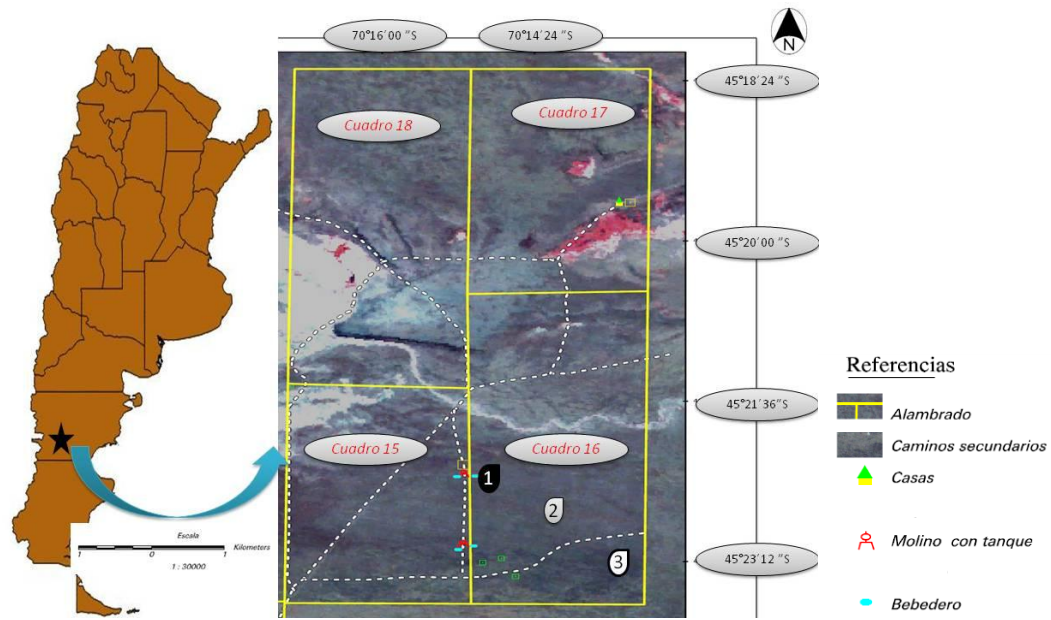
En general se ha puesto mayor énfasis en evaluar los efectos del pastoreo en la eco-hidrología de pastizales de América del Norte (ej. Bremer et al. 2001; Frank & Karn 2003) y China (ej. (Li et al. 2007; Wang et al., 2012) en comparación con otras regiones del mundo. En el sur de Argentina, la zona de pastizales de la estepa patagónica, ha recibido una alta presión de pastoreo ovino desde fines del siglo XIX (Golluscio et al. 1998a). Aunque los efectos de las ovejas sobre aspectos estructurales de estas estepas son relativamente bien conocidos (ej. Aguiar et al. 1996; Adler et al. 2005; Cipriotti & Aguiar 2005; Lezama et al. 2014; Oñatibia et al. 2015), hay menos información sobre sus consecuencias en el funcionamiento de estos ecosistemas, particularmente en el uso y en el almacenamiento de agua. De hecho, se trata de

un ecosistema relativamente estudiado con respecto a las interacciones planta-atmósfera (Paruelo & Sala 1995; Verón et al. 2011; Cristiano et al. 2016) y no existe información basada en mediciones directas de ET y sus componentes. En este ecosistema, la precipitación es escasa y ocurre principalmente en invierno cuando la temperatura del aire desciende frecuentemente por debajo de 0 °C. Estas asincronías ocasionan que el agua disponible, así como la temperatura del suelo y del aire interactúen de modo complejo con la vegetación, desempeñando un rol clave en el funcionamiento del ecosistema (Bucci et al. 2009; Iogna et al. 2011; Scholz et al. 2012). El pastoreo intensivo a largo plazo, junto con el cambio climático han producido modificaciones en la composición de especies de estepas patagónicas (Golluscio et al. 2015) y, posiblemente, cambios en el balance de agua en el suelo y en la sensibilidad de las plantas a la disponibilidad de agua. El principal objetivo de este estudio fue evaluar el impacto de diferentes niveles de intensidad de pastoreo sobre la ET del ecosistema, así como sobre la distribución de humedad dentro del perfil del suelo. Dado que la transpiración está fuertemente acoplada con la tasa de asimilación de carbono, y por lo tanto con la productividad primaria, otro objetivo fue evaluar la contribución de la transpiración tanto del estrato arbustivo como del herbáceo y de la evaporación directa desde el suelo a la ET total a lo largo de un gradiente de pastoreo. También se evaluaron los efectos del pastoreo sobre la distribución de raíces en los primeros 2 m de profundidad. La principal hipótesis de este estudio fue que el pastoreo incrementa la ET del ecosistema debido al aumento en la cobertura de arbustos, lo cual disminuye las reservas del agua en el suelo y afecta la distribución y biomasa de raíces y la conductancia al vapor de agua del canopy. Además se planteó que la ET, independientemente de la intensidad de pastoreo, es mayor durante la primavera cuando las temperaturas y la disponibilidad de agua son favorables para el crecimiento de la vegetación. Otra hipótesis fue que la T de los arbustos contribuye más que la T de los pastos a la ET total del ecosistema, particularmente en el sitio más pastoreado. El estudio se realizó en tres sitios a lo largo de un gradiente de pastoreo determinado por la presencia de una fuente de agua permanente. La densidad de animales y la presión de pastoreo son usualmente altas cerca de las aguadas y decrece con la distancia a las mismas (Lange 1969), tal que los efectos que ejercen los animales sobre los recursos serían heterogéneos a lo largo de dicho gradiente.

## 2.2 Materiales y métodos

### 2.2.1 Sitio de estudio y diseño experimental

El área de estudio se ubica a 35 km de la localidad de Río Mayo, Argentina, dentro del Campo Experimental Río Mayo del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (CERMI-INTA; 45 ° 22'28 "S 70 ° 14'42" W) (Fig. 2.1). La vegetación es típica de estepa patagónica dominada por gramíneas y especies de arbustos de hojas perennes y arbustos de hojas caducas. Se diferencian claramente parches de suelo descubierto, pastos y arbustos. Algunas de las especies de arbustos dominantes son *Adesmia volckmannii* Phil. (ex. *A. campestris*), *Azorella prolifera* (Cav.) G. M. Plunkett & A. N. Nicolas (ex. *Mulinum spinosum*) y *Senecio filaginoides* DC. Mientras que la primer especie tienen raíces profundas, por debajo de 100 cm (Bucci et al. 2011), las otras dos tienen sistemas radicales más superficiales, por arriba de los 100 cm (Bucci et al. 2011). Las especies de gramíneas dominantes incluyen a *Pappostipa speciosa* (Trin & Rupr) Romash., *P. humilis* (Cav) Romash., *Poa ligularis* Nees ex. Steud, cuyos sistemas radicales se distribuyen preferentemente por encima de los 30 cm de profundidad (Soriano et al. 1987).



**Figura 2.1 Arriba.** Ubicación geográfica del área de estudio ubicada en el Campo Experimental Rio Mayo del INTA en Chubut, Argentina. Los números 1, 2 y 3 en el cuadro 16 indican el gradiente de intensidad de pastoreo utilizado: 1(alta) a 300m, 2(moderada) a 1500 m y 3(baja) a 2500 m de una fuente de agua artificial. **Abajo.** Aspecto general del área de estudio.

La mayoría de las precipitaciones ocurren durante el invierno, pero con eventos de lluvia aislados que ocurren durante el final del verano. La precipitación anual en el área de estudio es aproximadamente 152 mm (2003-2013) y la temperatura media mensual es 10,5 °C (<http://www.tecmes.com/Estaciones.html>). Aproximadamente entre 50 y 100 cm de

profundidad se encuentra una capa de carbonato cálcico (Paruelo et al. 1988). El nivel freático es relativamente superficial y puede encontrarse a 2,5 m por debajo de la superficie del suelo (Schulze et al. 1996). La región ha estado bajo el efecto del pastoreo ovino desde el final del siglo XIX (Golluscio et al. 1998a), sin embargo, en los últimos años la carga animal ha decrecido debido a la disminución en la cantidad de forraje preferido por las ovejas y a las restricciones económicas (Borrelli & Oliva 2001).

### 2.2.2 *Diseño experimental*

En los ecosistemas áridos/semiáridos la fuente de agua ejerce una fuerte influencia sobre la distribución del ganado limitando la distancia a la que los animales se alejan de la misma, por eso se consideró la distancia a la fuente de agua como un indicador de intensidad de pastoreo (Lange 1969; Sasaki et al. 2008). En base a esto se determinaron tres niveles de intensidad de pastoreo de acuerdo a la distancia a una única fuente de agua artificial dentro de un cuadro (potrero): alto (a 300m de la fuente de agua), moderado (1500m de la fuente de agua) y bajo (2500m de la fuente de agua) (Fig. 2.1). Estos niveles considerados alto, moderado o bajo son en relación a la distribución del pastoreo dentro del potrero estudiado, pero no están relacionados con los niveles de intensidad de pastoreo a nivel regional. El cuadro tiene una carga de 0,14 ovejas/ha, mientras que la media regional es de 0,34 ovejas/ha (INTA) y que una carga animal de 0.4 ovejas/ha corresponde a pastoreo intenso en la región (Oñatibia, 2013). En este estudio se evitó trabajar en el área inmediatamente adyacente a la fuente de agua donde la densidad de animales es varias veces mayor que la densidad promedio.

Dentro de cada sitio, se seleccionaron tres parcelas localizadas aleatoriamente de 50 × 50 m donde fueron determinados el contenido de agua en el suelo, la biomasa de raíces, la evaporación y la transpiración. La aguada está compuesta por un molino y tanque australiano cercados (no accesibles a los ovinos) que abastecen a los bebederos (accesibles a los ovinos) ubicado en el sitio 1 del cuadro N°16 (Fig. 2.1). Los ovinos se mantienen en el cuadro desde mayo hasta septiembre, un periodo húmedo y de bajas temperaturas y los animales se retiran durante el resto del año a lugares con mayor disponibilidad de agua y forraje.

La intensidad de pastoreo también se evaluó en base a la densidad de heces (Lange & Willcocks 1978; Morton & Baird 1990). En cada sitio distante a la aguada se realizaron 12

transectas de 100 m de largo cada una. Cada 10 m se colocó una cuadrícula de 0,5 x 0,5 m y se contó el número de heces (Fig. 2.2). La densidad de heces fue calculada como el número de heces por unidad de superficie (número  $\text{cm}^{-2}$ ).



**Figura 2.2** Heces ovinas dentro de la cuadrícula (50 x 50 cm) usada para determinar la densidad de heces.

### 2.2.3 Variables ambientales

La temperatura, la humedad del aire y la precipitación durante el periodo de estudio fueron registradas por una estación micro-meteorológica automática instalada en el sitio de estudio (Fig. 2.3 a), equipada con un sensor Vaisala (HMP 35, Campbell Scientific Inc., USA), pluviómetro y termocuplas, entre otros sensores. Con los datos de temperatura y humedad se determinó el déficit de saturación del aire (D). Cuando fue necesario completar series de datos por alguna discontinuidad ocasional en el funcionamiento de la estación, se utilizaron los registros de la estación meteorológica del CERM (Fig. 2.3 b).



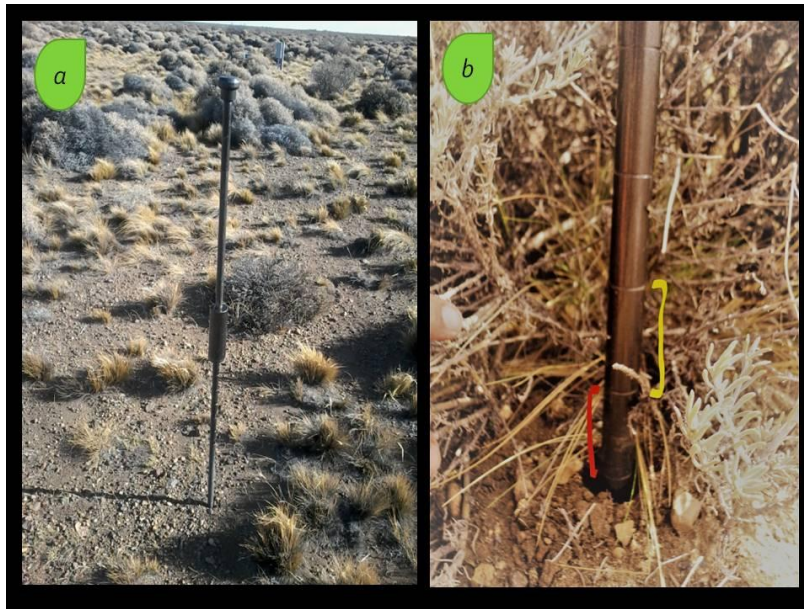
**Figura 2.3** a) Estación micro-meteorológica ubicada en el sitio de estudio (potrero 16); b) Estación meteorológica del Campo Experimental Rio Mayo, INTA ubicada en el casco de la estancia.

#### 2.2.4 Características físico químicas del suelo

Se determinó la impedancia del suelo con un penetrómetro (modelo Copains S.R.L INTA Villegas) a profundidades de 10 y 15 cm, con tres repeticiones por sitio de intensidad de pastoreo (Fig. 2.4). La impedancia o resistencia, una medida de la compactación del suelo, fue determinada como:

$$R = k \times N^{\circ} \text{ de impactos}$$

donde R es la resistencia a la penetración cada 5 cm de espesor de suelo y k la constante del penetrómetro (propia de cada equipo) que en este caso es 2,5 kg cm<sup>-2</sup>.



**Figura 2.4** Penetrómetro usado para determinar la impedancia del suelo.

### 2.2.5 Contenido de agua en el suelo

Para determinar el contenido de agua en el suelo y su dinámica temporal y espacial se utilizaron sondas capacitivas del tipo RDF (reflectometría de dominio de frecuencia) (ECH20 10S, Decagon Devices, Inc.) (Fig. 2.5a) instaladas permanentemente en el campo a diferentes profundidades y conectadas a un sistema automático de adquisición de datos CR1000 con multiplexer AM16/32 (Campbell Scientific) (Fig. 2.5b). Los mismos son registrados y almacenados cada 30 minutos. En cada nivel de intensidad de pastoreo se instalaron 3 réplicas por profundidad (10-50-100-200 cm) distribuidas en tres perfiles de suelo seleccionados al azar. Las sondas tienen una precisión de  $0,03 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$  y una sensibilidad a la temperatura de  $0,003 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$  por  $1^\circ\text{C}$  (Decagon Devices, Inc). Las sondas fueron calibradas en el laboratorio con muestras de suelo obtenidas del sitio de estudio, previo a su instalación. La reserva de agua en el perfil de suelo estudiado se calculó sumando el contenido de agua cada 10 cm. Cuando existió una brecha en las profundidades a las que se instalaron los sensores, el almacenamiento de agua en la capa intermedia se obtuvo por interpolación. La cantidad máxima de agua almacenada en todo el perfil del suelo (0-200 cm) se observó durante septiembre de 2013 y 2014, y se consideró como la reserva de agua al final del invierno. La disminución en la reserva de agua en el suelo se estimó como la diferencia entre el contenido



de agua entre setiembre y marzo (periodo en que la reserva de agua presenta su máximo y mínimo valor). Dada la composición de especies en el área de estudio, compuesta por pastos con raíces, mayoritariamente, hasta 30 cm de profundidad (Soriano & Sala 1987) y especies arbustivas, algunas con sistemas radicales hasta 1 m y otras con raíces más profundas (Bucci et al. 2009, 2011), se determinó también la cantidad de agua acumulada en las capas de suelo 0-30 cm; 30-100 cm y 100-200 cm de profundidad.



**Figura 2.5** a) Instalación de sondas ECH20 (Decagon Devices, Inc.) a 10, 50, 100 y 200 cm de profundidad, b) sondas conectadas a un sistema automático de adquisición de datos (CR1000, Campbell Scientific).

### 2.2.6 Cobertura vegetal, índice de área foliar y distribución vertical de raíces

Para determinar la cobertura se realizaron 12 transectas de 100 m por nivel de intensidad de pastoreo y cada 10 m se determinó el porcentaje de cobertura vegetal, el de biomasa muerta en pie y el de suelo desnudo. Además se determinó la altura de las plantas (arbustos) y se identificaron las especies (arbustos y gramíneas). En las mismas transectas y cada 10 m se determinó estacionalmente el índice de área foliar con un ceptómetro (Decagon Devices) en los tres niveles de intensidad de pastoreo (Fig. 2.6). Las determinaciones fueron realizadas al mediodía durante días soleados para evitar sombras, las cuales pueden interferir las mediciones.



**Figura 2.6** Ceptómetro (Decagon) para determinar índice de área foliar

La biomasa subterránea se obtuvo de tres trincheras en cada nivel de intensidad de pastoreo. Cada 10 cm desde la superficie del suelo hasta los 2 m se extrajo un volumen de suelo de  $0,475 \text{ dm}^3$  (Fig. 2.7). Luego, en el laboratorio, las muestras fueron lavadas con agua para aislar las raíces de las partículas de suelo. Posteriormente, la biomasa de raíces fue secada en estufa durante 72 horas a  $70 \text{ }^\circ\text{C}$ .



**Figura 2.7** a) Extracción de muestras de suelo para determinación de biomasa radical hasta 2 m de profundidad  
b) muestras de raíces tamizadas y recuperadas por flotación.

### 2.2.7 Evaporación y transpiración

La evaporación del suelo expuesto y la transpiración de la vegetación se determinaron con una cámara abierta de intercambio de gases (OTC) cada dos meses desde mayo de 2013 hasta marzo de 2014 (Fig. 2.8). La cámara fue similar a la descrita por Scholz et al. (2010) y en Cristiano et al. (2016), y está construida con plástico transparente sobre una estructura de malla galvanizada con base cilíndrica de 0,80 m de diámetro y forma cónica en su parte superior. El extremo superior del cono tiene una abertura (orificio de salida) de 0,2 m de diámetro. La altura total de la cámara es 1,6 m y el volumen encerrado 0,6 m<sup>3</sup>. Se introduce aire a la cámara usando un ventilador de entrada montado cerca de la base. Se miden los caudales de aire a la salida (parte superior) usando un anemómetro de hélice de alta precisión. La densidad de vapor de agua del aire que entra y del de salida de la cámara se determina con un higrómetro de punto de rocío (YES, Yankee Environment System, Ontario, Canadá). Las muestras de aire son conducidas a un recinto que contiene el higrómetro de punto de rocío y su electrónica asociada (que incluye un registrador de datos CR10X, Campbell Scientific, USA) usando conductos de Tygon, a caudales de 4 l/min y controlados por un flujímetro. Una válvula de 3 vías accionada manualmente a intervalos de 2 min permite que alternativamente lleguen al higrómetro muestras de las corrientes de aire de entrada y salida de la OTC. Se controla permanentemente que la temperatura de la muestra de aire saliente no supere 1 o 2°C por encima de la temperatura ambiente.

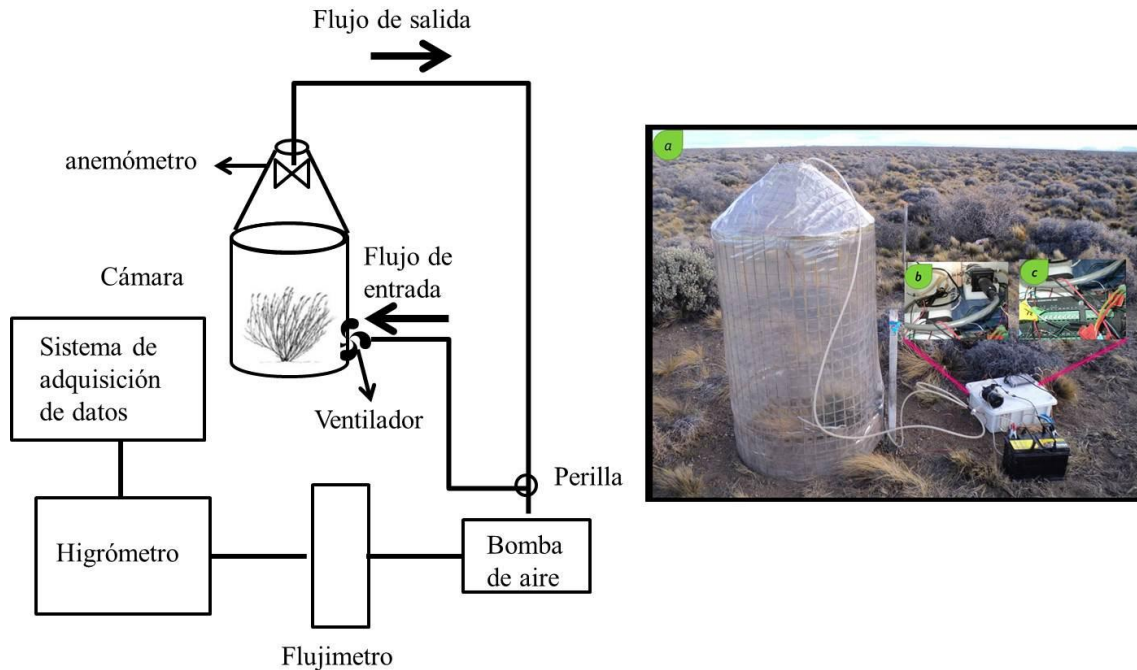
El flujo de vapor desde la vegetación y/o desde el suelo encerrado en la cámara se calculó usando la diferencia entre la densidad de vapor de agua del aire que sale ( $\rho_{\text{salida}}$ ) y del que entra ( $\rho_{\text{entrada}}$ ) a la cámara y el área de la cámara ( $A$ ). La evapotranspiración ( $ET = \text{transpiración [T]} + \text{evaporación [E]}$ ) fue entonces determinada como:

$$ET = V \rho_{\text{salida}} - \rho_{\text{entrada}} / A$$

Para minimizar los efectos de los cambios en las condiciones micro-climáticas (por ejemplo, aumento de temperatura), las determinaciones se realizaron durante el tiempo más corto posible. La cámara se colocó en micrositios con y sin vegetación durante aproximadamente 4 a 6 minutos para estimar la transpiración de la vegetación o la evaporación de la superficie del suelo.

Los micrositios utilizados para estimar la evaporación del suelo expuesto consistieron de áreas circulares de 0,5 m<sup>2</sup> sin vegetación. Para la determinación de la ET, en cada sitio de intensidad de pastoreo se realizaron tres repeticiones para pastos (una mezcla de *P. speciosa* y *P. ligularis*) y para suelo expuesto y 9 repeticiones para arbustos (3 por cada especie dominante utilizada en este estudio, *Adesmia volckmannii*, *Azorella prolifera* y *Senecio filaginoides*), a intervalos de 2 horas desde el amanecer hasta el anochecer. Las determinaciones se realizaron durante dos días consecutivos en mayo, julio, septiembre y diciembre de 2013 y enero y marzo de 2014. Se determinó el área de la planta proyectada sobre el suelo y en los casos en que la planta no cubrió toda el área de la cámara, al valor de ET obtenido se le restó el valor de evaporación correspondiente a la fracción de suelo expuesta, de manera tal de considerar solo la T de la planta. La evaporación del suelo cubierto por la planta fue despreciada debido a que al cubrir el suelo debajo de las plantas con plástico, el valor de transpiración no fue alterado. Para obtener la ET a nivel del ecosistema, los valores de evaporación desde suelo, de transpiración de pastos y de transpiración de arbustos se ponderaron por el porcentaje de cobertura de cada uno de estos componentes. Para el cálculo de la ET acumulada durante un año (entre mayo de 2013 y abril de 2014) se sumaron los valores de ET acumulados durante los meses de medición. Para los meses en que no se determinó la ET, la misma fue estimada por interpolación entre el mes anterior y el siguiente. Además de la ET acumulada durante un año, se determinó la ET acumulada entre setiembre y marzo dado que es el periodo en el cual la vegetación está más activa fisiológicamente (Bucci et al. 2009; Scholz et al. 2012) y las condiciones ambientales favorecen la pérdida de agua del suelo por evaporación

Para comprobar la fiabilidad de las estimaciones de ET obtenidas con la OTC se compararon en el laboratorio mediciones de la OTC con la pérdida de agua gravimétrica desde un recipiente con agua. Para evitar la subestimación de la evaporación del suelo, dado que la cámara bloquea las velocidades naturales del viento, las mediciones fueron obtenidas durante días con baja velocidad del viento. Los valores de ET determinados con la OTC en un área similar a la de este estudio en la estepa patagónica estuvieron estrechamente correlacionados con la ET estimada a partir de los productos MODIS obtenidos por sensores remotos (Cristiano et al. 2016).



**Figura 2.8 izquierda:** Representación del modelo diseñado de la cámara abierta (OTC) para medir evapotranspiración. **Derecha a)** La OTC con todos sus componentes (armazón de la cámara con el sistema electrónico y la batería, b) higrómetro, c) sistema de adquisición de datos.

### 2.2.8 Conductancia del canopeo

La conductancia al vapor de agua del canopeo ( $G_c$ ;  $\text{mm s}^{-1}$ ) se calculó a partir de los valores diarios medios de  $T$  ( $\text{mm d}^{-1}$ ) y de déficit de saturación del aire diurnos promedios ( $D$ , kPa), utilizando la ecuación de Monteith & Unsworth (1990):

$$G_c = k_c t_a (T/D)$$

donde  $k_c = 115,8 + 0,4236 t_a$ ;  $\text{KPa m}^3 \text{kg}^{-1}$ , es el coeficiente de conductancia que explica los efectos de la temperatura sobre la constante psicrométrica, el calor latente de vaporización, el calor específico del aire a presión constante y la densidad del aire, y  $t_a$  es la temperatura del aire (Phillip & Oren, 1998). Phillips & Oren (1998) mostraron que los errores asociados con agrupar los coeficientes físicos dependientes de la temperatura en  $k_c$  son insignificantes. Esta simplificación requiere que los gradientes verticales en  $D$  entre la superficie de las hojas y el aire sean pequeños. Se asumió un acoplamiento aerodinámico relativamente bueno entre el canopeo y la atmósfera dado que el canopeo en los ecosistemas de estepa es abierto.

### 2.2.9 Análisis estadístico

Se utilizó el paquete estadístico SPSS 11.5 (SPSS, Chicago, IL, EE.UU.) para el análisis estadístico. Para testear la hipótesis general sobre diferencias en la ET entre sitios con diferentes intensidades de pastoreo así como los cambios a través del tiempo y la interacción entre los sitios y la época del año se realizaron análisis de la varianza (ANOVA de dos vías) con un nivel de confianza del 95%. La humedad del suelo también se analizó con una ANOVA de dos vías (profundidad y sitio). Así mismo se realizó una ANOVA de una vía para evaluar diferencias en la cobertura vegetal, índice de área foliar y biomasa de raíces entre sitios. Se utilizó la prueba Tukey a posteriori para evaluar cuales sitios diferían entre sí. Previamente se chequearon los datos para normalidad y homocedasticidad. La Prueba t de Student's se realizó para comparar la cobertura vegetal y la transpiración entre gramíneas y arbustos y la impedancia del suelo entre 10 y 15 cm de profundidad dentro de un sitio. Se utilizó el software Sigma Plot (SPSS, Chicago, IL, EE.UU.) para ajustar las funciones matemáticas entre la disminución de las reservas de agua en el suelo y la ET acumulada, la conductancia del canopeo y D, la conductancia del canopeo y temperatura del aire y la conductancia del canopeo y el contenido de agua en el suelo.

## 2.3 Resultados

### 2.3.1 Densidad de heces, cobertura y distribución de raíces

La densidad de heces, un estimador de la intensidad de pastoreo, fue significativamente menor a medida que incrementó la distancia a la fuente de agua (Tabla 2.1;  $F_{2, 35} = 12,98$ ;  $p < 0,001$ ). El sitio más cercano a la fuente de agua (intensidad de pastoreo alta) exhibió, respectivamente, cuatro veces y 15 veces más heces que los sitios con intensidad moderada y baja, localizados a 1500 y 2500 m de la aguada (Tabla 2.1,  $p < 0,001$ ).

Todos los sitios de estudio, independientemente de la intensidad de pastoreo, mostraron similares coberturas vegetales totales (pastos + arbustos) y porcentaje de suelo expuesto (Tabla 2.1,  $F_{2,35} = 0,138$ ;  $p = 0,8$ ). Aunque la cobertura total no cambió las contribuciones de cada componente (pastos, arbustos, biomasa muerta y suelo expuesto) fueron diferentes dentro de cada sitio (alto:  $F_{2,35} = 160$ ;  $p < 0,0001$ ; moderado:  $F_{2,35} = 109$ ;  $p$

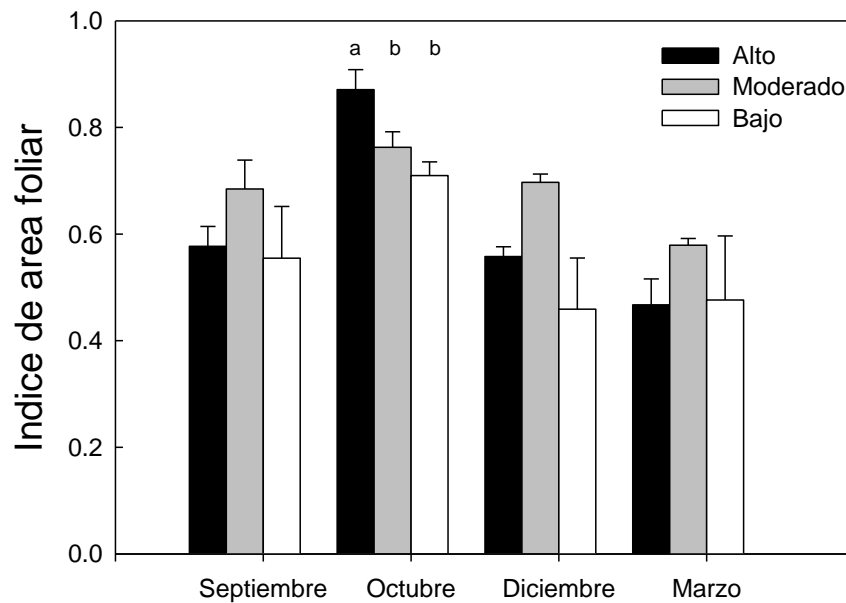
<0,0001; y bajo:  $F_{2,35} = 132$ ;  $p < 0,0001$ ). La cobertura de arbustos fue mayor que la de pastos en el sitio con intensidad de pastoreo alta ( $t = -4,89$ ;  $p < 0,0001$ ). No se encontraron diferencias significativas entre la cobertura de arbustos y la de pastos en los otros dos sitios. El sitio más pastoreado tendió a tener mayor cobertura de arbustos (42% más) que el sitio con intensidad de pastoreo bajo. La cobertura de la biomasa muerta fue significativamente más baja en el sitio con mayor intensidad de pastoreo con respecto a los otros dos sitios ( $F_{2,35} = 4,6$ ;  $p < 0,05$ ; Tabla 2.1).

**Tabla 2.1** Características de los tres sitios estudiados a lo largo de un gradiente de intensidad de pastoreo. Cada valor representa la media  $\pm$  EE ( $n=12$ ). Diferentes letras minúsculas indican diferencias estadísticamente significativas entre las intensidades de pastoreo ( $p < 0,05$ ).

	Intensidad de pastoreo		
	Alta	Moderada	Baja
<b>Distancia a la fuente de agua (m)</b>	300	1500	2500
<b>Densidad de heces (número m<sup>-2</sup>)</b>	44 $\pm$ 10 <sup>a</sup>	10 $\pm$ 0,4 <sup>b</sup>	3 $\pm$ 0,2 <sup>b</sup>
<b>Cobertura de arbustos (%)</b>	22,3 $\pm$ 3,6	17,1 $\pm$ 2,7	15,7 $\pm$ 3,4
<b>Cobertura de pastos (%)</b>	12,8 $\pm$ 1,1	13,3 $\pm$ 1,4	13,7 $\pm$ 1,1
<b>Biomasa muerta (%)</b>	1,2 $\pm$ 0,78 <sup>a</sup>	6,4 $\pm$ 1,9 <sup>b</sup>	5,4 $\pm$ 1,76 <sup>b</sup>
<b>Suelo expuesto (%)</b>	63,8 $\pm$ 3,6	63,2 $\pm$ 3,8	65,2 $\pm$ 3,4
<b>Biomasa de raíces total entre 0-2 m (g m<sup>-3</sup>)</b>	8185 $\pm$ 556	8180 $\pm$ 818	8680 $\pm$ 320
<b>Altura media de arbustos (cm)</b>	68,3 $\pm$ 3,5	63,5 $\pm$ 2,1	59,1 $\pm$ 4,2
<b>Impedancia del suelo (MPa)</b>			
<b>10 cm de profundidad</b>	0,71 $\pm$ 0,03 <sup>a</sup>	0,45 $\pm$ 0,02 <sup>b</sup>	0,4 $\pm$ 0,03 <sup>b</sup>
<b>15 cm de profundidad</b>	1,44 $\pm$ 0,04 <sup>a</sup>	1,09 $\pm$ 0,06 <sup>b</sup>	0,85 $\pm$ 0,05 <sup>b</sup>

El índice de área foliar (IAF) varió entre 0,45 y 0,87 (Fig. 2.9) alcanzando el valor máximo en octubre en los tres niveles de intensidad de pastoreo respecto a los otros meses analizados (Fig. 2.9). El IAF medido en octubre fue significativamente mayor en el sitio más pastoreado que en el resto de los sitios ( $F_{2,32} = 10,3$ ;  $p < 0,033$ ); mientras que en los otros

periodos del año el sitio con intensidad de pastoreo moderada tendió a presentar los mayores valores de IAF.

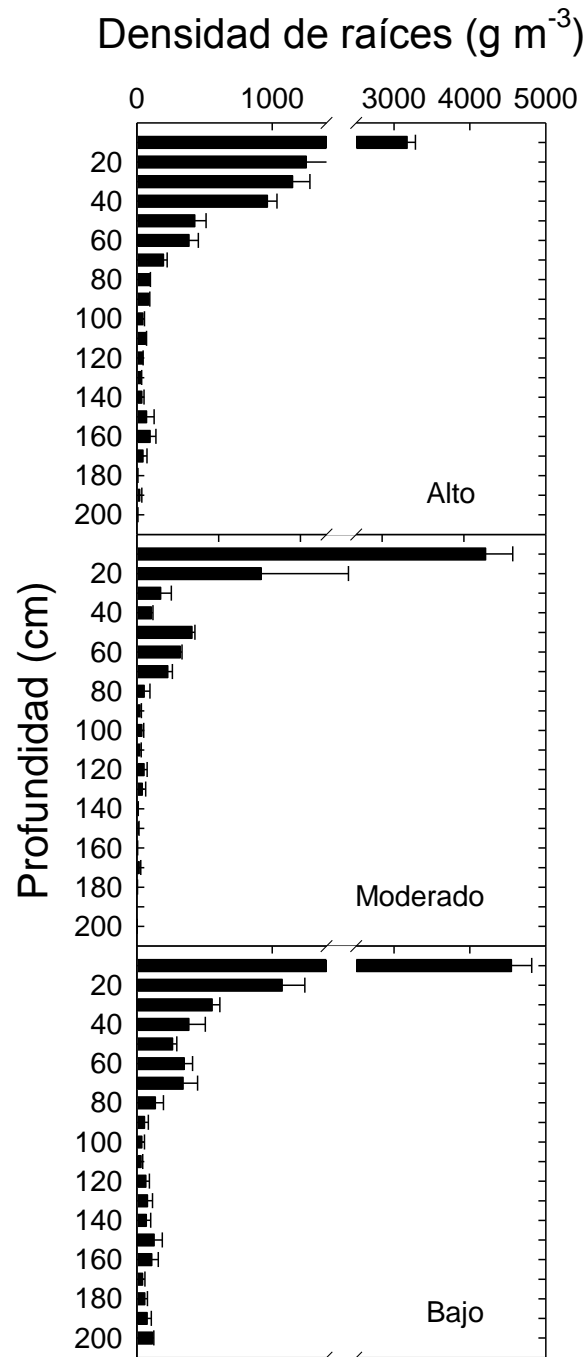


**Figura 2.9** Índice de área foliar (IAF) en tres sitios a lo largo de un gradiente de intensidad de pastoreo (columnas negras: intensidad alta; columnas grises: intensidad moderada; columnas blancas: intensidad baja). Letras diferentes dentro de un periodo de medición indican diferencias significativas entre niveles de intensidad de pastoreo.

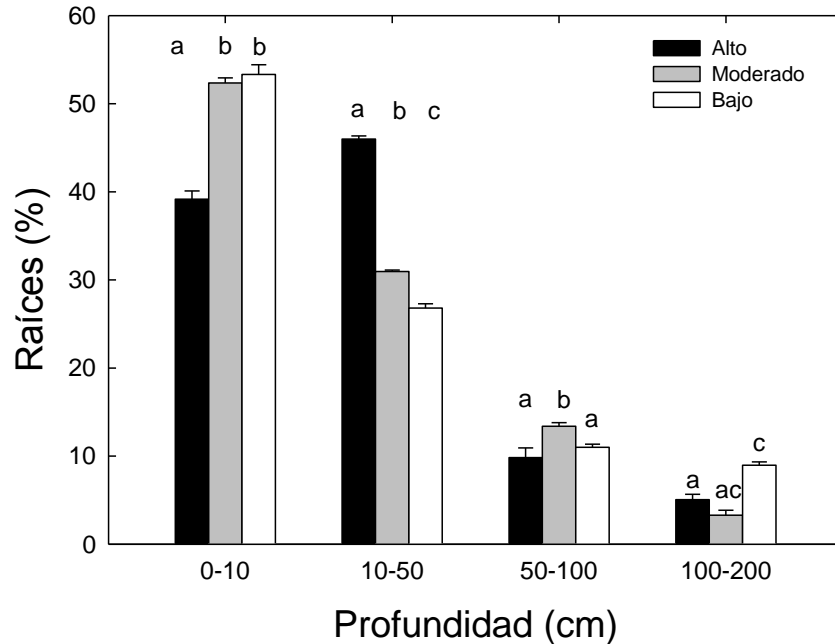
La biomasa total de raíces en el perfil de suelo analizado (0 a 2 m) no difirió entre los sitios ( $F_{2,6}$ : 0,223;  $p=0,09$ ; Tabla 2.1). El patrón de distribución vertical de raíces varió de manera similar en los tres sitios con diferentes intensidades de pastoreo ( $F_{20,42}$ : 4,09;  $p<0,001$ ;  $F_{20,42}$ : 15,02;  $p<0,001$ ;  $F_{20,42}$ : 67,6;  $p<0,001$ ; para alta, moderada y baja intensidad de pastoreo, respectivamente; Fig. 2.10). Se observó mayor densidad de raíces en la parte superior del suelo (0-10 cm) en los tres sitios y luego una disminución exponencial con el aumento de la profundidad. La densidad de raíces entre 0-10 cm varió significativamente entre los sitios ( $F_{2,6}$  = 8,11;  $p=0,02$ ) (Fig. 2.10 y 2.11). El sitio con mayor intensidad de pastoreo presentó en esta capa de suelo menor densidad de raíces que el sitio menos pastoreado ( $p=0,021$ ). Sin embargo, en la capa de suelo entre 10 y 50 cm se observó mayor porcentaje de raíces en el sitio con mayor intensidad de pastoreo que en los otros sitios ( $F_{2,6}$



:27,87;  $p < 0,001$ ; Fig. 2.10 y 2.11). A mayores profundidades, el sitio con menor intensidad de pastoreo tuvo significativamente mayor porcentaje de raíces (aproximadamente 10%) que los sitios más pastoreados (aproximadamente 5%) ( $F_{2,6} : 9,14$ ;  $p = 0,14$  y  $F_{2,6} : 6,9$ ;  $p = 0,028$  para 50-100 cm y 100-200 cm de profundidad, respectivamente; Fig. 2.10 y 2.11).



**Figura 2.10** Distribución relativa de raíces en el perfil de suelo entre 0 y 2 m en tres sitios con diferente intensidad de pastoreo (alta, moderada y baja). Cada barra horizontal representa el valor medio  $\pm$  EE (n = 3).



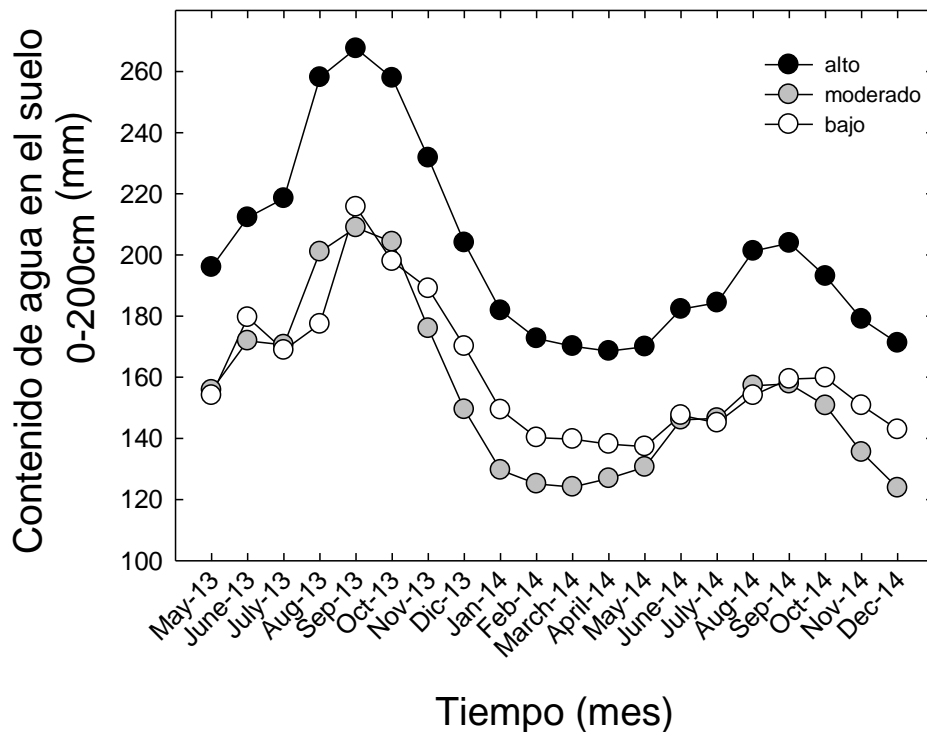
**Figura 2.11** Distribución de raíces en cuatro capas de suelo en tres sitios con diferentes intensidades de pastoreo. Cada columna representa la media de tres perfiles  $\pm$  EE. Letras diferentes dentro de cada capa de suelo analizada indican diferencias significativas entre sitios ( $p < 0,05$ ).

### 2.3.2 Compactación y contenido de agua del suelo

La impedancia del suelo, una medida de la compactación, varió entre sitios a 10 cm de profundidad ( $F_{3,15} = 12,6$ ;  $p < 0,01$ ) y a 15 cm de profundidad ( $F_{3,15} = 16,8$ ;  $p < 0,01$ ) (Tabla 2.2). La capa de suelo más superficial presentó mayor impedancia en el sitio de intensidad de pastoreo alta que en los otros sitios ( $p < 0,01$ ; Tabla 2.2). El suelo a 15 cm de profundidad estuvo significativamente más compactado que el suelo a 10 cm de profundidad en todos los sitios ( $t = 5,44$ ;  $p < 0,001$ ).

La cantidad de agua acumulada en todo el perfil del suelo analizado fue diferente entre sitios ( $F_{2,55} = 7,03$ ;  $p < 0,001$ ; Fig. 2.12). El sitio con mayor intensidad de pastoreo presentó valores mayores que el resto de los sitios ( $p = 0,003$  y  $p = 0,13$  para el sitio con moderada y baja intensidad de pastoreo, respectivamente), variando entre 180 mm en verano y otoño y 260 mm al inicio de la primavera. En los sitios con menor intensidad de pastoreo (moderado y

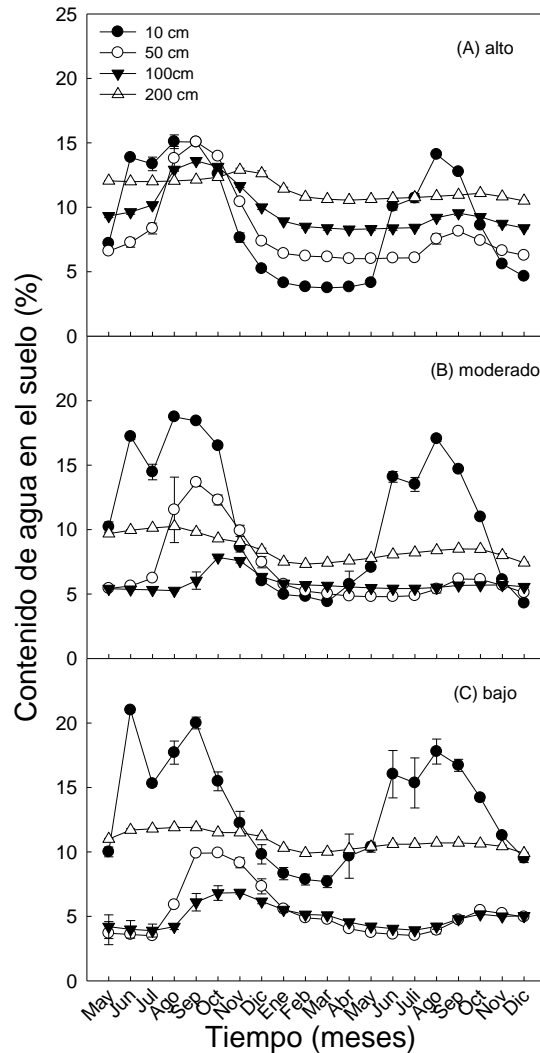
bajo), el perfil de suelo contuvo cantidades similares de agua, con valores máximos de 220 mm y mínimos menores a 150 mm (Fig. 2.12). Una mayor recarga neta de agua durante el invierno (desde mayo a setiembre) y mayor descarga neta durante el período seco (desde setiembre a marzo) fue observada en el sitio más pastoreado en comparación con el sitio de pastoreo de baja intensidad ( $F_{2,6}=28$ ;  $p=0,002$ ).



**Figura 2.12** Cantidad de agua almacenada en el suelo entre la superficie y los 2 m de profundidad en tres sitios a lo largo de un gradiente de intensidad de pastoreo (círculos negros: intensidad alta; círculos grises: intensidad moderada; círculos blancos: intensidad baja). Cada símbolo representa la media mensual de tres réplicas por sitio.

El contenido de agua del suelo varió con la profundidad (entre 0 y 2m) ( $F_{11,3}$ : 71,7,  $p<0,001$ ) y con la intensidad de pastoreo ( $F_{11,2}$ : 13,04,  $p<0,001$ ; Fig. 2.13). La interacción entre profundidad e intensidad de pastoreo fue significativa ( $F_{11,6}$ : 21,16,  $p<0,001$ ). El contenido de agua en el sitio más pastoreado, independientemente de la profundidad, fue mayor en el sitio más pastoreado que en el sitio con intensidad moderada ( $p<0,01$ ) y con intensidad baja

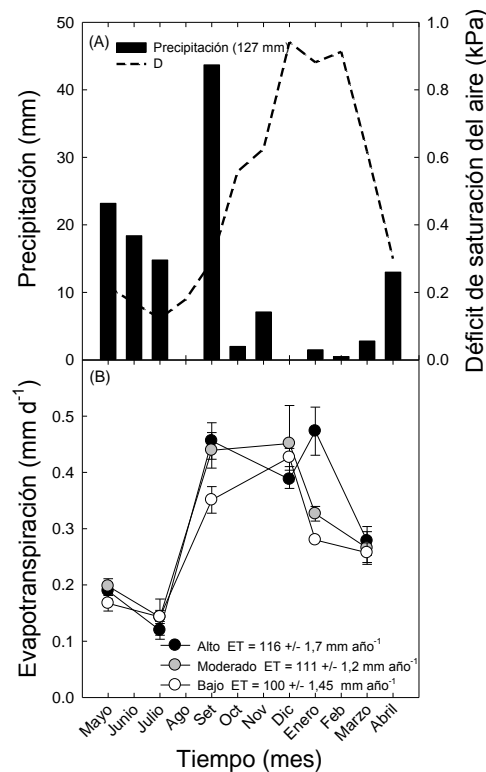
( $p=0,038$ ). Los sitios con intensidad moderada y baja no difieren entre sí. Se observó un patrón estacional en el contenido de agua de agua del suelo, con valores altos en invierno e inicio de la primavera y valores bajos en verano e inicio del otoño. A 2m de profundidad estas fluctuaciones estacionales fueron de menor magnitud (Fig. 2.13).



**Figura 2.13** Variación en el contenido de agua del suelo desde mayo de 2013 hasta diciembre de 2014 a 10, 50, 100 y 200 cm de profundidad en los tres sitios estudiados que difieren en intensidad de pastoreo: (a) alta, (b) moderada, y (c) baja intensidad. Cada símbolo representa el valor medio  $\pm$  EE ( $n = 3$ ).

### 2.3.3 Evapo-transpiración

La precipitación desde mayo de 2013 a abril de 2014 fue de 127 mm, menor a la precipitación media anual de 150 mm. Más del 89% de la precipitación ocurrió entre abril y septiembre, y el déficit de saturación de aire medio mensual (D) aumentó hasta aproximadamente 1 kPa durante el período estival (Fig. 2.14 A). El patrón estacional de evapotranspiración (ET) difirió entre sitios (Fig. 2.14 B). El análisis de la varianza de dos vías indicó diferencias significativas entre las intensidades de pastoreo ( $F_{2,2}=17,46$ ;  $p<0,0001$ ) y el tiempo ( $F_{2,5}=35,03$ ;  $p<0,0001$ ), con interacciones significativas entre el nivel de pastoreo y los meses ( $F_{2,10}=2,39$ ;  $p=0,027$ ). La menor pérdida de agua del ecosistema ocurrió en invierno (mayo y julio) cuando la temperatura del aire y D fueron bajos, mientras que la máxima ET se registró durante la primavera y el verano (Fig. 2.14 B).

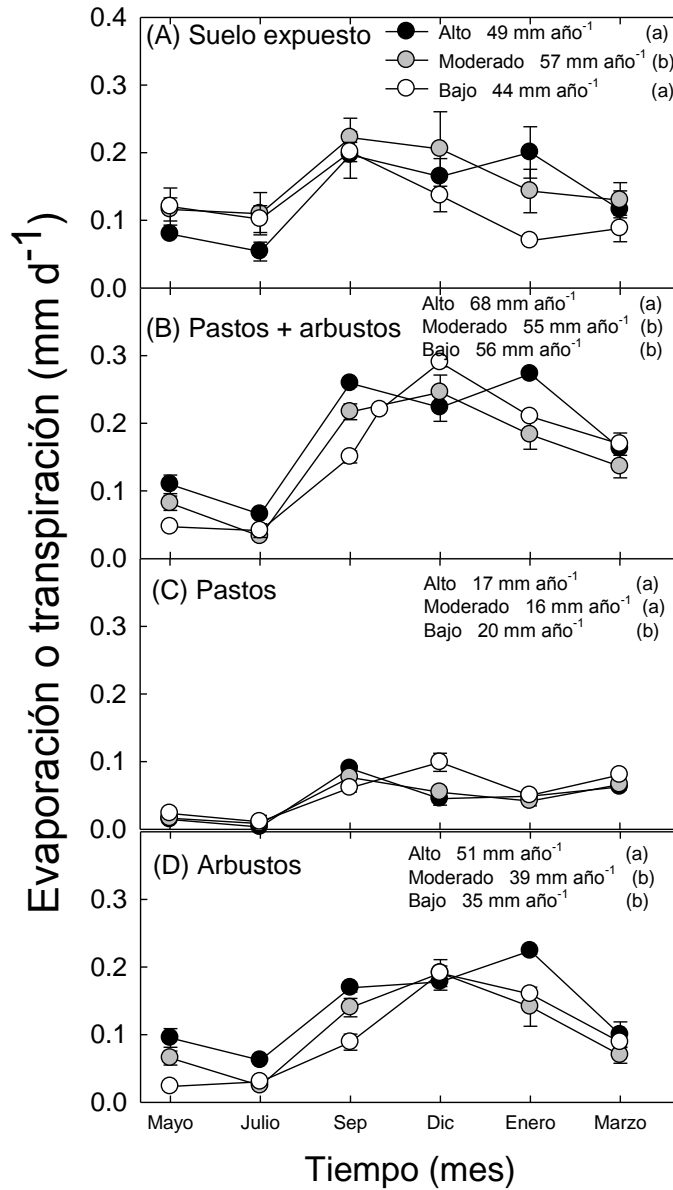


**Figura 2.14** (A) Precipitación y déficit de saturación del aire medio mensual (línea de trazos) y (B) evapotranspiración media diaria (ET) desde mayo de 2013 a marzo de 2014 en tres sitios que difieren en la intensidad de pastoreo (alta, moderada y baja). Cada símbolo en el gráfico B representa el valor medio ± EE (n = 15). La ET acumulada en un año para cada sitio está indicada en gráfico B (media±EE).

Se observaron diferencias significativas entre los sitios en la ET acumulada ( $F_{2,6}=22,5$ ;  $p<0,0001$ ; Fig. 2.14 B). La mayor ET acumulada se observó en el sitio con intensidad de pastoreo alta (116 mm), y la menor, en el sitio de intensidad de pastoreo baja (100 mm) (Fig. 2.14 B). El sitio con intensidad moderada presentó valores intermedios de ET acumulada (111 mm), que fueron similares estadísticamente a la ET del sitio más pastoreado. La ET acumulada representó el 92% de la precipitación anual en el sitio más pastoreado, el 87,5 % en el de intensidad de pastoreo moderada y el 78% en el sitio con la menor intensidad de pastoreo.

La evaporación anual del suelo expuesto o desnudo ( $E$ ; mm año<sup>-1</sup>) varió entre los sitios ( $F=5,6$ ;  $p<0,05$ ) y fue significativamente mayor en el sitio con intensidad de pastoreo moderada en comparación con el sitio de pastoreo de intensidad baja ( $p<0,05$ , Fig. 2.15 A). Las diferencias mayores en  $E$  entre los sitios fueron observadas en enero, cuando  $E$  fue tres veces mayor en el sitio de intensidad de pastoreo alta que en el de intensidad baja.

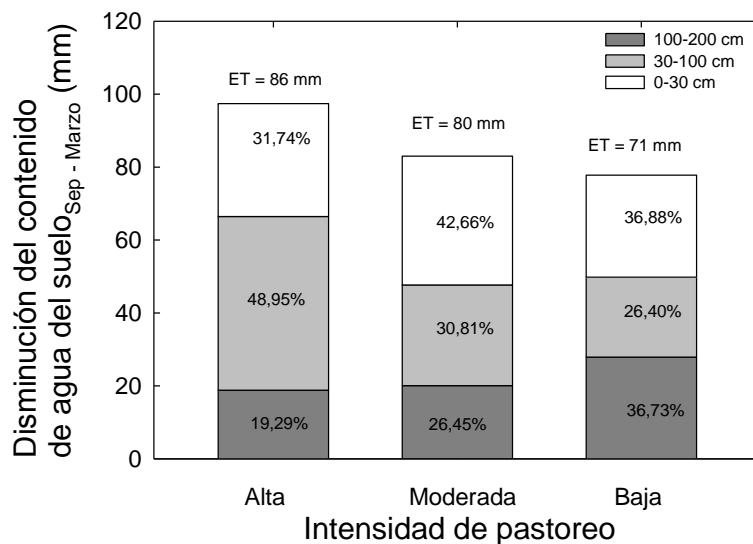
La transpiración anual de los arbustos (mm año<sup>-1</sup>) fue significativamente mayor que la transpiración anual de los pastos en todos los sitios (test  $t = -16, -17$  y  $-14$ , para los sitios de intensidad de pastoreo alta, moderada y baja, respectivamente,  $p < 0,01$ ). La transpiración total ( $T$ , arbustos + gramíneas) difirió significativamente entre los sitios ( $F_{2,6}=22,3$ ;  $p<0,023$ ), y fue un 21% mayor en el sitio de intensidad de pastoreo alta que en el sitio con intensidad de pastoreo baja (Fig. 2.15 B). El análisis de la  $T$  identificando pastos y arbustos, también indicó diferencias significativas entre sitios ( $F_{2,6}=43,43$ ;  $p < 0,001$  y  $F_{2,5}=7,92$ ;  $p<0,037$ , respectivamente, Fig. 2.15 C, D). La transpiración anual de los pastos en el sitio de alta intensidad de pastoreo fue 15% menor respecto a la observada en el sitio de intensidad de pastoreo baja ( $p<0,045$ ; Fig. 2.15 C). La  $T$  anual de los arbustos fue 43% mayor en el sitio más pastoreado que en el sitio menos pastoreado (Fig. 2.14. D). La contribución de la transpiración de pastos y arbustos a la ET varió entre 58% (intensidad de pastoreo alta) a 49% (intensidad de pastoreo moderado). Los arbustos aportaron un 12% más a la  $T$  total en el sitio de intensidad de pastoreo alta que en el sitio de intensidad de pastoreo baja. La contribución de los arbustos a la ET total difirió marginalmente en los tres sitios de intensidad de pastoreo ( $F_{2,5}=3,87$ ;  $p= 0,08$ ). Similarmente, la transpiración de los pastos tuvo diferente contribución a la ET dependiendo de la intensidad de pastoreo ( $F_{2,6}=35$ ;  $p<0,001$ ), pero fue menor en el sitio más pastoreado que en el sitio menos pastoreado.



**Figura 2.15.** (A) Evaporación directa del suelo expuesto, (B) transpiración total de pastos + arbustos, (C) transpiración de pastos, y (d) transpiración de arbustos desde mayo de 2013 a marzo de 2014, en tres sitios con diferente intensidad de pastoreo (alta, intermedia y baja). Cada símbolo representa el valor medio  $\pm$  EE ( $n = 3$  para suelo desnudo y pastos y  $n = 9$  para arbustos). En cada panel se indica la evaporación o transpiración acumulada durante 1 año (mm año<sup>-1</sup>). Diferentes letras minúsculas dentro los paréntesis indican diferencias significativas entre los sitios ( $p < 0,05$ ).

**2.3.4 Relación entre la evapotranspiración y el contenido de agua en el suelo**

La ET acumulada desde setiembre al final del verano (marzo) fue de 86, 80 y 71 mm en los sitios con intensidad de pastoreo alta, moderada y baja, respectivamente, consistente con una disminución en el contenido de agua en el suelo entre 0 y 200 cm de 98, 80 y 76 mm. La contribución relativa de los cambios en el contenido de agua en el suelo en las capas 0 a 30, 30 a 100 y 100 a 200 cm de profundidad a la ET de setiembre a marzo difirió dentro de cada sitio ( $F_{2,6}=253; 9,9; 30,3$  para el sitio con alta, moderada y baja intensidad de pastoreo respectivamente;  $p<0,01$ ). Así mismo estas capas de suelo contribuyeron de manera diferente a la ET de setiembre a marzo de acuerdo a la intensidad del pastoreo (Fig. 2.16). Por ejemplo, en el sitio con mayor intensidad de pastoreo el agua en la capa de suelo de 30 a 100 cm contribuyó significativamente más (aproximadamente 85% más) a la ET que en el sitio de intensidad de pastoreo bajo ( $F_{2,6}=92; p < 0,001$ ). Por otra parte, la capa más profunda del suelo (100-200 cm) tuvo una contribución menor a la ET en el sitio de intensidad de pastoreo alta en comparación con el sitio de intensidad de pastoreo baja (19% y 37%, respectivamente) ( $F_{2,6}=27,7; p < 0,001$ ).

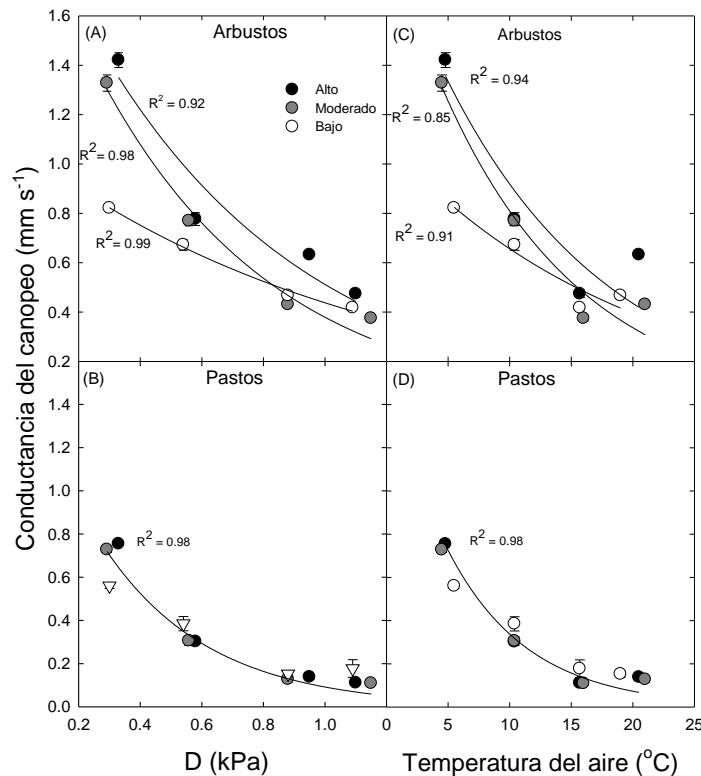


**Figura 2.16** Disminución del contenido de agua en el suelo de setiembre a marzo para las capas de 0 a 30 cm, 30 a 100 cm y de 100 a 200 cm. El porcentaje de contribución a la evapotranspiración total (ET) de cada capa de suelo durante ese periodo se indica dentro de cada columna. La ET total de setiembre a marzo para cada sitio se muestra arriba de cada columna.



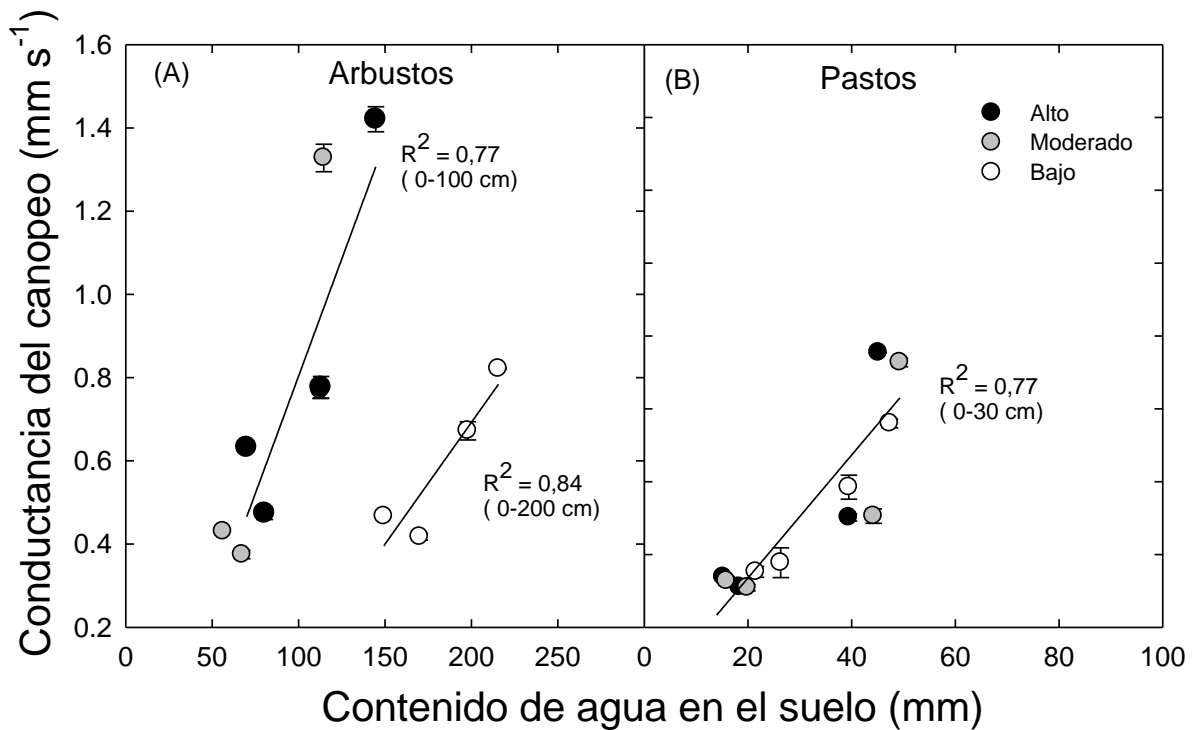
### 2.3.5 Conductancia del canopeo

La conductancia del canopeo ( $G_c$ ) de arbustos y pastos disminuyó exponencialmente con el incremento de  $D$  y de la temperatura del aire para todas las intensidades de pastoreo (Fig. 2.17). La conductancia del canopeo de los pastos fue significativamente menor que la de los arbustos en las tres intensidades de pastoreo ( $p < 0,001$ ). La conductancia del canopeo de arbustos fue consistentemente y significativamente mayor en los sitios más pastoreados, particularmente a temperaturas y  $D$  bajos ( $F = 18,6$ ;  $p < 0,05$ ) (Fig. 2.17 A, C). Una única función matemática pudo ser ajustada para describir la relación entre  $G_c$  de gramíneas y  $D$  (Fig. 2.17 B), al igual que para la relación entre  $G_c$  y la temperatura del aire (Fig. 2.17 D).



**Figura 2.17.** Conductancia del canopeo de arbustos A) y de pastos B) en función del déficit de saturación de aire (D) y en función del a temperatura del aire (B y D, respectivamente) en los tres sitios con diferente intensidad de pastoreo. Cada símbolo es la media  $\pm$  EE ( $n = 9$  en (A) y (C), y  $n = 3$  para gramíneas en (B) y (D)). Todas las funciones ajustadas a los datos son funciones exponenciales. En (B) y (D) una función se ajustó a los datos independientemente de la intensidad de pastoreo.

Los efectos de la humedad del suelo de la capa más superficial (0-10 cm) sobre Gc de arbustos + pastos fueron similares para todos sitios de estudio ( $R^2=0,69$ ;  $p<0,001$ ). La Gc de arbustos disminuyó con la disminución de la cantidad de agua en la capa de suelo de 0 a 100 cm en los sitios de intensidad de pastoreo alta y moderada; la relación se ajustó mejor ( $R^2$  mayor;  $p=0,05$ ) cuando se consideró el contenido de agua en todo el perfil del suelo (0-200 cm) en el nivel de intensidad de pastoreo bajo (Fig. 2.18 A). La conductancia de los pastos disminuyó con la disminución del contenido de agua del suelo pero solo cuando se consideró el agua en la capa de suelo de 0 a 30 cm ( $p<0.01$ ; Fig. 2.18 B). Una única función se ajustó a los tres sitios.



**Figura 2.18** Conductancia del canopeo de arbustos (A) y de pastos (B) en función del contenido de agua del suelo en los tres sitios con diferente intensidad de pastoreo. Cada símbolo representa la media  $\pm$  EE ( $n = 9$  en (A), y  $n = 3$  en (B)). En (A) todas las funciones ajustadas a los datos son funciones lineales. En (B), una única función pudo ser ajustada a todos los datos independientemente de la intensidad de pastoreo.

## 2.4 Discusión

Los estudios a lo largo de un continuo de intensidades de pastoreo pueden revelar variaciones muy realistas de los efectos a largo plazo sobre las funciones del ecosistema, que no serían discernibles a través de otros diseños experimentales, como el uso de clausuras. Aunque este estudio se realizó usando un único gradiente de pastoreo, este es representativo de las comunidades pastoreadas de la estepa patagónica. Los sitios analizados en este estudio, ubicados a 300, 1500 y 2500 m de distancia de una fuente de agua permanente, representaron un gradiente espacial del impacto acumulado de la exposición a largo plazo a la actividad ganadera, que dio lugar a cambios estructurales y en la hidrología. Mientras el número de heces no se traduce directamente en el número de animales pastoreando un sitio, la acumulación de heces proporciona un buen índice de la cantidad de tiempo que el ganado permanece en un área particular (Lange & Willcocks 1978; Morton & Baird 1990). Tanto el mayor número de heces de ovejas como las diferencias en la impedancia del suelo, la mayor abundancia relativa de pastos menos preferidos por el ganado y la mayor cobertura de arbustos fueron consistentes con la distancia a la fuente de agua.

### 2.4.1 Respuestas de la evapotranspiración a la intensidad de pastoreo

Los valores promedio de ET ( $<0,5 \text{ mm d}^{-1}$ ) en los tres sitios con diferente intensidad de pastoreo fueron consistentes con los estimados para la estepa patagónica utilizando sensores remotos (Cristiano et al. 2016) en un área cercana de los sitios de estudio. Sin embargo, estos valores fueron bajos comparados con los mencionados para otras estepas con precipitaciones e índices de área foliar relativamente similares (por ejemplo, un promedio de  $0,8 \text{ mm d}^{-1}$  para las estepas de Mongolia (Li et al. 2007; Yang & Zhou 2011)). La evapotranspiración representó 92% de la precipitación anual en el sitio más pastoreado y 78% en el sitio con intensidad de pastoreo baja. Anualmente, la vegetación retornó 116 mm de agua a la atmósfera por evapotranspiración en el sitio de alta intensidad de pastoreo, mientras que el sitio con la presión de pastoreo más baja retornó 100 mm. Las diferencias mayores en ET entre los sitios se observaron en setiembre (período de crecimiento de las plantas; Golluscio et al. 2005) y a mediados de la estación seca (enero). En el presente estudio, las determinaciones directas de ET utilizando una OTC permitieron discernir entre la transpiración de los diferentes grupos funcionales (por ejemplo, arbustos y pastos) y la evaporación facilitando la comprensión de

los mecanismos subyacentes a las diferencias encontradas en ET entre los sitios. La proporción de transpiración a la ET ( $T / ET$ ) refleja la influencia de la vegetación sobre el ciclo hidrológico (Wang et al. 2014, 2016c) y en el presente estudio el análisis de los componentes individuales de la ET en los tres sitios de estudio reveló que la T de arbustos fue la base para el aumento de la ET en el sitio con mayor intensidad de pastoreo. Una reciente revisión global sobre la separación de la ET en E y T (Schlesinger & Jasechko 2014) mostró que la T tiene una contribución media a la ET de aproximadamente 51% para ecosistemas semiáridos (estepas, desiertos y arbustales). Por otro lado, Paruelo & Sala (1995) aplicaron el modelo DINAQUA y estimaron que la contribución de T a la ET es menor que la contribución de E a la ET en un área similar a nuestro sitio de estudio en la estepa patagónica. Sin embargo, nuestros resultados con determinaciones de ET a campo y de sus componentes mostraron una mayor (58% en el sitio de alta intensidad de pastoreo) o similar (49% en el sitio de intensidad moderada de pastoreo) pérdida de agua por T que por E. Este resultado destaca el rol de la vegetación en el balance hídrico en estos ambientes áridos patagónicos. Numerosos cambios en el ecosistema por efecto del pastoreo (ej. remoción de la biomasa, el pisoteo, cambios en: la cobertura vegetal, la composición de especies, la arquitectura de copas de los arbustos, la conductancia del canopy, los patrones de distribución de raíces y las propiedades físicas del suelo), fueron parcialmente responsables de la mayor pérdida de agua por ET en el sitio más cercano a la fuente de agua y consecuentemente con mayor intensidad de pastoreo.

Los cambios en la composición de los pastos (pero no en la cobertura de pastos) son típicas respuestas al pastoreo (Milchunas & Lauenroth 1993; Aguiar & Sala 1999; Cipriotti & Aguiar 2005; Golluscio et al. 2009). Generalmente ocurre un reemplazo de especies preferidas por los herbívoros por especies menos preferidas. Estas especies preferidas por el ganado tienen propiedades morfológicas y fisiológicas características que favorecen un uso más conservador de los recursos hídricos (Mitchell et al. 2008) que en las especies menos apetecibles, así los cambios en la composición de los pastos no contribuirían a explicar el aumento de la T total observado en este sitio. Probablemente los cambios observados en los arbustos sean los responsables del aumento de las pérdidas de agua por T en el sitio más pastoreado. Una respuesta generalizada al pastoreo es el aumento en la abundancia de arbustos en ambientes áridos y semiáridos (Archer et al. 2017), un patrón que ha sido

previamente observado en estepas patagónicas (por ejemplo, (Aguiar et al. 1996; Perelman et al. 1997; Adler et al. 2005; Golluscio et al. 2009). Aunque las diferencias en la cobertura de arbustos no fueron significativas a través del gradiente de pastoreo, una tendencia a un 42% más de cobertura de arbustos que en el sitio menos pastoreado podría traducirse en mayor superficie foliar y así tener importantes consecuencias sobre el balance de agua del ecosistema. Por otro lado, en el sitio menos pastoreado y más alejado de la fuente de agua hubo una mayor cobertura de material muerto en pie, que no contribuye a la transpiración pero si a evitar la evaporación del suelo. Otra explicación para la mayor T en el sitio más pastoreado podría estar relacionada a la mayor disponibilidad de agua en el suelo, lo cual podría restringir el control estomático para la pérdida de agua por T debido a reducción del estrés hídrico.

El aumento en la ET en el sitio más pastoreado observado en el presente estudio está en desacuerdo con los resultados de otros estudios en otros ecosistemas áridos que encontraron una disminución de ET por efecto del pastoreo (Bremer 2001; Miao et al. 2009), o ausencia de cambios (Stewart & Verma 1992; Miao et al. 2009). Sin embargo, éstos son consistentes con los resultados reportados por otros autores en estepas en Mongolia (Shao et al. 2017; An et al. 2019). Estas inconsistencias sobre los efectos del pastoreo sobre ET podrían ser atribuidas a diferentes intensidades de pastoreo, características de la vegetación o del suelo o las condiciones climáticas propias de cada ecosistema.

#### *2.4.2 Controles de la conductancia del canopeo*

La cantidad de agua transportada desde el suelo a la atmósfera depende de la conductancia del canopeo ( $G_c$ ) entre otras variables, que comprende la conductancia al vapor de agua de los estomas "promedio" del canopeo e incluye tanto la capa límite como los componentes estomáticos. Los cambios fisiológicos, así como los cambios en la arquitectura del canopeo como resultado del pastoreo, pueden afectar la  $G_c$ . La conductancia del canopeo fue significativamente mayor en el sitio con alta intensidad de pastoreo, principalmente al inicio del período de crecimiento cuando la demanda de agua de la atmósfera era relativamente baja. Sin embargo, cuando el déficit de saturación del aire aumentó durante el período estival, las diferencias relativas en  $G_c$  entre sitios con diferente intensidad de pastoreo desaparecieron. Esto sugiere una regulación fisiológica sustancial de la pérdida de agua por los estomas en

canopeos expuestos a la herbivoría. La regulación estomática es más importante para afrontar los déficits hídricos que ocurren durante el verano, como se podría inferir a partir de la pendiente de la relación lineal que se puede obtener aplicando el  $\ln$  a la información contenida en la Fig. 2.18a. Una pendiente más pronunciada indica que la conductancia disminuye más rápidamente desde su valor máximo a medida que  $D$  aumenta. En este estudio dicha pendiente fue 1,52 y 0,5  $\text{mm s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$  para los sitios de intensidad de pastoreo alta y baja, respectivamente. Sin embargo, las diferencias específicas del sitio en la respuesta de  $G_c$  a los cambios en  $D$  no implican necesariamente una diferente respuesta inherentemente estomática a la demanda de agua atmosférica entre los sitios. La sensibilidad de los estomas a los cambios en  $D$  puede variar de acuerdo con el grado de acoplamiento entre la superficie del canopeo y la atmósfera, el que puede ser determinado a partir del coeficiente de desacoplamiento (Jarvis & Mcnaughton 1986). Este coeficiente varía entre 0 (perfecto acople, con la atmósfera brindando toda la energía necesaria para la ET) a 1 (completo aislamiento, siendo la radiación el principal factor afectando la ET). El coeficiente de desacoplamiento pudo ser afectado por los cambios en la cobertura vegetal y en la composición de especies como consecuencia de un pastoreo intenso probablemente, favoreciendo el desarrollo de un canopeo con una capa límite relativamente delgada y con mayor rugosidad (mayor conductancia aerodinámica) que permitió un acoplamiento más fuerte con la atmósfera (Bucci et al. 2008). Teniendo en cuenta que la rugosidad aerodinámica depende de la altura del canopeo (Szeicz et al. 1969), el sitio más pastoreado y con arbustos con tendencia a ser más altos tendría una mayor rugosidad y, en consecuencia, un mayor grado de acoplamiento de las condiciones atmosféricas que el sitio menos pastoreado, de modo que los cambios en  $D$  se traducirían más directamente en cambios en  $T$ .

El contenido de agua del suelo también fue un factor clave para controlar  $G_c$ . La mayoría de las especies tienen sus hojas completamente desarrolladas al final de la primavera (Golluscio et al. 2005), cuando el contenido de agua del suelo comienza a disminuir, lo que puede aumentar la sensibilidad del canopeo a la humedad del suelo. Por otro lado, las hojas y raíces de estas especies arbustivas son particularmente vulnerables a la cavitación (Bucci et al. 2013) y deben realizar ajustes frente a los cambios de humedad del suelo para evitar la pérdida de conductividad hidráulica.

En otros ecosistemas áridos, la conductancia del canopeo también fue relacionada con el contenido de agua en el suelo y con el déficit de saturación del aire como en el presente estudio, o con otras variables ambientales como radiación y temperatura de aire. Por ejemplo, en ecosistemas pastoreados de Mongolia, el contenido de agua del suelo contribuyó más que otras variables a  $G_c$ , y esta contribución varió dependiendo si el año fue seco o húmedo (Zhang et al. 2014). Por su parte, Li et al. (2006) demostró que  $G_c$  fue más sensible a la radiación cuando la disponibilidad de agua en el suelo es baja en otras estepas bajo los efectos del pastoreo.

#### *2.4.3 Efectos del pastoreo sobre la distribución de raíces y la captura de agua desde el suelo*

Se ha puesto menos atención a los estudios del impacto del pastoreo sobre la biomasa subterránea que sobre la biomasa aérea. Los escasos estudios que evaluaron la biomasa de raíces en los ecosistemas bajo pastoreo (por ejemplo, Rodríguez et al. 2007; Larreguy et al. 2014; Bai et al. 2015; Oñatibia et al. 2017) solo consideraron las raíces que exploran capas superficiales del suelo (10 a 50 cm), sin tener en cuenta las raíces profundas de las especies leñosas, y menos aún su impacto en el ciclo hidrológico. En un meta análisis con 236 sitios alrededor del mundo, Milchunas & Lauenroth (1993) encontraron respuestas tanto positivas como negativas de la biomasa subterránea al pastoreo. En este caso, los cambios en la composición de las plantas y en el balance entre gramíneas y arbustos como consecuencia de diferentes presiones de pastoreo observados en este estudio (Capítulo 3) se reflejaron en la distribución vertical de las raíces y en los patrones de captura de agua dentro del perfil del suelo. La biomasa total de raíces no varió entre los sitios; sin embargo, hubo un cambio en el patrón de distribución de las raíces con la profundidad, dependiendo de la intensidad de pastoreo. La biomasa de raíces fue mayor en la capa de suelo de 20 a 100 cm en el sitio más pastoreado en comparación con el sitio menos pastoreado.

Aunque los pastos y los arbustos tienen una distribución vertical de raíces que se superponen parcialmente (Bucci et al. 2009; Leva et al. 2009; Cipriotti et al. 2014), la menor abundancia de pastos preferidos por el ganado en el sitio más pastoreado permitiría a los arbustos explorar capas de suelo poco profundas, con escasa competencia por los recursos hídricos por parte de los pastos. Esto no concordaría con lo que ocurre en otros ecosistemas

áridos, como el Monte patagónico, donde los cambios en la biomasa área no se reflejan en la biomasa subterránea, tal que los arbustos asignan raíces a las capas superficiales del suelo independientemente del nivel de pastoreo (Rodríguez et al. 2007). Por otro lado, cuando la intensidad del pastoreo es baja, la gran abundancia de raíces relativamente poco profundas de pastos palatables haría que los arbustos deban incrementar la utilización de los recursos hídricos más profundos. El 37% de la ET fue derivada del agua absorbida por las raíces más profundas en el sitio con menor intensidad de pastoreo. En cambio, en el sitio más cercano a la fuente de agua, las raíces capturaron principalmente agua de los primeros 100 cm del perfil (> 80% del uso total de agua) y solo un 19% desde las capas más profundas del suelo. En otras estepas semiáridas, como las del Norte de China, algunos autores también han encontrado que los cambios en la distribución y biomasa de raíces por efectos del pastoreo impactan sobre la contribución de agua de una determinada capa de suelo a ET (Lu et al. 2011).

#### *2.4.4 Efectos del pastoreo sobre las reservas de agua en el suelo*

El pastoreo, además de modificar la profundidad de la absorción de agua de las plantas, aumentó la cantidad de agua almacenada en el suelo. A diferencia de los efectos del pastoreo en otros ecosistemas (por ejemplo, Zhao et al. 2010; Gan et al. 2012a), el ganado ovino en la estepa patagónica, a las intensidades de pastoreo estudiadas las cuales son relativamente bajas respecto a la media regional, no parece tener un impacto negativo sobre la disponibilidad de agua en el suelo. Para explicar por qué los sitios expuestos a una mayor presión de pastoreo exhibieron mayor reserva de agua en el suelo que los sitios menos pastoreados, a pesar de la mayor compactación y por lo tanto menor infiltración y mayor evaporación, se proponen tres hipótesis alternativas. En primer lugar, la menor densidad de raíces debajo de 1m de profundidad en los sitios más pastoreados puede reducir el drenaje profundo. En general se supone que el drenaje profundo es escaso o nulo en los ecosistemas áridos y semiáridos; sin embargo, un relativamente sustancial drenaje profundo puede observarse en ecosistemas donde la precipitación se concentra en invierno, como en el área de estudio. Para este ecosistema, los modelos de balance hídrico indican que el drenaje profundo puede representar alrededor del 10% de la precipitación total (Paruelo & Sala 1995; Aguiar et al. 1996). Un 5% más de raíces debajo de 100 cm en el sitio con menor pastoreo podría



mejorar el movimiento descendente del agua por debajo de la región del suelo con presencia de raíces (drenaje profundo; (Seyfried et al. 2005)), resultando en una menor reserva de agua en comparación a la de los sitios con mayor intensidad de pastoreo. Otra explicación probable para esta aparente inconsistencia entre la ET y el contenido de agua del suelo puede ser atribuible a una mayor redistribución de agua a través del flujo caulinar a capas profundas del suelo a lo largo de canales formados por las raíces (Pressland 1976; Martinez-Meza & Whitford 1996), principalmente durante grandes eventos de lluvia, que limitaría la disposición del recurso para la evaporación desde las capas superficiales. Este mecanismo podría ser la vía principal para la entrada de agua en el suelo en el sitio con mayor intensidad de pastoreo. Aunque estas diferencias en la cobertura de arbustos entre sitios no fueron estadísticamente significativas, la proporción de arbustos a pastos tendió a ser mayor en el sitio más pastoreado dado que la cobertura de pastos se mantuvo constante. La recarga neta de agua durante el invierno (de mayo a septiembre) fue 10 mm mayor en el sitio con intensidad de pastoreo alta que en el sitio de intensidad de pastoreo baja, proporcionando soporte a esta hipótesis. La menor biomasa de material muerto en pie que cubre el suelo en el sitio más pastoreado puede ser otra explicación probable de las diferencias en el almacenaje de agua en el suelo entre los sitios. Una disminución de la biomasa muerta en la superficie del suelo podría aumentar la infiltración, considerando que menor cantidad de agua estaría retenida en la biomasa muerta.

En conclusión, el pastoreo afectó la ET y la partición de sus componentes (T y E) en la estepa patagónica. La mayor cobertura de arbustos y  $G_c$  al comienzo del período de crecimiento aumentaron la partición de ET y T en el sitio con más pastoreo. Los cambios en  $G_c$  sugieren que el pastoreo modificó la estructura del canopy y su respuesta a los factores ambientales, lo que originó mayor  $G_c$ , cuando la humedad del suelo fue abundante y el déficit de saturación del aire y las temperaturas fueron relativamente bajas. La presión de pastoreo cambió los patrones de asignación de biomasa subterránea, lo cual modificó la distribución y el almacenamiento del agua en el suelo, así como la profundidad de extracción de parte de las raíces. El nivel de intensidad de pastoreo del sitio de estudio más cercano a la fuente de agua aumentó la ET pero, en contraposición a la hipótesis planteada, sin el costo de una disminución en el almacenamiento de agua. La tendencia de aumento en la cobertura de arbustos y el mejoramiento del grado de acoplamiento entre la vegetación y la atmósfera sería una respuesta compensatoria al pastoreo. Los resultados sugieren que la presión de pastoreo

resulta en una fuerte regulación de las pérdidas de agua bajo condiciones secas. Este estudio refuerza aún más la necesidad de evaluar simultáneamente múltiples factores ambientales y de la vegetación en diferentes niveles de resolución, desde las plantas hasta los ecosistemas, para comprender los efectos del pastoreo sobre los procesos hidrológicos. Desde un punto de vista del manejo ganadero sostenible, se sugiere que aumentar el número de fuentes de agua permanentes y así distribuir las ovejas en todo el potrero puede mejorar la carga ganadera al mismo tiempo que se mantiene el almacenamiento de agua en todo el perfil del suelo y podría representar un mejor método alternativo que el pastoreo rotativo.

---

## Capítulo 3 Efectos del pastoreo sobre las relaciones hídricas y la fenología de especies vegetales de la estepa patagónica

---

### 3.1 Introducción

La función ecológica de los grandes herbívoros está generalmente referida a un único proceso “el pastoreo” (Albon et al. 2007). Sin embargo, el pastoreo afecta a los ecosistemas a través de varios procesos: remoción de tejidos de las plantas, pisoteo y deposición de orina y heces (Mikola et al. 2009; Heggenes et al. 2017). Los grandes herbívoros pueden afectar directamente a varios órganos de la planta cambiando la asignación de recursos para el crecimiento, el desarrollo de estructuras reproductivas o de almacenaje y la generación de respuestas compensatorias o bien para producir defensas químicas y físicas. La herbivoría puede cambiar la fisiología de la planta (Thomson et al. 2003; Gálvez & Tyree 2009; Pittermann et al. 2014; Peschiutta et al. 2016, 2018; Liu et al. 2016) alterando, por ejemplo, la proporción entre biomasa aérea y subterránea, tal que una mayor biomasa de raíces permitiría mantener los requerimientos hídricos y de nutrientes de las plantas. Consecuentemente, bajo esta situación las plantas expuestas a la herbivoría podrían tener mejor estado hídrico, mayor conductancia estomática y tasa fotosintética y así mayor crecimiento que las plantas libres de defoliación o con menor presión de herbivoría. Por otro lado, las plantas también pueden generar nuevas hojas o tallos, aumentar la tasa fotosintética en el tejido remanente o el desarrollado posteriormente a la herbivoría (Thomson et al. 2003; Gálvez & Tyree 2009; Liu et al. 2016) o destinar menos recursos a la biomasa subterránea. También ha sido observada una disminución de la tasa de fotosíntesis, de la transpiración y/o de la conductancia estomática, que resultan en una reducción del crecimiento (Ren et al. 2017). Por otro lado una reducción en la biomasa foliar por los herbívoros puede reducir la demanda de agua de la planta (Cunningham et al. 2009). Sin embargo, aunque la cantidad de agua perdida por transpiración depende de la superficie foliar, la reducción del uso de agua no es necesariamente proporcional al área removida, dado que las respuestas de las plantas son mucho más complejas e interactúan diversas variables fisiológicas, químicas, morfológicas en respuesta a factores de estrés.

Los efectos de grandes herbívoros sobre el funcionamiento de las plantas pueden ser también indirectos, a través de cambios en las propiedades físico-químicas del suelo como producto del pisoteo y de la deposición de orina y de heces. De este modo, especies que no son consumidas por los herbívoros pueden ser afectadas a través de cambios en el ambiente, ya sea en el suelo o en la parte aérea, por reducción de la competencia por recursos. El pisoteo incrementa la compactación del suelo (Pei et al. 2008; Taboada et al. 2011) lo cual reduce su porosidad y afecta la retención y el transporte de agua en el suelo (Bisigato et al. 2009; DeLonge & Basche 2018), al mismo tiempo que podría restringir la penetración de las raíces afectando su crecimiento y la exploración de horizontes del suelo para la captura de agua, y debe considerarse que la disponibilidad de agua en el suelo constituye uno de los principales determinantes de la actividad y distribución de la vegetación, particularmente en ecosistemas áridos (Bucci et al., 2009). Por lo tanto, si el pastoreo afecta las reservas de agua y la distribución y cantidad de raíces (Capítulo 2), pueden ocurrir múltiples cambios que potencialmente impacten sobre los mecanismos ecofisiológicos de las plantas que están involucrados en la captura, transporte y pérdida de agua desde las hojas a la atmósfera, afectando consecuentemente el intercambio de carbono). Dado que la captura de CO<sub>2</sub> y la pérdida de agua comparten el mismo camino dentro del mesófilo de la hoja, tasas elevadas de asimilación de CO<sub>2</sub> generalmente están correlacionadas con un sistema de transporte de agua altamente eficiente (Bucci et al. 2019).

La variación fenológica también es un aspecto importante de los efectos del pastoreo dado que la fenología impacta sobre varios procesos ecosistémicos (Yang et al. 2017). Generalmente los efectos del pastoreo sobre la fenología de las plantas son efectos indirectos, dados por cambios en los nutrientes, en la humedad y temperatura del suelo y el fotoperiodo (Bisigato et al. 2009; Zhu et al. 2016), y estos cambios en los estados fenológicos afectan los patrones temporales de uso de agua (Butz et al. 2018).

En las últimas décadas han emergido enfoques basados en características funcionales de la vegetación como un camino promisorio para entender las estrategias ecológicas de las plantas, las interacciones planta-herbívoro y su correlación con el funcionamiento de los ecosistemas (Díaz et al. 2007). Por ejemplo, el área foliar específica (AFE) está estrechamente relacionado con el espectro económico de la hoja y con la tasa de crecimiento potencial (Wright et al., 2004), tanto como con las estrategias de tolerancia al pastoreo (Díaz et al.

2001). Sin embargo, aún hay un limitado conocimiento de los mecanismos fisiológicos por los cuales las especies responden a la defoliación por herbivoría y a cambios en las condiciones del suelo inducidas por el pastoreo.

Los herbívoros se encuentran entre los principales determinantes de la estructura de la vegetación. Sus efectos varían a través de los tipos de vegetación siendo los pastizales los ecosistemas más afectados, particularmente debido al pastoreo por el ganado doméstico (Asner et al. 2004). Estos ecosistemas de pastizales se distribuyen en regiones áridas o semiáridas, representando más del 40% del planeta. En Argentina, los pastizales patagónicos, representados por las estepas constituyen extensas áreas donde la herbivoría ha estado presente desde hace más de 10000 años. Esta larga historia evolutiva comienza con herbívoros nativos (*Lama guanicoe*) y recientemente, desde finales del siglo XIX, con la introducción del ganado ovino (Lauenroth 1998). Pese a la gran extensión que ocupan estos ecosistemas, a su larga historia evolutiva con grandes herbívoros y al deterioro ambiental producto del sobrepastoreo (del Valle et al. 1998) los estudios se han enfocado principalmente a evaluar los cambios en la estructura y composición de la vegetación, crecimiento, productividad, e interacciones competitivas entre especies (Aguiar et al. 1996; Bisigato & Bertiller 1997; Perelman et al. 1997; Bisigato et al. 2005; Cipriotti & Aguiar 2005; Graff et al. 2007; Gast 2016; Oñatibia & Aguiar 2016; Oñatibia et al. 2017). Los resultados de Oñatibia (2013), por ejemplo, indican que el pastoreo intenso en la estepa patagónica disminuye la biomasa de raíces de especies de pastos preferidas por el ganado ovino y aumenta la de las no preferidas. Oñatibia & Aguiar (2016) mostraron que especies preferidas por los herbívoros como *Poa ligularis* disminuyen su biomasa área total en los sitios intensamente pastoreados mientras que especies no preferidas como *Pappostippa speciosa* no presentan diferencias en su biomasa aérea entre los extremos de intensidad de pastoreo. En el caso de los arbustos, el estudio de Oñatibia & Aguiar (2016) indicó que *Senecio filaginoides* (no consumido por el ganado) incrementa y *Adesmia volckamnnii* y *Azorella prolifera* (parcialmente consumidas) mantienen relativamente constante su biomasa aérea en los sitios más pastoreados respecto a la de los sitios menos pastoreados.

Los efectos directos e indirectos del pastoreo sobre la ecofisiología de sus especies dominantes han recibido menos atención. Por lo tanto, el objetivo del estudio fue entender mecanismos fisiológicos y estrategias funcionales adaptativas que adoptan los arbustos

predominantes, *A. volckmannii*, *A. prolifera* y *S. filaginoides* y la gramínea *P. speciosa* en respuesta a la exposición de largo plazo al pastoreo ovino. Específicamente, se analizaron los cambios en características vinculadas con el transporte y uso de agua a lo largo de un gradiente de intensidad de pastoreo. La hipótesis de trabajo fue que las especies en los sitios más pastoreados presentan mayor déficit hídrico que en sitios con baja intensidad de pastoreo, con lo cual disminuye el consumo de agua por planta.

## 3.2 Materiales y métodos

### 3.2.1 Sitio de estudio y descripción de especies en estudio

El estudio se realizó en la misma área de estepa del Campo Experimental INTA Río Mayo (CERM, INTA) y aplicando el mismo diseño experimental que fue descrito en el Capítulo 2. Se seleccionó una especie de gramínea bien representada a lo largo del gradiente de pastoreo, *Pappostipa speciosa* (Trin. et Rupr.) (ex *Stipa speciosa* var. *speciosa*) (Fig. 3.1) y tres especies arbustivas, *Adesmia volckmannii* Philippi (ex *A. campestris*) (Fig. 3.2a), *Azorella prolifera* (Cav.) G. M. Plunkett & A. N. Nicolas) (Fig. 3.2b) y *Senecio filaginoides* De Candolle (Fig. 3.2c).

*Pappostipa speciosa*, coirón duro, es de calidad forrajera media y se caracteriza por sus hojas duras con la base de color rojiza. Son plantas perennes, cespitosas, generalmente robustas de 30-60 cm de alto y poseen inflorescencia contraída de 18-20 cm de largo. Es un pasto que forma macollas relativamente aisladas que se diferencia de otros coirones por su espiguillas que presentan una cubierta de pelos que cubren completamente la parte inferior de la arista y que se abren al madurar (Bisigato & Bertiller 1997; Mazzarino et al. 1998).



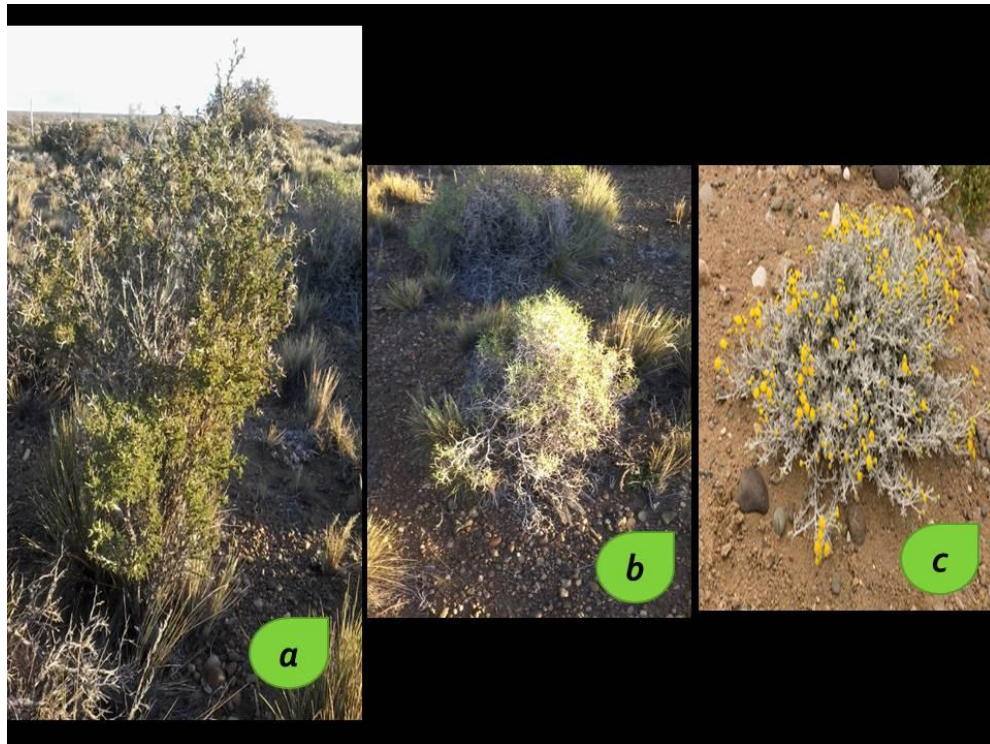
**Figura 3.1** *Pappostipa speciosa*

El mamuel choique, *Adesmia volckmannii* es un arbusto de 0,30 a 1,50 m de altura, erecto, racimoso, con espinas erguidas y duras. Sus hojas son numerosas, pequeñas, dispuestas en fascículos y compuestas. Florece en primavera y verano y las flores se disponen en racimos breves y compactos en las axilas de las espinas; son amarillas con líneas pardo-rojizas y con corola papilionada de 9 a 12 mm. Su fruto es un lomento, con pocos artejos semicirculares con largas cerdas plumosas. En primavera cuando los tejidos aún no están lignificados son comidos por las ovejas.

El neneo, *Azorella prolifera*, es un subarbusto espinescente que forma cojines redondeados, generalmente glabros, de color verde. Sus hojas están divididas en 3 segmentos lineales y espinosos. Sus flores amarillo-verdosas son pequeñas y en umbelas y sus hojas senescentes se transforman en espinas y quedan retenidas en la planta. El ganado ovino consume sus inflorescencias evitando consumir otros tejidos, debido a las espinas y la alta concentración de metabolitos secundarios (Cavagnaro et al. 2003).

La mata mora, *Senecio filaginoides*, es un arbusto hemisférico de 0,5 a 1 m de alto, densamente ramoso, con tallos cilíndricos albo-tomentosos, hojosos hasta el ápice. Sus hojas son alternas, lineales, de 10 a 40 x 1 a 2 mm, agudas, enteras, revolutas en el margen y cubiertas de pelos plateados. Los capítulos son discoideos dispuestos en cimas corimbiformes

en los extremos de las ramas. Florece en verano. Las ovejas no utilizan esta especie, a excepción del consumo ocasional de sus flores, probablemente debido a la elevada concentración de metabolitos secundarios en sus hojas (Cavagnaro et al 2003).



**Figura 3.2** a) *Adesmia volckmannii*, b) *Azorella prolifera* y c) *Senecio filaginoides*.

### 3.2.2 Potencial hídrico y curvas de presión-volumen de hojas

Se determinó el potencial hídrico ( $\Psi$ ) en 10 hojas por cada especie (*A. volckmannii*, *A. prolifera*, *P. speciosa* y *S. filaginoides*) y sitio cada dos meses durante 1 año. Las determinaciones se realizaron al amanecer ( $\Psi_{\max}$ ) (potencial hídrico máximo) y al mediodía ( $\Psi_{\min}$ ) (potencial hídrico mínimo) utilizando una cámara de presión del tipo Scholander de rango 0-7 MPa (PMS, Corvallis) (Fig. 3.3). La cámara de presión estima la tensión del agua en el xilema de las plantas y se asume que el potencial hídrico del xilema es muy cercano al potencial hídrico promedio de todo el tejido foliar.





**Figura 3.3 a y b.** Cámara de presión tipo Scholander utilizada para medir potencial hídrico

Para cada especie arbustiva se determinaron los parámetros hídricos a partir de las relaciones de presión-volumen. Para *P. speciosa* no fue posible obtener un conjunto de datos adecuados para construir las curvas de P-V debido a dificultades metodológicas. Se colectaron al amanecer tres ramitas pequeñas por especie y por nivel de pastoreo. Las muestras fueron colocadas en bolsas herméticas con el fin de evitar la deshidratación y la formación de embolismos y en ningún momento fueron hidratadas para evitar la alteración de las características de las relaciones hídricas observadas. Una vez en el laboratorio se determinó el peso inicial de las muestras con una balanza digital ( $\pm 0,001$  g) y luego fueron colocadas en la cámara de presión para determinar el potencial hídrico inicial (Fig. 3.4). Esta medida fue registrada con alta frecuencia durante aproximadamente los primeros 30 minutos y a intervalos de tiempo mayores durante las horas subsiguientes. Cada hoja fue pesada luego de cada determinación de potencial hídrico. Se permitió la deshidratación de las muestras hasta que el potencial hídrico permaneció constante o aumentó como consecuencia del daño celular (Tyree & Richter 1982). Se estimó el peso saturado de las muestras a partir de la relación entre el peso saturado y el peso seco de hojas de similar área y colectadas al mismo momento que las utilizadas para la obtención de las curvas P-V. El peso seco de las muestras utilizadas para la construcción de las curvas PV fue obtenido al finalizar las mediciones secando las muestras en estufa a 70°C durante 72 h. (Fig 3.4 a, b, c y d).



**Figura 3.4** a) Determinación de curvas presión-volumen en hojas de tres especies de arbustos, b) *Azorella prolifera*, c) *Senecio filaginoides* y d) *Adesmia volckmannii*.

Se graficó luego la inversa del potencial hídrico ( $1/\Psi$ ) en función del contenido relativo de agua (CRA). Una curva de presión-volumen característica consiste de una porción inicial curvilínea que presenta una pendiente elevada, seguida por una porción lineal con pendiente significativamente menor. El punto de transición entre las dos porciones del gráfico representa el punto de pérdida de turgencia de la muestra (Tyree & Hammel 1972). Los parámetros obtenidos a partir del análisis de las curvas de presión-volumen fueron: el potencial osmótico a saturación ( $\pi^{100}$ ), el potencial osmótico en el punto de pérdida de turgencia ( $\pi^0$ ), la fracción de agua apoplástica (FA), el módulo de elasticidad de la paredes celulares ( $\epsilon$ ), la cantidad de solutos osmóticamente activos en el tejido y la capacitancia foliar (C). La intersección de la porción lineal de la curva de presión-volumen con el eje de ordenadas corresponde al  $\pi^{100}$ ; mientras que la intersección con el eje de abscisas ( $1/\Psi = 0$ )

brinda el porcentaje de agua almacenada en el apoplasto (1-FS) (Schulte & Hinckley 1985). El contenido de solutos por unidad de masa seca (Ns) fue determinado de la siguiente manera: el peso seco (PS) fue sustraído del peso fresco (PF) y luego multiplicado por la fracción de agua simplástica (FS) para obtener el volumen de agua simplástica. Posteriormente el potencial osmótico a saturación ( $\pi^{100}$ ) fue convertido a osmolalidad multiplicando por 410 miliosmol MPa<sup>-1</sup>. La osmolalidad fue luego multiplicada por el volumen de agua simplástica y dividida por el peso seco de la muestra (Bucci et al., 2004).

$$\text{Contenido de solutos (Ns)} = (((\text{PF}-\text{PS}) \times \text{FS}) \times (\pi^{100} \times 410))/\text{PS}$$

El módulo de elasticidad de las paredes celulares ( $\epsilon$ ) es definido como el cambio en la presión de turgencia (P) en función del cambio en el contenido relativo de agua (CRA) multiplicado por la fracción simplástica (Evans et al. 1990):

$$\epsilon = (\Delta P / \Delta \text{CRA}) \times \text{FS}$$

La capacitancia hidráulica se expresó en valores absolutos y se normalizó por el área foliar (mmol m<sup>-2</sup> MPa<sup>-1</sup>) usando la siguiente ecuación:

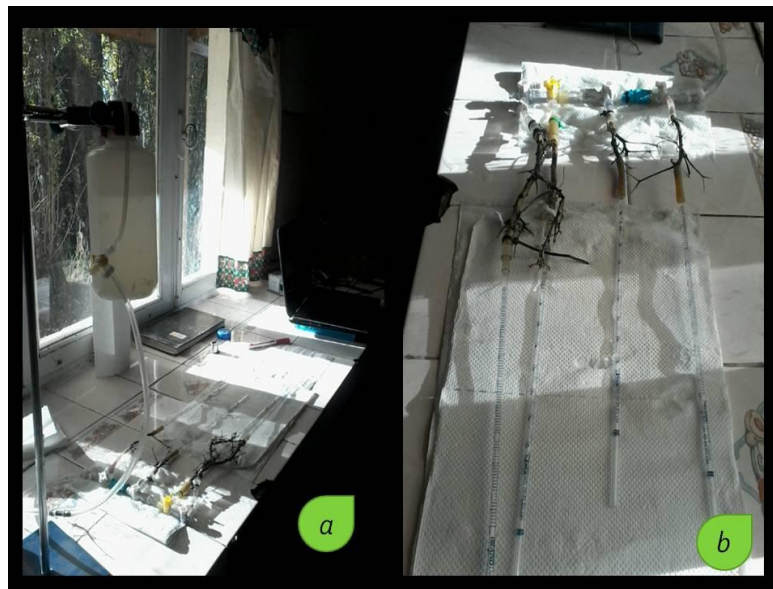
$$C = \Delta \text{CRA} / \Delta \Psi \times (\text{PS} / \text{AF}) \times (\text{MA} / \text{PS}) / M$$

Donde CRA es el contenido relativo de agua, PS es el peso seco de la hoja (g), AF es el área foliar (m<sup>2</sup>), MA (g) es la masa de agua en la hoja a 100% CRA (MA estimada como el peso fresco - peso seco) y M es la masa molar del agua (g mol<sup>-1</sup>). Las hojas fueron escaneadas para determinar su área usando el software ImageJ 1.47K.

### 3.2.3 Conductividad hidráulica específica

La conductividad hidráulica ( $k_h$ ) es una medida de la capacidad del xilema de conducir agua. Se colectaron 6 ramas terminales antes del amanecer por especie arbustiva y sitio. Las ramas fueron inmediatamente recortadas bajo agua, mantenidas en agua y cubiertas con bolsas de plástico negras y transportadas al laboratorio. Luego, fueron cortados segmentos de rama de longitud mayor a la longitud máxima de los conductos xilemáticos para cada especie (3,3 a

11,5 cm; Bucci et al. 2013). Estos segmentos de entre 10 y 30 cm de largo cortados bajo agua fueron conectados a un sistema de medición de conductividad hidráulica conteniendo como líquido de perfusión agua destilada y desgasificada (Tyree & Sperry, 1989) (Fig. 3.5). El extremo distal del segmento de la rama se mantuvo conectado con un tubo flexible a micropipetas graduadas para medir el flujo volumétrico de agua. El flujo de agua fue generado por un gradiente de presión hidrostática constante (columna de agua de 50 cm). La conductividad hidráulica ( $\text{kg m s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ) fue calculada como  $k_h = J_v / (\Delta P / \Delta X)$ , donde  $J_v$  es la tasa de flujo a través del segmento de rama ( $\text{kg s}^{-1}$ ) y  $\Delta P / \Delta X$  es el gradiente de presión a través del segmento ( $\text{MPa m}^{-1}$ ). Luego de la determinación de la conductividad hidráulica los segmentos fueron perfundidos con una solución de safranina. Luego de la perfusión, secciones delgadas fueron cortadas del medio del segmento, y el área teñida (xilema activo) fue determinada usando un microscopio óptico. La conductividad hidráulica específica ( $k_s$ :  $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ) fue obtenida como la relación entre  $k_h$  y el área de xilema activo de la sección transversal.



**Figura 3.5.** Determinación de la conductividad hidráulica de segmentos de tallos de tres especies arbustivas.

### 3.2.4 Conductancia hidráulica foliar total aparente entre el suelo y las hojas ( $G_t$ )

La conductancia hidráulica foliar total aparente entre el suelo y las hojas ( $G_t$ ) ( $\text{mmoles m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ), una medida dinámica in vivo de la eficiencia del sistema de transporte de agua, se determinó para las tres especies arbustiva y la gramínea como:

$$G_t = T / \Delta\Psi$$

donde  $\Delta\Psi$  es la diferencia entre el potencial hídrico foliar al momento de la medición y el potencial hídrico del suelo y  $T$  es la transpiración. Se usó el potencial hídrico foliar de madrugada ( $\Psi_{\text{max}}$ ) como la mejor aproximación al potencial hídrico del suelo (Bucci et al., 2005).

### 3.2.5 Transpiración

La transpiración de arbustos y gramíneas ( $T$ ) fue determinada como se describió en el Capítulo 2. Se realizaron seis repeticiones de determinación de la transpiración sobre *P. speciosa* y 3 repeticiones para cada especie arbustiva y en cada nivel de intensidad de pastoreo. Las determinaciones fueron realizadas cada 2 o 3 hs desde el amanecer hasta el atardecer (en promedio seis mediciones diarias por micrositio cada dos meses desde mayo de 2013 a marzo de 2014).

### 3.2.6 Fenología

Se realizó el seguimiento fenológico para las tres especies de arbustos (*A. volckmannii*, *A. prolifera*, *S. filaginoides*) y para la gramínea (*P. speciosa*) en los tres niveles de intensidad de pastoreo. Para cada nivel de intensidad de pastoreo se seleccionaron tres individuos los cuales fueron observados cada 30 días. Las observaciones fenológicas permitieron determinar las siguientes fases, de acuerdo a Bertiller et al. (1991): i-**desarrollo vegetativo**: brotes de hojas, hojas inmaduras no expandidas y hojas maduras y plenamente expandidas; ii-**floración**: brote de las flores visible, hinchamiento de los brotes (solo para arbustos), flores; y iii-**fructificación**: frutos verdes, frutos maduros y dispersión de semillas.

### 3.2.7 Análisis estadístico

Se utilizó el paquete estadístico SPSS 11.5 (SPSS, Chicago, IL, EE.UU.) para el análisis estadístico. Para testear la hipótesis general sobre diferencias en el estado hídrico de las

especies que incluyó el potencial hídrico, parámetros hídricos, características hidráulicas y consumo de agua entre sitios con diferentes intensidades de pastoreo se realizaron análisis de la varianza con un nivel de confianza del 95%. También se evaluaron mediante ANOVA los cambios estacionales en todas las variables, excepto para los parámetros hídricos y Gt, en cada nivel de pastoreo. Se utilizó la prueba Tukey a posteriori para evaluar cuales sitios diferían entre sí. Previamente se chequearon los datos para normalidad y homocedasticidad.

### 3.3 Resultados

#### 3.3.1 Cobertura vegetal

El porcentaje de cobertura vegetal varió entre 34.8% en el sitio menos pastoreado a 36,2% en el sitio más pastoreado (Tabla 3.1). Aunque las diferencias no fueron significativas, el sitio con alta intensidad de pastoreo tendió a tener mayor cobertura de arbustos (42% más) que el sitio con menor intensidad de pastoreo. *Adesmia volckmannii* (46,6%), *Azorella prolifera* (16,4%) y *Senecio filaginooides* (73,3%) presentaron mayor cobertura en el sitio más pastoreado, aunque las diferencias no fueron significativas. La cobertura total de gramíneas fue similar en los tres sitios (Tabla 3.1), sin embargo hubo tendencia a cambios en la contribución de cada especie. Aunque las diferencias no fueron significativas *P. especiosa* tendió a tener 84% más de cobertura en el sitio más pastoreado que en el menos pastoreado. Por otro parte *P. ligularis* exhibió una cobertura significativamente menor en el sitio más pastoreado ( $F_{2,27}:106$ ;  $p<0,00$ ). En la cobertura de biomasa muerta entre los sitios sí se observaron diferencias significativas ( $F_{2,27}:4,61$ ;  $p=0,02$ ); hubo un 77,7% más de biomasa muerta en pie en el sitio con menor intensidad de pastoreo (Tabla 3.1). El suelo expuesto representó 63,2% en el sitio con alta intensidad de pastoreo y 65,2% en el sitio con menor intensidad de pastoreo, sin diferencias significativas entre ellos.

**Tabla 3.1** Porcentajes de cobertura vegetal y suelo expuesto determinados en los tres niveles de intensidad de pastoreo estudiados. Cada valor representa el valor medio  $\pm$  EE (n = 12). Letras diferentes indican diferencias significativas entre niveles de intensidad de pastoreo ( $p < 0,05$ ).

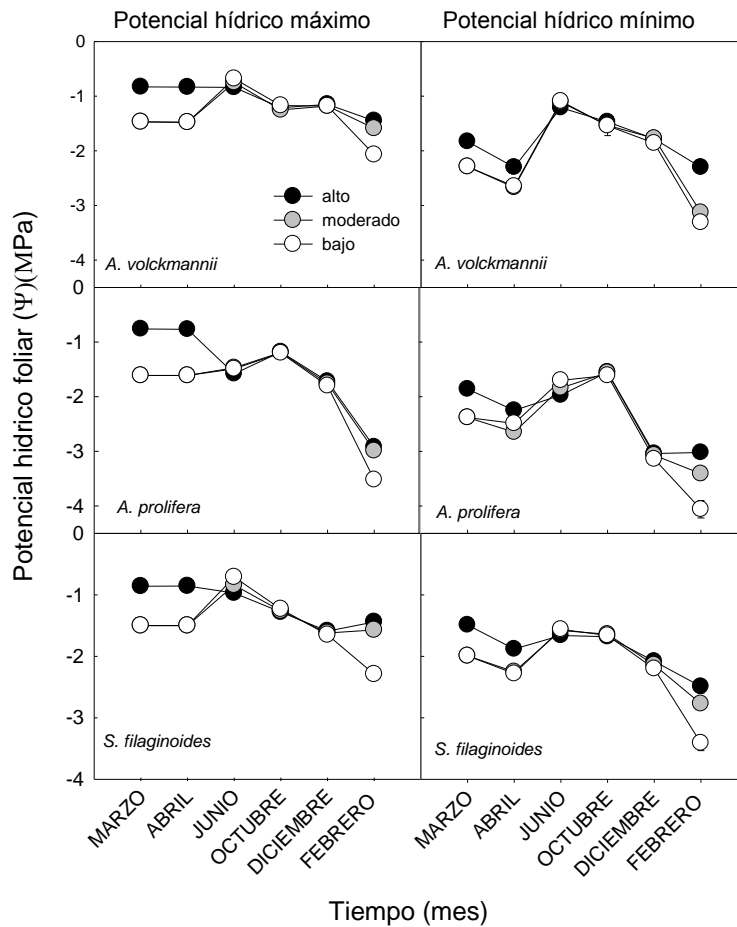
	Nivel de intensidad de pastoreo		
	Alto	Moderado	Bajo
Cobertura de gramíneas (%)	12,8 $\pm$ 1,1	13,3 $\pm$ 1,4	13,7 $\pm$ 1,1
<i>P. speciosa</i> (%)	11,5 $\pm$ 5,2	9,8 $\pm$ 4,3	6,5 $\pm$ 1,8
<i>P. ligularis</i> (%)	1,31 $\pm$ 0,9 <sup>a</sup>	3,4 $\pm$ 1,3 <sup>a</sup>	7,2 $\pm$ 1,5 <sup>b</sup>
Cobertura de arbustos (%)	22,3 $\pm$ 3,6	17,1 $\pm$ 2,7	15,7 $\pm$ 3,4
<i>A. volckmannii</i> (%)	6,6 $\pm$ 2,4	2,2 $\pm$ 1,5	4,5 $\pm$ 1,7
<i>A. prolifera</i> (%)	7,8 $\pm$ 2,0	11,4 $\pm$ 2,6	6,7 $\pm$ 1,5
<i>S. filaginoides</i> (%)	7,8 $\pm$ 2,0	3,5 $\pm$ 1,2	4,5 $\pm$ 1,5
Cobertura vegetal total (%)	36,3 $\pm$ 3,6	36,8 $\pm$ 2,9	34,8 $\pm$ 3,3
Biomasa muerta (%)	1,2 $\pm$ 0,7 <sup>a</sup>	6,4 $\pm$ 1,9 <sup>b</sup>	5,4 $\pm$ 1,8 <sup>b</sup>
Suelo expuesto (%)	63,0 $\pm$ 3,6	63,2 $\pm$ 3,8	65,2 $\pm$ 3,4

El tamaño foliar no exhibió diferencias significativas entre niveles de intensidad de pastoreo ( $F_{2,27}:0,30$ ,  $p > 0,05$ ;  $F_{2,27}:0,22$ ,  $p = 0,8$  y  $F_{2,27}:1,41$ ,  $p > 0,24$  para *P. speciosa*, *A. volckmannii* y *A. prolifera* respectivamente), excepto para *S. filaginoides* quien presentó hojas de menor tamaño en los sitios más pastoreados ( $0,364 \pm 0,001 \text{ cm}^{-2}$ ) con respecto al menos pastoreado ( $0,368 \pm 0,002 \text{ cm}^{-2}$ ) ( $F_{2,27}: 8,64$ ;  $p = 0,001$ ).

### 3.3.2 Potencial hídrico foliar y relaciones de presión-volumen

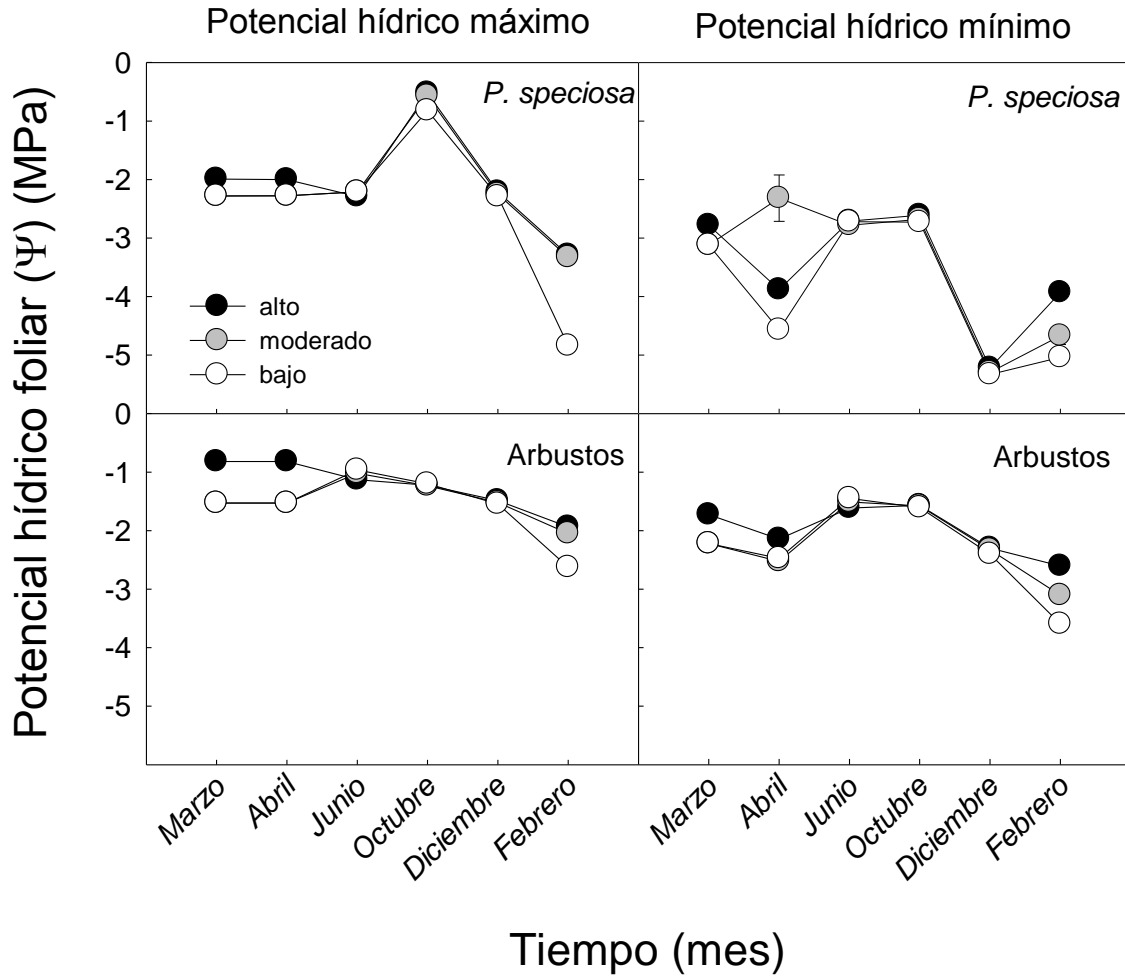
Todas las especies y en todos los niveles de intensidad de pastoreo exhibieron una dinámica estacional en sus potenciales hídricos foliares de madrugada ( $\Psi_{\max}$ ) y de mediodía ( $\Psi_{\min}$ ) (Fig. 3.6 y 3.7). El  $\Psi_{\max}$  fue más estable estacionalmente en *A. volckmannii* y *S. filaginoides* que en *A. prolifera* y *P. speciosa*. Las mayores fluctuaciones estacionales en  $\Psi_{\max}$  fueron observadas en la

gramínea. Para todas las especies hubo marcadas fluctuaciones en los  $\Psi_{\min}$  durante el año, siendo más negativos en verano para los arbustos y a finales de la primavera para los pastos (Fig. 3.6 y 3.7).



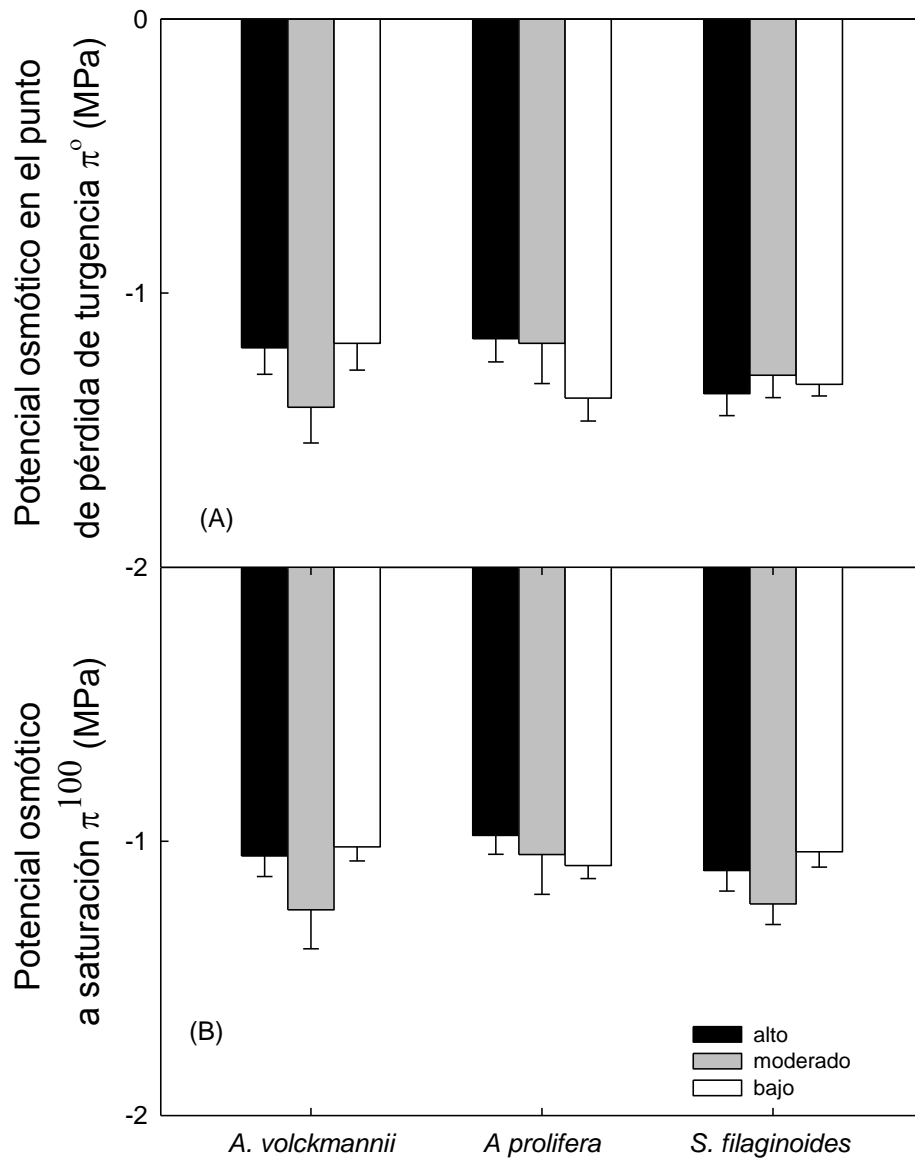
**Figura 3.6** Dinámica estacional de los potenciales hídricos foliares máximos ( $\Psi_{\max}$ ) (paneles a la izquierda) y de los potenciales hídricos foliares mínimos ( $\Psi_{\min}$ ) (paneles a la derecha) para tres especies de arbustos (*Adesmia volckmannii*, *Azorella prolifera* y *Senecio filaginoides*), en tres sitios con diferente intensidad de pastoreo entre marzo de 2013 a febrero de 2014. Colores para intensidad de pastoreo (negro=alta), (gris=moderada), (blanco=bajo). Cada punto representa el valor medio  $\pm$  EE de 10 hojas por especie y por sitio.





**Figura 3.7** Dinámica estacional de los potenciales hídricos foliares máximos (paneles a la izquierda) y mínimos (paneles a la derecha) de las especies de arbustos y de gramínea (*P. speciosa*) estudiadas en tres sitios con diferente intensidad de pastoreo entre marzo de 2013 y febrero de 2014. Colores para intensidad de pastoreo (negro=alta), (gris=moderada), (blanco=baja). Cada punto representa el valor medio  $\pm$  EE de 10 hojas por especie por tratamiento.

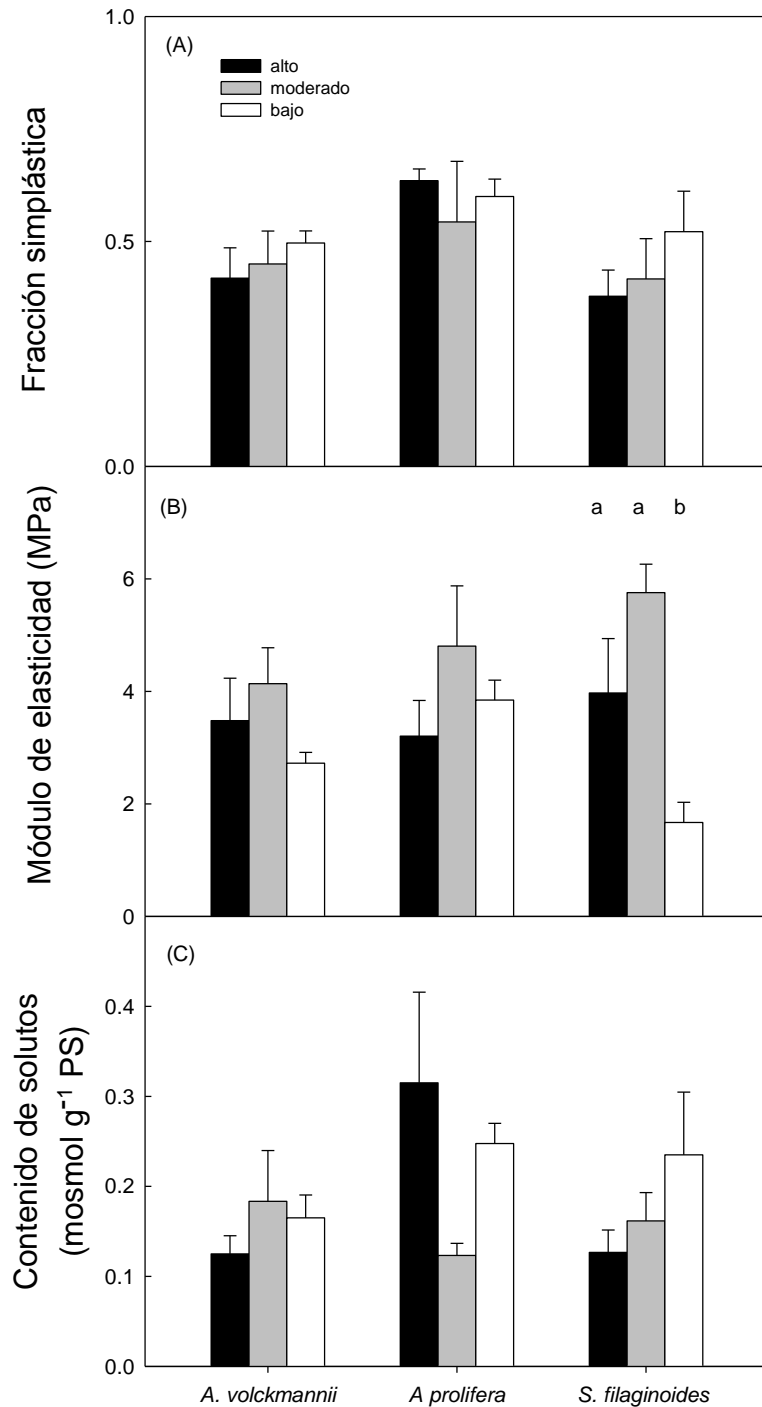
Los potenciales osmóticos a saturación ( $\pi^{100}$ ) variaron entre -0,9 MPa y -1,2 MPa y los potenciales osmóticos en el punto de pérdida de turgencia ( $\pi^0$ ) entre -1,2 MPa y -1,4 MPa entre las especies arbustivas (Fig. 3.8). No hubo diferencias significativas dentro de una especie entre sitios con diferente intensidad de pastoreo para ninguno de estos parámetros hídricos.



**Figura 3.8** (A) Potencial osmótico en el punto de pérdida de turgencia, y (B) potencial osmótico a saturación para tres especies de arbustos (*Adesmia volckmannii*, *Azorella prolifera* y *Senecio filaginoides*), en tres sitios con diferente intensidad de pastoreo. Colores para intensidad de pastoreo (negro=alta), (gris=moderado), (blanco=bajo). Cada punto representa el valor medio  $\pm$  EE de 6 hojas por especie y por tratamiento.

La fracción de agua simplástica tendió a ser menor en *A. volckmannii* y en *S. filaginoides* en los sitios más pastoreados pero las diferencias no fueron significativas (Fig. 3.9 A). Por otro lado, el módulo de elasticidad de la pared celular tendió a ser mayor en estos sitios respecto al

sitio con menor intensidad de pastoreo pero las diferencias fueron significativas solo en *S. filaginoides* ( $F_{2,6}:9,55; p>0,04$ ). En esta especie el módulo de elasticidad incrementó entre 2 y 3 veces en los sitios más pastoreados. El contenido de solutos de las especies de arbustos estudiadas no presentó diferencias significativas entre niveles de intensidad de pastoreo (Fig. 3.9 C).

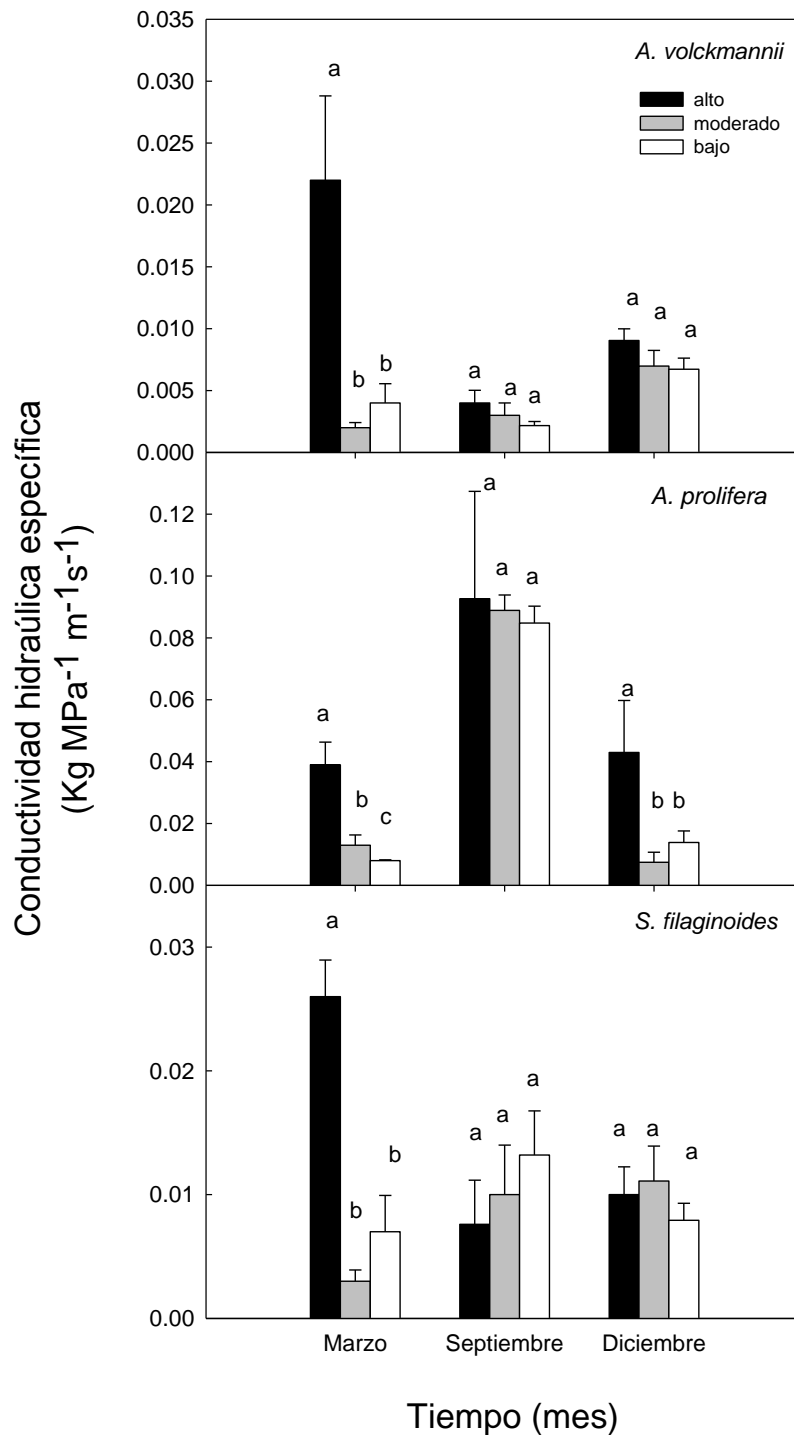


**Figura 3.9** (A) Fracción simplástica (B) Módulo de elasticidad (C) Contenido de solutos para tres especies de arbustos (*Adesmia volckmannii*, *Azorella prolifera* y *Senecio filaginoides*), en tres sitios con diferente intensidad de pastoreo. Colores para intensidad de pastoreo (negro=alta), (gris=moderada), (blanco=baja). Cada punto representa el valor medio  $\pm$  EE de 6 hojas por especie por tratamiento.

### 3.3.3 Conductividad hidráulica específica y densidad de madera

La conductividad hidráulica específica (Ks) varió entre las especies desde  $0,002 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$  en *A. volckamni* en marzo en el sitio con pastoreo moderado a  $0,1 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$  en *A. prolifera* en setiembre en el sitio más pastoreado (Fig. 3.10). A fines del verano (marzo) la Ks de todas las especies fue significativamente mayor ( $p < 0,01$ ) en el sitio con mayor intensidad de pastoreo que en el de menor intensidad de pastoreo. Por ejemplo, en *A. volckmannii* Ks incrementó casi 5 veces y en *S. filaginoides* casi 4 veces en el sitio más pastoreado y representaron los valores máximos determinados a lo largo del año y en todos los sitios ( $0,026 \text{ Kg MPa}^{-1} \text{ m}^{-1} \text{ s}^{-1}$  para *S. filaginoides* y  $0,022 \text{ Kg MPa}^{-1} \text{ m}^{-1} \text{ s}^{-1}$  para *A. volckmannii*). En *A. prolifera* su comportamiento fue similar a las otras dos especies de arbustos, en cuanto a un incremento en Ks en el nivel de intensidad de pastoreo alto, pero su valor máximo fue significativamente mayor que el de las otras especies y fue alcanzado durante la primavera ( $0,09 \text{ Kg MPa}^{-1} \text{ m}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ) (Fig. 3.10).

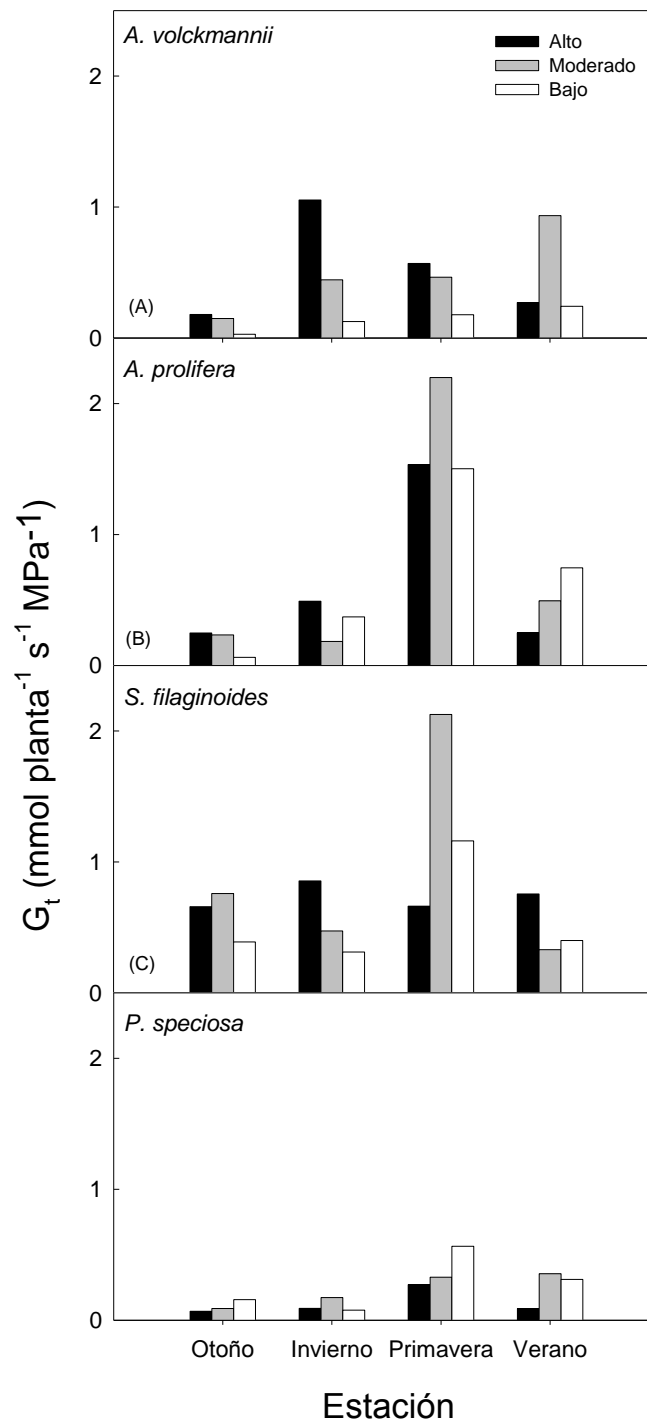
La densidad de madera difirió significativamente en dos de las tres especies arbustivas estudiadas. *Adesmia volckmannii* tuvo una densidad madera de  $0,62 \pm 0,1 \text{ g cm}^{-3}$  en el sitio más pastoreado y  $0,65 \pm 0,1 \text{ g cm}^{-3}$  en el menos pastoreado ( $F_{2,6}: 10,01; p=0,05$ ). En el caso de *A. prolifera* la densidad de madera fue  $0,4 \pm 0,01 \text{ g cm}^{-3}$  y  $0,55 \pm 0,06 \text{ g cm}^{-3}$  para los sitios más y menos pastoreados, respectivamente ( $F_{2,6}: 20,25; p=0,0001$ ).



**Figura 3.10** Conductividad hidráulica específica (Ks) de los arbustos *A. volckmannii*, *A. prolifera* y *S. filaginoides* durante marzo, septiembre y diciembre. Colores para intensidad de pastoreo (negro=alta), (gris=moderada), (blanco=baja). Las columnas representan el valor medio ± EE de 6 segmentos de rama por especie y sitio.

### 3.3.4 Conductancia hidráulica foliar total aparente entre el suelo y las hojas

La conductancia hidráulica foliar total aparente entre el suelo y las hojas ( $G_t$ ) varió estacionalmente, con tendencia a ser mayor en primavera, particularmente en *A. prolifera* (Fig. 3.11 B). En esta especie se registró un incremento importante en  $G_t$  en primavera y en todos los sitios, pero en el sitio con intensidad de pastoreo moderado fue 50% mayor que en los otros sitios (Fig. 3.11 B). En verano  $G_t$  en *A. prolifera* fue mayor en el sitio con menor intensidad de pastoreo que en el resto de los sitios. En el caso de *A. volckmannii*  $G_t$  fue siempre menor en el sitio menos pastoreado que en el resto de los sitios, llegando a ser en invierno hasta 8 veces menor (Fig. 3.11 A). *Senecio filaginoides* presentó menor  $G_t$  en el sitio menos pastoreado, excepto en primavera (Fig. 3.11 C). En general, la gramínea *P. speciosa* tendió a presentar los valores de  $G_t$  mayores en los sitios menos pastoreados que en los sitios con mayor intensidad de pastoreo (Fig. 3.11 D).



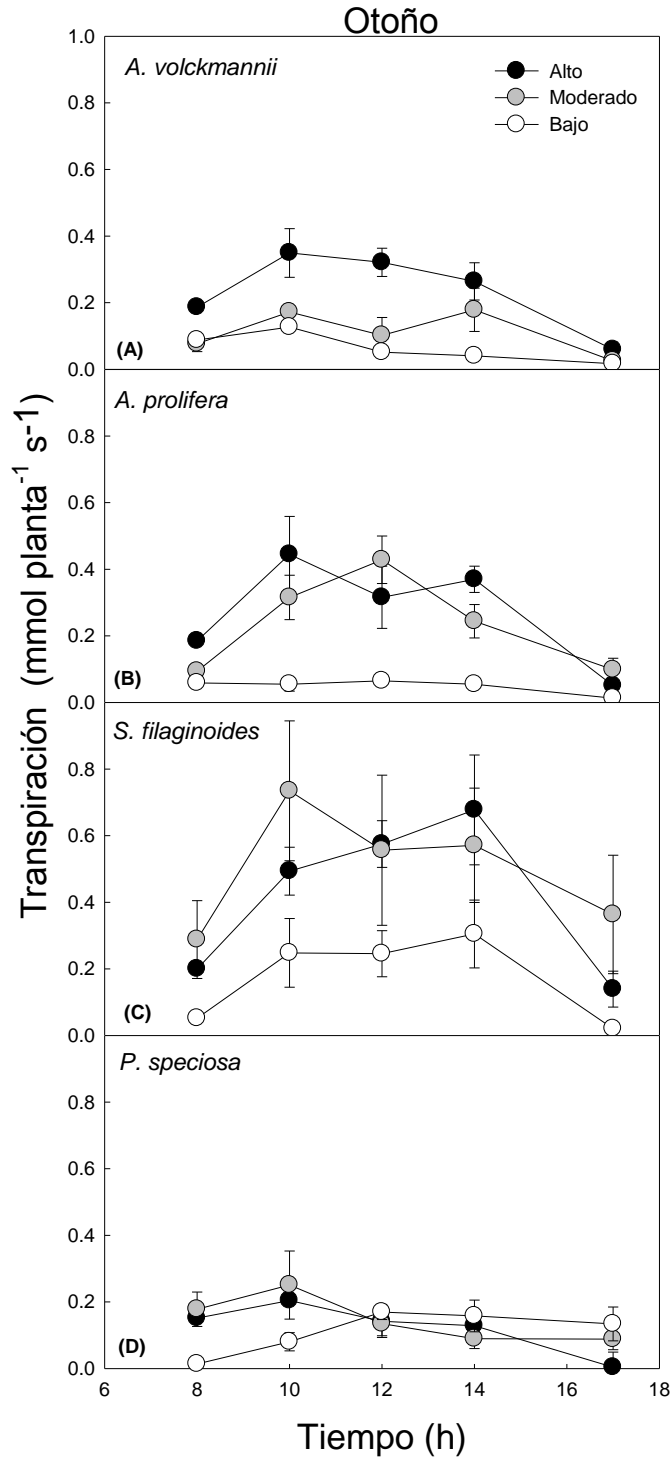
**Figura 3.11.** Conductancia hidráulica foliar total aparente entre el suelo y las hojas ( $G_t$ ) de tres especies de arbustos, *A. volckmannii*, *A. prolifera* y *S. filaginoides*, y una gramínea, *P. speciosa*, durante las cuatro estaciones del año: Otoño (mayo), Invierno (julio), Primavera (setiembre), Verano (enero). Colores para intensidad de pastoreo (negro=alta), (gris=moderada), (blanco=baja).



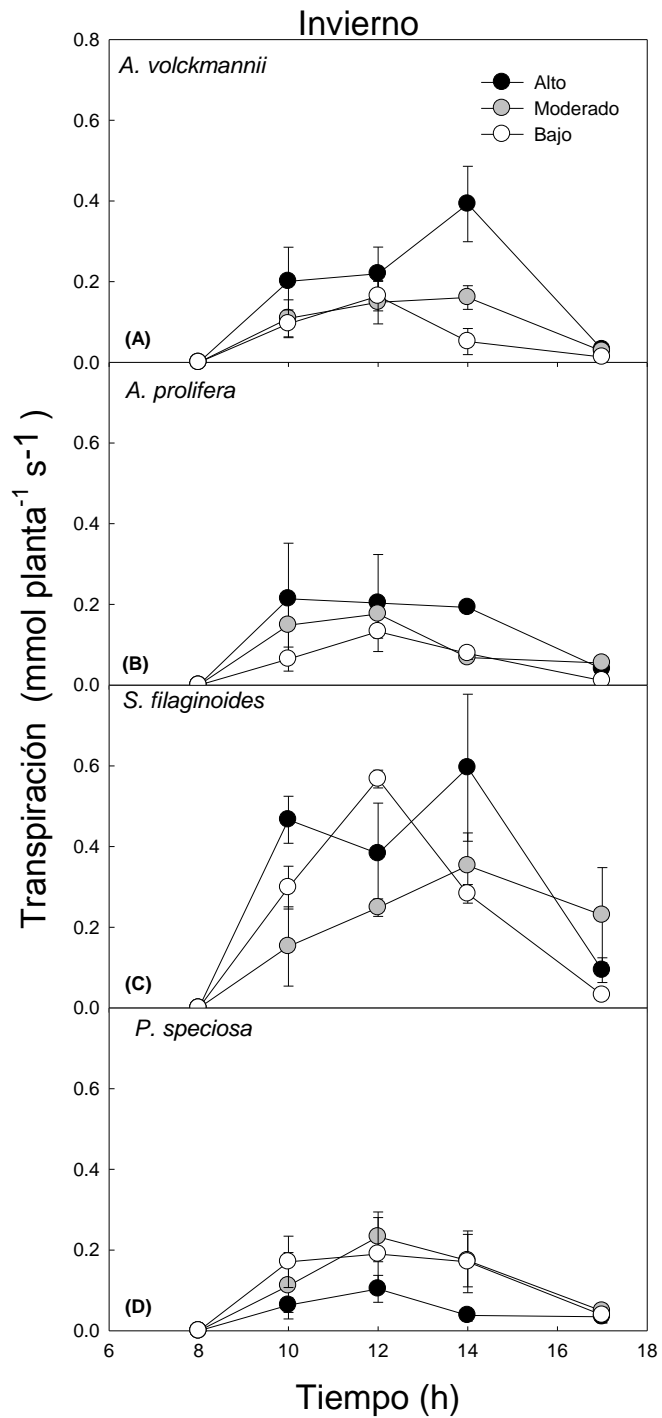
### 3.3.5 Transpiración

Todas las especies estudiadas mostraron un típico patrón de transpiración a lo largo del día, con un incremento en la mañana y una posterior disminución durante la tarde, para las cuatro estaciones del año (Fig. 3.12, 3.13, 3.14, 3.15). En otoño, las tasas de transpiración por planta mayores fueron observadas en *S. filaginoides*, con valores próximos a  $0,8 \text{ mmol planta}^{-1} \text{ s}^{-1}$ . En las tres especies arbustivas se observó que la transpiración y las fluctuaciones diarias fueron siempre menores en el sitio con menor intensidad de pastoreo que en el resto de los sitios (Fig. 3.12 A, B, C). En el caso de la gramínea *P. speciosa*, la transpiración en los sitios con mayor intensidad de pastoreo fue mayor que en el sitio con menos pastoreo durante la mañana (Fig. 3.12 D). El máximo valor de transpiración alcanzado por esta especie en otoño fue de  $0,25 \text{ mmol planta}^{-1} \text{ s}^{-1}$  para intensidad moderada de pastoreo.

El comportamiento diario en invierno de las especies de estudio difirió en algunos aspectos al observado en el otoño (Fig. 3.13), por ejemplo se observó que a las 8:00 am la transpiración fue muy pequeña o nula. Dentro de los arbustos, los valores de transpiración más altos fueron observados en *S. filaginoides* con  $0,60 \text{ mmol planta}^{-1} \text{ s}^{-1}$ , continuando con *A. volckmannii* con  $0,39 \text{ mmol planta}^{-1} \text{ s}^{-1}$  y por último *A. prolifera* con  $0,21 \text{ mmol planta}^{-1} \text{ s}^{-1}$ , todos ellos para intensidades de pastoreo altas (Fig. 3.13 A, B, C). En la gramínea *P. speciosa* el patrón de transpiración entre las diferentes intensidades de pastoreo se invirtió, teniendo los menores valores en el nivel de intensidad de pastoreo alto (Fig. 3.13 D).



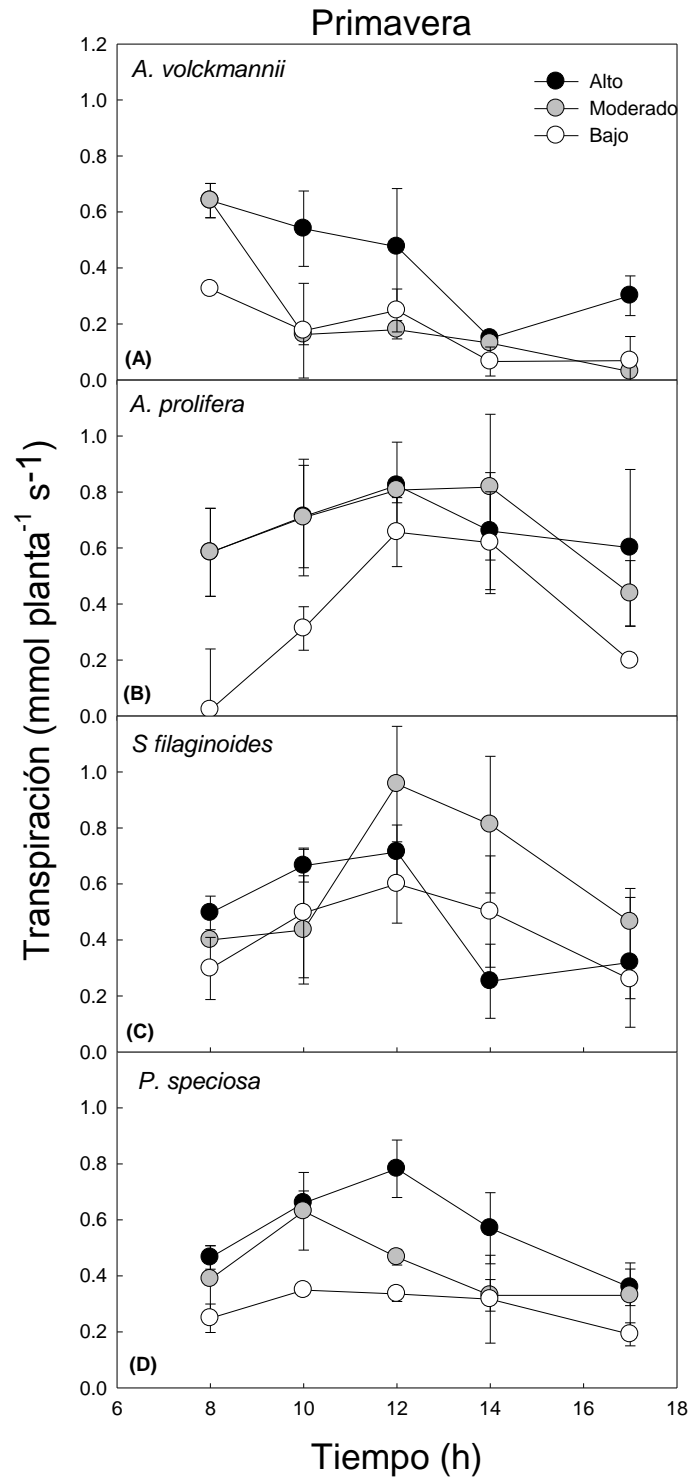
**Figura 3.12.** Dinámica diaria de la transpiración ( $\text{mmol planta}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) para tres especies de arbustos (A) *A. volckmannii*, (B) *A. prolifera* y (C) *S. filaginoides* y una gramínea (D) *P. speciosa* durante el otoño (mayo). Cada símbolo representa la media  $\pm$  EE ( $n=3$ ). Cada color representa una intensidad de pastoreo (negro=alta), (gris=moderada), (blanco=baja).



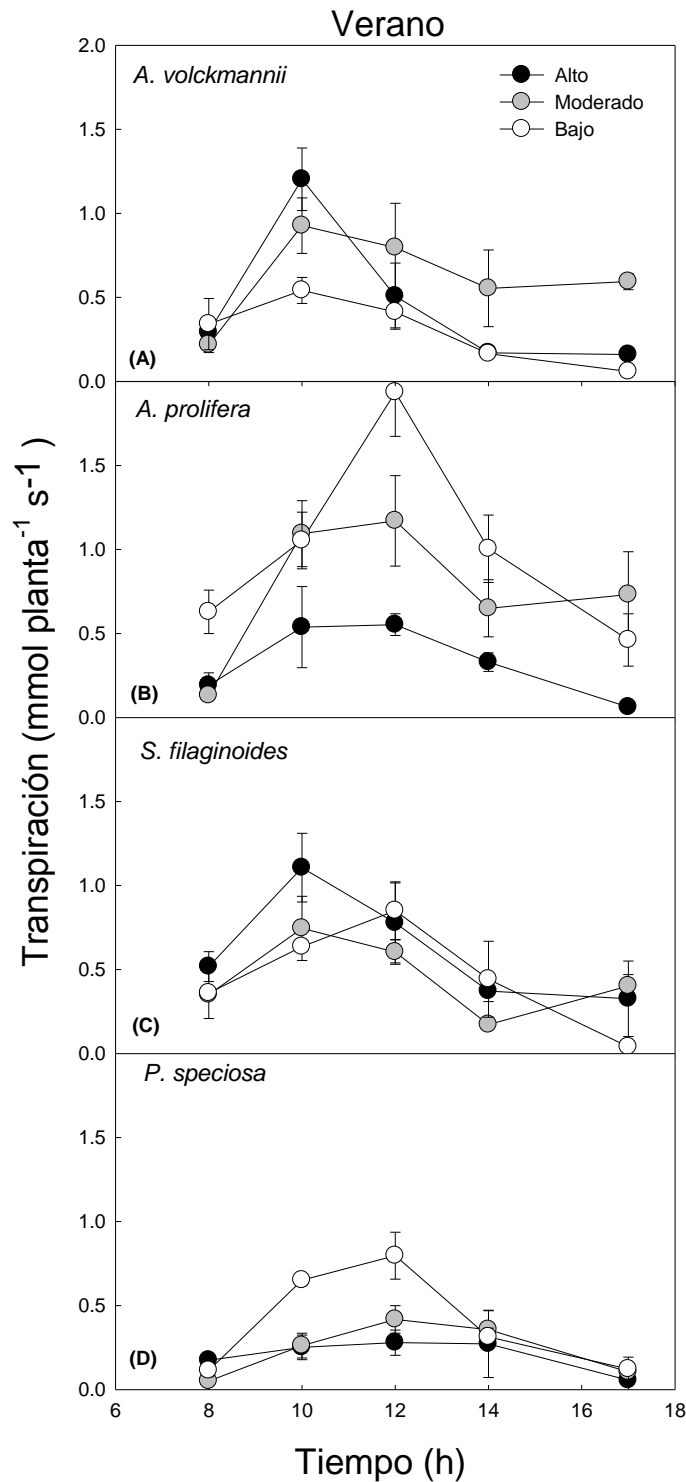
**Figura 3.13.** Dinámica diaria de la transpiración (mmol planta<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>) para tres especies de arbustos (A) *A. volckmannii*, (B) *A. prolifera* y (C) *S. filaginoides* y una gramínea (D) *P. speciosa* durante el invierno (julio). Cada símbolo representa la media ± EE (n=3). Cada color representa una intensidad de pastoreo (negro=alta), (gris=moderada), (blanco=baja).

En primavera, cuando las condiciones ambientales cambian hacia un aumento de la temperatura y días más largos, el comportamiento de las especies en estudio cambió nuevamente y la transpiración aumentó notoriamente desde las primeras horas de la mañana. Para todas las especies y prácticamente durante el transcurso de todo el día, la transpiración fue mayor en los sitios con alta y moderada intensidad de pastoreo que en el sitio con intensidad de pastoreo baja (Fig. 3.14). En el caso de *A. volckmannii*, hubo tendencia a presentar las máximas tasas de fotosíntesis durante la mañana, para luego disminuir durante el transcurso del día (Fig. 3.14 A). Para las otras especies el patrón fue el típico de aumento durante la mañana, hasta alcanzar un máximo entre las 10 y 14hs, para luego disminuir durante la tarde. *Senecio filaginoides*, *A. prolifera* y *P. speciosa* fueron las especies con los valores más altos de transpiración, iguales o mayores a  $0,8 \text{ mmol planta}^{-1} \text{ s}^{-1}$  en sitios más pastoreados.

En verano el comportamiento de las especies es similar al de primavera, pero el aumento de la transpiración es aún más marcado (Fig. 3.15). Entre los arbustos, *A. prolifera* alcanzó valores de  $1,93 \text{ mmol planta}^{-1} \text{ s}^{-1}$ , para intensidades de pastoreo bajas, mientras que *A. volckmannii* y *S. filaginoides*, mostraron valores de  $1,20 \text{ mmol planta}^{-1} \text{ s}^{-1}$  y  $1,10 \text{ mmol planta}^{-1} \text{ s}^{-1}$ , respectivamente, para el nivel de intensidad de pastoreo alta (Fig. 3.15 A, B, C). La gramínea presentó los valores más bajos de transpiración con valores máximos de  $0,79 \text{ mmol planta}^{-1} \text{ s}^{-1}$  para intensidades bajas de pastoreo (Fig. 3.15 D).

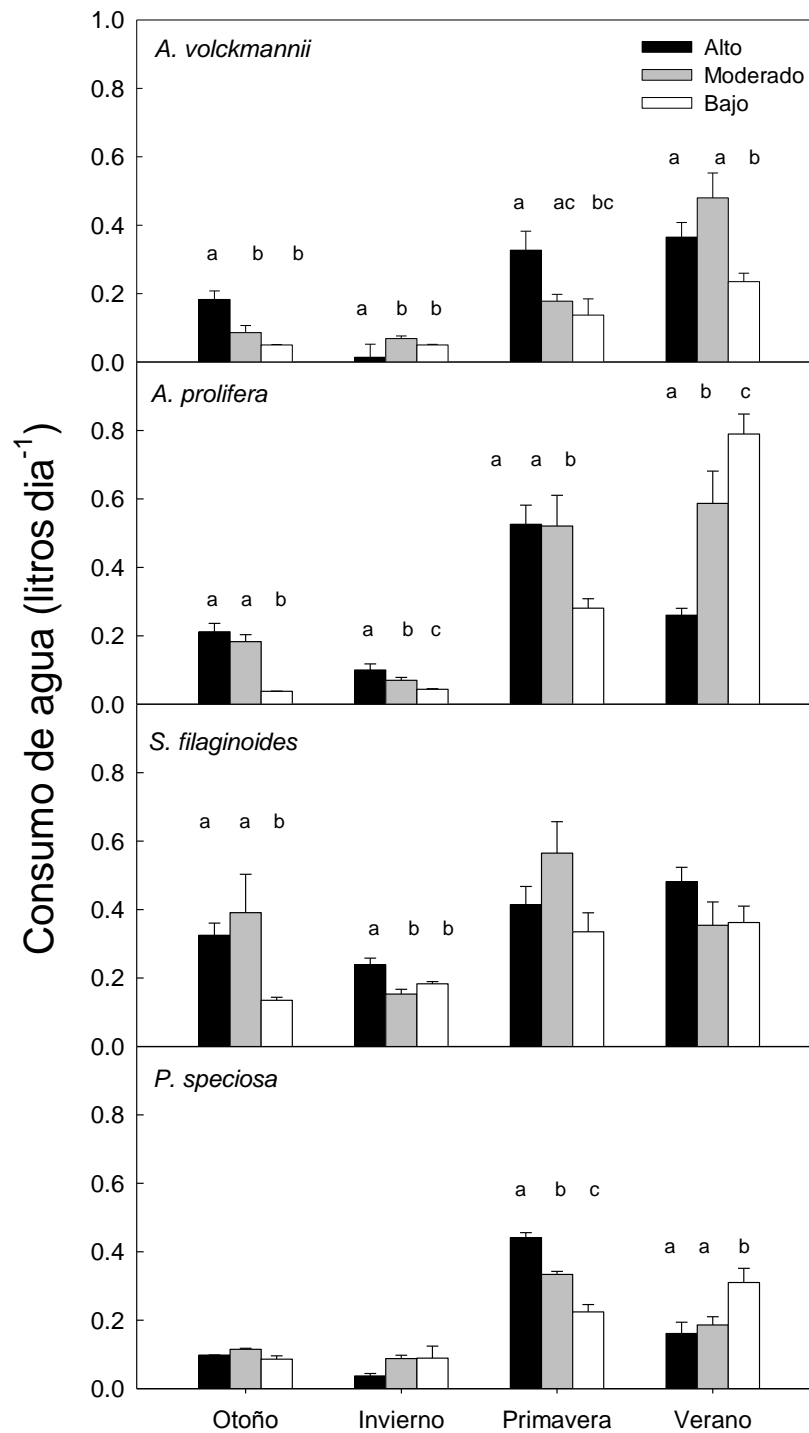


**Figura 3.14.** Dinámica diaria de la transpiración ( $\text{mmol planta}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) para tres especies de arbustos (A) *A. volckmannii*, (B) *A. prolifera* y (C) *S. filaginoides* y una gramínea (D) *P. speciosa* durante la primavera (setiembre). Cada símbolo representa la media  $\pm$  EE ( $n=3$ ). Cada color representa una intensidad de pastoreo (negro=alta), (gris=moderada), (blanco=baja).



**Figura 3.15** Dinámica diaria de la transpiración (mmol planta<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>) para tres especies de arbustos (A) *A. volckmannii*, (B) *A. prolifera* y (C) *S. filaginoides* y una gramínea (D) *P. speciosa* durante el verano (enero). Cada símbolo representa la media ± EE (n=3). Cada color representa una intensidad de pastoreo (negro=alta), (gris=moderado), (blanco=bajo).

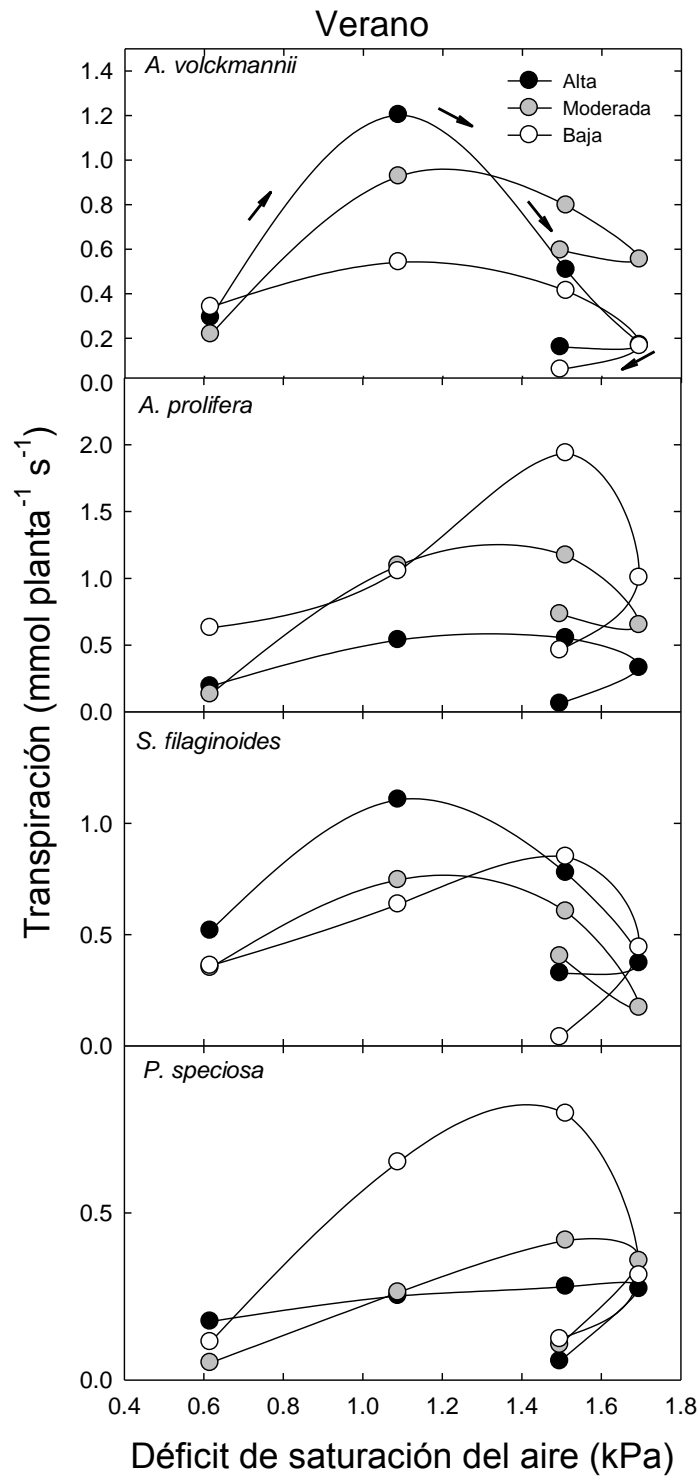
El consumo diario total de agua varió estacionalmente y entre las diferentes intensidades de pastoreo (Fig. 3.16). El mayor consumo de agua fue observado en *A. prolifera* en verano y en el sitio menos pastoreado (0,8 litros por día) y el menor en *A. volckmannii* en invierno y en el sitio más pastoreado (0,015 litros por día). En *A. volckmannii* ( $F_{2,6}$ : 5,4; 8,58; 15,17;  $p=0,04$ ; 0,02 y 0,04 para primavera, otoño e invierno respectivamente) y *A. prolifera* ( $F_{2,6}$ : 4; 17, 25, 6;  $p=0,05$ ; 0,03; 0,01 y 0,038 para primavera, verano, otoño e invierno respectivamente) se observaron diferencias estadísticamente significativas en el consumo de agua entre los sitios (Fig. 3.16 A, B). En el caso de *A. volckmannii* el consumo de agua siempre fue menor en el sitio menos pastoreado, excepto en invierno donde fue mayor que en el sitio con intensidad alta de pastoreo (Fig. 3.16 A). En *A. prolifera* el consumo diario de agua fue solo mayor en el sitio menos pastoreado en verano; en el resto del año el patrón fue el opuesto (Fig. 3.16 B). En la especie siempreverde *S. filaginoides* el consumo de agua fue mayor durante las cuatro estaciones en el sitio más pastoreado que en el menos pastoreado, pero las diferencias entre los sitios fueron significativas solo para el otoño e invierno ( $F$ :3,76,  $p<0,001$  y  $F$ :9,52,  $p<0,05$ , respectivamente) (Fig. 3.16 C). En el caso de la gramínea, en otoño no hubo diferencias en el consumo de agua entre los sitios y en invierno se registró una tendencia al incremento en los sitios menos pastoreados pero no fue significativa (Fig. 3.16 D). Sin embargo, en verano hubo diferencias significativas entre los sitios ( $F_{2,6}$ :5,7;  $p<0,041$ ), siendo el consumo de agua menor en los sitios más pastoreados respecto al menos pastoreado. En primavera el patrón se invirtió, siendo mayor el consumo de agua en el sitio menos pastoreado respecto al menos pastoreado. A pesar de estas diferencias estacionales en el consumo de agua entre los tratamientos, a una escala anual el pastoreo no afectó significativamente el consumo de agua por planta ( $F_{2,45}$ : 0,56;  $p=0,57$ )



**Figura 3.16.** Consumo de agua (litros/día<sup>-1</sup>) para tres especies de arbustos (A) *A. volckmannii*, (B) *A. prolifera*, (C) *S. filaginoides* y una gramínea (D) *P. speciosa*, durante las cuatro estaciones del año: Otoño (mayo), Invierno (julio), Primavera (setiembre), Verano (enero). Cada símbolo representa la media ± EE (n=3). Cada color representa una intensidad de pastoreo (negro=alta), (gris=moderada), (blanco=baja).



Cuando se graficó la transpiración durante el transcurso del día en verano en función del déficit de saturación del aire (D) se observó una marcada histéresis (Fig. 3.17). En todas las especies y niveles de intensidad de pastoreo la transpiración aumentó con un incremento en D hasta alcanzar un máximo a partir del cual la transpiración comenzó a disminuir. Para *A. volckmannii* y *S. filaginoides* el máximo se alcanzó cuando D estuvo entre 1 y 1,2 kPa, mientras que para las otras especies se alcanzó en general a valores de D entre 1,4 y 1,6 kPa. En *A. volckmannii* y *S. filaginoides* el descenso de la transpiración luego de alcanzar el máximo de D en el sitio con mayor intensidad de pastoreo fue más marcado que en el sitio menos pastoreado (Fig. 3.17 A, C), mientras que en *A. prolifera* y en la gramínea este comportamiento se observó en el sitio con menor intensidad de pastoreo (Fig. 3.17 B, D).

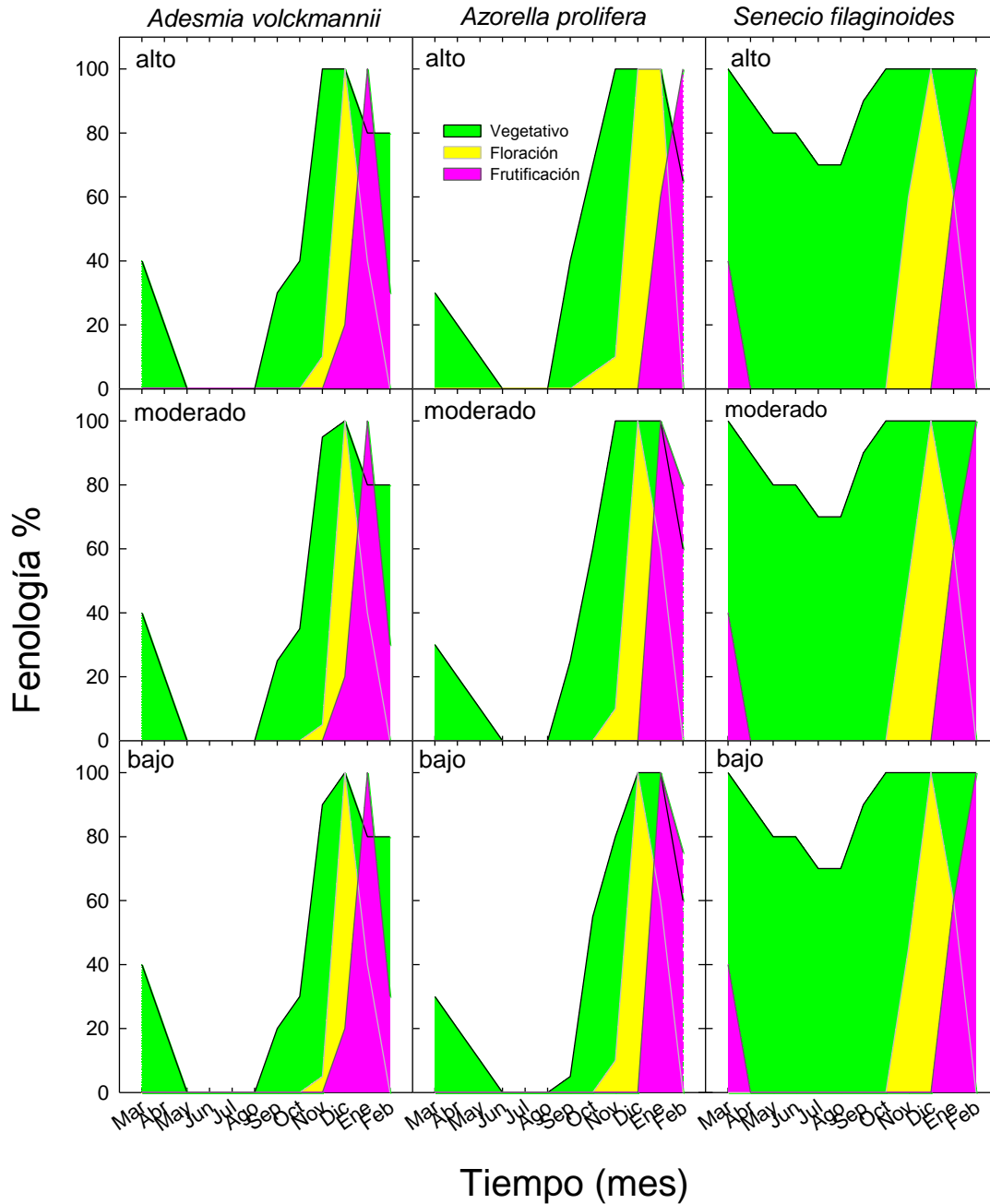


**Figura 3.17** Transpiración en función del déficit de saturación del aire (D) para las tres especies de arbustos (*A. volckmannii*, *A. prolifera* y *S. filaginoides*) y la gramínea (*P. speciosa*) durante el verano (enero). La dirección de las flechas corresponde al curso creciente y decreciente a lo largo del día. Los colores indican diferentes intensidad de pastoreo (negro=alta), (gris=moderada), (blanco=baja).

### 3.3.6 Desarrollo fenológico

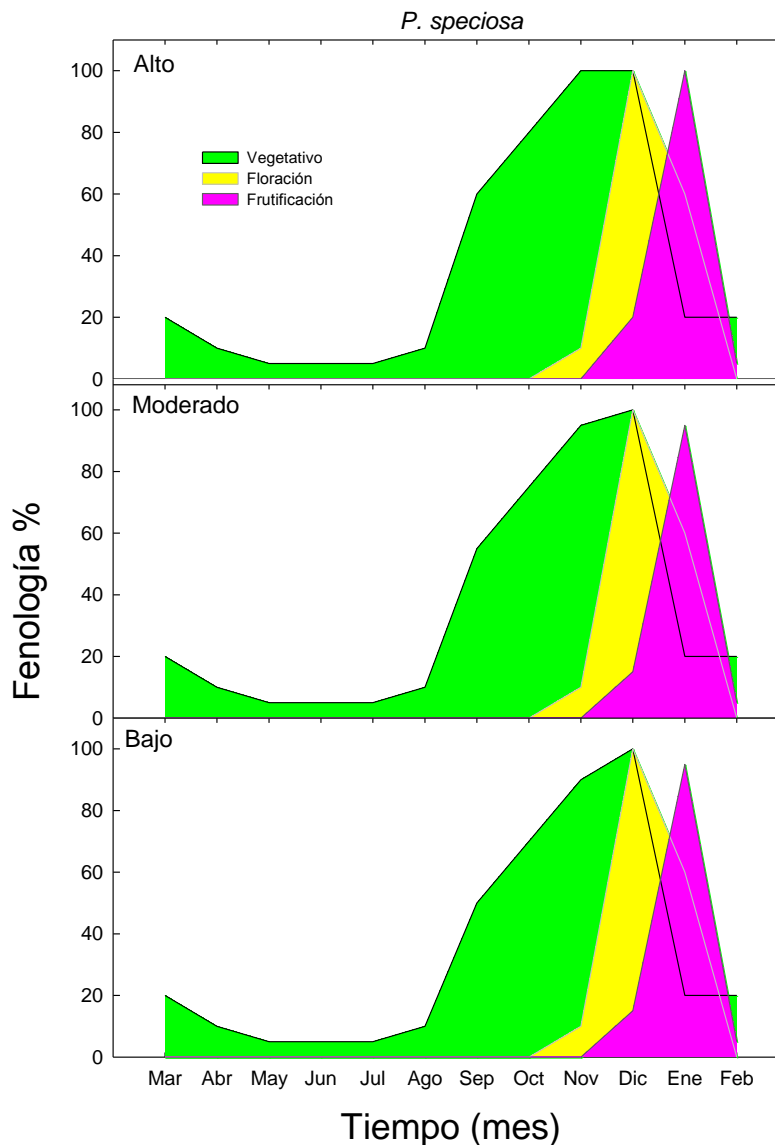
El seguimiento anual del estado fenológico de las especies estudiadas demostró una leve tendencia de maduración más temprana en los sitios de intensidad de pastoreo alta, seguido por el de intensidad moderada y luego por el de baja intensidad (Fig. 3.18 y 3.19). En *A. volckmannii* la máxima expansión foliar ocurrió más temprano (noviembre) y se mantuvo hasta diciembre en el sitio con mayor intensidad de pastoreo respecto a los sitios con menor intensidad de pastoreo cuyos valores máximos fueron observados en diciembre. La dinámica de la floración y fructificación fue similar en los tres sitios. En el caso de *A. prolifera*, la producción de hojas comenzó en agosto en todos los sitios pero el porcentaje de expansión en este mes fue mayor en los sitios más pastoreados respecto al de pastoreo bajo. En los sitios con mayor intensidad de pastoreo esta especie también alcanzó el máximo desarrollo vegetativo en octubre y se mantuvo hasta diciembre, mientras que en el sitio con intensidad de pastoreo baja alcanzó el máximo en diciembre. En todos los sitios la senescencia foliar comenzó en enero. La floración se adelantó un mes en *A. prolifera* en el sitio más pastoreado y se mantuvo en su máxima expresión desde diciembre hasta enero, mientras que en los otros sitio se inició en octubre y alcanzó su máximo de floración en diciembre.

En el caso de la especie arbustiva siempreverde, *S. filaginoides*, la estructura vegetativa se mantuvo durante todo el año, aunque durante la estación de invierno se observó una disminución de la actividad vegetativa en los tres sitios (Fig. 3.18). En agosto se observó una activación del desarrollo vegetativo hasta alcanzar una meseta de expansión foliar entre septiembre y octubre. El desarrollo floral comenzó en octubre y alcanzó su máximo valor en noviembre, a partir de lo cual se inició la fructificación. No hubo un efecto del pastoreo sobre el desarrollo fenológico de esta especie.



**Figura 3.18.** Proporciones de desarrollo fenológico (verde= vegetativo, amarillo= floración y violeta= fructificación) para las tres especies de arbustos analizadas (*A. volckmannii*, *A. prolifera* y *S. filaginoides*) durante el año de estudio en tres sitios con diferente intensidad de pastoreo (alto-moderada-baja).

*Pappostipa speciosa* incrementó su proporción vegetativa en agosto en los tres niveles de intensidad de pastoreo (Fig.3.19). El desarrollo vegetativo para la gramínea logró un máximo en noviembre en el sitio con mayor intensidad de pastoreo y en diciembre en los demás sitios. No hubo diferencias significativas en la floración o en la fructificación entre sitios.



**Figura 3.19.** Proporciones de desarrollo fenológico (verde= vegetativo, amarillo= floración y violeta= fructificación) medio de *Pappostipa speciosa* durante el año de estudio en tres sitios con diferente intensidad de pastoreo (alta-moderada-baja).

## 3.4 Discusión

### 3.4.1 Efectos del pastoreo sobre las relaciones hídricas

Todas las especies, tanto aquellas no consumidas por el ganado, como *S. filaginoides*, como las consumidas estacionalmente, *A. volckmannii* y *A. prolifera* y la gramínea *P. speciosa* (que aunque menos preferida que otras gramíneas es consumida en ausencia de ellas), respondieron similarmente al pastoreo en cuanto a su efecto sobre las relaciones hídricas. En general, se observó un mejoramiento del estado hídrico y la capacidad de transportar agua y un aumento en el consumo de agua por planta en los sitios más pastoreados y cercanos a la fuente de agua, respecto al comportamiento observado en el sitio más alejado de la aguada. Esto sugiere un efecto indirecto del pastoreo dado por cambios en el ambiente físico o por cambios en las interacciones entre plantas.

La mayor disponibilidad de agua en el suelo en el sitio más pastoreado observada en el Capítulo 2, se reflejó en los potenciales hídricos de madrugada en todas las especies analizadas. Esto es consistente con que las especies que no exhiben transpiración nocturna alcanzan un equilibrio entre el potencial hídrico del suelo en la zona de la rizósfera y el de las hojas durante la noche (Bucci et al. 2005). Estudios previos han demostrado que las especies vegetales de la estepa patagónica cierran sus estomas durante el periodo nocturno (Bucci et al. 2011), sugiriendo que el potencial hídrico de madrugada de las hojas representa el potencial hídrico de la región del suelo donde las especies distribuyen sus raíces. Consecuentemente el mayor contenido de agua en el perfil del suelo hasta los 2 m en el sitio más próximo a la aguada (Capítulo 2), representa efectivamente una mayor disponibilidad de agua para las plantas bajo una mayor presión de pastoreo.

La defoliación en sitios expuestos al pastoreo podría actuar para reducir la pérdida de agua y conservar la humedad del suelo (McNaughton 1983). Esta respuesta ha justificado el incremento en el potencial hídrico, la transpiración y la conductancia del canopeo observada posteriormente a la defoliación en algunos estudios (Reich et al. 1993; Pataki et al. 1998; Oren et al. 1999; Quentin et al. 2012), debido a la menor superficie foliar que las raíces deben abastecer. Sin embargo, y en acuerdo con los resultados de Oñatibia & Aguiar (2016), quienes observaron un aumento de la biomasa verde en sitios pastoreados, en el presente estudio se

registró un aumento del índice de área foliar en el sitio más expuesto al pastoreo (Capítulo 2). A pesar de ello, muchas de las especies presentaron una mejora en el estado hídrico en algún periodo del año, un incremento en el consumo de agua, en la capacidad de las ramas para transportar agua y en la conductancia hidráulica total entre el suelo y las hojas. Esta mejora del estado hídrico por efecto de la defoliación ha sido observada en otros estudios (McNaughton 1983; Svejcar & Christiansen 2007), pero también han sido encontrados resultados opuestos (Dong et al. 2011).

La tolerancia al déficit hídrico ha sido evaluada a través de ajustes osmóticos, es decir que las plantas frente a condiciones de sequía puedan tener la capacidad de disminuir su potencial osmótico para evitar la pérdida de turgencia (Maréchaux et al. 2015; Zhu et al. 2018) y así sostener la conductancia estomática, la fotosíntesis y el crecimiento bajo menor disponibilidad de agua. Pero mantener la turgencia podría implicar costos para la planta si el ajuste osmótico es conseguido a partir de la síntesis de solutos osmóticamente activos, la cual es costosa energéticamente, y compite con el crecimiento (Blum et al. 2005). Esto podría ser crítico para especies que crecen en ecosistemas con una estación de crecimiento corta o con disponibilidad de recursos baja. Muchas de las especies de arbustos y pastos de la estepa patagónica (Scholz et al. 2012) así como en otras especies expuestas a condiciones de déficit hídrico diario o estacional (Arias et al. 2015; Bucci et al. 2019) pierden la turgencia durante el mediodía, consistente con lo observado en el presente estudio. Las especies analizadas en este estudio a lo largo del gradiente de pastoreo aparentemente serían insensibles a la pérdida de la turgencia, pudiendo mantener abiertos los estomas y así continuar asimilando CO<sub>2</sub>, particularmente aquellas del sitio menos pastoreado y donde la disponibilidad de agua en el suelo es menor. La turgencia de las células guardianas en estas especies podría estar desacoplada de la turgencia de las células epidérmicas tal que la pérdida de la turgencia no genere cierre estomático (Mott et al. 1999; Franks & Farquhar 2006).

Las raíces en los sitios con mayor presión de pastoreo no solo fueron capaces de extraer suficiente agua para rehidratar a los tejidos durante la noche, sino que también proveyeron una adecuada cantidad de agua para compensar la demanda hídrica durante el día. La disminución del estrés hídrico en verano y en otoño en todas las especies analizadas en el sitio más pastoreado podría derivarse, en primera instancia, de la mayor disponibilidad de agua en

el suelo como se describe en el Capítulo 2 y se menciona previamente en Pereyra et al. (2017). También podría estar relacionada con una mayor asignación de recursos a las raíces para la captura de agua, un aumento en la eficiencia hidráulica o un incremento en el control estomático.

Una de las estrategias de las plantas defoliadas para mantener la supervivencia es incrementar la asignación a la biomasa aérea para producir tejido fotosintético (Eyles et al. 2009). Aunque la relación entre biomasa subterránea y aérea no fue explícitamente examinada en este estudio, en el Capítulo 2 se observó que la biomasa subterránea total en el perfil del suelo analizado no cambió significativamente entre niveles de intensidad de pastoreo. Esto no descarta que dentro de una especie el pastoreo pudiera inducir cambios en la asignación de biomasa entre raíces y parte aérea, dado que sí se observaron cambios en la distribución de las raíces con la profundidad. Estudios realizados por Oñatibia (2013) en la estepa patagónica indicaron que los efectos indirectos del pastoreo, como por ejemplo aquellos sobre las interacciones competitivas (Graff 2009) favorecieron la asignación de biomasa a las raíces en las especies menos preferidas por el ganado. En el presente trabajo se encontró un aumento significativo de la biomasa radical total entre los 10-50 cm de profundidad, lo que pudo ser consecuencia del incremento sustancial en la cobertura de *P. speciosa*, así como de la mayor asignación de recursos a las raíces. Estos ajustes a nivel radical permiten extraer más agua del suelo evitando la disminución del potencial hídrico frente a la demanda evaporativa de la atmósfera, manteniendo así un mejor balance entre la absorción y la pérdida de agua (Brunner et al. 2015).

El transporte de agua en las plantas es regulado por la conductancia hidráulica del sistema de transporte desde el suelo a las hojas (Mencuccini 2003; Sperry et al. 2003). Así, en ausencia de capacitancia hidráulica, el flujo de agua es determinado por la conductancia hidráulica entre el suelo y las hojas y el gradiente de potencial hídrico,  $F = G_t \times \Delta\Psi_{\text{suelo-hoja}}$ . A pesar de la disminución de la fuerza motriz para el flujo de agua ( $\Delta\Psi_{\text{suelo-hoja}}$ ), el consumo de agua aumentó en el sitio más pastoreado para todas las especies, excepto en *S. filaginoides*, particularmente durante la estación de crecimiento. Los resultados a nivel de ecosistema descritos en el Capítulo 2 y previamente en Pereyra et al. (2017) indican un aumento de la pérdida de agua por transpiración en los sitios más pastoreados respecto al menos



pastoreado, lo cual fue asociado a la mayor cobertura total de arbustos. Sin embargo, el consumo de agua por planta también incrementó por efecto del pastoreo. A diferencia de lo observado en otros ecosistemas (Díaz et al. 2001; Zheng et al. 2011), en el presente estudio no hubo cambios en el tamaño de la hoja entre intensidades de pastoreo, excepto para *S. filaginoides*. Consecuentemente se puede inferir que parte del aumento en la pérdida de agua por planta está asociado a un aumento en la conductancia estomática por unidad de superficie foliar. Un incremento en la conductancia estomática ha sido observado también en otras especies bajo los efectos del pastoreo (Doescher et al. 1997; Peng et al. 2007). A pesar de que hubo un aumento en la tasa de transpiración a lo largo del gradiente de pastoreo, en el sitio más pastoreado también se observó una mayor sensibilidad al déficit de saturación del aire en las dos especies arbustivas con mayor cobertura (*A. volckamannii* y *S. filaginoides*), sugiriendo que el pastoreo induce cambios que mejoran el control estomático cuando aumenta la demanda atmosférica. Si bien la tasa de fotosíntesis no fue analizada en este estudio, este incremento en la tasa de transpiración podría traducirse también en mayor asimilación de CO<sub>2</sub>. El aumento de la tasa de fotosíntesis en plantas más expuestas al pastoreo es una respuesta común de compensación observada en numerosas especies tolerantes a la herbivoría (Doescher et al. 1997; Peng et al. 2007; Zheng et al. 2011; Shen et al. 2019).

En las últimas décadas se han utilizado características foliares fáciles y rápidamente medibles como el tamaño foliar o el área foliar específica, para predecir el impacto del pastoreo sobre características funcionales más complejas de determinar como la capacidad fotosintética o la tasa de crecimiento, entre otras (Díaz et al. 2001; Adler et al. 2004, 2005; Li et al. 2015a). Sin embargo, en este estudio el área foliar no permitiría estimar tales aspectos funcionales, los cuales han cambiado a lo largo del gradiente de intensidad de pastoreo. Esto es consistente con otros estudios que han observado que no todas las especies presentan la misma plasticidad ni respuesta a la defoliación crónica (Angassa 2014) y que hay escasa evidencia de la predictibilidad de las respuestas al pastoreo a través de simples características funcionales en ecosistemas semi-áridos (Vesk et al. 2004). Los cambios sustanciales en características hidráulicas a nivel de toda la planta como de las ramificaciones, sugieren que la disponibilidad de agua en el suelo incrementó la eficiencia de captura y transporte. Este aumento en la conductancia hidráulica a lo largo de todo el sistema de transporte de agua,

podría estar relacionado con el aumento en la relación biomasa subterránea/biomasa aérea o a una plasticidad en las características anatómicas del xilema de las raíces, los tallos y las hojas así como una mayor permeabilidad del mesófilo foliar (Hacke et al. 2006; Scholz et al. 2008; Scoffoni et al. 2012; Pittermann et al. 2014). Todas estas características han sido consideradas plásticas, es decir que, dependiendo de las condiciones ambientales pueden ser modificadas durante el desarrollo ontogénico. En general, en ambientes con mayor disponibilidad de agua las especies exhiben sistemas hidráulicamente más eficientes, lo que es consistente con los resultados del presente estudio. Por otro lado, por efecto de la defoliación, pueden observarse tasas mayores de crecimiento bajo pastoreo más intenso (Oesterheld & McNaughton 1991). Las tasas de crecimiento se asocian también con la densidad de madera (Enquist et al. 1999) y consecuentemente con el diámetro de los conductos xilemáticos, ya que de acuerdo a la Ley de Hagen-Poiseuille la conductividad hidráulica aumenta con el diámetro a la cuarta potencia. Las dos especies arbustivas más consumidas por el ganado, *A. volckmannii* y *A. prolifera* muestran otras evidencias de mayores tasas de crecimiento y posiblemente de conductos para el transporte de agua mayores en el sitio más pastoreado, debido a que la densidad de madera de sus ramas disminuyó significativamente a lo largo del gradiente de pastoreo. Así, en este estudio se concluye que características como la densidad de madera constituyen un predictor eficaz de las respuestas de las plantas al pastoreo, al menos para ecosistemas áridos o semiáridos donde la carga animal es relativamente moderada (0,14 ovejas/hectárea en relación a la carga animal regional (0,34 ovejas/hectárea; Oñatibia 2013). Esta variable, fácilmente medible, es considerada en numerosos estudios un buen predictor de características relacionadas con la economía de carbono e hidráulicas (Bucci et al. 2004, 2009; Santiago et al. 2004; Gray et al. 2019).

#### 3.4.2 Efectos del pastoreo sobre los estados fenológicos

El estado hídrico de las plantas es importante, dado que muchos de los procesos fisiológicos son severamente inhibidos bajo moderado estrés hídrico. La fenología es reconocida como uno de los indicadores más sensibles de los cambios ambientales (IPCC 2014), en particular de estrés hídrico. El aumento en la disponibilidad de agua en el suelo en este ecosistema árido bajo el efecto del pastoreo, pudo ser una de las razones de los cambios fenológicos observados en tres de las especies (*A. prolifera*, *A. volckmannii* y *P. speciosa*) a lo largo del gradiente de

pastoreo. Aunque en algunos estudios el pastoreo retardó la producción de hojas y acortó la duración de la estación de crecimiento (Han et al. 2015, 2016; Li et al. 2019), en la estepa patagónica se observó un adelanto en la producción foliar (*A. prolifera*) y en el tiempo al cual se alcanzó la máxima superficie foliar (*A. prolifera*, *A. volckmannii* y *P. speciosa*). La extensión del periodo de tiempo con una superficie foliar activa podría incrementar en estas especies el periodo de asimilación de CO<sub>2</sub>, cuando la disponibilidad de agua en el suelo es relativamente favorable para la actividad fotosintética. De esta manera, las especies consumidas por el ganado podrían compensar la biomasa removida. En el caso de *Pa. speciosa*, este incremento del período con mayor biomasa foliar activa posiblemente pudo contribuir al aumento significativo de su cobertura desde el sitio menos pastoreado al más pastoreado (6,5 a 11,5% respectivamente) en desmedro de la cobertura de *P. ligularis* (7,2 a 1,31%, respectivamente).

En *S. filaginoides*, la especie menos preferida por el ganado ovino debido al alto contenido de metabolitos secundarios en sus hojas (Cavagnaro et al. 2003), no experimentó cambios fenológicos bajo los efectos del pastoreo, aun cuando la disponibilidad de agua incrementó. Es decir, las respuestas fenológicas podrían ser producto de la interacción entre el efecto directo del pastoreo sobre la vegetación y el indirecto a través del aumento en la disponibilidad de agua. Esta extensión del periodo de producción de hojas y el tiempo con máxima superficie foliar para la pérdida de agua contribuyó al aumento en el consumo de agua en los sitios más pastoreados en primavera respecto al sitio menos pastoreado. Otros estudios desarrollados en estepas arbustivas patagónicas han observado también una extensión del periodo vegetativo en gramíneas, pero en desmedro del periodo reproductivo (Kropft et al. 2007), lo cual no ha sido registrado en el presente estudio. Sin embargo, en otros ecosistemas áridos del mundo, algunos estudios han indicado que el pastoreo retardó la producción de hojas y acortó la longitud de la estación de crecimiento, asociado a una reducción en la superficie fotosintética como a la disminución en las reservas de nutrientes (Han et al. 2015).

*Azorella prolifera* fue la especie más afectada en su desarrollo fenológico por el pastoreo, dado que no solo la producción foliar fue modificada, sino también la floración. Además de consumir sus brotes, las ovejas consumen sus inflorescencias de alto valor nutritivo, particularmente en primavera y cuando disminuye la abundancia del forraje preferido. La presión de pastoreo condujo a un adelanto de un mes en la floración, la cual fue

mantenida por un mes más en el sitio de mayor intensidad de pastoreo. El adelanto en la floración podría constituir una estrategia para asegurar la supervivencia de la especie vía reproducción sexual bajo condiciones de pastoreo. En este estudio no se cuantificó la producción de flores y frutos para confirmar esta hipótesis, sin embargo, Fariña (2018) encontró que el pastoreo intensivo (que no es el caso del presente estudio) redujo 84%, 59% y 44% la cantidad de flores de *A. prolifera* cuando el pastoreo fue aplicado en primavera, otoño e invierno, respectivamente. Posiblemente esta reducción en la biomasa de tejidos reproductivos ocurra debido a un desvío de los recursos para recuperar estructuras vegetativas consumidas de esta especie.

Mientras que el inicio y la duración del crecimiento vegetativo y de la floración fueron afectados por el pastoreo, la fructificación permaneció constante a lo largo del gradiente de pastoreo en todas las especies analizadas. Una de las razones podría ser que las ovejas no permanecen en el área durante la fenofase de fructificación y por lo tanto los frutos no están expuestos a la presión de pastoreo. Se sabe que el impacto del pastoreo sobre las fenofases depende del periodo en el cual ocurre el pastoreo (Bertiller & Defosse 1990; Gittis et al. 2010, Fariña 2018). Fariña (2018) analizó el efecto de diferentes intensidades de pastoreo y en diferentes estaciones del año coincidentes con fenologías contrastantes de la vegetación en una estepa del norte de la Patagonia y en ese estudio se encontró que el pastoreo intensivo de primavera redujo la longitud de hojas de la gramínea más palatable (*P. ligularis*), y duplicó el número de hojas vivas y macollos en la especie de preferencia forrajera intermedia (*P. speciosa*), redujo la fructificación, aumentó la longitud de brotes y redujo el tamaño de planta del arbusto forrajero (*A. prolifera*). Los menores efectos en el estudio de Fariña (2018) fueron obtenidos cuando el pastoreo se aplicó en otoño e invierno, sugiriendo que si la defoliación se produce durante el periodo de latencia de las plantas estas se pueden recuperar más rápidamente. En el presente estudio, las ovejas permanecieron en el potrero desde mediados del otoño (mayo) hasta el inicio de la primavera (octubre), es decir abarcando tanto el periodo de bajo crecimiento o latencia como el de activo crecimiento.

Los resultados, contrariamente a la hipótesis planteada, sugieren que las especies arbustivas dominantes y *P. speciosa* presentan un mejor estado hídrico en sitios bajo mayor presión de pastoreo. Posiblemente esta respuesta se deba al efecto del pastoreo sobre la

disponibilidad de agua en el suelo, ya que tanto las especies preferidas como las menos preferidas por el ganado exhibieron similar comportamiento. La mejora del estado hídrico fue acompañada mayoritariamente de un mayor consumo de agua, lo cual probablemente permitió mantener altas tasas de asimilación y de crecimiento y la extensión del periodo de crecimiento y la longevidad de sus hojas. Este comportamiento fisiológico ayuda a comprender la mayor cobertura de arbustos y de *P. speciosa* en el sitio más cercano a la aguada.

## Capítulo 4 Efectos del pastoreo sobre los flujos de CO<sub>2</sub> desde el suelo

---

### 4.1 Introducción

Los procesos ecológicos aéreos y subterráneos están estrechamente interrelacionados (Bardgett et al. 1998). Por ejemplo, los organismos descomponedores y los procesos microbianos del suelo asociados responden a la cantidad y calidad de la broza, producto de la asimilación de CO<sub>2</sub> por la biomasa aérea. Esta, a su vez, depende de la disponibilidad de nutrientes en el suelo, particularmente del nitrógeno. Por otra parte la actividad de las raíces depende también del balance en la asignación de recursos con la parte aérea. Estos componentes y procesos son afectados simultáneamente por factores físicos como la temperatura y humedad del aire y del suelo (Carbonell Silletta et al. 2019).

La respiración del suelo (Rs) constituye un proceso clave en el ciclo global de carbono (Barba et al. 2018). Anualmente, la respiración del suelo que combina las emisiones de carbono de la respiración heterotrófica y autotrófica libera 10 veces más carbono a la atmósfera que las fuentes antrópicas de CO<sub>2</sub> (Raich et al. 2002). Consecuentemente, pequeños cambios en la Rs tienen el potencial de cambiar en forma significativa las concentraciones de CO<sub>2</sub> atmosférico (IPCC 2014). Las plantas utilizan entre 35 y 80% del carbono fijado en la fotosíntesis para la producción de raíces y para la respiración (Davidson et al. 2002; Giardina et al. 2003), y alrededor de 10% de la fijación anual de carbono por fotosíntesis se convierte en broza. Aproximadamente la mitad de la respiración del suelo corresponde a la actividad metabólica de raíces y micorrizas asociadas (Hanson et al. 2000; Högberg et al. 2001), y otra importante fracción del flujo de CO<sub>2</sub> desde suelo se asocia con la respiración heterotrófica de las comunidades microbianas que utilizan el material orgánico producido recientemente como sustrato energético (Trumbore 2000; Giardina et al. 2004). Sólo una pequeña fracción (10%) de la respiración del suelo proviene de la descomposición de compuestos de carbono más antiguos y recalcitrantes (Trumbore 2000; Giardina et al. 2004) y de la degradación abiótica

de la materia orgánica (Austin & Vivanco 2006). La  $R_s$  es fuertemente dependiente de la temperatura y humedad del suelo, observándose, en general, las mayores tasas de  $R_s$  en periodos de mayores temperaturas y moderada disponibilidad de agua (Zhang et al. 2010; Hursh et al. 2017).

La principal actividad antrópica en pastizales áridos y semiáridos es el pastoreo (Asner et al. 2004). Sus efectos a nivel de ecosistema pueden recaer sobre los flujos de  $CO_2$  y la dinámica de nutrientes (Golluscio et al., 2009; Liebig et al., 2013; Liu et al., 2011; Shi et al., 2019; Zhen et al. 2016), debido a los cambios que producen a nivel de la vegetación y el suelo. El pastoreo frecuentemente reduce la cantidad de broza, y debido a la selectividad de especies más palatales con alto contenido en nutrientes y bajo contenido en fibras, afecta la calidad de la misma (Semmartin et al. 2004a). Por otro lado, ya sea a través de la remoción de biomasa o del pisoteo, el pastoreo produce cambios en factores físicos como la temperatura y humedad del suelo, que junto con la calidad del sustrato afectan la actividad metabólica de las raíces y de los microorganismos en los procesos de descomposición y mineralización de la materia orgánica (Zhao et al. 2010; Carrera & Bertiller 2013; Yan et al. 2018). La deposición de heces y orina también afecta la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Bahamonde et al. 2017) y por lo tanto el metabolismo de la biota. Considerando estos cambios inducidos en las condiciones ambientales, se ha observado que en algunos ecosistemas la respiración del suelo presenta cierta sensibilidad al pastoreo, mientras algunos estudios indican que el pastoreo incrementa la respiración del suelo (Chen et al. 2016; Liu et al., 2016; Wang et al., 2016), otros han observado respuestas opuestas (Shi et al. 2019).

En las estepas patagónicas el pastoreo ovino es la actividad antrópica más extendida desde hace más de un siglo. Estos ambientes han demostrado ser sensibles a la acción del ganado ovino cambiando la composición florística (Perelman et al. 1997; Cingolani et al. 2005), aumentando la producción de biomasa verde si la intensidad de pastoreo es moderada (Oñatibia & Aguiar 2016), modificando las relaciones simbióticas (Hernández-Agramonte & Semmartin 2016), las interacciones entre pastos y arbustos (Cipriotti & Aguiar 2005, 2012) y/o las interacciones entre herbáceas palatables y no palatables (Graff et al. 2007), disminuyendo la calidad de la broza (Semmartin et al. 2004b), las reservas de carbono en el suelo (Golluscio et al. 2009) y las tasas de descomposición (Piazza 2016), así como la

disponibilidad de agua en el horizontal superficial del suelo, si bien en el Capítulo 2 se mostró que aumentan las reservas de agua en todo el perfil (Pereyra et al. 2017). Sin embargo aún existen vacíos de información sobre los efectos del pastoreo sobre los flujos de CO<sub>2</sub> a la atmósfera desde el suelo. El **objetivo** del estudio fue evaluar el efecto del pastoreo ovino sobre la dinámica temporal de la respiración del suelo. La **hipótesis** evaluada fue que el pastoreo altera las emisiones de CO<sub>2</sub>, disminuyendo la respiración del suelo ya que la humedad del suelo superficial y la calidad de la broza disminuyen, pudiendo afectar negativamente a la actividad metabólica de las raíces y/o de los microorganismos.

## 4.2 Materiales y Métodos

### 4.2.1 *Diseño experimental*

Para este estudio se usaron los extremos del gradiente de intensidad de pastoreo descrito en el Capítulo 2. Es decir que los sitios evaluados fueron aquellos ubicados a 300 y 2500 m distantes a la fuente de agua.

### 4.2.2 *Cobertura vegetal, propiedades químicas y compactación del suelo*

La cobertura vegetal y la compactación del suelo se determinaron del modo descrito en el Capítulo 2. En ambos niveles de intensidad de pastoreo se determinó la concentración de materia orgánica, de N y de P y el pH (0-5 cm y 5-10 cm de profundidad) en el suelo. Las muestras fueron colectadas al azar (n=3). Los análisis químicos, excepto la determinación de pH, fueron realizados por el Laboratorio de Suelos del INTA. La materia orgánica del suelo se determinó utilizando el método de oxidación húmeda (Walkley & Black 1934). El Nitrógeno total del suelo se determinó con el método Kjeldahl (Bremner 1996), y el fósforo con el método de Olsen (Olsen et al. 1954). El pH del suelo fue medido en agua con una relación suelo-agua 1:2,5 utilizando un ph-metro Hanna HI98130.

### 4.2.3 *Respiración, temperatura y contenido de agua del suelo*

En cada nivel de intensidad de pastoreo se delimitaron 4 parcelas de 3 x 3 m para la determinación de la respiración del suelo. Las mediciones se realizaron en forma mensual o bimestral dependiendo de las condiciones climáticas (nieve, alta velocidad del viento). Un día



antes de cada periodo de medición se colocaron en el suelo collares de PVC de 10 cm de diámetro y 4,4 cm de altura, enterrados hasta 2,2 cm para estabilizar el flujo de CO<sub>2</sub> antes de las mediciones. En cada parcela y nivel de pastoreo se instalaron tres collares debajo o muy próximos a la copa de arbustos, tal que permitiera la colocación de la cámara utilizada para medir los flujos de CO<sub>2</sub>. Las mediciones se realizaron entre las 10:00 y las 13:00 hs en ambos sitios en días consecutivos durante cada mes de medición, para minimizar fluctuaciones diurnas. Se utilizó un sistema portátil de intercambio de gases con cámara cerrada (LI-6400 LI-COR) para determinar la respiración del suelo *in situ* (Fig. 4.1); la cámara con el collar cubren un área de 80 cm<sup>2</sup>.



**Figura 4.1** Sistema de intercambio de gases (Li-Cor 6400) con una cámara de respiración de suelo (Li-Cor 109).

Durante cada medición de Rs se determinó la temperatura del suelo a una profundidad de 10 cm con una sonda de temperatura del suelo acoplada al LICOR - 6400, y se determinó el contenido gravimétrico de agua del suelo (%) entre 0 y 5 cm de profundidad en una posición próxima a los collares. En el laboratorio, las muestras se pesaron (peso fresco), se secaron a 105 ° C en estufa durante 48 hs, y luego se determinó el peso seco.

#### 4.2.4 *Biomasa de raíces*

Se determinó la biomasa de raíces luego de cada periodo de medición, exactamente en el lugar donde fue colocada la cámara para medir  $R_s$  y se colectó la muestra de suelo hasta 10 cm de profundidad (3 muestras por parcela y nivel de intensidad de pastoreo). Las raíces fueron extraídas tamizando el suelo con una malla de 5 mm y luego fueron secadas en estufa a 105 °C. La densidad de raíces se expresó como masa seca de raíces por unidad de volumen de suelo.

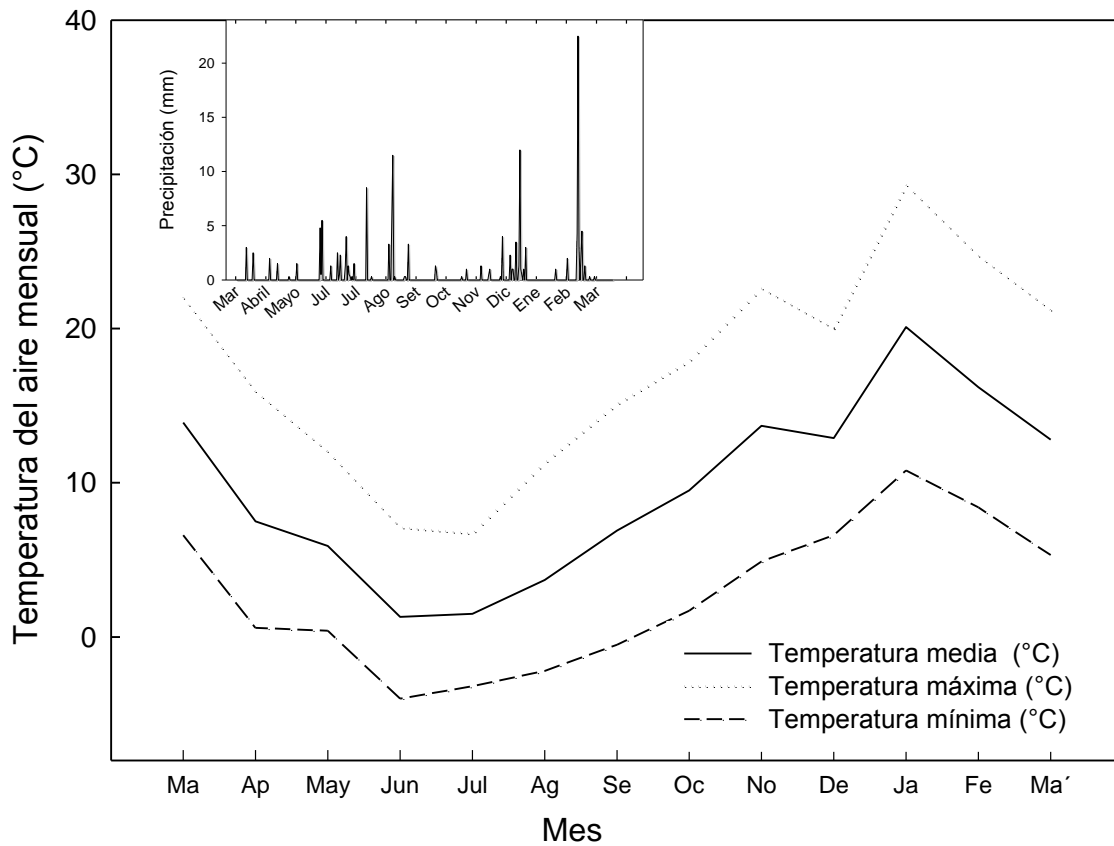
#### 4.2.5 *Análisis estadístico*

Los datos de la respiración, biomasa de raíces, humedad y temperatura del suelo fueron analizados con un análisis de varianza de dos vías, con el nivel de pastoreo y el tiempo como tratamientos (el tiempo fue un factor independiente porque en diferentes momentos de muestreo se recogieron muestras completamente independientes). Las medias mensuales y estacionales de  $R_s$  fueron analizadas por el test t-Student. Así mismo, el pH, la materia orgánica, N y P en el suelo fueron comparados entre sitios con el test t-Student. Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete SSPS Statistic versión 17.0 y las relaciones funcionales entre  $R_s$  y temperatura y  $R_s$  y biomasa de raíces fueron realizadas con el software Sigma Plot 11.

### 4.3 Resultados

#### 4.3.1 *Condiciones ambientales*

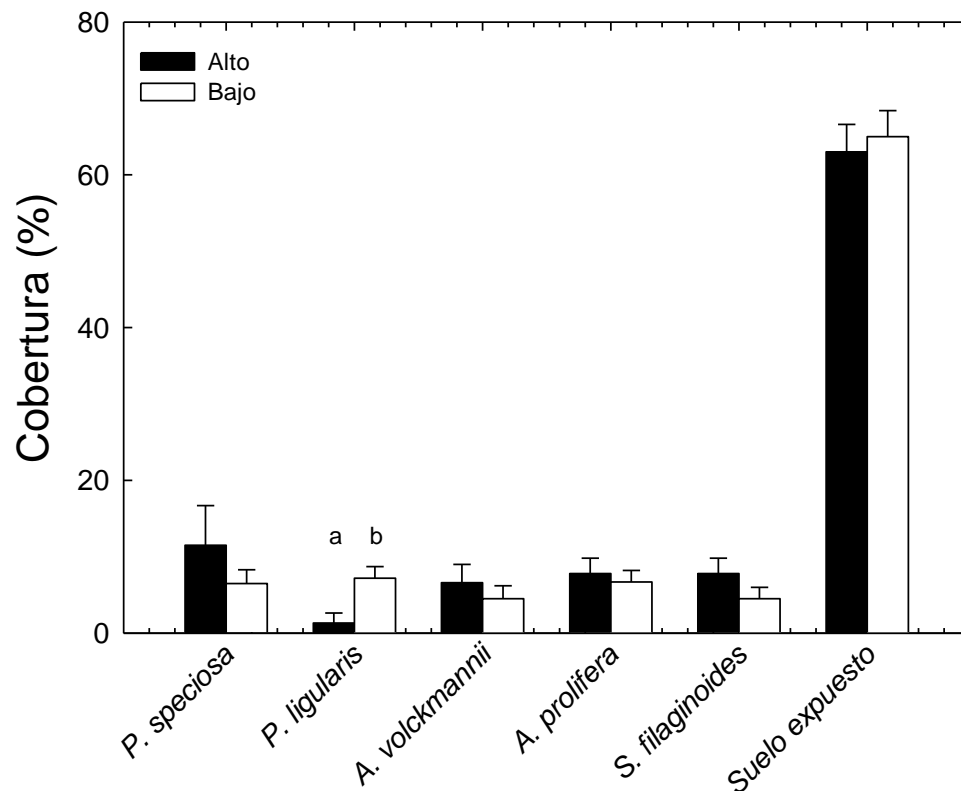
La temperatura media del aire durante el periodo de estudio fue 9,7 °C (Fig. 4.2). La temperatura mínima mensual del aire alcanzó -3,4 °C en julio y la temperatura mínima absoluta fue de aproximadamente -10 °C (datos no mostrados). La precipitación media mensual y la precipitación anual fueron 12 mm y 143,5 mm respectivamente durante el periodo de estudio. El verano se caracterizó por días calurosos y secos (de diciembre a marzo), pero hubo algunos eventos aleatorios de grandes precipitaciones durante algunos días en diciembre y febrero (Fig. 4.2).



**Figura 4.2** Temperatura media, máxima media y mínima media mensual del aire (°C) durante el período de estudio. El gráfico insertado muestra la precipitación total (mm).

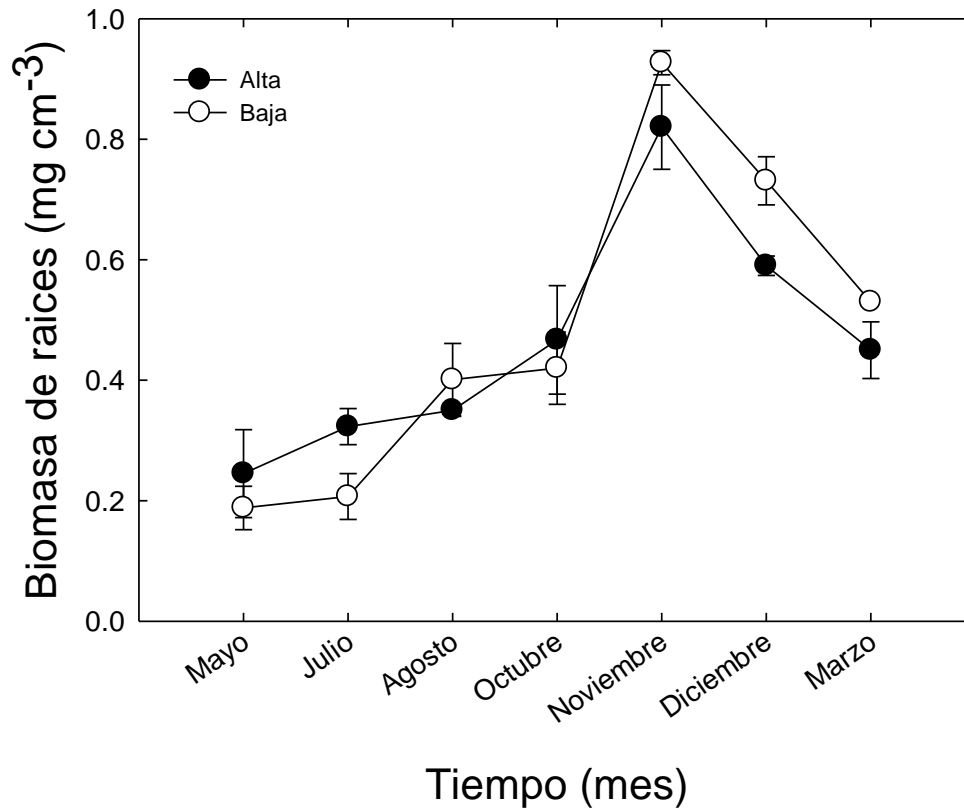
#### 4.3.2 Cobertura vegetal y biomasa de raíces

La intensidad de pastoreo no afectó significativamente la cobertura de las especies dominantes, a excepción de *P. ligularis*, la especie de gramínea preferida por los ovinos que disminuyó significativamente su cobertura con mayor pastoreo (Fig. 4.3). Para el resto de las especies se observó una tendencia hacia el aumento de la cobertura en el sitio con mayor intensidad de pastoreo. El suelo expuesto representó 63% en el sitio más pastoreado y 65% en el menos pastoreado, sin diferencias significativas entre sitios.



**Figura 4.3.** Cobertura de las especies de gramíneas y arbustos dominantes y cobertura de suelo expuesto en los sitios de estudio (columnas negras: intensidad de pastoreo alto y columnas blancas: intensidad de pastoreo bajo). Las columnas representan los valores medios  $\pm$  EE (n=12). Letras minúsculas diferentes dentro de cada especie indican diferencias significativas entre intensidades de pastoreo ( $p < 0,05$ ).

La biomasa de raíces en los primeros 10 cm varió estacionalmente en ambos sitios ( $F_{6,14} : 16,95$ ;  $p < ,001$  para alta intensidad y  $F_{6,14}:46$ ;  $p < 0,01$  para baja intensidad; Fig. 4.4). No hubo interacción significativa entre sitios y mes ( $F:2,36$ ;  $p=0,06$ ). Se observó un aumento en la biomasa de raíces en la primavera, alcanzando su valor máximo en noviembre, y teniendo los valores mínimos en otoño e invierno en ambos sitios. Durante noviembre (test  $t_4:-8,49$ ;  $p < 0,001$ ), diciembre (test  $t_4:-5$ ;  $p < 0,001$ ), y marzo (test  $t_4:-4$ ;  $p=0,016$ ), la densidad de raíces fue menor en el sitio más pastoreado que en el menos pastoreado, mientras que en mayo y julio, el comportamiento fue el opuesto, pero las diferencias fueron solo significativas en julio (test  $t_4:-6$ ;  $p < 0,001$ ).



**Figura 4.4** Biomasa de raíces (mg de masa seca cm<sup>-3</sup>) en los primeros 10 cm del suelo considerado para las determinaciones de respiración de suelo en ambos niveles de intensidad de pastoreo (baja: símbolos blancos y alta: símbolos negros). Cada símbolo es el valor medio  $\pm$  EE (n=4).

#### 4.3.3 Propiedades físico-químicas del suelo

La concentración de materia orgánica del suelo (0-5 cm) fue 39,4% menor en el sitio de intensidad alta de pastoreo (test  $t_{4:13}$ ;  $p < 0,001$ ; Tabla 4.1). La concentración de nitrógeno orgánico del suelo fue similar en ambos sitios, aunque hubo una tendencia a ser menor en el sitio más pastoreado que en el menos pastoreado (Tabla 4.1). La concentración de fósforo (P) a 0-5 cm fue significativamente menor en el sitio con intensidad alta de pastoreo (test  $t_{4:4,99}$ ;  $p < 0,01$ ; Tabla 4.1). No hubo diferencias significativas en el pH entre sitios.

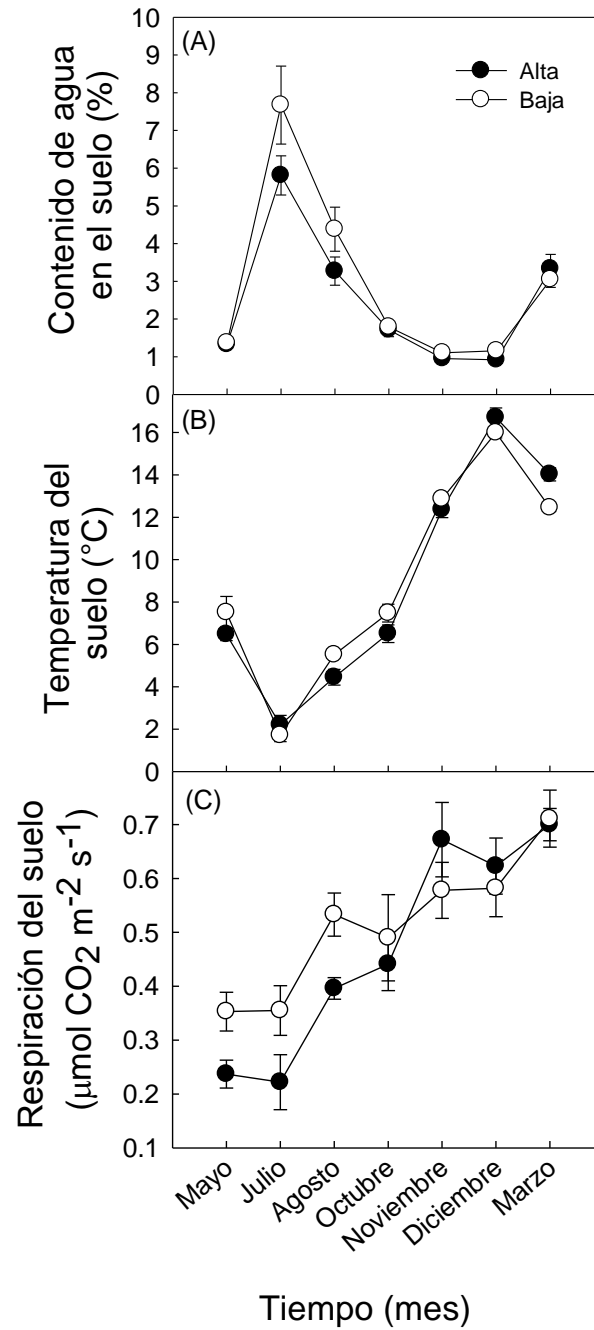
**Tabla 4.1** Características del suelo en dos sitios con diferente intensidad de pastoreo. Letras minúsculas como supra índices diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ( $P < 0,05$ ).

	Intensidad de pastoreo	
	Alta	Baja
Materia Orgánica (%; 0-5cm)	0,43 ± 0,015 <sup>a</sup>	0,71 ± 0,03 <sup>b</sup>
Materia Orgánica (%; 5-10cm)	0,69 ± 0,010	0,92 ± 0,06
Total N (%; 0-5 cm)	0,036 ± 0,006	0,040 ± 0,005
Total N (%; 5-10 cm)	0,034 ± 0,003	0,057 ± 0,003
P (mg kg <sup>-1</sup> ; 0-5cm)	9,66 ± 0,33 <sup>a</sup>	13,33 ± 0,66 <sup>b</sup>
P (mg kg <sup>-1</sup> ; 5-10cm)	9,85 ± 0,60	8,71 ± 0,09
pH (0-5 cm)	7,3 ± 0,22	7,4 ± 0,07
pH (5-10 cm)	9 ± 0,35	8,6 ± 0,06

La dinámica estacional de la humedad y de la temperatura del suelo a 5 cm de profundidad fue similar en ambos niveles de intensidad de pastoreo (Fig. 4.5 A, B). El contenido de agua aumentó en invierno, mientras la temperatura disminuyó. En primavera la humedad del suelo comenzó a disminuir a medida que la temperatura comenzó a incrementar hasta alcanzar los valores mínimos y máximos, respectivamente, en verano. El contenido de agua del suelo a 5 cm de profundidad no presentó diferencias significativas entre niveles de intensidad de pastoreo, sin embargo hubo una tendencia a menor contenido de agua en el sitio más pastoreado (Fig. 4.5 A). La temperatura del suelo cambió marcadamente con el tiempo ( $p < 0,001$ ), sin diferencias significativas entre los niveles de intensidad de pastoreo.

#### 4.3.4 Respiración del suelo

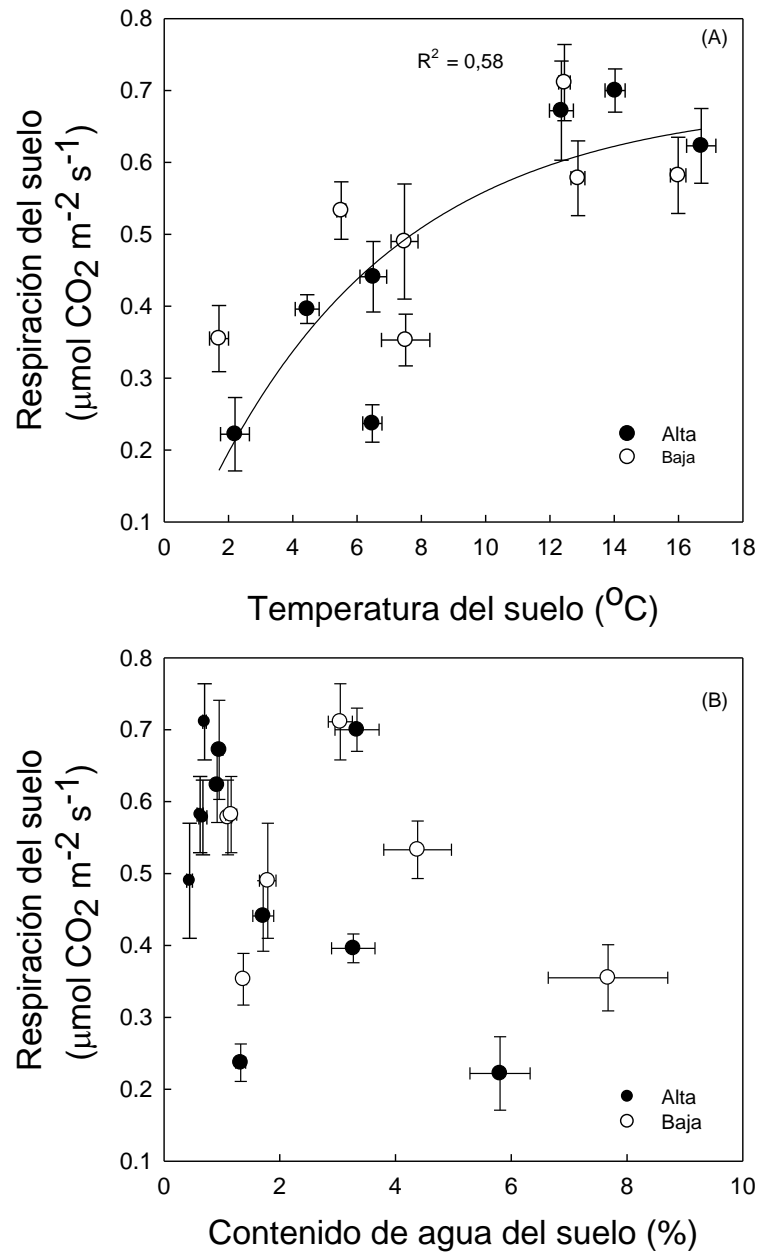
La respiración del suelo varió significativamente entre meses en ambos sitios ( $F_{6,14}$ : 23,6;  $p < 0,001$  y  $F_{6,14}$ : 6,36;  $p < 0,01$  para el sitio con alta y baja intensidad de pastoreo respectivamente). Las mayores tasas de respiración se observaron desde fines del invierno hasta el verano en ambos niveles de intensidad de pastoreo, y las tasas mínimas en otoño (mayo) e invierno (julio) (Fig. 4.5 C). No hubo interacción significativa entre los sitios y los meses ( $F$ :1,89;  $p=0,117$ ). Aunque la respiración del suelo media mensual no varió significativamente entre sitios (test- $t_{12}$  -0,49  $p = 0,63$ ), hubo tendencia a valores menores en el sitio más pastoreado (0,47 y 0,51  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  respectivamente) (Fig. 4.5 C). Durante el período más frío (mayo - agosto) la  $R_s$  fue significativamente menor ( $p < 0,018$ ) en el sitio más pastoreado respecto al menos pastoreado, siendo la  $R_s$  media en invierno 0,28  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para el sitio más pastoreado y 0,41  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para el menos pastoreado.



**Figura 4.5** Dinámica estacional del contenido de agua del suelo a 5 cm de profundidad (A) temperatura del suelo (°C) a 10 cm de profundidad (B) y tasa de respiración del suelo ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (C) en dos sitios con diferente intensidad de pastoreo (alta y baja) desde mayo de 2012 a marzo de 2013. Los símbolos representan la media  $\pm$  SE (n = 12).

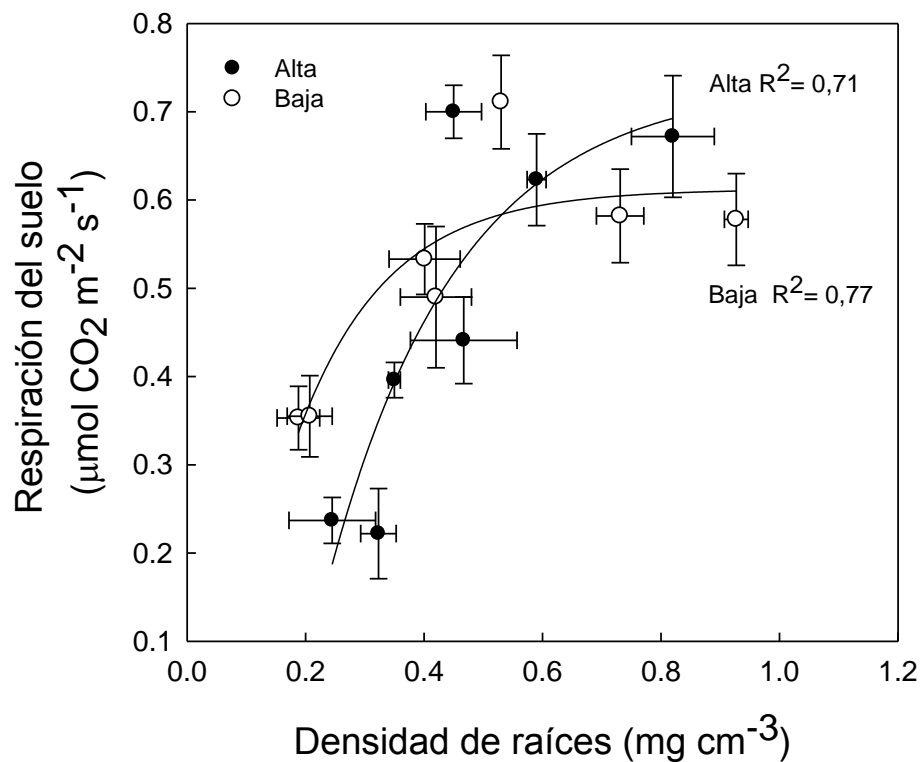


Se obtuvo una relación funcional significativa entre la temperatura del suelo y la respiración del suelo (Fig. 4.6). Aunque los valores de cada sitio pudieron ser ajustados a una función matemática individual, las pendientes y las ordenadas al origen no difirieron significativamente ( $t=1.19$ ,  $p=0,26$  y  $t=-0,75$ ,  $p=0,46$ , para las pendientes y ordenadas al origen respectivamente), tal que una única función exponencial se ajustó a todos los datos (Fig. 4.6 B). No se encontró una correlación significativa entre la respiración del suelo y su contenido de agua (Fig. 4.6 B).



**Figura 4.6** Relación entre la temperatura (A) y el contenido de agua del suelo (B) y la respiración mensual del suelo en dos sitios con diferente intensidad de pastoreo. La línea continua en (B) es la función exponencial ajustada a los datos.  $y = 0,68*(1-\exp(-0,17x))$ ,  $p < 0,0015$ .

La densidad de raíces a lo largo del año mostró una relación exponencial positiva con la respiración del suelo en ambos sitios de pastoreo ( $p = 0,05$  para la intensidad baja y  $p = 0,02$  para la intensidad alta) (Fig. 4.7). Las mayores densidades de raíces incrementaron la respiración del suelo, pero el efecto fue diferente dependiendo de la estación y del sitio. La densidad de raíces en otoño-invierno fue mayor en el sitio con alta intensidad de pastoreo sin embargo la  $R_s$  fue menor en este sitio (curva desplazada hacia abajo y hacia la derecha). Por otro lado, en primavera-verano, cuando la biomasa de raíces fue menor en el sitio más pastoreado, la  $R_s$  fue mayor en este sitio respecto al sitio menos pastoreado (función desplazada hacia arriba).



**Figura 4.7** Relación entre la respiración mensual del suelo y la densidad de raíces en dos sitios con diferente intensidad de pastoreo. Las líneas son las funciones exponenciales ajustadas a los datos ( $p < 0,05$ ). Cada valor es la media  $\pm$  EE

## 4.4 Discusión

### 4.4.1 Dinámica estacional de la respiración del suelo

Las tasas de respiración del suelo fueron menores que las mencionadas para otros ecosistemas, pero similares a los resultados obtenidos recientemente por Carbonell Silletta et al. (2019) en un área próxima a la del presente estudio ( $0,3 - 0,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), y a los de otros ecosistemas áridos y semiáridos (Cable et al. 2008; Carbone et al. 2008; Maestre & Cortina, 2003; Peri et al. 2015). Por ejemplo, para el desierto frío de Estados Unidos, Cable et al. (2008), encontraron valores de  $0,98 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . En la estepa patagónica la respiración del suelo mostró una marcada dinámica estacional acoplada a la actividad de las plantas (Capítulos 2 y 3), sugiriendo que una sustancial porción de la respiración del suelo deriva de la actividad fisiológica de la vegetación. Este acoplamiento de la respiración del suelo con el metabolismo de las plantas es evidente en invierno, cuando la respiración del suelo exhibió los valores más bajos a pesar del alto contenido de agua en el suelo. Durante este periodo, la actividad metabólica de las plantas de la estepa disminuye (Scholz et al. 2012), tanto en las especies deciduas (*A. volckmannii* y *A. proliferata*) como en las especies siempreverdes (pastos y *S. filaginoides*). Por otro lado, durante la primavera las condiciones ambientales son más favorables para el intercambio de gases y el crecimiento aéreo y subterráneo de la vegetación (Scholz et al. 2012; Reyes & Aguiar 2017), dado que el contenido de agua del suelo aún no alcanza su valor mínimo y la temperatura del aire comienza a elevarse. La magnitud de la reducción del metabolismo de las plantas depende de los mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas en invierno y a la sequía en verano. Aunque los arbustos (Scholz et al. 2012; Zhang et al. 2016) e hierbas (Carbonell Silletta et al. 2019) dominantes en el área de estudio toleran la formación de hielo, esta podría reducir la respiración de las raíces durante el invierno. Del mismo modo, durante la estación seca tanto las raíces como las ramas y las hojas pierden sustancialmente la capacidad de transporte de agua y reducen la asimilación de carbono (Bucci et al. 2013; Scholz et al. 2012). Sin embargo, durante la primavera la actividad microbiana (Gonzalez-Polo & Austin 2009) y la de la vegetación (Golluscio et al. 2005; Scholz et al. 2012) se incrementan, contribuyendo posiblemente al aumento de las emisiones de  $\text{CO}_2$  desde el suelo por respiración autotrófica y heterotrófica. Una dinámica estacional de la  $R_s$  similar ha sido observada en pastizales semiáridos al sur de Santa Cruz (Peri et al., 2015).

A diferencia de otros ecosistemas semiáridos donde el contenido de agua en el suelo es la principal variable impulsora de la respiración edáfica (Jia et al. 2007b; Rey et al. 2016), en la estepa patagónica bajo los efectos no se encontró una relación significativa entre estas variables. Sin embargo, los flujos de CO<sub>2</sub> de los sitios estudiados mostraron una relación exponencial con la temperatura del suelo. La respiración del suelo generalmente aumenta exponencialmente con la temperatura y a menudo es limitada por la disponibilidad de agua del suelo (Curiel Yuste et al. 2003). Esta relación exponencial observada con la temperatura del suelo indica una disminución del efecto de la temperatura sobre la respiración para temperaturas altas, las cuales ocurren en verano cuando la disponibilidad de agua del suelo disminuye en la estepa. Esto implica que la humedad del suelo podría tener un efecto sobre la respiración del suelo, pero sería indirecto y ligado a la temperatura. Carbonell Silletta et al. (2019) observaron para una estepa próxima a la del presente estudio, que la Rs presenta una relación significativa con la interacción entre la humedad y la temperatura del suelo. Sin embargo, cuando bajo pastoreo esta relación deja de ser significativa. Por otro lado, González Polo & Austin (2009) encontraron que la actividad bacteriana es reducida en verano comparada con la de la primavera, pero no está relacionada con la humedad del suelo. Sin embargo, y como se mencionó anteriormente, hay un claro efecto de la disponibilidad de agua sobre la actividad fisiológica de la vegetación, como es la reducción de la capacidad de transporte de agua de las raíces en más de 70% en especies con sistemas radicales superficiales.

#### 4.4.2 Efectos del pastoreo sobre la respiración del suelo

El área de estudio tiene un régimen rotativo del ganado ovino y una carga de ovejas histórica menor a la carga regional de 0,34 ovejas por hectárea (Oñatibia 2013), que podría permitir la recuperación del estado de la vegetación. A pesar de esta carga de animales menor al promedio el pastoreo modificó algunas propiedades físico-químicas del suelo, disminuyendo el contenido de materia orgánica y de P en superficie; también se observó una tendencia a la disminución de N, sin diferencias significativas. Estas diferencias en el contenido de N y P del suelo podrían ser consecuencia de los cambios en la composición de especies debido al pastoreo. Las especies menos preferidas por el pastoreo (*P. humilis* y *P. speciosa*) tienen menor contenido de N y P y menores tasas de descomposición y de mineralización que aquellas

especies preferidas por el ganado (*Poa ligularis* y *Bromus pictus*) (Semmartin et al. 2004b). Además de los cambios en la biomasa de raíces superficiales (Capítulo 2), pero no en la biomasa total subterránea (Oñatibia et al. 2017; Pereyra et al. 2017), otros estudios realizados en ecosistemas áridos patagónicos indican que el pastoreo afecta también la actividad de las enzimas del suelo y la composición de las comunidades microbianas (Olivera et al. 2014).

Algunos autores han reportado que estos cambios en el ambiente edáfico han modificado la respuesta de la respiración del suelo en varios ecosistemas (ej. Chen et al. 2016; Guo et al. 2018; Yu et al. 2019) incluso en áreas de la estepa patagónica más australes (Peri et al. 2015) donde los sitios con pastoreo considerado moderado ( $0,26$  ovejas  $ha^{-1}$  año $^{-1}$ ) presentan 30% menos de flujos de  $CO_2$  desde el suelo que aquellos con pastoreo intenso ( $0,40$  ovejas  $ha^{-1}$  año $^{-1}$ ) ( $3,7$  y  $2,6$   $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$  respectivamente). Aunque en el presente estudio no hubo diferencias significativas en la  $R_s$  media mensual entre sitios, tendió a ser menor en el sitio más pastoreado ( $0,47 \pm 0,07$   $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ ), que en el menos pastoreado ( $0,52 \pm 0,05$   $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ ). Además, comparando dentro de una estación, particularmente la estación fría, la  $R_s$  fue significativamente menor bajo los efectos de un pastoreo intenso (31% menos), contrariamente a lo observado en las estepas analizadas por Peri et al. 2015 donde las diferencias entre sitios desaparecen en invierno. Para otros ecosistemas áridos del mundo también se ha reportado que los efectos del pastoreo sobre la  $R_s$  desaparecen durante la estación de invierno (Chen et al. 2015; Yu et al. 2019). Aunque la contribución de la raíces a la  $R_s$  en algunos ecosistemas supera el 50% (Li et al., 2018; Wang et al. 2009), las diferencias en la  $R_s$  en los meses de otoño e invierno entre niveles de pastoreo observadas en este estudio no parecen estar relacionadas con la respiración de las raíces. Si bien se encontró una función matemática que indicó que mayor densidad de raíces implicó mayor respiración del suelo, en otoño-invierno se encontró mayor biomasa de raíces en el sitio más pastoreado que tiene menor  $R_s$ . En ecosistemas estacionales, la relativa contribución de los componentes autotróficos y heterotróficos presenta una marcada estacionalidad (Hanson et al. 1993). Muchas de las especies de la estepa patagónica están en reposo invernal, tal que requieren de bajas tasas metabólicas para sobrevivir. Así, una de las hipótesis para explicar la menor  $R_s$  en el sitio más pastoreado pero con mayor biomasa de raíces en invierno es que las diferencias en  $R_s$  durante este periodo deriven principalmente de la respuesta de la respiración microbiana.

La respiración del suelo incluye el  $\text{CO}_2$  producido por la descomposición microbiana de la broza y de la materia orgánica del suelo y la mineralización. Los estudios realizados sobre la descomposición de la broza en la estepa patagónica por Piazza (2016), demostraron que la disminución en la calidad de la misma por efecto del pastoreo (Semmartin et al. 2004a) y la consiguiente reducción de la actividad microbiana, desacelera la tasa de descomposición y el ciclado de nutrientes a nivel de comunidad. Similares resultados fueron encontrados en la misma área y durante el mismo periodo de estudio que el presente trabajo donde el contenido de amonio y nitratos en julio fueron significativamente menores en el sitio más pastoreado que en el menos pastoreado (Kowal R, datos no publicados), sugiriendo una reducción en la actividad microbiana. Un recambio de la comunidad bacteriana o una modificación en la proporción de bacterias-hongos más susceptibles a las bajas temperaturas o mayores condiciones de anoxia en el sitio más pastoreado podría haberse traducido también en una menor actividad metabólica de los microorganismos. Además, en los suelos más compactos, como aquellos del sitio más pastoreado, el contenido de oxígeno en los poros del suelo es reducido (López-Mársico et al. 2016), lo cual probablemente podría disminuir o modificar la microbiota del suelo (Golluscio et al. 2009). Además, la mayor cantidad de materia orgánica en el sitio menos pastoreado pudo haber constituido el sustrato para la respiración microbiana de aquellas cepas resistentes a bajas temperaturas durante el invierno. Por otro lado, también debe ser considerado que esta menor  $R_s$  en invierno en el sitio más cercano a la aguada a pesar de la mayor biomasa de raíces, podría estar asociada a una menor resistencia al congelamiento de estas raíces, que surge de la mayor eficiencia de las plantas observada en el Capítulo 3. Si este aumento en  $G_t$  fuera aunque sea en parte producto de mayor eficiencia hidráulica a nivel de las raíces, conseguida a través del aumento del tamaño de los conductos xilemáticos, entonces estas raíces serían más susceptibles a la nucleación de hielo (Zhang et al. 2016) y así dejarían de ser funcionales durante este periodo.

Por otro lado, la liberación de  $\text{CO}_2$  por descomposición fotoquímica de la broza (Austin & Vivanco 2006), principalmente en primavera y verano cuando la radiación es mayor, pudo haberse incrementado dado el mayor contenido de lignina de la broza en sitios pastoreados (Semmartin et al. 2004b). En estas estaciones (primavera-verano), la respiración de una menor biomasa de raíces en el sitio más pastoreado pudo haber sido compensada por un aumento en la actividad de los microorganismos y por el aumento de las emisiones de  $\text{CO}_2$  por

foto-degradación. Es decir, mientras la dinámica estacional de la respiración del suelo está guiada por la actividad de las raíces, las diferencias entre sitios estarían dirigidas por la actividad de los microorganismos y la emisión no biológica de CO<sub>2</sub>.

Apoyando la hipótesis, la mayor presión de pastoreo, como la observado cerca de la aguada, produjo una disminución significativa de la Rs durante el periodo frío (mayo-agosto) y una tendencia a la disminución en la Rs media mensual, lo cual no fue relacionado a cambios en la sensibilidad de la respiración a la temperatura dado que una misma relación funcional explicó su comportamiento para ambos sitios, contrariamente a resultados de otros estudios (Paz-Ferreiro et al. 2012). Diferentes cambios estacionales entre sitios en la biomasa y en características funcionales de las raíces, en el contenido de agua en el suelo, la compactación y probablemente en la comunidad de microorganismos intervinientes en el ciclado de nutrientes y en la calidad de la broza, combinados o no, resultaron en diferentes Rs. Mientras la dinámica estacional (mayor Rs en primavera-verano y menor en otoño-invierno en ambos sitios) parece estar más relacionada a la dinámica de la biomasa de raíces y al patrón de temperatura del aire, las diferencias entre sitios dentro de una estación estarían más vinculadas con el componente heterotrófico. Futuros estudios que permitan discernir más eficientemente entre las contribuciones de las diferentes fuentes de emisión de CO<sub>2</sub> son necesarios para tener un acabado conocimiento de los efectos del pastoreo sobre la pérdida de carbono del suelo.



## Capítulo 5      Discusión General

---

El pastoreo ovino, persistente a lo largo de los años en el área de estudio, afectó en mayor grado la eco-hidrología del ecosistema, las relaciones hídricas y la economía de agua de sus especies dominantes, y en menor grado a los flujos de CO<sub>2</sub> desde el suelo. En este estudio la evaluación de los efectos del ganado fue realizada a lo largo de un gradiente de intensidad de pastoreo determinado por la distancia a una fuente de agua permanente. En áreas donde las condiciones climáticas, topográficas y texturales de suelo son homogéneas, como en el presente estudio, el uso de gradientes de intensidad de pastoreo determinados indirectamente por la presencia y abundancia de heces y por la distancia a una fuente de agua establecida en la década 1950-1960, representan una condición más realista que el uso de otros diseños experimentales como las clausuras (Landsberg et al. 2003). Estos gradientes de pastoreo permiten detectar cambios graduales en el ambiente y en la vegetación, asumiendo que el ganado fue introducido cuando la estructura de la vegetación y disponibilidad de forraje era similar en toda el área. De acuerdo a Adler & Hall (2005), una vez que la abundancia de forraje ha disminuido sigue produciendo una disminución gradual de la utilización del forraje con la distancia a la fuente de agua, con lo cual estos gradientes de pastoreo representan el efecto acumulativo o histórico de la presión del ganado, lo cual ha sido objeto del presente estudio.

Los resultados obtenidos son consistentes con profundos cambios en la economía de agua del ecosistema y de sus especies vegetales en particular, los cuales pueden ser atribuidos a las consecuencias de un pastoreo no intensivo en término regional pero acumulado por largo tiempo cerca de la aguada. Anteriormente, Oñatibia (2013) como resultado de sus estudios en una estepa patagónica similar, concluyó que el pastoreo moderado maximiza la biomasa, los reservorios totales de C y N aéreos y la disponibilidad de forraje. En el presente estudio el mayor impacto en términos cuantitativos de los efectos del pastoreo se observó a nivel de las reservas de agua en el suelo, lo que incluso podría considerarse una mejora en estos ambientes áridos. Siendo un área homogénea, sin diferencias sustanciales en la topografía y en las características estructurales del suelo, la mayor cantidad de agua almacenada en el suelo

cerca de la fuente de agua artificial fue asociada a los efectos del pastoreo. A pesar de que uno de los principales efectos del pastoreo es el pisoteo y que a través del incremento en la compactación del suelo (Capítulo 2), pudo reducir la infiltración de agua (Celdrán 2010), este efecto negativo fue evidentemente sobre-compensado por otros cambios sobre la vegetación. El mantenimiento de la biomasa de raíces, resultado similar al observado por Oñatibia (2013), a pesar de los cambios en el patrón de distribución (menor cantidad en profundidad), probablemente restringió la pérdida de agua por drenaje profundo. Al mismo tiempo, la tendencia al aumento en la cobertura de arbustos pudo haber contribuido a una mayor intercepción de agua de lluvia, la cual a través de escurrimiento caulinar pudo acceder al suelo y reducir la evaporación directa desde la superficie del suelo (Capítulo 2). De este modo, el pastoreo podría favorecer la entrada de agua al ecosistema y reducir al mismo tiempo la pérdida al subsuelo. Sin embargo son necesarios futuros estudios para comprobar estas hipótesis sobre flujo caulinar y drenaje profundo.

El pastoreo tendió a aumentar la cobertura de arbustos e incrementó el índice de área foliar en la primavera (Capítulo 2). Si bien este hallazgo sobre la cobertura del estrato arbustivo ha sido observado ampliamente en otros ecosistemas áridos y semiáridos del mundo (Archer et al. 2017), diferentes estudios realizados en esta estepa patagónica han indicado un comportamiento opuesto o ausencia de cambios (Cipriotti & Aguiar 2005; Cesa & Paruelo 2011), excepto el trabajo de Perelman et al. (1997) Estas inconsistencias observadas para la misma área de estudio pueden basarse en el diseño experimental aplicado (piosferas o clausuras). Mientras los estudios en los cuales se observó una tendencia o un aumento de la cobertura de arbustos fueron realizados a lo largo de gradientes de pastoreo, como el presente trabajo y el de Perelman et al. (1997), aquellos en los que la cobertura disminuyó fueron realizados sobre clausuras donde el ganado ha estado excluido por varias décadas (Cipriotti & Aguiar 2005; Cesa & Paruelo 2011). También hay que tener en cuenta que en el presente estudio no se consideró el área inmediatamente adyacente a la aguada, la cual, obviamente presenta un nivel de degradación con altísimo porcentaje de suelo expuesto debido al tiempo de permanencia de los animales en los bebederos.

El incremento en el índice de área foliar en primavera y la tendencia al aumento en la cobertura de arbustos, así como cambios en características hidráulicas (ej. menor densidad de madera asociada a conductos hidráulicos de mayor tamaño y mayor eficiencia en el transporte

de agua) a lo largo del gradiente de pastoreo, no solo incrementaron el flujo de agua desde el suelo a la atmósfera a través de los arbustos a nivel de ecosistema, sino también aumentaron la transpiración por planta, principalmente en otoño y primavera (Capítulo 3). Por otro lado, el recambio en la cobertura entre la gramínea más palatable (*P. ligularis*) por una menos preferida (*P. speciosa*), un resultado de este estudio que ha sido vastamente observado en otros trabajos (Perelman et al. 1997; Cipriotti & Aguiar 2005; Oñatibia & Aguiar 2016), no mostró cambios significantes en la pérdida de agua por transpiración a nivel de ecosistema (Capítulo 2), pero sí a nivel de individuo en primavera y verano, al menos para *P. speciosa* (Capítulo 3). A pesar de que el ganado es selectivo (Golluscio et al. 2005), todas las especies estudiadas, ya sean preferidas o menos palatables presentaron mejor estado hídrico bajo mayor presión de pastoreo. Cuando la disponibilidad de agua aumentó, como ocurrió en el sitio más pastoreado (Capítulo 2), la eficiencia hidráulica y el potencial hídrico de tres especies arbustivas y una gramínea (Capítulo 3) mejoraron sustancialmente. Cuando las plantas están bajo menor estrés hídrico sus tasas de crecimiento tienden a elevarse, dado que la extensión celular es una de las variables funcionales más negativamente afectadas por la sequía. La mejora en características hidráulicas, como la tasa de transpiración, la eficiencia hidráulica y los potenciales hídricos en todas las especies estudiadas, similar a lo observado por (Fan et al. 2012) y los cambios en la densidad de madera en los arbustos permiten suponer que las especies analizadas y que representan más del 95% de la cobertura vegetal en el sitio más cercano a la aguada podrían presentar mayores tasas de crecimiento que las plantas menos expuestas al pastoreo, de modo de compensar o sobre-compensar la remoción de biomasa. Es decir que estas especies además de tener mecanismos de evitación a la herbivoría, no analizados en este estudio, toleran los efectos del pastoreo, como ha sido observado por Adler et al. (2004) y Cingolani et al. (2005), aunque no se puede discernir si es una tolerancia directa a la defoliación o es un efecto de la mayor disponibilidad de agua en el sitio más cercano a la aguada. Sin embargo, esta tolerancia a la defoliación podría tener ciertos costos para la planta, como los derivados de una menor resistencia hidráulica en caso de pronunciados déficits hídrico, lo que ante algunos escenarios climáticos (menor precipitación o aumento en las temperaturas) podrían ser relevantes, dado el compromiso entre la eficiencia y seguridad hidráulica, lo que también ha sido sugerido por Fan et al. (2011) y Ocheltree et al. (2016).

Mientras que la pérdida de agua del suelo a la atmósfera a través de las plantas fue estimulada por el pastoreo, la emisión de CO<sub>2</sub> desde el suelo tendió a disminuir, principalmente durante el invierno, a diferencia de lo que ocurre en otros ecosistemas áridos del mundo en los cuales los efectos del pastoreo sobre la Rs desaparecen durante la estación de invierno (Chen et al. 2015; Yu et al. 2019). La determinación del modo en el que el pastoreo afecta la respiración del suelo en la estepa patagónica (Capítulo 4), además de contribuir al conocimiento de la dinámica del C en el suelo, constituye un importante aporte para el planteo de estrategias de manejo que mitiguen el cambio climático. A pesar de que las emisiones de CO<sub>2</sub> desde el suelo son relativamente pequeñas en estos ecosistemas, tal como fue observado en este estudio y por Carbonell Silletta et al. (2019) en un área cercana, su relevancia se comprende cuando se toma en cuenta la gran extensión de las áreas expuestas a este pastoreo. Aunque no se midió el intercambio neto de carbono, considerando que la asignación de biomasa subterránea no fue modificada por el pastoreo, los resultados estarían sugiriendo que el suelo de la estepa bajo el efecto de un pastoreo como el analizado en este estudio podría estar actuando como un sumidero de Carbono.

En conclusión, en las áreas cercanas a la aguada donde el ganado pastorea más intensamente: 1- aumentó la reserva de agua en el suelo entre 0-2m de profundidad; 2- disminuyeron los flujos de CO<sub>2</sub> desde el suelo, particularmente en la estación fría; 3- la vegetación presentó un mejoramiento del estado hídrico; 4- se incrementó el intercambio de gases (transpiración y posiblemente la asimilación de CO<sub>2</sub>) entre la planta y la atmósfera, y 5- se incrementaron la extensión de la estación de crecimiento en *A. prolifera* y/o el periodo con máxima superficie asimiladora de carbono, excepto en *S. filaginoides*. En resumen, en este estudio se encontraron muchos efectos potencialmente beneficiosos a nivel de ecosistema y de planta del pastoreo con una carga animal menor a la media regional y con un descanso que incluye parte de la estación de crecimiento, cuando la disponibilidad de agua en el suelo es aún alta, y la estación seca. Los resultados confirman el rol que se le ha dado al ganado ovino como modelador o ingeniero del ecosistema (Oñatibia, 2013) y sugiere que el pastoreo, a una intensidad moderada, representaría una alternativa factible y sustentable de uso de la tierra. Este estudio buscó establecer el efecto de gradientes de intensidad de pastoreo sobre el ecosistema y sus especies a fin de proporcionar información para diseñar estrategias de manejo del ganado sin afectar adversamente o incluso mejorar la regulación y la provisión de

servicios ecosistémicos. En este aspecto, los resultados de la tesis son consistentes con los reportados por Oñatibia et al. (2016), quienes observaron que un pastoreo de intensidad moderada maximiza los servicios ecosistémicos de provisión (mayor cantidad de forraje) y regulación (mayor reserva de C y N) en la misma estepa patagónica. El presente estudio sugiere que manteniendo una carga animal baja de acuerdo a las condiciones locales y con periodos de descanso se podría favorecer el almacenamiento de agua del suelo, incrementar la productividad del ecosistema y disminuir el potencial del suelo como fuente de CO<sub>2</sub>. Este nivel de pastoreo podría aplicarse en los potreros si se incrementara el número de fuentes de agua, lo que incluso podría permitir aumentar la carga de ganado. Dado que este estudio fue realizado a lo largo de un único gradiente de pastoreo, otros factores, además del pastoreo, podrían estar controlando las respuestas del ecosistema, con lo cual el alcance de estos resultados presenta limitaciones, aunque y como se mencionó anteriormente el área estudiada es homogénea en cuanto a las variables ambientales de temperatura del aire, radiación, precipitación y topografía.

### Perspectivas

Los resultados de esta tesis permiten generar nuevas preguntas sobre los efectos del pastoreo en el funcionamiento de la estepa patagónica. Un factor importante en los ecosistemas áridos/semiáridos en la alternancia de años secos y años húmedos. La variabilidad en las precipitaciones no solo impactan sobre la cantidad de biomasa (Lauenroth & Sala 1992, Yahdjian & Sala 2002) sino también sobre aspectos cualitativos como la fenología (Shinoda et al. 2007) y la calidad nutricional (Ren et al. 2016), y favorece el desarrollo de características que brindan mayor resistencia al pastoreo (Adler et al. 2004). Además, en los años húmedos los cambios en el contenido de agua del suelo, principalmente en las capas más superficiales, afectan la actividad de las raíces y microorganismos del suelo afectando a los procesos ecológicos que ocurren a nivel del suelo, Yahdjian & Sala 2008). Así ambos factores, pastoreo y precipitación pueden interactuar (Koerner & Collins, 2014; Ondier et al. 2019) resultando en efectos diferentes a los observados en el presente estudio para la estepa patagónica. Esta tesis evaluó los efectos del pastoreo solo durante un año con una precipitación menor a la media anual, tal que comparar los efectos entre años con diferente precipitación mejoraría el

conocimiento y la predicción sobre el impacto del pastoreo en los flujos de agua y carbono para la estepa patagónica.

## 6 Bibliografía

---

- Adler P, Raff D, Lauenroth W (2001) The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128:465–479. doi: 10.1007/s004420100737
- Adler PB, Milchunas DG, Lauenroth WK, Sala OE, Burke IC (2004) Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: A test of grazing histories. *J Appl Ecol* 41:653–663. doi: 10.1111/j.0021-8901.2004.00934.x
- Adler PB, Hall SA (2005) The development of forage production and utilization gradients around livestock watering points. *Landsc Ecol* 20:319–333. doi: 10.1007/s10980-005-0467-1
- Adler PB, Milchunas DG, Sala OE, Burke IC, Milchunas DG (2005) Plant traits and ecosystem grazing effects: comparison of u.s. sagebrush steppe and patagonian steppe. *Ecol Appl* 15:774–792. doi: 10.1890/04-0231
- Aguiar MR, Soriano A, Sala OE (1992) Competition and facilitation in the recruitment of seedling in patagonian steppe. *Func Ecol* 6:66-70.
- Aguiar MR, Paruelo JM, Sala OE, Lauenroth WK (1996) Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: An example from the Patagonian steppe. *J Veg Sci* 7:381–390. doi: 10.2307/3236281
- Aguiar MR, Sala OE (1999) Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trees* 14:273–277
- Albon Sd, Brewer Mj, O'brien S, Nolan Aj, Cope D (2007) Quantifying the grazing impacts associated with different herbivores on rangelands. *J Appl Ecol* 44:1176–1187. doi: 10.1111/j.1365-2664.2007.01318.x
- An T, Xu M, Zhang T, Yu C, Li Y, Chen N, Zu J, Li J, Zhu J, Sun Y, Zhao T, Yu G (2019) Grazing alters environmental control mechanisms of evapotranspiration in an alpine meadow of the Tibetan Plateau. *J Plant Ecol* 12:834–845.
- Angassa A (2014) Effects of grazing intensity and bush encroachment on herbaceous species and rangeland condition in southern ethiopia. *L Degrad Dev* 25:438–451. doi: 10.1002/ldr.2160

- Archer SR, Andersen EM, Predick KI, Schwinning S, Steidl RJ, Woods SR (2017) Woody Plant Encroachment: Causes and Consequences. In: Briske DD (ed) Rangeland Systems: Processes, Management and Challenges. Springer International Publishing, Cham, pp 25–84
- Arias NS, Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein G (2015) Freezing avoidance by supercooling in *Olea europaea* cultivars: The role of apoplastic water, solute content and cell wall rigidity. *Plant Cell Environ* 38:2061–2070. doi: 10.1111/pce.12529
- Asner GP, Elmore AJ, Olander LP, Martín RE, Harris AT (2004) Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annu Rev Environ Resour* 29:261–299. doi: 10.1146/annurev.energy.29.062403.102142
- Austin AT, Vivanco L (2006) Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature* 442:555
- Austrheim G, Speed JDM, Evju M, Hester A, Holand Ø, Loe LE, Martinsen V, Mobæk R, Mulder J, Steen H, Thompson DBA, Myrnes A (2016) Synergies and trade-offs between ecosystem services in an alpine ecosystem grazed by sheep– an experimental approach. *Basic Appl. Ecol.* 17:596–608.
- Bahamonde HA, Gargaglione V, Peri PL (2017) Sheep feces decomposition and nutrient release across an environmental gradient in Southern Patagonia. *Ecología Austral*; 27: 18-28
- Bai W, Fang Y, Zhou M, Xie T, Li L, Zhang W-H (2015) Heavily intensified grazing reduces root production in an Inner Mongolia temperate steppe. *Agricult Ecosyst Environ* 200: 143-160.
- Baldocchi DD, Luxmoore RJ, Hatfield JL (1991) Discerning the forest from the trees: an essay on scaling canopy stomatal conductance. *Agricult Forest Meteorol* 54:197–226. doi: 10.1016/0168-1923(91)90006-C
- Barba J, Cueva A, Bahn M, Barron-Gafford GA, Bond-Lamberty B, Hanson PJ, Jaimes A, Kulmala L, Russel JP, Scott L, Wohfahrt G, Vargas R (2018) Comparing ecosystem and soil respiration: Review and key challenges of tower-based and soil measurements. *Agricult Forest Meteorol* 249:434–443. doi: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.10.028>
- Bardgett D, Wardle DA, Yeates W (1998) Linking above-ground and belowground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biol Biochem* 30:1867-1878.



- Bengtsson J, Bullock JM, Egoh B, Everson C, Everson T, O'Connor T, O'Farrell PJ, Smith HG, Lindborg R (2019) Grasslands—more important for ecosystem services than you might think. *Ecosphere* 10( 2):e02582. 10.1002/ecs2.2582
- Bertiller MB, Defosse G (1990) Grazing and plant growth interactions *tuca pallescens* grassland (Patagonia ). *J Range Manage* 43:300–303
- Bertiller MB, Beeskow AM, Coronato F (1991) Seasonal environmental variation and plant phenology in arid Patagonia (Argentina). *J Arid Environ* 21:1–11. doi: [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(18\)30722-5](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(18)30722-5)
- Bertiller MB, Irisarri MP, Brevedan ER, Zaixso P (1996) The establishment of *Festuca pallescens* in arid grasslands in Patagonia (Argentina): the effect of soil water stress. *J. Arid Environ.* 32:161-171
- Bisigato AJ, Bertiller MB (1997) Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *J Arid Environ* 36:639–653. doi: <https://doi.org/10.1006/jare.1996.0247>
- Bertiller MB, Bisigato A (1998) Vegetation dynamics under grazing disturbance . The state-and- transition model for the Patagonian steppes. *Ecologia Austral* 8:191–199
- Bisigato AJ, Bertiller MB, Ares JO, Pazos GE (2005) Effect of grazing on plant patterns in arid ecosystems of Patagonian Monte. *Ecography (Cop)* 28:561–572. doi: 10.1111/j.2005.0906-7590.04170.x
- Bisigato AJ, Laphitz RML (2009) Ecohydrological effects of grazing-induced degradation in the Patagonian Monte, Argentina. *Austral Ecology* 34:545–557. doi: 10.1111/j.1442-9993.2009.01958.x
- Blum A (2005) Drought resistance, water-use efficiency and yield potential — are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Aust J Agric Res* 56: 1159–1168
- Bolstad P V, Davis KJ, Martin J, Wnag W (2004) Component and whole-system respiration fluxes in northern deciduous forests. *Tree Physiol* 24:493–504
- Borken W, Savage KE, Davidson EA, Trumbore SE (2006) Effects of experimental drought on soil respiration and radiocarbon efflux from a temperate forest soil. *Global Biogeochem Cycles* 12:177–193. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.01058.x
- Borrelli P, Oliva G (2001) Efectos de los animales sobre los pastizales. En: *Ganaderia Sustentable en la Patagonia Austral*. Eds. Borelli, P y Oliva G. Ed. INTA Reg. Pat. Sur,

Capítulo 4, pp. 99–128

- Bremer DJ, Auen LM, Ham JM, Owensby CE (2001) Evapotranspiration in a Prairie. *Ecosystem Agron J* 93:338–348. doi: 10.2134/agronj2001.932338x
- Briske DD, Derner JD, Brown JR, Fuhlendorf SD, Teague WR, Havstad K, Gillen RL, Willms WD (2008) Rotational Grazing on Rangelands: Reconciliation of Perception and Experimental Evidence. *Rangel Ecol Manag* 61:3–17. doi: <https://doi.org/10.2111/06-159R.1>
- Brunner I, Herzog C, Dawes MA, Aremis M, Speric M (2015) How tree roots respond to drought. *Front Plant Sci* 6:547. doi: 10.3389/fpls.2015.00547
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Scholz FG, Franco AC, Bustamante M (2004) Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees from leaf to whole plant. *Tree Physiol* 24:891–899
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC, Campanello PI, Scholz FG (2005) Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. *Trees - Struct Funct* 19:296–304. doi: 10.1007/s00468-004-0391-2
- Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein G, Hoffmann WA, Meinzer FC, Franco AC, Miralles-Wilhelm F (2008) Control on stand transpiration and soil water utilization along a tree density gradient in a Neotropical savanna. *Agricult Forest Meteorol* 148:839–849
- Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein G, Meinzer FC, Arce ME (2009) Soil water availability and rooting depth as determinants of hydraulic architecture of Patagonian woody species. *Oecologia* 160:631–641. doi: 10.1007/s00442-009-1331-z
- Bucci SJ, Scholz FG, Iogna PA, Goldstein G (2011) Economía del agua de especies arbustivas de las estepas Patagónicas. *Ecología Austral* 21:43–60
- Bucci SJ, Scholz FG, Peschiutta ML, Arias N, Meinzer FC, Goldstein G (2013) The stem xylem of Patagonian shrubs operates far from the point of catastrophic dysfunction and is additionally protected from drought-induced embolism by leaves and roots. *Plant Cell Environ* 36:2163–2174. doi: 10.1111/pce.12126
- Bucci SJ, Carbonell Silletta LM, Garré A, Cavallaro A, Efron ST, Arias NS, Goldstein G, Scholz FG (2019) Functional relationships between hydraulic traits and the timing of diurnal depression of photosynthesis. *Plant Cell Environ*. doi: 10.1111/pce.13512
- Butz P, Hölscher D, Cueva E, Graefe S (2018) Tree Water Use Patterns as Influenced by

- Phenology in a Dry Forest of Southern Ecuador. *Front Plant Sci* 9:945. doi: 10.3389/fpls.2018.00945
- Cable JM, Ogle K, Williams DG, Weltzin JF, Huxamn TE (2008) Soil texture drives responses of soil respiration to precipitation pulses in the sonoran desert: Implications for climate change. *Ecosystems* 11:961–979. doi: 10.1007/s10021-008-9172-x
- Cao G, Tang Y, Mo W, Wang Y, Li Y, Zhao X (2004) Grazing intensity alters soil respiration in an alpine meadow on the Tibetan plateau. *Soil Biol Biochem* 36:237–243. doi: 10.1016/j.soilbio.2003.09.010
- Carbone MS, Winston GC, Trumbore SE (2008) Soil respiration in perennial grass and shrub ecosystems: Linking environmental controls with plant and microbial sources on seasonal and diel timescales. *J Geophys Res Biogeosciences* 113:1–14. doi: 10.1029/2007JG000611
- Carbonell Silletta L, Cavallaro A, Kowal R, Pereyra DA, Silva RA, Goldstein G, Scholz FG, Bucci SJ (2019) Temporal and spatial variability in soil CO<sub>2</sub> efflux in the patagonian steppe. *Plant Soil* 444: 165. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04268-7>
- Carrera AL, Bertiller MB, Larreguy C (2008) Leaf litterfall, fine-root production, and decomposition in shrublands with different canopy structure induced by grazing in the Patagonian Monte, Argentina. *Plant Soil* 311:39 -50 doi:10.1007/s11104-008-9655-8
- Carrera AL, Bertiller MB (2013) Combined effects of leaf litter and soil microsite on decomposition process in arid rangelands. *J Environ Manage* 114:505-511 doi: 10.1016/j.jenvman.2012.10.059
- Cavagnaro FP, Golluscio RA, Wassner DF, Ravetta DA (2003) Chemical characterization of Patagonian shrubs with different herbivore preference. *Ecología Austral*, 13:215-222.
- Celdrán DJ (2010) Impacto del pastoreo ovino sobre los recursos suelo y Vegetacion en ambientes representativos del suroeste delChubut, (distrito occidental) Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Rio Cuarto
- Cesa A, Paruelo JM (2011) Changes in vegetation structure induced by domestic grazing in Patagonia (Southern Argentina). *J Arid Environ* 75:1129–1135. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.04.003>
- Chen Y, Lee G, Lee P, Oikawa T (2007) Model analysis of grazing effect on above-ground biomass and above-ground net primary production of a Mongolian grassland ecosystem. *J*

Hydrol 333:155-164

- Chen J, Hou F, Chen X, Wan X, Millner J (2015) Stocking rate and grazing season modify soil respiration on the Loess Plateau China. *Rangeland Ecol. Manage.* 68:48-53, 10.1016/j.rama.2014.12.002
- Chen J, Zhou X, Wang J, Hruska T, Shi W, Cao J, Zhang B, Xu G, Chen Y, Luo Y (2016) Grazing exclusion reduced soil respiration but increased its temperature sensitivity in a Meadow Grassland on the Tibetan Plateau. *Ecol Evol* 6:675–687. doi: 10.1002/ece3.1867
- Cingolani AM, Posse G, Collantes MB (2005) Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *J Appl Ecol* 42:50–59. doi: 10.1111/j.1365-2664.2004.00978.x
- Cipriotti PA, Aguiar MR (2005) Effects of grazing on patch structure in a semi-arid two-phase vegetation mosaic. *J Veg Sci* 16:57–66. doi: 10.1111/j.1654-1103.2005.tb02338.x
- Cipriotti PA, Aguiar MR (2012) Direct and indirect effects of grazing constrain shrub encroachment in semi-arid Patagonian steppes. *Appl Veg Sci* 15:35–47. doi: 10.1111/j.1654-109X.2011.01138.x
- Cipriotti PA, Aguiar MR, Wiegand T, Paruelo JM (2014) A complex network of interactions controls coexistence and relative abundances in Patagonian grass-shrub steppes. *J Ecol* 102:776–788. doi: 10.1111/1365-2745.12246
- Conant RT, Klopatek JM, Klopatek CC (2000) Environmental Factors Controlling Soil Respiration in Three Semiarid Ecosystems. *Soil Sci Soc Am J* 64:383–390
- Cristiano PM, Pereyra DA, Bucci SJ, Madanes N, Scholz FG, Goldstein G (2016) Remote sensing and ground-based measurements of evapotranspiration in an extreme cold Patagonian desert. *Hydrol Process* 30:4449–4461. doi: 10.1002/hyp.10934
- Cunningham SA, Pullen KR, Colloff MJ (2009) Whole-tree sap flow is substantially diminished by leaf herbivory. *Oecologia* 158:633–640. doi: 10.1007/s00442-008-1170-3
- Curiel Yuste J, Janssens IA, Carrara A, Meiresonne L, Ceulemans R (2003) Interactive effects of temperature and precipitation on soil respiration in a temperate maritime pine forest. *Tree Physiol* 23:1263–1270
- Davidson EA, Belk E, Boone RD (1998) Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest.

- Glob Chang Biol 4:217–227. doi: 10.1046/j.1365-2486.1998.00128.x
- Davidson EA, Savage K, Verchot L V, Navarro R (2002) Minimizing artifacts and biases in chamber-based measurements of soil respiration. *Agricult Forest Meteorol* 113:21–37. doi: [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(02\)00100-4](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(02)00100-4)
- Davidson EA, Janssens IA, Lou Y (2006) On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: Moving beyond Q10. *Glob Chang Biol* 12:154–164. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.01065.x
- Day TA, Detling JK (1990) Grassland patch dynamics and herbivore grazing preference following urine deposit. *Ecology* 71: 180–188
- DeLonge M, Basche A (2018) Managing grazing lands to improve soils and promote climate change adaptation and mitigation: a global synthesis. *Renew Agric Food Syst* 33:267–278. doi: DOI: 10.1017/S1742170517000588
- Del Valle H, Elissalde N, Gagliardini D, Milovich J (1998) Status of desertification in the Patagonian region: Assessment and mapping from satellite imagery. *Arid Land Res Manage* 12: 95–121.
- Díaz S, Noy-Meir I, Cabido M (2001) Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *J Appl Ecol* 38:497–508. doi: 10.1046/j.1365-2664.2001.00635.x
- Díaz S, Lavorel S, McIntyre Sue, et al (2007) Plant trait responses to grazing – a global synthesis. *Glob Chang Biol* 13:313–341. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01288.x
- Divinsky I, Becker N, Bar (Kutiel) P (2017) Ecosystem service tradeoff between grazing intensity and other services - A case study in Karei-Deshe experimental cattle range in northern Israel. *Ecosystem Services* 24:16-27.
- Doescher PS, Svkjcar TJ, Jaindl RG (1997) Gas Exchange of Idaho Fescue in Response to Defoliation and Grazing History. *J Range Manage* 50:285-289. Doi: 10.2307/4003731
- Durante M, Maseda PH, Fernández RJ (2011) Xylem efficiency vs. safety: Acclimation to drought of seedling root anatomy for six Patagonian shrub species. *J Arid Environ* 75:397–402. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.12.001>
- Eldridge DJ, Beecham G, Grace JB (2015) Do shrubs reduce the adverse effects of grazing on soil properties? *Ecohydrology* 8:1503–1513. doi: 10.1002/eco.1600
- Enquist BJ, West GB, Charnov EL, Brown JH (1999) Allometric scaling of production and life

- history variation in vascular plants. *Nature* 401:907–911. doi: 10.1038/44819
- Evans RD, Black RA, Link SO (1990) Rehydration-induced changes in pressure-volume relationships of *Artemisia tridentata* Nutt. ssp. *tridentata*. *Plant Cell Environ* 13:455–461. doi: 10.1111/j.1365-3040.1990.tb01322.x
- Evans CRW, Krzic M, Broersma K, Thompson DJ (2012) Long-term grazing effects on grassland soil properties in southern British Columbia. *Can J Soil Sci* 685–693. doi: 10.4141/CJSS2011-070
- Eyles A, Pinkard EA, Mohammed C (2009) Shifts in biomass and resource allocation patterns following defoliation in *Eucalyptus globulus* growing with varying water and nutrient supplies. *Tree Physiol* 753–764. doi: 10.1093/treephys/tpp014
- Fan D-Y, Jie S-L, Liu C-C, Zhang X-Y, Xu X-W, Zhang S-R, Xie Z-Q (2011) The trade-off between safety and efficiency in hydraulic architecture in 31 woody species in a karst area. *Tree Physiol* 31:865–877. doi: 10.1093/treephys/tpr076
- Fan ZX, Zhang SB, Hao GY, Ferry Slik JW, Cao K-F (2012) Hydraulic conductivity traits predict growth rates and adult stature of 40 Asian tropical tree species better than wood density. *J Ecol* 100:732–741. doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01939.x
- FAO (2009) *El estado mundial de la agricultura y la alimentación en 2009*. Roma, Italia.
- Fariña, CM (2018) *Pastoreo intensivo en distintas estaciones del año : efectos a escala de planta y de comunidad en una estepa de Patagonia Norte*. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires. <http://ri.agro.uba.ar/files/download/tesis/maestria/2019/farinaclaramaria.pdf>
- Ferraro DO, Oesterheld M (2002) Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos* 98:125–133. doi: 10.1034/j.1600-0706.2002.980113.x
- Frank AB, Karn JF (2003) Vegetation Indices, CO<sub>2</sub> Flux, and Biomass for Northern Plains Grasslands. *J Range Manag* 56:382. doi: 10.2307/4004043
- Franks PJ, Farquhar GD (2006) The Mechanical Diversity of Stomata and Its Significance in Gas-Exchange Control. *Plant Physiol* 143:78–87. doi: 10.1104/pp.106.089367
- Gaitán JJ, Bran DE, Oliva GE, et al (2018) Aridity and Overgrazing Have Convergent Effects on Ecosystem Structure and Functioning in Patagonian Rangelands. *L Degrad Dev* 29:210–218. doi: 10.1002/ldr.2694
- Gálvez DA, Tyree MT (2009) Impact of simulated herbivory on water relations of aspen

- (*Populus tremuloides*) seedlings: the role of new tissue in the hydraulic conductivity recovery cycle. *Oecologia* 161:665–671. doi: 10.1007/s00442-009-1416-8
- Gan L, Peng X-H, Peth S, Horn R (2012a) Effects of Grazing Intensity on soil water regime and flux in Inner Mongolia Grassland, China. *Pedosphere* 22:165–177. doi: [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(12\)60003-4](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(12)60003-4)
- Gan L, Peng X, Peth S, Horn R (2012b) Effects of grazing intensity on soil thermal properties and heat flux under *Leymus chinensis* and *Stipa grandis* vegetation in Inner Mongolia , China. *Soil Tillage Res* 118:147–158. doi: 10.1016/j.still.2011.11.005
- Giardina CP, Ryan MG, Binkley D, Fownes JH (2003) Primary production and carbon allocation in relation to nutrient supply in a tropical experimental forest. *Glob Chang Biol* 9:1438–1450. doi: 10.1046/j.1365-2486.2003.00558.x
- Giardina CP, Binkley D, Ryan MG, et al (2004) Belowground carbon cycling in a humid tropical forest decreases with fertilization. *Oecologia* 139:545–550. doi: 10.1007/s00442-004-1552-0
- Golluscio RA, Deregibus VA, Paruelo JM (1998a) Sustainability and range management in the Patagonian steppes. *Ecología Austral* 8:265–284
- Golluscio A, Sala E, Lauenroth K (1998b) Differential use of large summer rainfall events by shrubs and grasses: a manipulative experiment in the Patagonian steppe. *Oecologia* 115:17–25
- Golluscio RA, Oesterheld M, Aguiar MR (2005) Relationship between phenology and life form : a test with 25 Patagonian species. *Ecography*, 3:273–282
- Golluscio RA, Oesterheld M (2007) Water use efficiency of twenty-five co-existing Patagonian species growing under different soil water availability. *Oecologia* 154:207. doi: 10.1007/s00442-007-0800-5
- Golluscio RA, Austin AT, García Martínez GC, Gonzalez-Polo M, Sala OE, Jackson R (2009) Sheep grazing decreases organic carbon and nitrogen pools in the patagonian steppe: Combination of direct and indirect effects. *Ecosystems* 12:686–697. doi: 10.1007/s10021-009-9252-6
- Golluscio RA, Cavagnaro FP, Valenta MD (2011) Patagonian shrubs: drought or grazing tolerance?. *Ecología Austral*, 21:061-071.
- Golluscio RA, Bottaro HS, Oesterheld M (2015) Controls of Carrying Capacity: Degradation,

- Primary Production, and Forage Quality Effects in a Patagonian Steppe. *Range Ecol Manage* 68:266-275.
- Gonzalez-Polo M, Austin AT (2009) Spatial heterogeneity provides organic matter refuges for soil microbial activity in the Patagonian steppe, Argentina. *Soil Biol Biochem* 41:1348–1351. doi: 10.1016/j.soilbio.2009.03.008
- Graff P, Aguiar MR, Chaneton EJ (2007) Shifts In Positive And Negative Plant Interactions Along A Grazing Intensity Gradient. *Ecology* 88:188–199. doi: 10.1890/0012-9658(2007)88[188:SIPANP]2.0.CO;2
- Graff P (2009) Efecto de la competencia, la facilitación y el pastoreo sobre la estructura espacial y dinámica de la estepa patagónica. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires.
- Gray EF, Wright IJ, Falster DS, Eller ASD, Lehmann CER, Bradford MG, Cernusak LA (2019) Leaf:wood allometry and functional traits together explain substantial growth rate variation in rainforest trees. *AoB Plants* 11: plz024. doi: 10.1093/aobpla/plz024
- Guo N, Wang A, Degen AA, Deng B, Shng Z, Ding L, Long R (2018) Grazing exclusion increases soil CO<sub>2</sub> emission during the growing season in alpine meadows on the Tibetan Plateau. *Atmos Environ* 174:92–98. doi: <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2017.11.053>
- Hacke UG, Sperry JS, Wheeler JK, Castro L (2006) Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiol* 26:689–701. doi: 10.1093/treephys/26.6.689
- Ham JM, Heilman JL (1991) Aerodynamic and surface resistances affecting energy transport in a sparse crop. *Agricul Forest Meteorol.*, 53: 267-284
- Han J, Chen J, Xia J, Li L (2015) Grazing and watering alter plant phenological processes in a desert steppe community. *Plant Ecol* 216:599–613. doi: 10.1007/s11258-015-0462-z
- Hanson PJ, Wullschleger SD, Bohlman SA, Todd DE (1993) Seasonal and topographic patterns of forest floor CO<sub>2</sub> efflux from an upland oak forest. *Tree Physiol* 13:1–15. doi: 10.1093/treephys/13.1.1
- Hanson PJ, Edwards NT, Garren CT, Andrews JA (2000) Separating Root and Soil Microbial Contributions to Soil Respiration: A Review of Methods and Observations. *Biogeochemistry* 48:115–146. doi: 10.1023/A:1006244819642
- Hao Y, He Z (2019) Effects of grazing patterns on grassland biomass and soil environments in China: A meta-analysis. *Plos One* 14(4): e0215223.
- Heggenes J, Odland A, Chevalier T, Ahlberg L, Berg A, Larsson H, Bierletvedt DK (2017)



- Herbivore grazing-or trampling? Trampling effects by a large ungulate in cold high-latitude ecosystems. *Ecol Evol* 7:6423–6431. doi: 10.1002/ece3.3130
- Hernández-Agramonte IM, Semmartin M (2016) The role of grazing intensity and preference on grass-fungal endophyte symbiosis in a Patagonian steppe. *J Arid Environ* 134:122–124. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2016.07.006>
- Högberg P, Nordgren A, Buchmann N, et al (2001) Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* 411:789–792. doi: 10.1038/35081058
- Hursh A, Ballantyne A, Cooper L, Maneta M, Kimball J, Watts J (2017) The sensitivity of soil respiration to soil temperature, moisture, and carbon supply at the global scale. *Glob Chang Biol* 23:2090–2103. doi: 10.1111/gcb.13489
- Huxman TE, Cable JM, Ignace DD, Eilts JA, English NB, Weltzin J, Williams DG (2004) Response of net ecosystem gas exchange to a simulated precipitation pulse in a semi-arid grassland: The role of native versus non-native grasses and soil texture. *Oecologia* 141:295–305. doi: 10.1007/s00442-003-1389-y
- Iogna PA, Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein G (2011) Water relations and hydraulic architecture of two Patagonian steppe shrubs: Effect of slope orientation and microclimate. *J Arid Environ* 75:763–772. doi: 10.1016/j.jaridenv.2011.04.001
- IPCC (2014). Cambio climático 2014: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. Ginebra, Suiza, 157 págs.
- Jarvis PG, Mcnaughton KG (1986) Stomatal Control of Transpiration: Scaling Up from Leaf to Region. *Adv Ecol Res* 15:1–49. doi: 10.1016/S0065-2504(08)60119-1
- Jawuoro SO, Koech OK, Karuku GN, Mbau JS (2017) Plant species composition and diversity depending on piospheres and seasonality in the southern rangelands of Kenya. *Ecol Process* 6:16. doi: 10.1186/s13717-017-0083-7
- Jia B, Zhou G, Wang F, Wang Y, Weng E (2007a) Effects Of Grazing On Soil Respiration Of *Leymus Chinensis* Steppe. *Clim Change* 82:211–223. doi: 10.1007/s10584-006-9136-0
- Jia B, Zhou G, Yuan W (2007b) Modeling and coupling of soil respiration and soil water content in fenced *Leymus chinensis* steppe, Inner Mongolia. *Ecol Modell* 201:157–162. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2006.09.008

- Ketzer B, Gao Y, Zhao Y, Krummelbein J, Ketzer B, Gao Y, Doerner J, Bernhofer C, Peng X (2010) Modeling grazing effects on coupled water and heat fluxes in Inner Mongolia grassland. *Soil Till Res* 109:75–86. doi: 10.1016/j.still.2010.04.005
- Kim J, Verma SB (1991) Modeling canopy photosynthesis: scaling up from a leaf to canopy in a temperate grassland ecosystem. *Agricul Forest Meteorol* 57:187-208
- Koerner SE, Collins S (2014) Interactive effect of grazing, drought, and fire on grassland plant communities in Northern America and South Africa. *Ecology* 95:98–109
- Krümmelein J (2011) Grazing-Induced Changes of Soil Mechanical and Hydraulic Properties. En: Gliński J, Horabik J, Lipiec J (eds) *Encyclopedia of Agrophysics*. Encyclopedia of Earth Sciences Series. Springer, Dordrecht
- Landsberg J, James CD, Maconochie J, Nicholls AO, Stol J, Tynan R (2002) Scale-related effects of grazing on native plant communities in an arid rangeland region of South Australia. *J Appl Ecol* 39:427–444. doi: 10.1046/j.1365-2664.2002.00719.x
- Landsberg J, James CD, Morton SR, Müller WJ, Stol J (2003) Abundance and composition of plant species along grazing gradients in Australian rangelands. *J App Ecol*, 40: 1008-1024. doi:10.1111/j.1365-2664.2003.00862.x
- Lange RT (1969) The Piosphere: Sheep Track and Dung Patterns. *J Range Manage* 22:396–400. doi: 10.2307/3895849
- Lange RT, Willcocks MC (1978) The relation between sheep-time spent and egesta accumulated within an arid zone paddock. *Aust J Exp Agric* 18:764–767
- Larreguy C, Carrera AL, Bertiller MB (2014) Effects of long-term grazing disturbance on the belowground storage of organic carbon in the Patagonian Monte, Argentina. *J Environ Manage* 134:47–55. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2013.12.024>
- Larreguy C, Carrera AL, Bertiller MB (2017) Reductions of plant cover induced by sheep grazing change the above-belowground partition and chemistry of organic C stocks in arid rangelands of Patagonian Monte, Argentina. *J Environ Manage* 199:139-147
- Lauenroth WK (1998) Guanacos, spiny shrubs and the evolutionary history of grazing in the Patagonian steppe. *Ecologia Austral* 8:211–215
- LeCain DR, Morgan JA, Schuman GE, Doolan Reeder J, Hart R (2002) Carbon exchange and species composition of grazed pastures and exclosures in the shortgrass steppe of Colorado. *Agric Ecosyst Environ* 93:421–435. doi:

8809(01)00290-0

- Leva PE, Aguiar MR, Oesterheld M (2009) Underground ecology in a Patagonian steppe: Root traits permit identification of graminoid species and classification into functional types. *J Arid Environ* 73:428–434. doi: 10.1016/j.jaridenv.2008.12.016
- Lezama F, Baeza S, Altesor A, Cesa A, Chaneton EJ, Paruelo JM (2014) Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *J Veg Sci* 25:8–21. doi: 10.1111/jvs.12053
- Li SG, Eugster W., Asanuma J, Kotani A., Davaa G, Oyunbaatar D, Sugita M (2006) Energy partitioning and its biophysical controls above a grazing steppe in central Mongolia. *Agricul Forest Meteorol* 137:89-106
- Li S, Asanuma J, Kotani A, Davaa G, Oyumbaatar D (2007) Evapotranspiration from a Mongolian steppe under grazing and its environmental constraints. *J Hydrol* 333:133–143. doi: 10.1016/j.jhydrol.2006.07.021
- Li X-L, Gao J, Brierley G, Quao YM, Zhang J, Yang YW (2013) Rangeland Degradation On The Qinghai-Tibet Plateau: Implications For Rehabilitation. *L Degrad Dev* 24:72–80. doi: 10.1002/ldr.1108
- Li X, Wu Z, Liu Z, et al (2015a) Contrasting Effects of Long-Term Grazing and Clipping on Plant Morphological Plasticity: Evidence from a Rhizomatous Grass. *PLoS One* 10:1–19. doi: 10.1371/journal.pone.0141055
- Li Y, Fan J, Hu Z, Shao Q, Zhang L, Yu H (2015b) Influence of Land Use Patterns on Evapotranspiration and Its Components in a Temperate Grassland Ecosystem. *Adv Meteorol* doi: 10.1155/2015/452603.
- Li X, Guo D, Zhang C, Niu D, Fu H, Wan C (2018) Contribution of root respiration to total soil respiration in a semi-arid grassland on the Loess Plateau, China. *Sci Total Environ* 627:1209–1217. doi: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.01.313>
- Li Y, Dong S, Gao Q, et al (2019) The effects of grazing regimes on phenological stages, intervals and divergences of alpine plants on the Qinghai-Tibetan Plateau. *J Veg Sci* 30:134–145. doi: 10.1111/jvs.12703
- Liebig MA, Kronberg SL, Hendrickson JR, Dong X, Gross JR (2013) Carbon dioxide efflux from long-term grazing management systems in a semiarid region. *Agric Ecosyst Environ* 164:137–144. doi: <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.09.015>.

- Liu T, Nan Z, Hou F (2011) Grazing intensity effects on soil nitrogen mineralization in semi-arid grassland on the Loess Plateau of northern China. *Nutr Cycl Agroecosyst* 91:67. doi: 10.1007/s10705-011-9445-1.
- Liu H, Zang R, Chen HYH (2016) Effects of grazing on photosynthetic features and soil respiration of rangelands in the Tianshan Mountains of Northwest China. *Sci Rep* 6:30087.
- López-Mársico L, Oyarzabal M, Altesor A, Paruelo JM (2016) Efectos del pastoreo sobre la productividad primaria. *Ecología Austral* 26:256-266.
- Lu N, Chen S, Wilske B, Sun G, Chen L (2011) Evapotranspiration and soil water relationships in a range of disturbed and undisturbed ecosystems in the Inner Mongolia, China. *J Plant Ecol* 4:49–60. doi: 10.1093/jpe/rtq035
- Lund HG (2007) Accounting for the World's Rangelands. *Rangelands* 29:3–10
- Maestre FT, Cortina J (2003) Small-scale spatial variation in soil CO<sub>2</sub> efflux in a Mediterranean semiarid steppe. *Appl Soil Ecol* 23:199–209. doi: 10.1016/S0929-1393(03)00050-7
- Maréchaux I, Bartlett MK, Sack L, Baraloto C, Engel J, Joetzer E, Chave J (2015) Drought tolerance as predicted by leaf water potential at turgor loss point varies strongly across species within an Amazonian forest. *Funct Ecol* 29:1268–1277. doi: 10.1111/1365-2435.12452
- Martinez-Meza E, Whitford WG (1996) Stemflow , throughfall and channelization of stemflow by roots in three Chihuahuan desert shrubs. *J Arid Environ* 32:271–287
- Mazzarino MJ, Bertiller M, Schlichter T, Gobbi M (1998) Nutrient cycling in Patagonian ecosystems. *Ecol Austral* 8:167–181
- McNaughton SJ (1983) Physiological and Ecological Implications of Herbivory. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H (eds) *Physiological Plant Ecology III: Responses to the Chemical and Biological Environment*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp 657–677
- McNaughton SJ (1985) Ecology of a Grazing Ecosystem: The Serengeti. *Ecol Monogr* 55:259–294. doi: 10.2307/1942578
- Mencuccini M (2003) The ecological significance of long-distance water transport: Short-term regulation, long-term acclimation and the hydraulic costs of stature across plant life forms. *Plant Cell Environ* 26:163–182. doi: 10.1046/j.1365-3040.2003.00991.x

- Mikola J, Setälä H, Virkajärvi P, Saarijärvi K, Ilmarinen K, Voigt W (2009) Defoliation and patchy nutrient return drive grazing effects on plant and soil properties in a dairy cow pasture. *Ecol Monogr* 79:221–244. doi: 10.1890/08-1846.1
- Milchunas DG, Lauenroth WK (1993) Quantitative Effects of Grazing on Vegetation and Soils Over a Global Range of Environments. *Ecol Monogr* 63:327–366. doi: 10.2307/2937150
- Mitchell PJ, Veneklaas ÆEJ, Lambers H, Burgess S (2008) Using multiple trait associations to define hydraulic functional types in plant communities of south-western Australia. *Oecologia* 158:385–397. doi: 10.1007/s00442-008-1152-5
- Monteith JL, Unsworth MH (1990) *Principles of Environmental Physics*. 2nd Edition, Butterworth-Heinemann, Elsevier, Oxford.
- Morton JD, Baird DB (1990) Spatial distribution of dung patches under sheep grazing. *New Zeal J Agric Res* 33:285–294. doi: 10.1080/00288233.1990.10428421
- Mott KA, Shope JC, Buckley TN (1999) Effects of humidity on light-induced stomatal opening: evidence for hydraulic coupling among stomata. *J Exp Bot* 50:1207–1213
- Naeth MA, Chanasyk DS, Management R, Nov N (2007) Grazing Effects on Soil Water in Alberta Foothills Fescue Grasslands. *J Range Manage* 48:528–534
- Noy-Meir I (1973) Desert Ecosystems: Environment and Producers. *Annu Rev Ecol Syst* 4:25–51. doi: 10.1146/annurev.es.04.110173.000325
- Ocheltree TW, Nippert JB, Prasad PVV (2016) A safety vs efficiency trade-off identified in the hydraulic pathway of grass leaves is decoupled from photosynthesis, stomatal conductance and precipitation. *New Phytol* 210:97–107. doi: 10.1111/nph.13781
- Oosterheld M, McNaughton SJ (1991) Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia* 85:305–313. doi: 10.1007/BF00320604
- Olivera NL, Prieto L, Carrera AL, Saravi Cisneros H, Bertiller MB (2014) Do soil enzymes respond to long-term grazing in an arid ecosystem? *Plant Soil* 378:35–48. doi: 10.1007/s11104-013-2010-8
- Ondier J, Okach DO, John OC, Otieno DO (2019) Influence of rainfall amount and livestock grazing on soil respiration in a moist Kenyan savannah. *Afr J Ecol*. <https://doi.org/10.1111/aje.12670>
- Oñatibia GR (2013) Efectos y respuestas al pastoreo selectivo doméstico sobre plantas, poblaciones y ecosistemas pastoriles áridos. Tesis de Magister en Recursos Naturales,

Universidad de Buenos Aires, 1–135

- Oñatibia GR, Aguiar MR, Semmartin M (2015) Are there any trade-offs between forage provision and the ecosystem service of C and N storage in arid rangelands? *Ecol Eng* 77:26–32. doi: 10.1016/j.ecoleng.2015.01.009
- Oñatibia GR, Aguiar MR (2016) Continuous moderate grazing management promotes biomass production in Patagonian arid rangelands. *J Arid Environ* 125:73–79. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.10.005>
- Oñatibia GR, Reyes MF, Aguiar MR (2017) Fine-scale root community structure and below-ground responses to grazing show independence from above-ground patterns. *J Veg Sci* 28:1097–1106. doi: 10.1111/jvs.12571
- Oren R, Phillips N, Ewers BE, Pataki DE, Menoginal JP (1999) Sap-flux-scaled transpiration responses to light, vapor pressure deficit, and leaf area reduction in a flooded *Taxodium distichum* forest. *Tree Physiol* 19:337–347
- Paruelo JM, Aguiar MR, Golluscio RA (1988) Soil water availability in the Patagonian arid steppe: gravel content effect. *Arid Soil Res Rehabil* 2:67–74
- Paruelo JM, Sala OE (1995) Water losses in the patagonian steppe: a modelling approach. *Ecology* 76:510–520
- Pataki DE, Oren R, Tissue DT (1998) Elevated carbon dioxide does not affect average canopy stomatal conductance of *Pinus taeda* L. *Oecologia* 117:47–52. doi: 10.1007/s004420050630
- Pei S, Fu H, Wan C (2008) Changes in soil properties and vegetation following enclosure and grazing in degraded Alxa desert steppe of Inner Mongolia, China. *Agric Ecosyst Environ* 124:33–39. doi: <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.08.008>
- Peng Y, Jiang GM, Liu XH, Niu SL, Liu MZ, Biswas DK (2007) Photosynthesis, transpiration and water use efficiency of four plant species with grazing intensities in Hunshandak Sandland, China. *J Arid Environ* 70:304–315. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.01.002>
- Perelman SB, León RJC, Bussacca JP (1997) Floristic Changes Related to Grazing Intensity in a Patagonian Shrub Steppe. *Ecography (Cop)* 20:400–406
- Pereyra DA, Bucci SJ, Arias NS, Ciano N, Cristiano PM, Goldstein G, Scholz FG (2017) Grazing increases evapotranspiration without the cost of lowering soil water storages in arid

- ecosystems. *Ecohydrology* 10:. doi: 10.1002/eco.1850
- Peri PL, Bahamonde H, Christiansen R (2015) Soil respiration in Patagonian semiarid grasslands under contrasting environmental and use conditions. *J Arid Environ* 119:1–8. doi: 10.1016/j.jaridenv.2015.03.008
- Peri PL, Ladd B, Lasagno RG, Martínez Pastur G (2016) The effects of land management (grazing intensity) vs. the effects of topography, soil properties, vegetation type, and climate on soil carbon concentration in Southern Patagonia. *J Arid Environ* 134:73–78. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2016.06.017>
- Peschiutta ML, Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein G (2016) Compensatory responses in plant-herbivore interactions: Impacts of insects on leaf water relations. *Acta Oecol* 73:71–79. doi: 10.1016/j.actao.2016.03.005
- Phillips N, Ram O (1998) A comparison of daily representations of canopy conductance based on two conditional time-averaging methods and the dependence of daily conductance on environmental factors. *Ann For Sci* 55:. doi: 10.1051/forest:19980113
- Piazza MV (2016) Impacto de los herbívoros domésticos sobre el reciclado de C y N : cambios mediados por la vegetación y el ambiente Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires
- Pittermann J, Lance J, Poster L, Baer A, Fox LR (2014) Heavy browsing affects the hydraulic capacity of *Ceanothus rigidus* (Rhamnaceae). *Oecologia* 175:801–810. doi: 10.1007/s00442-014-2947-1
- Pressland AJ (1976) Soil Moisture Redistribution as Affected by Throughfall and Stemflow in an Arid Zone Shrub Community. *Aust J Bot* 24:641–649
- Quentin AG, Beadle CL, Mohammed C, Pinkard EA (2012) Interactive effects of water supply and defoliation on photosynthesis , plant water status and growth of *Eucalyptus globulus* Labill . *Tree Physiol* 32:958–967. doi: 10.1093/treephys/tps066
- Raich JW, Potter CS, Bhagawati D (2002) Interannual variability in global soil respiration, 1980–94. *Glob Chang Biol* 8:800–812. doi: 10.1046/j.1365-2486.2002.00511.x
- Reich PB, Walters MB, Krause SC, Vanderklein DW, Raff KF, Tabone T (1993) Original articles Growth , nutrition and gas exchange of *Pinus resinosa* following artificial defoliation. *Trees* 7:67–77
- Ren H, Han G, Lan Z, Wan H, Schönbach P, Gierus M, Taube F (2016) Grazing effects on herbage nutritive values depend on precipitation and growing season in Inner Mongolian

- grassland. *J Plant Ecol* 9:712–723. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw011>
- Ren W, Hu N, Hou X, Zhang J, Guo H, Liu Z, King L, Wu Z, Wang H, li X (2017) Long-Term Overgrazing-Induced Memory Decreases Photosynthesis of Clonal Offspring in a Perennial Grassland Plant. *Front Plant Sci* 8:419. doi: 10.3389/fpls.2017.00419
- Rey A, Oyonarte C, Morán-López T, Raimundo J, Pegoraro E (2016) Changes in soil moisture predict soil carbon losses upon rewetting in a perennial semiarid steppe in SE Spain. *Geoderma* 287:135–146. doi: 10.1016/j.geoderma.2016.06.025
- Reyes MF, Aguiar MR (2017) Is the zone of influence colonized by roots of neighboring species? Field tests in a Patagonian steppe. *J Arid Environ* 137:30–34. doi: 10.1016/j.jaridenv.2016.10.012
- Robinson TP, Wint GRW, Conchedda G, Van Boeckel T, Ercoli V, Palamara E, D'Áiotti L, Hay SI, Gibert M (2014) Mapping the Global Distribution of Livestock. *PLoS One* 9:e96084 doi: 10.1371/journal.pone.0096084
- Rodríguez M V, Bertiller MB, Sain CL (2007) Spatial patterns and chemical characteristics of root biomass in ecosystems of the Patagonian Monte disturbed by grazing. *J Arid Environ* 70:137–151. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.12.010>
- Rotundo JL, Aguiar MR (2008) Herbivory resistance traits in populations of *Poa ligularis* subjected to historically different sheep grazing pressure in Patagonia. *Plant Ecol* 194:121–133. doi: 10.1007/s11258-007-9279-8
- Sala OE, Lauenroth WK, Parton WJ (1992) Long-Term Soil Water Dynamics in the Shortgrass Steppe. *Ecology* 73:1175–1181. doi: 10.2307/1940667
- Santiago LS, Kitajima K, Wright SJ, Mulkey SS (2004) Coordinated changes in photosynthesis, water relations and leaf nutritional traits of canopy trees along a precipitation gradient in lowland tropical forest. *Oecologia* 139:495–502. doi: 10.1007/s00442-004-1542-2
- Sasaki T, Okayasu T, Jamsran U, Takeuchi K (2008) Threshold changes in vegetation along a grazing gradient in Mongolian rangelands. *J Ecol* 96:145–154. doi: 10.1111/j.1365-2745.2007.01315.x
- Scoffoni C, McKown AD, Rawls M, Sack L (2012) Dynamics of leaf hydraulic conductance with water status: Quantification and analysis of species differences under steady state. *J Exp Bot* 63:643–658. doi: 10.1093/jxb/err270
- Schlesinger WH, Jasechko S (2014) Transpiration in the global water cycle. *Agric Forest*



- Meteorol 189–190:115–117. doi: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.01.011>
- Scholz FG, Bucci SJ, Arias N, Peschiutta ML, Goldstein (2012) Osmotic and elastic adjustments in cold desert shrubs differing in rooting depth: Coping with drought and subzero temperatures. *Oecologia* 170:885–897. doi: 10.1007/s00442-012-2368-y
- Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco C, Salazar A (2008) Plant- and stand-level variation in biophysical and physiological traits along tree density gradients in the Cerrado. *Brazilian J Plant Physiol* 20:217–232. doi: 10.1590/S1677-04202008000300006
- Scholz FG, Bucci SJ, Hoffmann WA, Meinzer FC, Goldstein G (2010) Hydraulic lift in a Neotropical savanna: Experimental manipulation and model simulations. *Agric Forest Meteorol* 150:629–639. doi: 10.1016/j.agrformet.2010.02.001
- Schulte PJ, Hinckley TM (1985) A Comparison of Pressure-Volume Curve Data Analysis Techniques. *J Exp Bot* 36:1590–1602. doi: 10.1093/jxb/36.10.1590
- Schulze ED, Mooney HA, Sala OE, Jobbagy E, Buchmann N, Bauer G, Canadell J, Jackson RB, Loreti J, Oesterheld M, Ehleringer JR (1996) Rooting depth, water availability and vegetation cover along an aridity gradient in Patagonia. *Oecologia* 108:503–511
- Semmartin M, Aguiar MR, Distel RA, Moreto AS, Ghera C (2004) Litter quality and nutrient cycling affected by grazing-induced species replacements along a precipitation gradient. *Oikos* 107:148–160. doi: 10.1111/j.0030-1299.2004.13153.x
- Seyfried MS, Schwinning S, Walvoord MA, Pockman WT, Newman WT, Jackson RB, Phillips FM (2005) Ecohydrological control of deep drainage in arid and semiarid regions. *Ecology* 86:277–287. doi: 10.1890/03-0568
- Shao C, Chen J, Li L, Dong G, Han J, Abraha M, John R (2017) Grazing effects on surface energy fluxes in a desert steppe on the Mongolian Plateau. *Ecol Appl*, 27:485-502. doi:[10.1002/eap.1459](https://doi.org/10.1002/eap.1459)
- Shen H, Dong S, Li S, et al (2019) Grazing enhances plant photosynthetic capacity by altering soil nitrogen in alpine grasslands on the Qinghai-Tibetan plateau. *Agric Ecosyst Environ* 280:161–168. doi: <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.04.029>
- Shi B, Xu W, Zhu Y, Wang G, Loik M, Sun W (2019) Heterogeneity of grassland soil respiration: Antagonistic effects of grazing and nitrogen addition. *Agric Forest Meteorol* 268:215–223. doi: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.01.028>
- Shinoda M, Ito S, Nachinshonhor GU, Erdenetsetseg D (2007) Phenology of Mongolian

- grasslands and moisture conditions. *J Meteorol Soc Japan*, 85: 359– 367.  
<https://doi.org/10.2151/jmsj.85.359>.
- Soriano,A, Golluscio RA, Satorre M (1987) Spatial Heterogeneity of the Root System of Grasses in the Patagonian Arid Steppe. *Bull Torrey Bot Club* 114:103-108
- Sperry JS, Adler FR, Campbell GS, Comstock JPCN (1998) Limitation of plant water use by rizosphere and xylem conductance: results of a model. *Plant Cell Environ* 21:347–359.  
doi: 10.1046/j.1365-3040.1998.00287.x
- Sperry JS, Stiller V, Hacke UG (2003) Xylem hydraulics and the soil-plant-atmosphere-continuum: opportunities and unresolved issues. *Agron J* 95:1362–1370.
- Stephens SE, Walker JA, Blunck DR, Jayaraman A, Naugle DE, Ringelman JK, Smith AJ (2008) Predicting Risk of Habitat Conversion in Native Temperate Grasslands. *Conserv Biol* 22:1320–1330. doi: 10.1111/j.1523-1739.2008.01022.x
- Svejcar T, Christiansen S (2007) Grazing Effects on Water Relations of Caucasian Bluestem. *J Range Manage* 40: 15-18. DOI: 10.2307/3899353. 40:15–18
- Szeicz G, Endrödi G, Tajchman S (1969) Aerodynamic and surface factors in evaporation. *Water Resour Res* 5:380–394. doi: 10.1029/WR005i002p00380
- Taboada MA, Rubio G, Chaneton EJ (2011) Grazing Impacts on Soil Physical, Chemical, and Ecological Properties in Forage Production Systems. En: Hatfield JL, Sauer J (eds). *Soil management: building a stable base for agriculture*. American Society of Agronomy and Soil Science 301–320. doi: 10.2136/2011.soilmanagement.c20
- Thomson VP, Cunningham SA, Ball MC, Nicotra AB (2003) Compensation for herbivory by *Cucumis sativus* through increased photosynthetic capacity and efficiency. *Oecologia* 134:167–175. doi: 10.1007/s00442-002-1102-6
- Todd SW (2006) Gradients in vegetation cover, structure and species richness of Nama-Karoo shrublands in relation to distance from livestock watering points. *J Appl Ecol* 43:293–304.  
doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01154.x
- Trumbore S (2000) Age of soil organic matter and soil respiration: radiocarbon constraints on belowground C dynamics. *Ecol Applic*. 10: 399-411
- Tyree MT, Hammel HT (1972) The Measurement of the Turgor Pressure and the Water Relations of Plants by the Pressure-bomb Technique The Measurement of the Turgor Pressure and the Water Relations of Plants by the Pressure-bomb Technique. 23:267–



282. doi: 10.1093/jxb/23.1.267
- Tyree MT, Richter H (1982) Alternatemethods of analysing water potentialisotherms: some caution and clarification.II. Curvilinearity in water potentialisotherms. *Can J Bot* 60, 911-917
- Tyree MT, Sperry JS (1989) Vulnerability of Xylem to Cavitation and Embolism. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 40:19–36. doi: 10.1146/annurev.pp.40.060189.000315
- Verón SR, Paruelo JM, Oesterheld M (2011) Grazing-induced losses of biodiversity affect the transpiration of an arid ecosystem. *Oecologia* 165:501–510. doi: 10.1007/s00442-010-1780-4
- Vesk PA, Leishman MR, Westoby M (2004) Simple traits do not predict grazing response in Australian dry shrublands and woodlands. 22–31
- Wan S, Norby RJ, Ledford J, Weltzin JF (2007) Responses of soil respiration to elevated CO<sub>2</sub>, air warming, and changing soil water availability in a model old-field grassland. *Glob Chang Biol* 13:2411–2424. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01433.x
- Wang W, Feng J, Oikawa T (2009) Contribution of Root and Microbial Respiration to Soil CO<sub>2</sub> Efflux and Their Environmental Controls in a Humid Temperate Grassland of Japan *Pedosphere* 19:31–39. doi: [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(08\)60081-8](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(08)60081-8)
- Wang L, Liu J, Sun G, Wei L, Dong Q (2012) Water, climate, and vegetation: ecohydrology in a changing world" Preface. *Hydrology and Earth System Sciences*. 16:
- Wang L, Good SP, Caylor KK (2014) Global synthesis of vegetation control on evapotranspiration partitioning. *Geophys Res Lett* 41:6753–6757. doi: 10.1002/2014GL061439
- Wang Z, Ji L, Hou X, Schellenberg MP (2016a) Soil Respiration in Semiarid Temperate Grasslands under Various Land Management. *PLoS One* 11:e0147987–e0147987. doi: 10.1371/journal.pone.0147987
- Wang Z, Johnson DA, Rong Y, Wang K (2016b) Grazing effects on soil characteristics and vegetation of grassland in northern China. *Solid Earth* 55–65. doi: 10.5194/se-7-55-2016
- Wang L, Liu H, Bernhofer C (2016c) Grazing intensity effects on the partitioning of evapotranspiration in the semiarid typical steppe ecosystems in Inner Mongolia. *Inter J Climatol* 36:4130-4140.
- Wilcox BP, Thurow TL (2006) Emerging issues in rangeland ecohydrology. *Range Ecol Manage*

- 59:220–224. DOI: 10.2111/05-090R1
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827 doi: 10.1038/nature02403
- Yan Y, Yan R, Chen J, et al (2018) Grazing modulates soil temperature and moisture in a Eurasian steppe. *Agric For Meteorol* 262:157–165. doi: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.07.011>
- Yang F, Zhou G (2011) Characteristics and modeling of evapotranspiration over a temperate desert steppe in Inner Mongolia, China. *J Hydrol* 396:139–147. doi: 10.1016/j.jhydrol.2010.11.001
- Yang B, He M, Shishov V, Tyckov I, Vaganov E, Rossi S, Ljungqvist FC, Brauning A, Girebinger I (2017) New perspective on spring vegetation phenology and global climate change based on Tibetan Plateau tree-ring data. *Proc Natl Acad Sci* 114:6966 LP – 6971. doi: 10.1073/pnas.1616608114
- Yu H, Li Y, Oshunsanya SO, Are KS, Geng Y, Saggarr S, Liu W (2019) Re-introduction of light grazing reduces soil erosion and soil respiration in a converted grassland on the Loess Plateau, China. *Agric Ecosyst Environ* 280:43–52. doi: <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.04.020>
- Zhang LH, Chen YN, Zhao RF, Li WH (2010) Significance of temperature and soil water content on soil respiration in three desert ecosystems in Northwest. *J Arid Environ* 74:1200–1211. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.05.031>
- Zhang G, Zhou G, Chen F, Wang Y (2014) Analysis of the Variability of Canopy Resistance over a Desert Steppe Site in Inner Mongolia, China. *Adv Atm Sci* 31:681–692
- Zhang YJ, Bucci SJ, Arias NS, Scholz FG, Hao GY, Cao KF, Goldstein G (2016) Freezing resistance in Patagonian woody shrubs: the role of cell wall elasticity and stem vessel size. *Tree Physiol* 36:1007–1018. doi: 10.1093/treephys/tpw036
- Zhao Y, Peth S, Horn R, Krummelbein J, Ketzler B, Gao Y, Doerner J, Bernhofer C, Peng X (2010) Modeling grazing effects on coupled water and heat fluxes in Inner Mongolia grassland. *Soil Tillage Res* 109:75–86. doi.org/10.1016/j.still.2010.04.005
- Zheng S, Lan Z, Li W (2011) Differential responses of plant functional trait to grazing between two contrasting dominant C3 and C4 species in a typical steppe of Inner Mongolia, China. *Plant Soil* 141–155. doi: 10.1007/s11104-010-0369-3

- Zhou ZC, Gan ZT, Shangguan ZP, Dong ZB (2010b) Effects of grazing on soil physical properties and soil erodibility in semiarid grassland of the Northern Loess Plateau (China). *Catena* 82:87–91. doi: <https://doi.org/10.1016/j.catena.2010.05.005>
- Zhu J, Zhang Y, Liu Y (2016) Effects of short-term grazing exclusion on plant phenology and reproductive succession in a Tibetan alpine meadow. *Sci Rep* 6:27781
- Zhu S-D, Chen Y-J, Ye Q, He PC, Liu H, Li RH, Fu PL, Jiang , Cao KF (2018) Leaf carbon economics traits. *Tree Physiol* 658–663. doi: [10.1093/treephys/tpy013](https://doi.org/10.1093/treephys/tpy013)

## RESEARCH ARTICLE

# Grazing increases evapotranspiration without the cost of lowering soil water storages in arid ecosystems

Daniel A. Pereyra<sup>1,2</sup> | Sandra J. Bucci<sup>1,2</sup> | Nadia S. Arias<sup>1,2</sup> | Nicolás Ciano<sup>3</sup> |  
Piedad M. Cristiano<sup>4</sup>  | Guillermo Goldstein<sup>4,5</sup> | Fabián G. Scholz<sup>1,2</sup> 

<sup>1</sup>Grupo de Estudios Biofísicos y Eco-fisiológicos (GEBEF), Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco (UNPSJB), Comodoro Rivadavia 9000, Argentina

<sup>2</sup>Instituto de Biociencias de la Patagonia (INBIOP), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)–UNPSJB, Comodoro Rivadavia 9000, Argentina

<sup>3</sup>Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Trelew 9600 Chubut, Argentina

<sup>4</sup>Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires (IEGEVA), Laboratorio de Ecología Funcional, CONICET - Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires 1425, Argentina

<sup>5</sup>Department of Biology, University of Miami, Coral Gables, FL, USA

## Correspondence

Fabián G. Scholz, Instituto de Biociencias de la Patagonia (INBIOP), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)–UNPSJB, Comodoro Rivadavia 9000, Argentina.  
Email: fgscholz@yahoo.com

## Funding information

ANPCyT-FONCyT, Grant/Award Number: 2008-1202; 2010-0960; 2013-2426; Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA)

## Abstract

Grazing is the predominant land use practice in arid environments; however, there are relatively few studies of grazing effects on ecosystem functioning. We assessed the impact of grazing on soil moisture, evapotranspiration (ET), canopy conductance ( $G_c$ ), and root water uptake in the Patagonian steppe. Studies were done in 3 sites along a gradient of grazing intensity. High grazing intensity increased the soil water storage by 24% and decreased the amount of water extracted from deep layers compared to the low grazing intensity. Grazing affected ET and its partitioning into transpiration (T) and evaporation. High shrub cover and  $G_c$  increased ET and T or ET partitioning in the heavily grazed site. Annual ET increased from 78% to 92% of the annual precipitation from the lowest to the highest grazing intensity, respectively. Total T was 21% higher in the highest intensity site compared to the lowest intensity site. Changes in  $G_c$  suggest that grazing modified the canopy architecture, and thus the response of vegetation to environmental factors. At the beginning of the growing season when moisture was high,  $G_c$  exhibited the highest value in the heavily grazed site, but a strong regulation of water losses was observed under drier conditions. This study emphasizes the need to assess simultaneously multiple factors for understanding regulatory mechanisms of grazing effects on hydrological processes. From a sustainable management point of view, we suggest that increasing the number of water sources, and thus spreading the sheep in a paddock, can enhance the stocking rate while maintaining soil water storage.

## KEYWORDS

canopy conductance, depth of root water uptake, evaporation, open top chamber, Patagonian steppe, root distribution, soil moisture, transpiration

## 1 | INTRODUCTION

Evapotranspiration (ET) is a key component of the hydrological cycle in water-limited regions that can return back to the atmosphere a substantial amount of precipitation inputs (Huxman et al., 2005; Wilcox & Thurow, 2006). Evapotranspiration can be partitioned into two components; one of physical nature: evaporation from surfaces such as soil (E), and the other of biological nature: transpiration (T) derived from root soil water uptake and the loss of water mainly from leaves in the form of water vapor and partially controlled by stomata. Evapotranspiration is limited by the atmospheric demand of water vapor, which is driven by advection and radiation, and/or by soil moisture. The relative magnitude of these ET controls depends on the structure

and species composition as well as human intervention on ecosystem processes.

Grazing is the most ubiquitous land use practice worldwide. Grasslands, shrublands, and open forests impacted by domestic animals occupy about 25% of the global land surface, making it the single most extensive land use form (Asner, Elmore, Olander, Martin, & Harris, 2004). Despite the importance of these types of ecosystems, there are contrasting evidences on effects of grazing on hydrological processes. Grazing can change the biophysical structure of the canopy through defoliation and replacement of species and can alter soil hydraulic properties through modifications in soil impedance. These changes can alter soil water fluxes, soil–plant–atmosphere interactions, and the magnitude of the soil water storage (SWS; Chen, Lee, Lee, & Oikawa, 2007;

Li et al., 2000). The water cycle can be modified in different forms due to grazing. For example, total ET can be reduced (Bremer, Auen, Ham, & Owensby, 2001; Frank, 2003; Li et al., 2015; Wang, Liu, Ketzner, Horn, & Bernhofer, 2012; Wang, Liua, & Bernhofer, 2016), can be increased (Day & Detling, 1994), or can be maintained constant (Chen et al., 2007; Ketzner, Liu, & Bernhofer, 2008; Stewart & Verma, 1992).

Grazing effects on plant composition and shrub–grass balance have been thoroughly studied, but the results are controversial. In arid and semiarid ecosystems, grazing can decrease shrub cover (Cesa & Paruelo, 2011; Cipriotti & Aguiar, 2005; Lezama et al., 2013) or enhance shrub encroachment by removing grasses and increasing the number of empty microsites for woody species establishment (Adler, Milchunas, Sala, Burke, & Lauenroth, 2005; Aguiar, Paruelo, Sala, & Lauenroth, 1996; Archer, 2010; Oñatibia & Aguiar, 2016; Oñatibia, Aguiar, & Semmartin, 2015). Given the tight interaction between relative abundance of grass and shrubs in steppe ecosystem functioning, grazing impacts can have profound effects on soil water dynamic and energy exchange with the atmosphere (see Asner et al., 2004 for an overview of grazing effects on hydrological processes). There are effects of grazing on properties related to water fluxes between soil to atmosphere that have been mostly overlooked such as changes in canopy conductance ( $G_c$ ) due to partial removal of leaves and changes in patterns of biomass allocation to roots. Canopy conductance is one of the main determinants of the energy partitioning (Monteith & Unsworth, 1990), and it is used to evaluate the relative contribution of physiological versus physical factors determining ET (Baldocchi, Luxmoore, & Hatfield, 1991). Changes in patterns of root distribution due to different biomass allocation to belowground and aboveground plant parts or in species composition may also alter water distribution within the soil profile and root water uptake patterns (Lu, Chen, Wilske, Sun, & Chen, 2011).

Substantial efforts have been made to evaluate the impacts of grazing on ecohydrological processes in grasslands of North America (e.g., Bremer et al., 2001; Frank, 2003) and China (e.g., Li, Asanuma, Kotani, Davaa, & Oyunbaatar, 2007; Wang et al., 2012) compared to other regions of the world. Patagonian steppes, in the southern part of Argentina, had supported a high sheep stocking rate since the end of the 19th century (Golluscio, Deregibus, & Paruelo, 1998). Although the effects of sheep grazing on structural aspects of these steppes are relatively well known (e.g., Adler et al., 2005; Aguiar et al., 1996; Cesa & Paruelo, 2011; Cipriotti & Aguiar, 2005; Lezama et al., 2013; Oñatibia et al., 2015), there is paucity of information about their consequences on ecosystem functioning, such as on ecohydrological processes. Indeed, this is a little-known ecosystem with respect to plant–atmosphere interactions (Cristiano et al., 2016; Paruelo & Sala, 1995; Verón, Paruelo, & Oesterheld, 2011), and there is no empirical information relying on field measurements of ET and its components. In this ecosystem, the precipitation is scarce and occurs mainly in winter when air temperature falls below 0 °C, and thus, available water as well as soil and air temperature play a key role in ecosystem functioning (Bucci, Scholz, Goldstein, & Meinzer, 2009; Bucci, Scholz, Iogna, & Goldstein, 2011; Scholz, Bucci, Arias, Meinzer, & Goldstein, 2012). Long-term heavy grazing along with climate change had led to changes in species composition of Patagonian steppes (Golluscio, Bottaro, & Oesterheld, 2015) and possibly, to changes in the soil–water balance and plant sensibility to water availability. The main objective of this

study was to assess the impact of different grazing intensities on water fluxes, mainly transpiration from shrubs and grasses, evaporation from bare soil, and distribution of moisture within the soil profile. Because transpiration is strongly coupled with the rate of carbon assimilation, and thus with primary productivity (Pieruschka, Huber, & Berry, 2010), another objective was to assess ET partitioning into transpiration and evaporation at different grazing intensities. Moreover, we evaluated the effects of grazing on deep root distribution for the first time till 2 m depth. The experimental design of this study involved the use of sites at different distance from a permanent water source to understand the impact of grazing on the water economy at different spatial and temporal scales. We expect to contribute to a better understanding of the complex relationships between belowground and aboveground biomass, grazing pressure, soil water content, and soil–plant–atmosphere interactions.

## 2 | MATERIALS AND METHODS

### 2.1 | Study site and experimental design

The study area was located at 35 km from the Río Mayo town, Argentina, inside the Río Mayo Experimental Station of the Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA; 45°22'28"S 70°14'42" W). The vegetation is a typical Patagonian steppe dominated by few grasses and evergreen and deciduous shrub species. The vegetation is sparse with a substantial percentage of bare soil. The most conspicuous shrubs are *Molinum spinosum* (Cav.) Pers, *Adesmia volckmannii* Phil, and *Senecio filaginoides* De Candolle, and the dominant grasses are *Pappostipa humilis* cayabilles, *Pappostipa speciosa* Trinius et Ruprecht, and *Poa ligularis* Nees. Most precipitation falls during winter, but isolated rain events occur during the latter part of the summer season. Annual precipitation in the study area is about 150 mm, and the mean annual temperature is 8.1 °C. There is a compacted soil layer between 50 and 100 cm depth cemented by calcium carbonate. A water table can be found at 2.5 m below the soil surface. The region has been under sheep rising since the end of the 19th century (Golluscio et al., 1998); however, stocking rates have decreased over time due to the decrease in the amount of palatable forage and economic restrictions (Borrelli, 2001).

Three sites of 200 × 200 m located at 300, 1,400, and 2,500 m away from a permanent water source were selected. Within each site, we selected three plots randomly located of 50 × 50 m to obtain replicates of soil water content, root biomass, evaporation, and transpiration. In dry ecosystems, water source exerts a strong influence on livestock distribution by limiting the distance that animals move away from watering point. We consider distance to water as a surrogate indicator of grazing intensity. Because grazing intensity is partially a function of the number of animals, with increasing distance from watering point, decreases grazing intensity. Grazing intensity is high close to a water source whereas far from the water source, it is light (Lange, 1969; Sasaki, Okayasu, Takeuchi, Jamsran, & Jadambaa, 2005). We avoided the area immediately adjacent to the water source where stocking density is several times higher than the average density. The study paddock has a stocking rate of 0.14 sheep per hectare

from May to October, a period characterized by relatively high precipitations and low temperatures. The animals are removed from the study area during the rest of the year and transported to sites with abundant forage and available soil water. This is currently the dominant livestock management practice in most of the region.

In addition to the permanent water source distance, density of sheep fecal pellets was used as an independent index of grazing intensity (Adler et al., 2005; Golluscio et al., 2009; Lange & Willcocks, 1978). We counted the density of sheep feces in 10 points along 12 transects of 100 m within each grazing intensity site. All individual sheep feces pellets on 50 × 50 cm frames were counted at each point. Feces count was performed during September when animals were grazing.

## 2.2 | Root biomass and plant cover

Belowground biomass was obtained from three replicate trenches per grazing intensity (one in each plot of 50 × 50 m). Root density distribution was determined from soil samples of 0.047 m<sup>3</sup>, which were obtained every 10 cm from the soil surface down to 200 cm depth. The soil samples were washed to isolate the roots from soil particles in the laboratory, and the root material was dried in an oven during 72 hr at 80 °C and then weighted.

To determine plant cover, we used 12 transects of 100 m in each study site. Grass cover, shrub cover, and dead material (standing dead plant and litter) were estimated inside 50 × 50-cm frames along each transect at every 10 m. We measured the cover of three shrub species (*A. volckmannii*, *S. filaginoides*, and *M. spinosum*) and two grass species (*Pappostipa speciosa* and *Poa ligularis*), which represent more than 95% of the species coverage in the study site. Forbs account for less than 1% of the total cover, and they were not taken into account in this study. The perimeter or diameter of canopy of each plant was measured within each frame.

## 2.3 | Soil impedance and water content

Soil impedance, which is related to soil compaction, was measured with a penetrometer (Copains S.R.L INTA Villegas model) at 10 and 15 cm depth. Three replicates per depth and site were used for the analysis.

Soil volumetric water content was monitored every 30 min from the beginning of May 2013 to the end of December 2014 with ECH<sub>2</sub>O probes (Decagon Devices, Inc.). The probes have an accuracy of 0.03 m/m and a maximum temperature sensitivity of 0.003 m<sup>3</sup>/m<sup>3</sup> per 1 °C. The probes were calibrated in the laboratory with soil samples obtained from the study site and installed in the field at 10, 50, 100, and 200 cm depth. They were connected to a CR1000 data logger (Campbell Scientific, UT, USA). Three replicate per depth and site were used. SWS (in mm) was calculated by summing the water content at each 10 cm along the whole soil profile at the end of each month. Because the sensors were not installed at every 10 cm, water storage in the intervening layers was interpolated as an average of the sensors above and below the layer summed over the 10-cm intervals in the layer (Meinzer et al., 2004). The maximum amount of stored water in the entire soil profile (0–200 cm) was observed during September, and it was considered as SWS at the end of winter. SWS decrease

was estimated as the difference between SWS at the end of two consecutive months.

## 2.4 | Soil evaporation and transpiration

Evaporation from bare soil and transpiration were estimated using an open top chamber (OTC). The chamber was similar to that described by Scholz, Bucci, Hoffmann, Meinzer, and Goldstein (2010) and Cristiano et al. (2016) having the shape of a cone with a cylindrical base of 0.80 m in diameter made from clear acrylic plastic and a metal frame supporting the clear plastic. Cristiano et al. (2016) includes a diagram with all the components of the OTC. The top of the cone had an opening (exit port) of 0.2 m in diameter. Total chamber height was 1.66 m, and the volume enclosed was 0.64 m<sup>3</sup>. Air was pumped into the chamber using an inlet fan mounted near its base, and the flow rates were measured at the exit port using a propeller anemometer. Water vapor densities of air entering and leaving the chamber were measured with a dew point hygrometer (HR 33 T, YES, Yankee Environment System, Ontario, Canada). Air streams were ducted to an enclosure containing the dew point hygrometer using Beva-Line tubing at flow rates of 8 L/min and controlled by a mass flow controller. Output from the hygrometer was recorded at 1-s intervals with a datalogger (CR10X, Campbell Scientific). The air stream to the hygrometer was switched between inflow and outflow every 2 min. Air temperature of the outgoing air stream was maintained between 1 and 2 °C above ambient. Water vapor fluxes of the vegetation and soil enclosed by the chamber (0.5 m<sup>2</sup>) was calculated using the difference between water vapor density of air entering and exiting the chamber. evapotranspiration (ET; transpiration [T] + evaporation [E]) was calculated as

$$ET = V(\rho_{out} - \rho_{in})/A,$$

where  $\rho_{out}$  and  $\rho_{in}$  are the water vapor densities (g/m<sup>3</sup>) of the outgoing and incoming air streams, respectively,  $V$  is the volumetric flow rate (m<sup>3</sup>/s), and  $A$  is the basal chamber area (m<sup>2</sup>).

To minimize the effects of changes in microclimatic conditions during measurements (e.g., temperature increase), chamber measurements were done during a time as short as possible (Denmead, Dunin, Wong, & Greenwood, 1993). We placed the chamber on microsites with and without plants for about 4 to 6 min to estimate transpiration from the vegetation and the evaporation from the soil surface, respectively. The microsites used to estimate evaporation from bare soil were small areas without vegetation. Three replicates per grazing intensity (one in each plot of 50 × 50 cm) were obtained on grasses and bare soil and 9 replicates on shrubs of the three dominant species (one replicate per specie and per plot) at 2-hr intervals from dawn to dusk during two consecutive days during May, July, September, December, January, and March to obtain daily values of evapotranspiration.

We removed soil evaporation from ET to obtain transpiration values taking into account the evaporation from bare soil and the percentage of bare soil on the places where the chamber was placed above grasses or shrubs. To obtain ET at ecosystem level, the values of soil evaporation, grass transpiration, and shrub transpiration obtained with the OTC were weighted by the percentage of cover each component of in the study sites.



We tested the reliability of the OTC estimates by comparing the soil gravimetric water loss from a container with the evaporated water measured with the OTC. To avoid underestimation of soil evaporation because chamber blocks natural wind speeds, the measurements were obtained during days with low wind velocity. The soil surface was graded slightly where it contacted the chamber edge, to obtain a good seal between the chamber and soil. In addition, values of ET determined with the OTC in a similar area to that of this study were closely correlated with modeled ET estimated from MODIS products obtained by remote sensors (Cristiano et al., 2016).

## 2.5 | Canopy conductance

Canopy conductance to water vapor ( $G_c$ ; mm/s) was calculated from average diurnal T (mm/d) and average diurnal air saturation deficits (D, kPa), using the Monteith and Unsworth (1990) equation:

$$G_c = K_c t_a (T/D),$$

where  $K_c = 115.8 + 0.4236 t_a$ ;  $\text{kPa}\cdot\text{m}^3\cdot\text{kg}^{-1}$ , is the conductance coefficient that accounts for temperature effects on the psychrometric constant, latent heat of vaporization, specific heat of air at constant pressure, and the density of air, and  $t_a$  is bulk air temperature (Phillips & Oren, 1998). Phillips and Oren (1998) showed that errors associated by lumping the temperature-dependent physical coefficients into  $K_c$  are negligible. This simplification requires that vertical gradients in D between the leaf surfaces and the bulk air above the canopy to be small. We assumed a relatively good aerodynamic coupling between canopy and the atmosphere because the canopy is open and sparse.

## 2.6 | Statistical analysis

The SPSS 11.5 statistical package (SPSS, Chicago, IL, USA) was used for statistical analysis. Analysis of variance with a confidence level of 95% was used to test the data for differences among sites with different grazing intensity and test for the interaction between sites and months. A posteriori Tukey test was used. Previously, the assumption of normality and homoscedasticity were tested. A student's  $t$  test was performed to compare plant cover and transpiration among grasses and shrubs and soil impedance at 10 and 15 cm depth within a site. Sigma Plot software (SPSS, Chigado, IL, USA) was used to fit mathematical algorithms to the regressions.

## 3 | RESULTS

### 3.1 | Livestock feces, plant cover, and root density

The density of feces, an indirect measurement of grazing intensity, decreased significantly with increasing distance from the study sites to the permanent water source (Table 1;  $F = 12.98$ ;  $p < .001$ ). The site closer to the water source (high grazing intensity) exhibited fourfold and 15-fold more feces than the intermediate and low grazing intensity sites, located at 1,400 and 2,500 m from the water source, respectively (Table 1,  $p < .001$ ).

**TABLE 1** Characteristics of the three study sites (high, intermediate, and low grazing intensity sites) defined as a function of the distance of each site to the permanent water source

	Grazing intensity		
	High	Intermediate	Low
Distance from water source (m)	300	1,400	2,500
Livestock feces (#/m <sup>2</sup> )	44 ± 10 <sup>a</sup>	10 ± 0.4 <sup>b</sup>	3 ± 0.2 <sup>b</sup>
Grass cover (%)	12.8 ± 1.1	13.3 ± 1.4	13.7 ± 1.1
Shrub cover (%)	22.3 ± 3.6	17.1 ± 2.7	15.7 ± 3.4
Dead material (%)	1.2 ± 0.78 <sup>a</sup>	6.4 ± 1.9 <sup>b</sup>	5.4 ± 1.76 <sup>b</sup>
Bare soil (%)	63.8 ± 3.6	63.2 ± 3.8	65.2 ± 3.4
Root density (g/m <sup>3</sup> )	8,185 ± 515	8,181 ± 818	8,519 ± 352
Mean height shrubs (cm)	68.3 ± 3.5	63.5 ± 2.1	59.1 ± 4.2
Leaf area index	0.87 ± 0.05 <sup>a</sup>	0.75 ± 0.05 <sup>b</sup>	0.71 ± 0.04 <sup>b</sup>
Soil impedance (MPa) at			
10 cm depth	0.71 ± 0.03 <sup>a</sup>	0.45 ± 0.02 <sup>b</sup>	0.4 ± 0.03 <sup>b</sup>
15 cm depth	1.44 ± 0.04 <sup>a</sup>	1.09 ± 0.06 <sup>b</sup>	0.85 ± 0.05 <sup>b</sup>

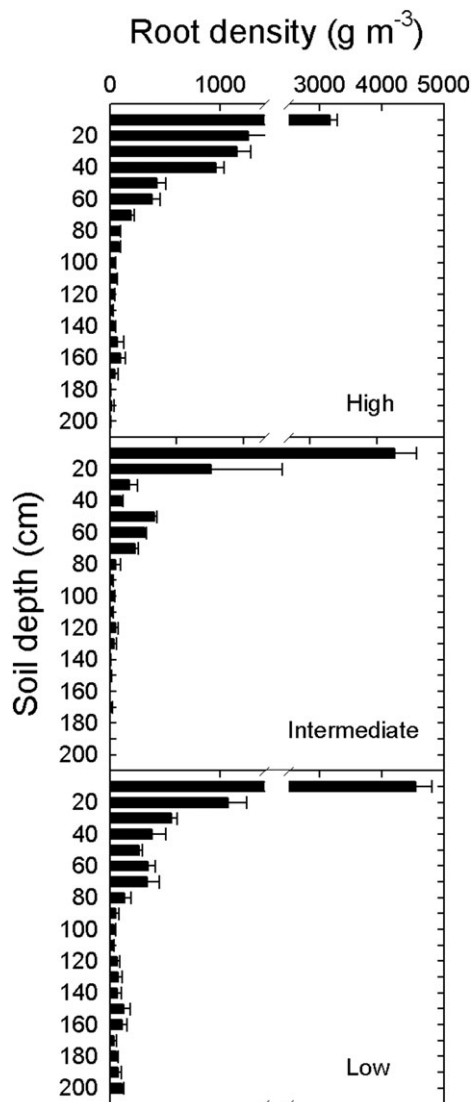
Note. Each variable value represents the mean ± SE ( $n = 12$ ). Different lowercase letters indicate statistically significant differences among grazing intensities at  $p < .05$ . Root density is for the entire soil profile (0 to 200 cm depth).

All sites regardless of grazing intensity showed similar total plant cover (grasses + shrubs) and amount of bare soil (Table 1,  $F = 0.138$ ,  $p = .8$ ), but there were differences between components (grass, shrub, dead material, and bare soil) within each grazing intensity site (high:  $F = 160$ ,  $p < .0001$ ; intermediate:  $F = 109$ ,  $p < .0001$ ; and low:  $F = 132$ ,  $p < .0001$ ). Shrubs exhibited higher cover than the grasses in the high intensity grazing site ( $t = -4.89$ ,  $p < .0001$ ). There were no significant differences between shrub cover and grass cover in the other two sites. The high grazing intensity site had a 42% more shrub cover than the low grazing intensity site. Dead material was significantly low in the site with the highest grazing intensity in relation to dead material in the low grazing intensity site ( $F = 4.6$ ,  $p < .05$ , Table 1). Leaf area index (LAI) differed among sites ( $F = 10.3$ ;  $p < .05$ ; Table 1). During the peak of the growing period, the high grazing intensity site had higher LAI than the others sites.

Total root density in the 0- to 200-cm soil layers did not differ among sites (Table 1 and Figure 1). Root distribution within the soil profile varied in a similar way in the three sites with different grazing intensities (Figure 1). Highest root density was observed in the upper soil layer (0–10 cm) in the three sites and decreased exponentially with increasing depth. Root density in the upper soil layer (0–10 cm) varied among sites ( $F = 8.11$ ,  $p < .05$ ). The high intensity grazing-site had lower root density in this soil layer than the site with low grazing intensity ( $p < .001$ ; Figure 1). There was a lower percentage of deep roots (only 5% in the 100- to 200-cm soil layer) in the high grazing intensity site compared to the 10% of the roots found in the same soil layer in the low grazing intensity site ( $p < .05$ ; Figure 1).

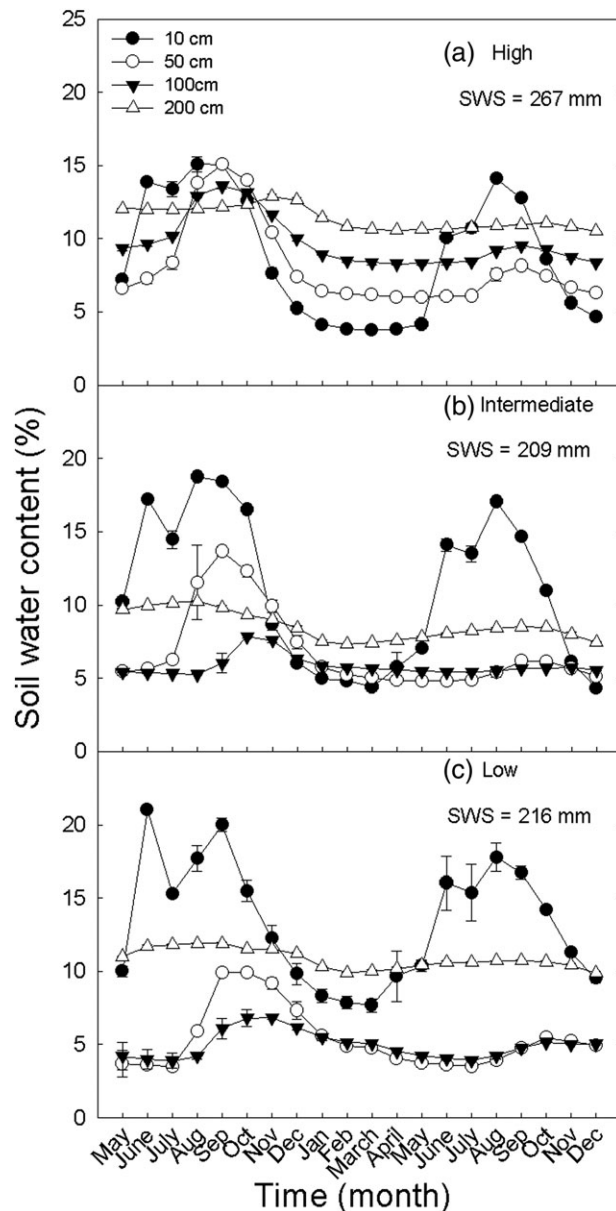
### 3.2 | Soil impedance and water content

Soil impedance at 10 cm depth ( $F = 12.6$ ,  $p < .01$ ) and 15 cm depth ( $F = 16.8$ ,  $p < .01$ ) varied among sites. Shallowest soil layers exhibited higher impedance in the highest grazing intensity site than in the other



**FIGURE 1** Vertical root density distribution in the three study sites differing in grazing intensity according to distance from the water source (high, intermediate, and low intensity). Each bar represents the mean value  $\pm$  SE ( $n = 3$ )

sites ( $p < .01$ , Table 1). Soil at 15 cm depth was significantly more compacted than soil at 10 cm depth across sites ( $t = 5.44$ ,  $p < .001$ ). Soil water content increased from May to September, mostly at 10, 50, and 100 cm depth in the three sites and reached its maximum values in September (Figure 2). Soil water content remained relatively constant throughout the year and close to 10% at the deepest soil layer (200 cm) across the three sites. The average water content throughout the year at 10 cm depth was  $8.8 \pm 0.9\%$  in the high grazing intensity site and  $13.3 \pm 0.9\%$  in the low grazing intensity site. There were differences in the magnitude of seasonal variations in water content across soil depths down to 200 cm depth. Higher net recharge during winter and higher net discharge during the dry period were observed in the high intensity grazing site compared to those in the low intensity grazing site (Figure 2). The amount of stored water in the soil profile (SWS) at the end of the winter season was 267 mm in the high grazing intensity site and 216 mm in the low grazing intensity site (Figure 2).

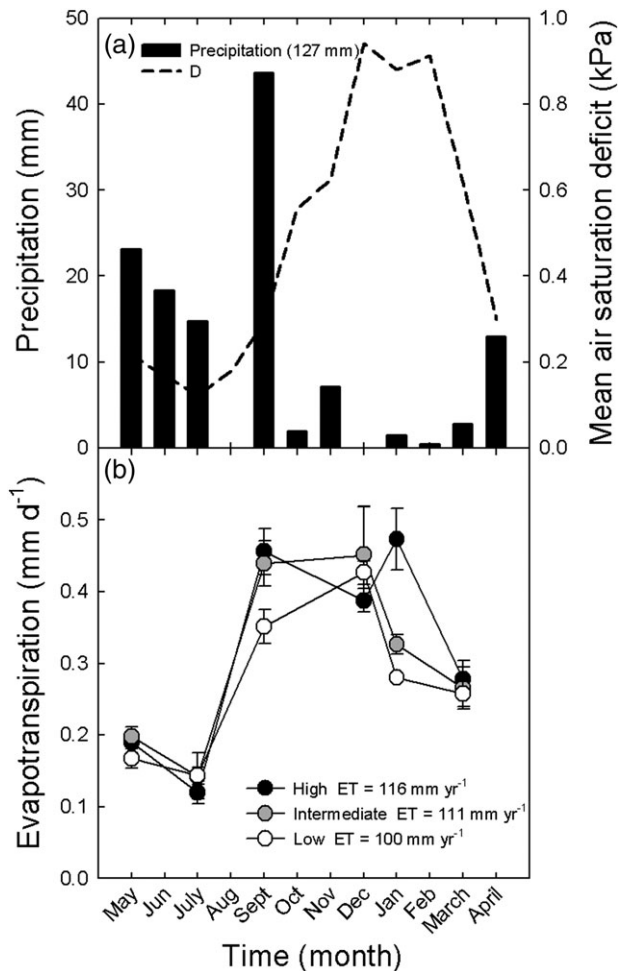


**FIGURE 2** Variation in soil water content from May 2013 to December 2014 at 10, 50, 100, and 200 cm depth in the three studied sites differing in grazing intensity: (a) high, (b) intermediate, and (c) low intensity. Each point represents the mean value  $\pm$  SE ( $n = 3$ ). Soil water storage (SWS) at the end of winter is indicated in each panel

### 3.3 | Evapotranspiration

Over 89% of the precipitation occurred from April to September, and mean monthly air saturation deficit increased to about 1 kPa during the summer period (Figure 3a). The seasonal pattern of ET differed among sites (Figure 3b). The two-way analysis of variance indicated significant differences between grazing intensities ( $F = 17.46$ ,  $p < .0001$ ) and months ( $F = 35.03$ ,  $p < .0001$ ) with significant grazing-month interactions ( $F = 2.39$ ,  $p < .05$ ). Minimum water loss occurred in winter (May and July) when air temperatures and air saturation deficits were low, whereas the maximum ET was recorded during spring and summer (Figure 3b).

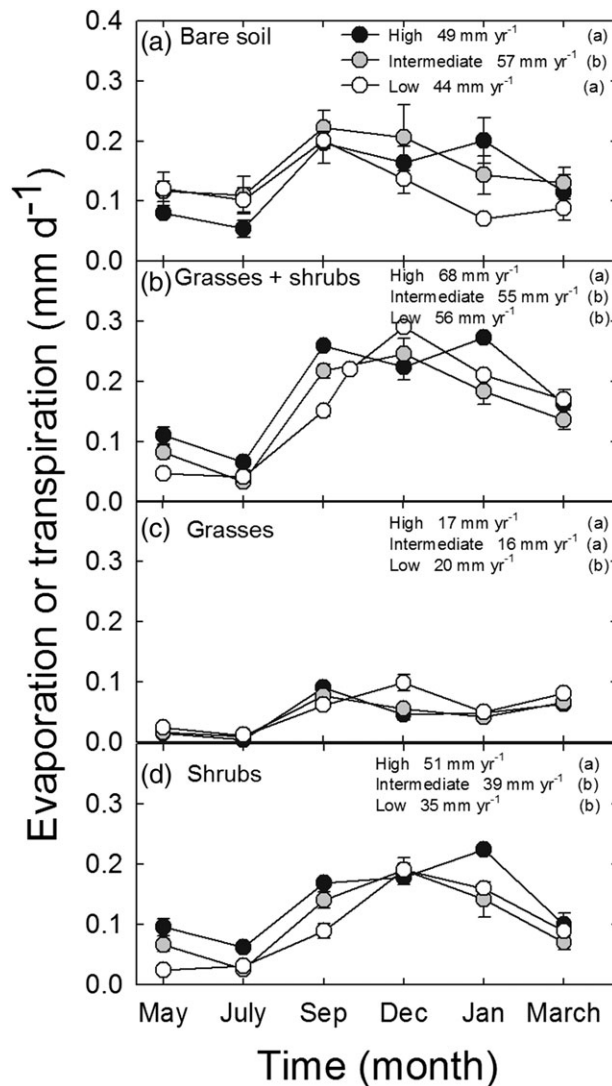
The highest total yearly ET was observed in the high grazing intensity site (116 mm) compared to the lowest grazing intensity site



**FIGURE 3** (a) Precipitation and mean air saturation deficit (dash line) and (b) total mean evapotranspiration (ET) per day from May 2013 to March 2014 in three sites differing in grazing intensity (high, intermediate, and low intensity). Each point in Figure 3b represents the mean value  $\pm$  SE ( $n = 15$ ). The total annual accumulated ET per year and site is indicated in panel B

(100 mm) and to the intermediate (111 mm) grazing intensity site ( $F = 22.5$ ,  $p < .0001$ ; Figure 3b). Evapotranspiration was similar between high and intermediate grazing intensity sites. On an annual basis, ET accounted for 92% and 78% of the annual precipitation (127 mm during the study period), from the highest to the lowest grazing intensity site. The ET at the intermediate site was 87.5% of the annual precipitation.

Annual bare soil evaporation (E) varied among sites ( $F = 5.6$ ,  $p < 0.05$ ) and was significantly higher in the intermediate grazing intensity site compared to the low intensity grazing site ( $p < .05$ ; Figure 4a). The larger differences in E among sites occurred during the middle of the dry season (January), when E was threefold higher at the high than at the low grazing intensity site. Annual transpiration of shrubs was significantly higher than annual transpiration of grasses in all sites ( $t = -16, -17$ , and  $-14$  for high, intermediate, and low grazing intensity sites, respectively,  $p < .01$ ). Total transpiration (T, shrubs + grasses) differed significantly among sites ( $F = 22.3$ ,  $p < .05$ ), and it was 21% higher at the highest grazing intensity site compared to the lowest grazing intensity site (Figure 4b). Although analyzing plant components



**FIGURE 4** (a) Direct evaporation from bare soil, (b) total transpiration of grasses + shrubs, (c) transpiration of grasses, and (d) transpiration of shrubs from May to March, in each site differing in grazing intensity (high, intermediate, and low intensity). Each point represents the mean value  $\pm$  SE ( $n = 3$  for bare soil and grasses and  $n = 9$  for shrubs). In each panel, it is indicated with the accumulated evaporation or transpiration during 1 year (mm/year). Different lower case letters within parenthesis indicate significant differences between sites ( $p < .05$ )

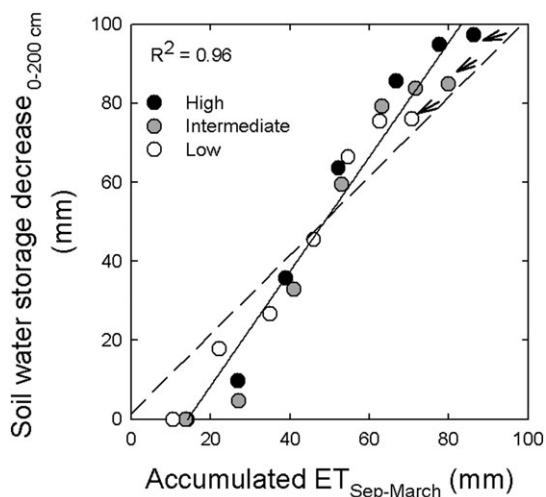
separately, grasses and shrubs, they both differed among sites ( $F = 43.43$ ;  $p < .001$  and  $F = 7.92$ ;  $p < .05$ , respectively; Figure 4c,d). Annual transpiration of grasses was 15% lower in the high grazing intensity site compared to the low grazing intensity site ( $p < .05$ ; Figure 4c). Annual shrub T was 43% higher in the high grazing intensity site compared to the low grazing intensity site (Figure 4d). Contribution of grass + shrubs T to ET varied between 58% (high grazing intensity) to 49% (intermediate grazing intensity). Shrubs contributed 12% more to the total T in the high grazing intensity site compared to the low grazing intensity site. Contribution of shrubs to total ET differed marginally in the three grazing intensity sites ( $F = 3.87$ ;  $p = .08$ ). Similarly, transpiration of grasses had different contribution to ET depending on grazing intensity ( $F = 35$ ;  $p < .001$ ), but it was lower in the high compared to the low grazing intensity site.

### 3.4 | Relation between evapotranspiration and soil water content

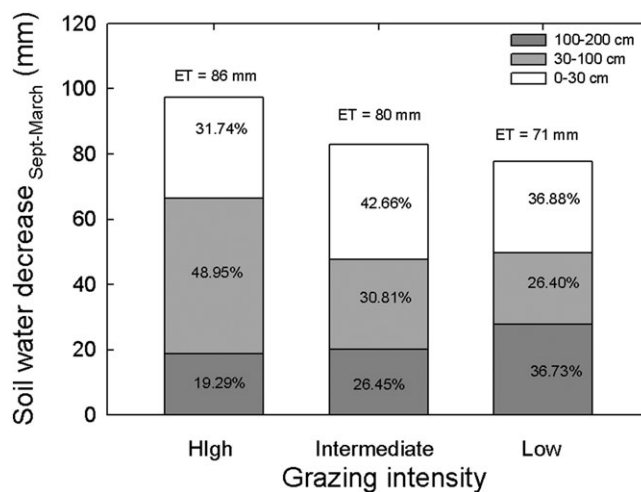
There was a positive and linear relationship between the amount of SWS decrease in the 0- to 200-cm soil profile and the accumulated ET from September to March for all grazing intensities ( $p < .05$ ; Figure 5). A single mathematical function was fitted to the three grazing intensity sites, which did not differ from the 1:1 relationship. The accumulated ET at the end of the summer (March) was 86, 80, and 71 mm at high, intermediate, and low grazing intensities, respectively, consistent with a decrease in soil water content from 98% to 76% (values indicated by arrows in Figure 5). The relative contribution of changes in soil water content of the 0- to 30-, 30- to 100-, and 100- to 200-cm soil layers to ET from September to March differed depending on grazing intensity (Figure 6). For example, in the high grazing intensity site, the 30- to 100-cm soil layer contributed substantially more to ET than in the low grazing intensity site. On the other hand, the deepest soil layer (100–200 cm) had a lower contribution to total ET in the high grazing intensity site compared to the low grazing site (19% and 37%, respectively).

### 3.5 | Canopy conductance

Canopy conductance ( $G_c$ ) of shrubs and grasses decreased exponentially with increasing D and air temperatures at all grazing intensities (Figure 7). Grass canopy conductance was significantly lower than shrub canopy conductance at the three grazing intensities ( $p < .001$ ). Canopy conductance of shrubs was consistently higher at the high grazing intensity, particularly at low D and air temperatures (September; Figure 7a,c). Only one function was used to describe the relationship between grass  $G_c$  and air saturation deficit (Figure 7b) and between grass  $G_c$  and air temperature (Figure 7d). The effects of soil water moisture in the shallowest soil layer (0–10 cm) on shrub + grass  $G_c$  were similar for all



**FIGURE 5** Relationship between soil water storage decrease in the 0- to 200-cm soil layer and accumulated evapotranspiration (ET) determined during the growing season (September to March) for each grazing intensity site (high, intermediate, and low intensity). The solid line is the linear regression fitted to all data ( $y = -21 + 1.5x$ ;  $p < .01$ ). The dashed line is the 1:1 relationship. The arrows indicate maximum values of accumulated ET for each site in March



**FIGURE 6** Soil water decreases from September to March for 0- to 30-cm, 30- to 100-cm, and 100- to 200-cm soil layers. The percentage of contribution to total evapotranspiration (ET) of each soil profile during this time period is indicated inside each bar. Total ET at each grazing intensity site from September to March is shown above each bar

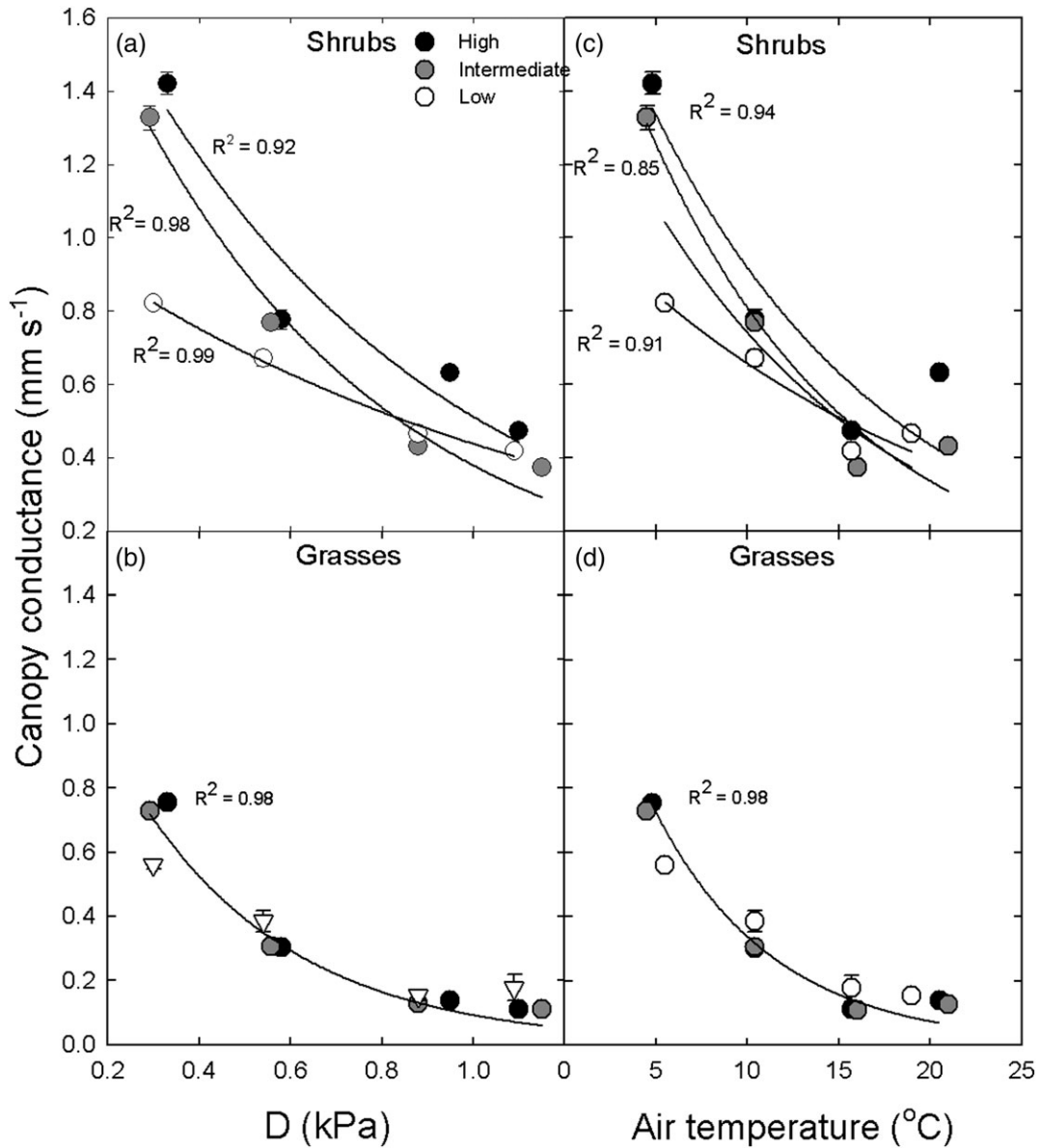
study sites ( $SWS = 0.015G_c - 0.35$ ;  $R^2 = 0.69$ ;  $p < .001$ ). Canopy conductance also declined with the SWS decrease in the 0- to 100-cm soil layer for shrubs in the high and intermediate grazing intensity sites and with SWS in the entire soil profile (0–200 cm) for shrubs in the low grazing intensity site (Figure 8a). Canopy conductance of grasses declined with declining water content in the 0- to 30-cm soil layer (Figure 8b). A single function was fitted for all grazing intensity sites.

## 4 | DISCUSSION

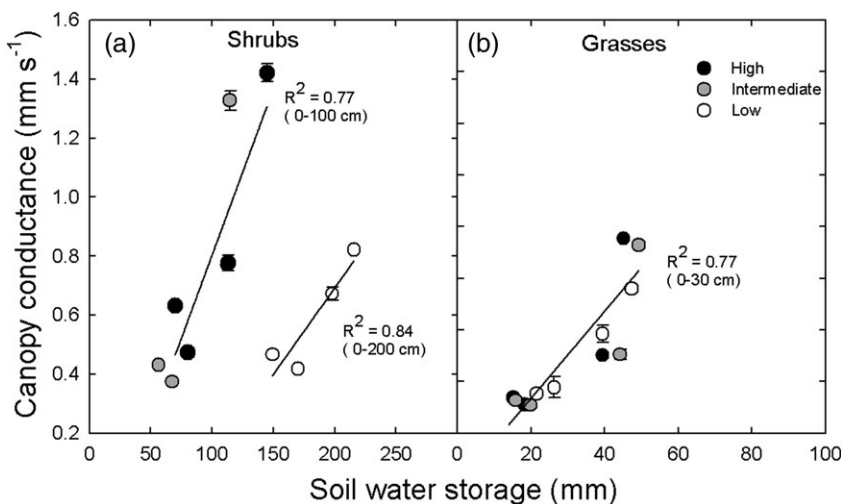
Studies along grazing intensity continuums can reveal realistic variations of long-term effects on ecosystem functions that would not be discernible through experimental studies such as with enclosures. The sites analyzed in this study, located at 300, 1,400, and 2,500 m away from a permanent water source, represented a spatial gradient of the cumulative impact of long-term exposure to livestock activity, which resulted in structural and hydrological functioning changes along the grazing intensity gradient. Although the number of feces does not translate directly into the number of grazing animals in a site, the accumulation of livestock feces provides a good index of the amount of time that livestock spends grazing in a particular area (Lange & Willcocks, 1978; Morton & Baird, 1990; von Müller et al., 2012). Thus, this metric was considered here another relative estimate of grazing intensity. The higher number of sheep feces, the differences in soil impedance, the larger abundance of nonpalatable grasses, and the larger shrub cover were consistent with the distance to the water source.

### 4.1 | Response to evapotranspiration and its partitioning to grazing intensity

The average annual ET rates across the three sites ( $<0.5$  mm/d) were consistent with those estimated using remote sensing in a nearby area of our study site (Cristiano et al., 2016) but were low compared to



**FIGURE 7** (a) Shrub and (b) grass canopy conductance at each grazing intensity site as a function of air saturation deficit (D). (c) Shrub and (d) grass canopy conductance at each grazing intensity site as a function of air temperature. Each point is the mean value  $\pm$  SE;  $n = 9$  in (a) and (c), and  $n = 3$  for grasses in (b) and (d). All functions fitted to the data are exponential functions. In (b) and (d), one function fitted all data in the three studied sites



**FIGURE 8** (a) Shrub and (b) grass canopy conductance at each grazing intensity site as a function of soil water storage. Each point is the mean value  $\pm$  SE;  $n = 9$  in (a), and  $n = 3$  in (b). In (a), all functions fitted to the data are linear functions. In (b), only one function was fitted to all data in the three studied sites

those reported for other steppes with relatively similar precipitation and LAI (e.g., average 0.8 mm/d for Mongolian steppes; Li et al., 2007; Yang & Zhou, 2011). Evapotranspiration accounted for 92% of the annual precipitation at the site with high grazing intensity and 78% at the site with low grazing intensity. On an annual basis, the vegetation returned 116 mm of water to the atmosphere through evapotranspiration in the high grazing intensity site whereas the site with the lowest grazing pressure returned 100 mm. Larger differences in ET between sites in this study occurred during the period of active plant growth (September) and in the middle of the dry season (January). Direct measurements of ET using an OTC allowed us to partition ET into T and E for the different functional groups (e.g., shrubs and grasses) and thus helped us to understand the mechanisms underlying the differences found in ET among sites. The analysis of individual components of ET in the three study sites revealed that shrub T was the basis for the ET increase in the high intensity grazing site. The transpiration fraction (T/ET) reflects the influence of vegetation on the hydrological cycle (Wang, Good, & Caylor, 2014; Wang et al., 2016). A recent global survey on ET partitioning into E and T (Schlesinger & Jasechko, 2014) showed a 51% average contribution of T to ET for semiarid ecosystems (steppe, desert, and shrubland). By using the DINAQUA model, Paruelo and Sala (1995) predicted that the contribution of T to ET is lower than the contribution of E to ET in an area similar to our study site. However, our field measurement results showed a higher (58% in the high grazing intensity site) or similar (in the intermediate grazing intensity site) water loss by T than by E. This result highlights the role of vegetation in the water balance in water-limited environments. Several ecosystem changes due to biomass removal and trampling, including changes in plant cover and species composition, canopy architecture and conductance, vertical patterns of root distribution, and physical soil properties, were partially responsible for the high water loss by ET in the high grazing intensity site.

Changes in grass composition (but not in grass cover) are typical responses to grazing (Aguiar & Sala, 1998; Cipriotti & Aguiar, 2005; Golluscio et al., 2009; Milchunas & Lauenroth, 1993; Schlesinger, Reynolds, Cunningham, et al., 1990). Generally, there is a replacement of more palatable species that have morphological and physiological traits tending to have a more conservative use of water resources (Mitchell, Veneklass, Lambers, & Burgess, 2008) than less palatable species. These changes in grass composition probably have resulted in a reduction of grass T in the high intensity grazing site but does not help to explain the increase in total T observed in this site. Shrubs appear to have a significant role in water losses from this ecosystem. A generalized response to grazing is the increase in shrub abundance in arid and semiarid environments (Archer, 2010), a pattern that has been previously observed in Patagonian steppes (e.g., Adler et al., 2005; Aguiar et al., 1996; Golluscio et al., 2009; Perelman, León, & Bussacca, 1997). Although the differences in shrub coverage were not significant across the grazing gradient, a 42% increase in the high grazing intensity site has an ecological importance due to the larger leaf surface area for water loss. On the other hand, in the low grazing intensity site, there was a significantly higher cover of standing dead material that did not contribute to transpiration and thus in turn reduced soil water evaporation. Other reasons contributing to high T in the high grazing intensity site was higher soil water availability.

## 4.2 | Controls of canopy conductance

The amount of water transport from soil to atmosphere depends also on canopy conductance ( $G_c$ ), which comprises the total water vapor transfer conductance from the “average” stomata of the canopy and includes both surface boundary layer and stomatal components. Physiological changes as well as changes in the canopy architecture as a result of grazing can affect  $G_c$ . Estimated canopy conductance was significantly higher (twofolds) in the site with high grazing intensity, with larger differences at the beginning of the growing period, when D was relatively low. However, when water deficit increased during the summer period, the relative differences in  $G_c$  between sites with different grazing intensity disappeared. This suggests a substantial physiological regulation of water loss by stomata in canopies with certain amount of leaves removed by herbivores. Stomatal regulation could be strong under water deficits occurring during the summer, which can be seen from the slope of the linear relationship between  $\delta G_c$  and  $\delta \ln D$ . A steeper slope suggests that conductance declines more rapidly from its maximum value as D increases (1.52 and 0.5  $\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{kPa}^{-1}$ ) for the high and low grazing intensity site, respectively (data not shown). However, site-specific differences in responsiveness of  $G_c$  to changes in D do not necessarily imply that inherent stomatal response to atmospheric water demand differed among sites. The sensitivity of changes in D by stomata can vary according to the degree of coupling between the canopy surface and the bulk atmosphere, which is revealed by the decoupling factor ( $\Omega$ ; Jarvis & McNaughton, 1986). Changes in plant cover and composition as a consequence of high grazing intensity probably favored the development of canopy architecture with a relatively thin boundary layer and high roughness length (high aerodynamic conductance) that allowed a stronger coupling with the atmosphere. Taking into account that aerodynamic roughness length depends on canopy height (Szeicz, Endrodi, & Tajchman, 1969), the high grazing intensity site with taller shrubs would have a higher roughness and consequently higher degree of coupling with the atmospheric conditions than the low grazing intensity site.

Soil water content was also a key factor controlling  $G_c$ . Most of the leaves are fully developed during the spring when soil water content begins to decline, which may increase canopy sensitivity to soil moisture. On the other hand, leaves and roots of these shrub species are particularly vulnerable to cavitation (Bucci et al., 2013) and must adjust their water relations responses to soil moisture changes to avoid the loss of hydraulic conductivity.

## 4.3 | Root distribution and water uptake as affected by grazing

Less attention has been placed on grazing impact studies on the belowground biomass than on the aboveground biomass. Few studies evaluating the root biomass in grazing ecosystems (e.g., Bai et al., 2015; Larreguy, Carrera, & Bertiller, 2014; Oñatibia, 2013; Rodríguez, Bertiller, & Sain, 2007) had considered only those roots exploring the upper soil layers (10 to 50 cm), without taking into account deep roots of woody species and even less their impact on the hydrological cycle. In a meta-analysis with worldwide 236 sites, Milchunas and Lauenroth (1993) found both positives and negatives responses of belowground

biomass to grazing. Our results on the changes in plant composition and in the balance between grasses and shrubs as a consequence of different grazing pressures were reflected on root distribution as well as in the patterns of water uptake within the soil profile. Total root biomass did not vary among sites; however, there was a change in the pattern of root distribution with depth depending on the grazing intensity. Root biomass was higher in the 20- to 100-cm soil layer in the high grazing intensity site compared to the low grazing intensity site. Nonpalatable grasses in the study area, which are more abundant in sites close to the water sources (Oñatibia, Aguiar, Cipriotti, & Troiano, 2010), exhibit lower root biomass than palatable species (Reyes, 2015). Although grasses and shrubs have a vertical root distribution that partially overlaps (Bucci et al., 2009; Cipriotti, Aguiar, Wiegand, & Paruelo, 2014; Leva, Aguiar, & Oesterheld, 2009), the low abundance of grasses with high palatability in the site with high livestock pressure would allow shrubs to explore shallow soil layers with little competition for water resources from the grasses. On the other hand, when grazing intensity is low, the high abundance of relatively shallow roots of palatable grasses will allow the shrubs to tap deeper water resources. The 37% of ET was derived from water lifted by deeper roots in the site with the low grazing intensity. On the other hand, in the high grazing intensity site, the soil water was obtained mainly from the first 100 cm of the profile (>80% of total water use) and only a 19% from the deepest soil layers.

#### 4.4 | Effects on SWS

In addition to modify the depth of plant water uptake in the soil profile, high grazing intensity increased SWS despite the higher water consumption. In contrast to the effect of grazing in other ecosystems (e.g., Gan, Peng, Peth, & Horn, 2012; Zhao et al., 2007, 2010), the presence of livestock in this Patagonian steppe does not appear to have a negative impact on soil water availability as long as the herbivore pressure is not extremely high (e.g., 0.6 sheep per hectare for paddocks in the study region). To explain why the sites subjected to relatively high grazing pressure exhibited larger SWS than the sites with relatively low grazing pressure, despite its higher soil impedance and thus lower infiltration and more rapid evaporation from the soil surface, we proposed three alternative hypotheses. In the first place, the lower root density below 100 cm in the site with high grazing site can reduce deep drainage. It is generally assumed that little or no deep drainage occurs in arid and semiarid ecosystems; however, substantial deep drainage can occur in ecosystems where precipitation is concentrated in winter, such as in the study area. For this ecosystem, water balance models indicate that deep drainage can account for about 10% of the total precipitation (Aguiar et al., 1996; Paruelo & Sala, 1995). A 5% more roots below 100 cm in the low intensity grazing site could enhance the downward movement of water across the bottom of the rooting zone (deep drainage; Seyfreid et al., 2005), resulting in lower SWS compared to sites with high grazing intensity. Other plausible explanation for such apparent inconsistency between ET and SWS can be attributable to a larger water redistribution via stemflow to deep soil layers along root channels (Pressland, 1976; Martinez-Meza & Whitford, 1996), after canopy interception, mostly during large rain events. This mechanism would be the main pathway for water entry into the soil in the

site with 42% more shrubs. Although these differences in shrub cover were no significant between grazing intensity sites, the proportion of shrub or grasses was higher in the high grazing intensity site, which allowed us to hypothesize this. Net water recharge during winter (May to September) was 10 mm larger in the high grazing site than in the low grazing site, which provides some support to this hypothesis. The lower amount of standing dead material covering the ground in the high intensity grazing site can be another plausible explanation to the differences in SWS across sites. We are assuming that a decrease in dead biomass on the soil surface will increase infiltration, considering that less water will be held by the standing dead biomass, which contributes to evaporation, and thus, it is available for infiltration.

Designed to move livestock on a predetermined schedule through a sequence of fence paddocks, rotational grazing schemes were promoted few decades ago as a new approach for managing extensive grazing systems. These systems however did not reliably increased plant or livestock production in arid and semiarid rangelands (e.g., Briske et al., 2008; O'Reagain & Turner, 1992). From a sustainable management point of view, we suggest that increasing the number of permanent water sources and thus spreading the sheep in the paddock can enhance the stocking rate of livestock while maintaining water storage in the entire soil profile and could represent a better alternative method than rotational grazing.

## 5 | CONCLUSIONS

Grazing affected ET and its partitioning into T and E for the different plant functional groups in the Patagonian steppe. High shrub cover and high  $G_c$  at the beginning of the growing period increased the ET and T or ET partitioning in the heavily grazed site. Changes in  $G_c$  suggest that grazing modified the structure of canopy and its response to environmental factors, which led to higher  $G_c$ , when soil moisture was abundant and air saturation deficit, and temperatures were relatively low. Grazing pressure changed the patterns of belowground biomass allocation, which modified the soil water distribution and storage as well as the depth of water extraction by roots. Grazing intensity as it occurs in the study site closer to the water source increased the ET but did not result in a trade-off between water loss and water storage. Increasing shrub cover and enhancing the degree of coupling between the vegetation and the atmosphere appears to be a compensatory response to grazing. Our results suggest that grazing pressure results in a strong regulation of water losses in the high grazing intensity site under dry conditions. This study further reinforces the need to assess simultaneously multiple environmental and plant factors at different levels of resolutions, from plants to ecosystems, for understanding regulatory process of grazing effects on hydrological processes.

## ACKNOWLEDGEMENTS

This work was partially supported by ANPCyT-FONCyT through PICT projects (2008-1202; 2010-0960; 2013-2426) and a doctoral fellowship for D. Pereyra. We thank the Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) for allowing us the access to the Rio Mayo Experimental Field. This work complies with the Argentinean Law.

## CONFLICT OF INTEREST

We have no conflict of interests to declare.

## REFERENCES

- Adler, P. B., Milchunas, D. G., Sala, O. E., Burke, I. C., & Lauenroth, W. K. (2005). Plant traits and ecosystem grazing effects: Comparison of US sagebrush steppe and Patagonian steppe. *Ecological Applications*, *15*, 774–792.
- Aguiar, M. R., Paruelo, J. M., Sala, O. E., & Lauenroth, W. K. (1996). Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: An example from the Patagonian steppe. *Journal of Vegetation Science*, *7*, 381–390.
- Aguiar, M. R., & Sala, O. E. (1998). Interactions among grasses, shrubs, and herbivores in Patagonian grass-shrub steppes. *Ecología Austral*, *8*, 201–210.
- Archer, S. R. (2010). In J. T. Toit, R. Kock, & J. C. Deutsch (Eds.), *Rangeland conservation and shrub encroachment: New perspectives on an old problem*. *Wild rangelands: Conserving wildlife while maintaining livestock in semi-arid ecosystems* (pp. 53–97). Chichester, UK: John Wiley and Sons Ltd.
- Asner, G. P., Elmore, A. J., Olander, L. P., Martin, R. E., & Harris, A. T. (2004). Grazing systems, ecosystem response, and global change. *Annual Review of Environment Research*, *29*, 261–299.
- Bai, W., Fang, Y., Zhou, M., Xie, T., Li, L., & Zhang, W.-H. (2015). Heavily intensified grazing reduces root production in an Inner Mongolia temperate steppe. *Agriculture, Ecosystem & Environment*, *200*, 143–160.
- Baldocchi, D. D., Luxmoore, R. J., & Hatfield, J. L. (1991). Discerning the forest from the trees: An essay on scaling canopy stomatal conductance. *Agricultural and Forest Meteorology*, *54*, 197–226.
- Borrelli, P. (2001). Producción animal sobre pastizales naturales. In *Ganadería sustentable en la Patagonia Austral* (pp. 129–159). Buenos Aires, Argentina: INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria), Centro Regional Patagonia Sur.
- Bremer, D. J., Auen, L. M., Ham, J. M., & Owensby, C. E. (2001). Evapotranspiration in a prairie ecosystem: Effects of grazing by cattle. *Agronomy Journal*, *93*, 338–348.
- Briske D. D., Derner J. D., Brown J. R., Fuhlendorf S. D., Teague W. R., Havstad K. M., ... Willms W. D. (2008). Rotational grazing on rangelands: Reconciliation of perception and experimental evidence. *Rangeland Ecology and Management*, *61*(1): 3–17.
- Bucci, S. J., Scholz, F. G., Goldstein, G., & Meinzer, F. C. (2009). Soil water availability as determinant of the hydraulic architecture in Patagonian woody species. *Oecologia*, *160*, 631–641.
- Bucci, S. J., Scholz, F. G., Iogna, P. A., & Goldstein, G. (2011). Economía de agua de especies arbustivas de la Estepa Patagónica. *Ecología Austral*, *21*, 43–60.
- Bucci, S. J., Scholz, F. G., Peschiutta, M. L., Arias, N. S., Meinzer, F. C., & Goldstein, G. (2013). The stem xylem of Patagonian shrubs operates far from the point of catastrophic dysfunction and is additionally protected from drought-induced embolism by leaves and roots. *Plant, Cell & Environment*, *36*, 2163–2174.
- Cesa, A., & Paruelo, J. M. (2011). Changes in vegetation structure induced by domestic grazing in Patagonia (Southern Argentina). *Journal of Arid Environment*, *75*, 1129–1135.
- Chen, Y., Lee, G., Lee, P., & Oikawa, T. (2007). Model analysis of grazing effect on above-ground biomass and above-ground net primary production of a Mongolian grassland ecosystem. *Journal of Hydrology*, *333*, 150–160.
- Cipriotti, P. A., Aguiar, M. R., Wiegand, T., & Paruelo, J. M. (2014). A complex network of interactions controls coexistence and relative abundances in Patagonian grass-shrub steppes. *Journal of Ecology*, *102*, 776–788.
- Cipriotti, P. A., & Aguiar, M. R. (2005). Interspecific competition interacts with the spatial distribution of a palatable grass to reduce its recruitment. *Rangeland Ecology & Management*, *58*, 393–399.
- Cristiano, P. M., Pereyra, D. A., Bucci, S. J., Madanes, N., Scholz, F. G., & Goldstein, G. (2016). Remote sensing and ground-based measurements of evapotranspiration in an extreme cold Patagonian desert. *Hydrological Processes* doi: doi:10.1002/hyp.10934
- Day, T. A., & Detling, J. K. (1994). Water relations of *Agropyron smithii* and *Bouteloua gracilis* and community evapotranspiration following long-term grazing by prairie dogs. *The American Midland Naturalist*, *132*, 381–392.
- Denmead, O. T., Dunin, F. X., Wong, S. C., & Greenwood, E. A. N. (1993). Measuring water use efficiency of eucalypt trees with chambers and micrometeorological technique. *Journal of Hydrology*, *150*, 649–664.
- Frank, A. B. (2003). Evapotranspiration from northern semi-arid grasslands. *Agronomy Journal*, *95*, 1504–1509.
- Gan, L., Peng, X., Peth, S., & Horn, R. (2012). Effects of grazing intensity on soil thermal properties and heat flux under *Leymus chinensis* and *Stipa grandis* vegetation in Inner Mongolia, China. *Soil and Tillage Research*, *118*, 147–158.
- Golluscio, R. A., Austin, A. T., García Martínez, G., González-Polo, M., Sala, O. E., & Jackson, R. B. (2009). Sheep grazing decreases organic carbon and nitrogen pools in the Patagonian steppe: Combination of direct and indirect effects. *Ecosystems*, *12*, 686–697.
- Golluscio, R. A., Bottaro, H. S., & Oesterheld, M. (2015). Controls of carrying capacity: Degradation, primary production, and forage quality effects in a Patagonian steppe. *Rangeland Ecology and Management*, *68*, 266–275.
- Golluscio, R. A., Deregibus, V. A., & Paruelo, J. M. (1998). Sustainability and range management in the Patagonian steppes. *Ecología Austral*, *8*, 265–284.
- Huxman, T. E., Wilcox, B. P., Breshears, D. D., Scott, R. L., Snyder, K. A., Small, E. E., ... Jackson, R. B. (2005). Ecohydrological implications of woody plant encroachment. *Ecology*, *86*, 308–319.
- Jarvis, P. G., & McNaughton, K. G. (1986). Stomatal control of transpiration. Eds. A Mcfadyen and DE ford. *Advances in Ecological Research*, *15*, 1–49.
- Ketzer, B., Liu, H., & Bernhofer, C. (2008). Surface characteristics of grasslands in Inner Mongolia as detected by micrometeorological measurements. *International Journal of biometeorology*, *52*, 563–574.
- Lange, R. T. (1969). The piosphere: Sheep track and dung patterns. *Journal of Range Management*, *22*, 396–400.
- Lange, R. T., & Willcocks, M. C. (1978). The relation between sheep-time spent and egesta accumulated within an arid zone paddock. *Australian Journal of Experimental agricultural and Animal Husbandry*, *18*, 764–767.
- Larreguy, C., Carrera, A. L., & Bertiller, M. B. (2014). Effects of long-term grazing disturbance on the belowground storage of organic carbon in the Patagonian Monte, Argentina. *Journal of Environment Management*, *134*, 47–55.
- Leva, P. E., Aguiar, M. R., & Oesterheld, M. (2009). Underground ecology in a Patagonian steppe: Root traits permit identification of graminoid species and classification into functional types. *Journal of Arid Environment*, *73*, 428–434.
- Lezama, F., Baeza, S., Altesor, A., Cesa, A., Chaneton, E. J., & Paruelo, J. M. (2013). Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science*, *25*, 8–21.
- Li, S. G., Asanuma, J., Kotani, A., Davaa, G., & Oyunbaatar, D. (2007). Evapotranspiration from a Mongolian steppe under grazing and its environmental constraints. *Journal of Hydrology*, *333*, 133–143.
- Li, S. G., Harazono, Y., Oikawa, T., Zhao, H. L., He, Z. Y., & Chang, X. (2000). Grassland desertification by grazing and the resulting micrometeorological changes in Inner Mongolia. *Agricultural and Forest Meteorology*, *102*, 125–137.
- Li, Y., Fan, J., Hu, Z., Shao, Q., Zhang, L., & Yu, H. (2015). Influence of land use patterns on evapotranspiration and its components in a temperate grassland ecosystem. *Advances in Meteorology*. doi:10.1155/2015/452603



- Lu, N., Chen, S., Wilske, B., Sun, G., & Chen, J. (2011). Evapotranspiration and soil water relationships in a range of disturbed and undisturbed ecosystems in the semi-arid Inner Mongolia, China. *Journal of Plant Ecology*, 4, 49–60.
- Martinez-Meza, E., & Whitford, W. G. (1996). Stemflow, throughfall and channelization of stemflow by roots in three Chihuahuan desert shrubs. *Journal of Arid Environments*, 32, 271–287.
- Meinzer, F. C., Brooks, J. R., Bucci, S. J., Goldstein, G., Scholz, F. G., & Warren, J. M. (2004). Converging patterns of uptake and hydraulic redistribution of soil water in contrasting woody vegetation types. *Tree Physiology*, 24, 919–928.
- Milchunas, D. G., & Lauenroth, W. K. (1993). Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monograph*, 6, 327–366.
- Mitchell, P. J., Veneklass, E. J., Lambers, H., & Burgess, S. S. O. (2008). Using multiple trait associations to define hydraulic functional types in plant communities of South-Western Australia. *Oecologia*, 158, 385–397.
- Monteith, J. L., & Unsworth, M. H. (1990). *Principles of environmental physics* (2nd ed.) (pp. 291). London: Edward Arnold.
- Morton, J. D., & Baird, D. B. (1990). Spatial distribution of dung patches under sheep grazing. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 33, 285–294.
- Oñatibia, G. R. (2013). Efectos y respuestas al pastoreo selectivo doméstico sobre plantas, poblaciones y ecosistemas pastoriles áridos (MSc thesis). University of Buenos Aires.
- Oñatibia, G. R., & Aguiar, M. R. (2016). Continuous moderate grazing management promotes biomass production in Patagonian arid rangelands. *Journal of Arid Environments*, 125, 73–79.
- Oñatibia, G. R., Aguiar, M. R., Cipriotti, P. A., & Troiano, F. (2010). Individual plant and population biomass of dominant shrubs in Patagonian grazed fields. *Ecología Austral*, 20, 269–279.
- Oñatibia, G. R., Aguiar, M. R., & Semmartin, M. (2015). Are there any trade-offs between forage provision and the ecosystem service of C and N storage in arid rangelands? *Ecological Engineering*, 77, 26–32.
- O'Reagain, P. J., & Turner, J. R. (1992). An evaluation of the empirical basis for grazing management recommendations for rangeland in southern Africa. *Journal of the Grassland Society of Southern Africa*, 9(1), 38–49.
- Paruelo, J. M., & Sala, O. E. (1995). Water losses in the Patagonian steppe: A modeling approach. *Ecology*, 76, 510–520.
- Perelman, S. B., León, R. J. C., & Bussacca, J. P. (1997). Floristic changes related to grazing intensity in a Patagonian shrub steppe. *Ecography*, 20, 400–406.
- Phillips, N., & Oren, R. (1998). A comparison of daily representations of canopy conductance based on two conditional time-averaging methods and the dependence of daily conductance on environmental factors. *Annals of Forest Science*, 55, 217–235.
- Pieruschka, R., Huber, G., & Berry, J. A. (2010). Control of transpiration by radiation. *Proceeding of National Academy of Science of United State of America*, 107, 13372–13377.
- Pressland, A. J. (1976). Soil moisture redistribution as affected by throughfall and stemflow in an arid zone shrub community. *Australian Journal of Botany*, 24, 641–649.
- Reyes, F. (2015). Zone of influence overlapping of perennial grasses roots. Controls in the Patagonian steppe. PhD thesis. University of Buenos Aires.
- Rodríguez, M. V., Bertiller, M. B., & Sain, C. L. (2007). Spatial patterns and chemical characteristics of root biomass in ecosystems of the Patagonian Monte disturbed by grazing. *Journal of Arid Environments*, 70, 137–151.
- Sasaki, T., Okayasu, T., Takeuchi, K., Jamsran, U., & Jadambaa, S. (2005). Patterns of floristic composition under different grazing intensities in Bulgan, South Gobi, Mongolia. *Grassland Science*, 51, 235–242.
- Schlesinger, W., & Jasechko, S. (2014). Transpiration in the global water cycle. *Agricultural and Forest Meteorology*, 189–190, 115–117.
- Schlesinger, W. H., Reynolds, J., Cunningham, G. L., Huenneke, L. F., Jarrell, W. M., Virginia, R. A., & Whitford, W. G. (1990). Biological feedbacks in global desertification. *Science*, 247, 1043–1048.
- Scholz, F. G., Bucci, S. J., Arias, N. S., Meinzer, F. C., & Goldstein, G. (2012). Osmotic and elastic adjustments in cold desert shrubs differing in rooting depth: Coping with drought and subzero temperatures. *Oecologia*, 170, 885–897.
- Scholz, F. G., Bucci, S. J., Hoffmann, W. A., Meinzer, F. C., & Goldstein, G. (2010). Hydraulic lift in a neotropical savanna: Experimental manipulation and model simulations. *Agricultural and Forest Meteorology*, 150, 629–639.
- Seyfried, M. S., Schwinning, S., Walvoord, M. A., Pockman, W. T., Newman, B. D., Jackson, R. B., & Phillips, F. M. (2005). Ecohydrological control of deep drainage in semiarid regions. *Ecology*, 86, 277–287.
- Stewart, J. B., & Verma, S. B. (1992). Comparison of surface fluxes and conductance at two contrasting sites within the FIFE area. *Journal of Geophysics Research*, 97, 18623–18628.
- Szeicz, G., Endrodi, G., & Tajchman, S. (1969). Aerodynamic and surface factors in evaporation. *Water Resource Research*, 5, 380–394.
- Verón, S. R., Paruelo, J. M., & Oesterheld, M. (2011). Grazing-induced losses of biodiversity affect the transpiration of an arid ecosystem. *Oecologia*, 165, 501–510.
- von Müller, A. R., Cingolani, A. M., Vaieretti, M. V., & Renison, D. (2012). Estimation of localized cattle stocking rate from dung frequency in a mountain grassland. *Ecología Austral*, 22, 178–187.
- Wang, L., Good, S. P., & Caylor, K. K. (2014). Global synthesis of vegetation control on evapotranspiration partitioning. *Geophysics Research Letters*, 41, 6753–6757.
- Wang, L., Liu, H., Ketzer, B., Horn, R., & Bernhofer, C. (2012). Effect of grazing intensity on evapotranspiration in the semiarid grasslands of Inner Mongolia, China. *Journal of Arid Environments*, 83, 15–24.
- Wang, L., Liua, H., & Bernhofer, C. (2016). Grazing intensity effects on the partitioning of evapotranspiration in the semiarid typical steppe ecosystems in Inner Mongolia. *Journal of Climatology*. doi:10.1002/joc.4622
- Wilcox, B. P., & Thurow, T. L. (2006). Emerging issues in rangeland ecohydrology—Introduction. *Hydrological Proceeding*, 20, 3155–3158.
- Yang, F. L., & Zhou, G. S. (2011). Characteristics and modeling of evapotranspiration over a temperate desert steppe in Inner Mongolia, China. *Journal of Hydrology*, 396, 139–147.
- Zhao, Y., Peth, S., Horn, R., Krummelbein, J., Ketzer, B., Gao, Y., ... Peng, X. (2010). Modeling grazing effects on coupled water and heat fluxes in Inner Mongolia grassland. *Soil and Tillage Research*, 109, 75–86.
- Zhao, Y., Peth, S., Krummelbein, J., Horn, R., Wang, Z., Steffens, M., ... Peng, X. (2007). Spatial variability of soil properties affected by grazing intensity in Inner Mongolia grassland. *Ecological Modelling*, 205, 241–254.

**How to cite this article:** Pereyra DA, Bucci SJ, Arias NS, et al. Grazing increases evapotranspiration without the cost of lowering soil water storages in arid ecosystems. *Ecohydrology*. 2017;10:e1850. <https://doi.org/10.1002/eco.1850>