

Impactos ecológicos del ganado extensivo en bosques de coihue

María-Victoria Piazza ^{1, 2*}, Lucas A. Garibaldi ³, Thomas Kitzberger ⁴ y Enrique J. Chaneton ¹

¹ Universidad de Buenos Aires, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Instituto de Investigaciones Fisiológicas y Ecológicas Vinculadas a la Agricultura (IFEVA), Facultad de Agronomía, Buenos Aires.

² Universidad de Buenos Aires, Facultad de Agronomía, Cátedra de Dasonomía, Buenos Aires.

³ Instituto de Investigaciones en Recursos Naturales, Agroecología y Desarrollo Rural (IRNAD) Sede Andina, Universidad Nacional de Río Negro, CONICET, Mitre 630, S. C. de Bariloche.

⁴ Laboratorio Ecotono, Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA), CONICET y Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche.

* correo electrónico: victoriapiazza@gmail.com

Resumen

Este proyecto investigó algunos de los impactos asociados con la presencia histórica de ganado bovino en bosques nativos de coihue (*Nothofagus dombeyi*) del norte de la Patagonia Andina. Para ello se compararon sitios apareados que fueron ocupados por ganado o permanecieron libres de ganado por más de 50 años, a lo largo de un gradiente regional de humedad. La cobertura del sotobosque fue reducida a la mitad en presencia de ganado extensivo, mientras que la composición de especies se diferenció un 60-90% entre sitios con y sin ganado. Los cambios florísticos más notables se observaron en el extremo más húmedo del gradiente. La presencia de ganado alteró las condiciones microambientales; aumentó la radiación solar que atravesó el sotobosque y la densidad aparente del suelo, mientras que redujo la actividad microbiana. Además, el pastoreo retardó la descomposición y el reciclado de nitrógeno de la hojarasca del sotobosque. Estos cambios reflejaron el impacto selectivo del ganado en la composición y diversidad de especies, lo que determinó una reducción de la calidad de la hojarasca disponible para la biota del suelo. En conclusión, la presencia de ganado extensivo reduce la biodiversidad estructural y florística del bosque, lo cual tiene consecuencias importantes para el funcionamiento del ecosistema.

Abstract

The present study assessed the impacts generated by the long-term presence of domestic cattle in native evergreen forests (*Nothofagus dombeyi*) of the northern Patagonian Andes, Argentina. We compared paired sites that were historically used by or remained free of livestock for more than 50 years along a regional moisture gradient. Understory plant cover was reduced by livestock to half the cover in control sites, while species composition differed by 60-90% between browsed and unbrowsed forests. Floristic change was greatest towards the moister end of the regional gradient. Micro-environmental conditions were also altered; livestock presence increased sunlight penetration through the understory, led to greater soil compaction, and reduced soil microbial activity. In addition, livestock herbivory decelerated decomposition and nitrogen turnover in the litter produced by understory species. These changes reflected the selective impact of cattle browsing on understory species composition and diversity, and a concomitant decrease in the quality of leaf litter available to soil biota. We conclude that livestock disturbance reduces forest structural and floristic biodiversity, and has significant consequences on ecosystem functioning.



Contribución al Parque Nacional Nahuel Huapi

Este proyecto documentó los impactos generados por la presencia histórica de ganado bovino sobre aspectos de la biodiversidad vegetal y el funcionamiento de bosques maduros de coihue. Esta información de base nos permitiría ahora explorar cómo con el manejo puede intentar “revertir” esos cambios y hacer que los bosques conserven las propiedades que tenían antes de su introducción. El ramoneo por herbívoros domésticos produce la simplificación estructural y la pérdida de diversidad del sotobosque, y reduce las tasas de descomposición y el reciclado de nutrientes de la hojarasca. Se verificó que estos efectos ocurren a través de un amplio gradiente regional de condiciones climáticas. Sin embargo, algunos indicios sugieren que un manejo adecuado del ganado, que incluya periodos de descanso acordes a la dinámica del sistema o exclusión de determinadas áreas bien conservadas, podría desacelerar la degradación del bosque. Dicho manejo debería considerar la susceptibilidad de los hábitats y de los diferentes componentes del bosque que determinan su funcionamiento.

Introducción

La presencia de ganado vacuno en los bosques del Parque Nacional Nahuel Huapi (PNNH) lleva casi un centenar de años. Estos herbívoros domésticos no sólo sustentan una actividad económica y cultural que es vital para muchos pobladores, sino que además se han transformado en actores importantes del ecosistema. Esta premisa, sin embargo, demanda mayor evidencia científica acerca de los impactos que el ganado tiene sobre la biodiversidad y el funcionamiento del bosque. Conocer la magnitud de esos efectos a través de un rango de condiciones ambientales permitirá establecer una línea de base para orientar la toma de decisiones sobre el manejo de la ganadería en la región, sin perder de vista el objetivo primario de conservar el capital biológico de los bosques nativos.

Los efectos inmediatos del ganado vacuno son fácilmente reconocibles; por ejemplo, la remoción de partes vegetales por ramoneo, el consumo preferencial de ciertas especies, la deposición de deyecciones en el suelo o el pisoteo generado por el tránsito frecuente. Sin embargo, no es tan sencillo determinar las consecuencias de esas actividades a largo plazo, especialmente cuando no está claro cómo se vería el bosque en ausencia de estos herbívoros. En la actualidad, es difícil encontrar dentro del PNNH áreas de bosque nativo, relativamente extensas y accesibles, que no hayan sido utilizadas por el ganado en décadas recientes. Esto implica la necesidad de buscar sitios de referencia apropiados (es decir, áreas definidas por la ausencia histórica de bovinos) que sirvan para inferir los efectos que el uso ganadero extensivo genera en la composición, estructura y funcionamiento de los bosques. Por otro lado, aún los bosques dominados por una sola especie arbórea son heterogéneos, por ejemplo en la composición del sotobosque, lo cual refleja la gran variación ambiental que caracteriza a la región Andino-Patagónica. Esta diversidad sugiere que los efectos del ganado sobre la vegetación y el ecosistema podrían variar según el hábitat considerado, y que algunos bosques serían más susceptibles al disturbio generado por el ganado.

En este artículo presentamos resultados de un proyecto orientado a examinar las consecuencias ecológicas de la ganadería bovina extensiva en bosques de coihue (*Nothofagus dombeyi*) situados a lo largo de un amplio gradiente regional de humedad ambiental. El estudio partió de la hipótesis que la presencia histórica de ganado altera el funcionamiento del ecosistema a través de los cambios que estos herbívoros producen en la composición de especies y en las condiciones micro-ambientales. Además, anticipamos que estos efectos serían más evidentes en los bosques más húmedos. En particular, nos concentramos en el impacto de los herbívoros sobre procesos críticos que ocurren en la interface suelo-vegetación, como es la descomposición de hojarasca. Con ese fin, en cinco bosques del PNNH con diferentes niveles de precipitaciones, estudiamos sitios con historia prolongada de disturbio por ganado extensivo y los comparamos con sitios próximos que permanecieron libres de ganado por más de 50 años. Por lo tanto, nuestros resultados ilustran efectos del pastoreo que se manifiestan a mediano o largo plazo.

Los bosques de coihue y sus herbívoros

El proyecto se llevó a cabo en bosques a lo largo de un gradiente de precipitaciones de 1500 a 2800 mm/año, representando parte de la variabilidad ambiental de los bosques de coihue (*Nothofagus dombeyi*) de la región (Figura 1). El dosel principal de los sitios de estudio está dominado por coihues de más de 30 m de alto y una edad >200

años, todos situados a 800-900 m.s.n.m de elevación. El ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*) es la especie subdominante en el dosel intermedio, siendo más frecuente en los sitios más secos. Los bosques más húmedos presentan algunas especies representativas de la Selva Valdiviana como maitén (*Maytenus magellanica*), canelo (*Drimys winteri*) y tineo (*Weinmannia trichosperma*). El sotobosque suele estar dominado por caña colihue (*Chusquea culeou*). Se desarrollan también otras especies de árboles bajos, diversos arbustos, helechos y hierbas. El principal herbívoro ungulado nativo de estos bosques maduros es el pequeño pudú (*Pudu pudu*), cuya densidad actual es extremadamente baja y se estima que cayó drásticamente desde la llegada de los colonos europeos a fines del siglo XIX. Otros herbívoros nativos como el huemul (*Hippocamelus bisulcus*) y el guanaco (*Lama guanicoe*), suelen habitar áreas más abiertas. Herbívoros exóticos como el ciervo colorado (*Cervus elaphus*) y el jabalí (*Sus scrofa*) fueron introducidos en la región para caza deportiva, pero se naturalizaron rápidamente y se están expandiendo. Señales de actividad de estas especies

fueron encontradas en la mayoría de los sitios estudiados. Se seleccionaron áreas donde su presencia no fuera importante, y a su vez se constató que los rastros estuvieran presentes en cada uno de los pares de bosques evaluados, por lo que el impacto de estos animales sería similar en las áreas con y sin ganado. Los primeros indicios del ganado doméstico aparecen con la llegada de los colonos hace 400 años, con el uso del caballo y el movimiento de ganado por indígenas. Hacia mediados del siglo XX la ganadería bovina representaba la principal actividad de los pobladores. Se estima que en la actualidad el ganado vacuno está presente en el 60% del área del PNNH. La densidad estimada de ganado en las zonas donde se realizó este trabajo es menor a 0,1 vacas/ha, aunque también existe abundante ganado asilvestrado en los bosques altamente difícil de cuantificar. El ganado bovino suele ocupar zonas altas del paisaje en los meses cálidos ("veranadas") y zonas más bajas en los meses fríos ("invernadas"). Los bosques de coihue son mayormente utilizados como sitios de invernada. Si bien el ganado pastorea sobre el ralo tapiz herbáceo del suelo, en estos bosques los vacunos también ramonean intensamente el estrato arbustivo.

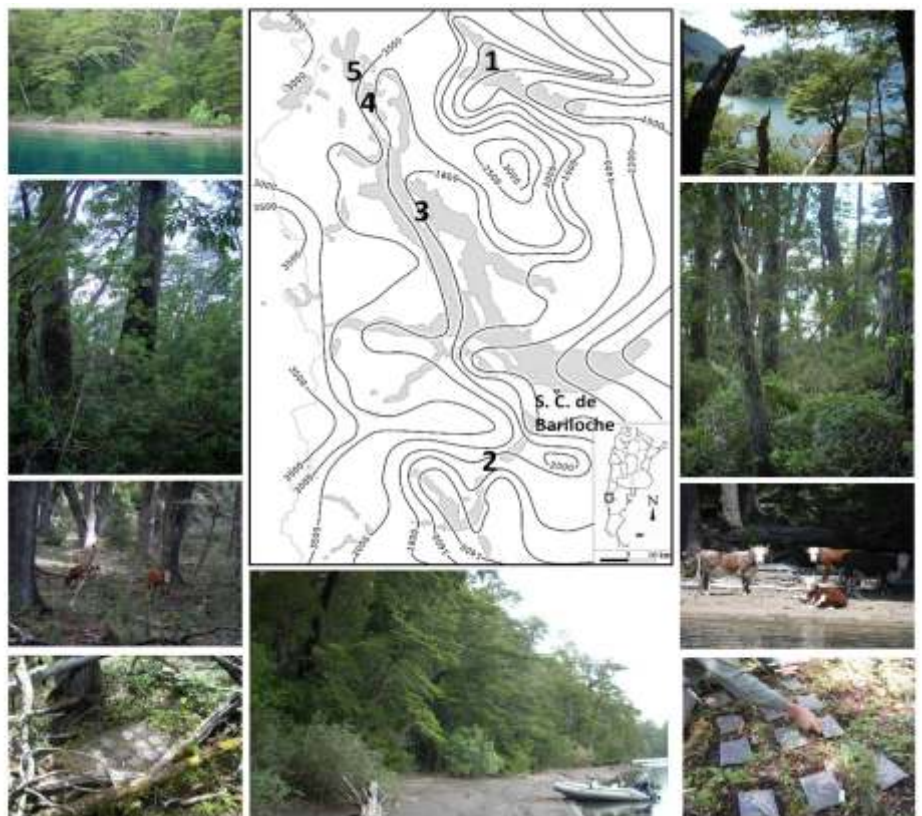


Figura 1. Centro: Mapa con la ubicación de los sitios de estudio en el Bosque Andino Patagónico, Parque Nacional Nahuel Huapi, Río Negro - Neuquén. Las áreas pintadas marcan los diferentes lagos de la región, y las líneas y números azules representan las isohietas Barros y col. (1983). Los números grandes indican los bosques de coihue, en orden creciente del índice de humedad, siendo 1 el de menor y 5 el de mayor humedad (relación PMA/ETP).. En cada par se seleccionó un área con y otra sin presencia histórica de ganado bovino. En el margen inferior derecho del mapa se muestra la ubicación geográfica, la escala y orientación. Las fotos corresponden a los sitios de estudio con mayor (izquierda) o menor (derecha) humedad ambiental, y los experimentos de descomposición que se instalaron en los mismos. Para mayor precisión en la ubicación de los sitios consultar el enlace: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112716300019>.

Diseño del estudio

En verano de 2010, seleccionamos cinco bosques maduros de coihue a lo largo de una transecta NO-SE de 90 km de largo (Fig. 1). En cada bosque se seleccionaron sitios lo más cercanos posibles que representaran dos condiciones de uso de la tierra, en términos de la presencia o ausencia histórica (>50 años) de ganado extensivo. El diseño estuvo limitado por la disponibilidad y ubicación geográfica de los sitios libres de pastoreo bovino. Se seleccionaron cuidadosamente cinco áreas donde el acceso al ganado fuera impedido por barreras naturales (tres bosques) o bien hubiera estado restringido por el manejo (dos bosques). Estos bosques están situados a diferente distancia desde la Cordillera de los Andes (meridiano 72°) y por lo tanto reciben diferente cantidad de precipitación anual (Fig. 1). Además, para cada bosque con un sitio libre de ganado se seleccionó un área próxima de tamaño equivalente, pero que hubiera estado sujeto al uso por ganado extensivo por los últimos 50 años o más. La historia de uso de los sitios se corroboró con investigadores locales, autoridades del Parque y pobladores, y se confirmó por la observación de rastros animales, heces y vegetación ramoneada. Los rodales de cada par de sitios ($n = 5$ bosques) fueron elegidos de modo de enfatizar el contraste por historia de pastoreo por ganado y minimizar diferencias en términos de precipitación, elevación, cobertura del dosel, influencia lacustre, disturbio por extracción de leña y presencia de ciervos o jabalíes. Ninguno de los sitios fue afectado por incendios de gran escala por más de 100 años.

Los sitios de estudio fueron ordenados a lo largo de un gradiente ambiental definido por el Índice de Humedad (IH) de las cinco zonas analizadas. El IH se calculó a partir de la precipitación media anual (PMA, mm/año) y la evapotranspiración potencial (ETP, mm/año) estimadas para los sitios de estudio, siendo $IH = PMA/ETP$. La temperatura media anual varió entre 7,7 °C en los bosques más húmedos y 9,5 °C en los bosques más secos; la humedad relativa del aire varió entre 67% en los bosques secos y 86% en los más húmedos (datos enero 2011–diciembre 2012). Los sitios de estudio conformaron así un gradiente de $IH = 2,7-4,6$. A medida que aumentó el IH del sitio, se registró una disminución del porcentaje de radiación solar que atravesó el sotobosque, aunque la cobertura del dosel principal no varió a lo largo del gradiente de humedad. En paralelo, se observó un incremento del contenido de humedad y una reducción de la densidad aparente (masa/volumen) del horizonte superior del suelo hacia el extremo más húmedo del gradiente. Asimismo, los reservorios (tn/ha) de carbono y nitrógeno orgánico en el suelo decrecieron hacia los sitios más húmedos, donde los suelos tienen menor desarrollo por la deposición frecuente de cenizas volcánicas.

Estructura del sotobosque y condiciones micro-ambientales

La presencia histórica de ganado bovino generó cambios importantes en la estructura y composición de la vegetación. El ganado extensivo redujo más de un 50% la cobertura del sotobosque, respecto de los sitios libres de ganado, evidenciando la vulnerabilidad de la flora local al consumo por el ganado vacuno (Fig. 2). Además, la cobertura del sotobosque en los sitios con ganado estuvo concentrada en un menor número de especies, lo que resultó en una caída del 30% en la equitatividad de la comunidad vegetal. La composición de especies también fue modificada por el ganado extensivo. Se registraron diferencias florísticas de 67–95% (tomando en cuenta la identidad y abundancia relativa de las especies) entre sitios con y sin presencia histórica de ganado. En conjunto, estos resultados indican cambios notables en la biodiversidad del bosque por acción del ganado extensivo. Sin embargo, la lista total de especies vegetales no fue mayormente alterada, ni se observó un incremento importante de especies exóticas. Es posible que la existencia de “refu-

gios” naturales dentro del bosque, por ejemplo asociados a troncos caídos y a diferencias en la micro-topografía, haya facilitado la persistencia de especies palatables en los sitios pastoreados. Esto enfatiza la importancia de la heterogeneidad micro-ambiental para la diversidad del bosque.

En cuanto a la composición de tipos funcionales de plantas, la presencia de ganado extensivo redujo un 74% la abundancia de árboles y arbustos de hojas tiernas, probablemente por su mayor susceptibilidad a ser consumidas (Fig. 3). Además, en las áreas húmedas donde la caña colihue fue abundante, la presencia de ganado redujo su cobertura en un 55%. Como consecuencia, se observó una mayor proporción de hierbas en los sitios pastoreados. Sin embargo, en contra de lo esperado, el ganado extensivo no promovió la expansión de arbustos de hojas duras o con espinas (ej. calafate y michay, *Berberis spp.*), y tampoco promovió en forma generalizada la colonización de hierbas, que están igualmente presentes en los bosques no disturbados por ganadería (Fig. 3). Estos cambios no ocurrieron a pesar que estas espe-

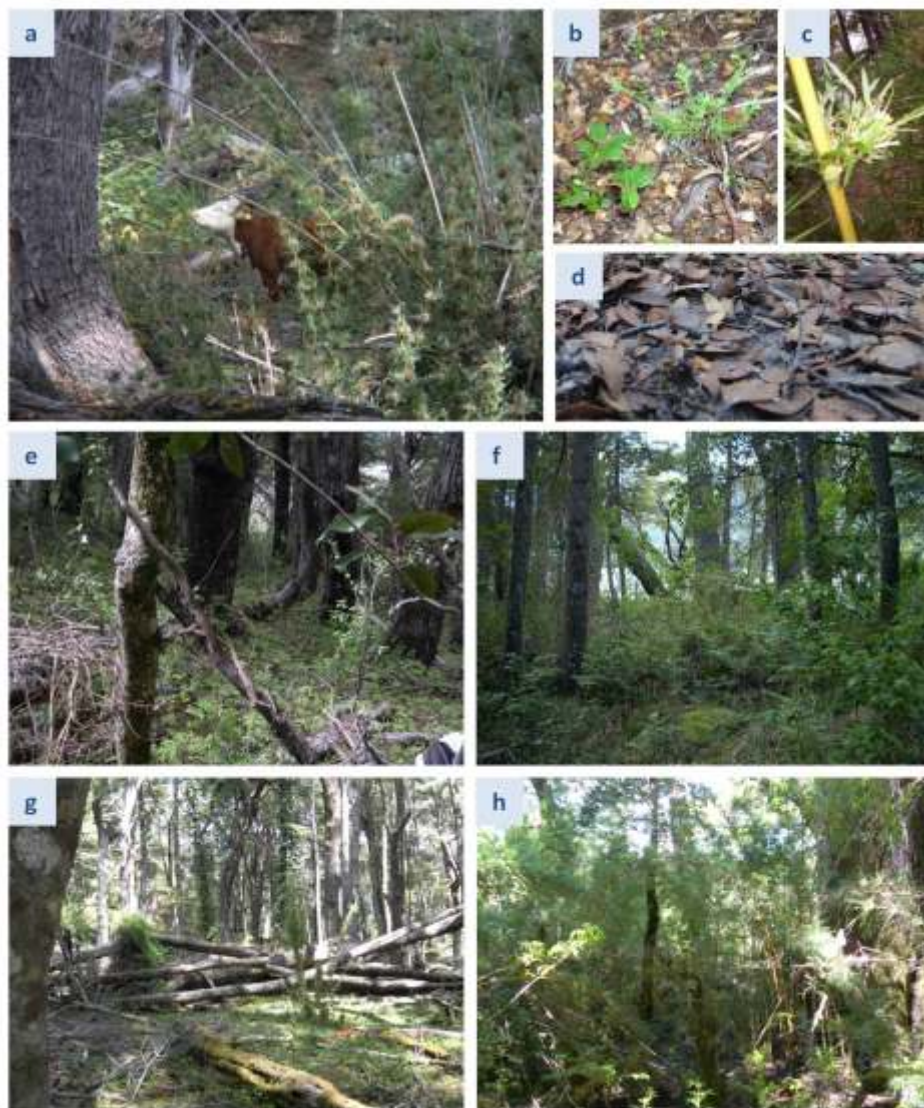


Figura 2. Cambios en la estructura y composición del sotobosque entre bosques nativos de coihue sin (a y c) y con (b y d) la influencia histórica del ganado extensivo. El ganado consume selectivamente algunas especies del sotobosque, como los renuevos de coihue y ciprés y la caña colihue. En consecuencia, cambia drásticamente la abundancia y composición de especies, y la estructura del sotobosque.

cies son menos consumidas por el ganado (exceptuando algunas especies de hierbas) y tendrían una ventaja relativa al ser liberadas de la competencia con especies más palatables. Es posible que la baja disponibilidad de luz en el sotobosque de rodales de coihue maduros limite la invasión y el crecimiento poblacional de plantas resistentes al pastoreo. La situación puede ser muy distinta en sitios donde el pastoreo se combina con otros disturbios antrópicos (ej. extracción de madera) o naturales (ej. caída de árboles añejos, incendios recientes) que generan grandes claros en el dosel del bosque.

La presencia de ganado extensivo modifica las condiciones micro-ambientales dentro del bosque. La fracción de radiación solar que atravesó el sotobosque fue tres veces mayor, mientras que la temperatura del suelo fue 1,6 °C más alta, en los bosques pastoreados que en sus pares libres de ganado. Dado que la cobertura del dosel arbóreo fue similar en bosques con y sin pastoreo, esas diferencias micro-climáticas pueden ser atribuidas a la destrucción parcial del sotobosque por el ganado extensivo. Asimismo, se observó un incremento significativo de la densidad aparente del horizonte superior del suelo (10 cm), lo cual indica mayor compactación asociada a la historia de uso ganadero extensivo.

¿Cómo varían los efectos del ganado con las condiciones del bosque?

Nuestro estudio reveló que muchos de los efectos del ganado ya mencionados se verificaron en todos los pares de sitios evaluados a lo largo del gradiente de humedad ambiental. Es decir que, en buena medida, la magnitud de los impactos ecológicos del pastoreo vacuno fue independiente de las condiciones ambientales del bosque. No obstante, hubo dos excepciones notables a este patrón. Por un lado, el grado de cambio en la densidad aparente del suelo inducido por el pastoreo extensivo dependió del contexto ambiental. La compactación del suelo registrada en los sitios con ganado, respecto de los sitios libres de ganado, varió desde sólo un 4% en los bosques más secos (Lago Traful) hasta 300% en los bosques más húmedos (Lago Espejo). Por otro lado, la abundancia y distribución de los tipos funcionales de plantas en el sotobosque reflejaron no sólo la susceptibilidad diferencial de las especies a la herbivoría, sino también la influencia de las condiciones del sitio en el desempeño de las plantas. Encontramos que las diferencias en la composición de especies entre rodales con y sin presencia de ganado fueron mayores en los bosques más húmedos, mientras que fueron difusas en los bosques más secos. En los bosques secos observamos mayor cantidad de especies compartidas entre los sitios con y sin ganado; en cambio, los bosques húmedos pastoreados fueron colonizados por especies exclusivas de sitios disturbados por ganado.

Los bosques libres de ganado se caracterizaron por sotobosques de leñosas con hojas tiernas, cuya composición específica varió a lo largo del gradiente de humedad ambiental. En los bosques más secos fueron más comunes el maqui (*Aristotelia chilensis*), la laura (*Schinus patagonica*) y la zarzaparrilla (*Ribes magellanicum*), junto a los renuevos de coihue y ciprés. Estas especies vieron reducida su abundancia, aunque no desaparecieron, en los sitios secos con ganado vacuno. Hacia el extremo húmedo del gradiente, el sotobosque libre de pastoreo estuvo dominado por la caña colihue (Figura 3a). Entre las acompañantes hubo un grupo diverso de leñosas de hojas tiernas como aramo (*Azara lanceolata*) y sauco del diablo (*Pseudopanax laetevirens*) y leñosas de hojas más duras como palo santo (*Dasyphyllum diacanthoides*), chauras (*Gaultheria spp.*) y luna blanca (*Myrceugenia chrysocarpa*). En los bosques húmedos la presencia de ganado redujo la cobertura de ese elenco de especies (Figura 3b), mientras que fueron conspicuas algunas hierbas como el perejil de campo (*Osmorhiza chilensis*) y la pegajosa (*Adenocaulon chilense*).

El ganado modifica el funcionamiento del ecosistema

Nuestra hipótesis inicial fue que la presencia histórica de ganado vacuno altera el reciclado de carbono y nutrientes que ocurre a través de la descomposición de la hojarasca depositada sobre el suelo. El ganado extensivo puede modificar la tasa de

descomposición de los detritos vegetales por dos vías principales: (i) por el cambio en la composición de especies del sotobosque, por ejemplo al promover especies de hojas duras, menos palatables; (ii) alterando las condiciones micro-ambientales que afectan la actividad de la biota del suelo que se encarga de degradar la materia orgánica muerta y reciclar los nutrientes minerales que utilizan las plantas. Mientras que el primero de estos procesos afectaría la descomposición de especies del sotobosque, el segundo tendría consecuencias también sobre la degradación de la hojarasca producida por coihue, la especie dominante del bosque. Para evaluar estas ideas, establecimos un experimento de descomposición de 2,5 años de duración, en el cual incubamos a campo muestras de hojarasca de especies del sotobosque y de coihue en los 10 rodales estudiados.

La medición de la cantidad de hojarasca (peso seco/m²) sobre el suelo del bosque no mostró diferencias entre sitios con y sin ganado. Sin embargo, la presencia de herbívoros domésticos modificó la composición de la hojarasca. El suelo de los bosques con ganado estuvo mayormente cubierto por hojas aportadas por el coihue (Figura 2d), siendo el aporte relativo de otras especies casi un 60% menor que en los bosques libres de ganado. Esta menor diversidad de la hojarasca que se deposita en bosques disturbados por ganado podría, a su vez, afectar la biodiver-

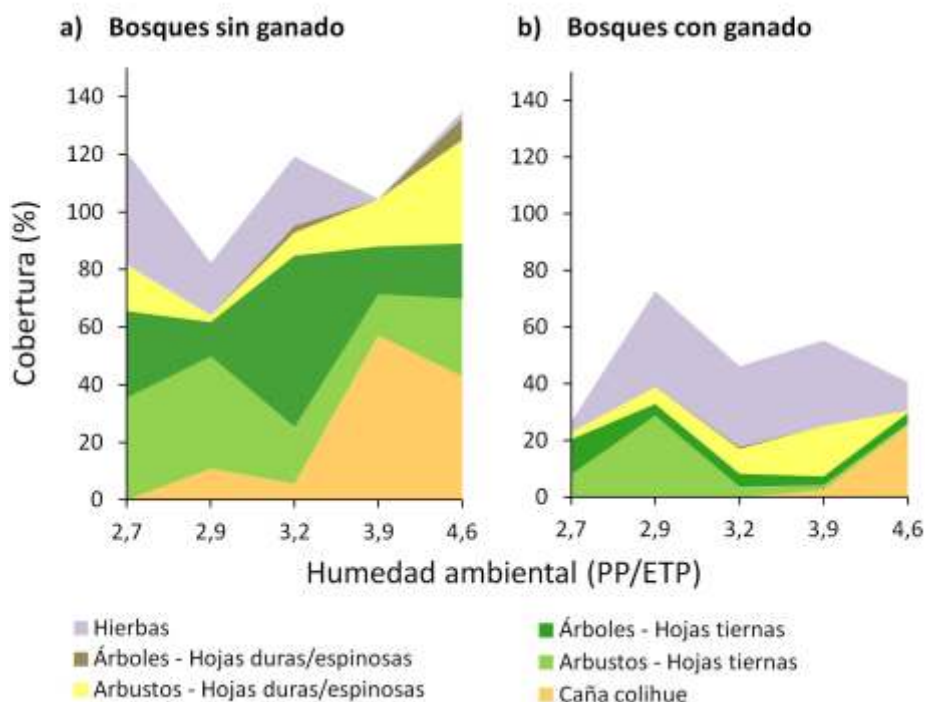


Figura 3. Cobertura de diferentes tipos funcionales de plantas en el sotobosque de rodales de coihue situados a lo largo de un gradiente regional de humedad dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi. Izquierda: sitios libres de ganado; Derecha: sitios con ganado vacuno.

sidad de la biota del suelo y su funcionalidad. Más aún, la hojarasca de los sitios pastoreados estuvo formada por especies de sotobosque con tejidos más duros (alta relación C:N) que aquella depositada en los sitios sin ganado. Es sabido que estas características foliares (dureza y %N) son determinantes de la "calidad" del sustrato orgánico para los descomponedores del suelo. En acuerdo con esas observaciones, encontramos que la tasa de descomposición de la hojarasca del sotobosque fue, en promedio para el gradiente regional, un 35% más lenta en sitios con ganado extensivo que en sitios sin ganado. Asimismo, los detritos de los sitios pastoreados retuvieron un 53% más nitrógeno que los detritos incubados en los sitios sin ganado, lo que indica una reducción de la velocidad de reciclado de nutrientes bajo pastoreo. Estos efectos fueron más notables en sitios con niveles intermedios de humedad ambiental. Cuando las mezclas de hojarasca de sitios con y sin ganado fueron incubadas en un ambiente homogéneo y controlado para aislar la influencia del ambiente de origen, se observaron los mismos resultados. En cambio, al incubar un sustrato común (hojas de coihue) en los sitios con y sin ganado, no observamos diferencias en la tasa de descomposición o reciclado de nitrógeno atribuible a la historia de pastoreo. Esto ocurrió a pesar de que la actividad de los microorganismos del suelo (estimada por la tasa de respiración potencial en laboratorio) fue un 68% menor en los sitios con ganadería que en los sitios libres de ganado.

En conjunto, estos resultados señalan que el cambio inducido por el pastoreo selectivo en la composición del sotobosque, que implica la reducción de especies con tejidos más fácilmente degradables por los descomponedores del suelo, sería el principal mecanismo por el cual la presencia de ganado desacelera el reciclado de carbono y nutrientes dentro del bosque. Sin embargo, no observamos diferencias en la cantidad de materia orgánica (tn/ha) almacenada en el suelo superficial de bosques con y sin ganado extensivo. Esto sugiere que otros factores como el aporte masivo de hojarasca por el dosel de coihue o las condiciones del sitio, incluyendo la edad del sustrato y el régimen de precipitación, estarían controlando el proceso de formación de materia orgánica, más allá de la presencia de ganado extensivo.

Conclusiones

Este proyecto aportó nuevas evidencias que la presencia histórica de ganado en el PNNH ha producido cambios en la estructura y el funcionamiento del bosque nativo a través de un rango amplio de condiciones ambientales. Si bien las cargas de animales han sido históricamente bajas, se debe considerar que la utilización del bosque para ganadería extensiva lleva casi un siglo. Por lo tanto, nuestros resultados representan los efectos acumulados del pastoreo a través del tiempo. Es factible que algunos de los impactos observados, por ejemplo en la abundancia de ciertos tipos funcionales de plantas, sean reversibles en el corto plazo (5-10 años), con la remoción o el manejo del ganado. Sin embargo, otros cambios relacionados con las propiedades del suelo o el reciclado de nutrientes podrían requerir tiempos más prolongados de recuperación.

Un aspecto que requiere mayor investigación es el papel que la hojarasca depositada por coihue tendría como factor amortiguador de los cambios inducidos por el ganado en la hojarasca del sotobosque. Si esto se verifica, estaría enfatizando la importancia de asegurar la regeneración de la especie dominante del ecosistema. De hecho, el impacto negativo del ramoneo sobre los renuevos de coihue y ciprés aún no se ha trasladado a la dinámica de regeneración natural del bosque, proceso que abarca escalas de tiempo más amplias que la misma existencia del PNNH. Se puede inferir que en sitios donde el pastoreo es más intenso, el reclutamiento de juveniles no sería suficiente para reponer los ár-

boles adultos que se caen por muerte natural o disturbios de distinto origen. Este proceso demográfico resulta casi imperceptible en la actualidad, pero podría tener consecuencias severas para la sustentabilidad del ecosistema a más largo plazo.

Los bosques de *Nothofagus* son un reservorio extraordinario de diversidad biológica, por lo que es crucial garantizar su conservación. La simplificación estructural del sotobosque podría acelerar procesos de degradación que faciliten la invasión de especies exóticas, actualmente sólo presentes en bajas densidades. Nuestras observaciones sugieren que un manejo adecuado del ganado bovino permitiría restaurar propiedades del sistema que han sido alteradas por el uso histórico de la tierra. Las formas de manejo adecuadas para estos bosques deben estar sustentadas con estudios locales que determinen los tiempos de ocupación, recurrencia, y cargas instantáneas que permitan la conservación de las propiedades del bosque. En los sitios más deteriorados, así como en las zonas húmedas menos resistentes al disturbio, ese manejo podría implicar la necesidad de excluir totalmente al ganado extensivo del bosque nativo.

Agradecimientos

Este trabajo se pudo realizar gracias a la valiosa colaboración logística y técnica del personal del Parque Nacional Nahuel Huapi. Agradecemos especialmente a S. Seijas, L. Pussetto, J. Brunet, J.I. Jones, C. Apochian, S. Aguado, J. Santo y D. Núñez. M. Oleiro y N. Mazía colaboraron en varias instancias del proyecto. D. Irsúa, J. Karlanián, K. Heinemann, C. Piazza y N. Seoane colaboraron con las tareas de campo. F. Maida, G. Millapán, L. Ventura, M. Pagella A., W. De Nicoló, L. Millapán, A. Millapán, A. L. Cao, L. Meoli, A. Iglesias, C. Bustos, P. Roberts, E. Candelino, F. Cabrera, P. Baldassini y C. Campos colaboraron con tareas de laboratorio y gabinete. M. Mermoz, C. Ezcurra, M. Semmartin, D. Cosentino y L. Yahdjian brindaron asesoramiento en diferentes aspectos del trabajo. Este proyecto fue financiado por el FONCYT de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (BID-PICT Redes 2007-0284 y PICT 2011-0386) y becas de doctorado y postdoctorado de la autora (ANPCyT y CONICET).

Bibliografía

- Barros, V.R., V.H. Cordon, C.L. Moyano, R.J. Méndez, J.C. Forquera y O. Pizzio. 1983. Cartas de precipitación de la zona oeste de las provincias de Río Negro y Neuquén. CONICET, Buenos Aires. 28 pp.
- Ezcurra, C. y C. Brion. 2005. Plantas del Nahuel Huapi. Catálogo de la flora vascular del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. Primera edición. Universidad Nacional del Comahue. Red Latinoamericana de Botánica., San Carlos de Bariloche, Argentina. 70 pp.
- Lauria-Sorge, R. y C. Romero. 1999. La Ganadería doméstica de los pobladores con Permiso de Ocupación y Pastaje (PPOP) en tierras fiscales del Parque Nacional Nahuel Huapi, San Carlos de Bariloche, Argentina. 35 pp.
- Piazza, M.V., L.A. Garibaldi, T. Kitzberger y E.J. Chaneton. 2016. Impact of introduced herbivores on understory vegetation along a regional moisture gradient in Patagonian beech forests. *Forest Ecology and Management* 366:11-22.
- Raffaele, E., T.T. Veblen, M. Blackhall y N. Tercero-Bucardo. 2011. Synergistic influences of introduced herbivores and fire on vegetation change in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 22:59-71.
- Relva, M.A., M.A. Nuñez y D. Simberloff. 2010. Introduced deer reduce native plant cover and facilitate invasion of non-native tree species: evidence for invasional meltdown. *Biological Invasions* 12:303-311.
- Relva, M.A. y T.T. Veblen. 1998. Impacts of introduced large herbivores on *Austrocedrus chilensis* forests in northern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management* 108:27-40.
- Vázquez, D.P. 2002. Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. *Biological Invasions* 4:175-191.
- Vázquez, D.P. y D. Simberloff. 2004. Indirect effects of an introduced ungulate on pollination and plant reproduction. *Ecological Monographs* 74:281-308.
- Veblen, T.T., C. Donoso, T. Kitzberger y A.J. Rebertus. 1996. Ecology of Southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* Forests. En: T. T. Veblen, et al. (Eds.), *The ecology and biogeography of Nothofagus forests*, Yale University Press, New Haven.
- Veblen, T.T., M. Mermoz, C. Martin y T. Kitzberger. 1992. Ecological impacts of introduced animals in Nahuel Huapi National Park, Argentina. *Conservation Biology* 6:71-83.
- Vila, A.R. y L. Borrelli. 2011. Cattle in the Patagonian forests: Feeding ecology in Los Alerces National Reserve. *Forest Ecology and Management* 261:1306-1314.

Glosario

- Abundancia:** Medida de la cantidad (número, cobertura, biomasa) de una especie o grupo, absoluta (como tal) o relativa al total de la comunidad.
- Biodiversidad:** Medida de variedad de la vida en todos sus niveles de organización (células, especies, poblaciones, comunidades, ecosistemas).
- Biomasa microbiana:** Cantidad de Carbono que corresponde a todos los microorganismos (hongos y bacterias) presentes en una muestra de suelo.
- Carga ganadera:** Número de animales por unidad de área durante un determinado período de tiempo.
- Composición de especies:** Las especies presentes en un área delimitada.
- Densidad aparente:** Masa contenida en un determinado volumen de suelo.
- Diferencia florística:** Medida estadística de las diferencias en la composición y abundancia de las especies presentes en dos áreas.
- Dominancia:** Cuando una especie presenta una abundancia más que proporcional respecto al resto de especies de la comunidad.
- Equitatividad:** Índice de la distribución de las especies en la comunidad.

Estructura del bosque: Distribución espacial de las plantas en dos dimensiones, horizontal y vertical, dentro de un área determinada.

Evapotranspiración potencial: Máxima cantidad de agua que puede evaporarse desde un suelo completamente cubierto de vegetación, que se desarrolla en óptimas condiciones.

Funcionamiento del ecosistema: Conjunto de propiedades que caracterizan a los ecosistemas en términos del almacenamiento y la transferencia de materia y energía entre los organismos y su entorno.

Heterogeneidad vegetal: Variabilidad espacial de la composición y la diversidad de especies dentro de un área de dimensiones conocidas.

Ciclado de nutrientes: Parte del ciclo de nutrientes en el que intervienen los tejidos vegetales.

Retención de N de la broza: El nitrógeno (N) que se conservó en la hojarasca en descomposición, que se calculó a partir de la cantidad de N al final del experimento relativo a la cantidad inicial.

Sotobosque: El estrato vegetal inferior del bosque que se encuentra por debajo del dosel principal.

Tasa de descomposición: Velocidad de pérdida de masa en la hojarasca por su fragmentación (< 2 mm) y catabolismo.

Tasa de respiración del suelo: Emisión de dióxido de carbono por parte de organismos del suelo en condiciones de humedad y temperatura óptimas para su actividad. Se expresa por unidad de masa de suelo y tiempo.

Tipos funcionales de plantas: Especies que se agrupan en relación su rol respecto a determinada función en el ecosistema.



Nuestra línea de investigación abarca el estudio de los impactos ecológicos producidos por la actividad antrópica sobre aspectos de la estructura, la composición y el funcionamiento de los ecosistemas terrestres, incluyendo los cambios generados por la introducción de animales herbívoros y la pérdida de biodiversidad en bosques andino-patagónicos.