Ecología Austral 18:253-271. Diciembre 2008
Asociación Argentina de Ecología

La ganadería extensiva, ¿es compatible con la conservación de la biodiversidad y de los suelos?

Ana M Cingolani [1, ✉], Imanuel Noy-Meir [2], Daniel D Renison [3] & Marcelo Cabido [1]

1. *Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, CONICET-Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.*
2. *Fac. de Ciencias Agropecuarias, Nutrición y Calidad Ambiental, Univ. Hebrea de Jerusalén, Rehovot, Israel.*
3. *Cátedra de Ecología, Fac. de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Univ. Nacional de Córdoba, Argentina.*

Resumen. El efecto de la ganadería comercial sobre la conservación de la biodiversidad y de los suelos es difícil de evaluar debido a la falta de relictos sin ganado, a la heterogeneidad del paisaje y a la complejidad de las respuestas. Para describir en qué condiciones la ganadería comercial resulta compatible con la conservación de la biodiversidad y de los suelos, analizamos a distintas escalas los modelos y la información existentes. Concluimos que en sistemas que evolucionaron con altas presiones de herbívoros, ya sean domésticos o silvestres, la ganadería a cargas comerciales puede ser compatible con la conservación, y aun necesaria. Sin embargo, mientras que la biodiversidad se maximiza con una presión de herbivoría heterogénea dentro de cada uno de los diferentes ambientes que componen el paisaje, la producción ganadera tiende a optimizarse con una presión homogénea. Por ello, aún en sistemas que evolucionaron con alta presión de herbivoría, la compatibilidad con la conservación exige una cierta heterogeneidad de la presión, lo que puede disminuir la producción con respecto a la máxima posible. En sistemas que evolucionaron con baja presión de herbívoría es menos probable que la ganadería comercial resulte compatible con la conservación de la biodiversidad y de los suelos.

[Palabras clave: diversidad, erosión, fauna, historia evolutiva de pastoreo, paisaje]

Abstract. Is extensive livestock production compatible with biodiversity and soil conservation?: The effect of commercial livestock production on biodiversity and soil conservation is difficult to evaluate due to the lack of relicts without livestock, landscape heterogeneity and the complexity of responses. We analyzed the available information and models, integrating different scales, to describe in what conditions commercial livestock production results compatible with biodiversity and soil conservation. We conclude that in systems that evolved with heavy pressure of either wild or domestic herbivores, commercial livestock production is compatible with conservation, and may even be necessary. However, biodiversity is maximized with a heterogeneous herbivore pressure within each of the habitats that constitute the landscape, while livestock production tends to be optimized with a homogeneous pressure. Thus, even in systems that evolved with heavy herbivore pressure, compatibility with conservation requires certain heterogeneity of herbivore pressure, which may decrease production relative to the potential maximum. In systems which evolved with light herbivore pressure, commercial livestock production is less likely to be compatible with biodiversity and soil conservation.

[Keywords: diversity, erosion, fauna, evolutionary history of grazing, landscape]

✉Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, CONICET-Universidad Nacional de Córdoba. CC 495, (5000)Córdoba, Argentina.
acingola@com.uncor.edu

Recibido: 13 de marzo de 2008; Fin de arbitraje: 31 de agosto de 2008; Revisión recibida: 21 de octubre de 2008; Aceptado: 29 de octubre de 2008

Introducción

En términos generales, se acepta que la ganadería extensiva es más compatible con la conservación de la biodiversidad y los suelos que la agricultura a gran escala o la urbanización. Sin embargo, si se compara la ganadería extensiva con la exclusión completa de actividades agropecuarias (e.g., en un área protegida), la ganadería puede resultar claramente perjudicial, relativamente neutra, o incluso deseable para estos objetivos (Perevolotsky & Seligman 1998; McIntyre et al. 2003; Cingolani et al. 2005a; Lunt et al. 2007). La escasez de relictos sin ganadería, la heterogeneidad intrínseca del paisaje y la complejidad de los efectos del ganado dificultan los estudios relativos a la relación existente entre ganadería y conservación, lo cual genera extensos debates (Landsberg et al. 2002; McIntyre et al. 2003; Lunt et al. 2007; Cingolani et al. 2008). Por ejemplo, parte de las áreas fiscales del oeste de los Estados Unidos de Norteamérica se utilizan para la ganadería, y hay argumentos tanto a favor como en contra de continuar con esta actividad en la región (Painter & Belsky 1993; Belsky & Blumenthal 1997; Curtin et al. 2002; Floyd et al. 2002). En Europa, la ganadería en general resulta beneficiosa, e incluso las áreas protegidas están sujetas al pastoreo doméstico u a otros tipos de manipulaciones (Hobbs & Huenneke 1992; Rook et al. 2004; Quetier et al. 2007). En Australia, mientras tanto, el ganado es perjudicial en un amplio rango de condiciones ecológicas (Lunt et al. 2007).

En este trabajo nos propusimos integrar los modelos y la información existentes a distintas escalas para describir en qué condiciones la ganadería es compatible con la conservación de la biodiversidad y de los suelos. Comenzamos con el análisis del efecto de la ganadería en la escala de sitio ecológico individual, y luego incorporamos la variación espacial en la escala de paisaje. Finalmente, consideramos las posibles estrategias de manejo en el nivel regional.

Análisis a Nivel de Sitio

La carga ganadera de un sitio influye sobre su biodiversidad, su suelo y su producción por unidad de superficie. El impacto de la ganadería como actividad comercial dependerá de la divergencia entre la carga ganadera que produzca los máximos ingresos y el grado de herbivoría óptimo para conservar la biodiversidad y el suelo. En las siguientes secciones analizamos dicha divergencia a través de curvas que relacionan la carga ganadera con el beneficio económico y con distintos aspectos de la biodiversidad y de los suelos, y representamos la situación promedio de muchos años. La variabilidad entre años, sobre todo de las precipitaciones y la productividad primaria, puede causar cambios en las curvas que se deberían expresar gráficamente en una franja de incertidumbre que por razones de simplicidad no hemos trazado. Sin embargo, tenemos en cuenta esta variabilidad y sus consecuencias al analizar los efectos de las cargas ganaderas sobre los parámetros del sistema.

Carga ganadera, producción e ingresos por hectárea

Distintos autores (revisados por White 1987) postularon que al aumentar la carga disminuyen la disponibilidad de forraje y la producción individual de los animales. Además, la carga también puede afectar la producción por animal a través de cambios en la composición de la vegetación (ver "Carga ganadera y composición de la vegetación"). En sitios poco productivos (xéricos, pobres en nutrientes o limitados por temperatura, salinidad u otras condiciones extremas) es común que las especies palatables sean reemplazadas por especies poco palatables. Esto genera una relación entre carga y producción por animal con una pendiente negativa y creciente a medida que aumenta la carga (White 1987; Kemp & Michalk 2007; Figura 1a). En sitios productivos (húmedos y/o ricos en nutrientes), en particular si están en sistemas que evolucionaron con altas presiones de herbivoría, el pastoreo puede producir un aumento de especies palatables, lo cual me-

jora la nutrición animal (McNaughton 1984). En estos casos, es posible postular una relación dónde la producción por animal es máxima a cargas medias (Figura 1b).

El producto de la producción por animal y la carga por unidad de superficie brinda una estimación de la producción por unidad de superficie, que es una función unimodal de la carga (líneas sólidas en Figura 1). La carga a la cual se maximiza la producción sostenible por unidad de superficie se puede denominar "óptimo productivo" (op). Sin embargo, un ganadero que opera de manera racional intentará maximizar no la producción anual por unidad de superficie, sino el ingreso económico anual por unidad de superficie, que involucra también precios y costos. El ingreso bruto por unidad de superficie es proporcional a la producción por unidad de superficie y, por lo tanto, la carga a la cual se obtiene el máximo ingreso bruto es equivalente al óptimo productivo (Figura 2a). Los costos incluyen a los fijos por unidad de superficie y a los fijos por animal. Por lo tanto, el costo total por unidad de superficie aumenta de manera lineal con la carga, a partir de un costo mínimo (Figura 2a). El ingreso neto, que es la diferencia entre el ingreso bruto y el costo, es también una función unimodal de la carga (línea gris en la Figura 2a). Mientras haya un costo fijo por animal, la carga que maximiza el ingreso neto por unidad de superficie ["óptimo económico" (oe)] siempre será menor que el óptimo productivo (Figura 2a). Sin embargo, estas curvas dependen de la relación entre el precio del producto (e.g., carne) y los precios de los insumos por animal. A medida que aumenta el precio del producto (la curva de ingresos brutos se hace más pronunciada) y/o disminuye el precio de los insumos (la recta de costos se hace menos pronunciada) la carga óptima económica se acerca a la carga óptima productiva (Noy-Meir 1975; Ungar 1990, 1992).

Estas relaciones se modifican de manera profunda cuando se provee forraje suple-

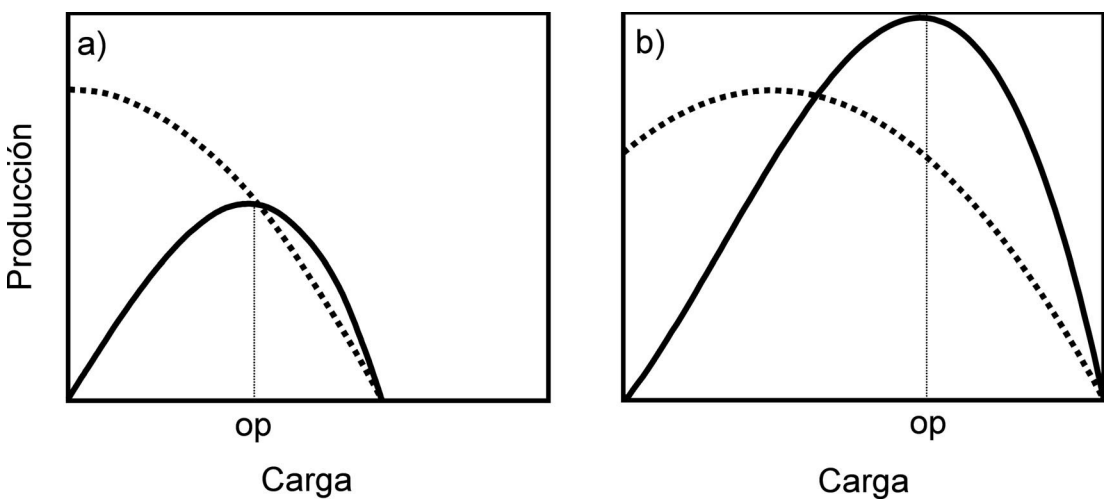

Figura 1. Producción por animal (líneas punteadas) y por unidad de superficie (líneas sólidas) en función de la carga, a) considerando el efecto a largo plazo de la disminución de la calidad forrajera en sitios poco productivos y b) considerando el efecto a largo plazo de un aumento en la calidad forrajera en sitios productivos. Las escalas del eje de producción son relativas a la máxima posible por animal. op: óptimo productivo (carga a la cual se maximiza la producción por unidad de superficie).

Figure 1. Production per animal (dotted lines) and per unit of area (solid lines) as functions of stocking rate, a) considering the long-term effect of the decrease of forage quality in low-productive sites, b) considering the long-term increase in forage quality in productive sites. The scales of the production axes are relative to the maximum possible per animal op: productive optimum (stocking rate at which the production per unit of area is maximum).

mentario. Para ilustrar esto, consideraremos una estrategia de suplementación completa que proveería todo el forraje necesario para cubrir el déficit que deja el forraje natural, a fin de mantener la producción por animal en su máximo. En este caso, la producción y el ingreso bruto por unidad de superficie aumentan linealmente con la carga. Sin embargo, a los costos ya considerados hay que agregar el costo del forraje suplementario, que aumenta con la carga de una manera acelerada, a medida que se incrementa el déficit entre los requerimientos y la producción de forraje natural (Figura 2b). El efecto de la carga sobre el ingreso neto por unidad de superficie, y la carga óptima económica, dependerán de la relación entre las dos curvas, es decir, del precio del forraje suplementario en relación al precio del producto. Cuando esta relación es suficientemente alta (e.g., cuando hay que transportar el forraje a grandes distancias), el costo del forraje necesario para mantener la producción por animal en su máximo aumenta con la carga de tal manera que el óptimo económico ocurre a cargas más bajas que sin suplementación. En cambio, cuando esta relación es baja (por ejemplo cuando el campo está cerca de mercados con alta demanda del producto y alta oferta de forrajes) la carga óptima económica y el ingreso máximo con suplementación pueden ser mucho mayores que sin suplementación (como se ilustra en la Figura 2b), a expensas de un deterioro importante -y a veces irreversible- de la producción forrajera natural (Noy-Meir 1975; Ungar 1990, 1992; Ares 2007).

Carga ganadera y diversidad vegetal

Se ha postulado que en ambientes climáticos de pastizal o de arbustal, las respuestas de la diversidad vegetal y la resiliencia de un sitio al pastoreo dependen de su productividad y de su historia evolutiva de herbivoría por mamíferos grandes (Figura 3, líneas discontinuas) (Milchunas et al. 1988; Cingolani et al. 2005a). En sitios productivos, el pastoreo impide la dominancia de unas pocas especies con alta capacidad competitiva, lo cual aumenta la diversidad, tal como propone la hipótesis del disturbio intermedio (Grime 1973). Si el sistema evolucionó con baja presión de herbivoría el pico de diversidad se produce con

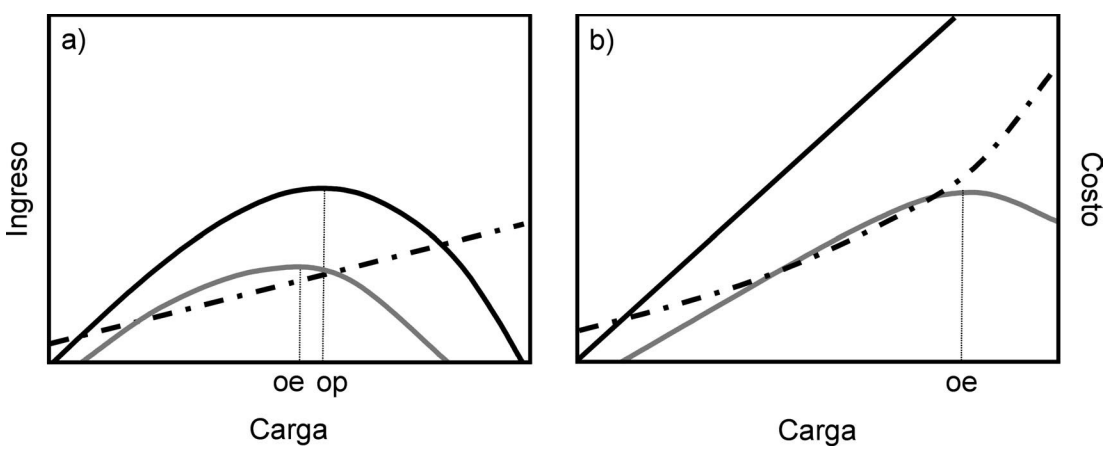

Figura 2. Ingreso bruto (líneas sólidas), costo (líneas discontinuas) e ingreso neto (líneas grises) por unidad de superficie en función de la carga para: a) una situación sin suplementación de forraje, b) con suplementación completa de forraje. op: óptimo productivo (carga a la cual se maximiza la producción por unidad de superficie), oe: óptimo económico (carga a la cual se maximizan los ingresos por unidad de superficie).

Figure 2. Gross revenue (solid lines), cost (dashed-dotted lines) and net revenue (grey lines) per unift of area as functions of stocking rate for: a) a situation without forage supplementation, b) with complete forage supplementation. op: productive optimum (stocking rate at which production per unit of area is maximum), oe: economic optimum (stocking rate at which revenues per unit of area are maximum).

cargas bajas. Si las cargas aumentan, la falta de adaptación de las especies provoca una fuerte disminución de la diversidad. En sistemas que evolucionaron con altas presión de herbivoría, esta mayor diversidad se mantiene incluso con cargas relativamente altas. En sitios poco productivos, al haber menos competencia por luz, el pastoreo no causa aumentos en la diversidad. Si el sistema evolucionó con bajas presiones de herbivoría, la diversidad disminuye con la carga, mientras que si evolucionó con una alta presión de herbívoros, la diversidad se mantiene relativamente constante, excepto a cargas muy altas (Milchunas et al. 1988; Sasaki et al. 2008). Cingolani et al. (2005a) sugirieron, además, que cuando los sistemas evolucionaron con altas presiones de herbivoría son más resilientes como consecuencia de las variaciones temporales y espaciales en la presión de herbivoría durante tiempos evolutivos. Es decir que los cambios producidos por las cargas ganaderas normales son reversibles. Por el contrario, en los sistemas que evolucionaron con poca herbivoría es más probable que

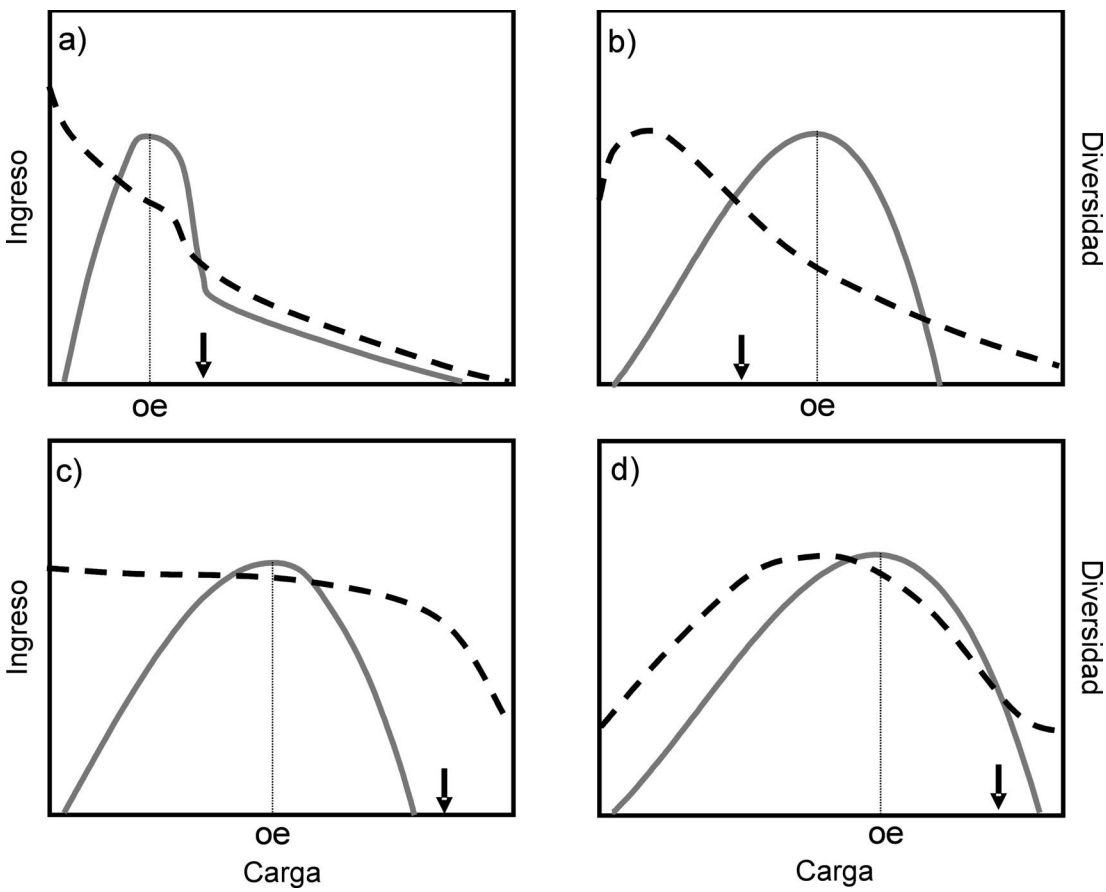

Figura 3. Diversidad (líneas discontinuas) e ingreso por unidad de superficie (líneas sólidas) en función de la carga para sitios a) poco productivos y b) productivos, que evolucionaron con bajas presiones de herbivoría; y sitios c) poco productivos y d) productivos, que evolucionaron con altas presiones de herbivoría. Las escalas son relativas a cada sitio. Las flechas verticales indican las cargas a partir de las cuales se pueden producir transiciones irreversibles. oe: óptimo económico.

Figure 3. Diversity (dashed lines) and revenue per unit of area (solid lines) as functions of stocking rate for sites with a) low and b) high productivity which have evolved under light herbivore pressure; and sites with c) low and d) high productivity which have evolved under heavy herbivore pressure. Scales are relative to each site. Vertical arrows indicate the stocking rates after which irreversible transitions can occur. oe: economic optimum.

la introducción de ganado, incluso a cargas moderadas o bajas, y a veces en combinación con eventos climáticos extremos, produzca cambios de tipo umbral e irreversibles (Figura 3, flechas verticales). Una vez que estas transiciones se producen, el sitio se mantiene en un estado estable alternativo (Westoby et al. 1989), donde ni la diversidad ni la composición florística experimentan grandes variaciones en función de la carga (Cingolani et al. 2005a; Figura 4, líneas discontinuas).

Carga ganadera y composición de la vegetación

El pastoreo produce cambios en la fisonomía y en la composición florística relacionados con las estrategias de las plantas frente a la herbivoría, que varían según la productividad del sitio (Coley et al. 1985; Rosenthal & Kotanen 1994; Cingolani et al. 2005b; Díaz et al. 2007). En sitios poco productivos, el pastoreo promueve el reemplazo de especies palatables por especies menos palatables, con estrategias de evasión que les permiten subsistir en la comunidad sin ser consumidas (James et al. 1999; Curtin et al. 2002; Friedel et al. 2003). En sitios productivos, las especies con estrategias tolerantes al pastoreo reemplazan a las especies sensibles. Se trata de especies palatables de crecimiento rápido y alto contenido de nutrientes en las hojas, que gracias a estas características pueden persistir en la comunidad aun cuando son muy consumidas (McNaughton 1984; Pucheta et al. 1998; Adler et al. 2001; Cingolani et al. 2005b). A su vez, los cambios florísticos son más acentuados en sitios productivos que en sitios poco productivos (Milchunas & Lauenroth 1993; Osem et al. 2004; Adler et al. 2005). Esto se debe a que en los primeros existe una mayor divergencia en las características que resultan exitosas en ausencia de pastoreo vs. en presencia de pastoreo. Mientras tanto, en los segundos hay una mayor convergencia, con más especies que pueden persistir en ambas situaciones (Milchunas et al. 1988). Más allá de un conjunto de especies adaptadas a persistir en ambas situaciones, pueden coexistir otros dos conjuntos de especies: un conjunto más adaptado a resistir la herbivoría (ya sea por tolerancia en sitios productivos, o por evasión en sitios poco productivos), y otro más adaptado a competir (ya sea por luz en los sitios productivos, o por recursos del suelo en los sitios poco productivos). En los sistemas que evolucionaron con alta presión de herbivoría, los mecanismos de resiliencia de las plantas permiten que estos dos conjuntos se

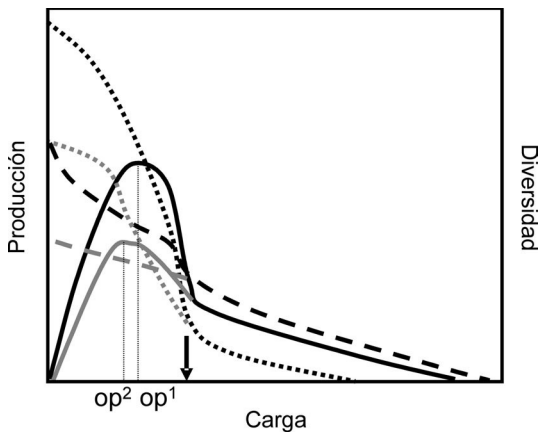

Figura 4. Ejemplo de cómo se modifican las curvas de diversidad (líneas discontínuas), producción por animal (líneas punteadas) y producción por unidad de superficie (líneas sólidas) en función de la carga una vez que se produjo una transición irreversible, para un sistema poco productivo que evolucionó con bajas presiones de herbívoros grandes. En color negro se grafican las curvas antes de que se produzca la transición, mientras que en gris se grafican las curvas una vez que ya se produjo la transición. Por simplicidad no se graficaron los ingresos (bruto y neto) por unidad de superficie. La flecha vertical negra indica la carga umbral a la que se producen los cambios irreversibles. op^1: óptimo productivo antes de que se produzca la transición. op^2: óptimo productivo una vez que se produjo la transición.

Figure 4. Example of how the relationship of diversity (dashed lines), production per animal (dotted lines) and production per unit of area (solid lines) with stocking rate is modified once an irreversible transition occurs, for a low-productive systems which evolved under light large herbivore pressure. In black are the curves before the transition was produced, and in grey the curves after the transition has occurred. For the sake of simplicity, gross and net revenues are not plotted. The vertical arrow indicates the threshold stocking rate at which irreversible transitions occurs. op^1: productive optimum before the transition has occurred. op^2: productive optimum after the transition has occurred.

reemplacen de forma reversible ante cambios en las cargas. En cambio, en los sistemas que evolucionaron con baja presión de herbívoros, el reemplazo es irreversible o muy lento porque las especies susceptibles no tienen mecanismos que les permitan recuperarse ante una disminución de las cargas (Cingolani et al. 2005a). Además, en estos sistemas las estrategias de resistencia (tolerancia o evasión) no serían una verdadera adaptación sino una exaptación (Coughenour 1985), y por ello hay menos especies que pueden subsistir con cargas moderadas y altas. Esto explica la disminución de la diversidad.

La ganadería también produce efectos indirectos tales como la reducción de la frecuencia de fuegos espontáneos en sistemas semiáridos o mésicos, asociada a la disminución de la biomasa combustible (Whelan 1995). Esto contribuye a la arbustización, uno de los síndromes globales más importantes producto de la ganadería (Curtin et al. 2002; Asner et al. 2004). Por el contrario, en sistemas húmedos y subhúmedos, es común el desmonte y aumento antropogénico de la frecuencia de fuegos para habilitar y mantener tierras aptas para el ganado (Asner et al. 2004).

Carga ganadera y fauna

El efecto de la ganadería sobre la fauna ha sido menos estudiado que el efecto sobre la vegetación, aunque se destaca una cierta abundancia de estudios en invertebrados (e.g., Cagnolo et al. 2002; Kinnear & Tongway 2004; Wallis De Vries et al. 2007). Como las plantas son la base de la estructura trófica, se podría razonar que a mayor diversidad de plantas hay mayor diversidad de fauna pequeña. Pero por otro lado, el ganado doméstico reduce la cantidad de biomasa vegetal disponible para la alimentación de otros organismos, y simplifica la estructura vertical de la vegetación (Díaz et al. 2007), que provee a la vida silvestre de refugios climáticos y de los predadores y de sitios para alimentación y reproducción (James et al. 1999).

En sitios poco productivos, en particular si evolucionaron con poca herbivoría, esta simplificación de la estructura se produce de manera simultánea con una disminución de la diversidad vegetal y por ello puede esperarse una disminución de la diversidad de fauna pequeña. Esto coincide con los resultados de muchos estudios, por ejemplo, en ácaros del suelo (Kinnear & Tongway 2004) y en roedores (Gonnet 1998). Sin embargo, en los sitios productivos, en particular si evolucionaron con alta presión de herbivoría, la reducción de biomasa y estructura se dan simultáneamente con un aumento de la diversidad vegetal. En este caso, existen dos fuerzas opuestas que estructurarían la diversidad de fauna pequeña, y el desenlace depende de cual de estos factores es más importante. En pequeños mamíferos e invertebrados, varios estudios encontraron una mayor diversidad y/o abundancia en sitios menos pastoreados. Por ejemplo, en caracoles (Boschi & Baur 2007), en insectos (Cagnolo et al. 2002), y en roedores (Noy-Meir 1988; Polop 1989; Pía et al. 2003). Esto sugiere que la biomasa disponible y la estructura vertical son los factores que más influyen. En consecuencia, se podría esperar que la diversidad de fauna pequeña en general responda de forma decreciente a aumentos de la carga animal. La fauna más móvil, como las aves y los mamíferos grandes, se relaciona mejor con la configuración del paisaje, y los efectos que ejerce el ganado dependen de cómo se modifica dicha configuración.

Carga ganadera y erosión de los suelos

Los animales pisotean el suelo y consumen la biomasa vegetal que lo protege, y esto incrementa el riesgo de erosión (Strunk 2003; Mwendera et al. 1997; Illius & O'Connor 1999). Distintos factores, como la susceptibilidad de los suelos, la litología y la topografía, pueden determinar la magnitud del efecto de la ganadería sobre la erosión del suelo (e.g., Mwendera et al. 1997; Fynn & O'Connor 2000; Cingolani et al. 2003).

La pérdida de suelos como consecuencia de la introducción del ganado es más probable en sistemas que evolucionaron con pocos herbívoros (Rostagno & Del Valle 1988; INTA-GTZ 1993; López-Bermúdez et al. 1998; Sparrow et

al. 2003; Rowntree et al. 2004; Cingolani et al. 2005a). Por otro lado, los sistemas poco productivos, al tener menor cobertura, resultan más proclives a la erosión y desertificación que los sistemas más productivos (James et al. 1999; Asner et al. 2004; Kefi et al. 2007). De este modo, se esperaría que el riesgo más alto de erosión ocurra en los sitios poco productivos que evolucionaron con bajas presiones de herbívoros y el riesgo más bajo ocurra en los sitios productivos que evolucionaron con altas presiones de herbívoros. En estos últimos, es probable que los suelos actuales ya estén en equilibrio con la carga alta histórica, y si hubo erosión, fue hace milenios. Sin embargo, se han documentado algunos casos de reciente pérdida de suelos producidos por la ganadería en sistemas que evolucionaron con herbívoros, tanto áridos (Milton & Hoffman 1994; Fynn & O'Connor 2000) como húmedos (Mwendera et al. 1997; Cingolani et al. 2008). Esta erosión se puede atribuir a los aumentos recientes de las cargas ganaderas a niveles mucho mayores a la carga histórica debido a la suplementación masiva con granos y forraje y a la multiplicación de las aguadas (Illius & O'Connor 1999; Fynn & O'Connor 2000; Cingolani et al. 2005a). El cambio en el tipo de animales y el uso del fuego también han sido propuestos como causas de erosión severa en sistemas que evolucionaron con alta presión de herbívoros en Sudamérica (Cingolani et al. 2008).

Escenarios de compatibilidad

En sitios de baja productividad que evolucionaron con herbivoría leve, la compatibilidad entre la ganadería y la conservación es muy baja porque las cargas que optimizan el ingreso neto por unidad de superficie provocan una pérdida importante de la diversidad vegetal (Figura 3a). Además, este valor de carga óptima económica suele estar muy cerca del umbral a partir del cual pueden desencadenarse transiciones irreversibles (Figuras 3a y 4, flechas verticales). Durante años secos, este umbral puede ser aún más bajo, y si no hay flexibilidad en el manejo (i.e., si se intenta mantener la carga media), es muy probable que las cargas superen el umbral. Una vez que esto sucede, el sitio cambia irreversiblemente, y aunque la carga ganadera se reduzca, ni la diversidad ni la capacidad forrajera del sitio se recuperan (Figura 4, curvas grises). Ejemplos de estas situaciones se pueden encontrar en la Estepa Patagónica. Si bien se ha cuestionado la historia corta de pastoreo de esta región (Lauenroth 1998; Adler et al. 2004), la introducción masiva de ovinos produjo cambios extensos y profundos en la vegetación y en el suelo (INTA-GTZ 1993; INTA 2001). Por ejemplo, en las estepas oligotróficas de Tierra del Fuego, el uso ganadero normal causa una pérdida irreversible de especies a medida que aumenta la carga (Cingolani et al. 2005a). En el Monte, Bisigato & Bertiller (1997) también describieron gradientes que reflejan pérdida de especies con el aumento de la carga. Además de asociarse a una pérdida de diversidad vegetal, estos cambios han causado un deterioro permanente de los recursos forrajeros y de la producción ganadera (Golluscio et al. 1998; Ares et al. 2007). También para sitios áridos y semiáridos de Australia se documentaron pérdidas en el suelo y en la diversidad de plantas nativas en respuesta a la ganadería, que en algunos casos se desencadenaron durante años de sequía (Friedel 1997; Friedel 1997; Landsberg et al. 2003; Lunt et al. 2007). Es posible que la extendida degradación actual de los sistemas semiáridos poco adaptados a la herbivoría esté acentuada porque las cargas de las primeras décadas fueron mayores a las cargas óptimas, debido a una errónea percepción de la capacidad del sistema (Ares 2007). Estas cargas altas maximizaron la ganancia a corto plazo pero los sistemas cambiaron a estados menos productivos. En algunos casos de Australia o Patagonia se han encontrado respuestas distintas a las predichas por los modelos. Ya sea respuestas unimodales, más parecidas a lo esperado para sistemas productivos (e.g., Perelman et al. 1997; Oliva et al. 1998; Adler et al. 2005), o una diversidad constante, como se esperaría para sistemas que evolucionaron con muchos herbívoros (Landsberg et al. 2002, 2003).

En sitios productivos que evolucionaron con baja presión de herbivoría la compatibilidad también es baja ya que, para conservar la diversidad y evitar las transiciones irreversibles, las cargas se deben mantener muy por debajo

del óptimo económico (Figura 1b). Sin embargo, a diferencia de los sistemas poco productivos, cargas sub-óptimas desde el punto de vista económico podrían controlar a las especies dominantes y mantener la diversidad de plantas nativas. Los pastizales pampeanos son ejemplos de sistemas de este tipo (Milchunas et al. 1988). En ellos, el aumento de la presión ganadera del siglo XIX habría producido la desaparición de las gramíneas altas dominantes, extinciones masivas de especies nativas e invasión por especies exóticas (Darwin 1845; Brailovsky & Fogelman 1991; Rapoport 1996). Otro ejemplo son los pastizales neutrófilos de Tierra del Fuego, dónde la baja reversibilidad de los cambios ocasionados por el pastoreo coincide con lo postulado por los modelos, aunque el pico de diversidad se produce a cargas moderadas (Cingolani et al. 2005a; Collantes et al. 2005). En sitios productivos de Australia se encontró un aumento de la riqueza de especies con cargas ganaderas bajas y una disminución, en particular de especies nativas, con cargas altas, tal como predicen los modelos (McIntyre et al. 2003).

En sitios poco productivos que evolucionaron con alta presión de herbivoría se puede esperar una alta compatibilidad (Figura 1c). La predicción que la diversidad vegetal cambia poco con la carga fue confirmada en pastizales de pastos cortos de Norteamérica (Milchunas et al. 1988), en pastizales semiáridos en África oriental y austral (Todd & Hoffmann 1999; Oba et al. 2001) y en sitios semiáridos en Medio Oriente (Noy-Meir 1990; Osem et al. 2002; Alrababah et al. 2007). Sin embargo, en algunos de estos casos se registró un recambio importante entre especies susceptibles y resistentes al pastoreo. Además, en algunas zonas semiáridas de Medio Oriente y África del Norte, las cargas ganaderas aumentaron en las últimas décadas muy por encima de las cargas históricas, debido a la suplementación masiva de los rebaños cuando el forraje natural no es suficiente (Noy-Meir & Seligman 1979; Illius & O'Connor 1999). Con estas cargas, aun especies resistentes al pastoreo pueden estar afectadas y la diversidad disminuye (Figuras 2b y 3c). En estos casos, se pierde la compatibilidad. Por ejemplo en África del Norte, se han documentado aumentos importantes en la diversidad como resultado de la exclusión ganadera o de la reducción de las cargas (Ayyad 2003), lo cual indica que el proceso todavía es reversible.

En sitios productivos que evolucionaron con altas presiones de herbivoría la compatibilidad es alta ya que la carga óptima económica está cercana a la carga que maximiza la diversidad vegetal (Figura 1d). Esto implica que la diversidad se conserva razonablemente bien en los establecimientos productivos con una actividad normal, y por otro lado, que sería beneficioso mantener ganado en áreas protegidas, especialmente si los herbívoros nativos están localmente extintos o si el sistema evolucionó con animales domésticos. Un ejemplo de esto son los pastizales mediterráneos en Israel, en los cuales la exclusión ganadera prolongada produjo una reducción importante de la diversidad (Naveh & Whittaker 1980; Noy-Meir et al. 1989). Otro ejemplo son los pastizales de las Sierras de Córdoba, que (a diferencia de la Estepa Patagónica) tuvieron poblaciones relativamente densas de camélidos domésticos, además de los silvestres (hoy extintos del área), mucho antes de la introducción del ganado traído de Europa. En ellos se registró una disminución muy marcada de la diversidad de plantas nativas en áreas excluidas del pastoreo (Pucheta et al. 1998; Cingolani et al. 2003). Sin embargo, algunos estudios recientes sugieren que las leñosas colonizan muchos pastizales de las Sierras de Córdoba en ausencia de disturbio y en el largo plazo; esto podría aumentar nuevamente la diversidad (Cingolani et al. 2008).

Si además de la diversidad vegetal del sitio tenemos en cuenta su composición de especies, es evidente que el pastoreo produce un recambio, lo cual beneficia a algunas y perjudica a otras. Por eso, con un único nivel de cargas resulta difícil conservar la totalidad de las especies. En sitios donde un nivel intermedio de cargas maximiza la diversidad, existen algunas especies susceptibles casi exclusivas de comunidades no pastoreadas (e.g., Cingolani et al. 2003; Shitzer et al. 2008). Asimismo, cuando la diversidad disminuye por exceso de carga, se benefician algunas especies nativas más resistentes al pastoreo, que están poco re-

presentadas en otras situaciones, lo que resulta particularmente relevante si las especies que se benefician con cargas muy bajas o muy altas tienen algún valor especial, por ejemplo, son endémicas (West 1993).

¿Qué sucede si, además de los efectos de la ganadería sobre la vegetación, consideramos también sus efectos sobre la diversidad de fauna pequeña y sobre la probabilidad de erosión del suelo? En los sistemas poco productivos que evolucionaron con baja presión de herbivoría, estos indicadores refuerzan la incompatibilidad, ya que, según lo analizado, tanto la estructura de la vegetación como su fauna se van perdiendo, al tiempo que existe un riesgo alto de erosión del suelo. Sin embargo, en el extremo opuesto, están los sistemas productivos que evolucionaron con herbívoros, que pueden presentar un conflicto entre los diferentes aspectos considerados ya que las cargas que maximizan la diversidad vegetal pueden causar disminuciones en la diversidad de fauna pequeña.

ANÁLISIS A NIVEL DE PAISAJE

Por lo general, el manejo ganadero involucra paisajes enteros, ya que los potreros suelen tener varios kilómetros cuadrados. Las cargas impuestas por el hombre alteran su producción, biodiversidad y estabilidad de los suelos en una medida que depende, entre otros factores, de la heterogeneidad intrínseca del paisaje y de la heterogeneidad de la distribución de las cargas (Adler et al. 2001). El paisaje incluido en un potrero podría considerarse como una serie de celdas en las que ocurren los procesos a nivel de sitio. Para cada celda (de aquí en adelante "sitio"), se podría graficar la variación de los parámetros del sistema en función de la carga (como en las Figuras 1 a 4). Los paisajes muy heterogéneos tendrán curvas con comportamientos muy diferentes en los distintos sitios. Por ejemplo, Osem et al. (2002) encontraron que en sitios aledaños pero con diferente productividad, el pastoreo tuvo efectos muy distintos sobre la riqueza de especies, que coincidieron con lo predicho por el modelo de Milchunas et al. (1988). Por otro lado, dentro de un mismo potrero los animales pueden estar distribuidos de forma homogénea, y en ese caso todos los sitios experimentan la misma carga, o de forma heterogénea, entonces los sitios experimentan cargas distintas. Las interacciones entre la heterogeneidad intrínseca del paisaje y la heterogeneidad en la distribución de los animales determinan de qué manera el pastoreo afecta al paisaje (Adler et al. 2001). En paisajes homogéneos con distribución homogénea del ganado, los análisis realizados a nivel de sitio individual posiblemente se puedan extrapolar a todo el paisaje, pero si unos y/u otros son heterogéneos, los análisis realizados a nivel de sitio no se pueden extrapolar directamente a todo el paisaje (Weber et al. 1998; Sparrow et al. 2003; Peters et al. 2004).

Carga ganadera, producción e ingresos por unidad de superficie

El ingreso máximo de un potrero se logra si cada sitio tiene una utilización equivalente a su carga óptima económica ("oe" en la Figura 3). En potreros homogéneos, esto implica una carga equivalente al óptimo económico de los sitios, y una distribución homogénea del uso animal. En potreros heterogéneos, esto se logra con una carga equivalente al óptimo promedio de los sitios que componen el paisaje, y un uso animal ajustado a los recursos forrajeros ("matching" según Senft et al. 1987). De acuerdo con estos autores, si no hay impedimentos físicos o de comportamiento, los animales tienden a optimizar el uso de los recursos forrajeros sin intervención humana. Es decir que con la carga óptima promedio de todos los sitios que componen un potrero (a la que llamaremos "carga óptima potencial", del potrero), se podría obtener el máximo ingreso por unidad de superficie para dicho potrero ("ingreso máximo potencial" del potrero). Sin embargo, muchas evidencias empíricas muestran que los ambientes preferidos son sobreutilizados y los ambientes menos preferidos son subutilizados (Golluscio et al. 1998). Por otro lado, aun en potreros homogéneos (y por supuesto en heterogéneos) la utilización de los recursos puede diferir del óptimo ("matching") por limitaciones al movimiento libre relacionadas con la distancia a atractores

(Copolillo 2000). Por estas causas, la curva real de ingresos por unidad de superficie tendería a estar por debajo de la potencial (Figura 5), a menos que se haga un esfuerzo importante para regular la distribución. La diferencia entre la curva real y potencial dependerá del tamaño del potrero y de los atractores. La carga óptima real y potencial pueden ser equivalentes (Figura 5a), sin embargo, en muchas situaciones la carga óptima real puede ser más baja (Figura 5b). Por ejemplo, a cargas bajas los animales podrían encontrar suficientes sitios preferidos relativamente cerca de los atractores, y de este modo se maximizaría el ingreso real por unidad de superficie. Conforme aumenta la carga, estos sitios preferidos cercanos se sobreutilizan y su producción se deteriora, mientras que la búsqueda de los sitios preferidos lejanos tiene un alto costo energético y fisiológico.

Carga ganadera, diversidad y composición de la vegetación

La diversidad a nivel de paisaje se puede dividir en dos componentes, la diversidad alfa promedio de los sitios (que para simplificar, tomamos como número de especies), y la diversidad beta, que se interpreta como la variabilidad entre sitios o heterogeneidad ambiental. Con la multiplicación de ambos componentes se obtiene la diversidad gama, que sería el número total de especies en el paisaje (Moreno 2001). La carga animal del potrero afecta a estos componentes de forma distinta según la productividad e historia de pastoreo, también según la heterogeneidad del paisaje, la distribución de los animales, las causas de esa distribución, y el tamaño del potrero (Coughenour 1991; Adler et al. 2001; Fuhlendorf & Engle 2001).

Paisajes homogéneos con una distribución heterogénea del ganado. En paisajes homogéneos es común que la utilización por el ganado sea heterogénea, y por ello se produce un aumento de la diversidad beta a cargas intermedias (West 1993). En los sectores menos utilizados persisten las especies más sensibles, y en los más utilizados dominan las especies más resistentes (Landsberg et al. 2002; Sparrow et al. 2003). Con el aumento de la carga disminuyen los sitios sin utilizar (Weber et al. 1998) y, mientras sus niveles permitan la coexistencia de todas las comunidades, la diversidad gama

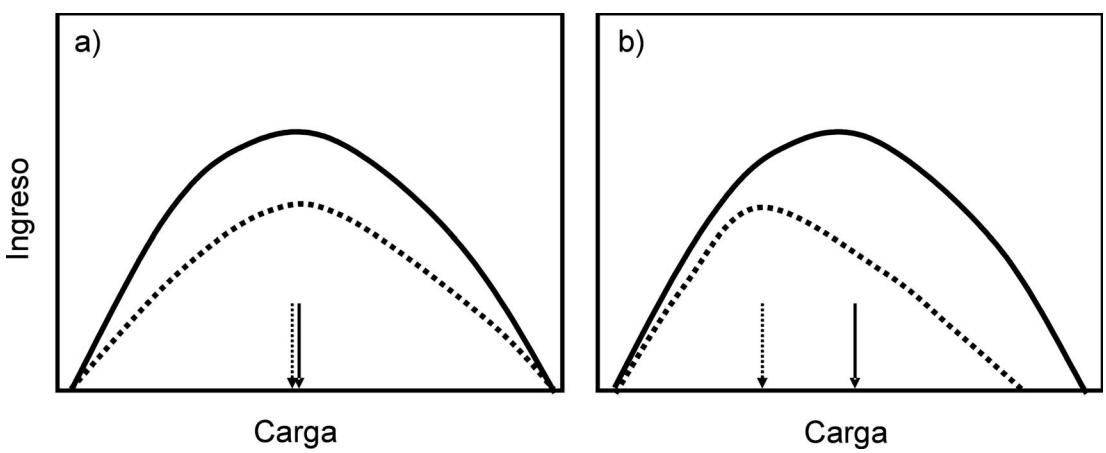

Figura 5. Ingreso potencial (líneas sólidas) y real (líneas punteadas) por unidad de superficie de un paisaje en función su carga. Las flechas verticales indican la carga óptima potencial (flechas sólidas) y real (flechas punteadas). Se consideran dos posibles situaciones: a) la carga óptima potencial y la real son iguales, y b) la carga óptima real es menor que la carga óptima potencial.

Figure 5. Potential (solid lines) and actual (dashed lines) revenue per unit of area of a landscape as a function of stoking rate. Vertical arrows indicate potential (solid) and actual (dotted) optimum stocking rates. Two possible situations are considered: a) potential and actual stocking rates are equal, and b) actual is smaller than potential stocking rates.

del paisaje se maximiza (Figura 6). El umbral de cargas a partir del cual la comunidad no pastoreada es tan escasa que se empiezan a perder especies sensibles (flechas en la Figura 6) depende del tamaño del potrero, de la presencia de atractores (aguadas, sombra, o sitios de descanso), y de la productividad e historia evolutiva del sistema. Si los potreros son grandes, es probable que incluso a cargas relativamente altas se puedan mantener sitios sin utilizar por el ganado, en particular si hay pocos atractores (James et al. 1999; Landsberg et al. 2003). Si el potrero es chico, y/o los atractores son muy abundantes, aunque haya heterogeneidad en la distribución causada por el comportamiento gregario del ganado no existe una limitante fuerte para la eventual exploración del espacio completo. Además, en potreros chicos, aunque se mantenga una proporción de sitios sin utilizar, la superficie es menor, y aumenta la probabilidad de extinción local de especies.

Por otro lado, la productividad del sistema determina si el pastoreo a cargas moderadas aumenta o disminuye la calidad forrajera. Si hay un aumento de calidad, se genera un mecanismo de retroalimentación positiva ya que los animales no necesitan alejarse de los sitios más utilizados, lo cual mantiene la heterogeneidad espacial (Cingolani et al. 2005b). Pero si hay una disminución de la calidad forrajera, se genera un mecanismo de retroalimentación negativa porque los animales buscan los sitios sin utilizar (Adler et al. 2001). Esto puede reducir la heterogeneidad espacial en sistemas que evolucionaron con pocos herbívoros, ya que la degradación inicial de unos pocos sitios se puede expandir a todo el paisaje, incluso con cargas bajas, debido la baja resiliencia de la vegetación y del suelo (Coughenour 1991). Por el contrario, en sistemas resilientes, los mecanismos de retroalimentación negativa pueden favorecer la conservación de la diversidad del paisaje, ya que los sitios degradados se pueden recuperar, y así se mantiene un mosaico de comunidades variable en el tiempo (Briske et al. 2006). Por otro lado, la historia de herbivoría influye sobre la cantidad de especies susceptibles. En los sistemas que evolucionaron con pocos herbívoros, la proporción de sitios sin utilizar necesaria para evitar el riesgo de extinción local de las numerosas especies susceptibles tiene que

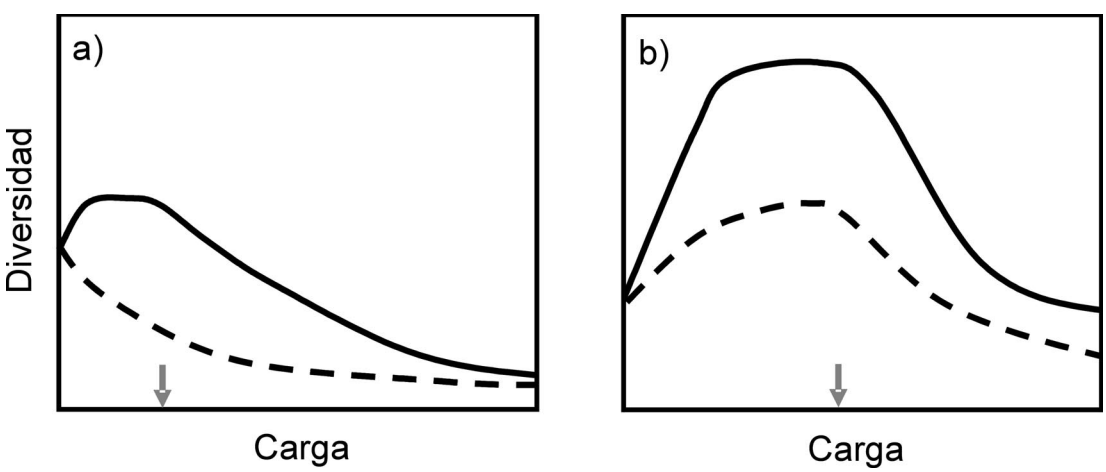

Figura 6. Variación de la diversidad alfa promedio (líneas discontínuas) y gama (líneas sólidas) en función de la carga, para potreros homogéneos con distribución heterogénea del ganado. a) Paisajes poco productivos que evolucionaron con baja presión de herbívoros. b) Paisajes productivos que evolucionaron con alta presión de herbívoros.

Figure 6. Variation of average alpha (dashed lines) and gamma (solid lines) diversity as functions of stocking rate for homogeneous paddocks with a heterogeneous distribution of livestock. a) Low-productive landscapes which evolved with low herbivore pressure. b) Productive landscapes which evolved with heavy herbivore pressure.

ser mayor que en los sistemas que evolucionaron con muchos herbívoros, cuyo número de especies susceptibles es menor. Entonces, se puede predecir que en paisajes homogéneos y productivos que evolucionaron con muchos herbívoros, si los potreros son grandes y hay uno o pocos atractores, las cargas que maximizan la diversidad gama son altas. Estas cargas son más bajas en sistemas que evolucionaron con poca herbivoría, en particular si son poco productivos, así como en potreros pequeños y/o con muchos atractores.

Paisajes heterogéneos con una distribución homogénea del ganado. En paisajes heterogéneos, se podría lograr una distribución homogénea del ganado con un manejo intensivo. Los efectos del ganado sobre la diversidad del paisaje dependerán de cómo varía la diversidad alfa de los sitios que componen el paisaje en función de la carga (Figura 3), pero también del efecto del ganado sobre la diversidad beta. En paisajes productivos, el pastoreo suele aumentar la diversidad beta al producir divergencias florísticas entre distintos ambientes porque se acentúan los efectos de los factores abióticos (Posse et al. 2000; Cingolani et al. 2003). En paisajes poco productivos es común que suceda lo contrario, sobre todo en sistemas que evolucionaron con poca herbivoría, donde hay menos especies resistentes (Anchorena & Cingolani 2002). Cuando el paisaje combina sitios productivos y poco productivos se han detectado tanto convergencias (Milchunas et al. 1989; Osem et al. 2004) como divergencias florísticas (Collantes et al. 1999). Como balance general de los efectos del pastoreo sobre la diversidad alfa y beta, en paisajes poco productivos que evolucionaron con baja presión de herbivoría, la diversidad sería máxima en ausencia de pastoreo. En cambio, en paisajes productivos que evolucionaron con alta presión de herbivoría, la diversidad del paisaje sería máxima a cargas moderadas o altas. Sin embargo, como el pastoreo es homogéneo, habría pérdida de especies susceptibles en cualquier tipo de sistema.

Paisajes heterogéneos con una distribución heterogénea del ganado. En paisajes heterogéneos la utilización por el ganado es naturalmente heterogénea a menos que el manejo ganadero sea muy intensivo. En estos paisajes, los ambientes más productivos y/o con mayor calidad forrajera suelen ser los más seleccionados por los animales (Senft et al. 1987; Bailey et al. 1996; Milchunas & Noy-Meir 2002; Cingolani et al. 2002). Por eso, únicamente con cargas muy bajas se podrán mantener sitios sin utilizar dentro de los ambientes más seleccionados, y sólo con cargas muy altas se podrán mantener sitios utilizados dentro de los ambientes menos seleccionados. Esto sugiere una divergencia en las cargas que permiten conservar las especies susceptibles de los ambientes más seleccionados y las que permiten conservar las especies resistentes de los ambientes menos seleccionados. Cuánto mayor sea la diferencia entre distintos ambientes, más divergentes serán estas cargas y será menos probable que se compartan especies (tanto susceptibles como resistentes) entre ambientes, por lo cual la pérdida de especies de un ambiente es difícilmente compensada por su presencia en otro. Por ejemplo, en la Patagonia la fuerte preferencia por los mallines los ha deteriorado notablemente y ha reducido las poblaciones de más susceptibles (Golluscio et al. 1998; Díaz Barradas et al. 2001). Hay dos factores que pueden mitigar los efectos de la asociación entre productividad/calidad y utilización en paisajes heterogéneos con manejo ganadero extensivo: uno es la presencia de refugios naturales absolutos (geológicos o biológicos), que permiten mantener comunidades no pastoreadas incluso con cargas muy altas (Milchunas & Noy-Meir 2002; Shitzer et al. 2008). El otro es que cuando los potreros son grandes y los atractores distantes, la heterogeneidad en la distribución de la utilización puede contraponerse (incluso de manera intencional) a la heterogeneidad por selección de ambientes. Así es posible que en todos los ambientes se mantengan sitios sin utilizar, muy lejos del atractor, y sitios muy utilizados cercanos al atractor (Friedel et al. 2003). Es decir que puede haber un nivel de carga a la cual se maximiza la diversidad del paisaje, sin perder especies.

Carga ganadera y fauna

En general, se supone que la heterogeneidad del paisaje, además de favorecer la diversidad de la fauna pequeña asociada a las distintas comunidades vegetales, favorece también a la fauna de mayor tamaño o más móvil. Los paisajes heterogéneos proveen a estos animales refugios climáticos, escape de los predadores, y sitios de forrajeo y nidificación. Por ello, los manejos que fomentan la heterogeneidad del paisaje en general aumentan la diversidad de fauna (Fuhlendorf & Engle 2001). Por ejemplo, en aves de Norte América se ha sugerido que el intenso manejo ganadero actual en general reduce la diversidad porque produce una homogeneización del paisaje (Fuhlendorf & Engle 2001). En Australia, donde el pastoreo reduce la heterogeneidad de la vegetación también se reduce la diversidad de aves (Martin & Possingham 2005). En las montañas europeas donde al pastoreo aumenta la heterogeneidad de la vegetación, favorece la diversidad de aves a nivel de paisaje (Laiolo et al. 2004). En las Sierras centrales de Argentina se demostró que el pastoreo tradicional con cargas altas que mantiene un paisaje más heterogéneo mantiene una mayor diversidad de aves en comparación con su exclusión completa, pero por el momento no se conoce qué sucede a cargas moderadas, que son las que maximizan la heterogeneidad del paisaje (García et al. 2008).

Carga ganadera y erosión de los suelos

La erosión desencadenada por el ganado en un sitio puede expandirse en el paisaje porque los animales evitan los sitios erosionados y buscan nuevas áreas de alimentación. Además, pueden existir procesos de contagio entre sitios cercanos, incluso sin que intervengan los animales (Lunt et al. 2007; Kemp & Michalk 2007; Peters et al. 2004). Si bien se ha postulado que la pérdida de suelos en algunos sitios puede ser beneficiosa para otros por la deposición de nutrientes y sedimentos, en general son mayores los perjuicios que los beneficios (Illius & O'Connor 1999; Sparrow et al. 2003). Alrededor de 20% de la materia orgánica erosionada se pierde a la atmósfera por respiración. Además, con frecuencia sedimentos pobres en nutrientes entierran a suelos orgánicos productivos, o deposiciones de partículas muy finas en sitios bajos tornan a los suelos impermeables e inundables (Lal 2001). Uno de los primeros síntomas de la expansión de la erosión en el paisaje es una acelerada disminución de la producción vegetal y animal (Golluscio et al. 1998; Ares 2007), lo que señala que las cargas ganaderas que producen erosión están por encima del óptimo sostenible a largo plazo, e indican que es necesario un cambio en el manejo (INTA 2001; Ares 2007). Por ello, los objetivos de la producción ganadera sostenible y de la conservación coinciden en evitar la erosión acelerada.

Escenarios de compatibilidad

Los máximos ingresos económicos por unidad de superficie se obtienen si la utilización se ajusta a la productividad/calidad de cada sitio, y se optimiza el consumo de forraje, es decir, cuando cada sitio tiene su valor de carga óptimo desde el punto de vista económico. Por lo contrario, la heterogeneidad espacial (diversidad beta) y la diversidad total del paisaje (gama), tanto de flora como de fauna, se maximizan si la distribución del ganado es heterogénea y en todos los ambientes de un potrero existen sitios subutilizados, y sitios sobreutilizados.

Desde este punto de vista, la conservación de la diversidad a nivel de paisaje no es compatible con un manejo ganadero orientado a maximizar los ingresos por unidad de superficie. Para maximizar la diversidad de flora y fauna, si no existen refugios naturales, es necesario que los potreros sean grandes y haya pocos atractores distribuidos de forma heterogénea (West 1993), mientras que para maximizar los ingresos los potreros deben ser pequeños y/o tiene que haber muchos atractores (Curtin et al. 2002). Por ejemplo, en las praderas de Norteamérica, el manejo ganadero actual, orientado a maximizar la producción animal (potreros pequeños y rotaciones rápidas) resulta incompatible con la conservación de la diversidad, por la homogeneización del

paisaje que produce (Fuhldendorf & Engle 2001).

En los sistemas que evolucionaron con altas presiones de herbívoros, un manejo orientado a mantener la diversidad de flora y fauna puede todavía ser económicamente viable (Fuhlendorf & Engle 2001), y los ingresos reales pueden asemejarse a los máximos potenciales. El número de especies vegetales susceptibles al pastoreo es relativamente bajo y por eso la diversidad del paisaje se puede mantener aunque haya pocas áreas sin utilizar, siempre que la protección de la fauna también esté garantizada. En sistemas productivos, los mecanismos de retroalimentación positiva pueden contribuir a mantener la diversidad si el paisaje es homogéneo, pero pueden dificultar esto si el paisaje es heterogéneo, al acentuarse las diferencias de utilización entre los ambientes más seleccionados y los menos seleccionados. En sistemas poco productivos, los mecanismos de retroalimentación negativa pueden contribuir a mantener un mosaico cambiante de parches asociados a distintas intensidades de uso en los diferentes ambientes, a cargas moderadas no tan alejadas del óptimo económico potencial.

La compatibilidad es mucho más baja en sistemas que no evolucionaron con altas presiones de herbívoros. Por un lado, con cargas comerciales es probable que ocurran procesos de degradación irreversible de la vegetación y los suelos, que pueden expandirse en el paisaje, en particular en sistemas poco productivos (INTA-GTZ 1993; Peters et al. 2004). En los sistemas muy productivos, además existe un alto riesgo de invasiones por especies exóticas (Milchunas et al. 1988). Por otro lado, para conservar la diversidad vegetal es importante que las áreas sin utilizar o con utilización baja ocupen una amplia superficie para prevenir las extinciones locales de plantas. Es decir que, además de tener una distribución de pastoreo heterogénea, las cargas deben ser muy bajas y alejadas del óptimo económico potencial.

ESTRATEGIAS REGIONALES DE MANEJO

A partir de lo expuesto hasta aquí se desprende que es difícil mantener la totalidad de las especies vegetales y animales con un único manejo, incluso cuando la compatibilidad entre ganadería y conservación es alta. Por ello, es necesario utilizar estrategias mixtas de manejo en una región, y mantener establecimientos y/o áreas protegidas con distintos niveles de carga (Kemp & Mitchalk 2007; Alrababah et al. 2007). De este modo, se puede maximizar la diversidad regional a través de políticas que integren el manejo de áreas protegidas con el manejo de establecimientos productivos. Por ejemplo, en las Sierras Grandes de Córdoba se creó un Parque Nacional y una Reserva Hídrica Provincial bajo dominio privado como área buffer. En la Reserva las cargas ganaderas son moderadas y altas mientras que en el Parque Nacional las cargas son nulas, bajas o moderadas (Cingolani et al. 2008). En pastizales productivos de Israel se permite parcialmente la ganadería controlada de las áreas protegidas para preservar un gran conjunto de especies que desaparecen sin pastoreo mientras que en otras partes se recomienda manejar sin pastoreo o sólo con pastoreo ocasional, para conservar otro conjunto de especies (menor pero importante) que son vulnerables al pastoreo intenso (Noy-Meir & Kaplan 2002). En sistemas dónde la compatibilidad es baja es importante tener en cuenta el riesgo de transiciones irreversibles negativas. Para minimizar este riesgo, y aprovechar oportunidades de transiciones positivas, se ha propuesto un manejo ganadero dinámico y oportunista, con cargas flexibles (Westoby et al. 1989). De este modo, incluso en zonas poco productivas que evolucionaron con bajas presiones de herbívoros se podría incrementar la compatibilidad entre la ganadería y la conservación de la diversidad.

Las características del sistema (historia, productividad, heterogeneidad del paisaje) pueden orientar la elaboración de las estrategias regionales. En particular, pueden ayudar a definir las proporciones mínimas de una región que deberían mantenerse excluidas al

ganado. Sin embargo, cada sistema presenta particularidades tales que dificultan la predicción de sus respuestas a la ganadería. Por ello, siempre es necesario realizar estudios a nivel regional, y evaluaciones para determinar la efectividad de los manejos.

Agradecimientos

El trabajo fue financiado por CONICET (6196/05), Agencia Córdoba Ciencia y el DFG-BMZ (Alemania). AMC, MC y DR son investigadores de CONICET. Un revisor anónimo contribuyó con sus comentarios a mejorar el trabajo.

Bibliografía

Adler, PB; DG Milchunas; WK Lauenroth; OE Sala & IC Burke. 2004. Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: a test of grazing histories. *J. Appl. Ecol.* **41**:653-663.

Adler, PB; DA Raff & WK Lauenroth. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* **128**:465-479.

Adler, PB; DG Milchunas; OE Sala; IC Burke & WK Lauenroth. 2005. Plant traits and ecosystem grazing effects: comparison of US sagebrush steppe and patagonian steppe. *Ecol. Appl.* **15**:774-792.

Alrababah, MA; MA Alhamad; A Suwaileh & M Al-Gharaibeh. 2007. Biodiversity of semi-arid Mediterranean grasslands: Impact of grazing and afforestation *Appl. Veg. Sci.* **10**:257-264.

Anchorena, JA & AM Cingolani. 2002. Identifying habitat types in a disturbed area of the forest-steppe ecotone of Patagonia. *Plant Ecol.* **158**:97-112.

Ares, JO. 2006. Systems valuing of natural capital and investment in extensive pastoral systems: Lessons from the Patagonian case. *Ecol. Econ.* **62**:162-173.

Asner, GP; AJ Elmore; LP Olander; RE Martin & AT Harris. 2004. Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annu. Rev. Environ. Resour.* **29**:261-299.

Ayyad, MA. 2003. Case studies in the conservation of biodiversity: degradation and threats. *J. Arid Environ.* **54**:165-182.

Bailey, DW; JE Gross; EA Laca; LR Rittenhouse; MB Coughenour et al. 1996. Mechanisms that result in large hervibore grazing distribution patterns. *J. Range Manage.* **49**:386-400.

Belsky, JA & DM Blumenthal. 1997. Effects of livestock grazing on stand dynamics and soils in upland forests of the interior west. *Conserv. Biol.* **11**:315-327.

Bisigato, AJ & MB Bertiller. 1997. Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *J. Arid. Environ.* **36**:639-653.

Boschi, C & Baur B. 2007. The effect of horse, cattle and sheep grazing on the diversity and abundance of land snails in nutrient-poor calcareous grasslands. *Agr. Ecosyst. & Environ.* **120**:243-249.

Brailovsky, AE & D Fogelman. 1991. *Memoria Verde: Historia ecológica de la Argentina*. Edit. Sudamericana, Buenos Aires.

Briske, DD; SD Fuhlendorf & FE Smeins. 2006. A Unified framework for assessment and application of ecological thresholds. *Rangeland Ecol. Manage.* **59**:225-236.

Cagnolo, L; SI Molina & GR Valladares. 2002. Diversity and guild structure of insect assemblages under grazing and exclusion regimes in a montane grassland from Central Argentina. *Biodivers. Conserv.* **11**:407-420.

Cingolani, AM; J Anchorena; S Stoffella & MB Collantes. 2002. A landscape-scale model for optimal management of sheep grazing in the Magellanic steppe. *Appl. Veg. Sci.* **5**:159-166.

Cingolani, AM; M Cabido; D Renison & V Solís-Neffa. 2003. Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *J. Veg. Sci.* **14**:223-232.

Cingolani, AM; I Noy-Meir & S Díaz. 2005a. Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecol. Appl.* **15**:757-773.

Cingolani, AM; G Posse & MB Collantes. 2005b. Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *J. Appl. Ecol.* **42**:50-59.

Cingolani, AM; D Renison; PA Tecco; DE Gurvich & M Cabido. 2008. Predicting cover types in a mountain range with long evolutionary grazing history: a GIS approach. *J. Biogeogr.* **35**:538-551.

Coley, PD; JP Bryant & FS Chapin III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* **230**:895-899.

Collantes, MB; J Anchorena & AM Cingolani. 1999. The steppes of Tierra del Fuego: floristic and growthform patterns controlled by soil fertility and moisture. *Plant Ecol.* **140**:61-75.

Collantes, MB; K Braun; C Escartín; AM Cingolani & J Anchorena. 2005. Patrones de cambio de la vegetación de la estepa fueguina en relación al

pastoreo. Pp. 235-251 en: M Oesterheld; M Aguiar; C Ghersa & JM Paruelo (eds.). *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas*. Editorial Facultad de Agronomía, Buenos Aires.

COPPOLILLO, PB. 2000. The landscape ecology of pastoral herding: spatial analysis of land use and livestock production in East Africa. *Human Ecology* **28**:527-559.

COUGHENOUR, MB. 1991. Spatial components of plant-herbivore interactions in pastoral, ranching and native ungulate ecosystems. *J. Range Manage.* **44**:530-542.

COUGHENOUR, MB. 1985. Graminoid response to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **72**:852-863.

CURTIN, CG; NF SAYRE & BD LANE. 2002. Transformations of the Chihuahuan Borderlands: grazing, fragmentation, and biodiversity conservation in desert grasslands. *Environmental Science & Policy* **5**:55-68.

DARWIN, C. 1845. *Journal of Researches into the Natural History and Geology of the Countries visited during the Voyage of H.M.S. Beagle round the World*. 2ª ed. John Murray, Londres.

DÍAZ BARRADAS, MC; F GARCÍA-NOVO; MB COLLANTES & M ZUNZUNEGUI. 2001. Vertical structure of wet grasslands under grazed and non-grazed conditions in Tierra del Fuego. *J. Veg. Sci* **12**:385-390.

DÍAZ, S; S LAVOREL; S MCINTYRE; V FALCZUK; F CASANOVES ET AL. 2007. Plant traits responses to grazing - a global synthesis. *Global Change Biol.* **13**:313-341.

FLOYD LM; TL FLEISCHNER; D HANNA & P WHITEFIELD. 2002. Effects of historic livestock grazing on vegetation at Chaco Cultural historic Park, New Mexico. *Cons. Biol.* **17**:1703-1711.

FRIEDEL, MH. 1997. Discontinuous change in arid woodland and grassland vegetation along gradients of cattle grazing in central Australia. *J. Arid. Environ.* **37**:145-164.

FRIEDEL, MH; AD SPARROW; JE KINLOCH & DJ TONGWAY. 2003. Degradation, recovery processes in arid grazing lands of central Austalia 2: Vegetation. *J. Arid. Environ.* **55**:327-348.

FUHLENDORF, SD & DM ENGLE. 2001. Restoring heterogeneity on rangelands: ecosystem management based on evolutionary grazing patterns. *BioScience* **51**:625-632.

FYNN, RWS & TGO O'CONNOR. 2000. Effect of stocking rate and rainfall on rangeland dynamics and cattle performance in a semi-arid savanna, South Africa. *J. Appl. Ecol.* **37**:491-507.

GARCÍA, C; D RENISON; AM CINGOLANI & E FERNÁNDEZ-JURICIC. 2008. Avifaunal changes as a consequence of large scale livestock exclusion in the mountains of Central Argentina. *J. Appl. Ecol.* **45**:351-360.

GOLLUSCIO, RA.; VA DEREGIBUS & JM PARUELO. 1998. Sustainability and range management in the Patagonian steppes. *Ecología Austral* **8**:265-284.

GONNET, JM. 1998. *Impacto del pastoreo sobre poblaciones de aves y mamíferos hervíboros en la región de la Reserva de la Biosfera Ñacuñán, Mendoza, Argentina*. Ph. D. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

GRIME, JP. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* **242**:344-347.

HOBBS, RJ & LF HUENNEKE. 1992. Disturbance, Diversity and Invasions. Implications for conservation. *Cons. Biol.* **6**:334-337.

ILLIUS, AW & TGO O'CONNOR. 1999. On the relevance of nonequilibrium concepts to arid and semiarid grazing systems. *Ecol. Appl.* **9**:798-813.

INTA. 2001. *Ganadería ovina sustentable en la Patagonia Austral. Teconología de Manejo extensivo*. Borrelli, P & G Oliva (eds.). INTA, Río Gallegos.

INTA-GTZ. 1993. *Secuencias de deterioro en distintos ambientes patagónicos. Su caracterización mediante el modelo de estados y transiciones*. Paruelo JM; MB Bertiller; TM Schlichter & FR Coronato (eds). Convenio Argentino-Alemán.

JAMES, CD; J LANDSBERG & SR MORTON. 1999. Provision of watering points in the Australian arid zone: a review of effects on biota. *J. Arid. Environ.* **41**:87-121.

KÉFI, S; M RIETKERK; CL ALADOS; Y PUEYO; VP PAPANASTASIS ET AL. 2007. Spatial vegetation patterns and inminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature* **449**:213-217.

KEMP, DR & DL MICHALK. 2007. Towards sustainable grassland and livestock management. *J. Agr. Sci.* **145**:543-564.

KINNEAR, A & D TONGWAY. 2004. Grazing impacts on soil mites of semi-arid chenopod shrublands in Western Australia. *J. Arid. Environ.* **56**:63-82.

LAIOLO, P; F DONDERO; E CILIENTO & A ROLANDO. 2004. Consequences of pastoral abandonment for the structure and diversity of the alpine avifauna. *J. Appl. Ecol*. **41**:294-304.

LAL, R. 2001. Soil degradation by erosion. *Land Degrad. Dev.* **12**:519-539.

LANDSBERG, J; CD JAMES; J. MACONOCHIE; AO NICHOLLS; J STOL ET AL. 2002. Scale-related effects of grazing on native plant communities in an arid rangeland region of South Australia. *J. Appl. Ecol.* **39**:427-444.

LANDSBERG, J; CD JAMES; SR MORTON; WJ MULLER & J

STOL. 2003. Abundance and composition of plant species along grazing gradients in Australian rangelands. *J. Appl. Ecol.* **40**:1008-1024.

LAUENROTH, WK. 1998. Guanacos, spiny shrubs and the evolutionary history of grazing in the Patagonian steppe. *Ecología Austral* **8**:211-215.

LÓPEZ-BERMÚDEZ, F; A ROMERO-DÍAZ; J MARTÍNEZ-FERNÁNDEZ & J MARTÍNEZ-FERNÁNDEZ. 1998. Vegetation and soil erosion under a semi-arid Mediterranean climate: a case study from Murcia (Spain). *Geomorphology* **24**:51-58.

LUNT, ID; DI ELDRIDGE; JW MORGAN & G BRADD WITT. 2007. A framework to predict the effects of livestock grazing and grazing exclusion on conservation values in natural ecosistems in Australia. *Aust. J. Bot.* **55**:401-415.

MARTIN, RG & HP POSSINGHAM. 2005. Predicting the impact of livestock grazing on birds using foraging height data. *J. Appl. Ecol.* **42**:400-408.

MCINTYRE, S; KM HEARD & TG MARTIN. 2003. The relative importance of cattle grazing in subtropical grasslands: does it reduce or enhance plant biodiversity? *J. Appl. Ecol.* **40**:445-457.

MCNAUGHTON, SJ. 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form and coevolution. *Am. Nat.* **124**:863-887.

MILCHUNAS, DG & I NOY-MEIR. 2002. Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos* **99**:113-130.

MILCHUNAS, DG & WK LAUENROTH. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecol. Monogr.* **63**:327-366.

MILCHUNAS, DG; OE SALA & WK LAUENROTH. 1988. A generalized model of effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *Am. Nat.* **132**:87-106.

MILCHUNAS, DG; WK LAUENROTH; P CHAPMAN & MK KAZEMPOUR. 1989. Effects of grazing, topography, and precipitation on the structure of a semiarid grassland. *Vegetatio* **80**:11-23.

MILTON, SJ & MT HOFFMAN. 1994. The application of state-and-transition models to rangeland research and management in arid succulent and semi-arid grassy Karoo, South Africa. *African Journal of Forage Science* **11**:18-26.

MORENO, C. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. CYTED, ORCYT-UNESCO, Soc. Entomológica Aragonesa.

MWENDERA, EJ; MAM SALEEM & A DIBABE. 1997. The effect of livestock grazing on surface runoff and soil erosion from sloping pasture lands in the Ethiopian highlands. *Aust. J. Exp. Agr.* **37**:421-430.

NAVEH, Z & RH WHITTAKER. 1980. Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in northern Israel and other Mediterranean areas. *Vegetatio* **41**:171-190.

NOY-MEIR, I. 1975. *Primary and secondary production in sedentary and nomadic grazing systems in the semi-arid region: analysis and modeling.* Research report to Ford Foundation. Pp. 267.

NOY-MEIR, I. 1988. Dominant grasses replaced by ruderal forbs in a vole year in undergrazed mediterranean grasslands in Israel. *J. Biogeogr.* **15**:579-587.

NOY-MEIR, I. 1990. Responses of two semiarid rangeland communities to protection from grazing. *Israel Journal of Botany* **39**:431-442.

NOY-MEIR I & D KAPLAN. 2002. Species richness of annual legumes in relation to grazing in Mediterranean vegetation in northern Israel. *Israel J. Plant Sci.* **50**:S95-S109.

NOY-MEIR, I & NG SELIGMAN. 1979. Management of semi-arid ecosystems in Israel. Pp. 113-160 en: BH Walker (ed.). *Management of Semi-Arid Ecosystems*. Amsterdam: Elsevier Science.

NOY-MEIR, I; M GUTMAN & Y KAPLAN. 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *J. Ecol.* **77**:290-310.

OBA, G; OE VETAAS & NC STENSETH. 2001. Relationships between biomass and plant species richness in arid-zone grazing lands. *J. Appl. Ecol.* **38**:836-845.

OLIVA, G; A CIBILIS; PR BORRELLI & G HUMANO. 1998. Stable states in relation to grazig in Patagonia: a 10-year experimental trial. *J. Arid. Environ.* **40**:113-131.

OSEM, Y; A PEREVOLOTSKY & J KIGEL. 2002. Grazing effect on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: interactions with small-scale spatial and temporal variation in primary productivity. *J. Ecol.* **90**:936-946.

OSEM, Y; A PEREVOLOTSKY & J KIGEL. 2004. Site productivity and plant size explain the response of annual species to grazing exclusion in a Mediterranean semi-arid rangeland. *J. Ecol.* **92**:297-309.

PAINTER, EL & AJ BELSKY. 1993. Application of herbivore optimization theory to rangelands of the western united states. *Ecol. Appl.* **3**:2-9.

PERELMAN, SB; RJC LEÓN & JP BUSSACCA. 1997. Floristic changes related to grazing intensity in a Patagonian shrub steppe. *Ecography* **20**:400-406.

PEREVOLOTSKY, A. & NG SELIGMAN. 1998. Role of grazing in Mediterranean rangeland ecosystems. *BioScience* **48**:1007-1017.

PETERS, DPC; RA PIELKE; SBT BESTELMEYER; CD ALLEN;

SM McGee et al. 2004. Cross-scale interactions, nonlinearities, and forecasting catastrophic events. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **101**:15130-15135.

Pía, MV; MS López & AJ Novaro. 2003. Effects of livestock on the feeding ecology of endemic culpeo foxes (*Pseudalopex culpaeus smithersi*) in central Argentina. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **76**:313-321.

Polop, JJ. 1989. Distribution and Ecological Observations of Wild Rodents in Pampa de Achala, Córdoba, Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **24**:53-59.

Posse, G; J Achorena & MB Collantes. 2000. Spatial micro-patterns in the steppe of Tierra del Fuego induced by sheep grazing. *J. Veg. Sci.* **11**:43-50.

Pucheta, E; M Cabido; S Díaz & G Funes. 1998. Floristic composition, biomass, and aboveground net plant production in grazed and protected sites in a mountain grassland of central Argentina. *Acta Oecol.* **19**:97-105.

Quétier, F; A Thébault & S Lavorel. 2007. Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to land-use change. *Ecol. Monogr.* **77**:33-52.

Rapoport, EH. 1996. The flora of Buenos Aires: low richness or mass extincion. International Journal of Environmental Sciences **22**:217-242.

Rook, AJ; B Dumont; J Isselstein; K Osoro; MF Wallis De Vries et al. 2004. Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures - a review. *Biol. Conserv.* **119**:137-150.

Rosenthal, JP & PM Kotanen. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends Ecol Evol.* **9**:145-148.

Rostagno, CM & HF del Valle. 1988. Mounds associated with shrubs in aridic soils of northeastern Patagonia: characteristics and probable genesis. *Catena* **15**:347-359.

Rowntree, K.; M Duma; V Kakembo & J Thornes. 2004. Debunking the myth of overgrazing and soil erosion. *Land Degrad. Develop.* **15**:203-214.

Sasaki, T; T Okayasu; U Jamsran & K Takeuchi. 2008. Threshold changes in vegetation along a grazing gradient in Mongolian rangelands. *J. Ecol.* **96**:145-154.

Senft, RL; MB Coughenour; DW Bailey; LR Rittenhouse; OE Sala et al. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience* **37**:789-799.

Shitzer, D; I Noy-Meir & DG Milchunas. 2008. The role of geologic grazing refuges in structuring Mediterranean grassland plant communities. *Plant Ecol.* **198**:135-147.

Sparrow, AD; MH Friedel & D Tongway. 2003. Degradation and recovery processes in arid grazing lands of central Australia Part 3: implications at landscape scale. *J. Arid. Environ.* **55**:349-360.

Strunk, H. 2003. Soil degradation and overland flow as causes of gully erosion on mountain pastures and in forests. *Catena* **50**:185-198.

Todd, SW & MT Hoffmann. 1999. A fence-line contrast reveals effects of heavy grazing on plant diversity and community composition in Namaqualand, South Africa. *Plant Ecol.* **142**:169-178.

Ungar, ED. 1990. *Management of agropastoral systems in a semiarid region. Simulation Monographs.* PUDOC, Wageningen. Pp. 221.

Ungar, ED. 1992. Management of agro-pastoral systems at the farm level. Pp 133-158 en: Th Alberda; H van Keulen, NG Seligman & CT de Wit (eds.). *Food From Dry Lands: An integrated approach to planning of agricultural development*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Wallis De Vries, MF; AE Parkinson; JP Dulphy; M Sayer & E. Diana. 2007. Effects of livestock breed and grazing intensity on biodiversity and production in grazing systems. 4. Effects on animal diversity. *Grass Forage Sci.* **62**:185-197.

Weber, GE; F Jeltsch; N Van Rooyen & SJ Milton. 1998. Simulated long-term vegetation response to grazing heterogeneity in semi-arid rangelands. *J. Appl. Ecol.* **35**:687-699.

West, NE. 1993. Biodiversity of rangelands. *J. Range Manage.* **46**:2-13.

Westoby, M; BH Walker & I Noy-Meir. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *J. Range Manage.* **42**:266-274.

Whelan, RJ. 1995. *The Ecology of fire*. Cambridge University Press. Pp. 346.

White, DH. 1987. Stocking rate. Pp 227-238 en: RW Snaydon (ed.). *Managed grasslands B. Analytical studies*. Elsevier, Amsterdam.