

HERBÍVOROS: ACTORES CLAVE

Juan **Gowda**, Lucas **Garibladí**, Gabriela **Pirk**, Melisa **Blackhall**, Enrique **Chaneton**, Manuel **de Paz**, Soledad **Díaz**, Gladys **Galende**, Noemí **Mazía**, Juan **Paritsis**, Estela **Raffaele**, María Andrea **Relva** y Yamila **Sasal**

El consumo de plantas por animales, la herbivoría, es el principal canal de redistribución de la energía solar entre seres vivos. Esta interacción permite su circulación en nuestro entorno generando vida y movimiento, modelando la estructura y dinámica de nuestros paisajes y determinando, muchas veces, nuestra relación con las principales comunidades vegetales que los componen. A continuación exploramos algunas facetas de esta interacción, buscando comprender por qué el sencillo acto de comer una planta ha llevado a una enorme diversidad de adaptaciones, tanto en plantas como en animales.

Las plantas tienen la capacidad de fijar la energía solar haciéndola disponible a través de la fotosíntesis. La palabra *herbivoría* significa consumo de plantas pero podríamos definirla también como el proceso de transformación y redistribución de dicha materia al resto de los seres vivos, quienes la utilizarán como principal fuente de energía y nutrientes para crecer y reproducirse. Si bien muchos organismos consumen plantas, por lo general limitamos el estudio de la herbivoría a animales que obtienen todos sus recursos energéticos de ellas, para comprender mejor qué características de las plantas condicionan su consumo. Pero la

herbivoría es aún más compleja: hay situaciones en que ofrece beneficios tanto para la planta como para el herbívoro, como en los procesos de polinización y dispersión de semillas (Capítulo 5), y también puede afectar la estructura del paisaje y sus comunidades vegetales (Capítulo 2).

El fuego, el otro gran proceso de conversión de materia y energía, tiene dos características que lo diferencian de la herbivoría: la energía generada no es accesible a otros seres vivos sino que se pierde del sistema y, por lo general, implica también una pérdida de nitrógeno a la atmósfera. Este mineral es un nutriente clave para la vida de las plan-

tas y los animales, siendo el componente básico de la clorofila y elemento esencial en el proceso de diferenciación celular. También es clave para el buen funcionamiento del aparato digestivo de la mayoría de los herbívoros y la construcción de músculos de todos los animales. Sin embargo, sólo es accesible para las plantas cuando se encuentra en estructuras orgánicas. Por lo tanto, a diferencia del fuego, la herbivoría no sólo transforma la energía en formas utilizables para otros seres vivos, sino que también mantiene al nitrógeno en estructuras que permiten su uso por otros organismos.

HERBIVORÍA EN PATAGONIA

Los herbívoros en Patagonia tienen una historia rica y diversa, cuyos protagonistas más notables tal vez fueron los enormes dinosaurios. Ya en tiempos más cercanos, hasta hace unos 30.000 años, la región estaba poblada por megaherbívoros (gliptodontes, milodones y otros enormes herbívoros, ancestros de las mulitas y perezosos), cuya extinción coincide con la aparición de los

primeros seres humanos en la Patagonia.

Hasta la llegada de los colonos europeos, que introdujeron el ganado ovino y vacuno, hace sólo 150 años, la Patagonia árida y semiárida era una región poblada por millones de guanacos, ñandúes enanos (*choiques*) y una diversa fauna de roedores entre los que se destacan por su tamaño la mara, que llega a pesar hasta 15 kilos, y el chinchillón, confundido a veces con una enorme "ardilla". Pero los guanacos (Figura 1) vivieron una historia tan triste como la del bisonte americano: considerados por los colonos como plaga que competía con el ganado ovino, fueron desplazados de sus mejores sitios y sus crías cazadas debido al alto valor de su piel. En menos de 100 años, su población se redujo de varios millones a apenas 500.000 individuos en la región.

En la transición entre la estepa y el bosque (*ecotono*) habitaban numerosos huemules que eran cazados por su carne y su piel por las comunidades indígenas que habitaban la región, ya que constituía, junto al guanaco y al choique, su principal fuente de alimento. De los herbívoros patagónicos, probablemente haya sido el huemul quien



Figura 1. Guanaco en la estepa. Foto: J. H. Gowda.

recibió de forma más rápida el impacto del colono y su ganado, lo que lo llevó a desaparecer de su hábitat preferido y refugiarse en matorrales y pastizales de alta montaña.

Posiblemente el primer herbívoro que llegó a la región asociado a la colonización europea, anticipándose incluso a quienes lo introdujeron al país, fue el caballo. Grandes tropillas de caballos salvajes, escapados de las primeras incursiones españolas, prosperaron a lo largo de la zona de transición entre el bosque y la estepa, complementando al guanaco como fuente de alimento y cuero, pero también brindando transporte, tanto a las poblaciones indígenas como a los colonos, transformándose en un elemento fundamental de nuestra cultura actual. Por su parte, el ganado ovino y caprino traído por los europeos se adaptó rápidamente a la estepa patagónica, siendo hoy el principal grupo de herbívoros en las zonas áridas y semiáridas, así como la principal fuente de alimento e ingreso para sus habitantes.

En el bosque, donde los grandes herbívoros introducidos no podían encontrar suficiente comida para sustentarse, sólo el pudú, el cérvido más pequeño del mundo, encontró su refugio en comunidades silenciosas y tímidas de las que poco sabemos aún hoy. Este habitante de los bosques, vive en grupos, generalmente en pares con alguna cría, en el norte de la Patagonia andina. De hábitos estacionarios, cuida y marca su territorio para avisar de su presencia a otras parejas. A pesar de lo difícil que es observarlo y de lo limitado de su distribución, no se lo considera amenazado.

Si bien el bosque patagónico es poco diverso en grandes herbívoros, sustenta una enorme masa de herbívoros menos visibles pero no menos eficientes a la hora de consumir hojas, tallos, madera y raíces: los insectos herbívoros. Seres muchas veces invisibles y silenciosos, sus larvas promueven la vida de nuestros bosques, dando alimento a especies clave como el pájaro carpintero, lechuzas y muchas otras aves.

Los colonos no sólo tuvieron un gran impacto sobre los herbívoros de zonas áridas. Con su llegada, el bosque andino fue rápidamente transformado en pasturas a fuerza de fuego. Los enormes incendios de fines del siglo XIX y principios del siglo XX permitieron el ingreso del ganado vacuno, ovino y equino a los bosques de la Patagonia. El ganado pasó a ser así el principal grupo de herbívoros mamíferos de toda la región.

Otros herbívoros, introducidos más tarde por su valor para la cacería, como la liebre europea, el jabalí y el ciervo colorado, han encontrado en diferentes comunidades vegetales de la Patagonia condiciones ideales para reproducirse, modificando también las reglas de juego de la herbivoría en la región. Estos herbívoros han crecido tanto en importancia que son hoy especies clave en la dieta de predadores (zorros, puma, carachos, etc.) y carroñeros (cóndores, chimangos y muchos otros) nativos. Dado que los herbívoros tienen la capacidad de modificar la composición y dinámica de regeneración de nuestras comunidades vegetales, así como la composición y abundancia de los depredadores y carroñeros, y son además un componente importante de nuestra dieta, es importante entender qué factores determinan su interacción con las plantas.

LA ACCIÓN DE LOS HERBÍVOROS

Para los animales, decidir qué y dónde comer no es un acto al azar, sino que resulta de una variedad de factores que le permiten obtener la energía y los nutrientes necesarios para vivir y reproducirse. Para los carnívoros el mayor problema es atrapar sus presas, que son de *valor nutricional* alto y relativamente constante pero que por lo general se encuentran dispersas, son móviles y pueden defenderse. Por el contrario, a pesar de estar en un mundo lleno de vegetación, para los herbívoros decidir qué comer, depende de una compleja red de factores

asociados con la abundancia relativa de alimento en el hábitat, el valor nutricional de cada bocado y el tiempo de exposición al riesgo de ser capturados por sus depredadores.

Pero, ¿qué es el valor nutricional del tejido de una planta? De manera simplificada se puede decir que es la energía y la cantidad de nutrientes disponibles por unidad de biomasa. La disponibilidad, abundancia y valor nutricional de las plantas cambian a lo largo del año, variando con gradientes de precipitación y calidad de suelo, lo que hace que cada bocado sea diferente. Además, las distintas partes de una planta (hojas, flores, tallos, raíces, troncos) varían ampliamente en su composición, haciendo muy difícil decidir qué es un buen bocado.

HERBÍVOROS: LOS RECICLADORES DE ENERGÍA

En términos generales, todos los organismos necesitamos energía para vivir. La principal fuente de energía viviente está atrapada por las plantas en compuestos basados en carbono que pueden “quemarse” (metabolizarse) tales como azúcares, almidones, hemicelulosa, celulosa y lignina. De éstos, sólo los azúcares, que son muy poco comunes en las plantas, pueden ser digeridos por todos los animales.

Los almidones son estructuras utilizadas por las plantas para guardar la energía que necesitarán para iniciar un nuevo período de crecimiento. Para los humanos también son la principal fuente de energía, pero sólo podemos digerirlos parcialmente cuando están crudos. Cocinar es una adaptación que nos ha permitido extraer mucha más energía del arroz, trigo, papas, maíz, avena, batatas, o de la mandioca, alimentos básicos para nuestra subsistencia. Al hervir una papa, por ejemplo, transformamos el almidón en carbohidratos y azúcares que son fácilmente asimilables por nuestro organismo.

Quien dude del valor energético de la celulosa y la lignina, que no use papel para hacer el fuego ni leña. Sin embargo, no se nos ocurriría comer papel o, menos aún, madera. La celulosa no presenta, en cambio, un problema mayor para los hongos y bacterias. Una prueba sencilla es enterrar un papel o dejarlo en un lugar húmedo, en pocos días será completamente consumido por hongos y bacterias; del mismo modo la madera no protegida se pudre rápidamente al estar en contacto con la humedad del suelo, atacada por hongos.

Los herbívoros utilizan diversos mecanismos para acceder a la energía de la celulosa, por ejemplo las bacterias son ampliamente utilizadas por los rumiantes, tanto por los nativos de nuestra región (guanaco, huemul y pudú), como por sus competidores introducidos (vacas, ciervos, ovejas y cabras). Estos herbívoros han desarrollado su propio sistema de compostaje del que recuperan energía al matar a las bacterias que pasan de su estómago (*rumen*) a su intestino. Otros herbívoros, en cambio, han expandido partes de su intestino para retener por más tiempo la comida y permitir ahí su degradación bacteriana. El apéndice es el lugar perfecto para descomponer materia orgánica y convertirla en energía microbiana, no sólo en animales como el caballo y el elefante, sino también en la mara, los cuises, las liebres, las vizcachas y los chinchillones. Los animales grandes tienen intestino suficiente como para absorber esta energía pero algunos herbívoros pequeños, como liebres, conejos y chinchillas, reingieren sus excrementos para tener una segunda oportunidad de extraer energía y nutrientes (*coprofa*). En el caso de los insectos, muchos utilizan hongos para descomponer celulosa y hemicelulosa. Algunos, como la avispa de pino, inoculan los hongos en la madera en tanto otros son cultivados por hormigas en túneles subterráneos y alimentados por ellas con hojas.

Es decir que los herbívoros han desarrollado **adaptaciones** que les permiten recuperar

gran parte de la energía fijada por las plantas, llegando en algunos casos a extraer hasta un 80% de la biomasa de los tejidos que consumen aunque, por lo general, no logran descomponer más que un 40%. La celulosa, hemicelulosa y lignina constituyen más del 50% del *peso seco* (peso calculado luego de secar el material) de las hojas maduras de los árboles y arbustos, un porcentaje algo mayor en los pastos y la casi totalidad de la madera.

DISTINTOS TIPOS DE HERBÍVOROS

Exploraremos dos grandes grupos de herbívoros en los que hay diferencias, coincidencias, antagonismos y sinergias: los mamíferos y los insectos. Los primeros deben elegir dónde comer y qué comer entre lo que hay disponible y, por lo general, una planta equivale sólo a un número limitado de bocados, en vez, para los insectos, una planta, e incluso una hoja, puede ser su hogar y toda su fuente de alimento durante gran parte de su vida. En el caso de los invertebrados muchas veces el sitio de oviposición de las hembras adultas en el follaje determina o condiciona el hábitat de los estadios juveniles de desarrollo (*larvas*). Los herbívoros mamíferos, en cambio, tienen por lo general una mayor capacidad para desplazarse y seleccionar tanto el hábitat y el microhábitat, como el alimento.

Si bien los insectos herbívoros son muy abundantes, de tamaño pequeño, el daño que producen individualmente afecta sólo una parte pequeña de la planta, por ejemplo una hoja o parte de un tallo. En cambio, los mamíferos herbívoros, que son de mayor tamaño, son menos abundantes pero el daño que producen individualmente puede afectar gran parte de la planta, como ramas enteras, o incluso a la planta completa.

Otra diferencia importante entre ambos grupos es su especialización alimentaria. Los mamíferos, en general, consumen dife-

rentes tejidos de muchas plantas (*polífagos*), en cambio los insectos son más especializados (*monófagos* u *oligófagos*), concentrando su consumo a una parte de una planta. Por ejemplo algunos comen raíces o tallos, otros succionan la savia y otros mastican hojas. En algunos casos, los insectos herbívoros en conjunto, pueden generar mayores efectos sobre el crecimiento y reproducción de las plantas que los mamíferos, debido a su gran abundancia, capacidad reproductiva y especificidad de dieta.

Muchas veces los insectos son consumidos en forma casual junto con las hojas o pueden ser afectados indirectamente por los mamíferos cuando éstos modifican el tamaño o la abundancia de las plantas que les sirven para alimentarse, refugiarse y poner sus huevos, así como cuando el ataque de los mamíferos a las plantas produce cambios en la morfología (relación entre hojas, tallos y espinas, tamaño de hojas) o en su valor nutricional.

Por lo tanto, los mamíferos pueden beneficiar a los insectos cuando el *ramoneo* (acción de comer ramitas y hojas de arbustos y árboles) produce el rebrote de hojas y ramas, ricas en nitrógeno y con pocas defensas anti-herbívoro, lo que aumentaría la herbivoría por insectos. Pero también pueden perjudicar a los insectos cuando el ataque de los mamíferos produce un aumento en los niveles de defensas anti-herbívoro que impiden a los insectos alimentarse de esas plantas. Estos efectos dependen de las características de las plantas (como *palatabilidad*, es decir cuán preferidas son por los mamíferos, o tolerancia a la sombra o al ramoneo) y de las características de los insectos (por ejemplo sus requerimientos nutricionales y el período en el que utilizan los recursos).

Por ejemplo, en los bosques andino-patagónicos el maqui (*Aristotelia chilensis*), es un arbusto muy **palatable** para los mamíferos como vacas o ciervos y se encuentra casi ausente en bosques muy ramoneados. Cuando el maqui es atacado por los mamíferos queda reducido a una planta de baja altura y

con pocas hojas, lo que brinda pocas oportunidades para que los insectos se alimenten. Es decir, los mamíferos perjudican a la planta por comerla pero también la benefician al disminuir el ataque de insectos. En cambio, en plantas jóvenes de coihue (*Nothofagus dombeyi*), que presentan palatabilidad intermedia para los mamíferos, el ramoneo aumenta la herbivoría por insectos. Por lo tanto, el coihue es perjudicado doblemente por el ganado, ya sea por la disminución en su altura y pérdida de ramas como por el aumento en el ataque de insectos.

MAMÍFEROS HERBÍVOROS

Los mamíferos herbívoros pueden percibir algunos componentes asociados a la calidad nutricional de la vegetación mediante la vista, el gusto y el olfato sin embargo, no pueden reconocer la mayoría de los nutrientes por estos sentidos. La vista los ayuda a reconocer **defensas físicas** como las espinas, el olfato es importante para determinar si existen compuestos tóxicos volátiles como los flavonoides y terpenos, en tanto que el gusto les permite evaluar el *valor energético* (azúcar = dulce = energía) de su alimento, así como detectar taninos y otros compuestos que reducen el valor nutricional de su dieta. Los sentidos, por lo tanto, sirven para evaluar si la dieta puede ser peligrosa (olfato y vista) o nutritiva (gusto).

Dado que un herbívoro mamífero incluye muchas plantas en su consumo, la elección de alimentos dependerá en gran medida del medio que elija para vivir y alimentarse (*hábitat*). La selección del hábitat dependerá no sólo de la disponibilidad de alimento sino, muchas veces, de la protección contra depredadores y condiciones climáticas desfavorables.

El chinchillón, el guanaco y el huemul, ofrecen tres buenos ejemplos de la diversidad de hábitats que puede aprovechar un herbívoro. Así como el guanaco puede vivir largos períodos en ambientes sin disponibilidad de



Figura 2. Chinchillón grande. Foto: G. Ignazi.

agua, y el huemul ha abandonado los pastizales del ecotono para refugiarse en la montaña del avance del hombre y sus animales, el chinchillón (Recuadro 1, Figura 2), pariente patagónico de la vizcacha, encuentra su mayor seguridad en roquedales donde es fácil ocultarse de sus depredadores y encuentra protección para sus crías en períodos climáticos adversos. Debido a su selección de hábitat, su dieta está fuertemente determinada por la abundancia y valor nutricional de las plantas que crecen cerca de los roquedales.

Por su parte el guanaco, especie suficientemente grande como para escapar de todos los depredadores excepto del puma, prefiere zonas abiertas. Su gran eficiencia en el uso del agua le permite acceder a comunidades vegetales lejanas a aguadas, por lo que habita grandes áreas de la Patagonia a las que no accede el ganado doméstico. El huemul, en cambio, perseguido por el hombre y sus perros, desapareció ya de las comunidades del ecotono, y ha adecuado su dieta a las plantas características de las comunidades altoandinas y de los matorrales, donde la presencia del hombre y sus acompañantes es esporádica.

Es posible reconocer dos grandes grupos de

Recuadro 1. El chinchillón: un especialista en rocas

Gladys Galende

Muchos herbívoros son capaces de moverse entre diferentes comunidades vegetales en busca de la mejor comida. Otros, como el chinchillón (Figura 2), se encuentran sólo en ambientes particulares como roquedales, cuya irregularidad de relieve con grietas, repisas y paredes verticales, crea condiciones ambientales favorables para ocultarse de depredadores y resguardarse de condiciones climáticas desfavorables. Los animales que sólo viven en las rocas, o en sus grietas, son denominados *saxícolas* o *petrofilicos* y tienen características morfológicas, ecológicas y de comportamiento que favorecen la vida en estos ambientes. La complejidad climática, de suelo y estructural de los roqueríos permite el desarrollo de una gran diversidad de plantas que son utilizadas como alimento o refugio, constituyéndolos en verdaderos “oasis” de gran diversidad de flora y fauna.

El chinchillón es un roedor nativo, de tamaño mediano que vive en grupos familiares y tiene una cría al año. Posee muchos rasgos asociados a la vida entre rocas tales como las almohadillas plantares desarrolladas y uñas cortas, que favorecen la tracción y el desplazamiento en el sustrato rocoso, el uso de apostaderos de vigilancia para la detección de los depredadores y la emisión de sonidos de alarma que promueven la rápida huida por las rocas ante un potencial peligro.

En roquedales de la estepa del noroeste patagónico su dieta está influenciada no sólo por la calidad y la abundancia de las plantas, sino también por la protección que le ofrece el refugio rocoso. Este herbívoro se alimenta principalmente de pastos como el coirón dulce (*Poa lanuginosa*) y el amargo (*Pappostipa speciosa*). En invierno, cuando disminuye la calidad y la abundancia del alimento, el chinchillón no se aleja de los roquedales para buscar alimento sino que, se hace más selectivo y, aunque come plantas de baja calidad nutricional, evita aquellas que contienen componentes tóxicos. Este comportamiento especializado puede conducir a cambios en la composición y en la abundancia de las plantas preferidas.

La mayor superposición en la dieta entre los chinchillones y herbívoros **exóticos** como la liebre europea y la oveja, coincide con el período de mayor escasez de alimento. El **pastoreo** de estos herbívoros, combinado con eventos climáticos como nevadas y sequías, podría reducir la disponibilidad del coirón amargo, principal componente de la dieta del chinchillón, poniendo en riesgo sus pequeñas poblaciones en la estepa patagónica.

herbívoros mamíferos: los *pastoreadores* (como vacas y caballos), que se caracterizan por su gran capacidad de consumir plantas con bajo contenido de nutrientes y alto contenido de fibra, y los *ramoneadores* (como el pudú y el huemul), que son mucho más selectivos y se especializan en encontrar bocados con alto contenido de nutrientes en arbustos, árboles y herbáceas. Los *ramoneadores* son por lo general mucho más difíciles de ver, ya que pueden habitar vegetación densa y se mantienen por lo general en grupos chicos. El pudú, el ramoneador más emblemático de nuestra región, habita los bosques del norte patagónico, formando pequeños grupos familiares.

Gran parte de los rumiantes introducidos (oveja, liebre) y nativos (huemul, guanaco y mara) eligen una dieta intermedia entre estos extremos, aprovechando el alto valor nutricional de los pastos de primavera y refugiándose en el consumo de arbustos y brotes en otoño e invierno, cuando el contenido nutricional y la disponibilidad de los pastos y hierbas son bajos. Durante períodos de escasez, como ser inviernos con nieve, los herbívoros sobrevivirán con una dieta rica en arbustos en tanto que, durante la primavera, cuando los pastos jóvenes tienen poca celulosa y mucha energía disponible, aumentarán su consumo.

**OTROS VERTEBRADOS
HERBÍVOROS**

Durante la etapa juvenil de todos los animales, una dieta rica en nutrientes es imprescindible para el buen desarrollo, siendo determinantes para su crecimiento y supervivencia. Los mamíferos buscarán los mejores lugares y serán más selectivos en sus dietas durante este período, alimentando a sus crías con una dieta animal (leche materna) que irán disminuyendo a medida que sus sistemas digestivos se adaptan a la compleja tarea de digerir vegetales. En general, concentrar la etapa reproductiva a la primavera es clave para aprovechar un período en el que las plantas están también expandiendo sus tejidos, por lo que movilizan a sus brotes y hojas nuevas grandes cantidades de nutrientes.



Figura 3: Cachaña adulta. Foto: S. Díaz.

Recuadro 2. La estrategia de los loros andino-patagónicos

Soledad Díaz

Estudiamos la dieta de una población de loros patagónicos, *cachañas* (Figura 3), que habita los bosques puros de lenga (*Nothofagus pumilio*) del Valle de Challhuaco, cerca de Bariloche. Observamos que en la primavera, su alimento principal son las flores de lenga y que consumen hojas, un alimento de bajo contenido nutricional, hasta que maduran las semillas a fines del verano. Durante el otoño, los loros se mueven hacia las zonas bajas en busca de alimento.

Pero esta rotación de alimento es más compleja de lo que aparenta: las lengas que se encuentran en las partes bajas de las laderas son las primeras que florecen y semillan. Esta maduración de flores y semillas va “subiendo” las montañas con el paso de los días y las cachañas acompañan este ascenso, maximizando el consumo de estos alimentos.

El consumo de flores y semillas de lenga es clave para la reproducción de las cachañas, ya que su polen madura en la época en que inician la puesta de sus huevos, y las semillas en la última etapa de desarrollo de los pichones, durante las primeras semanas que éstos pasan fuera del nido. El polen es difícil de digerir debido a su cubierta de doble capa que protege al contenido proteico. La capacidad de las cachañas para digerir polen (la más alta conocida hasta el momento, casi el 65% del contenido), les permite aprovechar un alimento altamente nutricional.

En primavera hemos observado el uso de otros alimentos poco usuales, como yemas y larvas. Estas últimas las obtienen del interior de agallas de hojas y semillas de lengas parasitadas por avispas. El consumo de larvas es algo poco común para loros y cotorras, y podría ser una fuente extra de proteínas en la época pre-reproductiva.

A diferencia de la mayoría de las cachañas, que habitan en bosques puros de lenga, estudios sobre esta especie en un bosque mixto de lenga y pehuén (*Araucaria araucana*) muestran que consumen polen y semillas de pehuén cuando los de lenga no está disponible, por lo que podrían estar en mejor condición de soportar el largo invierno patagónico o tener un mayor éxito reproductivo.

A diferencia de los mamíferos herbívoros, que son amamantados durante sus primeras etapas de crecimiento, otros vertebrados herbívoros no tienen la posibilidad de compensar una dieta pobre en proteínas consumiendo leche materna, por lo que deben buscar proteína (o nitrógeno) en otros alimentos. Muchas aves herbívoras, como el choique, mantienen una dieta con alto contenido de insectos durante su etapa juvenil, por lo que seleccionarán sitios de nidificación en los que éstos sean abundantes. La cachaña, un loro patagónico, ha encontrado una solución diferente que le permite explotar un recurso vedado para la mayoría (Recuadro 2 y Figura 3).

INSECTOS HERBÍVOROS

Si bien los bosques patagónicos se caracterizan por una baja diversidad de grandes herbívoros en comparación con otros bosques templados, una gran cantidad de insectos se alimentan de sus árboles, arbustos y hierbas, agregándoles vida, movimiento y determinando, en algunos casos, su dinámica. Los insectos que consumen plantas (Figura 4) pueden ser agrupados según su modo de alimentarse en *succionadores*, como los pulgones, que tienen un aparato bucal especializado para penetrar los tejidos de las plantas y extraer su savia o *masticadores*, que han desarrollado mandíbulas grandes y fuertes que les permiten cortar y triturar tejidos vegetales. Este grupo a su vez, puede dividirse según el tipo de alimento que consume en *folívoros* (hojas), *rizófagos* (raíces), *xilófagos* (madera), y *frugívoros* (frutos). Un grupo muy particular es el de los *galígenos*, que inducen a las plantas a producir "casas" en las que viven y se alimentan.

Algunos *succionadores*, como chinches y pulgones, se alimentan de los tejidos vasculares de las plantas, unos del *floema* que transporta carbohidratos y azúcares producidos por las hojas hacia otros órganos del árbol, y otros del *xilema*, que transporta los

nutrientes de las raíces hacia las hojas. Una diferencia fundamental entre los pulgones y otros herbívoros es que su dieta es muy alta en azúcares pero baja en nutrientes en relación con sus requerimientos. Por esta razón poseen en el sistema digestivo una *cámara de filtro* que les permite retener nutrientes y eliminar líquidos y exceso de azúcares. Este excremento, que se conoce en forma popular como "lluvia o llanto del árbol", común en cipreses y sauces durante el otoño, atrae a otros insectos tales como abejas, hormigas y avispa, que encuentran allí una fuente alternativa de energía "gratis". Por eso, durante las últimas semanas del verano quienes busquen la sombra de los sauces en las costas de nuestros ríos escucharán el zumbido de miles de abejas y chaquetas amarillas que están aprovechando este último gran banquete de energía en una época en la que ya casi no quedan flores. A su vez, los insectos succionadores pueden reducir de manera importante el crecimiento arbóreo, así como transmitir al árbol algunas enfermedades a través de sus estiletes.

Entre los masticadores, algunos folívoros se alimentan protegidos por las hojas, convirtiéndolas en casa y alimento (Figura 4), entre ellos los minadores que viven y se alimentan de la parte tierna central de la hoja dejando las caras superior e inferior intactas y los pegadores que juntan varias hojas para armar un receptáculo dentro del cual viven y se alimentan. Los xilófagos son en general escarabajos, polillas, avispa y termitas que en su estadio larval se alimentan y viven en la madera (Figura 4). Estos insectos contribuyen al reciclado de la madera transformándola nuevamente en materia orgánica y nutrientes disponibles para las plantas en general, construyen su hogar a medida que se alimentan, dejando extensas galerías cuyos diseños son característicos de cada especie. Para aprovechar los escasos nutrientes que posee la madera, los xilófagos han desarrollado un tracto digestivo largo, por lo que generalmente el tamaño de las larvas es mayor al del adulto. Además, muchos

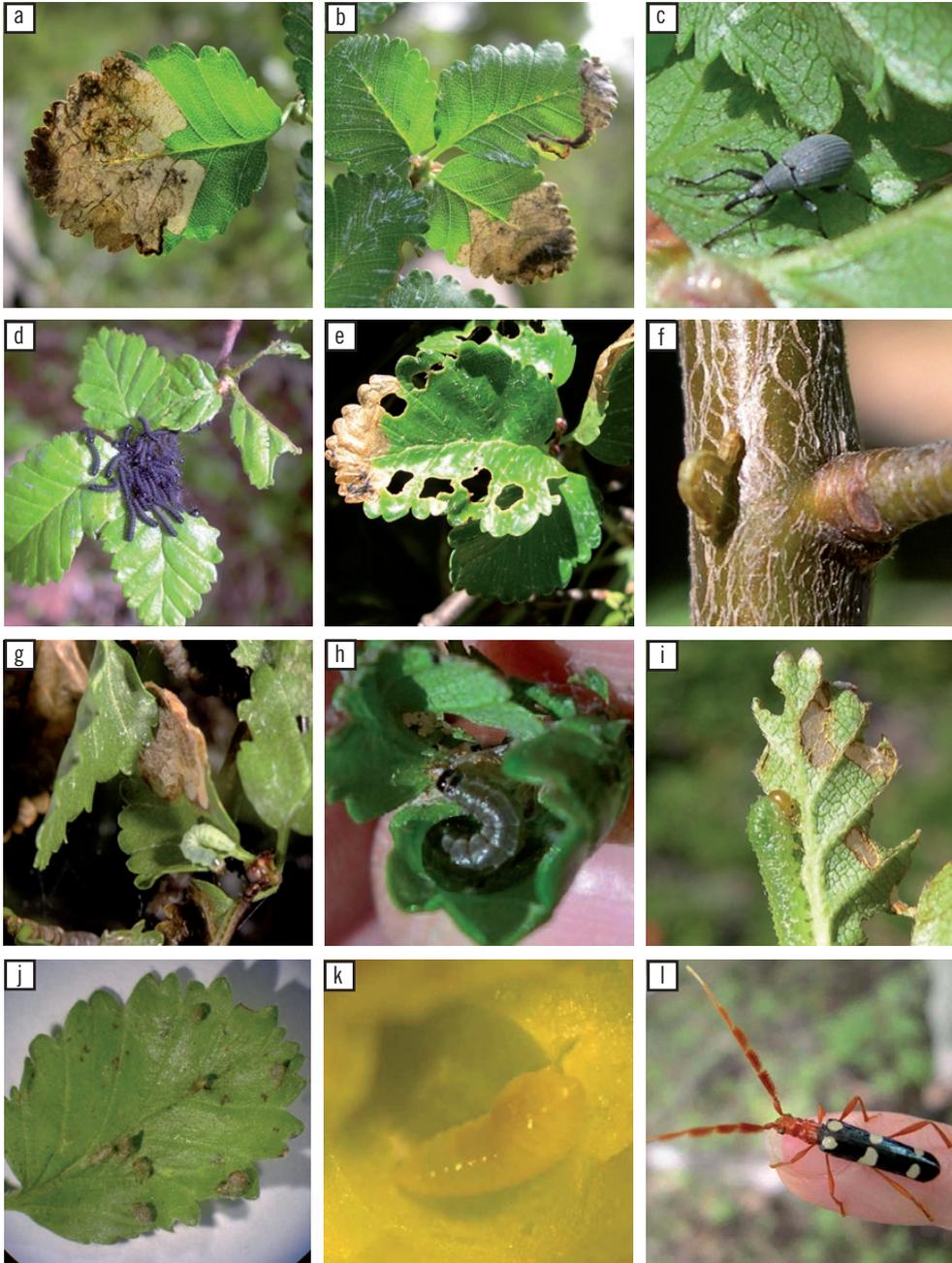


Figura 4: Insectos herbívoros que consumen lenga: folívoros minadores (a y b), masticadores o defoliadores (c, d, e y f), pegadores (g y h), esqueletizadores (i), galígenos (j y k) y xilófagos (l). Fotos: L. Garibaldi y J. Paritsis.

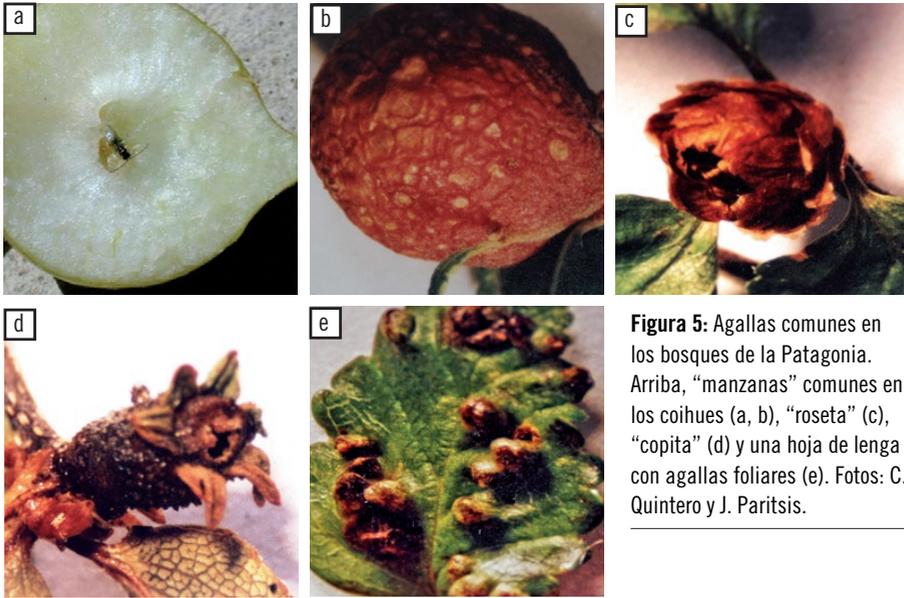


Figura 5: Agallas comunes en los bosques de la Patagonia. Arriba, “manzanas” comunes en los coihues (a, b), “roseta” (c), “copita” (d) y una hoja de lenga con agallas foliares (e). Fotos: C. Quintero y J. Paritsis.

de estos insectos tienen una flora intestinal especializada en descomponer la madera. En los bosques de *Nothofagus* existe gran número de especies xilófagas por lo que es fácil observar orificios de emergencia de los adultos en troncos y ramas de lengas y ñires (*Nothofagus antarctica*) pero es difícil observar a los insectos en sí. Estos insectos constituyen la dieta del pájaro carpintero austral.

Un xilófago que podremos encontrar si prestamos atención en nuestros jardines es el tebo (*Chilecomadia valdiviana*), una polilla que taladra la madera de árboles vivos. Está asociada a la lenga y al coihue pero también a varias otras especies, entre las que se encuentran árboles frutales y ornamentales. La duración de su ciclo de vida probablemente es de dos a tres años, pero es escasa la información que tenemos sobre su comportamiento. Esta especie no mata al árbol en forma directa, pero las galerías construidas por las larvas debilitan el tronco haciéndolo más susceptible a quiebres por viento. Además, las galerías facilitan el ingreso de hongos patógenos que producen pudrición de la madera. Los árboles

atacados presentan orificios de hasta un centímetro de diámetro y tienen abundante cantidad de aserrín en la base del tronco. Es frecuente observar *puparios* (pupas vacías) asomando en los orificios de salida durante la primavera y el verano.

Por su parte los galígenos, que en general se especializan en una o pocas especies de plantas, son insectos que inducen a la planta a destinar recursos y energía para formar estructuras en las que la larva vivirá y se alimentará, llamadas *agallas*. Estas estructuras no presentan ningún beneficio para la planta y pueden formarse a partir de hojas, ramas, tallos, yemas o tejidos reproductivos y es común que el observador casual las confunda con frutos en el coihue o con flores en el calafate (*Berberis buxifolia*) (Figura 5).

LA RESPUESTA DE LAS PLANTAS

Los herbívoros pueden causar grandes daños en las plantas que consumen, afectando su crecimiento, reproducción y, en casos ex-

tremos, su supervivencia. Como respuesta al continuo consumo de sus tejidos, la vegetación ha desarrollado múltiples adaptaciones que exploraremos a continuación. Estas pueden ser de *resistencia*, aquellas que permiten prevenir o reducir la herbivoría o de *tolerancia*, las que confieren capacidad para sobreponerse luego de haber sufrido daños.

Algunas plantas disminuyen el ataque de los herbívoros armándose de *espinas* y *pelos*, estrategia de resistencia conocida por quien se haya pinchado mientras cosechaba frutos del calafate. Las comunidades patagónicas cuentan con algunos ejemplos extremos de resistencia física como el espino negro (*Colletia hystrix*) y la mata negra (*Discaria articulata*) que no producen hojas sino que éstas se han convertido en corazas de tallos verdes y espinosos.

Otras plantas son poco elegidas por los herbívoros por tener muchas fibras (lignina, hemicelulosa y celulosa) en sus hojas, lo que aumenta su dureza y disminuye su digestibilidad. Así, podemos encontrar plantas con hojas muy duras y poco digeribles como el radal (*Lomatia hirsuta*) o plantas como la parrilla (*Ribes magellanicum*) con hojas muy blandas que generalmente son muy consumidas por grandes herbívoros. Las plantas además producen una gran diversidad de sustancias químicas no asociadas directa-

mente con el crecimiento, desarrollo o la reproducción, denominadas **defensas químicas** o compuestos secundarios. Estas sustancias (alcaloides, terpenos y fenoles, entre otras) pueden interferir con la digestión o bien intoxicar o envenenar a los herbívoros. La lechuga salvaje, una planta introducida y común en todo el territorio argentino, posee una gran concentración de *látex*, sustancia lechosa de sabor amargo. En la estepa patagónica, esta herbácea anual es evitada por los insectos y presenta niveles de herbivoría casi nulos, incluso suelen observarse insectos muertos sobre la superficie de sus hojas.

Otros ejemplos conocidos son los dos arbustos nativos, el neneo (*Mulinum spinosum*) que contiene terpenos en sus flores, lo que le da un sabor característico a la carne de corderos de la estepa durante el comienzo del verano, y el pillo-pillo (*Ovidia andina*) que contiene alcaloides, tóxicos para el ganado. Cabe destacar que la eficacia de las distintas estrategias de resistencia dependerá del herbívoro en cuestión: por ejemplo, sabemos que el michay (*Berberis darwinii*), una especie con espinas y hojas duras y espinosas, es evitada por herbívoros de gran tamaño como las vacas, mientras que sus hojas resultan altamente atractivas para los *succionadores* y para algunos insectos productores de agallas.

Recuadro 3. Vacas, ciervos y cipreses

María Andrea Relva

Para saber si el ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*) puede compensar el tejido perdido por la herbivoría simulamos "ser" un herbívoro, cortando ramas con distintas intensidades (alta, media y leve) en varios individuos en dos situaciones distintas: en su ambiente natural (en un bosque de ciprés, con riego natural) y en un ambiente artificial con riego periódico (en un vivero).

Encontramos que la respuesta a la herbivoría fue independiente de la calidad del sitio en que estaban creciendo los individuos y que aquellos individuos a los que les cortamos pocas ramas crecieron como aquellos a los que no les cortamos ninguna. Por el contrario, cuando el corte de ramas fue intenso los individuos crecieron 44% menos que los demás. Concluimos que el ciprés tiene capacidad de tolerar niveles moderados de herbivoría por lo que densidades altas de ganado y ciervos pueden frenar la regeneración de nuestros bosques de ciprés.

Así como todas las plantas producen compuestos químicos que repelen o reducen su consumo por diferentes herbívoros, todas las plantas son capaces de soportar, una vez establecidas, algún nivel de daño. La capacidad de recuperarse luego de sufrir daños se denomina *tolerancia* y lo medimos en términos relativos (crecimiento de la planta dañada en relación a plantas no dañadas). Si bien la capacidad de **compensación** depende de la edad de la planta, de la intensidad del ataque, de la disponibilidad de luz, agua y nutrientes entre muchas otras variables, hay especies como el maitén (*Maytenus boaria*) y el maqui, que subsisten a pesar de ser muy ramoneadas, rebrotando luego de cada ataque, en tanto que la supervivencia y crecimiento de otras especies menos tolerantes, como el ciprés de la cordillera dependerá en gran medida de la frecuencia e intensidad de herbivoría (Recuadro 3).

Las plantas que crecen en ambientes ricos en nutrientes suelen presentar una mayor compensación al ramoneo. Existen varios mecanismos compensatorios: crecer más rápido, aumentar su tasa fotosintética, modificar la asignación de los recursos (agua, minerales, y carbono) favoreciendo otras estructuras y funciones, producir más ramas y/o rebrotar. Varias especies como el ñire, el maqui, la parrilla, la caña colihue (*Chusquea culeou*), el maitén y el notro (*Embothrium coc-*

cineum) son capaces de producir numerosos nuevos brotes desde sus yemas luego de un ramoneo intenso, y por lo tanto, suelen adquirir una forma muy diferente a la que poseen en sitios sin ramoneo. A su vez, estas especies pueden generar nuevos brotes desde el tocón o cerca del mismo, extendiéndose desde las raíces. Algunos herbívoros, como las hormigas tienen la capacidad de concentrar nutrientes ejerciendo un efecto beneficioso sobre las plantas. Se produce así una paradoja: un herbívoro puede aumentar indirectamente la tolerancia a la herbivoría (Recuadro 4).

Las especies que componen una determinada comunidad vegetal son buenas indicadoras del papel que están jugando los herbívoros. Así por ejemplo, las que puedan resistir o tolerar la herbivoría se verán favorecidas en sitios donde la presión es alta dado que allí las plantas no defendidas tendrán un desempeño más pobre por los altos niveles de daño y, por lo tanto, se convertirán en competidoras débiles, perdiendo la carrera por recursos como luz y nutrientes.

En la mayoría de nuestros bosques podemos encontrar parrillas y calafates, ambos de frutos muy sabrosos y fáciles de reconocer. Su presencia, crecimiento y capacidad reproductiva, sin embargo, dependerá en gran medida de la carga ganadera del bosque: la parrilla es una especie muy palata-



Figura 6: Calafate en un área con altas densidades de ganado. Fotos: M. de Paz.

Recuadro 4. Basureros fértiles

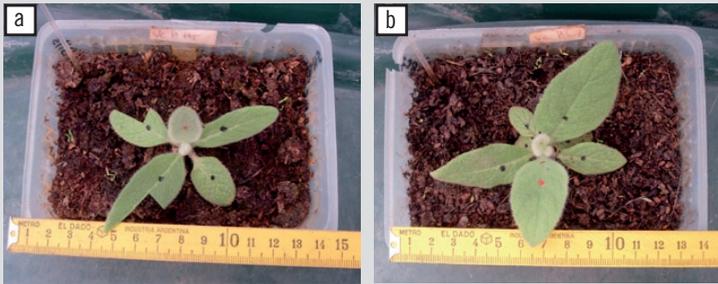
Gabriela I. Pirk

La hormiga cortadora de hojas (*Acromyrmex lobicornis*) acumula el material de desecho de sus colonias en importantes montículos (basureros) cerca de sus hormigueros. En la estepa patagónica estos basureros son más ricos en materia orgánica, nitrógeno y potasio y retienen más humedad que el suelo y funcionan como un fertilizante natural para varias especies de plantas.

Para averiguar si las plantas que crecen en los basureros tienen una mayor capacidad para sobreponerse a la herbivoría (tolerancia) que aquellas que crecen en el suelo, plantamos individuos de cinco especies de herbáceas en bandejas, la mitad con suelo de la estepa patagónica, y la otra mitad, con suelo de basurero de hormigas.

Elegimos tres especies exóticas y dos nativas abundantes en las áreas donde habitan las hormigas cortadoras. Las exóticas fueron el tabaco de indio (*Verbascum thapsus*) y dos cardos (*Carduus thoermeri* y *Onopordon acanthium*), y las nativas, don Diego de la noche (*Oenothera odorata*) y vara de oro (*Solidago chilensis*). Realizamos cortes en las hojas de la mitad de las plantas en cada sustrato simulando un 10 % y un 30% de herbivoría aproximadamente (niveles similares a los naturales) y las colocamos en un invernadero, regándolas regularmente.

Al cabo de tres meses observamos que las plantas con cortes crecieron igual que las plantas sin cortes en cada uno de los sustratos, es decir, que la herbivoría simulada no afectó el crecimiento, y que tanto las plantas exóticas como las nativas lograron compensar de la misma forma los daños ocasionados por la herbivoría. Sin embargo, todas las plantas crecieron mucho más en el basurero que en el suelo y las especies exóticas crecieron aún más que las nativas. Podemos concluir entonces, que las hormigas cortadoras favorecen indirectamente, a través de sus desechos, el crecimiento de las plantas, pero no modifican la forma en que éstas se recuperan de los daños en sus hojas.



Bandejas experimentales con plantas de tabaco indio sometidas a herbivoría simulada (a) y sin herbivoría (b), creciendo sobre basureros de hormigas cortadoras. Fotos: G. Pirk.

ble por lo que es preferida por el ganado vacuno. En bosques de lenga recientemente quemados encontramos que, donde hay ganado, la parrilla muestra mucho menor crecimiento que en sitios donde no hay. Además, cuando es ramoneada, la producción de flores y frutos es casi inexistente. Una explicación posible es que al ser ramoneada disminuye la cantidad de hojas y, por lo tanto, la planta asigna recursos a las partes

que garantizan su supervivencia a expensas de su éxito reproductivo.

El caso opuesto es el calafate, que es una especie poco palatable y con gran resistencia a la herbivoría gracias a sus espinas (Figura 6). En lugares con ganado no ve modificada su asignación de recursos, produciendo así abundantes flores y frutos. Incluso, al ser una especie que prefiere los ambientes de mucha luz, puede incrementar su creci-

miento por la eliminación de competencia y sombra gracias al ganado que consume las especies menos defendidas.

VARIABILIDAD ESPACIAL Y TEMPORAL EN LA HERBIVORÍA

Las condiciones ambientales de cada lugar (clima, suelos, topografía) afectan tanto a las plantas como a los herbívoros y en consecuencia a la interacción entre ambos (Figura 7). Las laderas con orientación norte generalmente reciben mayor luz solar y presentan mayor temperatura que aquellas con orientación sur, pudiendo determinar fuertes gradientes de herbivoría en pocos metros. Las características de los suelos son muy distintas si nos encontramos en una llanura sedimentaria, en laderas con mucha deposición de ceniza volcánica, o en la naciente de la cuenca. La latitud influye a su vez sobre la cantidad de horas de luz y temperatura, en tanto que procesos de muy gran escala como la dinámica de corrientes

marinas antárticas y tropicales determinarán períodos de lluvia y sequías.

En términos generales, la vegetación de la Patagonia está influenciada por un fuerte gradiente de precipitación que, con la excepción de una angosta franja de bosques recostados sobre los Andes, sólo permite el crecimiento de arbustos, hierbas y pastos accesibles a los grandes herbívoros, como guanacos, huemules, choiques y ovejas. En la estepa, las precipitaciones de invierno tienden a acumularse en fondos de valle, generando mallines en los que las gramíneas alcanzan una gran productividad. Los mallines a su vez son comunidades clave para la mayoría de los grandes herbívoros silvestres (guanacos, choiques, avutardas, etc.) y domésticos.

Al acercarnos a la Cordillera, el aumento en la disponibilidad de agua resulta en una mayor competencia por luz entre plantas, permitiendo el reemplazo de pastizales y matorrales por bosque. A diferencia de las herbáceas y los arbustos, los árboles pasan gran parte de su vida fuera del alcance de los grandes herbívoros, excepto en su etapa

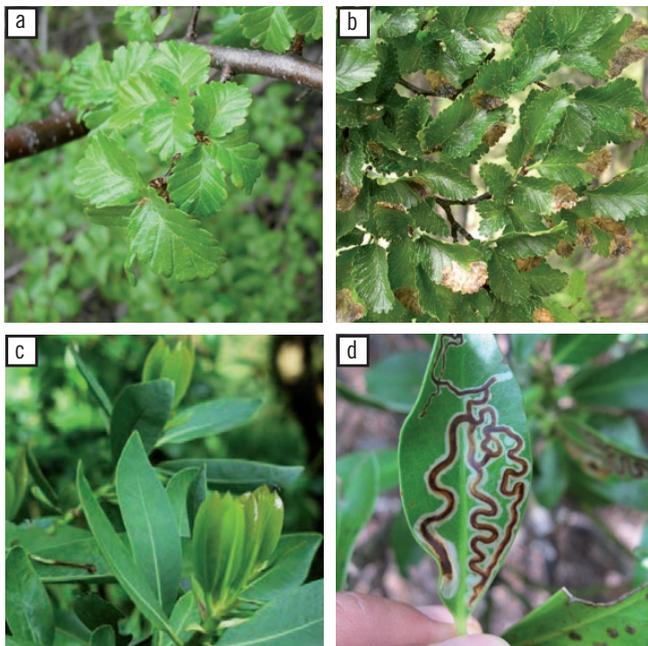


Figura 7: Las plantas pueden presentar distinto nivel de herbivoría en hojas (folivoría) según la ubicación (variación espacial) o el momento (variación temporal) en que la herbivoría es evaluada. Las fotos muestran individuos de lenga (a y b) y canelo (c y d) sin folivoría (a y c) y con herbivoría por insectos minadores (b y d, ver sección insectos herbívoros). Fotos: J. Partisis y L. Garibaldi.

juvenil. Por lo tanto, en términos generales, la herbivoría por mamíferos dependerá principalmente de la disponibilidad de agua y la frecuencia de disturbios, disminuyendo en las zonas de bosque excepto cuando éstas son sometidas a disturbios como el fuego.

Los cambios temporales también ocurren a distintas escalas: la precipitación y tempe-

ratura pueden variar entre diferentes días, meses, años, décadas, siglos y milenios. Patagonia Norte se caracteriza por un clima relativamente seco y cálido en el verano, mientras que en otoño e invierno las precipitaciones son mayores y las temperaturas menores. A escala de años, existe una alternancia entre años “Niño” (fríos y lluviosos)

Recuadro 5. Insectos en bosques de lenga

Lucas Garibaldi y Noemí Mazzia

Los bosques deciduos de lenga del norte de la Patagonia, aparecen por encima de los 1000 m de altitud, a lo largo de un gradiente de precipitaciones de entre 3000 mm en el oeste y 800 mm en el ecotono bosque-estepa. Esta variación en la precipitación es acompañada por cambios en la productividad y fenología foliar de la lenga: la aparición de las hojas de esta especie ocurre en noviembre en los bosques húmedos del oeste y un mes antes en los secos bosques del este. Asimismo, el cambio de color del follaje se inicia en abril en el oeste y dos semanas más tarde en el este.

Los bosques de lenga sirven de alimento a varios grupos (gremios) de insectos *folívoros*. En general, los insectos *minadores* y *pegadores de hojas* causan la mayor parte de daño foliar en los bosques secos, en tanto que los *masticadores* o *defoliadores* predominan en los bosques húmedos (Figuras 4 y 7). Este patrón puede reflejar diferencias en la tolerancia a las condiciones ambientales de los diferentes grupos de insectos: los insectos dominantes en los bosques secos tienden a vivir protegidos dentro del follaje.

No sólo varía el período en que las lengas tienen hojas sino que también su aparición se da de manera diferente en los bosques secos y en los húmedos, lo que conlleva a una oferta de alimento distinta. En los primeros hay un período “extendido” de foliación, de manera que tanto los insectos “tardíos” (*pegadores*) como los “tempranos” (*minadores*) pueden tener acceso a hojas jóvenes recién expandidas que representan un alimento de alta calidad nutricional. Contrariamente, los bosques húmedos presentan un único período de expansión foliar concentrado al inicio de la estación de crecimiento y, hasta el momento, no hemos encontrado separación temporal en el uso del alimento entre los grupos de insectos más conspicuos (*masticadores*

y *defoliadores*). En sus primeros estadios larvales éstos son los principales consumidores de las hojas jóvenes y acompañan el desarrollo de las mismas durante gran parte del verano.

Representación de la separación espacial y temporal de gremios de insectos en bosques secos y húmedos de lenga. El bosque húmedo (gris claro) ocupa el extremo occidental mientras que el bosque seco (gris oscuro) representa el extremo oriental del gradiente. El eje horizontal representa la duración de la estación de crecimiento (noviembre-abril).



Recuadro 6. Cuando florece la caña

Estela Raffaele, Thomas Kitzberger y Thomas Veblen

La caña colihue florece masivamente cada 60-70 años y luego muere. Estos eventos podrían ser determinantes para la dinámica de nuestros bosques, al aumentar la disponibilidad de luz, nutrientes y humedad así como producir grandes cantidades de combustible seco y fino que incrementan los riesgos de incendios.

Estos eventos implican también un gran cambio para los herbívoros: por un lado la gran cantidad de semillas que se produce, resulta durante ese verano, en un incremento enorme de alimento para los *granívoros* pero, a su vez, la muerte de la parte vegetativa de la caña (*culmos*) deja a muchos animales del bosque sin una fuente de alimento y protección. Su muerte masiva implica también un mayor consumo de otras plantas del sotobosque, las cuales a la vez pueden verse beneficiadas por una reducción de la competencia.

En noviembre de 2000 ocurrió un evento de floración masiva de caña colihue en Argentina y Chile, afectando un área de 120 km² a lo largo de 230 km en dirección norte-sur (aproximadamente 40° S) en la cordillera de los Andes y es la primera documentada en Argentina desde 1940. Durante cinco años estudiamos el efecto de la floración masiva y el ramoneo por ganado vacuno sobre la regeneración en un bosque de coihues sometido a una presión de pastoreo por más de 20 años y cuyo sotobosque estaba dominado por caña de 5m de altura. Encontramos que la muerte de la caña no indujo a un pulso de establecimiento de nuevos árboles, pero incrementó el crecimiento de juveniles y plántulas establecidos antes del evento. En la exclusión de ganado en parcelas con caña florecida las plántulas de coihue eran 130% más altas que en las parcelas con caña no florecida y 143% más altas que las que crecían con ganado y con caña florecida.



Esto indica que existió un mayor consumo de plántulas de coihue donde floreció la caña, probablemente debido a una mayor accesibilidad y oferta de alimento (mayor biomasa de plantas de coihue). Concluimos que la floración masiva genera una ventana de regeneración que es reducida por el ganado.

Caña colihue recientemente florecida. Se observan los culmos secos aún en pie y una gran cantidad de hojarasca en el suelo aportando combustible seco y fino al bosque. Foto: T. Kitzberger.

y “Niña” (cálidos y secos). Estos cambios temporales en la precipitación y temperatura condicionan el crecimiento y desarrollo de plantas y herbívoros afectando la interacción entre ambos.

El efecto de la *variación temporal* de factores ambientales sobre la herbivoría depende de las condiciones ambientales generales del

sitio. Por ejemplo, un aumento en las precipitaciones de 300 mm en un año húmedo (*variación interanual*), puede tener un efecto muy distinto sobre las plantas y los herbívoros en una ladera sur que es húmeda y fría que en una ladera norte cálida y seca (*variación espacial*), del mismo modo que las consecuencia son distintas en la estepa que

en la selva valdiviana. La amplitud de condiciones climáticas en las que encontramos a la lenga nos permite profundizar un poco sobre la capacidad de plantas y herbívoros ajustarse a diferentes condiciones ambientales (Recuadro 5). Uno de los cambios más dramáticos y menos estudiados de nuestra región es el que genera la floración masiva de las cañas el cual se inicia sincrónicamente sin aviso previo, afectando a gran parte de los bosques de la región, sus herbívoros silvestres y domésticos (Recuadro 6).

INTERACCIONES ENTRE FUEGO Y HERBÍVOROS

Los herbívoros son los principales consumidores de plantas vivas, removiendo aproximadamente el 10% de la producción anual de plantas en comunidades naturales pero, un gran incendio, puede remover hasta el 80% de la producción primaria en estos ambientes. Al igual que los herbívoros, los fuegos consumen principalmente hojas, ramas y hojarasca. Las características químicas y morfológicas de las plantas que integran una comunidad determinan la facilidad con que puede quemarse (*combustibilidad*) pero, curiosamente, varias de estas características también pueden hacerlas menos atractivas para los herbívoros.

Por un lado los herbívoros reducen la biomasa fina (plantas jóvenes, tallos y hojas) de las plantas y, por ende, la combustibilidad de una determinada comunidad vegetal, pero por otro lado pueden producir un aumento relativo de la biomasa de las especies no palatables, que están caracterizadas por un mayor grado de inflamabilidad. Esto hace pensar que debería haber un aumento de la cobertura y/o biomasa relativa de especies más inflamables en comunidades vegetales expuestas a altos niveles de herbivoría. Por eso, desde hace más de una década estamos investigando si la presencia de ganado y de liebre europea pueden llevar a un aumento de la frecuencia de fuegos en matorrales, ca-

racterizados por plantas adaptadas al fuego impidiendo, de este modo, la recuperación de bosques quemados.

El efecto combinado del fuego y el ramoneo de grandes herbívoros sobre características de las distintas comunidades vegetales es difícil de predecir debido a que éstos pueden sumarse o contrarrestarse, variando a lo largo del tiempo transcurrido desde un incendio. Si bien el efecto inmediato del fuego es la mortalidad de plantas y animales, en el corto plazo los incendios inducen grandes cambios en la estructura y composición de la vegetación, lo que a su vez afecta tanto la disponibilidad de alimento para los herbívoros como de micrositios necesarios para el establecimiento de nuevas plantas. A mediano plazo, los fuegos modifican la distribución y disponibilidad de nutrientes del suelo, la hojarasca, la composición y abundancia de microorganismos del suelo, la productividad primaria, y la cantidad de combustible que acumula el sistema.

En el noroeste patagónico, a lo largo del gradiente ambiental este-oeste existente, el fuego históricamente ha determinado la composición de las comunidades vegetales a escala de paisaje (Capítulos 2 y 9). Superpuesta a este paisaje modelado por el fuego se encuentra la influencia de los herbívoros recientemente introducidos, tales como el ganado ovino, bovino y equino, el ciervo colorado y la liebre europea.

La combinación de fuegos repetidos con intensa herbivoría constituye un nuevo tipo de disturbio para los bosques de la región. Especies arbustivas rebrotantes dominan las zonas recientemente quemadas conformando matorrales que pueden ser colonizados por especies arbóreas. Sin embargo, una alta presión del ganado vacuno durante la etapa de regeneración post-fuego podría impedir que las especies arbóreas y arbustivas se regeneren y, en su lugar, promover la formación de estepas degradadas. Hay, por ejemplo, evidencias experimentales que muestran que la herbivoría del ganado y la liebre europea disminuyen la supervivencia

de plántulas de las especies no rebrotantes en bosques de lenga incendiados.

En 1999 instalamos una serie de **clausuras** contra ganado y liebre en diferentes tipos de bosques y matorrales recientemente quemados para estudiar el impacto de la herbivoría sobre las etapas iniciales de regeneración post-fuego. Los primeros resultados demostraron la existencia de un fuerte *efecto nodriza* en matorrales (Capítulos 2 y 3). En esta comunidad, si el ganado ramonea especies nodrizas, modifica los sitios necesarios para la germinación y supervivencia de especies arbóreas que crecen debajo de ellas, por lo tanto la desaparición local de unas pocas especies nodrizas produciría la extinción local de otras varias especies (herbáceas y leñosas) acompañantes y, de esta manera, cambiaría drásticamente el sistema. Especies arbóreas de gran importancia en la zona, como el ci-

prés de la cordillera y el maitén, sólo regeneran bajo especies nodrizas en las zonas más áridas de su distribución.

En todos los experimentos de clausuras contra ganado y liebres detectamos que existen especies de arbustos que son más consumidos que otros. Por ejemplo, en un bosque de lenga y un matorral de ñire recientemente incendiados, determinamos que, del total de leñosas y trepadoras consumidas por el ganado, los mayores porcentajes correspondían a especies como la caña colihue, la arvejilla (*Vicia nigricans*), la laura (*Schinus patagonicus*), la parrilla y el ñire (Figura 8). Estas especies fueron altamente consumidas ya sea por su gran abundancia o por su alta palatabilidad.

Generalmente los cambios estructurales inducidos por el sobrepastoreo en los bosques y matorrales incluyen un aumento

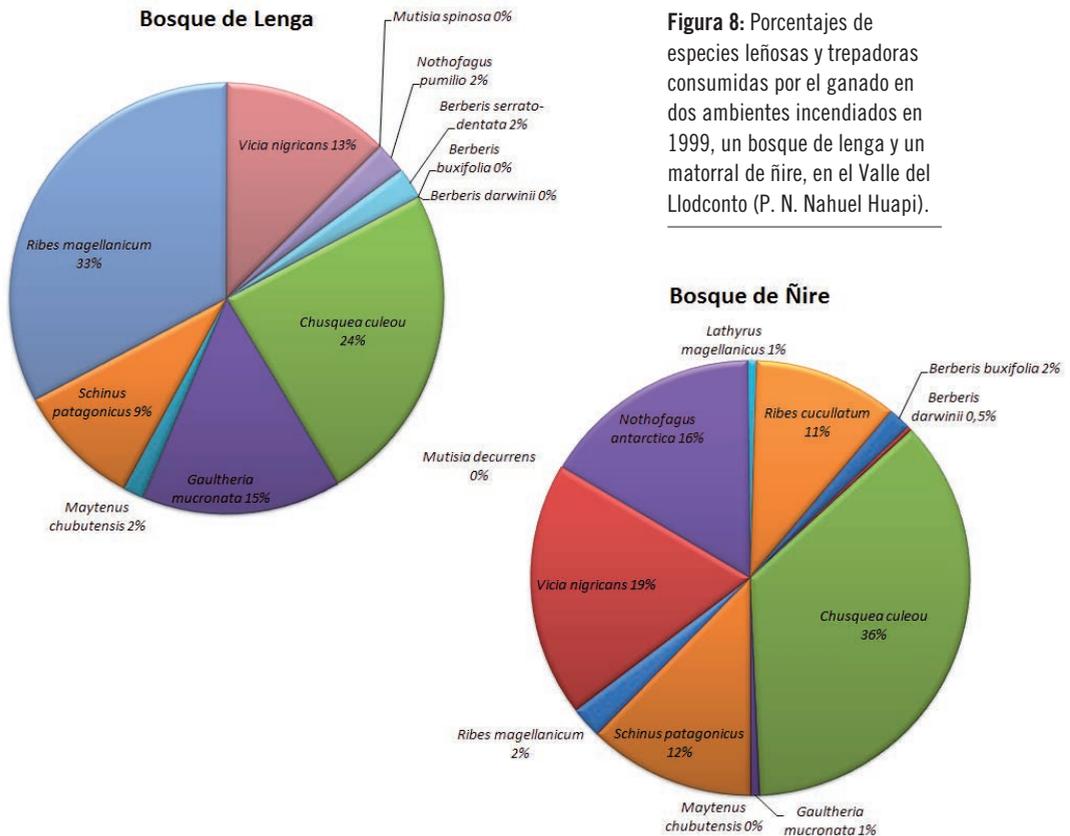


Figura 8: Porcentajes de especies leñosas y trepadoras consumidas por el ganado en dos ambientes incendiados en 1999, un bosque de lenga y un matorral de ñire, en el Valle del Llodconto (P. N. Nahuel Huapi).

en la abundancia relativa de arbustos espinosos, una disminución en el tamaño y abundancia de las especies arbóreas y un incremento en la importancia del estrato herbáceo. Sin embargo, su impacto sobre los bosques es muy variable, dependiendo del estado de colonización de la comunidad, la historia previa del lugar, la densidad y el tiempo de permanencia de los herbívoros. Durante nuestros estudios hemos documentado que los ambientes recientemente quemados fueron utilizados por herbívoros con mayor intensidad que los sitios similares y cercanos no quemados (Figura 9).

El efecto que produce la combinación del fuego y el ganado sobre la producción de flores y frutos de varias especies que recolonizan luego de un incendio puede ser tanto o más importante que la simple pérdida de biomasa, afectando su capacidad reproduc-

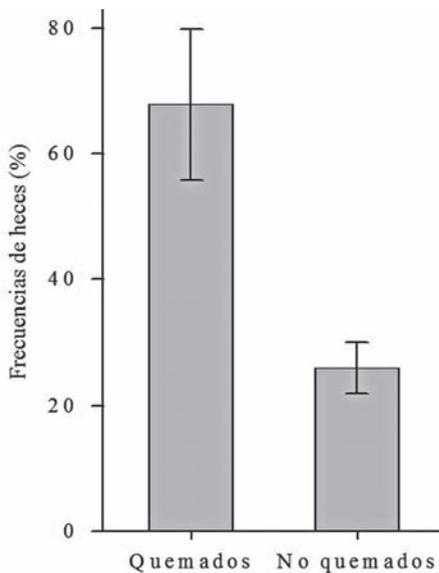


Figura 9. Estimación del uso de hábitat, medido como la frecuencia total de heces de ganado y liebres, en zonas quemadas y no quemadas adyacentes, en los valles del Llodconto y Falso Granítico (P. N. Nahuel Huapi). Las vacas y liebres prefieren comer en lugares donde hubo incendios recientes.

tiva. La variación en el desarrollo de las flores (botones florales, flores abiertas) y frutos (inmaduros y maduros) está generalmente asociada a factores abióticos tales como temperatura, fotoperiodo (duración de los periodos con luz solar), disponibilidad de luz, precipitación, humedad y composición del suelo. Este desarrollo también puede ser afectado por los herbívoros y el fuego directamente, debido a la destrucción de tejidos reproductivos o, indirectamente, al modificar factores abióticos del entorno de la planta.

En un bosque de lenga en el Parque Nacional Nahuel Huapi utilizado para ganadería que se incendió hace 10 años encontramos que la herbivoría por vacunos afecta la abundancia y oportunidad de reproducción de sus especies vegetales preferidas (*especies palatables*). Por ejemplo, cuando hay ganado, la parrilla, especie muy palatable, produce 25 veces menos flores, 10 veces menos frutos y casi una nula cantidad de semillas que germinen por fruto. En cambio, el calafate, una especie poco palatable, produce cuatro veces más flores y el doble de frutos cuando hay ganado que en su ausencia. También encontramos que el ganado no afecta la producción de frutos y semillas de invasoras como el cardo (*Cirsium vulgare*), el cual es poco palatable (Figura 10).

A lo largo de una temporada de crecimiento (primavera y verano) pudimos observar que debido a la acción del ganado, había una disminución en el número de especies simultáneamente en flor y/o fruto, así como un retardo del pico de especies en flor de diciembre a enero. Este retraso en la floración y en la fructificación es muy acentuado en las especies más palatables: parrilla, maitén, bácaris (*Baccharis obovata*), chaura (*Gaultheria mucronata*), arvejilla, laura y reina mora (*Mutisia spinosa*). Por ejemplo, la parrilla florece durante casi 40 días cuando no hay ganado, y solo durante 20 días en presencia del mismo.

Asimismo, algunas especies poco palatables como el calafate, el michay y dos espe-

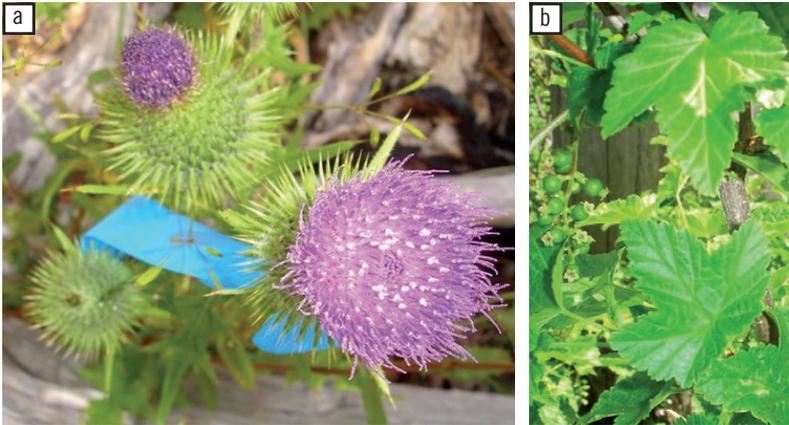


Figura 10: Capítulos de cardo en flor y pimpollo (a) y frutos inmaduros de parilla (b). Fotos: M. de Paz.

cies de cardos (Figura 8), son beneficiadas directamente por el ganado, aumentando su fructificación, e indirectamente porque la duración de la floración y fructificación no son afectadas. De esta manera, la herbivoría por ganado estaría actuando de forma similar al fuego, alterando la fenología reproductiva de varias especies.

A corto plazo, el ganado produce cambios drásticos en la abundancia de especies de plantas (mayor abundancia de especies no

palatables) y probablemente de especies polinizadoras (insectos como abejas y abejorros) y dispersoras (aves como el zorzal patagónico o el fío fío) que dependen de las mismas. A largo plazo, estos cambios producirían probablemente extinción de las especies palatables a nivel local y aumento de abundancia de especies no palatables nativas y exóticas (cardos), que son favorecidas por la presencia del ganado.

Otro cambio que produce la combinación

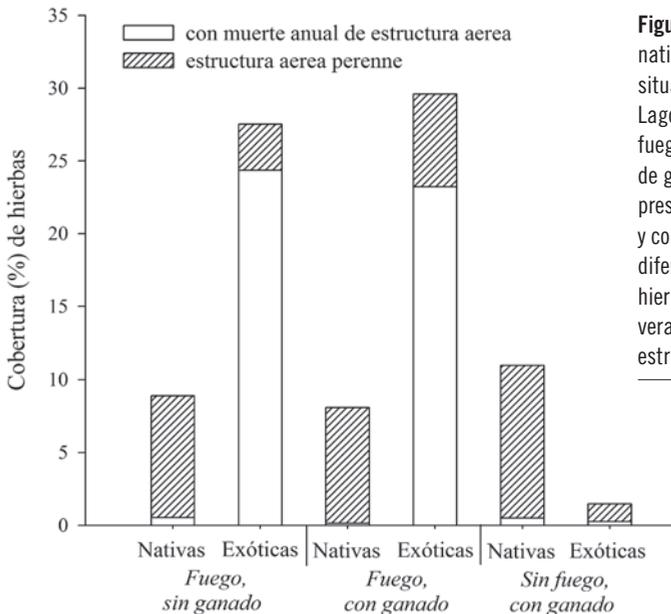


Figura 11: Cobertura de hierbas nativas y exóticas en tres distintas situaciones en un sitio cercano al Lago Espejo (P. N. NahuelHuapi): fuego reciente y en ausencia de ganado; fuego reciente y en presencia de ganado; y, sin fuego y con ganado. Para cada caso se diferencian los porcentajes de hierbas que mueren al final del verano (en blanco) y las hierbas con estructura aérea perenne (rayado).

de fuego y ramoneo es la dispersión de algunas plantas exóticas, particularmente pastos y hierbas, que agregan combustibilidad a los lugares que invaden. Los pastos tienen mayor relación superficie/volumen que las especies leñosas, manteniendo gran cantidad de combustible en pie y, en consecuencia, se queman con mayor facilidad que las especies leñosas. El establecimiento de pastos exóticos es muy frecuente, particularmente en lugares incendiados y con gran intensidad de pastoreo.

Si bien no tenemos registros y/o evidencias de un cambio en el régimen de fuego debido a la presencia de herbívoros introducidos en los bosques andino-patagónicos, en algunos de los sitios donde estamos estudiando la vegetación, hemos documentado un aumento en el número y abundancia de hierbas y pastos exóticos, asociados al fuego. En particular, en lugares recientemente incendiados hemos registrado que la co-

bertura de hierbas exóticas aumenta considerablemente, tanto en ausencia como en presencia de ganado (Figura 11).

La biomasa aérea de muchas especies exóticas muere al final del verano, aportando combustible fino al sistema en el período más seco del año por lo que puede contribuir a que aumente la probabilidad de fuegos en esta región a mediano y/o largo plazo.

La herbivoría y el fuego moldean la dinámica de la vegetación de la Patagonia. En este capítulo hemos visto que los humanos somos un componente importante de esta dinámica al introducir nuevas plantas y herbívoros, aumentando directa e indirectamente el riesgo de que se generen nuevos incendios. Cambios en la presión de herbivoría y combustibilidad de nuestros bosques, matorrales, pastizales y estepas beneficiarán a algunas especies y reducirán las posibilidades de persistencia de otras.