

## Ganadería en pastizales naturales del Chaco Seco: ¿Cambia la vegetación herbácea entre dos pastizales con distintas presiones de pastoreo?

PATRICIO COWPER-COLES<sup>1,✉</sup>; CAROLINA B. TRIGO<sup>2,3</sup>; MARÍA S. ANDRADE-DÍAZ<sup>4</sup>; CARLOS GÓMEZ<sup>2,5,6</sup> & ANDRÉS TÁLAMO<sup>2,3,5</sup>

<sup>1</sup> Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Nordeste, (FCA UNNE). Corrientes, Argentina. <sup>2</sup> Laboratorio de Ecología Aplicada a la Conservación (LEAC), Facultad de Cs. Naturales, Universidad Nacional de Salta. <sup>3</sup> Instituto de Bio y Geociencias del Noroeste Argentino (IBIGEO), Consejo de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y Universidad Nacional de Salta (UNSA). <sup>4</sup> Modelling Human-Environmental Interactions Group, Institute of Geography-Freie Universität Berlin. <sup>5</sup> Universidad Católica de Salta (UCASAL). <sup>6</sup> Centro Científico Tecnológico Salta -Jujuy (CCT), Consejo de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

**RESUMEN.** El pastoreo por ganado representa el mayor uso de la tierra a nivel global y ocasiona impactos que varían en función de la intensidad, la historia evolutiva y las condiciones ambientales locales. En el Chaco Seco, muchos pastizales fueron alterados por un manejo ganadero inadecuado, modificando la cobertura de especies que lo componen. El objetivo de este trabajo fue determinar el posible efecto del pastoreo sobre la comunidad vegetal herbácea, para lo cual estimamos y comparamos la riqueza de especies, la cobertura vegetal de especies palatables, la composición de especies y la productividad primaria neta aérea (PPNA) de dos pastizales con diferente intensidad de uso ganadero del Parque Nacional Copo. Seleccionamos un pastizal con alta y otro con baja presión de pastoreo, y dos sitios por pastizal visitados en cinco fechas diferentes (dos de época seca y tres de época húmeda). Los resultados muestran que no existen diferencias en la riqueza y composición de especies ni en la PPNA entre ambos pastizales. Sin embargo, si hubo diferencias significativas ( $P=0.0009$ ) en la cobertura de especies palatables, que fue mayor en el pastizal con baja presión. Estos cambios se asocian a un aumento en la cobertura de especies anuales, leñosas, tóxicas o no palatables en los pastizales con alta presión, alterando la comunidad vegetal sin cambiar los índices de riqueza y la composición. Por otro lado, la PPNA no varió entre ambos pastizales, posiblemente por la dominancia del aibe (*Elionurus muticus*), que no resulta consumida por el ganado en estadios fenológicos avanzados. Por lo tanto, la falta de cambios en la riqueza, la composición y la PPNA sugiere una potencial compatibilidad entre la ganadería y la conservación del área protegida, pero se recomienda monitorear la cobertura de las especies palatables en pastizales con altas presiones de uso ganadero por su riesgo de degradación.

[Palabras clave: paleocauces, disturbio, riqueza, composición, productividad]

**ABSTRACT.** Livestock grazing in natural grasslands in the Dry Chaco: Does herbaceous vegetation change between two grasslands with different grazing pressures? Livestock grazing represents the largest land use globally and causes impacts that vary according to intensity, evolutionary history and local environmental conditions. In the Dry Chaco, many grasslands were altered, modifying the cover of the species that make up the grasslands, which was significantly reduced in recent years due to inadequate livestock management. The aim of this study was to determine the possible effect of grazing on the herbaceous plant community, for which we estimated and compared the species richness, plant cover of palatable species, species composition and aboveground net primary productivity (ANPP) of grasslands with different intensities of livestock use in Copo National Park. We selected two natural grasslands with different grazing pressures (high and low grazing pressure) and two sites per grassland on five different dates (two dry seasons and three wet seasons). The results showed that there were no statistical differences of the grazing pressures evaluated in the richness and species composition or in the ANPP. However, there were statistically significant differences ( $P=0.0009$ ) in the cover of palatable species, which was higher in low-pressure grasslands. These changes are associated with an increase in the cover of annual, woody, toxic or unpalatable species in the high-pressure grassland, altering the plant community without changing richness or species composition. On the other hand, ANPP was not significantly affected by different pressures, possibly due to the higher cover of aibe (*Elionurus muticus*), which is not consumed by cattle in advanced phenological stages. Therefore, the lack of changes in richness, composition and ANPP suggests compatibility between livestock grazing and conservation of the protected area, although monitoring of the cover of palatable species in grasslands under high pressure from livestock use is recommended to avoid degradation.

[Keywords: paleochannels, disturbance, richness, composition, productivity]

## INTRODUCCIÓN

El pastoreo por ganado constituye el uso de la tierra más difundido a nivel global; abarca el 66.5% de la superficie terrestre utilizada (Ritchie and Roser 2013; Maestre et al. 2022). A su vez, esta actividad es considerada un importante disturbio promotor del cambio ambiental global por sus efectos sobre la estructura y el funcionamiento de la vegetación (Díaz et al. 2007). El impacto de este disturbio depende sobre todo de la intensidad del pastoreo, la historia evolutiva y las condiciones ambientales del área afectada (Cingolani et al. 2008; Maestre et al. 2022; Price et al. 2022). La ganadería es desarrollada principalmente en pastizales y sabanas (Sala et al. 1996), por lo que es fundamental entender cómo afecta el ganado a las comunidades herbáceas de estos ecosistemas para realizar un manejo adecuado que asegure su conservación.

En general, en ambientes áridos y cálidos con estacionalidad en las precipitaciones, la presión de pastoreo puede tener efectos negativos sobre los ecosistemas, afectando la riqueza de especies vegetales (Olff and Ritchie 1998; Maestre et al. 2022). Sin embargo, en pastizales subtropicales, el efecto del pastoreo puede variar, aumentando o manteniendo el número de especies según factores locales y la estocasticidad ambiental (Paruelo et al. 2022). Ante condiciones de aridez, una mayor presión de pastoreo tiende a reducir la riqueza de especies nativas y palatables (McIntyre et al. 2003; Eldridge et al. 2018; Zanella et al. 2021) y a favorecer el número de especies exóticas y no palatables (Eldridge et al. 2018; Price et al. 2022), lo que ocasiona cambios en la productividad y estabilidad de los ecosistemas (Duffy et al. 2017). Por ejemplo, un aumento en la presión de pastoreo en pastizales semiáridos de Norteamérica y China se asoció con una disminución en la riqueza de especies y en la productividad primaria neta aérea (PPNA) (Irisarri et al. 2016; Zhang et al. 2018). No obstante, el reemplazo de los pastizales nativos por pasturas megatérmicas implantadas o su modificación por procesos de arbustivación puede reducir la riqueza de especies, pero aumentar la PPNA (Tiedemann 2015; Baldassini and Paruelo 2020; Andrade-Díaz et al. 2023).

Los pastizales naturales del Chaco Seco son ambientes muy singulares y reducidos a nivel regional (Fernández et al. 2020ba; Andrade-Díaz et al. 2023). Su escasa distribución actual pudo haber sido causada por varios factores,

como un pastoreo intensivo con sistemas ganaderos fijos, a diferencia de la antigua ganadería de trashumancia, y una falta de ajuste en la carga ganadera durante períodos de escasez de recursos (Adamoli et al. 1990; Fernández et al. 2020a). En esta región existe un tipo particular de pastizales asociados a los antiguos cauces y meandros abandonados de los principales ríos, conocidos como los pastizales de paleocauces. El ganado vacuno suele utilizar estos pastizales (Morello et al. 2012; Fernández et al. 2020a); solo el 27% conserva su cobertura herbácea original, y la mayoría está afectada por procesos de arbustivación o está siendo reemplazada por cultivos (Andrade-Díaz et al. 2023).

La ganadería extensiva, utilizada sobre todo por pequeños productores (Fernández et al. 2020b), es el sistema de producción ganadera predominante en el Chaco Seco. Está limitado mayormente por la disponibilidad de aguadas (i.e., determinada por las represas artificiales), lo que genera patrones de uso con zonas sometidas a diferentes cargas ganaderas y tiempos de permanencia. Utilizando la distancia a las aguadas como un indicador de la presión de pastoreo se puede explorar de forma no manipulativa el efecto potencial de las presiones de pastoreo sobre diversas variables ambientales. Este efecto se conoce como ‘efecto piósfera’ (Lange 1969; Hess et al. 2020) y fue estudiado para diversas comunidades bióticas del Chaco Seco (Macchi and Grau 2012; Trigo et al. 2017). No obstante, los estudios sobre el efecto de la ganadería en la región se enfocaron principalmente en los bosques o en la vegetación leñosa que coloniza los pastizales y no diferencian los pastizales naturales de las pasturas implantadas (Tálamo et al. 2009, 2012; Cardozo et al. 2011; Macchi and Grau 2012; Rueda et al. 2013; Baumann et al. 2017; Mazzini et al. 2018; Trigo et al. 2020). A su vez, los escasos estudios sobre pastizales del Chaco Seco (Cardozo et al. 2011; Grau et al. 2015; Andrade-Díaz et al. 2023) no consideran el impacto local del pastoreo sobre la riqueza y la composición de especies de plantas herbáceas y la PPNA.

En este trabajo se indagaron las posibles relaciones entre la presión de pastoreo y la vegetación de dos pastizales naturales de paleocauces en el Chaco Seco Argentino (Parque Nacional Copo). Mediante una aproximación de ‘experimento natural’ se comparó la estructura y el funcionamiento de la vegetación herbácea (i.e., riqueza y composición de especies, cobertura de

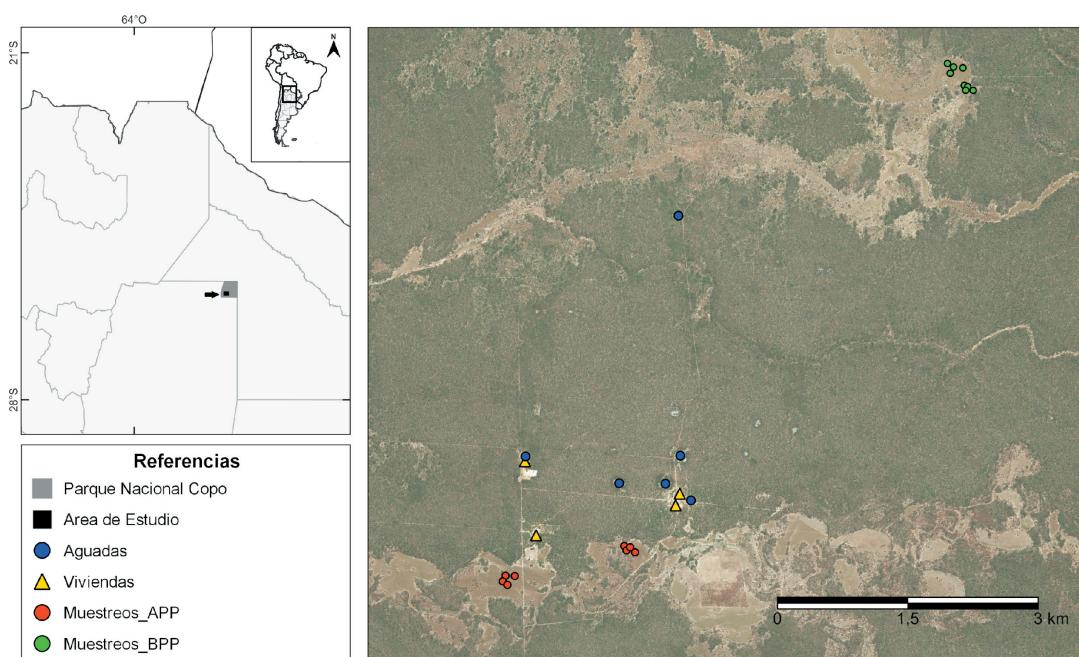
especies palatables y PPNA) entre sitios de dos pastizales naturales con diferentes presiones de pastoreo (alta y baja).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El trabajo se llevó a cabo en el Chaco Seco argentino, en el sector sudoeste del Parque Nacional Copo (114250 ha), en la provincia de Santiago del Estero, Argentina ( $25^{\circ}55' S$  -  $62^{\circ}05' O$ ) (Figura 1). El área de estudio corresponde a la Región de Antiguos Cauces del Río Juramento (paleocauces) y presenta un paisaje plano, sin cuerpos superficiales y naturales de agua permanentes (Tálamo et al. 2009). Al ganado se le provee agua a través de aguadas artificiales o 'represas' distribuidas en las proximidades de las viviendas. El clima es marcadamente estacional, con 80% de las precipitaciones anuales (700 mm) concentradas entre octubre y marzo, que determinan una estación estival cálida y húmeda y una estación invernal fría y seca (Tálamo et al. 2009; Trigo et al. 2020). Las temperaturas medias para el mes más cálido (enero) y el mes más frío (julio) son  $28^{\circ}C$  y  $16^{\circ}C$ , respectivamente (Macchi

and Grau 2012). La vegetación del área de estudio la constituyen pastizales y sabanas abiertas desarrolladas sobre los antiguos cauces colmatados (Morello et al. 2012). Presentan una fisonomía de origen edáfico o pirógeno, con un estrato herbáceo dominado por el aibe (*Elionurus muticus* [Spreng] O. Kuntze), variando en su cobertura entre 30-90% (Fernández et al. 2020a; Andrade-Díaz et al. 2023). Además, se encuentran presentes *Pennisetum frutescens*, *Bothriochloa laguroides*, *Schizachyrium* sp., *Heteropogon contortus*, *Pappophorum pappiferum*, *Trichloris pluriflora* y *Paspalum* sp. como principales productores de biomasa (Fernández et al. 2020a). Muchas especies como las Verbenáceas del género *Lippia* y *Aloysia* son consideradas tolerantes al fuego por su alto contenido de compuestos aromáticos, por la presencia de órganos subterráneos de reservas y por su alta capacidad de rebrote (Fernández et al. 2020a). Según referencias históricas, el paisaje se encontraba sometido a quemas recurrentes y extensas (Chalukian et al. 2006); por esta razón, desde la fecha de creación del área protegida (2000), y por decisión de manejo, se restringieron al punto de evitarse por completo.



**Figura 1.** Ubicación del Parque Nacional Copo en la provincia de Santiago del Estero y distribución de las viviendas de pobladores, aguadas y sitios de muestreo de pastizales con baja presión de pastoreo (BPP: verde) y alta presión de pastoreo (APP: rojo).

**Figure 1.** Location of Copo National Park in the province of Santiago del Estero and distribution of settlers' dwellings, watering points and grassland sampling sites with low grazing pressure (BPP: green) and high grazing pressure (APP: red).

Dentro del área protegida viven 4 familias en pequeños ‘puestos’, de los cuales 3 se encuentran en el sector sudoeste, donde se realiza un pastoreo extensivo y continuo sobre una superficie considerable del área protegida desde el año 1940/1950 (Tálamo et al. 2009). Durante el desarrollo del presente trabajo (2014 y 2015), y a partir de entrevistas informales con los pobladores, se determinó la presencia de ~700 a 800 vacunos y 200 a 300 caprinos, distribuidos en una superficie de entre 154-200 km<sup>2</sup> y 0.8-3 km<sup>2</sup>, respectivamente (Trigo et al. 2020). Por lo tanto, la carga animal promedio sería 0.045 UA/ha (unidades animales por hectárea) considerando la máxima superficie de distribución y 900 UA, en promedio.

#### *Diseño del estudio y obtención de muestras*

Para detectar posibles anomalías en la totalidad de las precipitaciones y en su distribución, se analizaron los valores de mensuales del período estudiado (2014-2015) y se compararon con los valores medios históricos de 30 años obtenidos de la Administración Provincial del Agua (APA) para la localidad de Los Frentones (provincia del Chaco), ubicada a 60 km del área de estudio. Las precipitaciones del área y del período de estudio fueron 24% menores a la media histórica (638 mm vs. 837 mm) (Material Suplementario 2-Figura S1).

Seseleccionaron dos pastizales de paleocauces sometidos a diferentes presiones de pastoreo (alta y baja). Esta categorización se realizó en base a la información suministrada por los pobladores acerca de los desplazamientos del ganado, las distancias a las aguadas y los puestos (Trigo et al. 2020). A su vez, se constató dicha categorización mediante observaciones empíricas del número de vacas avistadas y el número de senderos de desplazamiento del ganado interceptados en cada pastizal durante las fechas de muestreo, sin seguir una metodología específica. En ambos pastizales se delimitaron dos sitios a una distancia mínima de 3400 y 1000 m de los puestos y de las aguadas, respectivamente (Figura 1). El número de sitios (2 por pastizal, 4 en total) estuvo limitado por la cantidad de jaulas móviles disponibles para estimar productividad. Cada sitio de pastizal consistió en superficies homogéneas de 1 ha y separadas entre sí una distancia mínima de 600 m, donde se tomaron los datos a lo largo de cinco muestreos (agosto y octubre 2014, enero, marzo y julio 2015), a modo de réplicas temporales de ambos pastizales (Figura 1). En cada sitio se midió la riqueza, la frecuencia y la

cobertura de las diferentes especies utilizando una modificación de la metodología propuesta por Daubenmire (1959). La metodología consistió en el empleo de un marco rectangular de madera de 70x143 cm (1 m<sup>2</sup>) dividido en 18 cuadros, cada uno equivalente al 5.5% de la cobertura total. El marco fue lanzado de manera preferencial en cada sitio, en las cuatro direcciones cardinales y dentro de la superficie de 1 ha. Se realizaron cinco lanzamientos para la primera fecha de muestreo, siendo luego modificado a diez lanzamientos por sitio para las campañas subsiguientes (submuestras). En cada lanzamiento se registró la presencia y el porcentaje de cobertura de cada especie. La riqueza específica se consideró en función del número total de especies registradas dentro de los marcos lanzados en cada sitio en las cinco fechas (diversidad alfa). Se analizaron los valores de cobertura promedio de cada especie durante la temporada húmeda (enero, marzo y julio) y seca (agosto y octubre). Se incluyó información sobre el ciclo de vida de las especies (anuales o perennes) y su calidad forrajera (alta, media, baja, tóxica o no ingerida), basada en bibliografía (Kunst et al. 1998; Ledesma et al. 2017) y observaciones de campo del consumo por el ganado. Después, se agruparon las especies palatables para el ganado y se analizó su cobertura (Material Suplementario 1-Tabla S1). Para los análisis posteriores los valores de riqueza y cobertura por especie se promediaron entre las submuestras.

La productividad primaria neta aérea (PPNA) se midió a través de dos metodologías diferentes para analizar distintas estrategias de manejo. Por un lado, se la midió utilizando el método de biomasa por diferencia temporal (PPNA por MBdif) para reflejar las condiciones de manejo actuales, en las que la especie dominante (*E. muticus*) no es consumida y presenta una proporción significativa de biomasa senescente. Por otro lado, se aplicaron cortes sucesivos para permitir el rebrote de la especie dominante, con mayor preferencia animal en esta etapa inicial, denominando esta metodología como PPNA por el método de rebrote (PPNA por MBRe). Este enfoque se asemeja más a la práctica común en la región, donde muchos productores recurren a la quema anual para estimular el rebrote (Bravo et al. 2001; Kunst et al. 2003). Dado que ambas metodologías se usan en la práctica y a menudo producen resultados divergentes (Pezzani et al. 2017), resulta útil compararlas para entender la disparidad en los valores obtenidos. Para ambos métodos se utilizaron

jaulas móviles (dos jaulas de 4 m<sup>2</sup> cada una por pastizal). Estas se ubicaron en cada sitio del pastizal, alejadas de los márgenes con zonas de bosque y arbustos y respetando una distancia mínima de separación entre sitios de 600 m. Dentro de cada jaula se colectó toda la biomasa aérea en pie por arriba de 7 cm sobre una superficie de 1 m<sup>2</sup> utilizando el mismo marco de madera de las mediciones de cobertura (Biomasa T<sub>0</sub> o biomasa inicial) y separado de los límites de la jaula unos 30 cm y 28.5 cm para controlar efectos de borde (Figura 2). Transcurrido un tiempo, las jaulas fueron reubicadas a un nuevo sitio, pero antes se colectó la biomasa de rebrote a partir de la superficie cortada al inicio (MBRe). Los tiempos de rebrote entre fechas de muestreo fueron 51, 95, 68, 116 y 154 días (Figura 2). La otra metodología consistió en colectar dentro de la jaula la biomasa de una superficie de 1 m<sup>2</sup> contigua y por encima de los 7 cm de la superficie del suelo, antes de reubicar las jaulas (Biomasa T<sub>1</sub>). Con dicho valor se calculó la biomasa producida por diferencia de las dos fechas de muestreo (MBDif).

A fin de contar con información adicional sobre las características particulares de los suelos de ambos pastizales, se tomaron dos muestras compuestas de suelo (uno para

cada pastizal), cada una representada por un conjunto de cinco submuestras recolectadas en distintos puntos de los sitios de muestreo. Para cada una de las submuestras se eliminó la capa superficial de hojarasca como restos de plantas y se procedió a retirar un bloque de suelo de 15 cm de profundidad y 25 cm<sup>2</sup> de superficie con una pala. Las cinco submuestras fueron puestas en una bolsa para obtener una muestra compuesta que se rotuló y envió al laboratorio para su análisis. Allí se determinó la textura, la densidad aparente y las distintas fracciones de carbono orgánico: carbono orgánico del suelo (COS), materia orgánica particulada (MOP) y materia orgánica asociada a los minerales (MOAM).

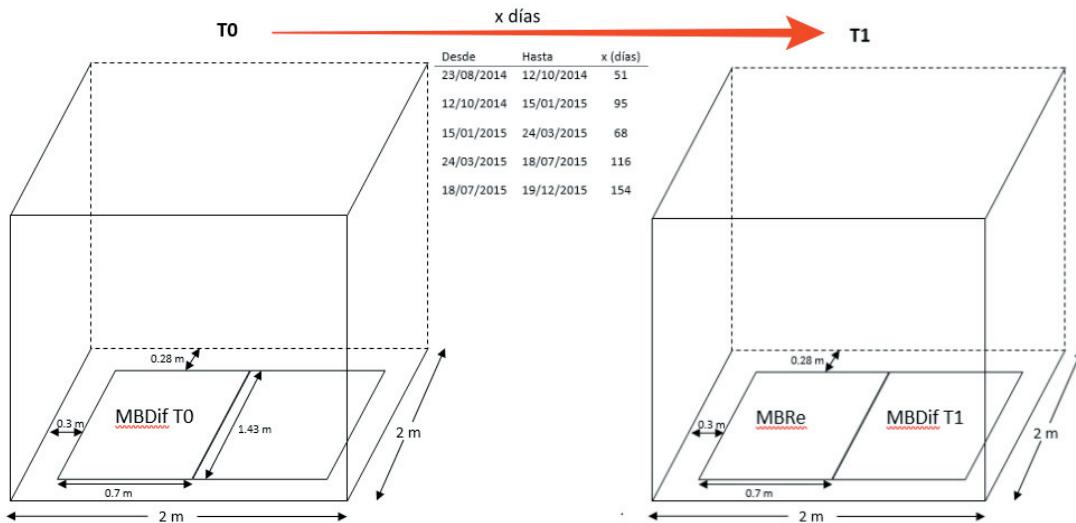
#### Cálculos y análisis estadísticos

Se calculó la intensidad de uso de herbívoros (IUH) de los pastizales elegidos utilizando la fórmula propuesta en la bibliografía (Perkins and Thomas 1993; Hess et al. 2020), que consiste en:

$$\text{IUH} = 1 / (1 + [0.1 \times e^{(-2 + c1 \times sF \times dToWP)}])$$

Ecuación 1

donde c1: constante de calibración 0.005 m<sup>-1</sup>; sF: factor de carga dependiente de la



**Figura 2.** Esquema de una jaula de exclusión en la que se muestran las superficies de corte de biomasa por los dos métodos: el método de biomasa por diferencia temporal (MBDif) y el método de biomasa por rebrote (MBRe), y los tiempos entre cortes. Para MBDif se realizó un corte en T<sub>0</sub> y un segundo corte sobre la superficie contigua en T<sub>1</sub>, luego de transcurridos x días según lo que se observa en la tabla. Para el caso del MBRe, la superficie de emparejamiento fue la utilizada para el MBDif en T<sub>0</sub>. La biomasa de rebrote se colectó de la misma superficie en T<sub>1</sub>, luego de transcurridos x días que variaron en función de la fecha, tal como se observa en la tabla.

**Figure 2.** Schematic representation of an exclusion cage showing the biomass cutting surfaces by the two methods: the biomass method by time difference (MBDif) and the biomass method by regrowth (MBRe), and the times between cuts. For MBDif, a cut was made at T<sub>0</sub> and a second cut on the contiguous surface at T<sub>1</sub>, after x days as shown in the table. For MBRe, the initial area was that used for MBDif at T<sub>0</sub>. The regrowth biomass was collected from the same area at T<sub>1</sub> after x days which varied depending on the date, as shown in the table.

carga ganadera (1.5 para el presente trabajo) y dToWP: distancia a la aguada más cercana. Las IUH estimadas fueron  $3.48 \times 10^{-2}$  UA/ha y  $1.69 \times 10^{-10}$  UA/ha para el pastizal de alta y baja presión de pastoreo, respectivamente.

Las variables de respuestas analizadas fueron 1) la riqueza de especies (diferenciando especies palatables y no palatables); 2) la cobertura de especies palatables; 3) la composición de especies, y 4) la PPNA (estimada por ambos métodos).

Los valores de PPNA por las dos metodologías se obtuvieron con las siguientes fórmulas:

$$\text{PPNA MBDif} = (\text{biomasa } T_1 - \text{biomasa } T_0) / \text{días entre cortes}$$

Ecuación 2

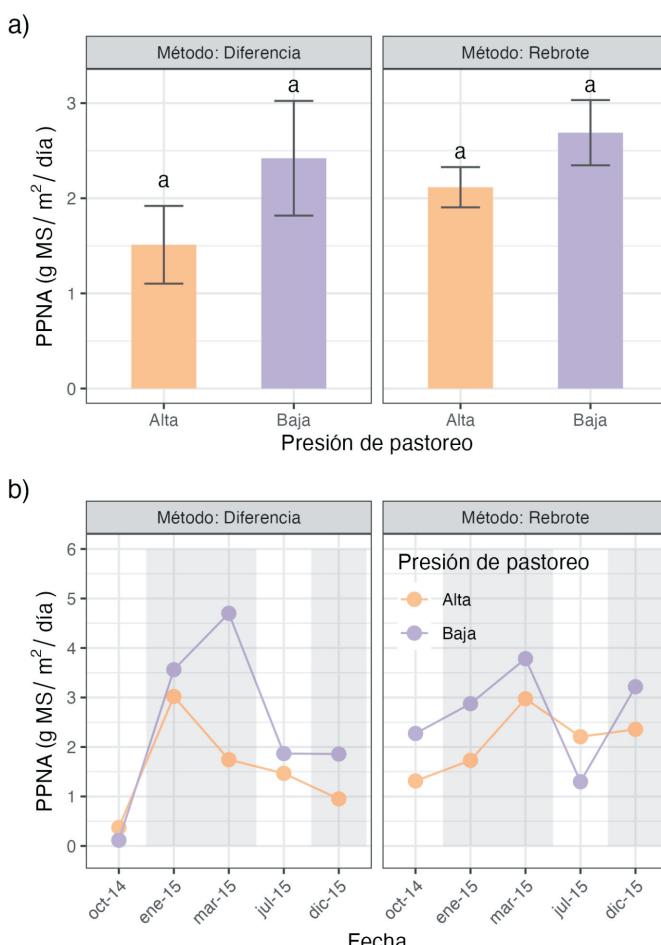
$$\text{PPNA MBRe} = \text{biomasa de rebrote} / \text{días entre cortes}$$

Ecuación 3

Las variables riqueza de especies, cobertura de especies palatables y PPNA se analizaron

mediante modelos lineales mixtos con la función lme() del paquete nlme (Pinheiro et al. 2022). Se incluyeron los factores Época y Presión de pastoreo y su interacción como efectos fijos, y al Sitio como efecto aleatorio para tener en cuenta la estructura anidada de las observaciones. Para evaluar si ambos métodos de estimación fueron consistentes, y considerando que las determinaciones con ambas técnicas se realizaron sobre la misma unidad experimental, se comparó la PPNA mediante una prueba t de Student para muestras pareadas.

La influencia de la época y la presión de pastoreo sobre la composición de especies se evaluó mediante un análisis de permutación multivariada de la varianza (PERMANOVA) utilizando la función adonis2() del paquete vegan (Oksanen et al. 2022). Se empleó la distancia euclidiana como medida de disimilitud y se realizaron 999 permutaciones para calcular la probabilidad de encontrar un estadístico (pseudo F) igual o más extremo que el estadístico calculado.



**Figura 3.** Productividad primaria neta aérea de los pastizales con alta y baja presión de pastoreo por el método de la diferencia de biomasa (panel izquierdo) y el método de biomasa por rebrote (panel derecho). Valores medios±1 EE (error estándar) (a) y su variación en las diferentes fechas evaluadas (b). En color gris se indica la época húmeda.

**Figure 3.** Aboveground net primary productivity of grasslands with low and high grazing pressure by the biomass difference method (left panel) and the biomass regrowth method (right panel). Mean values±1 SE (standard error) (a) and their variation in the different dates evaluated (b). Grey colour indicates wet season

Todos los análisis inferenciales y las figuras 3 y 4 se realizaron en el lenguaje de programación R (R Core Team 2022). El nivel de significación utilizado para todas las pruebas de inferencia estadística fue del 5%.

Para los análisis de suelo no se realizaron análisis estadísticos por tratarse de un conjunto de submuestras y por no contar con réplicas verdaderas. Por lo tanto, los resultados aquí obtenidos deben ser tomados con cautela y constituyen un valor aproximado de la condición media de cada suelo, sin valores de variabilidad.

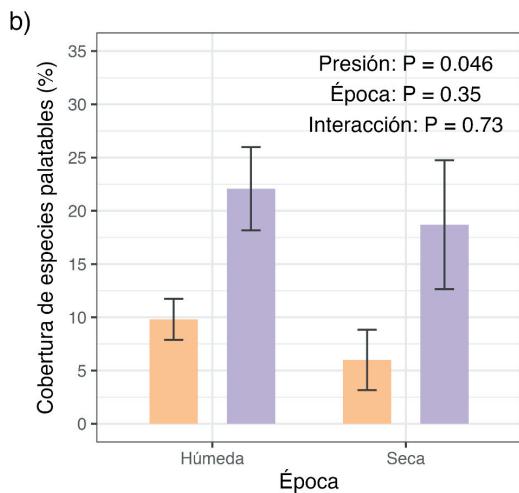
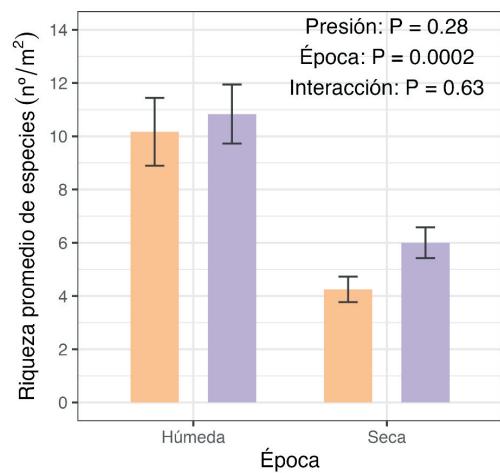
## RESULTADOS

La riqueza promedio de especies no varió entre los dos pastizales con diferente presión de pastoreo ( $F_{(1,15)}=1.05$ ,  $P=0.32$ ), con 7.8 especies/m<sup>2</sup> para el pastizal con alta presión y 8.9 especies/m<sup>2</sup> para el pastizal con baja presión. En la época húmeda, el número de especies fue del doble al de la época seca, con 10.5 y 5.1 especies/m<sup>2</sup>, en promedio, respectivamente ( $F_{(1,15)}=24.01$ ,  $P=0.0002$ ). Además, no se observó una interacción entre los factores época y presión de pastoreo ( $F_{(1,15)}=0.24$ ,  $P=0.63$ ) (Figura 3a).

La cobertura de las especies palatables resultó 2.5 veces mayor en el pastizal con baja presión de pastoreo que en el pastizal con alta presión (20% vs. 8%) ( $F_{(1,15)}=11.19$ ,  $P=0.005$ ) (Figura 3b). No se observaron diferencias significativas al comparar la cobertura de especies palatables en función de la época ( $F_{(1,15)}=0.9$ ,  $P=0.36$ ). Al considerar la cobertura individual de cada especie en las dos épocas evaluadas (Material Suplementario 1-Tabla S1), se destaca una mayor cobertura de *Schizachyrium microstachyum* ([Desv. ex Ham.] Roseng., B. R. Arrill. and Izag. Phil.) y *Paspalum pauciciliatum* ([Parodi] Herter), en los sitios con baja presión y la predominancia de renovaless de *Vachellia aroma* (Gillies ex Hook. and Arn.) en los sitios con alta presión. Las especies exclusivas de los sitios con baja presión de pastoreo fueron *Chloris castilloniana* (Lillo and Parodi), *Digitaria insularis* (L.), *Cyperus* sp., *Pseudabutilon* sp., *Pterocaulon angustifolium* (DC.), *Juncus articulatus* (L.), *Acalypha poiretii* (Spreng.), *Scoparia montevidensis* ([Spreng.] R.E. Fries), *Passiflora foetida* (L.) y *Zornia latifolia* ([L.] Pers.), mientras que las especies más importantes exclusivas con alta presión de pastoreo fueron *Chloris virgata* (Sw.), *Setaria lachnea* ([Nees] Kunth), *Aristida*

*circinalis* (Lindm.), *Botriochloa laguroides* ([DC.] Herter.), *Eragrostis lugens* (Nees.), *Aristolochia triangularis* (Cham.), *Buddleja stachyoides* (Cham. and Schldl.), *Tephrosia cinerea* ([L.] Pers.), *Chaptalia* sp., *Borreria spinosa* (Cham. and Schldl. ex DC.), *Monnieria* sp., *Lippia alba* ([Mill.] N.E. Br. ex Britton and P. Wilson) y *Schinopsis lorentzii*. ([Griseb] Engl). Sin embargo, la composición de especies no varió entre épocas (PERMANOVA: pseudo  $F=0.84$ ;  $P=0.40$ ) ni entre los dos pastizales a)

Presión de pastoreo      Alta      Baja



**Figura 4.** Riqueza (número de especies/m<sup>2</sup>) (a) y porcentaje de cobertura del suelo de las especies palatables (b) en el pastizal con alta y baja presión de pastoreo de las épocas húmeda y seca del Parque Nacional Copo. En todos los paneles se muestran valores medios±1 EE (error estándar).

**Figure 4.** Richness (number of species/m<sup>2</sup>) (a) and percentage of ground cover of palatable species (b) in the grassland under high and low grazing pressure during the wet and dry seasons of the Copo National Park. All panels display mean values±1 SE (standard error).

comparados (pseudo F=0.39; P=0.69). Tampoco hubo interacción entre ambos factores (PERMANOVA: pseudo F=0.19; P=0.85).

La productividad primaria neta aérea (PPNA) no varió entre ambos pastizales con diferente presión de pastoreo, tanto con el método del rebrote ( $F_{(1,15)}=2.35$ , P=0.15) como con el método de diferencia de biomasa ( $F_{(1,15)}=1.77$ , P=0.20) (Figura 4a). La PPNA en la época húmeda (2.73 g MS.m<sup>-2</sup>.día<sup>-1</sup>) fue 3.3 veces mayor en comparación a la época seca (0.82 y 2.73 g MS.m<sup>-2</sup>.día<sup>-1</sup>) al utilizar el método de la diferencia de biomasa ( $F_{(1,15)}=9.51$ , P=0.007), y 1.6 veces mayor (húmeda vs. seca) al usar el método del rebrote ( $F_{(1,15)}=10.2$ , P=0.006) (Figura 4b). Los valores medios globales y anuales de PPNA considerando todas las épocas fue 717.57 g MS.m<sup>-2</sup>.año<sup>-1</sup> para el método de diferencia de biomasa y 876.96 g MS.m<sup>-2</sup>.año<sup>-1</sup> para el método del rebrote, los que no resultaron diferentes estadísticamente ( $t=-0.92$ , P=0.37).

El contenido de COS y de MOP de la única muestra compuesta fue menor en los sitios con alta presión de pastoreo, con relación a aquellos con baja presión de pastoreo (10.1 Mg/ha vs. 17.3 Mg/ha para COS; 1.1 Mg/ha vs. 4.8 Mg/ha para MOP). Para el caso de la MOAM, los valores para ambos sitios fueron más similares (5.5 Mg/ha vs. 7.0 Mg/ha para alta y baja presión de pastoreo, respectivamente), mientras que la densidad aparente arrojó mayores valores en los suelos con alta presión de pastoreo (1.23 g/cm<sup>3</sup> vs. 1.14 g/cm<sup>3</sup> para alta y baja presión de pastoreo, respectivamente) (Material Suplementario 1-Tabla S2).

## DISCUSIÓN

Nuestros resultados muestran que solo la cobertura de especies palatables fue diferente entre los dos pastizales con diferente presión de pastoreo, mientras que las otras variables analizadas (i.e., riqueza, composición de especies y PPNA) permanecieron sin cambios detectables. A pesar de que los resultados no pueden generalizarse a todos los pastizales del Chaco Seco, este estudio proporciona información antes inexistente sobre los potenciales efectos del ganado. Además, ofrece una base para desarrollar recomendaciones locales de manejo que contribuyan a la conservación de los pastizales de paleocauce en el Parque Nacional Copo. Sin embargo, para poder generalizar nuestras conclusiones, en futuros estudios deberíamos incluir réplicas

de otros pastizales para aumentar la validez externa del estudio.

En cuanto a la riqueza promedio de especies, no se registraron diferencias entre los dos pastizales, en contraposición con otros estudios en los que la riqueza disminuyó (Zhang et al. 2018) o se incrementó (Morici et al. 2003) al aumentar la presión de pastoreo. Zhang et al. (2018) resaltan que el pastoreo ejerce un mayor efecto sobre la composición de especies cuando las dominantes son palatables, generando un cambio en la riqueza y diversidad del pastizal. Otros autores que evaluaron el efecto del pastoreo en pastizales templados encontraron una riqueza mayor de especies en sitios sometidos a mayor presión (Rusch and Oesterheld 1997; Morici et al. 2003; Rodríguez et al. 2003; Altesor et al. 2005) debido a la presencia de especies exóticas, anuales (Sala et al. 1986; Facelli 1988; Chaneton and Facelli 1991; Rusch and Oesterheld 1997) y latifoliadas no forrajeras (Guevara et al. 2006). La falta de coincidencia con el presente estudio podría atribuirse a la predominancia de *E. muticus* en pastizales de paleocauces. Esta especie —no consumida por el Ganado— limitaría el acceso y el consumo de las especies palatables que crecen en la intermata, ‘amortiguando’ así la presión de pastoreo. Además, en el pastizal con alta presión de pastoreo se registraron especies no palatables o tóxicas para el ganado, tales como *Tephrosia cinerea* —una especie invasora y hepatotóxica (Silva et al. 2006) (Material Suplementario 1-Tabla S1)— y una gran cobertura de *Chloris virgata*, una especie anual de amplia distribución y plasticidad morfológica (Asaduzzaman et al. 2022). Estas características que facilitan el éxito de *C. virgata* (López Mársico and Altesor 2011) sugieren que esta especie podría ser indicadora de condiciones de sobrepastoreo.

La mayor cobertura de especies palatables en los sitios con baja presión de pastoreo coincide con estudios en los que se encontraron mayores valores de estas especies a distancias más alejadas de las aguadas (Morici et al. 2003; Guevara et al. 2006; Todd 2006). Especies tales como *P. pauciciliatum*, *Eustachys retusa* y *D. insularis* —muy palatables— muestran mayor cobertura; lo que indica una baja presión de pastoreo en el pastizal más distante de las aguadas. Al contrario, en el pastizal con alta presión de pastoreo, las especies palatables presentan una menor cobertura y son reemplazadas por especies poco o no palatables; algunas de ellas son exclusivas o presentan una mayor cobertura en proximidad

de las aguadas. A diferencia de lo observado por Todd (2006), quien reportó una mayor densidad de arbustos en sitios cercanos a las aguadas, en este estudio, la dominancia de *E. muticus* parece mitigar este efecto al no ser consumida por el ganado.

Los valores medios de PPNA hallados en este trabajo ( $7175 \text{ kg MS.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$ ) son consistentes con los resultados obtenidos por otros autores para la región, que reportaron valores para pastizales naturales del Chaco Seco de  $\sim 5750 \text{ kg MS.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$  (Grosso and Parton 2010; Rueda et al. 2013), y entre 4300 y 11700 kg MS.ha<sup>-1</sup>. año<sup>-1</sup> para pasturas de *Megathyrsus maximus* Jacq. cv Gatton (Tiedemann 2015; Baldassini et al. 2018). Cabe destacar que los pocos estudios que analizan la PPNA para esta región usaron sensores remotos (Zerda and Tiedemann 2010; Tiedemann 2015; Baldassini and Paruelo 2020), modelos bioclimáticos (i.e., relaciones precipitaciones con productividad) (Grosso and Parton 2010) o análisis de la especie cultivada predominante *M. maximus* (Baldassini et al. 2018), sin datos de campo específicos sobre la productividad de pastizales de paleocauces. La falta de diferencias en la estimación de PPNA por ambos métodos contradice lo encontrado por Pezzani et al. (2017), quienes observaron valores de PPNA menores con el método por rebrote. Esta discrepancia posiblemente se deba a que Pezzani et al. (2017) utilizaron dos alturas de corte diferentes para ambos métodos, mientras que en nuestro estudio empleamos una misma altura de corte en ambos casos. Por otro lado, la similitud en el funcionamiento (PPNA) de los dos pastizales estudiados podría deberse a la dominancia de una especie poco palatable (*E. muticus*) en estadios fenológicos avanzados, que 'amortiguaría' el impacto del ganado en los pastizales cercanos a las aguadas.

Si bien no se puede confirmar si las diferencias en los valores de los análisis de suelos dependen en su totalidad del efecto de la presión de pastoreo o si ya existían antes del ingreso del ganado, la variación en el contenido de carbono orgánico concuerda con otros trabajos en los que se observó que los valores disminuyen al aumentar la presión de pastoreo (Holt 1997; Dong et al. 2021). Los valores de COS para la región chaqueña (Abril and Bucher 2001; Abril et al. 2005) (46.8 Mg/ha en bosques secos de las Sierras de Córdoba y 70 Mg/ha al este de Salta) son considerablemente mayores a los hallados en este trabajo. Estas diferencias podrían

deberse a la textura arenosa del suelo, típica en los paleocauces, que suelen acumular menor cantidad de carbono (Zinn et al. 2007). Además, las muestras compuestas difirieron en MOP entre ambos sitios (1.1 Mg/ha con alta presión vs. 4.8 Mg/ha con baja presión), lo que indica una potencial sensibilidad de esta fracción a los diferentes usos de la tierra, pudiendo actuar como un indicador de la acumulación de materia orgánica a largo plazo (Dong et al. 2021).

Dado que este estudio se limita a comparar solo dos pastizales (uno con baja presión y otro con alta presión de pastoreo) sin contar con réplicas de pastizales, es importante tener precaución al generalizar los resultados. Las conclusiones son específicas para los pastizales aquí estudiados y para el período estudiado, ya que las precipitaciones resultaron inferiores a los valores históricos y no necesariamente encontraremos las mismas tendencias en años más lluviosos. De todos modos, si bien no podemos realizar afirmaciones sobre los efectos de la presión de pastoreo en todos los pastizales naturales del Chaco Seco, la información obtenida en este trabajo permite realizar sugerencias de manejo a los pobladores locales que hacen uso de este recurso en el área protegida, teniendo en consideración esta menor precipitación del período estudiado y la ausencia de fuego como práctica de manejo (el fuego fue prohibido desde la creación del Parque Nacional). Este factor constituye un disturbio considerado esencial en el mantenimiento de los ambientes de pastizal y las sabanas del Chaco (Bucher 1982) desde la desaparición de los grandes herbívoros del Pleistoceno (Bucher 1987). Por esta razón, al ser eliminado, promovería el proceso de arbustivación (Fernández et al. 2020a; Coria et al. 2021; Andrade-Díaz et al. 2023) y una reducción de la diversidad de la vegetación herbácea de los pastizales (Kunst et al. 2003). Las recomendaciones de manejo de los pastizales deberían considerar, además de la ganadería, el potencial efecto del fuego para asegurar una adecuada gestión y provisión de los recursos forrajeros (Bravo et al. 2001).

## CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos sugieren una probable compatibilidad entre la ganadería y los objetivos de conservación del área protegida, ya que no se observaron diferencias en la riqueza, la composición de especies y la PPNA entre los dos pastizales con diferentes presiones de pastoreo. Sin embargo, el análisis

detallado de la cobertura de cada una de las especies presentes nos estaría indicando un potencial efecto de la presión de pastoreo sobre un aspecto de las comunidades vegetales del pastizal estudiado: la abundancia relativa de las especies palatables. Este cambio podría dirigirse hacia una degradación de los pastizales naturales, en especial en condiciones de una intensa presión de pastoreo, tendencia que debería ser abordada con estudios que involucren réplicas de pastizales en diferentes condiciones. Por lo tanto, se sugiere implementar estrategias de manejo que adecuen la carga y la presión ganadera

en los diferentes pastizales para permitir una adecuada provisión de recursos forrajeros al ganado de los pobladores del área.

**AGRADECIMIENTOS.** Agradecemos la colaboración de P. Cruz, L. Ramos, N. Cruz, F. Martínez Gálvez, M. Malaspina y todos los voluntarios que colaboraron con los trabajos de campo. Al Instituto Agrotécnico P. Fuentes Godo de la UNNE por su colaboración con los análisis de suelos y el secado de muestras. Este trabajo fue financiado por el Consejo de Investigación de la Universidad Nacional de Salta (Proyecto 2101/0).

## REFERENCIAS

- Abril, A., P. Barttfeld, and E. H. Bucher. 2005. The Effect of Fire and Overgrazing Disturbances on Soil Carbon Balance in the Dry Chaco Forest. *Forest Ecology and Management* 206(1-3):399-405. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.11.014>.
- Abril, A., and E. H. Bucher. 2001. Overgrazing and Soil Carbon Dynamics in the Western Chaco of Argentina. *Applied Soil Ecology* 16(3):243-49. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(00\)00122-0](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(00)00122-0).
- Adamoli, J., E. Sennhauser, J. M. Acero, and A. Rescia. 1990. Stress and Disturbance: Vegetation Dynamics in the Dry Chaco Region of Argentina. *Journal of Biogeography* 17(4/5):491. <https://doi.org/10.2307/2845381>.
- Altesor, A., G. Piñeiro, F. Lezama, R. B. Jackson, M. Sarasola, and J. M. Paruelo. 2006. Ecosystem Changes Associated with Grazing in Subhumid South American Grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17(3):323-32. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02452.x>.
- Andrade-Díaz, M. S., M. Piquer-Rodríguez, and G. Baldi. 2023. Conservation Opportunities for Threatened Paleochannel Grasslands in the South American Dry Chaco. *Journal for Nature Conservation* 71(February):126306. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2022.126306>.
- Asaduzzaman, M., H. Wu, E. Koetz, M. Hopwood, and A. Shepherd. 2022. Phenology and Population Differentiation in Reproductive Plasticity in Feathertop Rhodes Grass (*Chloris Virgata* Sw.). *Agronomy* 12(3):736. <https://doi.org/10.3390/agronomy12030736>.
- Baldassini, P., C. Despósito, G. Piñeiro, and J. M. Paruelo. 2018. Silvopastoral Systems of the Chaco Forests: Effects of Trees on Grass Growth. *Journal of Arid Environments* 156(September):87-95. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2018.05.008>.
- Baldassini, P., and J. M. Paruelo. 2020. Sistemas agrícolas y silvopastoriles en el Chaco Semiárido. Impactos sobre la productividad primaria. *Ecología Austral* 30(1):045-062. <https://doi.org/10.25260/EA.20.30.1.0.961>.
- Baumann, M., C. Israel, M. Piquer-Rodríguez, G. Gavier-Pizarro, J. N. Volante, et al. 2017. Deforestation and Cattle Expansion in the Paraguayan Chaco 1987-2012. *Regional Environmental Change* 17(4):1179-91. <https://doi.org/10.1007/s10113-017-1109-5>.
- Bravo, S., C. Kunst, A. Gimenez, and G. Moglia. 2001. Fire Regime of a *Elionorus Muticus* Spreng. Savanna, Western Chaco Region, Argentina. *International Journal of Wildland Fire* 10(1):65. <https://doi.org/10.1071/WF01014>.
- Bucher, E. H. 1982. Chaco and Caatinga - South American Arid Savannas, Woodlands and Thickets. Pp. 48-79 en B. J. Huntley and B. H. Walker (eds.). *Ecology of Tropical Savannas. Ecological Studies. Vol. 42*. Springer, Berlin, Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-68786-0\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-642-68786-0_4).
- Bucher, E. H. 1987. Herbivory in arid and semi-arid regions of Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 60(2): 265-273.
- Cardozo, S., A. Tálamo, and F. Mohr. 2011. Composición, Diversidad y Estructura Del Ensamble de Plantas Leñosas En Dos Paleocauces Con Diferente Intervención Antrópica Del Chaco Semiárido, Argentina. *Bosque (Valdivia)*32(3): 279-86. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002011000300009>.
- Chalukian, S. C., A. Belaus, M. S. Bustos, and M. Saravia. 2006. Plan de Manejo Parque Nacional Copo - Versión Final. Delegación Regional Noroeste. Proyecto Conservación de la Biodiversidad APN/GEF/BIRF.
- Chanson, E. J., and J. M. Facelli. 1991. Disturbance Effects on Plant Community Diversity: Spatial Scales and Dominance Hierarchies. *Vegetatio* 93(2):143-55. <https://doi.org/10.1007/BF00033208>.
- Cingolani, A. M., I. Noy-Meir, D. D. Renison, and M. Cabido. 2008. La ganadería extensiva, ¿es compatible con la conservación de la biodiversidad y de los suelos? *Ecología Austral* 18(3):253-271. URL: [tinyurl.com/335jxffj](http://tinyurl.com/335jxffj).
- Coria, R. D., C. R. Kunst, and S. J. Bravo. 2021. Un aporte al entendimiento de la significación de los pastizales/sabanas del Chaco Semiárido sudamericano. *Ecología Austral* 31(3):456-74. <https://doi.org/10.25260/EA.21.31.3.0.1615>.
- Daubenmire, R. F. 1959. Canopy Coverage Method of Vegetation Analysis. *Northwest Sci* 33:39-64.
- Díaz, S., S. Lavorel, S. McIntyre, V. Falczuk, F. Casanoves, et al. 2007. Plant Trait Responses to Grazing? A Global Synthesis. *Global Change Biology* 13(2):313-41. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01288.x>.
- Dong, L., V. Martinsen, Y. Wu, Y. Zheng, C. Liang, et al. 2021. Effect of Grazing Exclusion and Rotational Grazing on

- Labile Soil Organic Carbon in North China. European Journal of Soil Science 72(1):372-84. <https://doi.org/10.1111/ejss.12952>.
- Duffy, J. E., C. M. Godwin, and B. J. Cardinale. 2017. Biodiversity Effects in the Wild Are Common and as Strong as Key Drivers of Productivity. Nature 549(7671):261-64. <https://doi.org/10.1038/nature23886>.
- Eldridge, D. J., M. Delgado-Baquerizo, S. K. Travers, J. Val, I. Oliver, et al. 2018. Livestock Activity Increases Exotic Plant Richness, but Wildlife Increases Native Richness, with Stronger Effects under Low Productivity. Journal of Applied Ecology 55(2):766-76. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12995>.
- Facelli, J. M. 1988. Response to Grazing after Nine Years of Cattle Exclusion in a Flooding Pampa Grassland, Argentina. Vegetatio 78(1):21-25. <https://doi.org/10.1007/BF00045635>.
- Fernández, P. D., M. Baumann, G. Baldi, R. N. Banegas, S. Bravo, et al. 2020. Grasslands and Open Savannas of the Dry Chaco. Pp. 562-576 en M. I. Goldstein and D. A. DellaSala (eds.). Encyclopedia of the World's Biomes. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.12094-9>.
- Fernández, P. D., T. Kuemmerle, M. Baumann, H. R. Grau, J. A. Nasca, et al. 2020. Understanding the Distribution of Cattle Production Systems in the South American Chaco. Journal of Land Use Science 15(1):52-68. <https://doi.org/10.1080/1747423X.2020.1720843>.
- Grau, H. R., R. Torres, N. I. Gasparri, P. G. Blendinger, S. Marinaro, et al. 2015. Natural Grasslands in the Chaco. A Neglected Ecosystem under Threat by Agriculture Expansion and Forest-Oriented Conservation Policies. Journal of Arid Environments 123(December):40-46. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2014.12.006>.
- Grosso, S. D., and W. Parton. 2010. Global Potential Net Primary Production Predicted from Vegetation Class, Precipitation, and Temperature: Reply. Ecology 91(3):923-25. <https://doi.org/10.1890/09-0741.1>.
- Guevara, J. C., O. R. Estevez, and C. R. Stasi. 2006. Respuesta de La Vegetación En Un Gradiente de Intensidad de Pastoreo En Mendoza, Argentina. Multequina 15:27-36.
- Hess, B., N. Dreber, Y. Liu, K. Wiegand, M. Ludwig, et al. 2020. PioLaG: A Piosphere Landscape Generator for Savanna Rangeland Modelling. Landscape Ecology 35(9):2061-82. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01066-w>.
- Holt, J. A. 1997. Grazing Pressure and Soil Carbon, Microbial Biomass and Enzyme Activities in Semi-Arid Northeastern Australia. Applied Soil Ecology 5(2):143-49. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(96\)00145-X](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(96)00145-X).
- Irisarri, J. G. N., J. D. Derner, L. M. Porensky, D. J. Augustine, J. L. Reeves, et al. 2016. Grazing Intensity Differentially Regulates ANPP Response to Precipitation in North American Semiarid Grasslands. Ecological Applications 26(5): 1370-80. <https://doi.org/10.1890/15-1332>.
- Kunst, C. R., S. Bravo, F. Moscovich, J. Herrera, J. Godoy, et al. 2003. Fecha de Aplicación de Fuego y Diversidad de Herbáceas En Una Sabana de *Elionorus muticus* (Spreng) O. Kuntze. Revista Chilena de Historia Natural 76(1). <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2003000100010>.
- Kunst, C. R., M. Cornacchione, and S. Bravo. 1998. Características Agronómicas de Gramíneas Del Campo Natural de La Región Chaqueña. INTA EEA Santiago del Estero.
- Lange, R. T. 1969. The piosphere: sheep track and dung patterns. Rangeland Ecology and Management/Journal of Range Management Archives 22(6):396-400. <https://doi.org/10.2307/3895849>.
- Leedesma, R. R., F. S. Saracco, R. D. Coria, M. F. Epstein Vitar, A. T. Gómez, et al. 2017. Guía de Forrajerias Herbáceas y Leñosas Del Chaco Seco: Identificación y Características Para Su Manejo. Buenas Prácticas Para Una Ganadería Sustentable. Kit de Extensión Para El Gran Chaco. Fundación Vida Silvestre. URL: [tinyurl.com/yf44wykp](http://tinyurl.com/yf44wykp).
- López Mársico, L., and A. Altesor. 2011. Relación Entre La Riqueza de Especies Vegetales y La Productividad En Pastizales Naturales. Ecología Austral 21(1):101-9.
- Macchi, L., and H. R. Grau. 2012. Piospheres in the Dry Chaco. Contrasting Effects of Livestock Puestos on Forest Vegetation and Bird Communities. Journal of Arid Environments 87(December):176-87. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.06.003>.
- Maestre, F. T., Y. Le Bagousse-Pinguet, M. Delgado-Baquerizo, D. J. Eldridge, H. Saiz, et al. 2022. Grazing and Ecosystem Service Delivery In Global Drylands. Science 378(6622):915-20. <https://doi.org/10.1126/science.abq4062>.
- Mazzini, F., M. A. Relva, and L. R. Malizia. 2018. Impacts of Domestic Cattle on Forest and Woody Ecosystems in Southern South America. Plant Ecology 219(8):913-25. <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0846-y>.
- McIntyre, S., K. M. Heard, and T. G. Martin. 2003. The Relative Importance of Cattle Grazing in Subtropical Grasslands: Does It Reduce or Enhance Plant Biodiversity? Journal of Applied Ecology 40(3):445-57. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00823.x>.
- Morello, J., S. D. Matteucci, A. F. Rodríguez, and M. E Silva. 2012. Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos. 1a ed. Buenos Aires: Orientación Gráfica Editora.
- Morici, E., R. Ernst, A. Kin, M. Estelrich, M. Mazzola, et al. 2003. Efecto Del Pastoreo En Un Pastizal Semiárido de Argentina Según La Distancia a La Aguada. Archivos de Zootecnia 52(197):59-66.
- Oksanen, J., G. Simpson, F. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, et al. 2022. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.6-4. URL: [CRAN.R-project.org/package=vegan](https://CRAN.R-project.org/package=vegan).
- Olff, H., and M. E. Ritchie. 1998. Effects of Herbivores on Grassland Plant Diversity. Trends in Ecology and Evolution 13(7):261-65. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01364-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01364-0).
- Paruelo, J. M., M. Oesterheld, A. Altesor, G. Piñeiro, C. Rodríguez, et al. 2022. Grazers and fires: Their role in shaping the structure and functioning of the Río de la Plata Grasslands. Ecología Austral 32:784-805. <https://doi.org/10.25260/EA.22.32.2.1.1880>.
- Perkins, J. S., and D. S. G. Thomas. 1993. Spreading Deserts or Spatially Confined Environmental Impacts? Land

- Degradation and Cattle Ranching in the Kalahari Desert of Botswana. *Land Degradation and Development* 4(3): 179-94. <https://doi.org/10.1002/ldr.3400040307>.
- Pezzani, F., F. Lezama, F. Gallego, L. López-Mársico, E. Leoni, et al. 2017. El método de corte de biomasa genera mayores diferencias en la estimación de la productividad de pastizales que el tipo de pastizal. *Revista Argentina de Producción Animal* 37(1):21-32.
- Pinheiro, J., D. Bates, and R Core Team. 2022. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-160. URL: CRAN.R-project.org/package=nlme.
- Price, J. N., J. Sitters, T. Ohlert, P. M. Tognetti, C. S. Brown, et al. 2022. Evolutionary history of grazing and resources determine herbivore exclusion effects on plant diversity. *Nat Ecol Evol* 6:1290-1298. <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01809-9>.
- R Core Team. 2022. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: R-project.org.
- Ritchie, H., and M. Roser. 2013. Land Use. Our World in Data, November. URL: ourworldindata.org/land-use.
- Rodríguez, C., E. Leoni, F. Lezama, and A. Altesor. 2003. Temporal Trends in Species Composition and Plant Traits in Natural Grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science* 14(3):433-40. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02169.x>.
- Rueda, C. V., G. Baldi, S. R. Verón, and E. G. Jobbág. 2013. Apropiación Humana de La Producción Primaria En El Chaco Seco. *Ecología Austral* 23(1):44-54. <https://doi.org/10.25260/EA.13.23.1.0.1191>.
- Rusch, G. M., and M. Oesterheld. 1997. Relationship between Productivity, and Species and Functional Group Diversity in Grazed and Non-Grazed Pampas Grassland. *Oikos* 78(3):519. <https://doi.org/10.2307/3545613>.
- Sala, O. E., W. K. Lauenroth, S. J. McNaughton, G. Rusch, and Z. XinShi. 1996. Biodiversity and ecosystem functioning in grasslands. Pp. 129-149 en H. A. Mooney, J. H. Cushman, E. Medina, O. E. Sala and E. -D. Schulze. Functional roles of biodiversity: a global perspective.
- Sala, O. E., M. Oesterheld, R. J. C. León, and A. Soriano. 1986. Grazing Effects upon Plant Community Structure in Subhumid Grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67(1):27-32. <https://doi.org/10.1007/BF00040315>.
- Silva, D. M. D., F. Riet-Correa, R. M. T. Medeiros, and O. F. De Oliveira. 2006. Plantas tóxicas para ruminantes e eqüídeos no Seridó Ocidental e Oriental do Rio Grande do Norte. *Pesquisa Veterinária Brasileira* 26(4):223-36. <https://doi.org/10.1590/S0100-736X2006000400007>.
- Tálamo, A., J. Lopez de Casenave, and S. M. Caziani. 2012. Components of Woody Plant Diversity in Semi-Arid Chaco Forests with Heterogeneous Land Use and Disturbance Histories. *Journal of Arid Environments* 85(October):79-85. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.05.008>.
- Tálamo, A., C. E. Trucco, and S. M. Caziani. 2009. Vegetación Leñosa de Un Camino Abandonado Del Chaco Semiárido En Relación a La Matriz de Vegetación Circundante y El Pastoreo. *Ecología Austral* 19(2):157-65.
- Tiedemann, J. L. 2015. Fenología y Productividad Primaria Neta Aérea de Sistemas Pastoriles de *Panicum Maximum* En El Dpto. Moreno, Santiago Del Estero, Argentina, Derivada Del NDVI MODIS. *Ecología Aplicada* 14(1):27-39. <https://doi.org/10.21704/re.a.v14i1-2.79>.
- Todd, S. W. 2006. Gradients in vegetation cover, structure and species richness of Nama-Karoo shrublands in relation to distance from livestock watering points. *Journal of Applied Ecology* 43:293-304. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01154.x>.
- Trigo, C. B., A. Tálamo, M. M. Núñez-Regueiro, E. J. Derlindati, G. A. Marás, et al. 2017. A Woody Plant Community and Tree-Cacti Associations Change with Distance to a Water Source in a Dry Chaco Forest of Argentina. *The Rangeland Journal* 39(1):15. <https://doi.org/10.1071/RJ16014>.
- Trigo, C. B., P. E. Villagra, P. Cowper Coles, G. A. Marás, M. S. Andrade-Díaz, et al. 2020. Can Livestock Exclusion Affect Understory Plant Community Structure? An Experimental Study in the Dry Chaco Forest, Argentina. *Forest Ecology and Management* 463(May):118014. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118014>.
- Zanella, P. G., L. H. Paim, J. Della Giustina, C. E. Pinto, T. C. Baldissera, et al. 2021. Grazing Intensity Drives Plant Diversity but Does Not Affect Forage Production in a Natural Grassland Dominated by the Tussock-Forming Grass *Andropogon Lateralis* Nees. *Scientific Reports* 11(1):16744. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-96208-8>.
- Zerda, H. R., and J. L. Tiedemann. 2010. Dinámica temporal del NDVI del bosque y pastizal natural en el Chaco de la Provincia de Santiago del Estero, Argentina The temporal dynamic of NDVI, of forest and grassland in the Chaco Seco of Santiago del Estero province, Argentine. *AMBIÉNCIA* 6(1):13-24.
- Zhang, R., Z. Wang, G. Han, M. P. Schellenberg, Q. Wu, et al. 2018. Grazing Induced Changes in Plant Diversity Is a Critical Factor Controlling Grassland Productivity in the Desert Steppe, Northern China. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 265(October):73-83. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.05.014>.
- Zinn, Y. L., R. Lal, J. M. Bigham, and D. V. S. Resck. 2007. Edaphic Controls on Soil Organic Carbon Retention in the Brazilian Cerrado: Texture and Mineralogy. *Soil Science Society of America Journal* 71:1204-1214. <https://doi.org/10.2136/sssaj2006.0014>.

## MATERIAL SUPLEMENTARIO 1

**Tabla S1.** Lista de especies relevadas en el estudio. Se indica familia botánica, ciclo de vida (A: anual, P: perenne), calidad forrajera (A: alta, M: media, B: baja, NI: no ingerida o sin información, T: tóxica) y respectivos valores de cobertura de suelo en épocas húmeda y seca para los pastizales con baja presión de pastoreo (BPP) y alta presión de pastoreo (APP). Los valores de cobertura son valores medios ± desvío estándar cuando la especie se encontró en más de una campaña de cada estación.

**Table S1.** List of species surveyed in the study. Botanical family, life cycle (A: annual, P: perennial), forage quality (A: high, M: medium, B: low, NI: not ingested or no information, T: toxic) and respective cover values in wet and dry seasons for the pastures with low grazing pressure (BPP) and high grazing pressure (APP). Cover values are mean values + standard deviation when the species was found in more than one season in each season.

Especie	Familia	Ciclo de vida	Calidad forrajera		% cobertura en época Húmeda		% cobertura en época Seca	
					BPP	APP	BPP	APP
<i>Chloris virgata</i> Sw.	Poaceae	A	B		53			
<i>Setaria lachnea</i> (Nees) Kunth	Poaceae	P	M		2			
<i>Elionurus muticus</i> (Spreng.) Kuntze	Poaceae	P	B	60 ± 8	64 ± 3		54 ± 3	58 ± 7
<i>Schizachyrium microstachyum</i> (Desv. ex Ham.) Roseng., B.R. Arill. & Izag.	Poaceae	P	M	9 ± 4	4 ± 0.5		12 ± 4	3 ± 2
<i>Chloris castilloniana</i> Lillo & Parodi	Poaceae	P	M	2 ± 1			18	
<i>Pappophorum pappiferum</i> (Lam.) Kuntze	Poaceae	P	M	3	1			
<i>Paspalum pauciciliatum</i> (Parodi) Herter	Poaceae	P	A	4 ± 2	1			
<i>Digitaria insularis</i> (L.) Fedde	Poaceae	P	A	3				
<i>Cenchropsis myosuroides</i> (Kunth) Nash	Poaceae	P	M	14	12			
<i>Aristida circinalis</i> Lindm.	Poaceae	P	A		1			
<i>Bothriochloa laguroides</i> (DC.) Herter	Poaceae	P	A		2			
<i>Eragrostis lugens</i> Nees	Poaceae	P	A		1			
<i>Eustachys retusa</i> (Lag.) Kunth	Poaceae	P	A	7 ± 2	1			
<i>Juncus articulatus</i> L.	Juncaceae	P	NI				1	
<i>Cyperus sp.</i>	Cyperaceae	P	NI	1				
<i>Tephrosia cinerea</i> (L.) Pers.	Fabaceae	P	T		4			
<i>Rhynchosia senna</i> Gillies ex Hook.	Fabaceae	P	A	2	4 ± 2		1	
<i>Galactia latiloba</i> Desv.	Fabaceae	P	A	4	4 ± 2			2
<i>Zornia latifolia</i> Sm.	Fabaceae	P	A	3			1	
<i>Vachellia aroma</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Seigler & Ebinger	Fabaceae	P	B	3 ± 2	9 ± 7		3	9 ± 10
<i>Gamochaeta americana</i> (Mill.) Wedd.	Asteraceae	P	NI	2 ± 0,1	2		3 ± 2	3

<i>Campuloclinium purpurascens</i> (Sch. Bip. ex Baker) R.M. King & H. Rob.	Asteraceae	P	NI	2 ± 1	2 ± 1		3	3
<i>Pterocaulon virgatum</i> (L.) DC.	Asteraceae	P	NI	2 ± 1	2 ± 0.5		1	1
<i>Pterocaulon angustifolium</i> DC.	Asteraceae	P	NI	3				
<i>Tagetes minuta</i> L.	Asteraceae	A	NI	2	1			
<i>Chaptalia sp.</i>	Asteraceae	P	NI		3			
<i>Alternanthera pungens</i> Kunth	Amaranthacea e	P	B	8			2	9
<i>Gomphrena haenckeaana</i> Mart.	Amaranthacea e	A	NI	3	4 ± 1			
<i>Acalypha poiretii</i> Spreng.	Euphorbiaceae	A	NI	1				
<i>Melidiscus giganteus</i> (L.) Raf.	Cleomaceae	P	NI	2				11
<i>Salvia pallida</i> Benth.	Lamiaceae	P	NI	1 ± 0.5	4 ± 4			
<i>Mitracarpus villosus</i> (Sw.) DC.	Rubiaceae	A	NI	1 ± 0.1	2 ± 1			
<i>Borreria spinosa</i> Cham. & Schltdl. ex DC.	Rubiaceae	P	NI		1			
<i>Monnieria sp.</i>	Polygalaceae	A	NI					1
<i>Heimia salicifolia</i> (Kunth) Link	Lythraceae	P	NI	1	6 ± 3		6	
<i>Aristolochia triangularis</i> Cham.	Aristolochiacea e	P	NI		3			
<i>Aloysia gratissima</i> (Gillies & Hook. ex Hook.) Tronc.	Verbenaceae	P	B	8	3			
<i>Lippia alba</i> (Mill.) N.E. Br. ex Britton & P. Wilson	Verbenaceae	P	NI		6			
<i>Buddleja stachyoides</i> Cham. & Schltdl.	Scrophulariacea e	P	NI		1			
<i>Scoparia montevidensis</i> (Spreng.) R.E. Fr.	Plantaginacea e	A	NI	1				
<i>Rumex sp.</i>	Polygonaceae	P	NI/T	3	3			
<i>Clematis montevidensis</i> Spreng.	Ranunculacea e	P	NI	9 ± 7	6		3	
<i>Passiflora foetida</i> L.	Passifloraceae	P	NI	3				
<i>Sphaeralcea bonariensis</i> (Cav.) Griseb.	Malvaceae	P	NI	1	11 ± 12			
<i>Pseudabutilon sp.</i>	Malvaceae	P	NI	1				
<i>Ziziphus mistol</i>	<u>Rhamnaceae</u>	P	M	6	3			

<i>Schinopsis lorentzii</i>	<u>Anacardiaceae</u>	P	B	1			
Riqueza total de especies por época				34	34	13	10
Riqueza total de especies por pastizal (ambas épocas)				APP	39	37	BPP

**Tabla S2.** Resultados de análisis de suelo de los pastizales con alta y baja presión de pastoreo, en el que se aprecian la clase textural determinada y los valores de Carbono Orgánico del Suelo (COS), de la Materia Orgánica Particulada (MOP), Materia Orgánica asociada a los Minerales (MOAM) y Densidad Aparente (Den. Ap.). Gentileza del Instituto Agrotécnico "P. Fuentes Godo" – FCA - UNNE.

**Table S2.** Results of soil analysis of grasslands with high and low grazing pressure, showing the determined textural class and the values of Soil Organic Carbon (COS), Particulate Organic Matter (MOP), Organic Matter associated to the Mineral fraction (MOAM) and Bulk Density (Den. Ap.). Courtesy of the Instituto Agrotécnico "P. Fuentes Godo" – FCA – UNNE.

Muestra	Clase textural	COS (Mg/ha)	MOP (Mg/ha)	MOAM (Mg/ha)	Den. Ap. (g/cm <sup>3</sup> )
Alta Presión	Areno-franco	10.1	1.1	5.5	1.23
Baja Presión	Franco-arenoso	17.3	4.8	7.0	1.14

## MATERIAL SUPLEMENTARIO 2

**Figura S1.** Climograma de la localidad de Los Frentones (Chaco) en el que se aprecian los valores de precipitaciones medias históricas de 30 años (barras azules) y las precipitaciones registradas durante el período comprendido entre agosto 2014 y julio 2015 (barras verdes). Los valores de temperaturas medias históricas se representan con la línea roja. Confeccionado a partir de información de APA 2014 y APA 2015.

**Figure S1.** Climatogram of the locality of Los Frentones (Chaco) showing the 30-year historical mean precipitation values (blue bars) and the precipitation recorded during the period August 2014 and July 2015 (green bars). Historical mean temperature values are represented by the red line. Based on information from APA 2014 and APA 2015.

