



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**Efectos de las actividades ganaderas sobre
un ecosistema de humedal del
Delta del río Paraná**

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires
en el área de CIENCIAS BIOLÓGICAS

Lic. Andrea Laura Magnano

Director de tesis: Dr. Rubén Darío Quintana
Consejero de Estudios: Dr. Rubén Darío Quintana

Lugar de trabajo: Instituto de Investigación e Ingeniería Ambiental (3iA), Universidad Nacional de San Martín (UNSAM)

Fecha de defensa: 21 de Marzo de 2017

Efectos de las actividades ganaderas sobre un ecosistema de humedal del Delta del río Paraná

RESUMEN

Los humedales son ecosistemas de importancia crítica por los beneficios económicos, sociales y ambientales que proveen a la humanidad. Sin embargo, en la actualidad se encuentran entre los sistemas más amenazados por los cambios en el uso del suelo y el calentamiento global. Particularmente, actividades productivas como la ganadería, el cultivo de arroz y la forestación con especies comerciales han transformado o degradado extensas áreas de humedales en todo el mundo. En la Argentina, la significativa expansión de la frontera agrícola produjo un notable desplazamiento del ganado de la región pampeana hacia zonas marginales para la agricultura como los humedales del Delta del río Paraná, poniendo en riesgo los diversos bienes y servicios que éstos brindan a la sociedad. Si bien existe una gran cantidad de trabajos respecto del efecto de la ganadería sobre distintos tipos de ecosistemas, los antecedentes en humedales aún son escasos. El objetivo general de esta tesis fue evaluar los efectos de la ganadería sobre la estructura y funcionamiento de un ecosistema de humedal del Delta Medio del Río Paraná. Para ello, se compararon datos obtenidos en 16 campañas realizadas cada 30-45 días durante 20 meses en áreas excluidas al ganado (mediante clausuras) y sometidas a pastoreo. Las mismas fueron ubicadas a lo largo de un gradiente topográfico, planteando de esta manera un diseño de bloques al azar con medidas repetidas. Se analizaron los efectos de las actividades ganaderas sobre las comunidades vegetales y, en particular, sobre la población de carrizo (*Hymenachne pernambucense*), una especie de alto valor forrajero en la región. Los resultados mostraron que la diversidad de especies vegetales no presentó cambios significativos entre tratamientos, mientras que la riqueza disminuyó en los sitios excluidos debido al aumento de especies forrajeras nativas y de alto porte. Los valores de biomasa verde y seca, así como el contenido de broza resultaron significativamente mayores para los sitios excluidos, mientras que la biomasa reproductiva no mostró cambios durante el período de tiempo considerado. Asimismo, para el carrizo se observó un aumento en la biomasa, la supervivencia, la densidad y la vida media de tillers de la población excluida. Por otra parte, se estudiaron los efectos de la ganadería sobre los parámetros físicos y químicos del

suelo y sobre la biomasa radical. En este sentido, la exclusión ganadera produjo un mayor almacenamiento de carbono y materia orgánica en suelo, en particular de materia orgánica joven, una disminución de su compactación y un aumento significativo de la biomasa de raíces. Por último, según los resultados obtenidos las mayores reservas de carbono, y las más afectadas por la ganadería, se encontraron en el suelo. Sin embargo, la exclusión ganadera permitió en un corto plazo mejorar el stock de carbono en la vegetación y los suelos. Los resultados alcanzados en el presente estudio contribuyen con información inédita sobre la respuesta de un humedal fluvial del Delta del Paraná a la ganadería, la cual constituye un aporte importante para el planteo de estrategias de manejo pecuario en la región.

Palabras clave: *Delta del Paraná, humedales, exclusión ganadera, relación planta-herbívoro, ecología de comunidades, dinámica poblacional, calidad forrajera, biomasa, contenido de carbono.*

Effects of livestock grazing on a wetland ecosystem of the Paraná River Delta

ABSTRACT

Wetlands are critically important ecosystems because of the economic, social and environmental benefits they provide to humankind. However, they are among the most threatened ecosystems on earth due to changes in land use and global warming. Particularly, productive activities such as cattle raising, rice cultivation and forestry with commercial species have transformed or degraded large areas of wetlands around the world. In Argentina, as a result of the significant expansion of the agricultural frontier, cattle were displaced from the Pampa region to marginal lands for agriculture such as the wetlands of the Paraná River Delta. This process has affected the natural offer of goods and services they provide to society. Despite the high amount of information about the effects of livestock on different types of ecosystems, it is still scarce about wetlands. The aim of this study was to evaluate the effects of livestock on the structure and functioning of a wetland ecosystem in the Middle Paraná River Delta. In order to achieve this objective, data from 16 campaigns carried out every 30-45 days during 20 months were obtained. Data was collected in both excluding (through exclosures) and grazing areas. The sample areas were located along a topographic gradient, defining an experimental design of randomized blocks with repeated measures. The impact of cattle activities on plant communities were analyzed, and on population of carrizo (*Hymenachne perambucense*), a staple forage species in the region. The results showed no significant changes on plant diversity among treatments, while richness decreased on excluded sites due to the increase of native and high forage species. Both green and dry biomass, and litter content were significantly higher in ungrazed sites respect to grazing ones; in contrast, reproductive biomass did not change during the considered period. As for carrizo, the ungrazed population showed an increase on biomass, survival rate, density and half-life of tillers. In addition, livestock effects on physical and chemical parameters of soils and root biomass were analyzed. In this regard, livestock exclusion conducted to a greater carbon storage and organic matter levels. In addition, a decrease of compaction and a significant increase in root biomass were observed. Finally, in order to integrate the obtained results, a model to characterize carbon storage in the system was built. According of this model the largest carbon reserves, and the most affected by livestock, were on soil. However,

livestock exclusion improved carbon soils and vegetation stock. The achieved results contribute with new information for the design of management strategies for the livestock activity in fluvial wetlands such as the studied wetland in the Paraná Delta.

Keywords: *Paraná River Delta, wetlands, livestock exclusion, plant-herbivore relationship, community ecology, population dynamics, forage quality, biomass, carbon storage.*

Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer a mi director Rubén Quintana por haber confiado en mí y por estar presente desde mi época de estudiante de grado, por haberme contagiado el amor por los humedales y el Delta del Paraná y por haber compartido su experiencia. Gracias Rubén por todos estos años!

Un agradecimiento especial a Ricardo Vicari (FCEyN-UBA) por brindarme todo su conocimiento, por su disposición y por sobre todo su calidad humana.

Al grupo de estudiantes, becarios e investigadores del Laboratorio de Biodiversidad, Limnología y Biología de la Conservación del Instituto de Investigación e Ingeniería Ambiental perteneciente a la Universidad Nacional de San Martín. Gracias a mis compas: Ana, Pame, Facu, Diego, Vale, Lu, Dani, Gabita, Emi y Yani, quienes me ayudaron a transitar esta etapa con alegría y con apoyo incondicional. A Pame por su compañerismo y su invaluable ayuda con los análisis estadísticos, a Facu por bancarme y ayudarme con los mapas y la topografía y a Ana por todos estos años que compartimos juntas. A todos ellos les agradezco la paciencia y el aguante! A Azul Sosa, Emiliano Sánchez y a todos los que formaron partes de las innumerables campañas a Ramallo. Un agradecimiento especial a Vale Casa por ser mi mano derecha en esos años de campo, por la buena onda y por todas las anécdotas que surgieron de Ramallo.

A los colegas de otras instituciones, quienes colaboraron en algún aspecto de esta tesis. A Daro Ceballos (EEA-INTA Delta) por acompañarme al campo para tomar las muestras de suelos, por compartir su experiencia y por la ayuda con la interpretación de los análisis de laboratorio. A Pablo Picca (FCEyN-UBA) por la determinación de las especies vegetales. A Carlos Rossi (Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad

Nacional de Lomas de Zamora) por su predisposición y por los análisis de calidad forrajera, y a Daniel Blanco y la Fundación Humedales por el apoyo recibido.

Quiero agradecer especialmente a Juan Nazar por permitirme realizar esta tesis en su campo ganadero y facilitarme el trabajo a campo. A Tino Bello y los muchachos de la isla por su ayuda incondicional en la logística de cada campaña. Por los mates compartidos, las charlas y los hermosos momentos en el Delta.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica por apoyar este trabajo, con becas y subsidios, y por el apoyo a la investigación y a la ciencia en la Argentina.

Estoy profundamente agradecida a mi familia, por su amor incondicional y por estar presentes en todo momento, por ayudarme a ser quien soy. A mi vieja querida por el aguante en esos días interminables de separación de biomasa, en cuya compañía resultaron muchos más amenos. Gracias ma!

A mis amigos de la vida, con quien comparto mis alegrías y tristezas, por ser únicos e irremplazables.

Finalmente le agradezco a Nacho, mi compañero en la vida, quien va seguir acompañándome en este largo camino y en la nueva aventura que nos propusimos!

Es a mi familia y a Nacho a quienes les dedico esta tesis!



“Me cegó el paisaje con su esplendor,
me besó la brisa suave al pasar.
El azahar, el verdor envolvió mi soñar,
comprendí que la magia se da
frente al viejo río Paraná”

Fragmento “Al viejo Río Paraná”

Eladia Blázquez



ÍNDICE GENERAL

Resumen	II
Abstract	IV
Agradecimientos	VI
Índice General	IX
Índice de Figuras	XII
Índice de Tablas	XVII
Índice Fotográfico	XIX
1. Capítulo 1	1
1.1 Marco conceptual general	1
1.2 Objetivos, hipótesis generales y estructura de la tesis	5
1.2.1 Objetivo general	5
1.2.2 Objetivos específicos	5
1.2.3 Hipótesis generales	6
1.2.4 Estructura de la tesis	7
2. Capítulo 2	9
2.1 El Delta del Paraná: Macromosaico de humedales	9
2.2 Características del área de estudio	11
2.2.1 Ubicación del área de estudio	11
2.2.2 Clima	13
2.2.3 Suelos	15
2.2.4 Régimen hidrológico	16
2.2.5 Principales actividades productivas	18
2.3 Diseño Experimental	20
3. Capítulo 3	27
3.1 Introducción	27
3.1.1 Ecología de la relación planta-herbívoro	27
3.1.2 Efectos de la ganadería sobre las comunidades vegetales	29
3.1.3 Efectos de la ganadería sobre las poblaciones vegetales	31
3.2 Objetivos	33
3.2.1 Objetivo general	33

3.2.2	Objetivos específicos	33
3.3	Hipótesis y predicciones	34
3.4	Materiales y métodos	35
3.4.1	Censos de vegetación	35
3.4.1.1	Censos de vegetación	35
3.4.1.2	Cosechas de biomasa aérea	36
3.4.1.3	Relevamientos poblacionales de <i>Hymenachne pernambucense</i>	36
3.4.2	Análisis de los datos	39
3.4.2.1	Cambios en la estructura de la vegetación	39
3.4.2.2	Cambios funcionales de la vegetación	41
3.4.2.3	Cambios demográficos y funcionales de <i>H. pernambucense</i>	43
3.5	Resultados	45
3.5.1	Cambios en la estructura de la vegetación	45
3.5.2	Cambios funcionales de la vegetación	58
3.5.3	Cambios demográficos y funcionales de <i>Hymenachne pernambucense</i>	67
3.6	Discusión	74
3.6.1	Efectos de la exclusión ganadera sobre la estructura de la vegetación	74
3.6.2	Efectos de la exclusión ganadera sobre los parámetros funcionales de la vegetación	79
3.6.3	Efectos de la exclusión ganadera sobre la población de <i>Hymenachne pernambucense</i>	81
4.	Capítulo 4	85
4.1	Introducción	85
4.2	Objetivos	88
4.2.1	Objetivo general	88
4.2.2	Objetivos específicos	88
4.3	Hipótesis y predicciones	88
4.4	Materiales y métodos	89
4.4.1	Muestreo de suelos y análisis químicos y físicos	89
4.4.2	Muestreo de raíces	91
4.4.3	Análisis de los datos	93
4.5	Resultados	94
4.6	Discusión	104

5. Capítulo 5	109
5.1 Introducción	109
5.2 Objetivos	113
5.2.1 Objetivo general	113
5.2.2 Objetivos específicos	113
5.3 Hipótesis y predicciones	113
5.4 Materiales y métodos	114
5.5 Resultados	115
5.6 Discusión	118
6. Consideraciones finales	123
6.1 Conclusiones generales	123
6.2 Recomendaciones para futuras investigaciones	127
7. ANEXO A	129
A.1 Calidad Forrajera	129
A.1.1 Criterios utilizados para considerar la calidad forrajera	129
A.1.2 Cálculo de la digestibilidad de la materia seca	131
A.2 Riqueza y diversidad	131
A.2.1 Jacknife de primer orden	131
A.2.2 Índice de Shannon-Wiener	132
A.3 Suelos	133
A.3.1 Densidad Aparente	133
A.3.2 Humedad gravimétrica	133
A.3.3 Masa mineral del suelo	133
8. ANEXO B	135
9. Referencias bibliográficas	139

Índice de Figuras

- Figura 1.1:** Factores que contribuyen al cambio global. _____ 1
- Figura 2.1:** Ubicación geográfica del área de estudio. **(a)** Ubicación de la región Delta del Paraná en la cuenca del Plata. **(b)** Mapa de ubicación general de las unidades de paisaje en la región del Delta del Paraná propuestas por Malvárez (1997) y modificadas por Kandus (1997). **(c)** Detalle de la unidad E “Bosques y praderas de islas de cauce y fajas de meandro del Paraná”, donde se llevó a cabo el trabajo, y las Islas Lechiguanas. En la figura se muestran los principales ríos y localidades que incluye. _____ 10
- Figura 2.2:** Esquema de una transecta tipo disectando el patrón de paisaje típico de la unidad “Bosques y praderas de las islas de cauce y fajas de meandros del río Paraná” y su perfil asociado (Fuente: Malvárez 1997). Elementos de paisaje: 1. Cuerpos de agua libre (lagunas); 2. Bajos con inundación semipermanente a permanente; 3. Medias lomas con inundación temporaria (medias lomas altas) a semipermanente (medias lomas bajas); 4. Albardones con inundación temporaria. Formas de crecimiento: a. Árbol. b. Herbáceas graminiformes. c. Herbáceas latifoliadas. d. Herbáceas acuáticas. _____ 13
- Figura 2.3:** Climatograma obtenido mediante los datos de la estación meteorológica de la EEA INTA San Pedro para el período 2004-2014. Las barras corresponden a la precipitación media mensual y la línea a la temperatura media mensual. _____ 14
- Figura 2.4:** Altura media mensual (m) del nivel del río Paraná en la estación hidrométrica de Ramallo registrada por el Instituto Nacional del Agua, para el período de muestreo (Junio 2012 - Julio 2014). Los cuadrados rojos indican el valor medio mensual y las barras los valores máximos y mínimos alcanzados durante el mes. Las líneas horizontales indican el valor a partir del cual comienza a inundarse la planicie, el nivel de alerta y al nivel de evacuación. _____ 17
- Figura 2.5:** Perfil topográfico del área de estudio. **(a)** Transectas establecidas para la realización de los perfiles topográficos en un campo ganadero ubicado en las islas Lechiguanas del Delta Medio del río Paraná. En la imagen (cortesía de DigitalGlobe Foundation) se muestran las clausuras para las 4 posiciones relativas identificadas. **(b)** Alturas relativas (cm) respecto al punto topográfico más alto medidas a lo largo de las 4 transectas; se indica a que parte del perfil topográfico pertenece cada una de ellas. _____ 23
- Figura 3.1:** Curvas de acumulación de especies vegetales \pm IC (95%) obtenidas a partir de la metodología de Braun-Blanquet modificada (Westhoff y Van der Maarel 1978) para los dos años de muestreo a lo largo de todo el gradiente topográfico. La línea punteada indica la riqueza calculada a partir de los muestreos realizados. **(a)** Alto. **(b)** Media Loma Alta. **(c)** Media Loma Baja. **(d)** Bajo. _____ 46
- Figura 3.2:** Curvas de rango-abundancia (utilizando la escala \log_{10}) para los sitios excluido y pastoreado correspondientes a la posición alta del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. Para cada sitio se obtuvieron dos gráficos correspondientes al primer **(a)** y segundo **(b)** año de muestreo. La curva roja indica el

ajuste al modelo de serie geométrica (Prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrado; para todos los casos $p > 0,05$). Los acrónimos correspondientes a las especies se detallan en el Anexo B. _____ 47

Figura 3.3: Curvas de rango-abundancia (utilizando la escala \log_{10}) para los sitios excluido y pastoreado correspondientes a la posición media loma alta del gradiente topográfico del Delta Medio del Río Paraná. Para cada sitio se obtuvieron dos gráficos correspondientes al primer **(a)** y segundo **(b)** año de muestreo. La curva roja indica el ajuste al modelo de serie geométrica (Prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrado; para todos los casos $p > 0,05$). Los acrónimos correspondientes a las especies se detallan en el Anexo B. _____ 48

Figura 3.4: Curvas de rango-abundancia (utilizando la escala \log_{10}) para los sitios excluido y pastoreado correspondientes a la posición media loma baja del gradiente topográfico del Delta Medio del Río Paraná. Para cada sitio se obtuvieron dos gráficos correspondientes al primer **(a)** y segundo **(b)** año de muestreo. En todos los casos no hubo un buen ajuste a ninguno de los modelos presentados (Prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrado; $p < 0,05$). Línea roja: serie geométrica, línea gris: serie logarítmica, línea azul: vara partida. Los acrónimos correspondientes a las especies se detallan en el Anexo B. _____ 49

Figura 3.5: Curvas de rango-abundancia (utilizando la escala \log_{10}) para los sitios excluido y pastoreado correspondientes a la posición bajo del gradiente topográfico del Delta Medio del Río Paraná. Para cada sitio se obtuvieron dos gráficos correspondientes al primer **(a)** y segundo **(b)** años de muestreo. La línea roja indica el ajuste al modelo de serie geométrica (Prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrado; para todos los casos $p > 0,05$) y la línea azul al modelo de vara partida (Prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrado; $p < 0,05$). Los acrónimos correspondientes a las especies se detallan en el Anexo B. _____ 49

Figura 3.6: Riqueza de especies vegetales obtenida para los sitios excluidos (barras grises) y pastoreados (barras blancas) correspondientes a los sitios altos del gradiente topográfico del Delta Medio del Río Paraná. Las comparaciones múltiples de DGC indican, con letras distintas, medias significativamente diferentes ($p < 0,05$) entre tratamientos correspondientes a una misma fecha. _____ 51

Figura 3.7: Diversidad de especies vegetales obtenida para los sitios excluidos y pastoreados **(a)** y para las distintas fechas de muestreo **(b)**, correspondientes a los sitios altos del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. Las comparaciones múltiples de DGC indican, con letras distintas, medias significativamente diferentes ($p < 0,05$). _____ 51

Figura 3.8: Riqueza de especies vegetales obtenida para los sitios excluidos (barras grises) y pastoreados (barras blancas) correspondientes al sitio bajo del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. Las comparaciones múltiples de DGC indican, con letras distintas, diferencias significativas ($p < 0,05$) entre tratamientos correspondientes a una misma fecha. _____ 52

Figura 3.9: Diversidad de especies vegetales obtenida para los sitios excluidos (barras grises) y pastoreados (barras blancas) correspondientes al gradiente topográfico bajo en el Delta Medio del Río Paraná. Las comparaciones múltiples de DGC indican, con

letras distintas, medias significativamente diferentes ($p < 0,05$) entre tratamientos correspondientes a una misma fecha. _____ 53

Figura 3.10: Análisis de Componentes Principales de las parcelas agrupadas por centroides **(a)** en función de la abundancia de las especies vegetales **(b)** correspondientes a la posición alta del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. Las flechas muestran la evolución temporal desde julio 2012 hasta abril 2014. En verde se indica la tendencia de las parcelas con exclusión y en amarillo las sometidas a pastoreo. Los acrónimos correspondientes a las especies se detallan en el Anexo B. _____ 54

Figura 3.11: Análisis de Componentes Principales de las parcelas agrupadas por centroides **(a)** en función de la abundancia de las especies vegetales **(b)**, correspondientes a la posición de media loma alta del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. Las flechas muestran la evolución temporal desde julio 2012 hasta abril 2014. En verde se indica la tendencia de las parcelas con exclusión y en amarillo las sometidas a pastoreo. Los acrónimos correspondientes a las especies se detallan en el Anexo B. _____ 55

Figura 3.12: Análisis de Componentes Principales de las parcelas agrupadas por centroides **(a)** en función de la abundancia de las especies vegetales **(b)**, correspondientes a la posición de la media loma baja del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. Las flechas muestran la evolución temporal desde julio 2012 hasta abril 2014. En verde se indica la tendencia de las parcelas con exclusión y en amarillo las sometidas a pastoreo. Los acrónimos correspondientes a las especies se detallan en el Anexo B. _____ 56

Figura 3.13: Análisis de Componentes Principales de las parcelas agrupadas por centroides **(a)** en función de la abundancia de las especies vegetales **(b)**, correspondientes a la posición baja del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. Las flechas muestran la evolución temporal desde febrero 2013 hasta junio 2014. En verde se indica la tendencia de las parcelas con exclusión y en amarillo las sometidas a pastoreo. Los acrónimos correspondientes a las especies se detallan en el Anexo B. _____ 57

Figura 3.14: Porcentaje de cobertura del suelo desnudo y agua libre para las distintas posiciones del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná para todas las fechas de muestreo. Suelo desnudo: **(a)** Alto, **(b)** media loma alta y **(c)** media loma baja; agua libre: **(d)** bajo. Sitios pastoreados: cajas amarillas; Sitios excluidos al ganado: cajas verdes. _____ 58

Figura 3.15: Biomasa aérea verde, seca y reproductiva y contenido de broza (expresada en g.m^{-2}) para los sitios pastoreados (P) y excluidos a la ganadería (E) resultantes de los modelos que consideraron las tres posiciones más altas del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. Se muestran los resultados obtenidos para las cuatro estaciones del año de los dos años de muestreo. _____ 59

Figura 3.16: Biomasa aérea total (g.m^{-2}) para el sitio pastoreado (P) y excluido a la ganadería (E), correspondiente a la posición baja del gradiente topográfico el Delta Medio del Río Paraná. Ambos tratamientos mostraron diferencias significativas ($p < 0,05$). _____ 60

- Figura 3.17:** Biomasa aérea verde **(a)**, seca **(b)** y reproductiva **(c)** correspondiente a las especies forrajeras principales de mayor representatividad en los sitios pastoreado (líneas punteadas) y excluido al ganado (líneas continuas) de la posición alta del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. _____ 61
- Figura 3.18:** Biomasa aérea verde **(a)**, seca **(b)** y reproductiva **(c)** correspondiente a las especies forrajeras secundarias de mayor representatividad en los sitios pastoreado (líneas punteadas) y excluido al ganado (líneas continuas) de la posición alta del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. _____ 62
- Figura 3.19:** Biomasa aérea verde **(a)**, seca **(b)** y reproductiva **(c)** correspondiente a las especies forrajeras principales de mayor representatividad en los sitios pastoreado (líneas punteadas) y excluido al ganado (líneas continuas) de la posición media loma alta del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. _____ 63
- Figura 3.20:** Biomasa aérea verde **(a)**, seca **(b)** y reproductiva **(c)** correspondiente a las especies forrajeras secundarias de mayor representatividad en los sitios pastoreado (líneas punteadas) y excluido al ganado (líneas continuas) de la posición de media loma alta del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. ____ 64
- Figura 3.21:** Biomasa aérea verde **(a)**, seca **(b)** y reproductiva **(c)** correspondiente a las especies forrajeras principales de mayor representatividad en los sitios pastoreado (líneas punteadas) y excluido al ganado (líneas continuas) de la posición de media loma baja del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. _____ 65
- Figura 3.22:** Biomasa aérea verde **(a)**, seca **(b)** y reproductiva **(c)** correspondiente a las especies forrajeras secundarias de mayor representatividad en los sitios pastoreado (líneas punteadas) y excluido al ganado (líneas continuas) de la posición de media loma baja del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. __ 66
- Figura 3.23:** Densidad de tillers para las poblaciones pastoreada (barras blancas) y excluida (barras grises) de *Hymenachne pernambucense* en el Delta Medio del Río Paraná. Las barras de error muestran el desvío estándar correspondiente. _____ 67
- Figura 3.24:** Vida media **(a)**, curvas de depleción **(b)** y curvas de supervivencia **(c-e)** de tillers de *Hymenachne pernambucense* de las cohortes de invierno **(c)**, de primavera **(d)** y de verano **(e)** para ambos tratamientos (bajo pastoreo y excluido al mismo) en el Delta Medio del Río Paraná. La línea continua corresponde a la población excluida mientras que la punteada a la pastoreada. _____ 68
- Figura 3.25:** Contribución de las cohortes (%) a la densidad de tillers de una población excluida **(a)** y una población pastoreada **(b)** de *Hymenachne pernambucense* en el Delta Medio del Río Paraná. _____ 70
- Figura 3.26:** Cantidad de biomasa aérea total **(a)** y verde **(b)** de *Hymenachne pernambucense*, correspondiente a la población pastoreada (línea punteada) y a la población excluida a la actividad ganadera (línea continua) en el Delta Medio del Río Paraná. El detalle dentro del gráfico representa una ampliación de la curva de biomasa obtenida para julio-diciembre en la población excluida. Las barras de error representan el desvío estándar correspondiente. _____ 72
- Figura 3.27:** Relación entre la biomasa verde y la densidad de tillers de *Hymenachne pernambucense* para la población excluida a la actividad ganadera **(a)** y pastoreada **(b)** en el Delta Medio del Río Paraná. _____ 73

Figura 4.1: Densidad aparente ($Dap, g.cm^{-3}$) estimada para el alto **(a)**, la media loma alta **(b)** y la media loma baja **(c)** del gradiente topográfico local. Las líneas continuas corresponden a las áreas excluidas al ganado y las punteadas a las pastoreadas. _ 97

Figura 4.2: Ordenamiento producto del análisis de componentes principales de los suelos excluidos (\square) al ganado y pastoreados (O) en el Delta Medio del Río Paraná en relación a las variables edáficas consideradas (flechas). Los resultados corresponden a la primera capa de suelo de las posiciones topográficas alto (Azul), media loma alta (Verde) y media loma baja (Rojo). HUM: humedad; MO: Materia orgánica; C: carbono; N: nitrógeno; Pe y Pt: fósforo extractable y total; MOJ: materia orgánica joven; CE: conductividad eléctrica. _ 98

Figura 4.3: Distribución de los valores de los componentes principales (CP1 y CP2) en las posiciones topográficas (A: alto, MLA: Media loma alta, MLB: media loma baja) y en los tratamientos (E: Excluido al ganado y P: Pastoreado), correspondientes a la primera capa de suelo en el Delta Medio del Río Paraná. Las comparaciones múltiples de DGC indican, con letras distintas, medias significativamente diferentes ($p < 0,05$). 100

Figura 4.4: Ordenamiento producto del análisis de componentes principales de los suelos excluidos (\square) al ganado y pastoreados (O) en el Delta Medio del Río Paraná en relación a las variables edáficas consideradas (flechas). Los resultados corresponden a la segunda capa de suelo de las posiciones topográficas de media loma alta (Verde) y media loma baja (Rojo). HUM: humedad; MO: Materia orgánica; C: carbono; N: nitrógeno; Pe y Pt: fósforo extractable y total; MOJ: materia orgánica joven; CE: conductividad eléctrica. 101

Figura 4.5: Distribución de los valores de los componentes principales (CP1 y CP2) en las posiciones topográficas (MLA: Media loma alta, MLB: media loma baja) y en los tratamientos (E: Excluido al ganado y P: Pastoreado), correspondientes a la segunda capa de suelo en el Delta Medio del Río Paraná. Las comparaciones múltiples de DGC indican, con letras distintas, medias significativamente diferentes ($p < 0,05$). 102

Figura 4.6: Biomasa de raíces ($g.m^{-2}$) \pm EE para los sitios excluidos (barras grises) al ganado y pastoreados (barras blancas) en el Delta Medio del Río Paraná, correspondientes a tres tiempos de exclusión diferentes: 6 meses (verano 2013), 12 meses (invierno 2013) y 18 meses (verano 2014). Letras distintas indican medias significativamente diferentes ($p < 0,05$). 103

Figura 5.1: Esquema conceptual del balance de carbono en un ecosistema. 110

Figura 5.2: Pérdidas debidas a ganadería en los contenidos de C ($kg C.Ha^{-1}$) correspondientes a los distintos compartimientos estudiados en el Delta Medio del Río Paraná. Para la vegetación se presentan las pérdidas de C a diferentes tiempos de exclusión: seis meses (valores en rojo), 12 meses (valores en verde) y 18 meses (valores en azul). Para los suelos se indican las pérdidas de C correspondientes a los primeros 50 cm del suelo. 117

Índice de Tablas

Tabla 2.1: Fechas de los relevamientos realizados en las cuatro posiciones del gradiente topográfico del campo ganadero estudiado, ubicado en las islas Lechiguanas del Delta Medio del río Paraná. A: Alto; MLA: Media Loma Alta; MLB: Media Loma Baja; B: Bajo. _____ 26

Tabla 2.2: Cargas ganaderas registradas durante el período de muestreo para las cuatro posiciones del gradiente topográfico del campo ganadero estudiado, ubicado en las islas Lechiguanas del Delta Medio del río Paraná. Durante agosto 2012 y julio 2014 el ganado fue retirado debida a la crecida del río Paraná. A: Alto; MLA: Media Loma Alta; MLB: Media Loma Baja; B: Bajo. _____ 26

Tabla 3.1: Ecuaciones alométricas estacionales para la biomasa verde y total de tillers de *Hymenachne pernambucense* en el Delta Medio del Río Paraná. Se muestra el número de tillers considerados para cada ecuación alométrica (n), el coeficiente de correlación de Pearson (R^2) y el valor de chi cuadrado obtenido para la validación del modelo (χ^2). PS = peso seco (g) y A = altura (cm). *** $p < 0,001$. _____ 71

Tabla 4.1: Densidad de raíces estimada para los sitios excluidos y pastoreados en el Delta Medio del Río Paraná. Se presentan las proporciones obtenidas para las tres profundidades estudiadas para el verano e invierno de 2013 y el verano de 2014. _ 92

Tabla 4.2: % de arena, limo y arcilla de los suelos excluidos a la ganadería (E) y pastoreados (P) correspondientes a las posiciones topográficas del alto, media loma alta (MLA) y media loma baja (MLB) en el Delta Medio del Río Paraná. Se indica la clase textural según los resultados obtenidos para las capas 1 y 2. _____ 94

Tabla 4.3: Valores promedio \pm EE de las variables edáficas analizadas en suelos del Delta Medio del Río Paraná: humedad (HUM), materia orgánica (MO), carbono (C), nitrógeno (N), Fósforo extractable y total (Pe y Pt), materia orgánica joven (MOJ), pH y conductividad eléctrica (CE). Los mismos corresponden los suelos excluidos al ganado (E) y pastoreados (P) de las posición topográfica alta, media loma alta (MLA) y media loma baja (MLB). Para las medias lomas se muestran los valores obtenidos para las capas 1 y 2. _____ 96

Tabla 4.4: Correlación entre las variables edáficas y los dos primeros componentes (CP1 Y CP2) del análisis de componentes principales para las dos capas de suelos muestreadas en el Delta Medio del Río Paraná. Se evaluó la significancia mediante correlaciones de Pearson. * $p < 0,01$; ** $p < 0,001$; *** $p < 0,0001$. HUM: humedad; MO: Materia orgánica; C: carbono; N: nitrógeno; Pe y Pt: fósforo extractable y total; MOJ: materia orgánica joven; CE: conductividad eléctrica. _____ 99

Tabla 5.1: Contenidos de C promedio, expresados en Kg C.Ha^{-1} , para los compartimientos vegetales correspondientes a los tres sitios excluidos al ganado y sometidos a la actividad del mismo en el Delta Medio del Río Paraná. Se muestran los resultados obtenidos en diferentes tiempos de exclusión: 6 meses (Enero 2013), 12 meses (Julio 2013) y 18 meses (Enero 2014). _____ 115

Tabla 5.2: Contenidos de C edáfico promedio, expresados en Kg C.Ha⁻¹, correspondientes a dos profundidades (0-10 cm y 10-50 cm) para los tres sitios del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná y en condiciones de exclusión al ganado y sometidos a la actividad del mismo. _____ 116

Tabla A.1: Valores obtenidos (%) de fibra detergente ácido (FDA), fibra detergente neutro (FDN), digestibilidad de la materia seca (DMS) y proteína bruta (PB) para *Hymenachne perambucense* en el Delta medio del Río Paraná. _____ 130

Tabla B.1: Listado de especies vegetales encontradas en los sitios pastoreados (P) y excluidos al mismo (E), a lo largo del gradiente topográfico (A: Alto, MLA: Media loma alta, MLB: Media loma baja, B: Bajo) en el Delta Medio del Río Paraná. Se indican las familias y para cada especie, el acrónimo, el nombre común, el origen (N = Nativa, E = Exótica; Zuloaga *et al.* 2009), la calidad forrajera (CF) (FP: Forrajera principal, FS: Forrajera secundaria, PT: Potencialmente tóxica, MI: Maleza e invasora, SD: Sin dato; Rossi *et al.* 2014) y el ciclo de vida (P = Perenne, A = Anual; Zuloaga *et al.* 2009)). 135

Índice Fotográfico

Foto 2.1: Vista aérea de islas pertenecientes a la unidad de paisaje E “Bosques y praderas de las islas de cauce y fajas de meandros del río Paraná” (<i>sensu</i> Malvárez 1997).	12
Foto 2.2: Vista aérea del campo ganadero en las islas Lechiguanas del Delta Medio del Río Paraná.	21
Foto 2.3: Sitios excluidos y pastoreados del gradiente topográfico estudiado del Delta Medio del Río Paraná. (a) Alto. (b) Media loma alta. (c) Media loma baja. (d) Bajo. Las imágenes corresponden a la campaña de noviembre de 2013.	21
Foto 2.4: Muestreo de topografía, utilizando un teodolito láser, en el campo estudiado del Delta Medio del Río Paraná.	22
Foto 2.5: Sitio excluido y pastoreado correspondiente a la posición alta del gradiente topográfico del Delta Medio del Río Paraná, luego de la sudestada ocurrida en abril de 2104 y previo a la inundación prolongada.	24
Foto 2.6: Imágenes correspondientes al campo ganadero estudiado en las islas Lechiguanas del Delta Medio del Río Paraná.	26
Foto 3.1: Imagen de <i>Hymenachne pernambucense</i> dentro del sitio excluido (enero 2013) correspondiente a la posición de la media loma alta del Delta Medio del Río Paraná.	37
Foto 3.2: Etiquetado de <i>tillers</i> de <i>Hymenachne pernambucense</i> en el sitio pastoreado (septiembre 2013) correspondiente a la posición de la media loma alta del Delta Medio del Río Paraná.	39
Foto 4.1: Muestreo de densidad aparente en el gradiente topográfico estudiado del Delta Medio del Río Paraná.	91
Foto 4.2: Estimación de la densidad de raíces durante el muestreo de julio de 2013 en el gradiente topográfico estudiado del Delta Medio del Río Paraná.	91

CAPÍTULO 1. MARCO CONCEPTUAL

1.1 MARCO CONCEPTUAL GENERAL

Los cambios en el uso del suelo y su consecuente alteración de la cobertura vegetal constituyen, a nivel mundial, uno de los principales componentes del fenómeno conocido como Cambio Global (Fig. 1.1), tanto por la extensión de este fenómeno como por la alta tasa de conversión, particularmente en las últimas décadas. Junto con las alteraciones climáticas y las modificaciones en la composición atmosférica, el cambio en el uso del suelo tiene consecuencias ambientales que exceden el ámbito local o regional y se manifiestan a escala global. Las actividades productivas como la ganadería y la agricultura tienen consecuencias sobre el clima, el balance de carbono y nitrógeno, las emisiones de gases traza con efecto invernadero, la biodiversidad y el balance hídrico (Houghton 2001, Paruelo 2006).



Figura 1.1: Factores que contribuyen al cambio global (Fuente: www.ccpy.gob.mx/cambio-global).

Los humedales son ecosistemas de importancia crítica por los beneficios económicos, sociales y ambientales que proveen. Desempeñan un importante papel funcional en numerosos fenómenos y procesos naturales, entre los que se destacan la regulación de las inundaciones, la recarga y descarga de acuíferos, la retención de sedimentos, nutrientes y tóxicos y la acumulación de carbono, entre otros (Brinson y Malvárez 2002, Kandus *et al.* 2011). Sin embargo, en la actualidad se encuentran entre los sistemas más amenazados por los cambios en el uso del suelo (Mitsch y Gosselink 2000) y entre los más vulnerables frente al cambio climático (IPCC 2007) debido a su estrecha dependencia de los regímenes térmico e hídrico (Bó y Quintana 2010). La sustracción de agua, los cambios en el uso del suelo y las incorrectas decisiones de manejo sobre estos ambientes han llevado a la pérdida de hábitat para muchas especies, uno de los factores más importantes de la disminución en la biodiversidad a escala global (Sala *et al.* 2000, Musters *et al.* 2000, Mateucci 2004). El Millenium Ecosystem Assessment (2005) plantea que la degradación y pérdida de humedales y de las especies que los habitan tiene lugar de manera más rápida que la de los ecosistemas terrestres ya que no se suelen usar esquemas de producción sustentable que estén adecuados a los mismos. En consecuencia, en el marco actual de los cambios en los usos del suelo se espera una reducción de los servicios de estos ecosistemas debido a pérdida de resiliencia impuesta por esquemas de manejo no sustentables. Según el último informe del Grupo de Examen Científico y Técnico de la Convención Internacional sobre los humedales (Ramsar, Irán, 1971), en el siglo XX, la extensión mundial de los humedales disminuyó entre un 64 y un 71% y ese proceso de pérdida y degradación aún continúan (Gardner *et al.* 2015).

Sudamérica se caracteriza por poseer una gran superficie ocupada por humedales, con más de 1.000.000 km²; muchos de ellos conforman *macrosistemas* de expresión subregional o transregional asociados a las planicies de inundación de los grandes ríos como el Orinoco, el Amazonas y el Paraná (Neiff 1996). En la Argentina, cerca del 23%

del territorio corresponde a humedales o al menos incluye ecosistemas de este tipo (Kandus *et al.* 2008), los cuales abarcan una amplia variedad (Canevari *et al.* 1999, Malvárez 1999, Neiff y Malvárez 2004, Benzaquén *et al.* 2013). Dentro de éstos se destacan por su magnitud, importancia socioeconómica y biodiversidad, los humedales fluviales asociados a la cuenca del Paraná-Paraguay, entre los que se encuentra la región del Delta del Paraná (Malvárez y Bó 2004, Bó 2005, Baigún y Oldani 2005, Quintana y Bó 2011).

Actualmente, estos grandes ecosistemas de humedal están siendo escenarios de importantes cambios debido a actividades humanas como la ganadería, el cultivo de arroz y la forestación con especies comerciales, que implican la modificación de su régimen hidrológico (Quintana *et al.* 2005, Quintana y Kalesnik 2008). En este sentido, los altos rendimientos alcanzados en la producción de granos en la región pampeana llevaron a una expansión significativa de la frontera agrícola argentina (Paruelo 2005) y un reemplazo de pasturas por cultivos. En consecuencia se produjo el desplazamiento de una importante fracción de la actividad ganadera hacia sitios considerados marginales para la producción de granos, entre los que se encuentran los humedales como el Delta del Paraná (Quintana *et al.* 2014a), afectando de esta manera los bienes y servicios que estos ecosistemas brindan al hombre (Kandus *et al.* 2006).

Con respecto al efecto de los herbívoros tanto silvestres como domésticos en distintos tipos de ecosistemas, a nivel mundial existe una gran cantidad de antecedentes (e.g., McNaughton 1985, Sala *et al.* 1986, Milchunas y Lauenroth 1993, Altesor *et al.* 2005, Cingolani *et al.* 2005, Ryan *et al.* 2009, Schönbach *et al.* 2011, Hempson *et al.* 2015). Dichos antecedentes muestran que los herbívoros pueden influir profundamente sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas a través de una serie de impactos tanto sobre el ambiente físico como sobre las comunidades vegetales y animales. En el caso del ganado doméstico, estos impactos pueden redundar en una disminución de la calidad

del ambiente y, por ende, del potencial productivo para dicha actividad. Entre los efectos sobre el ambiente físico se encuentran el incremento de la luz que alcanza la superficie del suelo, con el consecuente incremento de la temperatura del mismo (Crawley 1983), el incremento de la tasa de descomposición (Collins 1961), el aumento de la evaporación y la salinidad (Bertness *et al.* 1992) y la alteración de su estructura (Fleischner 1994, Arias *et al.* 2005). El efecto sobre las comunidades vegetales se expresa a través de la alteración de la biomasa en pie y, en consecuencia, de la productividad primaria neta (McNaughton 1984, Beschta 2003), de cambios en la diversidad de especies (Hickman *et al.* 2004), en la alteración de la arquitectura de las plantas y de la altura de la canopia (Veblen *et al.* 1989), en las reducciones tanto del crecimiento radicular como de la tasa de respiración de las raíces (Beaulieu *et al.* 1996, Biondini *et al.* 1998) y de la incorporación de nutrientes, en la producción de hojarasca (Naeth *et al.* 1991) y en la generación de condiciones apropiadas para el establecimiento y dispersión de especies exóticas invasoras (Mack 1989, Villalobos *et al.* 2011). Todos los efectos mencionados anteriormente producen una importante alteración en el almacenaje de carbono, tanto en la biomasa aérea y subterránea como en la materia orgánica del suelo, que pueden alterar el balance del carbono en el ecosistema y, por lo tanto, en su productividad (Levy *et al.* 2004, Inoue *et al.* 2005).

Existen pocos antecedentes sobre el efecto de la ganadería sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas de humedal (Reeves y Champion 2004). En general, las consecuencias del pastoreo y pisoteo del ganado sobre la vegetación y el suelo son similares a las descritas para otros tipos de ecosistemas y su resultado neto dependerá de la resiliencia de cada tipo de humedal a este disturbio y del tipo de manejo aplicado. En humedales fluviales (como el Delta del Paraná) se han observado efectos tanto positivos como negativos, dependiendo de la carga ganadera y de las características del manejo. En situaciones de alta carga se han registrado impactos negativos tanto en la

biomasa aérea como subterránea (Miller y Wells 2003), en la calidad del suelo y del agua (Taboada *et al.* 1999) y en el funcionamiento general del humedal respecto a situaciones con baja carga (Middleton 2002).

Dado que los efectos de las actividades ganaderas dependen de la resiliencia de cada humedal y considerando que los sistemas de manejo productivo aplicados en los últimos años en la región del Delta pueden considerarse poco eficientes desde el punto de vista ambiental, la información generada en esta tesis constituye un aporte al conocimiento de la relación ambiente-ganado doméstico en ecosistemas de humedal. Además del aporte teórico a la temática y de la generación de una importante cantidad de información de base, se espera que los resultados de la misma puedan ser utilizados para establecer pautas de manejo con miras al desarrollo de una ganadería ambientalmente sustentable que considere el mantenimiento de las funciones que este humedal brinda a la sociedad.

1.2 OBJETIVOS, HIPÓTESIS GENERALES Y ESTRUCTURA DE LA TESIS

1.2.1 Objetivo general

El objetivo general de la presente tesis es evaluar los efectos de la ganadería sobre la estructura y funcionamiento de un ecosistema de humedal del Delta Medio del Río Paraná.

1.2.2 Objetivos específicos

En un gradiente topográfico de un campo ganadero del Delta Medio del Río Paraná, y considerando situaciones con y sin actividad pecuaria, se plantearon los siguientes objetivos específicos:

- 1.** Analizar los efectos de la ganadería sobre la estructura y los parámetros funcionales de las comunidades vegetales.

2. Estudiar el efecto de la actividad del ganado sobre el suelo y la producción de biomasa subterránea.
3. Evaluar el efecto de la actividad del ganado sobre el contenido de carbono en el sistema (tanto en la vegetación como en el suelo).

1.2.3 Hipótesis generales

En condiciones de buena disponibilidad de recursos, los mamíferos herbívoros suelen presentar selectividad forrajera, eligiendo aquellas especies que poseen la mayor calidad y palatabilidad. En función de ello, en sitios con presencia de este tipo de herbívoros se espera un recambio en la composición de la comunidad vegetal a lo largo del tiempo, así como una disminución de la biomasa vegetal con el consecuente incremento de la superficie de suelo desnudo.

Hipótesis 1. Las actividades ganaderas afectan los parámetros estructurales (composición y diversidad) y funcionales (producción de biomasa aérea) de la vegetación a lo largo del tiempo.

La ganadería también trae aparejado efectos sobre los suelos, alterando la estructura y composición de los mismos debido al pisoteo de los animales. En particular, los suelos de los humedales suelen ser particularmente sensibles a este impacto por presentar características hidromórficas.

Hipótesis 2. La ganadería altera la composición química del suelo y afecta la fertilidad física edáfica, así como la producción de la biomasa radical.

Considerando lo expuesto anteriormente en su conjunto,

Hipótesis 3. Las actividades ganaderas afectan los contenidos de carbono relacionados con la producción de la vegetación y el suelo.

1.2.4 Estructura de la tesis

La tesis se encuentra dividida en seis capítulos. En el presente capítulo (Capítulo 1) se describe brevemente el marco conceptual en el cual estará basada esta tesis, haciendo foco en la importancia de los efectos de la ganadería sobre los ecosistemas en general y, particularmente, sobre los humedales. También en este capítulo se plantea el objetivo general, los objetivos específicos y las hipótesis generales de trabajo.

En el capítulo 2 se describe el área de estudio desde el punto de vista del clima, de sus características edáficas, hidrológicas, bióticas y de los principales usos del suelo que se llevan a cabo en la misma. A continuación se plantea el diseño experimental y detalla el proceso de construcción de las clausuras para evaluar los efectos de la ganadería a lo largo del gradiente topográfico del campo ganadero estudiado.

En el capítulo 3 se evaluaron los efectos de la actividad ganadera sobre las comunidades vegetales y sobre la población de una especie de alto valor forrajero en la región. Se analizaron los cambios sobre la estructura de la vegetación (diversidad, riqueza y composición de especies) y sus atributos funcionales (biomasa verde, seca y reproductiva), haciendo especial énfasis en las especies de alto valor forrajero. Asimismo, en este capítulo se presentan los efectos de la ganadería sobre la biomasa y la dinámica poblacional (supervivencia, densidad y vida media de *tillers*) de *Hymenachne pernambucense*.

En el capítulo 4 se analizaron los efectos de la exclusión ganadera sobre los parámetros físicos y químicos del suelo y los efectos sobre la biomasa radical a diferentes tiempos de exclusión.

En el capítulo 5 se integraron los datos obtenidos en los capítulos anteriores, de manera de poder caracterizar como la ganadería modifica el contenido de carbono en este ecosistema.

Finalmente en el capítulo 6 se plantean las conclusiones más relevantes de esta tesis, discutiendo la aplicabilidad de los resultados obtenidos y planteando posibles objetivos de investigaciones futuras.

CAPÍTULO 2. ÁREA DE ESTUDIO Y DISEÑO EXPERIMENTAL

2.1 EL DELTA DEL PARANÁ: UN MACROMOSAICO DE HUMEDALES

El término humedal se utiliza para denominar a aquellos sistemas que permanecen en condiciones de inundación o con su suelo saturado con agua durante considerables períodos de tiempo (Malvárez 2004). Estos sitios presentan suelos hidromórficos y vegetación y fauna adaptadas tanto al exceso de agua como a la alternancia de situaciones de exceso y déficit (Keddy 2010). La estructura y la dinámica de los humedales difieren de las de los ambientes acuáticos y terrestres; sus propiedades están condicionadas por el régimen hidrológico que puede actuar al mismo tiempo como factor limitante y como estimulador de la riqueza y diversidad de especies, dependiendo de las características del hidropérido, de la energía de los flujos de agua y, eventualmente, de la disponibilidad de nutrientes. Estos factores en conjunto determinan cambios de estado en las condiciones en que estos ecosistemas se desarrollan (Lugo *et al.* 1990, Brinson 1993).

La región del Delta del río Paraná (c 17500 km²) constituye una compleja planicie inundable ubicada en una posición estratégica, al final de la cuenca del río Paraná (Fig. 2.1a) y al comienzo del estuario del Río de La Plata y con características ecológicas únicas en la Argentina (Quintana y Bó 2011). Está ubicada entre los 32° 5' S y 58° 30' O, al sur de la ciudad de Diamante (Entre Ríos) y los 34° 29' S y 60° 48' O en las cercanías de la ciudad de Buenos Aires (Fig. 2.1b). Este delta es el tercero en importancia en Sudamérica luego de los Deltas del Amazonas y del Orinoco y constituye el único de los grandes Deltas que no desemboca directamente en el mar sino que lo hace en un estuario de agua dulce (el estuario del Plata).

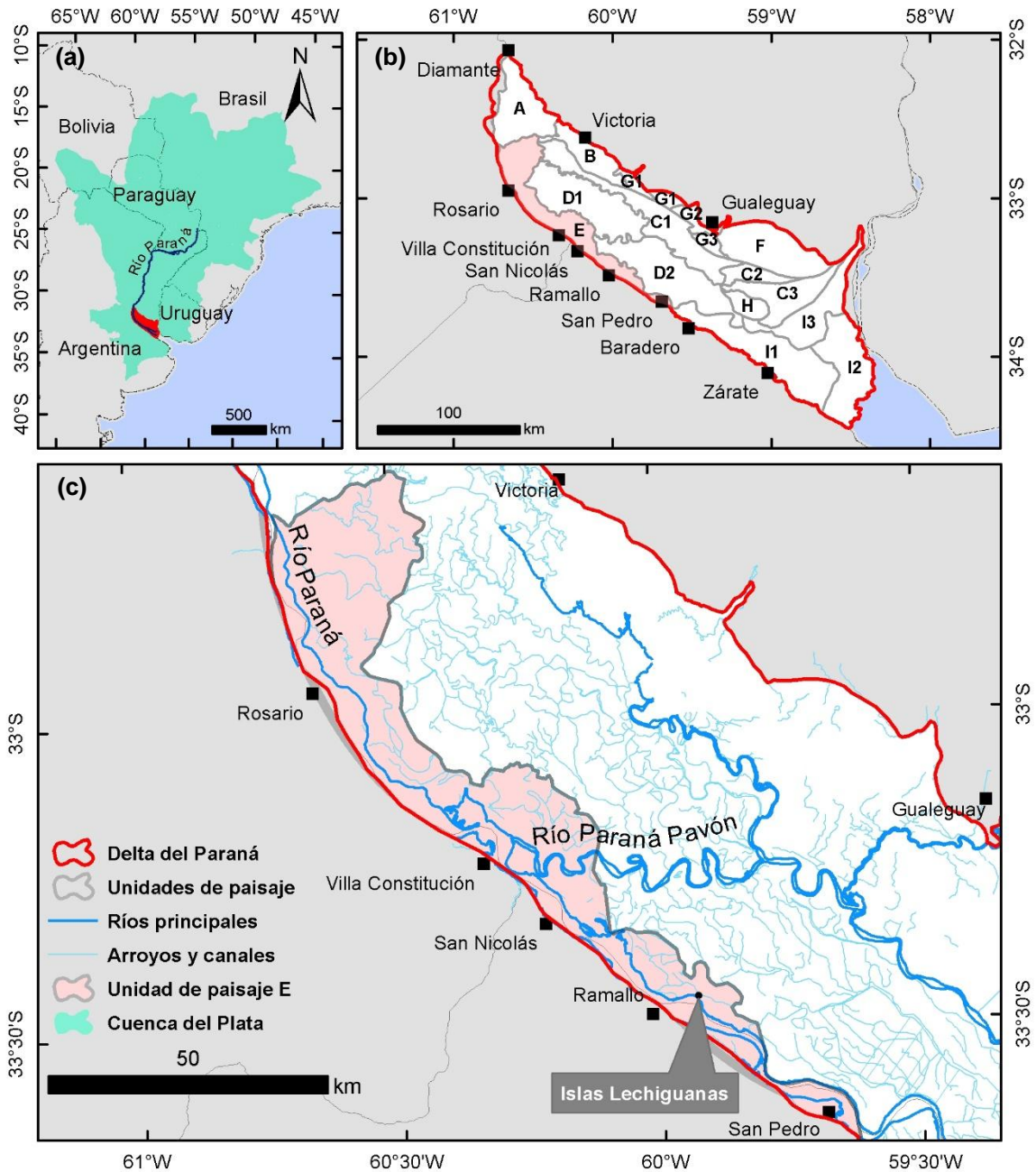


Figura 2.1: Ubicación geográfica del área de estudio. **(a)** Ubicación de la región Delta del Paraná en la cuenca del Plata. **(b)** Mapa de ubicación general de las unidades de paisaje en la región del Delta del Paraná propuestas por Malvárez (1997) y modificadas por Kandus (1997). **(c)** Detalle de la unidad E “Bosques y praderas de islas de cauce y fajas de meandro del Paraná”, donde se llevó a cabo el trabajo, y las Islas Lechiguanas. En la figura se muestran los principales ríos y localidades que incluye.

El régimen climático diferenciado, la diversidad de paisajes derivados de procesos geomorfológicos actuales y del pasado reciente y el régimen hidrológico particular permiten definir a esta región como un extenso macromosaico de humedales (*sensu* Malvárez 1997) que presenta un patrón de biodiversidad mucho más rico que el esperable para estas latitudes (Brinson y Malvárez 2002). Esto se debe a la presencia de especies típicas de linaje subtropical (chaqueño y paranaense), que penetran a través de los ríos Paraná y Uruguay, como de especies provenientes de la llanura pampeana y mesopotámica (Malvárez 1995). Esta región forma parte del gran corredor de humedales de los ríos Paraná y Paraguay, de 3400 km de longitud, el que aún se encuentra libre de represas y que es compartido por cuatro países sudamericanos. En dicho corredor se localizan más de 20 millones de personas que dependen de los bienes y servicios que sus humedales ofrecen (Benzaquén *et al.* 2013) y en el cuál se destaca la región del Delta del Paraná debido a su cercanía al principal cordón urbano, industrial y agroganadero de la Argentina (Quintana y Bó 2011).

2.2 CARACTERÍSTICAS DEL ÁREA DE ESTUDIO

2.2.1 Ubicación del área de estudio

Dentro de la Región del Delta del Paraná, el presente estudio se llevó a cabo en la unidad de paisaje “Bosques y praderas de las islas de cauce y fajas de meandros del río Paraná” (*sensu* Malvárez 1997; Foto 2.1), una de las zonas con mayor desarrollo ganadero en el Delta y que ocupa una franja frente al río Paraná desde San Pedro hasta un poco más al norte de Rosario (Fig. 2.1c). Esta unidad presenta un complejo patrón de paisaje que es el resultado de los procesos actuales de sedimentación y erosión del río Paraná y sus principales distributarios en la planicie aluvial, con una extensión equivalente

al 12% de la región. El patrón se conforma por secuencias de altos o crestas y depresiones (Fig. 2.2).



Foto 2.1: Vista aérea de islas pertenecientes a la unidad de paisaje E “Bosques y praderas de las islas de cauce y fajas de meandros del río Paraná” (*sensu* Malvárez 1997; Foto: Rubén Quintana).

Sobre estas secuencias se desarrolla un gradiente con porciones inundables en forma temporaria a permanente y lagunas en las partes más deprimidas. Los altos, con inundación temporaria, presentan principalmente bosques dominados por Sauce criollo (*Salix humboldtiana*). En las porciones de inundabilidad temporaria a semipermanente pueden encontrarse praderas de gramíneas altas como los carrizales de *Hymenachne grumosa* o *H. pernambucense* (Malvárez 1997). En cuanto a las posiciones más deprimidas del gradiente pueden encontrarse comunidades de herbáceas latifoiladas medianas como cataysales de *Polygonum* spp. y vedolagales de *Ludwigia* spp. o de herbáceas graminiformes como *Panicum elephantipes* (canutillo) o *Echinochloa polystachya* (pasto laguna).

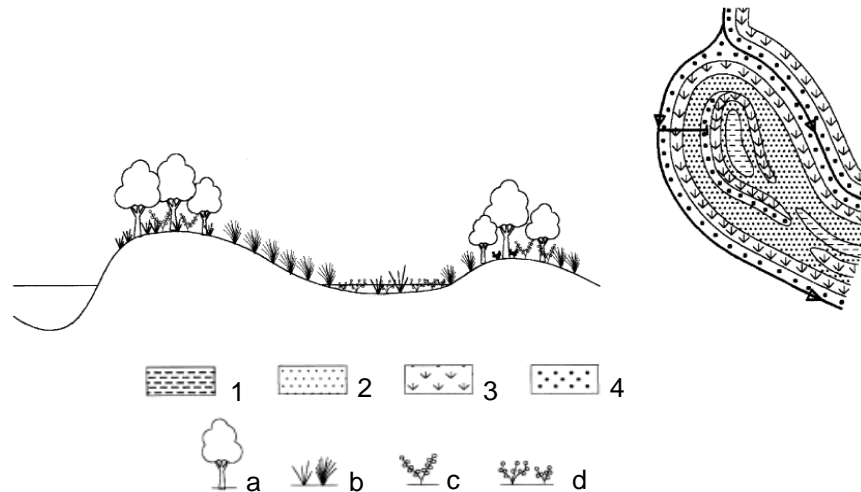


Figura 2.2: Esquema de una transecta tipo disectando el patrón de paisaje típico de la unidad “Bosques y praderas de las islas de cauce y fajas de meandros del río Paraná” y su perfil asociado (Fuente: Malvárez 1999). Elementos de paisaje: 1. Cuerpos de agua libre (lagunas); 2. Bajos con inundación semipermanente a permanente; 3. Medias lomas con inundación temporaria (medias lomas altas) a semipermanente (medias lomas bajas); 4. Albardones con inundación temporaria. Formas de crecimiento: a. Árbol. b. Herbáceas graminiformes. c. Herbáceas latifoliadas. d. Herbáceas acuáticas.

2.2.2 Clima

Presenta un clima templado-húmedo con una temperatura media anual de 17,1 °C. El mes más frío del año corresponde a julio, con una temperatura media de 10,5 °C mientras que el más cálido a enero, con una temperatura media de 24,4 °C (Fig. 2.3; INTA 2016). En este sentido los veranos resultan calurosos mientras que los inviernos normalmente no presentan temperaturas extremas pero sí heladas recurrentes. La precipitación media anual en la última década fue de 1066,1 mm, con un rango entre 230 mm en febrero y 31 mm en junio (Fig. 2.3; INTA 2016). Las altas precipitaciones durante la estación cálida determinan un balance negativo entre la precipitación y la evapotranspiración sin que se registre un déficit hídrico, ya que hay utilización del agua almacenada en el suelo.

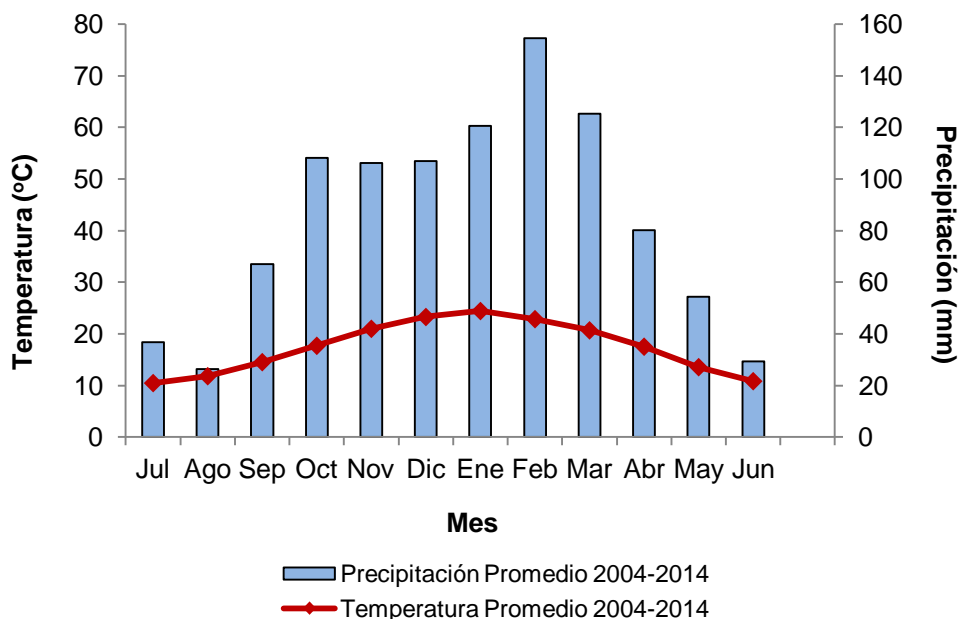


Figura 2.3: Climatograma característico para el área de estudio, obtenido mediante los datos de la estación meteorológica de la EEA-INTA San Pedro (33° 44' S, 59° 41' O) para el período 2004-2014.

Los vientos suaves son predominantemente del noreste, aunque los del sudeste tienen una alta incidencia generando las típicas “sudestadas” (Taller Ecologista 2010). La presencia de grandes extensiones de humedales y cuerpos de agua ejerce un papel fundamental, determinando una elevada humedad relativa (75%) y una baja amplitud térmica diaria, lo que genera condiciones cercanas a las de un clima subtropical húmedo (Malvárez 1997). En los últimos años, el área viene experimentando aumentos en la temperatura media anual y en la precipitación total anual (Camilioni 2005a, 2005b, Barros 2006), lo que estaría determinando una mayor frecuencia de eventos extremos de inundación. Sin embargo, suelen también tener lugar eventos extremos de sequía, relativamente extendidos en algunos casos (Menéndez 2006, Bó *et al.* 2008).

2.2.3 Suelos

Gran parte de los suelos del área de estudio son suelos hidromórficos y jóvenes, con un grado de evolución intrazonal y alto grado de gleyzación. El principal material parental es el fango aluvial pardo amarillento o aluvión no consolidado que proviene de una gran variedad de rocas de diferente origen y composición y que son transportadas por el río Paraná a lo largo de su cuenca (Bonfils 1962). La escasa pendiente y la fuerte influencia fluvial dan como resultado un régimen ácuico con suelos pobremente drenados, particularmente en las porciones más bajas del gradiente topográfico. En este sentido, los suelos suelen presentar rasgos redoximórficos con presencia de un horizonte gley con moteados rojizos (Pereyra *et al.* 2004). El proceso de melanización se encuentra seriamente limitado y el proceso de argiluviación está prácticamente ausente, uno de los motivos por los cuales se los considera como suelos poco desarrollados (Ceballos com. pers.).

Los suelos predominantes pertenecen al orden de los Entisoles, ubicados sobre depósitos aluviales y con escaso desarrollo, sometidos a un régimen de humedad ácuico y presencia de material flúvico. En mucha menor medida, también pueden encontrarse Molisoles más desarrollados por ubicarse en los escasos altos relativos (Malvárez 1995). Según la carta de suelos escala 1:100.000 del Instituto de Tecnología Agropecuaria (disponible en GeoINTA; Bedendo *et al.* 2014), en la región de estudio predominan dos tipos de suelos: los Hapludoles típicos en las porciones más altas del gradiente topográfico y los Hapludoles ácuicos en los bañados. Las principales limitantes son la presencia de alcalinidad y salinidad moderada a menos de 50 cm de profundidad. En cuanto a su textura, son predominantemente limosos, con contenidos variables de arena y arcilla. Además son suelos ácidos con un pH entre 4,5 y 5,7, particularmente en los sectores de mayor acumulación de materia orgánica.

Según la clasificación de tierras por su capacidad de uso, Engler *et al.* (2008) señalan que, debido a la presencia de suelos saturados con agua y con una capa de materia orgánica sin descomponer, los mismos no son aptos para su utilización agrícola. Al respecto señalan que solo el 0,02% de los suelos pertenece a la Clase II (“aptos para todo tipo de cultivos con ligeras limitaciones”), el 0,1% pertenece a la Clase VII (“suelos no aptos para cultivos y restringidos a la explotación de campo natural y bosques”) y el 99,88% pertenece a la Clase VIII (“suelos no aptos para la explotación agropecuaria”).

2.2.4 Régimen hidrológico

El régimen hidrológico del Delta del Paraná no sólo se encuentra fuertemente sometido a la dinámica que presenta el río Paraná sino que también inciden los regímenes de inundación del río Gualeguay (en partes de las porciones media e inferior del Delta) y del río Uruguay en la porción final de la región. Por otro lado, las inundaciones se potencian con los efectos de los niveles del agua del Río de la Plata resultantes de mareas lunares, eólicas (sudestadas) y aportes de masas de aguas oceánicas (Malvárez 1999). Para el área de estudio, Zoffoli *et al.* (2008) destacan que la misma también se encuentra afectada por el régimen hidrológico del Paraná Pavón en su porción sudeste.

El hidroperíodo se caracteriza por presentar un período de ascenso de las aguas desde septiembre-octubre con máximos niveles en febrero-marzo y un período de descenso en los meses restantes, alcanzando valores mínimos en agosto-septiembre, con repuntes en junio-julio y en octubre (Malvárez 1997). Dicho régimen presenta una importante variabilidad interanual e interdecadal determinando que, cada tanto, se produzcan eventos extremos de inundación. Los mismos pueden ocurrir en cualquier época del año aunque prevalece la tendencia para febrero-marzo, con eventuales repuntes en junio (Coronel y Menéndez 2006). Sin embargo, otros autores (Camilioni 2005a y 2005b, Barros 2006) señalan que en las últimas décadas se estaría produciendo

un desplazamiento del hidroperíodo descrito, con niveles máximos en abril-mayo y con aguas relativamente altas hasta mediados de invierno (incluyendo leves repuntes en junio-julio). Estos mismos autores señalan que los eventos extremos de inundación y sequía serían cada vez más severos y frecuentes.

En la Figura 2.4 se muestra el promedio mensual de los datos hidrométricos para el período de muestreo otorgados por el Instituto Nacional del Agua (INA). En el mismo se observa un repunte de los niveles hidrométricos para los meses de invierno y octubre-noviembre, con bajantes en el mes de septiembre. Según Bonfils (1962), la planicie del río comienza a inundarse a niveles de 2,86 m y con valores cercanos a 3,50 m las islas se encuentran completamente sumergidas (nivel de alerta).

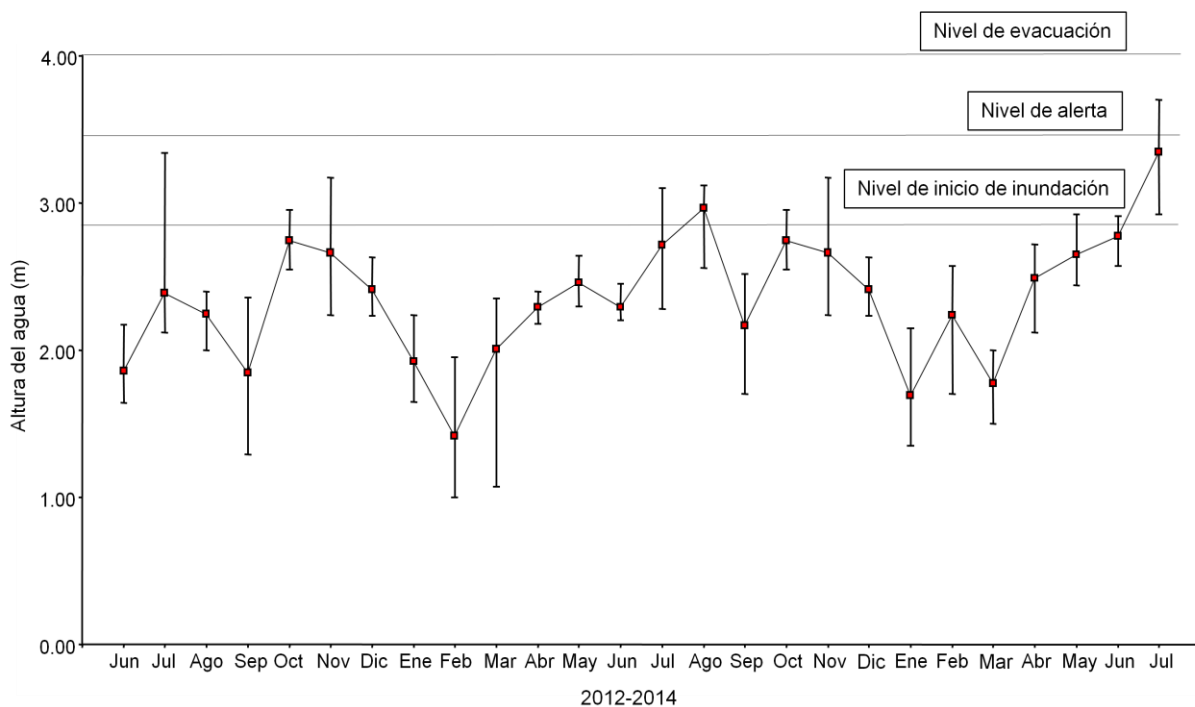


Figura 2.4: Altura media mensual (m) del nivel del río Paraná en la estación hidrométrica de Ramallo registrada por el Instituto Nacional del Agua para el período de muestreo (Junio 2012 - Julio 2014). Los cuadrados rojos indican el valor medio mensual y las barras los valores máximos y mínimos alcanzados durante el mes. Las líneas horizontales indican el valor a partir del cual comienza a inundarse la planicie, el nivel de alerta y el nivel de evacuación.

Durante los relevamientos, tanto en julio de 2013 como en julio de 2014, la altura registrada fue superior a 2,86 m. Sin embargo, en el invierno de 2014 los niveles del agua estuvieron cerca de los de evacuación (4,0 m de acuerdo al INA), debido al efecto combinado de una fuerte sudestada ocurrida en abril con la creciente del río Paraná.

2.2.5 Principales actividades productivas

Dentro de los servicios ecosistémicos que ofrece la región, las comunidades de pastizal del Delta del Paraná presentan una importante fuente natural de forraje para la producción ganadera y el tipo de actividad (cría, recría y engorde) que se desarrollan en la región (Quintana *et al.* 2014a). Diversos estudios (González *et al.* 2008, Rossi *et al.* 2008, Rossi *et al.* 2014) han demostrado que muchas especies típicas de los bañados del Delta son aptas para el buen desarrollo de la ganadería, dado que superan los valores de contenido de proteína bruta y digestibilidad a partir de los cuales un forraje es considerado de buena calidad. Como ejemplo se pueden mencionar a las especies *Glyceria multiflora*, *Hymenachne grumosa*, *Echinochloa helodes*, *Phalaris angusta*, *Panicum elephantipes* y *Deyeuxia iridiflavescens*, entre otras (González *et al.* 2008, Rossi *et al.* 2014).

Inicialmente y hasta hace unas pocas décadas atrás, la región estuvo caracterizada por una modalidad pecuaria denominada “ganadería de islas”, la cual era extensiva, involucraba una carga animal relativamente baja y tenía un marcado carácter estacional. Durante los meses cálidos, coincidente con el período de aguas bajas, los animales eran introducidos en las islas para su engorde con la vegetación nativa y eran retirados durante el otoño, trasladándose hacia establecimientos continentales cercanos (Quintana *et al.* 2014a). En dicha modalidad, los límites entre las distintas propiedades no se establecían a través de alambrados sino directamente por la presencia de barreras naturales como los cursos de agua. Asimismo, no se realizaban prácticas de manejo particulares con los animales sino que éstos pastaban libremente en las islas, en muchos casos sobre tierras

fiscales (Taller Ecologista 2010). Este sistema productivo, adaptado a la dinámica de estos humedales, permaneció relativamente estable hasta las últimas décadas del siglo XX. A partir de allí se produce un cambio importante en la modalidad ganadera del Delta asociado a la “agriculturización” del país, como ya fuera descripto en el capítulo 1. En este contexto, la región experimentó un incremento notable en el número de cabezas presentes en las islas, pasando de unas 160.000 a 1.500.000 entre 1997 y 2007 (Quintana *et al.* 2014a). Este crecimiento se enfrentó entre marzo y abril del 2007 a un evento de inundación producto de la creciente del Paraná, luego de casi nueve años de bajante, y a altas precipitaciones a nivel local que provocó una importante mortandad de animales. Sin embargo, pasada la creciente, se comenzó a recuperar la actividad y para 2008, en algunos sectores del Delta, el porcentaje de animales en las islas volvió a los niveles previos a la inundación (Quintana *et al.* 2014a). Asimismo, en la región la quema de pastizales es una práctica habitual asociada al manejo ganadero (Quintana *et al.* 2014a). Si bien la quema controlada puede ser una herramienta útil para estimular la regeneración y crecimiento de la vegetación (Latterra 2003), su uso inapropiado puede llevar a consecuencias severas. En este sentido, durante el 2008 en el Delta del Paraná los incendios provocaron la pérdida de más de 200.000 Ha, quemándose el equivalente al 90% de la vegetación de los humedales, particularmente juncales (Quintana *et al.* 2014a).

Dado que todas las actividades productivas realizadas en el Delta (incluyendo la ganadería) se encuentran ligadas a la dinámica hidrológica del sistema (con sus crecientes tanto normales como extraordinarias), en algunos sectores de la región la construcción de diques y terraplenes permitió amortiguar sus efectos aunque con el consiguiente impacto negativo sobre la estructura y funcionamiento de sus humedales (Bó *et al.* 2010). Sin embargo en muchos sectores del Delta, como el considerado para el presente estudio, la dinámica hidrológica continúa siendo un factor que afecta significativamente a la actividad ganadera (Malvárez *et al.* 1999).

Si bien en el Delta entrerriano la principal actividad productiva es la ganadería, la apicultura es otra de las actividades que se lleva a cabo en la región (Baigún *et al.* 2008, Blanco y Méndez 2010). Para la producción de miel se aprovecha la oferta de polen de diferentes especies de plantas locales (Basilio y Romero 1996), tales como los catay (*Polygonum spp.*), la saeta (*Sagittaria montevidensis*), los camalotes (*Eichhornia spp.*, *Pontederia spp.*), el porotillo (*Vigna luteola*), el duraznillo de agua (*Ludwigia spp.*), el guaco (*Mikania spp.*), el amor seco (*Bidens laevis*) y el duraznillo blanco (*Solanum glaucophyllum*), entre otras. La miel de catay (típicamente isleña) es un producto muy apreciado en los mercados internacionales (Basilio y Romero 2011) y esta región constituye una de las áreas más importantes para la producción apícola en el país. La importante oferta de diferentes especies vegetales constituye la principal fortaleza para esta actividad en la región. Si bien esta actividad no presenta efectos significativos sobre la funcionalidad de los humedales, el cambio en la modalidad ganadera ha generado ciertos conflictos entre ambos sectores productivos, dado por el impacto por herbivoría como por pisoteo de especies melíferas por parte del creciente número de animales (Quintana *et al.* 2014b).

2.3 DISEÑO EXPERIMENTAL

El trabajo se llevó a cabo en un campo ganadero localizado en las Islas Lechiguanas (Foto 2.2), Partido de Gualaguay, Entre Ríos (33°27'S, 59°55'O; Fig. 2.1c). A fin de evitar la herbivoría y poder estudiar sus efectos, se construyeron clausuras con superficies de entre 500 y 2.500 m² a lo largo del gradiente topográfico local de manera tal de contar en cada caso con un área excluida al pastoreo. De esta manera, se planteó un diseño de bloques completamente aleatorizado (DCA) con medidas repetidas, donde los tratamientos de cada bloque correspondieron a las situaciones pastoreada y excluida al mismo (Foto 2.3).



Foto 2.2: Vista aérea del campo ganadero en las islas Lechiguana del Delta Medio del Río Paraná (Foto: Rubén Quintana).

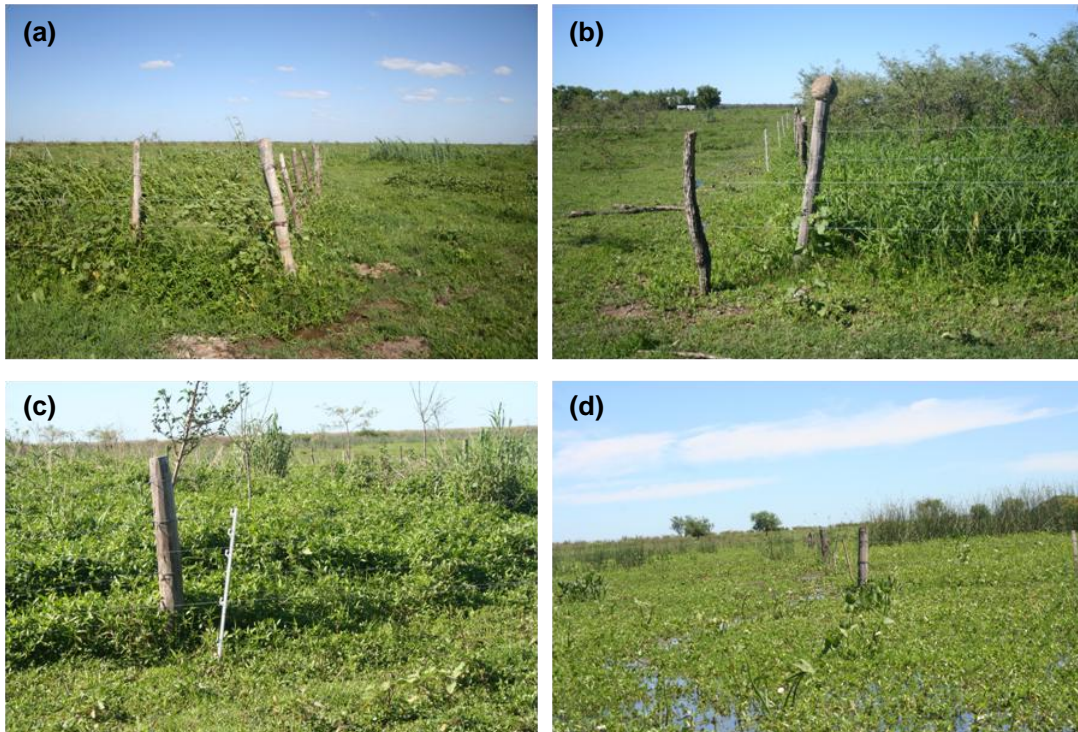


Foto 2.3: Sitios excluidos y pastoreados del gradiente topográfico estudiado del Delta Medio del Río Paraná. **(a)** Alto. **(b)** Media loma alta. **(c)** Media loma baja. **(d)** Bajo. Las imágenes corresponden a la campaña de noviembre de 2013 (Fotos: Andrea Magnano).

Se identificaron cuatro posiciones relativas con diferente grado de anegamiento: 1- alto relativo (A), con baja a nula inundabilidad; 2- media loma alta (MLA), con anegación temporal; 3- media loma baja (MLB), con un grado de inundabilidad temporal a semipermanente y 4- bajo (B), zona deprimida con anegamiento del suelo semipermanente a permanente. Esta zonificación fue determinada *in situ* en función de los cambios observados en la pendiente del terreno ya que el mismo condiciona las comunidades vegetales presentes y el anegamiento del suelo. A fin de corroborar esta zonificación, se realizaron perfiles topográficos en 4 transectas que conectaban las clausuras de las cuatro posiciones consideradas (Fig. 2.5a). Las determinaciones fueron realizadas con un teodolito láser Spectra Precision Lasern plane 500-C para las mediciones de la altura relativa y un distanciómetro láser para las mediciones de la distancia a la estación del nivel láser (Foto 2.4). La Figura 2.5b muestra la altura de los perfiles obtenidos; si bien en la misma se observa que el alto y la media loma alta no presentan grandes diferencias en la altura del terreno, se decidió mantener esta zonificación en función de las diferencias observadas a campo.

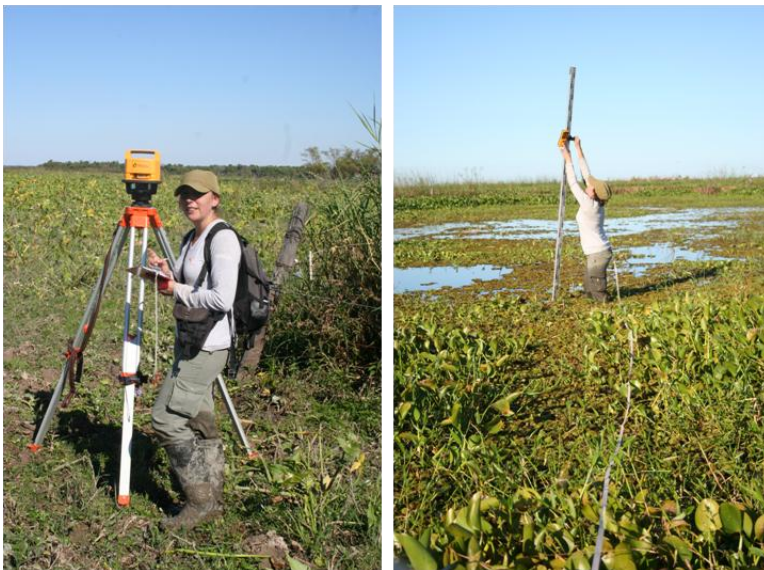


Foto 2.4: Muestreo de topografía, utilizando un teodolito láser, en el campo estudiado del Delta Medio del Río Paraná (Fotos: Facundo Schivo).

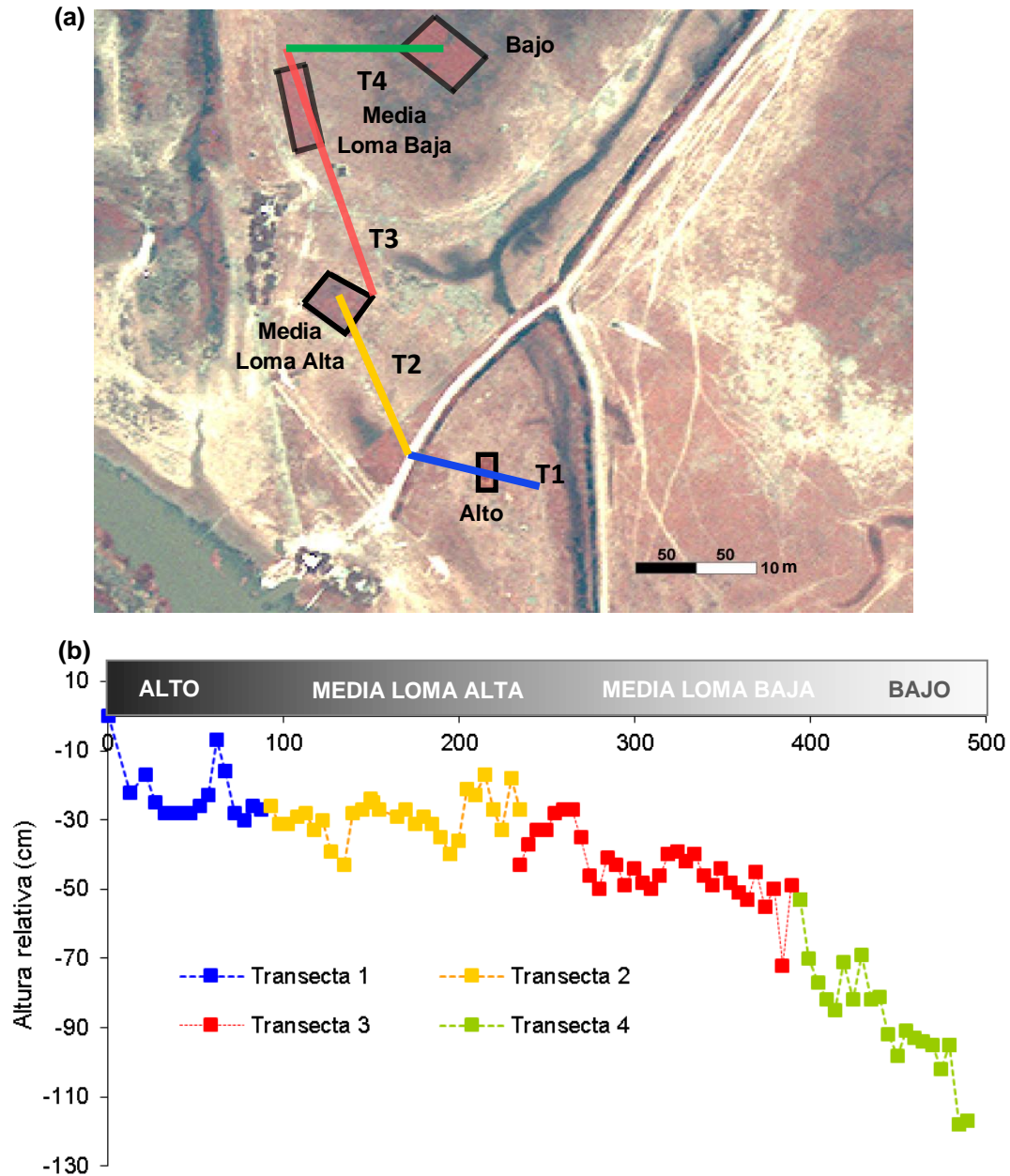


Figura 2.5: Perfil topográfico del área de estudio. **(a)** Transectas (T) establecidas para la realización de los perfiles topográficos en un campo ganadero ubicado en las islas Lechiguana del Delta Medio del río Paraná. En la imagen (cortesía de DigitalGlobe Foundation) se muestran las clausuras para las 4 posiciones relativas identificadas. **(b)** Alturas relativas (cm) respecto al punto topográfico más alto medidas a lo largo de las 4 transectas; se indica a que parte del perfil topográfico pertenece cada una de ellas.

Los muestreos a campo se llevaron a cabo aproximadamente cada 30 días durante el período de crecimiento de la vegetación y cada 45 días durante las estaciones de otoño e invierno. Los muestreos de las tres posiciones topográficas más altas iniciaron en julio de 2012 y los del bajo en febrero de 2013. Este desfase se debió a que el bajo se encontraba permanentemente anegado y su clausura no pudo ser construida hasta la fecha mencionada. Inicialmente los relevamientos estaban planificados hasta julio del 2014, para cumplir con dos años de muestreo. Sin embargo, los mismos debieron finalizarse en abril de 2014 debido a un evento de inundación extremo que se mantuvo aproximadamente por un período de 9 meses (ver Régimen hidrológico en este mismo capítulo; Foto 2.5).



Foto 2.5: Sitio excluido y pastoreado correspondiente a la posición alta del gradiente topográfico del Delta Medio del Río Paraná, luego de la sudestada ocurrida en abril de 2104 y previo a la inundación prolongada (Foto: Andrea Magnano).

En este contexto, el número de campañas realizadas para el alto y ambas medias lomas fue de 16 mientras que para el bajo fue de 11 (Tabla 2.1).

Tabla 2.1: Fechas de los relevamientos realizados en las cuatro posiciones del gradiente topográfico del campo ganadero estudiado, ubicado en las islas Lechiguanas del Delta Medio del río Paraná. A: Alto; MLA: Media Loma Alta; MLB: Media Loma Baja; B: Bajo.

	2012	2013	2014
Enero		A - MLA- MLB	A - MLA- MLB – B
Febrero		A - MLA- MLB - B	A - MLA- MLB – B
Marzo			
Abril		A - MLA- MLB - B	A - MLA- MLB – B
Mayo			
Junio		A - MLA- MLB - B	B
Julio	A - MLA- MLB	A - MLA- MLB - B	
Agosto	A - MLA- MLB		
Septiembre	A - MLA- MLB	A - MLA- MLB - B	
Octubre			
Noviembre	A - MLA- MLB	A - MLA- MLB - B	
Diciembre	A - MLA- MLB	A - MLA- MLB - B	

Por último, en la tabla 2.2 se indican los valores de la carga ganadera registrada durante cada uno de los relevamientos (Foto 2.6). En la misma se presentan los valores para las medias lomas y el bajo, por un lado, y los valores del alto por el otro. Esto se debe a que, por el tipo de manejo que se realiza en el campo, las mismas difieren en cuanto a la carga ganadera ya que los altos son utilizados para descanso, vacunación y traslado de animales. Sin embargo para ambos sitios los valores oscilaron entre 0,4 y 1 EV.Ha⁻¹, mostrando una carga similar en cada una de las campañas realizadas (Tabla 2.2).

Tabla 2.2: Cargas ganaderas (EV.Ha⁻¹) registradas durante el período de muestreo para las cuatro posiciones del gradiente topográfico del campo ganadero estudiado, ubicado en las islas Lechiguanas del Delta Medio del río Paraná. Durante agosto 2012 y julio 2014 el ganado fue retirado debida a la crecida del río Paraná. A: Alto; MLA: Media Loma Alta; MLB: Media Loma Baja; B: Bajo.

	2012		2013		2014	
	A	MLA-MLB-B	A	MLA-MLB-B	A	MLA-MLB-B
Enero			1	0,8	0,6	0,7
Febrero			1	0,7		
Marzo					0,6	0,7
Abril			1	0,9	0,7	1
Mayo						
Junio			1	0,9	0,5	0,7
Julio	0,4	0,5	1	0,9	Retiradas por inundación	
Agosto	0,4	0,5	Retiradas por inundación			
Septiembre	0,4	0,5	0,1	0,1		
Octubre						
Noviembre	1	0,8	1	0,7		
Diciembre	1	0,8	0,8	0,5		



Foto 2.6: Imágenes correspondientes al campo ganadero estudiado en las islas Lechiguanas del Delta Medio del Río Paraná (Fotos: Rubén Quintana).

CAPÍTULO 3. EFECTOS DE LA GANADERÍA SOBRE LA VEGETACIÓN

CAMBIOS ESTRUCTURALES Y FUNCIONALES

3.1 INTRODUCCIÓN

3.1.1 Ecología de la relación planta-herbívoro

La base ecológica fundamental de la relación planta-herbívoro es la eficiencia en el forrajeo y digestibilidad del material consumido por los animales y en las capacidades defensivas de las plantas. En general, la dinámica de esta relación se basa en una serie de mecanismos por los cuales las poblaciones vegetales y de herbívoros alcanzan un equilibrio estable (Crawley 1983). En este contexto, se define como pastoreo a la acción de cosecha directa del forraje por parte del animal, incluyendo la búsqueda de los sitios de alimentación. Esta cosecha del forraje se lleva a cabo mediante la defoliación (remoción total o parcial) de hojas y tallos, pudiendo extenderse a los órganos florales. En este sentido, la defoliación queda definida en función a tres caracteres fundamentales: la frecuencia, la intensidad y el momento en que se efectúa. Si la misma tiene lugar durante la etapa vegetativa de la planta, el animal extraerá exclusivamente órganos foliares mientras que en la etapa reproductiva consumirá, además de los órganos foliares, una porción de la caña y, por lo tanto, también parte de los órganos reproductivos (Carrillo 2003).

En sistemas donde dominan las plantas herbáceas, el consumo vegetal puede ser muy elevado y la fracción consumida de la biomasa aérea puede permanecer constante de un año a otro o variar considerablemente, dependiendo del sistema (Aber y Melillo 1991). Por este motivo, una alternativa a la evolución de defensas contra la herbivoría es

el desarrollo de respuestas fisiológicas eficaces a ésta. Así, entre los efectos de la defoliación parcial, está la movilización de reservas almacenadas a favor de nuevas hojas a través de la yema de crecimiento, ya que un nuevo crecimiento demanda proteínas, carbohidratos y minerales (elementos de alto valor nutricional requeridos por los herbívoros). Además, estos cambios fisiológicos pueden dar lugar a una modificación en la tasa de crecimiento, de modo que la planta es capaz de compensar la pérdida de tejido por herbivoría (Crawley 1983). Por consiguiente, en respuesta al pastoreo, algunas especies son capaces de aumentar su tasa de crecimiento, aunque esto depende de la frecuencia e intensidad del pastoreo (Crawley 1983). Este mecanismo es conocido como crecimiento compensatorio (*sensu* McNaughton 1983).

La capacidad de elegir o seleccionar el forraje se conoce como selectividad y está condicionada por la disponibilidad, la accesibilidad, la calidad y la palatabilidad (Crawley 1983). La selectividad tendrá lugar siempre y cuando el animal cuente con diferentes especies, eligiendo normalmente aquellas que sean más apetecibles (e.g., glabras, tiernas o suculentas) (Quiroga 2007).

La selectividad produce, según las especies, una velocidad de recuperación diferente, lo que trae aparejado cambios en la composición vegetal. El animal, al seleccionar plantas o partes de ellas (que por lo general son los órganos más jóvenes, de mayor digestibilidad o contenido proteico y más pobres en fibra), modifica la arquitectura de las mismas, dejando como resultado una proporción mayor de partes muertas o senescentes y de restos ricos en tejidos de sostén (Carrillo 2003).

El hecho de que una comunidad vegetal esté compuesta por diferentes especies o por una misma especie en distintos estadios fenológicos, permite que el animal seleccione su alimento por su palatabilidad. De este modo se genera un cambio en la composición y abundancia de especies de plantas, con un aumento en la cobertura de aquellas no palatables (Carrillo 2003).

3.1.2 Efectos de la ganadería sobre las comunidades vegetales

La estructura de una comunidad vegetal se define en función a las especies que las componen y su configuración en el espacio (Sala *et al.* 1986). Muchas de las prácticas llevadas a cabo en pastizales, como la herbivoría por ganado doméstico, influyen significativamente sobre ésta (McNaughton 1985, Sala *et al.* 1986, Chaneton *et al.* 2001, Paruelo *et al.* 2004).

El pastoreo modifica la estructura y función de las comunidades vegetales. Estructuralmente, cambia la riqueza de especies, la composición de las mismas, su distribución vertical y horizontal y sus formas de vida, entre otros. Funcionalmente, altera el flujo de energía y el ciclo de nutrientes tanto de manera directa, a través de la defoliación, el pisoteo y la deposición de heces y orina, como indirecta a través de la modificación de la composición de especies y de sus interacciones (McNaughton 1983, Rusch y Oesterheld 1997, Altesor *et al.* 2005a).

Sin embargo, los resultados reportados por diferentes estudios (Milchunas y Lauenroth 1993, Rusch y Oesterheld 1997, Pucheta *et al.* 1998, Chaneton *et al.* 2002, Rodríguez *et al.* 2003) muestran situaciones opuestas. Por ejemplo, la riqueza de especies vegetales como la biomasa aérea pueden aumentar como disminuir a causa de la herbivoría (Milchunas y Lauenroth 1993, van der Maarel y Titlyanova 1989, McNaughton *et al.* 1998). En este sentido, la magnitud de estos cambios es variable y depende de diversos factores tales como características climáticas y edáficas, tipo de manejo del sitio, diferencias de productividad entre hábitats (gradientes de fertilidad y humedad) y de la historia de uso, entre otros (Altesor *et al.* 2005b).

Considerando la historia evolutiva del pastoreo, Milchunas y Lauenroth (1993), en su recopilación de 236 trabajos de herbivoría en pastizales de diferentes lugares del mundo, encontraron un aumento de la productividad primaria neta aérea (PPNA) en sitios sometidos a la herbivoría asociados a pastizales con una larga historia de pastoreo

y con una baja productividad natural (pastizales de zonas semiáridas). Por el contrario, en pastizales con larga historia de pastoreo pero con alta productividad (pastizales húmedos o subhúmedos), estos mismos autores observaron una disminución de la misma. En este contexto, diferentes autores (e.g., McNaughton 1983, Oesterheld y McNaughton 1991, Leriche *et al.* 2001, Oesterheld *et al.* 2005) han señalado que el aumento en la PPNA podría explicarse mediante el mecanismo de crecimiento compensatorio mencionado anteriormente. Sin embargo, el tipo de respuesta también dependerá del tipo de herbívoro y sus relaciones evolutivas con el sistema de estudio (Mack 1989).

Los efectos del pastoreo varían según el nivel de organización considerado y la escala del análisis. A nivel de plantas individuales, la defoliación reduce el área foliar (y por lo tanto la capacidad de fijar carbono), la tasa de crecimiento relativo y la acumulación de biomasa. En el caso de poblaciones y a escalas temporales evolutivas, el pastoreo ejerce una presión de selección favoreciendo aquellas formas prostradas con alta tasa de crecimiento y de menor relación tallo raíz (Paruelo *et al.* 2004). En algunos pastizales de la Argentina, el pastoreo ha sido considerado como una perturbación (León *et al.* 1984, Sala *et al.* 1986, Facelli 1988) mientras que en otros ha sido definido como un componente incorporado al ecosistema (Díaz *et al.* 1994, Pucheta *et al.* 1998). A pesar de que los humedales fluviales constituyen importantes áreas ganaderas en nuestro país, hasta el presente son escasos los antecedentes sobre el efecto del pastoreo sobre estos ecosistemas, motivo por el cual esta consideración aún permanece sin responder. Asimismo, la respuesta de este tipo de ecosistemas frente a la ganadería suele ser variable. En este sentido, en la revisión bibliográfica realizada por Reeves y Champion (2004), estos autores señalan casos en donde la riqueza de especies aumentó mientras que en otros se observó una disminución de la misma. Usualmente la riqueza de especies aumenta cuando el pastoreo disminuye la cobertura de especies

dominantes, las que normalmente suelen excluir a aquellas menos competitivas (Milchunas *et al.* 1988, Jutila 1999, Rebergen 2002). Sin embargo, si las especies dominantes son poco palatables o presentan características de resistencia frente a la herbivoría, la actividad ganadera dará como resultado una disminución del número de especies vegetales (Keddy 2010). Por otra parte, el pisoteo de la vegetación provoca un aumento en la cobertura de suelo desnudo, brindándole la oportunidad a ciertas especies (nativas o invasoras) de establecerse (Morris y Reich 2013). De esta manera, un aumento en la riqueza de especies con el pastoreo también puede ser el resultado de la invasión de especies exóticas (Milchunas *et al.* 1988, Milchunas y Lauenroth 1993).

En cuanto a los efectos sobre los parámetros funcionales, Morris y Reich (2013) señalan que en algunos estudios el pastoreo produce una disminución en la biomasa aérea y reproductiva de algunas especies mientras que en otros ambos tipos de biomasa pueden aumentar. Estos cambios en la producción tanto de la biomasa vegetativa como reproductiva alteran la dinámica de las poblaciones, provocando en consecuencia modificaciones en las comunidades.

3.1.3 Efectos de la ganadería sobre las poblaciones vegetales

El conocimiento de parámetros demográficos tales como supervivencia, esperanza de vida y vida media de una población biológica resulta fundamental para la comprensión de su dinámica (Harper 1977, Silvertown y LovettDoust 1993). Hasta el presente, existen pocos antecedentes sobre estudios que analicen dichos parámetros para especies vegetales (Wright y Van Dyne 1976, Van der Maarel 1996, Roach 2003, Lauenroth y Adler 2008). De acuerdo a Lauenroth y Adler (2008) esto se debe, en gran medida, a la dificultad que presenta tanto la toma de datos como su posterior análisis. En este sentido, la falta de datos demográficos ha limitado la capacidad para predecir la dinámica de poblaciones de plantas (Silvertown *et al.* 2001), particularmente cuando las

mismas se encuentran sometidas a disturbios de origen antropogénico como lo que ocurre, por ejemplo, en la interacción entre las comunidades vegetales naturales y el ganado doméstico.

En los pastos la unidad vegetativa se define como *tiller* (Hodgson 1990). En este sentido, los pastizales se conforman por poblaciones de *tillers* individuales (Colvill y Marshall 1984), lo que implica que el aumento en la productividad de los mismos puede ser generado por aumentos en el número de *tillers*, en su tamaño o una combinación de ambos (Grant *et al.* 1983). Asimismo, estas poblaciones de *tillers* cuentan con la capacidad de reproducirse vegetativamente y poseen una vida finita. Como cualquier población, su dinámica se encuentra influenciada por las condiciones ambientales y por las relaciones con individuos de otras especies vegetales. Sin embargo, esta dinámica puede verse alterada cuando estas poblaciones se encuentran sometidas a la ganadería. Las respuestas de las gramíneas al pastoreo, en términos de producción de *tillers*, son extremadamente complejas. La defoliación puede reducir la senescencia de los tallos (Crawley 1983) y aumentar o disminuir la producción de *tillers* (Archer y Detling 1984, Willms y Fraser 1992). Por otra parte, la ganadería puede afectar la dinámica de las poblaciones debido a la preferencia de los individuos relativamente jóvenes, los cuales suelen ser más vigorosos y productivos (Crawley 1983). Asimismo, el pastoreo influye profundamente sobre la composición de las comunidades vegetales, a través del efecto de los procesos poblacionales. En este sentido, si la ganadería afecta la tasa de recambio de *tillers* de diferentes especies, la abundancia de las mismas cambiará rápidamente. Por el contrario, un rápido reemplazo de *tillers* otorgará la posibilidad a que la composición de especies se mantenga (Bullock *et al.* 1994).

Considerando la escasa información existente sobre los efectos de la ganadería en humedales fluviales, y en particular la falta de antecedentes previos en esta temática en el Delta del Paraná, el presente capítulo tiene como finalidad aportar con información

inédita a fin de contribuir a llenar el vacío de información que poseen dichos efectos a nivel comunitario y poblacional.

3.2 OBJETIVOS

3.2.1 Objetivo general

En primer lugar se plantea evaluar el efecto de las actividades ganaderas sobre la estructura y el funcionamiento de las comunidades vegetales a partir de su respuesta a la exclusión de la ganadería. Asimismo, se analiza el efecto de este disturbio sobre la dinámica poblacional de una especie de gramínea (*Hymenachne pernambucense*) de alto valor forrajero en la región.

3.2.2 Objetivos Específicos

1) Evaluar los cambios en la composición, diversidad y abundancia de especies a lo largo del tiempo, en particular sobre aquellas que presenten un importante valor forrajero.

2) Analizar los patrones de cambio en la estructura de las comunidades vegetales en relación al tiempo de exclusión.

3) Estimar el efecto de la ganadería sobre la biomasa verde, seca y reproductiva y sobre la producción de broza.

4) Evaluar la pérdida de biomasa de las especies de valor forrajero para los sitios sometidos y excluidos al ganado.

5) Analizar el efecto de la ganadería sobre la dinámica poblacional y los parámetros funcionales de *Hymenachne pernambucense*.

3.1.3 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

En condiciones de buena disponibilidad de recursos, el ganado suele presentar selectividad forrajera, eligiendo aquellas especies que poseen la mayor calidad y palatabilidad. Considerando que en los ambientes estudiados sin intervención las especies palatables suelen ser dominantes, se plantea la siguiente hipótesis:

Hipótesis 1. A lo largo de todo el gradiente topográfico la actividad del ganado provoca un recambio en la composición florística, aumentando la riqueza y diversidad a lo largo del tiempo. Asimismo, la ganadería aumenta la superficie de suelo desnudo por el pisoteo y la remoción de la vegetación.

Predicción 1a. El número de especies vegetales aumentará en los sitios pastoreados.

Predicción 1b. La cobertura del suelo desnudo será mayor en los sitios pastoreados.

Por otra parte, la ganadería afecta los parámetros funcionales de las comunidades vegetales debido a la remoción directa por el pastoreo y al retardo en el crecimiento debido al pisoteo, teniendo una consecuencia directa sobre la productividad. Asimismo, esta actividad puede producir una disminución en la cantidad de biomasa senescente no productiva, en la cantidad de broza y en la biomasa reproductiva.

Hipótesis 2. La ganadería disminuye los parámetros funcionales de las comunidades vegetales presentes en todo el gradiente topográfico local.

Predicción 2. Los sitios pastoreados presentarán valores menores de biomasa verde, seca y reproductiva. Asimismo, los sitios pastoreados presentarán un menor contenido de broza respecto a los sitios excluidos.

En particular, la ganadería afecta la dinámica poblacional de especies de alto valor forrajero. Como caso de estudio se evalúan estos efectos sobre *Hymenachne pernambucense*, planteándose la siguiente hipótesis:

Hipótesis 3. La actividad ganadera disminuye los parámetros poblacionales y la cantidad de biomasa aérea de *Hymenachne pernambucense*.

Predicción 3. La población sometida a la actividad ganadera presentará una supervivencia, densidad, vida media y biomasa aérea de *tillers* de *Hymenachne pernambucense* menor que la población excluida.

3.4 MATERIALES Y MÉTODOS

3.4.1 MUESTREOS DE VEGETACIÓN

3.4.1.1 Censos de vegetación

Para caracterizar las comunidades vegetales de las cuatro posiciones del gradiente topográfico y evaluar el proceso sucesional que tiene lugar cuando se excluye a la ganadería, se establecieron diez parcelas permanentes de 2 x 2 m, cinco dentro y cinco fuera de las clausuras. Las parcelas fueron visitadas en cada fecha de muestreo y dentro de las mismas se registró la abundancia y cobertura de todas las especies vegetales mediante la escala de Braun-Blanquet modificada (Westhoff y van der Maarel 1978). De esta manera también se estimó la cobertura de suelo desnudo para las posiciones más altas del gradiente y de agua libre en el caso del bajo. Para la determinación de las especies vegetales se utilizó bibliografía específica de la flora de Entre Ríos (Burkart 1974, 1979, 1987) y de la provincia de Buenos Aires (Cabrera y Zardini 1993). Las especies que no pudieron determinarse taxonómicamente en el campo o en el laboratorio fueron enviadas al Laboratorio de Plantas Vasculares (Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, Facultad de Ciencias Exactas

y Naturales, Universidad de Buenos Aires) en donde fueron identificadas por el Dr. Pablo Picca. La nomenclatura utilizada para las especies registradas estuvo basada en Zuolaga *et al.* (2009).

3.4.1.2 Cosechas de biomasa aérea

En cada posición topográfica y para cada fecha de muestreo se estimó la biomasa aérea mediante la cosecha de diez cuadrantes de 0,120 m² para cada tratamiento (excluido al ganado y pastoreado). Asimismo, sobre estos cuadrantes se recolectó la broza para el caso del alto y ambas medias lomas. Las cosechas se realizaron de manera aleatoria y para que las mismas sean independientes no se volvió a cosechar en el mismo sitio. En el laboratorio, el material recolectado fue separado por especie (en verde, seco y reproductivo) para las 3 posiciones más altas del gradiente topográfico y secado posteriormente en estufa a 60 °C al menos durante 72 hs hasta alcanzar un peso constante. En el caso del bajo sólo se registró la biomasa total aérea debido a que las especies dominantes de esa comunidad eran acuáticas, lo que dificultaba su conservación hasta su traslado al laboratorio para su identificación a nivel de especie.

3.4.1.3 Relevamientos poblacionales de *Hymenachne pernambucense*

a) Características de la especie y justificación de su elección.

Hymenachne pernambucense es una poácea perenne nativa que se desarrolla en matas (Cabrera y Zardini 1993). Es una especie clonal con tallos erguidos y hojas de láminas gruesas (Morandeira 2014) que puede alcanzar alturas entre 2 y 2,5 m (Foto 3.1). Se distribuye desde el sur de Brasil y Paraguay hasta el Centro-este de la Argentina y el centro del Uruguay. El límite sur de distribución en nuestro país es el Delta del río Paraná y la ribera del río de La Plata (Cabrera y Zardini 1993). Suele estar

presente en zonas sometidas a altos disturbios, llegándose a comportar como una especie pionera (Kandus y Malvárez 2004, Morandeira 2014).



Foto 3.1: Imagen de *Hymenachne pernamucense* dentro del sitio excluido (enero 2013) correspondiente a la posición de la media loma alta del Delta Medio del Río Paraná (Foto: Andrea Magnano).

Previamente a la selección de *H. pernamucense* como caso de estudio se analizó el valor nutritivo de esta especie, con el fin de evaluar su calidad forrajera y relacionarla con la herbivoría observada a campo. Si bien existen antecedentes de evaluación de la calidad forrajera para una especie emparentada que se localiza en el Bajo Delta Bonaerense (*H. grumosa*; Rossi *et al.* 2014), para la especie estudiada no se encontraron antecedentes sobre su valor forrajero. Para los análisis de valor nutritivo se colectaron 22 muestras al azar de hojas jóvenes y se trasladaron al laboratorio donde fueron secadas a 60 °C hasta alcanzar peso constante. Las mismas fueron molidas y tamizadas y se enviaron a analizar al Laboratorio NIRS, cereales y forrajes (Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Lomas de Zamora), en donde se estimó: 1- Contenido de fibra detergente ácido (FDA), 2- Contenido de fibra detergente neutro (FDN) y 3- Contenido de proteína bruta (PB). El análisis de FDN y FDA se realizó

mediante un equipo Ankom y la lectura de los preparados se realizó con un espectrofotómetro Shimadzu UV-visible de rango 200-800 nanómetros (Makkar y Becker 1994). Para la determinación de PB se utilizó la metodología de Kjeldahl por la cual el porcentaje de la PB se expresa como el contenido de nitrógeno (N) de la muestra multiplicado por 6,25 (González *et al.* 2008). Finalmente, con los valores obtenidos de FDA se estimó la digestibilidad de la materia seca (Ver Anexo A).

La decisión de estudiar el efecto de la ganadería sobre una población de *H. pernambucense* (carrizo) se basó en tres motivos principales: (i) la especie estudiada resultó cumplir con los criterios de una buena forrajera (ver resultados y criterios en Anexo A), (ii) suele ser una de las especies dominantes pero cuando se encuentra sometida a ganadería hay una importante disminución de su abundancia y (iii) la necesidad de llenar el vacío de información existente sobre la dinámica poblacional de esta especie ante la ausencia de estudios previos sobre estos aspectos de la misma.

b) Muestreo de campo

Para el análisis demográfico de *H. pernambucense* se realizaron recuentos de *tillers* presentes en cinco (población excluida) y siete (población pastoreada) parcelas permanentes de 25 x 25 cm ubicadas al azar. Para evaluar el efecto de la ganadería, las parcelas de la población no pastoreada fueron instaladas dentro de la clausura de la media loma alta. Al iniciar el muestreo, todos los *tillers* presentes en cada una de las parcelas permanentes fueron enumerados con cinta adhesiva y medidos desde su base hasta el extremo de su hoja más larga (Foto 3.2). Asimismo, para la realización de las curvas de supervivencia, los *tillers* emergentes en fechas posteriores también fueron etiquetados y considerados como una nueva cohorte. Por otra parte, los *tillers* presentes al inicio del estudio representaron la curva de depleción (*sensu* Harper 1977), mientras que a aquellos que no fueron registrados durante tres muestreos consecutivos se los

considero muertos. Los recuentos se realizaron durante el primer año en todas las fechas de muestreo.



Foto 3.2: Etiquetado de *tillers* de *Hymenachne pernambucense* en el sitio pastoreado (septiembre 2013) correspondiente a la posición de la media loma alta del Delta Medio del Río Paraná (Foto: Andrea Magnano).

La densidad de *tillers* fue expresada como número de *tillers*.m⁻² y fue corregida en función a su cobertura basal. La misma fue estimada estacionalmente midiendo el área basal promedio de las matas presentes (Hays *et al.* 1981) en cinco cuadrados de 5 x 5 m ubicados al azar, dentro y fuera de la clausura.

3.4.2 ANÁLISIS DE LOS DATOS

3.4.2.1 Cambios en la estructura de la vegetación

A partir de los datos obtenidos mediante los censos de vegetación se calculó la cobertura de cada especie por parcela y se estimó la diversidad de especies según el índice de Shannon-Wiener (Magurran 2013) y la riqueza mediante el indicador no paramétrico Jackknife de primer orden (Moreno 2001). En el Anexo A se detallan las ecuaciones para el cálculo de cada uno de los índices considerados.

Asimismo, para los sitios excluidos y pastoreados de las 4 posiciones topográficas se construyeron curvas de acumulación de especies basada en muestras (Colwell *et al.*

2004), obteniendo para cada situación una curva por año de muestreo. Se utilizaron 999 permutaciones (sub-muestreos sin reposición) para calcular el valor medio y los intervalos de confianza (IC 95%) de cada punto de la curva de acumulación de especies. Por otro lado, para comparar la abundancia y la equitatividad de las especies vegetales se realizaron curvas de rango-abundancia (Magurran 2013) para cada año de muestreo y parte del gradiente topográfico. Para todos los casos se evaluó el grado de ajuste a los modelos de vara partida, serie geométrica y serie logarítmica mediante una prueba de bondad de ajuste utilizando la prueba de Chi-cuadrado (Moreno 2001). Estos modelos matemáticos describen la relación gráfica entre el valor de importancia de las especies (en una escala logarítmica) en función de un arreglo secuencial por intervalos de mayor a menor importancia de las especies presentes (Magurran 2013). Las curvas de acumulación de especies fueron realizadas utilizando el software EstimateS 9.1 (Colwell 2013), las curvas de rango-abundancia y el ajuste a los modelos mediante el Past 3.13 y los índices de diversidad mediante el paquete vegan (Oksanen *et al.* 2013) en el R Project (R Core Team 2014).

Se compraron los valores de los índices de diversidad y riqueza de especies vegetales entre los sitios excluidos y pastoreados a fin de poder evaluar sus diferencias. Para ello se utilizaron modelos lineales generales y mixtos (GLMM) para las partes más altas del gradiente topográfico. El bajo se analizó por separado mediante un GLMM ya que no pudo incorporarse en el modelo general debido a que la cantidad de muestreos fue diferente (ver capítulo 2). Para el primer caso se consideraron como factores fijos el efecto del tratamiento, el tiempo y su respectiva interacción y como factores aleatorios la posición topográfica (considerada como bloque) y las parcelas que fueron revisitadas a lo largo de las distintas campañas. En este modelo también se incluyó la heterocedasticidad por medio del modelado de la estructura de varianzas de la interacción del tratamiento y el tiempo con la función identidad (*varIdent*) y posteriores

comparaciones múltiples DGC (Di Rienzo *et al.* 2011). En cuanto a la comunidad del bajo, el modelo planteado fue el mismo que para el modelo general excepto por la incorporación del gradiente topográfico como factor aleatorio. Para la selección de los modelos finales se utilizaron los criterios de información de AKAIKE y de parsimonia según Crawley (2009).

Para evaluar como varían las comunidades entre los tratamientos dentro de cada porción del gradiente topográfico a lo largo del tiempo de exclusión se realizó un análisis de componentes principales (PCA) utilizando los datos de abundancia por especie. Se excluyeron del análisis las especies raras (presentes en un único censo) y se aplicó la corrección de Hellinger sobre la matriz de sitios x especies (Borcard 2011). Las parcelas para cada tratamiento y campaña fueron representadas mediante centroides con el objetivo de resumir la variabilidad de las 5 parcelas en un único punto.

Todos los análisis descriptos en los dos párrafos anteriores fueron realizados utilizando el software InfoStat (Di Rienzo *et al.* 2011).

3.4.2.2 Cambios funcionales de la vegetación

A partir de las cosechas se estimó la biomasa total, verde, seca y reproductiva y el contenido de broza para las posiciones más altas del gradiente topográfico mientras que para el bajo sólo se obtuvieron resultados para la biomasa total. Para las partes altas del gradiente topográfico se evaluó la existencia de posibles diferencias significativas mediante modelos lineales generalizados. Se exploró el modelo incluyendo la parcela como factor aleatorio pero al no tener un aporte significativo se decidió trabajar con el promedio de las 10 mediciones y las estaciones del año como la variable tiempo. A su vez, el bloque representado por el gradiente topográfico explicó menos del 3% de la variabilidad total, resultando tener un aporte poco significativo. En base a esto y según el criterio de parsimonia (Crawley 2009), el modelo seleccionado consideró el tipo de

biomasa/contenido de broza como variable respuesta, el tratamiento y el tiempo como factor fijo y su respectiva interacción. Para todos los tipos de biomasa, los errores presentaron una distribución de poisson mientras que para el contenido de broza, una distribución binomial negativa. Las diferencias entre tratamientos para la biomasa total del bajo fueron exploradas mediante un modelo lineal general y mixto (GLMM) que incorporó el tratamiento, el tiempo y su interacción como factor fijo y las diez mediciones correspondientes a la variable respuesta como factor aleatorio. Asimismo, se incluyó la heterocedasticidad por medio del modelado de la estructura de varianzas con la función identidad (varIdent). En todos los casos se realizaron comparaciones múltiples DGC (Di Rienzo *et al.* 2011) y los análisis fueron realizados mediante los programas Infostat (Di Rienzo *et al.* 2011) y R (R Core Team 2014) con el paquete lme4 (Bates *et al.* 2014).

Para evaluar los efectos de la ganadería sobre las especies forrajeras se clasificaron todas las especies vegetales en cuatro categorías según lo propuesto por Rossi *et al.* (2014) para las especies del Bajo Delta Bonaerense:

- a- **Malezas invasoras (MI):** toda planta que puede resultar perjudicial o indeseable para un cultivo o para la producción animal. En términos ecológicos, se considera a las malezas como plantas pioneras en las sucesiones secundarias que tienen lugar en áreas de cultivo y/o pastoreo animal.
- b- **Tóxicas:** aquellas plantas que al ser ingeridas por un animal originan en éste trastornos en el nivel de los distintos aparatos e inclusive la muerte.
- c- **Forrajeras Principales y Secundarias:** Esta categoría está basada en función del valor nutritivo¹ (VN) del forraje. Los componentes para VN determinados por Rossi *et al.* (2014) fueron: proteína bruta, fibra detergente neutro, fibra detergente

¹ El Valor Nutritivo de un forraje o ración se define como la respuesta animal por unidad de consumo

ácido, digestibilidad *in vitro* de la materia seca, digestibilidad *in situ* de la materia seca y concentración energética.

En la tabla del Anexo B se muestran las categorías adjudicadas a todas las especies vegetales relevadas. En función a esta categorización, se seleccionaron las especies forrajeras (principales y secundarias) dominantes de cada parte del gradiente topográfico y se comparó para cada una de ellas la biomasa aérea (verde, seca y reproductiva) estimada entre tratamientos a lo largo del tiempo.

3.4.2.3 Cambios demográficos y funcionales de *H. pernambucense*

Las cohortes utilizadas para construir las curvas de supervivencia fueron obtenidas a partir del promedio de muestras de diferentes parcelas. Sin embargo, considerando que los muestreos no fueron regulares en el tiempo y para eliminar los efectos derivados de la variabilidad muestral, la serie ax (número de individuos) de cada una de las cohortes fue ajustada por una regresión para producir una serie monotónicamente decreciente del número de individuos a lo largo de las clases de edad. Se analizó una cohorte por estación en función de aquellas que presentaran un mayor número de registro de datos. Por lo tanto se consideraron las cohortes de invierno, primavera y verano, desechando la cohorte de otoño debido a que fue la que menor número de registros de datos presentó.

Para la estimación de la biomasa se utilizó un método alométrico que relaciona la altura total de los *tillers* con la biomasa (Vicari *et al.* 2001, González Trilla *et al.* 2009). Todos los *tillers* presentes en cada una de las parcelas permanentes fueron medidos desde su base hasta la punta de su hoja superior más larga. La relación se cuantificó a través de regresiones entre el largo y el peso (total y verde) de *tillers* que fueron cosechados estacionalmente al azar tanto dentro de la clausura como en los alrededores de las parcelas permanentes. Estos *tillers* fueron trasladados al laboratorio y medidos de

la misma forma que se realizó en el campo. Se separó el material seco del verde y se pesó por separado, luego de ser secado en estufa por un período de 72 horas a 60 °C. Con la altura y el peso de los *tillers* se realizó una regresión, de manera tal de definir la mejor ecuación alométrica. Se utilizaron regresiones logarítmicas debido a que las variables medidas representan parámetros de crecimiento (Sokal y Rohlf 1995). Para evaluar la influencia de la estación sobre las ecuaciones alométricas se realizó un modelo lineal general. Con el 25% de los datos colectados a campo se evaluó el buen ajuste de cada modelo de regresión mediante una prueba de Chi-cuadrado. Solo se realizaron las regresiones para biomasa verde y total dado que la diferencia entre ambas corresponde a la biomasa seca. La biomasa de cada parcela se calculó mediante la sumatoria de la biomasa de los *tillers* presentes y la total mediante el promedio de las parcelas permanentes (Vicari *et al.* 2002), corrigiendo ambas biomásas por la cobertura de *H. pernambucense*. Esta corrección fue realizada de la misma forma que se detalla para los análisis demográficos en este mismo capítulo.

Para evaluar las diferencias en la densidad de *tillers* entre la población pastoreada y excluida se utilizó un modelo lineal generalizado mixto con distribución de errores binomial negativo (Zuur 2007), con el número de *tillers*.m⁻² como variable respuesta, la exclusión ganadera como factor fijo y el tiempo como factor aleatorio. Por último, para el análisis de biomasa verde y total se utilizaron modelos lineales generales con estructura de correlación autorregresiva de orden 1 y modelado de varianza (Pinheiro y Bates 2004), con la exclusión ganadera como factor fijo y el tiempo como factor aleatorio. Para la elección de los modelos finales en todos los casos se utilizó el principio de parsimonia según los criterios de Crawley (2009). Estos análisis fueron realizados con los programas Infostat (Di Rienzo *et al.* 2011) y R (R Core Team 2014) con los siguientes paquetes: *ade4* (Dray y Dufour 2007), *lme4* (Bates *et al.* 2014) y *glmmADMB* (Bolker *et al.* 2012).

3.5 RESULTADOS

3.5.1 Cambios en la estructura de la vegetación

A lo largo de todos los muestreos y sitios se relevó un total de 80 especies vegetales pertenecientes a 27 familias, siendo las siguientes las más representadas: Asteraceae (16 especies), Poaceae (16 especies), Polygonaceae (7 especies), Cyperaceae (6 especies) y Fabaceae (4 especies). Del total de especies registradas, el 90% fueron nativas y el 75% perennes (Anexo B).

Para todo el gradiente topográfico, la riqueza calculada a partir de las 5 parcelas de cada tratamiento y año de muestreo resultaron levemente inferiores a los estimados mediante la estabilización asintótica de la curva de acumulación de especies para los 20 relevamientos simulados por el remuestreo, registrando al menos el 75% de las especies vegetales (Fig. 3.1). La única excepción fueron los sitios excluidos del alto y el bajo correspondientes al segundo año, en los cuales la proyección de la riqueza con 20 relevamientos no logra alcanzar la asíntota (Figs. 3.1a y d).

Por otro lado, a medida que aumenta el tiempo de exclusión se observa que la riqueza de especies vegetales para todo el gradiente topográfico es mayor en los sitios pastoreados respecto a los sitios excluidos (Fig. 3.1). Asimismo, las curvas de acumulación de especies muestran que para las posiciones del alto y de ambas medias lomas el número de especies disminuye para ambos tratamientos durante el segundo año de muestreo, lo que es coincidente con el momento posterior a la breve inundación ocurrida en el período de estudio (Fig. 3.1).

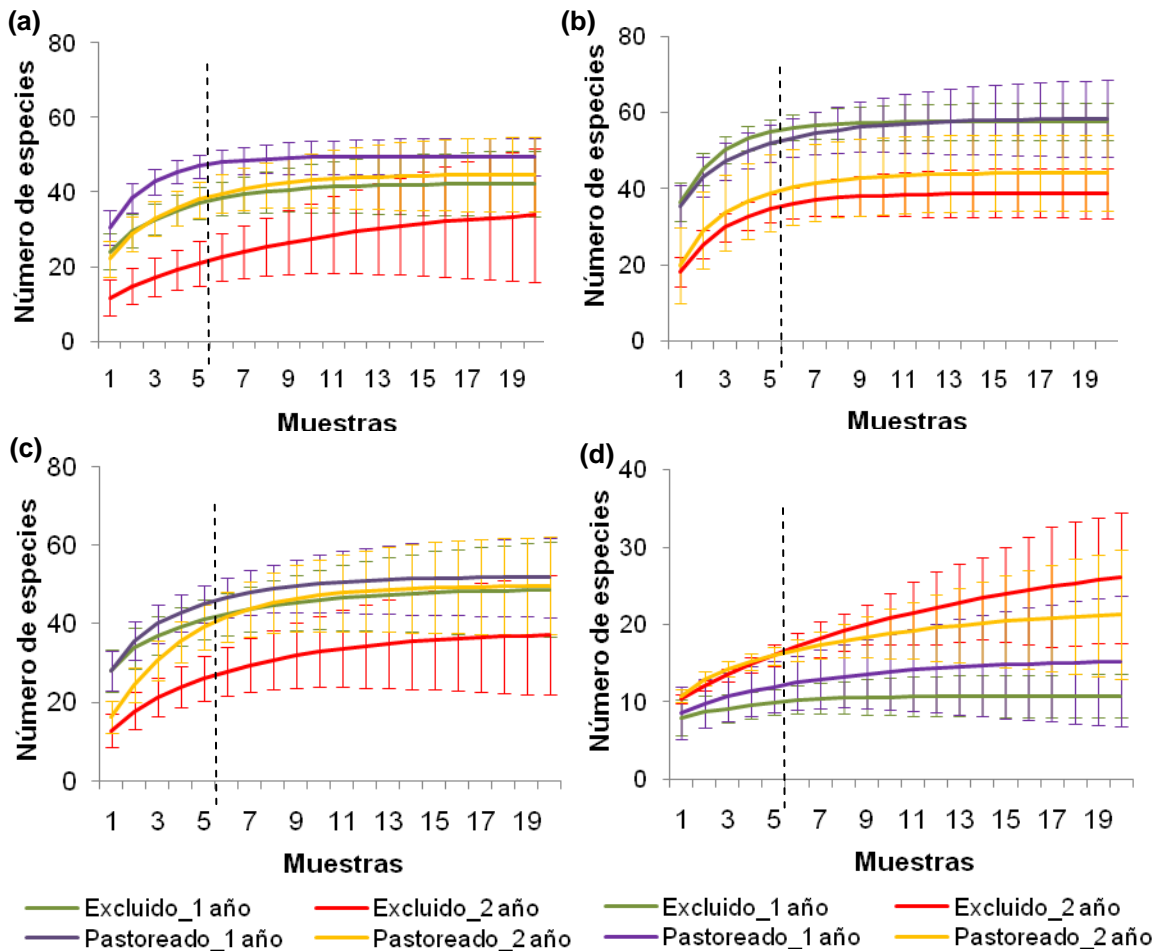


Figura 3.1: Curvas de acumulación de especies vegetales \pm IC (95%) relevadas a partir de la metodología de Braun-Blanquet modificada (Westhoff y Van der Maarel 1978) para los dos años de muestreo a lo largo de todo el gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. La línea punteada indica la riqueza calculada a partir de los muestreos realizados. **(a)** Alto; **(b)** Media Loma Alta; **(c)** Media Loma Baja; **(d)** Bajo.

Considerando la abundancia de las especies vegetales, *Echinochloa helodes* fue la especie dominante en el sitio excluido correspondiente a la posición alta del gradiente topográfico durante los dos años de muestreo (Fig. 3.2). En contraste, el sitio pastoreado mostro mayor abundancia de *Cynodon dactylon* y *Mimosa pigra* en el primer y segundo año, respectivamente (Fig. 3.2).

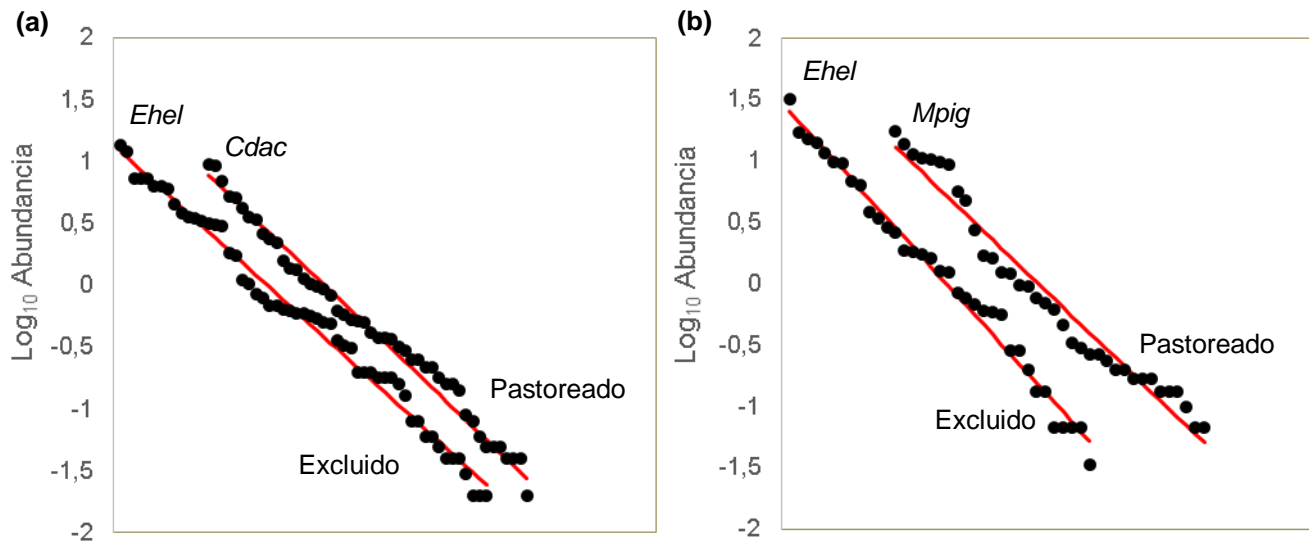


Figura 3.2: Curvas de rango-abundancia (utilizando la escala \log_{10}) para los sitios excluido y pastoreado correspondientes a la posición alta del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. Para cada sitio se obtuvieron dos gráficos correspondientes al primer **(a)** y segundo **(b)** año de muestreo. La curva roja indica el ajuste al modelo de serie geométrica (Prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrado; para todos los casos $p > 0,05$). Los acrónimos correspondientes a las especies se detallan en el Anexo B.

En la media loma alta, las especies con mayor abundancia en el primer año fueron *Polygonum hydropiperoides* var *hydropiperoides* y *Symphyotrichum squamatum*, mientras que durante el segundo año la mayor parte de la cobertura estuvo distribuida entre *Alternanthera philoxeroides*, *M. pigra*, *Echinochloa polystachya* var *polystachya* e *H. pernambucense* (Fig. 3.3). En el sitio pastoreado de esta parte del gradiente las especies de mayor abundancia para ambos años fueron *A. philoxeroides*, *Eleocharis* aff. *viridans* y *C. dactylon* (Fig. 3.3).

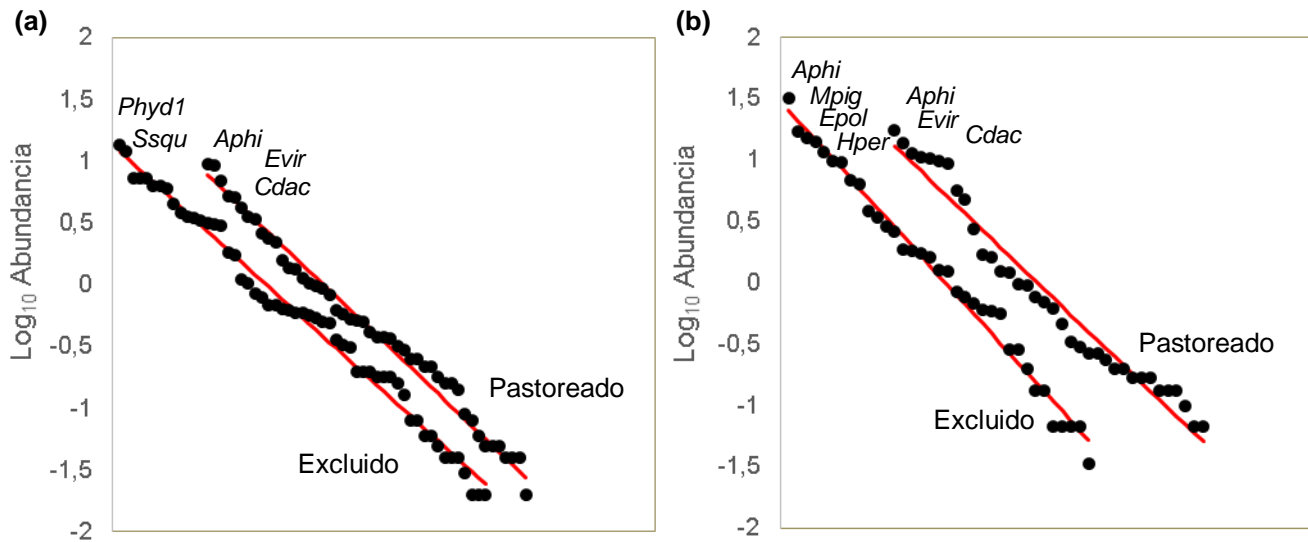


Figura 3.3: Curvas de rango-abundancia (utilizando la escala \log_{10}) para los sitios excluido y pastoreado correspondientes a la posición media loma alta del gradiente topográfico del Delta Medio del Río Paraná. Para cada sitio se obtuvieron dos gráficos correspondientes al primer **(a)** y segundo **(b)** año de muestreo. La curva roja indica el ajuste al modelo de serie geométrica (Prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrado; para todos los casos $p > 0,05$). Los acrónimos correspondientes a las especies se detallan en el Anexo B.

En la comunidad de la media loma baja, la especie dominante en ambos años fue *A. philoxeroides*, tanto para el sitio excluido como el pastoreado (Fig. 3.4). Asimismo, la abundancia de esta especie fue mayor durante el segundo año. En cuanto a la parte inferior del gradiente topográfico, la especie con mayor abundancia en el sitio excluido fue *Oplismenopsis najada*, la cual experimentó un aumento de su cobertura en el segundo año. Por su parte, *Enydra anagallis* y *Ludwigia* sp. fueron las especies acompañantes de mayor cobertura durante el primer y segundo año, respectivamente (Fig. 3.5). En el sitio pastoreado de esta comunidad, *Ludwigia* sp. resultó ser la especie más abundante para el primer y segundo año. Sin embargo durante el segundo año también aumentaron su abundancia *O. najada* y *E. anagallis* (Fig. 3.5b).

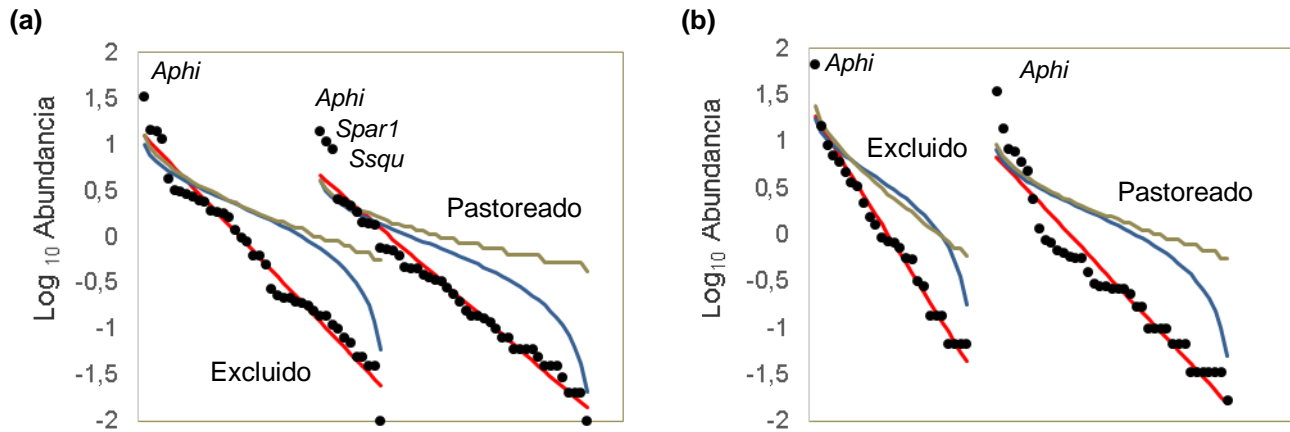


Figura 3.4: Curvas de rango-abundancia (utilizando la escala \log_{10}) para los sitios excluido y pastoreado correspondientes a la posición media loma baja del gradiente topográfico del Delta Medio del Río Paraná. Para cada sitio se obtuvieron dos gráficos correspondientes al primer **(a)** y segundo **(b)** año de muestreo. En todos los casos no hubo un buen ajuste a ninguno de los modelos presentados (Prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrado; $p < 0,05$). — Serie geométrica, — serie logarítmica, — vara partida. Los acrónimos correspondientes a las especies se detallan en el Anexo B.

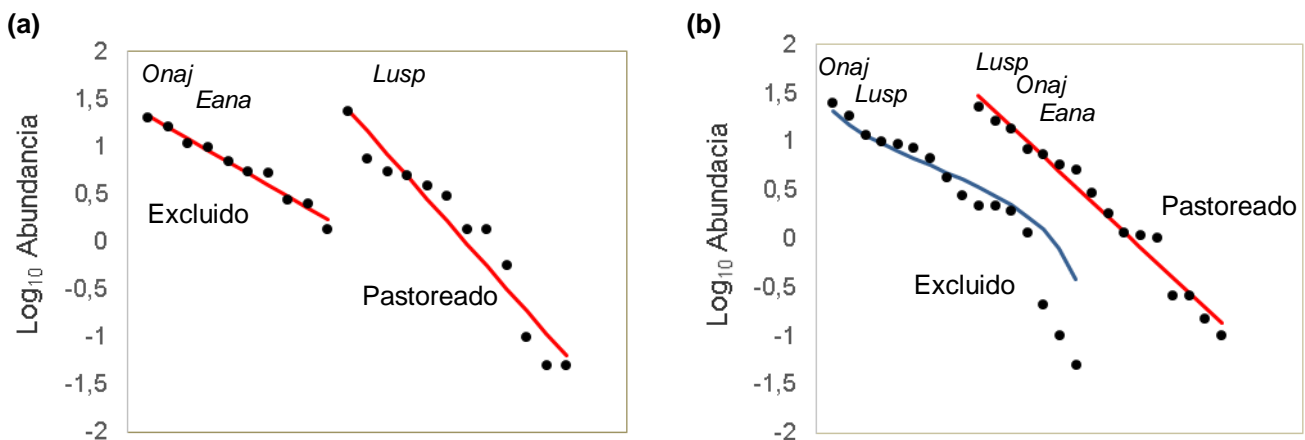


Figura 3.5: Curvas de rango-abundancia (utilizando la escala \log_{10}) para los sitios excluido y pastoreado correspondientes a la posición bajo del gradiente topográfico del Delta Medio del Río Paraná. Para cada sitio se obtuvieron dos gráficos correspondientes al primer **(a)** y segundo **(b)** años de muestreo. — indica el ajuste al modelo de serie geométrica (Prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrado; para todos los casos $p > 0,05$) y — al modelo de vara partida (Prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrado; $p < 0,05$). Los acrónimos correspondientes a las especies se detallan en el Anexo B.

Todos los casos estudiados, a excepción de la media loma baja, ajustaron a alguno de los modelos de abundancia mediante el no rechazo de la prueba de bondad de ajuste (Chi-cuadrado, $p > 0,05$). En este sentido, los sitios excluidos y pastoreados del alto (Fig. 3.2) y la media loma alta (Fig. 3.3), como el sitio pastoreado del bajo para ambos años (Fig. 3.5) y el excluido durante el primer año del bajo (Fig. 3.5a) mostraron buen ajuste al modelo de serie geométrica. Según este modelo, solo unas pocas especies son dominantes y las restantes son raras, indicando una comunidad poco equitativa. En el caso de la media loma baja, a pesar de que las comunidades del sitio pastoreado y excluido no ajustaron a ninguno de los tres modelos, puede observarse que en particular *A. philoxeroides* es la especie de mayor abundancia (Fig. 3.4). Por otro lado, el sitio excluido del bajo para el segundo año fue el único que mostró un buen ajuste al modelo de vara partida (Chi-cuadrado, $p > 0,05$), indicando que todas las especies presentan abundancias similares debido al reparto del nicho en trozos al azar (Fig. 3.5b).

El modelo obtenido para la riqueza de especies mostró que los sitios excluidos presentaron un número de especies significativamente menor respecto a los pastoreados a partir del verano del 2014, es decir luego de 16 meses de exclusión (Fig. 3.6). Para este modelo no fue posible observar los efectos principales debido a que la interacción tratamiento*tiempo resultó significativa ($F = 2,69$; $p = 0,0006$). Por el contrario, la diversidad de especies no mostro diferencias significativas entre los sitios excluidos y pastoreados ($F = 2,67$; $p = 0,11$) pero si entre algunos meses de muestreo ($F = 18,79$; $p < 0,0001$); generalmente los meses correspondientes a una misma estación resultaron ser más similares respecto a meses de estaciones diferentes (Fig. 3.7).

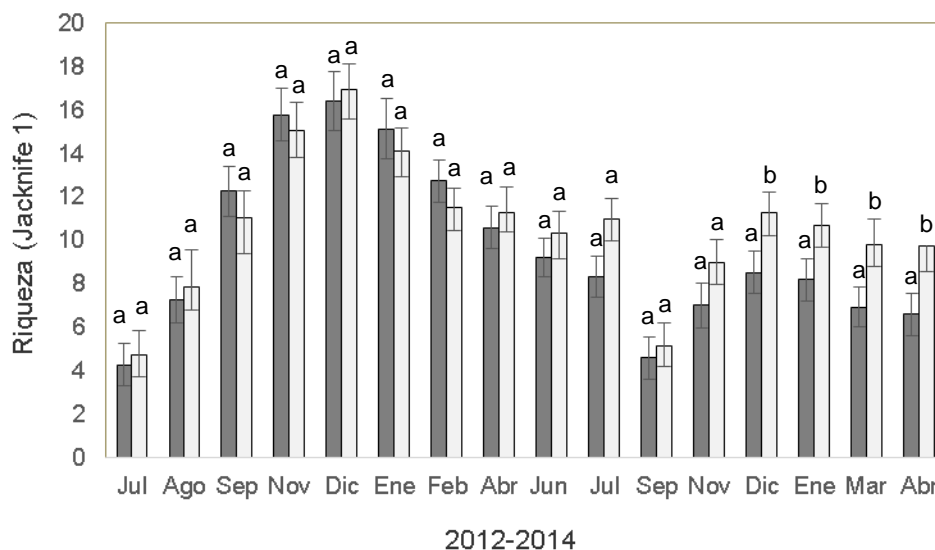


Figura 3.6: Riqueza de especies vegetales obtenida para los sitios excluidos (barras grises) y pastoreados (barras blancas) correspondientes a los sitios altos del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. Las comparaciones múltiples de DGC indican, con letras distintas, medias significativamente diferentes ($p < 0,05$) entre tratamientos correspondientes a una misma fecha.

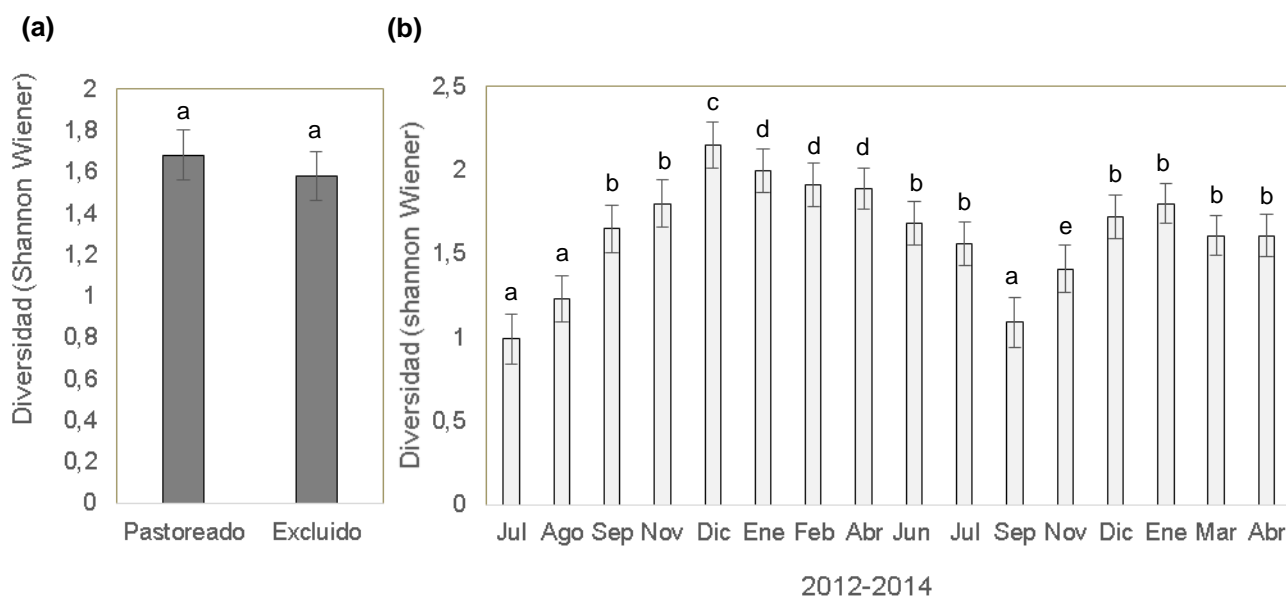


Figura 3.7: Diversidad de especies vegetales obtenida para los sitios excluidos y pastoreados **(a)** y para las distintas fechas de muestreo **(b)**, correspondientes a los sitios altos del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. Las comparaciones múltiples de DGC indican, con letras distintas, medias significativamente diferentes ($p < 0,05$).

Para el caso del sitio bajo del gradiente topográfico, tanto la riqueza como la diversidad de especies fueron significativamente superiores únicamente en diciembre de 2013 para el sitio pastoreado y en marzo de 2014 para el excluido. Si bien ambos parámetros no muestran una tendencia clara de cambio, cuando la riqueza aumenta significativamente también lo hace la diversidad (Figs. 3.8 y 3.9). En los dos modelos no pudieron observarse los efectos principales debido a que la interacción entre el tratamiento y el tiempo resultó significativa (Riqueza: $F= 11,82$, $p< 0,0001$; Diversidad: $F= 16,79$, $p< 0,0001$).

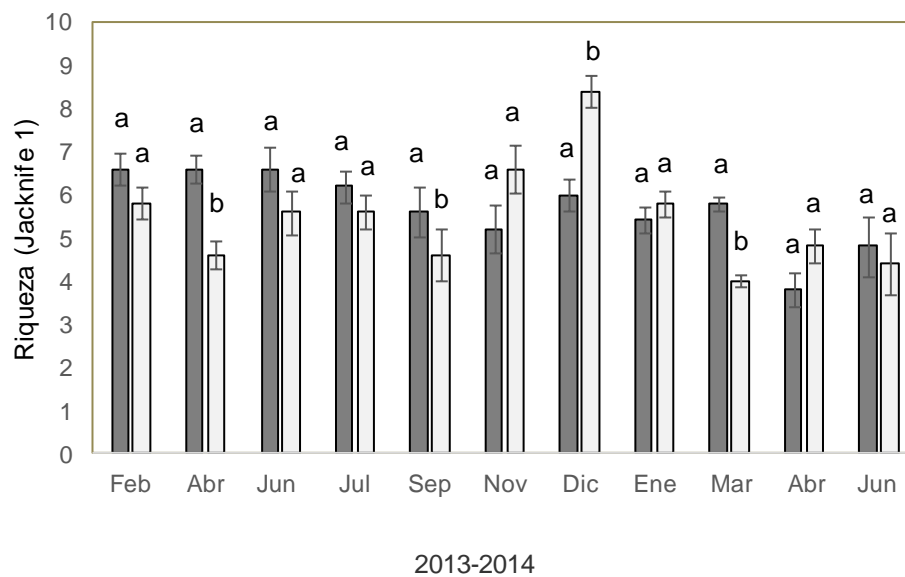


Figura 3.8: Riqueza de especies vegetales obtenida para el sitio excluido (barras grises) y pastoreado (barras blancas) correspondientes al sitio bajo del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. Las comparaciones múltiples de DGC indican, con letras distintas, diferencias significativas ($p< 0,05$) entre tratamientos correspondientes a una misma fecha.

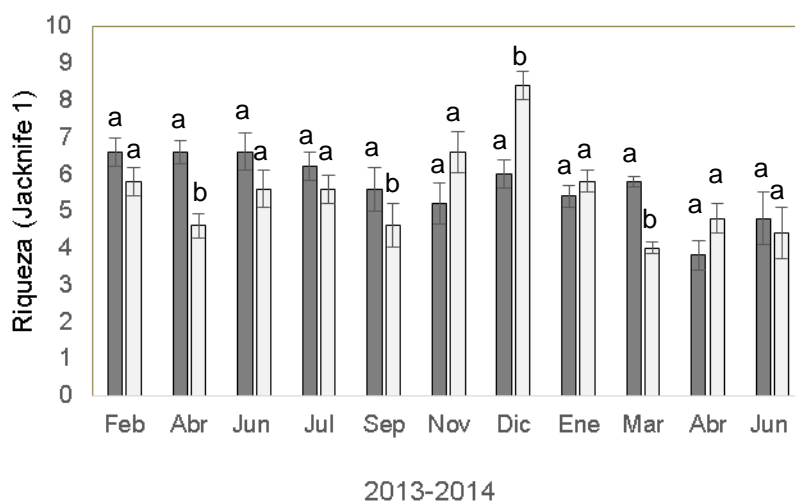


Figura 3.9: Diversidad de especies vegetales obtenida para el sitio excluido (barras grises) y pastoreado (barras blancas) correspondientes al gradiente topográfico bajo en el Delta Medio del Río Paraná. Las comparaciones múltiples de DGC indican, con letras distintas, medias significativamente diferentes ($p < 0,05$) entre tratamientos correspondientes a una misma fecha

El análisis de componentes principales (PCA) mostró un ordenamiento de las parcelas bajo los dos tratamientos a lo largo del tiempo. Para la posición alta del gradiente topográfico, los dos primeros componentes del PCA explicaron el 53,7% de la varianza total (41,2% y 12,5%, para el componente 1 y 2 respectivamente) (Figura 3.10). Hacia valores positivos del primer componente se ordenaron las parcelas pastoreadas con una alta cobertura de *C. dactylon* ($r = 0,86$), mientras que hacia los valores negativos lo hicieron las parcelas con exclusión al mismo y asociadas a las especies *E. helodes* ($r = -0,88$) y *Mikania micrantha* ($r = -0,89$) (Fig. 3.10). Las excepciones a esto fueron las parcelas excluidas a la ganadería con centroides 1, 2 y 3, los cuales se asemejaron a las parcelas pastoreadas. En el segundo componente se observan las trayectorias de las parcelas correspondientes a ambos tratamientos, ordenándose hacia los valores positivos las parcelas asociadas a *Baccharis salicifolia* ($r = 0,81$) y hacia valores negativos aquellas con alta cobertura de *Setaria parviflora* ($r = -0,68$) (Fig. 3.10).

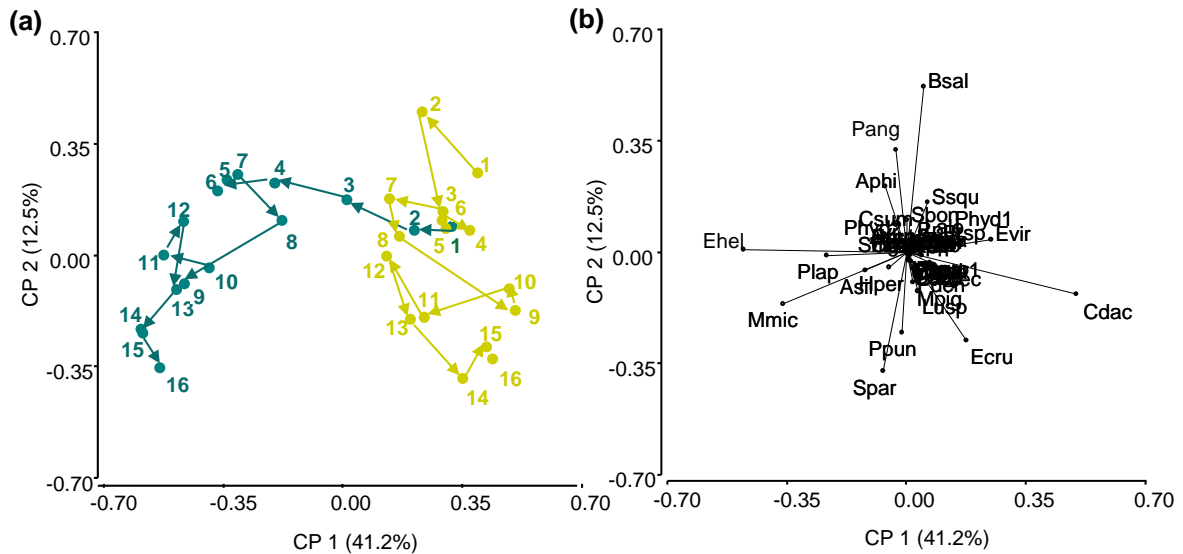


Figura 3.10: Análisis de Componentes Principales de las parcelas agrupadas por centroides, correspondientes a los censos de vegetación realizados en cada campaña **(a)**, y en función de la abundancia de las especies vegetales **(b)** de la posición alta del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. Las flechas muestran la evolución temporal desde julio 2012 hasta abril 2014. En verde se indica la tendencia de las parcelas con exclusión y en amarillo las sometidas a pastoreo. Los acrónimos correspondientes a las especies se detallan en el Anexo B.

En la media loma alta, el primer componente explicó el 21,0% de la varianza total mientras que el segundo el 16,6% de la misma (Fig. 3.11). A su vez, el primer componente permitió separar, por un lado, las parcelas pastoreadas caracterizadas por *C. dactylon* ($r= 0,66$) y *Eleocharis aff. viridans* ($r= 0,87$) y por otro, las parcelas excluidas al ganado asociadas a *H. pernambucense* ($r= -0,78$), *Vigna luteola* ($r= -0,66$) y *M. micrantha* ($r= -0,84$) (Fig. 3.11). En las parcelas pastoreadas no hubo una trayectoria clara de las mismas a lo largo del tiempo mientras que dentro de las excluidas se diferencian a lo largo del primer componente las parcelas correspondientes a la primera primavera y el primer verano (centroides 3, 4, 5 y 6) y a lo largo del segundo componente muestreos de otoño e invierno (parcelas con centroides 1,2, 8, 9 y 10) y los muestreos correspondientes al segundo año de muestreo (Fig. 3.11).

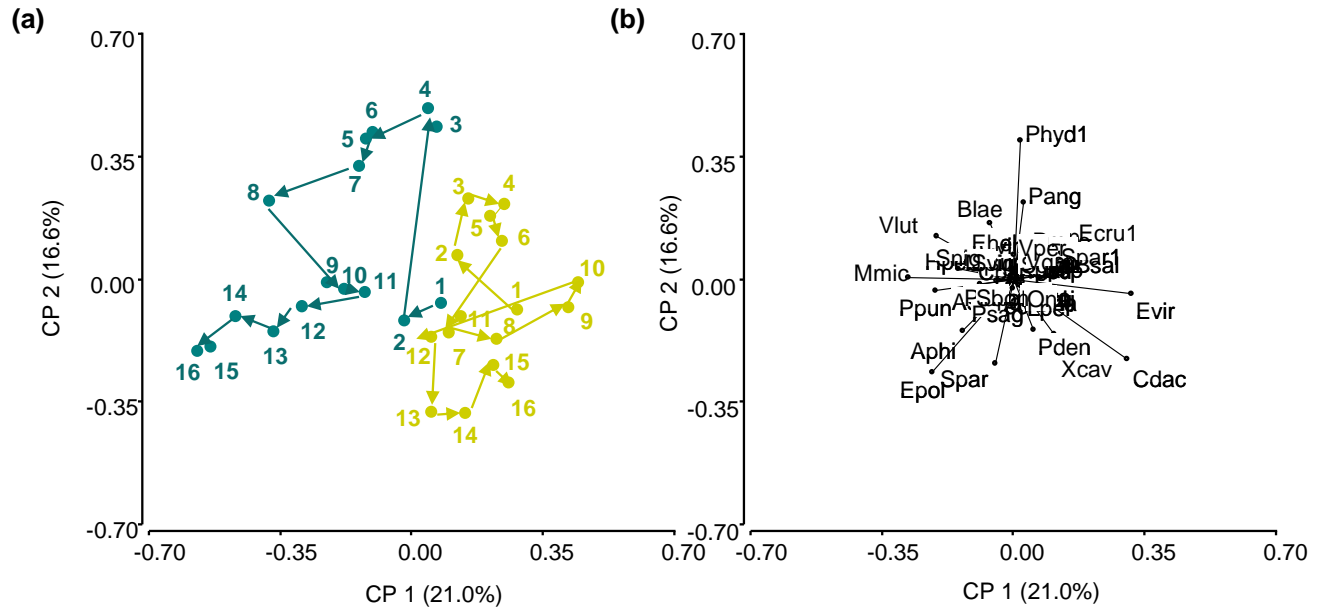


Figura 3.11: Análisis de Componentes Principales de las parcelas agrupadas por centroides, correspondientes a los censos de vegetación realizados en cada campaña **(a)**, y en función de la abundancia de las especies vegetales **(b)** de la posición de media loma alta del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. Las flechas muestran la evolución temporal desde julio 2012 hasta abril 2014. En verde se indica la tendencia de las parcelas con exclusión y en amarillo las sometidas a pastoreo. Los acrónimos correspondientes a las especies se detallan en el Anexo B.

Para la media loma baja, los dos primeros componentes del análisis multivariado explicaron el 47,1% de la variabilidad total (Fig. 3.12) y se destacaron en el primer componente las especies *A. philoxeroides* ($r = -0,77$) y *Stellaria parva* ($r = 0,89$) y en el componente 2 *S. squamatum* ($r = 0,74$) y *Phalaris angusta* ($r = -0,71$). En relación con las parcelas, el primer componente mostró una trayectoria de la evolución temporal de aquellas excluidas al pastoreo (Fig. 3.12). Asimismo, este componente también permitió separar las parcelas correspondientes al primer y segundo año de muestreo (Fig. 3.12). El segundo eje discriminó las parcelas con exclusión ganadera de las que permanecieron bajo pastoreo, a excepción de aquellas con centroide 2, 3 y 11 de los sitios pastoreados.

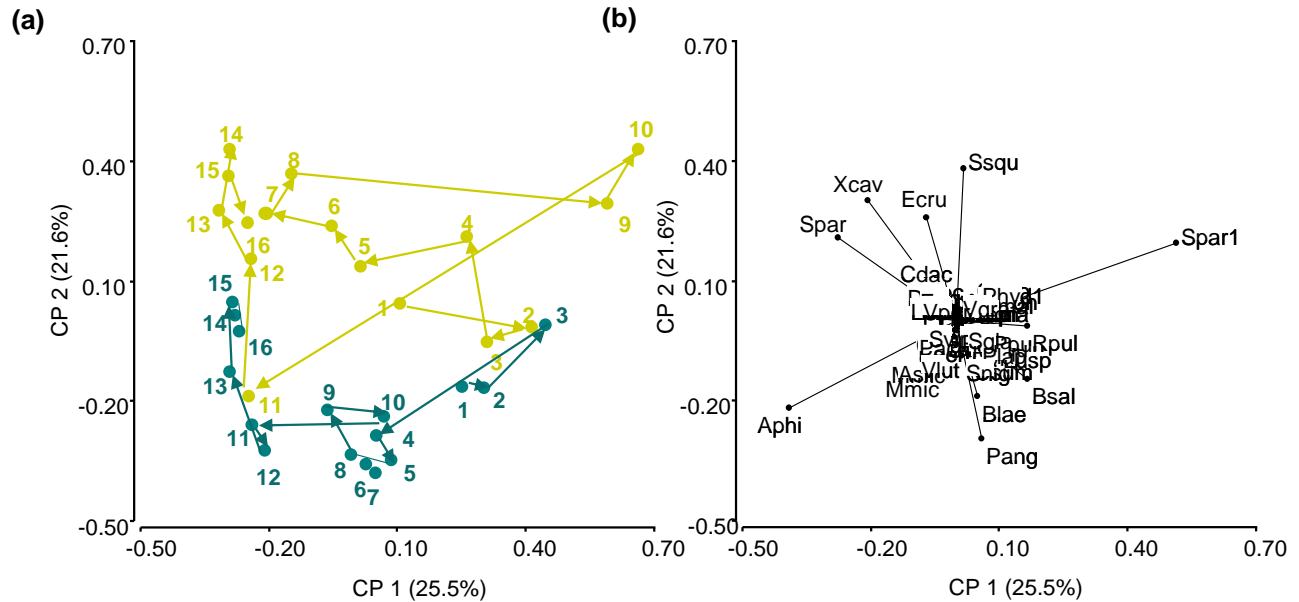


Figura 3.12: Análisis de Componentes Principales de las parcelas agrupadas por centroides, correspondientes a los censos de vegetación realizados en cada campaña **(a)**, y en función de la abundancia de las especies vegetales **(b)** de la posición de la media loma baja del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. Las flechas muestran la evolución temporal desde julio 2012 hasta abril 2014. En verde se indica la tendencia de las parcelas con exclusión y en amarillo las sometidas a pastoreo. Los acrónimos correspondientes a las especies se detallan en el Anexo B.

Los dos primeros componentes del PCA correspondiente a la posición baja del gradiente topográfico explicaron el 61,6% de la variabilidad total (40,2% para el primer componente y 21,4% para el segundo) (Fig. 3.13). Para este análisis no se observó una separación clara de las parcelas pastoreadas y excluidas al ganado. Sin embargo, a lo largo del primer componente pudo distinguirse una evolución temporal correspondiente a las parcelas bajo pastoreo y a lo largo del segundo componente la de las parcelas excluidas (Fig. 3.13). En este sentido, hacia los valores positivos del primer componente se encuentran las parcelas asociadas a *Myriophyllum aquaticum* ($r= 0,75$) y *Ludwigia* sp. ($r= 0,78$) y hacia los valores negativos aquellas con alta cobertura de *O. najada* ($r= -0,77$).

En cuanto al segundo componente, la especie con mayor correlación fue *E. anagallis* ($r=0,97$).

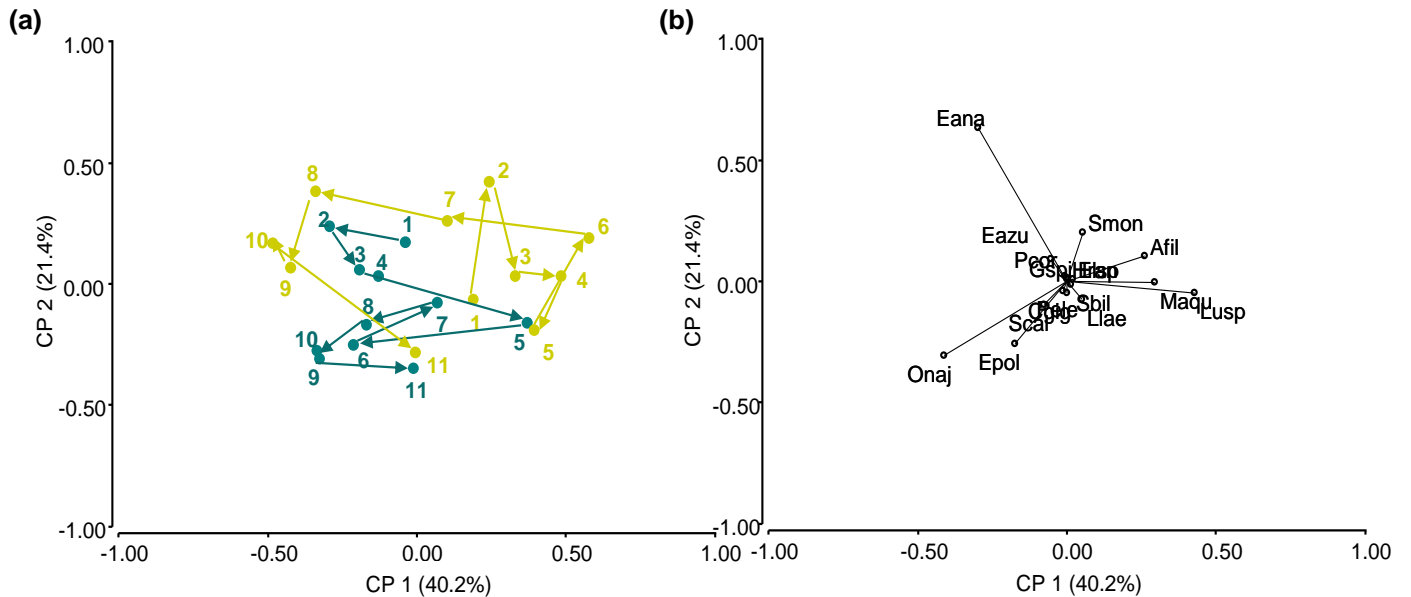


Figura 3.13: Análisis de Componentes Principales de las parcelas agrupadas por centroides, correspondientes a los censos de vegetación realizados en cada campaña (a), y en función de la abundancia de las especies vegetales (b) de la posición baja del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. Las flechas muestran la evolución temporal desde febrero 2013 hasta junio 2014. En verde se indica la tendencia de las parcelas con exclusión y en amarillo las sometidas a pastoreo. Los acrónimos correspondientes a las especies se detallan en el Anexo B.

Finalmente, en todos los sitios excluidos de las partes más altas del gradiente topográfico se registró un menor porcentaje de cobertura de suelo desnudo con respecto a los sitios pastoreados (Figs. 3.14 a-c). Asimismo, para el bajo se observó que el área pastoreada presentó un mayor porcentaje de agua libre que el área excluida (Fig. 3.14d). Para todos los casos no se registró suelo desnudo ni agua libre sobre los sitios excluidos

en los últimos meses de muestreo mientras que sobre los sitios pastoreados los porcentajes variaron a lo largo del estudio.

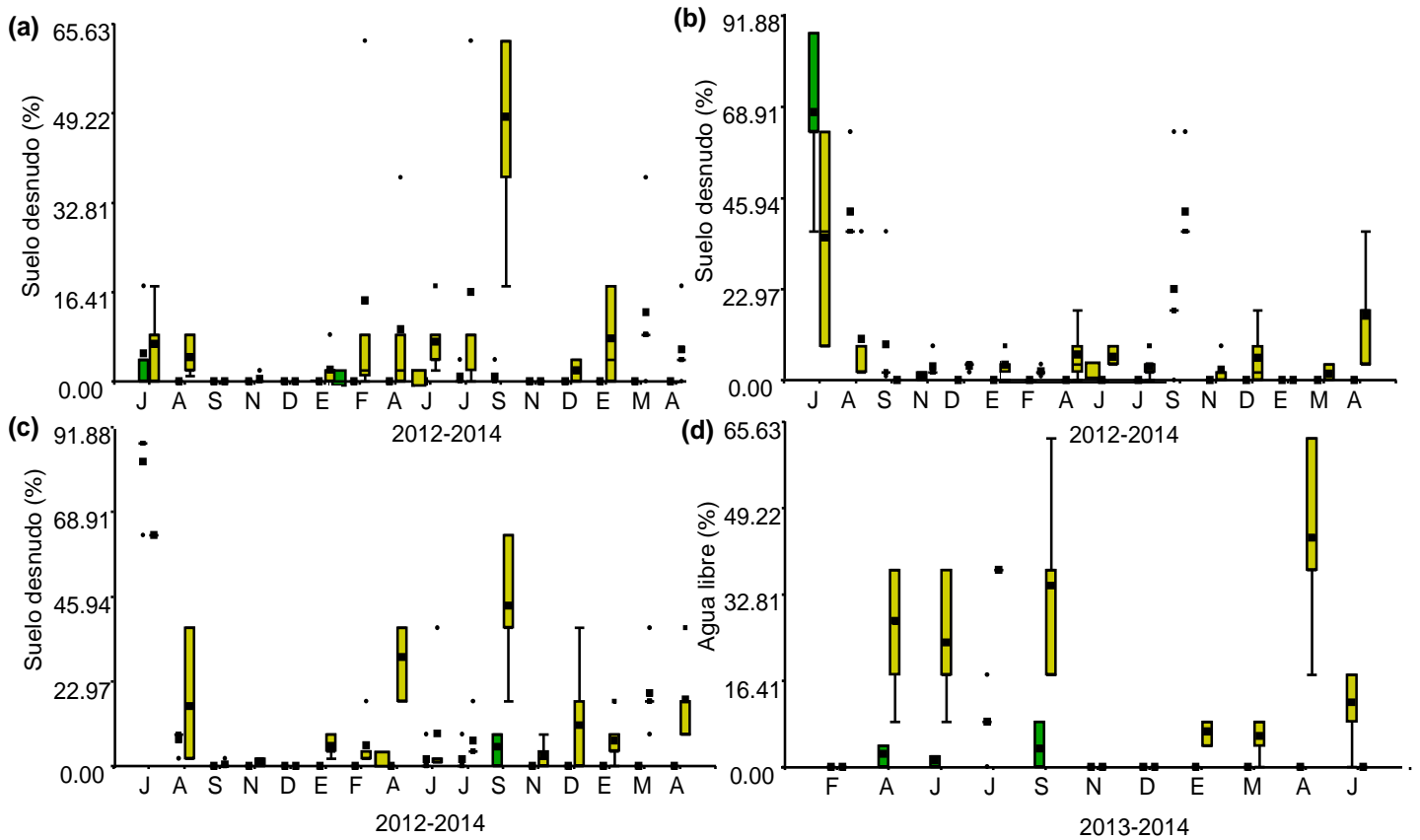


Figura 3.14: Porcentaje de cobertura del suelo desnudo y agua libre para las distintas posiciones del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná para todas las fechas de muestreo. Suelo desnudo: **(a)** Alto, **(b)** media loma alta y **(c)** media loma baja; agua libre: **(d)** bajo. Sitios pastoreados: cajas amarillas; Sitios excluidos al ganado: cajas verdes.

3.5.2 Cambios funcionales en la vegetación

Los sitios excluidos presentaron una biomasa tanto verde como seca así como una producción de broza significativamente mayores ($p < 0,05$) respecto a los sitios pastoreados. Para los tres modelos, la interacción entre el tratamiento y la estación resultó ser significativa, motivo por el cual no pudieron observarse los efectos simples

(Biomasa verde: $p < 0,001$; Biomasa seca: $p = 0,0057$; Broza: $p < 0,001$). Sin embargo, el efecto combinado de ambas variables mostró que las diferencias entre ambas biomásas y la producción de broza fueron significativamente superiores a partir del primer verano ($p < 0,05$ para los tres casos), es decir con un tiempo de exclusión de 7-8 meses. Asimismo, a partir de ese momento, los sitios excluidos presentaron valores significativamente mayores ($p < 0,05$) respecto a los sitios pastoreados además de acentuarse las diferencias entre tratamientos (Fig. 3.15).

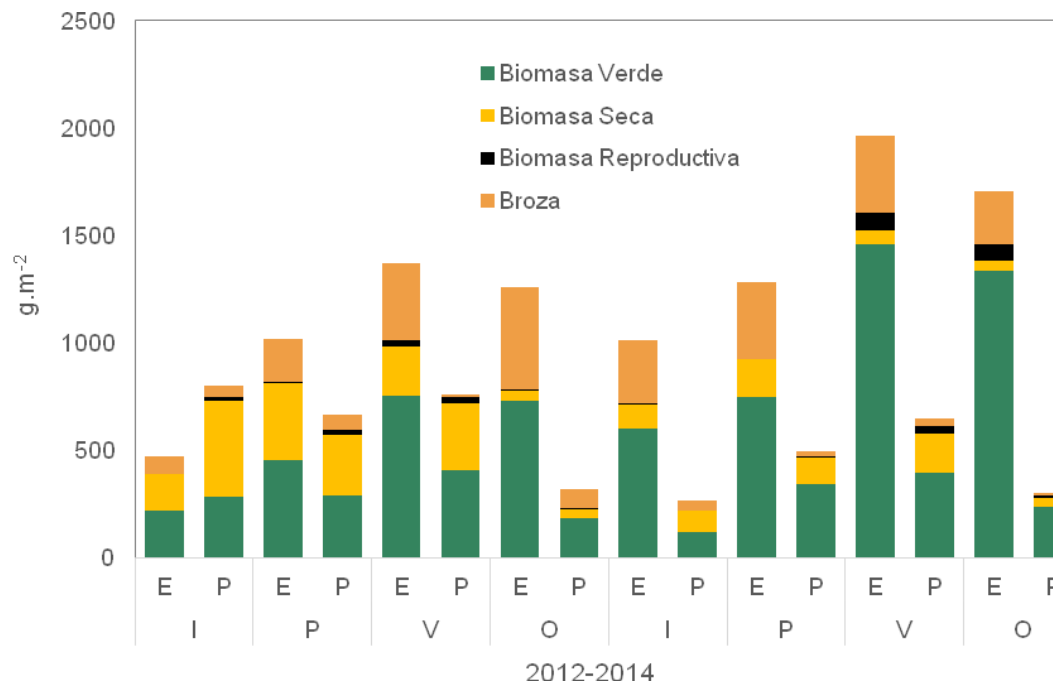


Figura 3.15: Biomasa aérea verde, seca y reproductiva y contenido de broza (expresada en g.m^{-2}) para los sitios pastoreados (P) y excluidos a la ganadería (E) resultantes de los modelos que consideraron las tres posiciones más altas del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. Se muestran los resultados obtenidos para las cuatro estaciones del año de los dos años de muestreo.

La biomasa reproductiva no presentó diferencias entre los sitios pastoreados y excluidos ($p > 0,05$) para ninguna de las estaciones de los dos años de muestreo (Fig.

3.15). Finalmente, la biomasa total de la posición baja del gradiente topográfico fue significativamente superior en el sitio excluido ($p < 0,05$; Fig. 3.16). Para este último caso se evaluó directamente el efecto del tratamiento ya que la interacción del modelo resultó no significativa ($p > 0,05$).

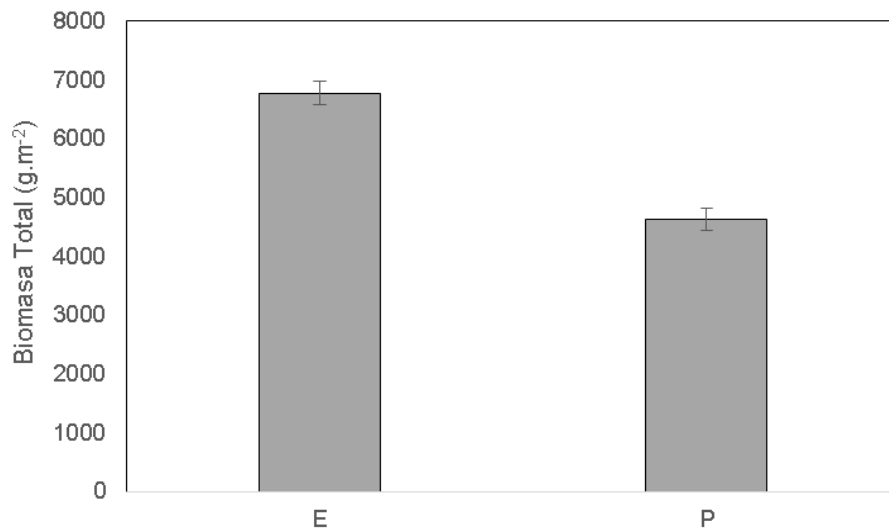


Figura 3.16: Biomasa aérea total (g.m^{-2}) para el sitio pastoreado (P) y excluido a la ganadería (E), correspondiente a la posición baja del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná. Ambos tratamientos mostraron diferencias significativas ($p < 0,05$).

En la posición alta del gradiente topográfico las principales especies forrajeras con mayor representación fueron *E. helodes* y *P. angusta*. Como se observa en la figura 3.17, las diferencias en la biomasa aérea verde y seca de *E. helodes* entre el sitio excluido y pastoreado (Fig. 3.17a y b) se acentuaron luego de 17 meses de exclusión (diciembre de 2013), mostrando una diferencia de $894,3 \text{ g.m}^{-2}$ y de $273,5 \text{ g.m}^{-2}$ para la biomasa verde y seca, respectivamente.

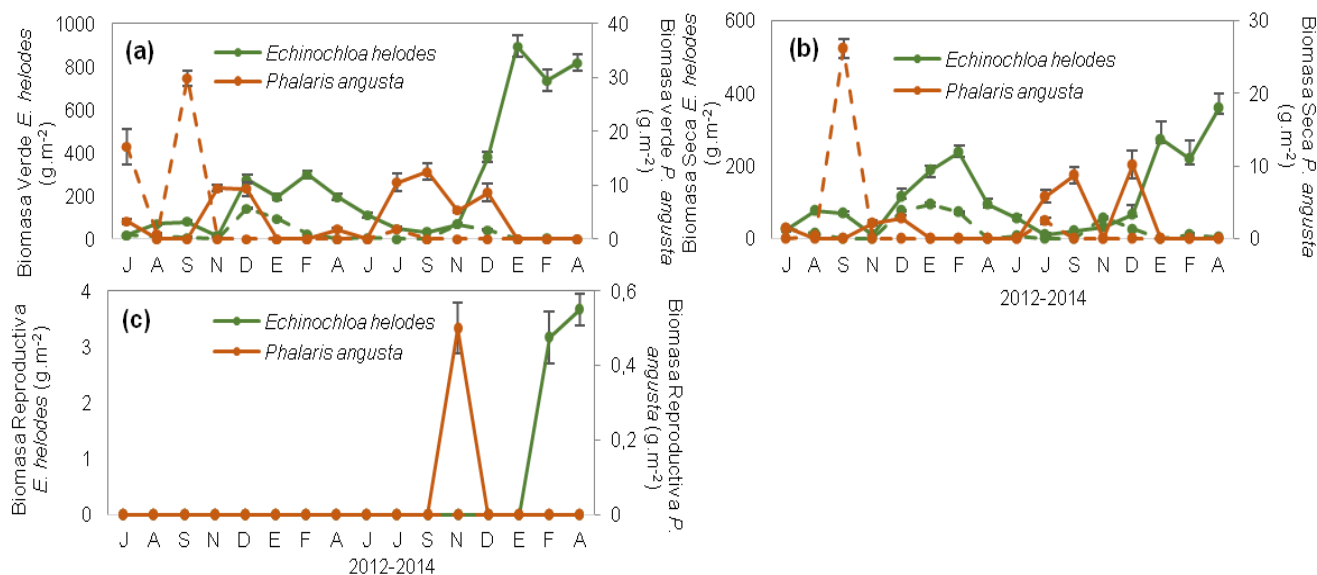


Figura 3.17: Biomasa aérea verde (a), seca (b) y reproductiva (c) correspondiente a las especies forrajeras principales de mayor representatividad en los sitios pastoreado (líneas punteadas) y excluido al ganado (líneas continuas) de la posición alta del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná.

Asimismo, para esta especie la biomasa reproductiva también presenta valores muy superiores en el sitio excluido durante el segundo verano (febrero 2014). En cuanto a *P. angusta*, solo se pudo cosechar biomasa de la misma en los meses de invierno y primavera y las diferencias observadas entre tratamientos fueron bastante menores respecto a lo observado en *E. helodes* (Fig. 3.17). En esta posición del gradiente se observaron tres especies forrajeras secundarias de importancia: *A. philoxeroides*, *Setaria parviflora* y *C. datylon* (Fig. 3.18).

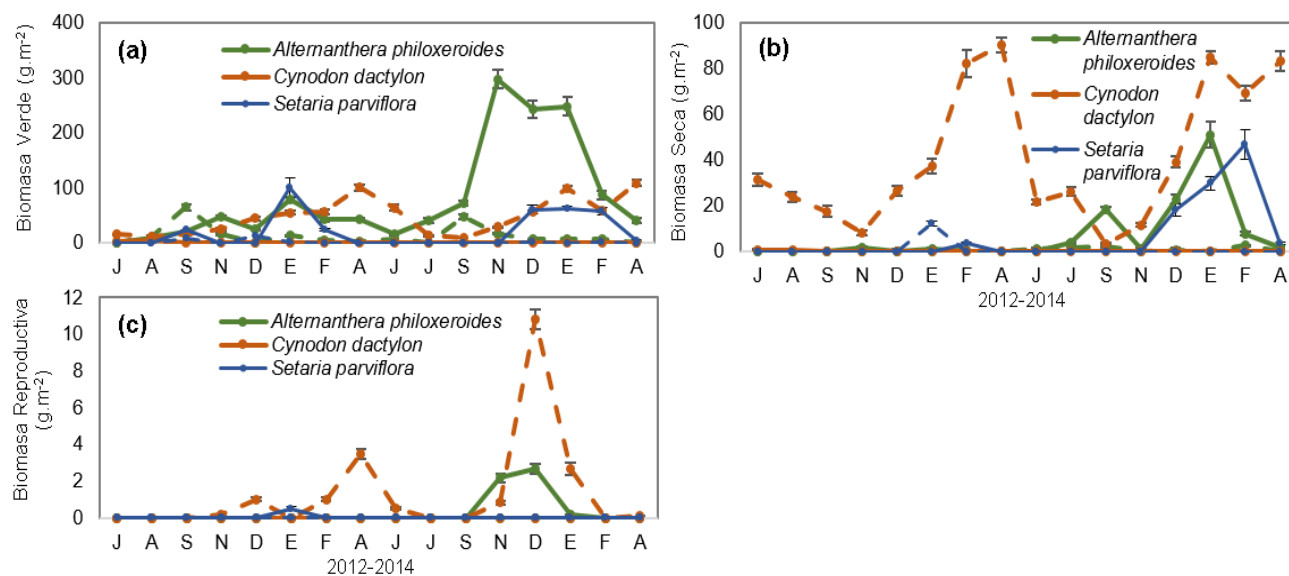


Figura 3.18: Biomasa aérea verde (a), seca (b) y reproductiva (c) correspondiente a las especies forrajeras secundarias de mayor representatividad en los sitios pastoreado (líneas punteadas) y excluido al ganado (líneas continuas) de la posición alta del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná.

Tanto *A. philoxeroides* como *S. parviflora* presentaron una biomasa mayor en el sitio excluido de esta parte del gradiente, principalmente durante los meses de mayor productividad de las mismas (primavera-verano). En particular, *A. philoxeroides* mostró grandes diferencias entre tratamientos para los tres tipos de biomasa durante la primavera y verano correspondientes al segundo año de muestreo. En contraste, *C. dactylon* presentó una biomasa superior en el sitio pastoreado en todos los muestreos pero con mayores diferencias en alguno de los meses de verano para los tres tipos de biomasa estudiados (Fig. 3.18).

Para la media loma alta las especies forrajeras principales fueron *H. pernambucense* y *P. angusta*. Ambas especies presentaron una biomasa aérea verde y seca superior en el sitio excluido que en el pastoreado (Figs. 3.19a y b). En particular, las mayores diferencias fueron observadas para *H. pernambucense*. Para esta especie, la biomasa aérea verde

fue muy superior en el sitio excluido durante el verano del 2014, luego de un año y medio de exclusión (Fig. 3.19a). La biomasa seca también presentó valores más altos en el sitio excluido, excepto en enero de 2013 (Fig. 3.19b). La producción de biomasa reproductiva de las forrajeras principales fue mayor en el sitio excluido, en particular la de *P. angusta* durante la primavera (Fig. 3.19c). Cabe destacar que para *H. pernambucense* no llegó a registrarse en ningún momento biomasa de flores en el sitio pastoreado mientras que para el excluido se obtuvieron datos durante el segundo verano muestreado (Fig. 3.19c).

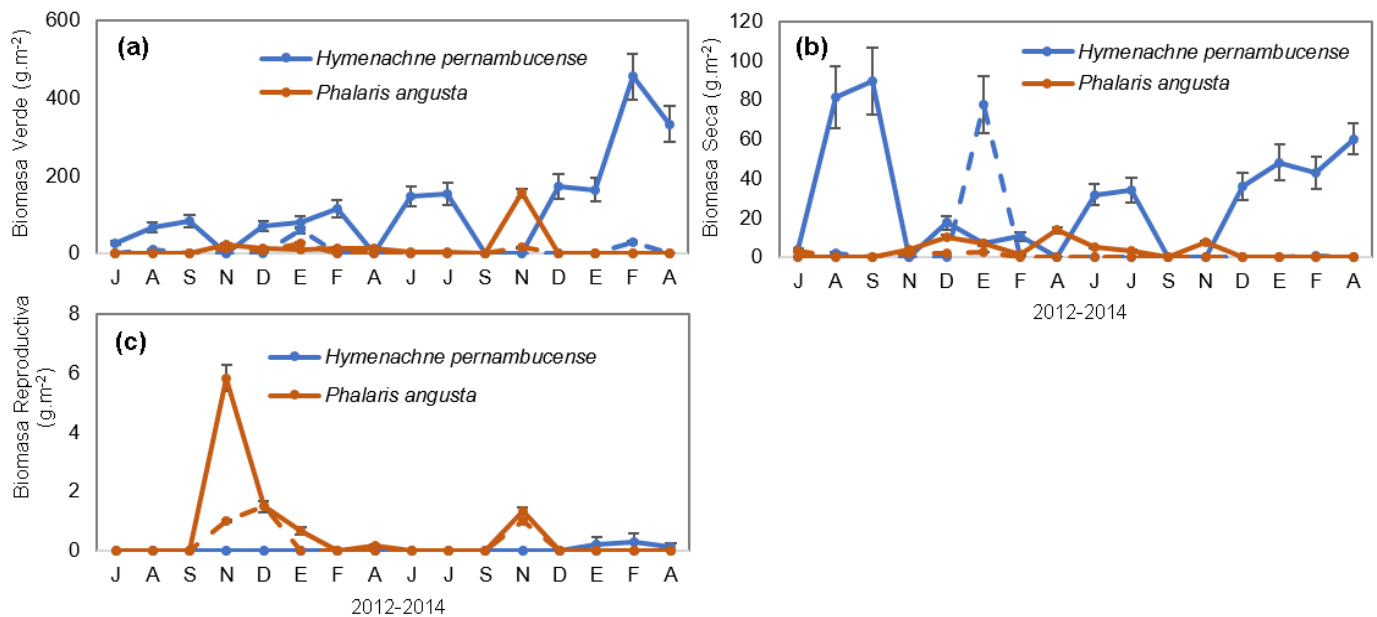


Figura 3.19: Biomasa aérea verde (a), seca (b) y reproductiva (c) correspondiente a las especies forrajeras principales de mayor representatividad en los sitios pastoreado (líneas punteadas) y excluido al ganado (líneas continuas) de la posición media loma alta del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná.

Considerando las especies forrajeras secundarias de la media loma alta dentro del sitio pastoreado, se puede destacar la elevada producción de biomasa aérea verde, seca y reproductiva de *C. dactylon*, principalmente en el período que va desde fines de primavera a principios de otoño (Fig. 3.20).

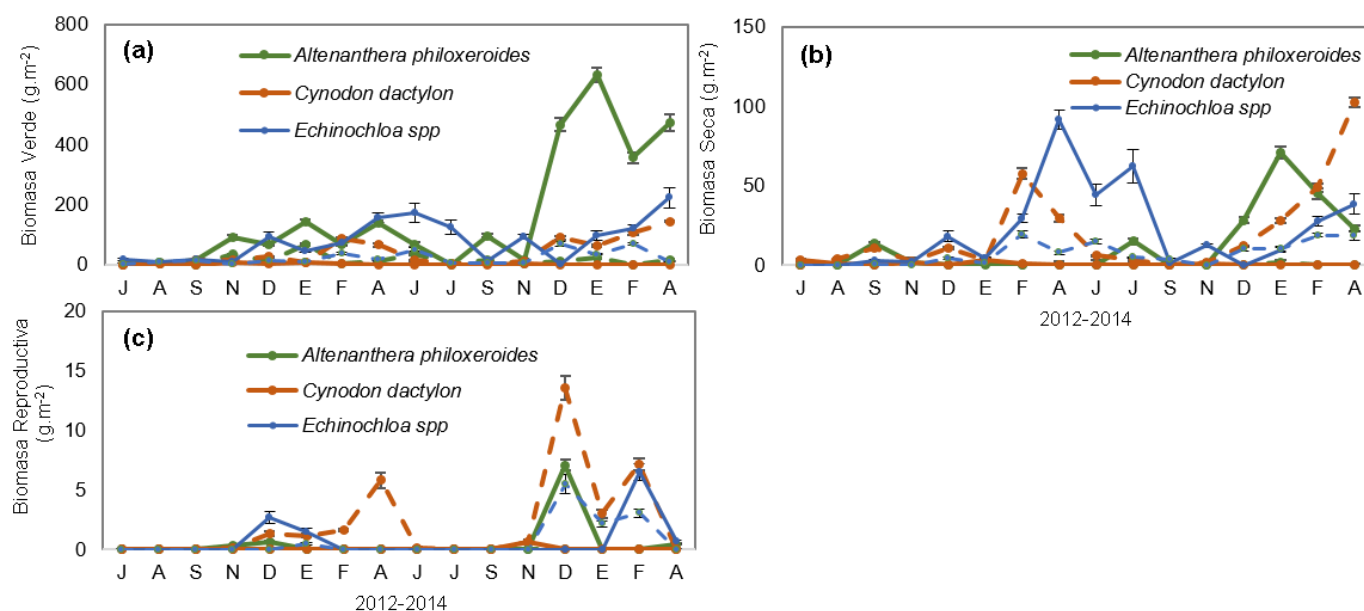


Figura 3.20: Biomasa aérea verde (a), seca (b) y reproductiva (c) correspondiente a las especies forrajeras secundarias de mayor representatividad en los sitios pastoreado (líneas punteadas) y excluido al ganado (líneas continuas) de la posición de media loma alta del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná.

El sitio excluido presentó, por su parte, una mayor biomasa de *A. philoxeroides* y de *Echinochloa* spp. (Fig. 3.20). Para *A. philoxeroides* las mayores diferencias fueron registradas para los tres tipos de biomasa durante el verano del 2014 mientras que para *Echinochloa* spp. (representada por la sumatoria de la biomasa de *E. crus-galli*, *E. crus-pavonis* y *E. polystachya* var *polystachya*) se observaron diferencias en distintos momentos del período analizado (Fig. 3.20).

Para la media loma baja, en función de su cobertura y calidad forrajera, *P. angusta* fue considerada como especie forrajera principal mientras que *A. philoxeroides*, *S. parviflora* y *E. crus-galli* fueron consideradas secundarias. Es importante destacar que de las especies mencionadas, la que tuvo una mayor representación tanto en el sitio excluido como pastoreado fue *A. philoxeroides*. Por su parte, *P. angusta* presentó los mayores

valores de biomasa verde y seca en el sitio excluido, excepto en junio de 2013 (Fig. 3.21a y b).

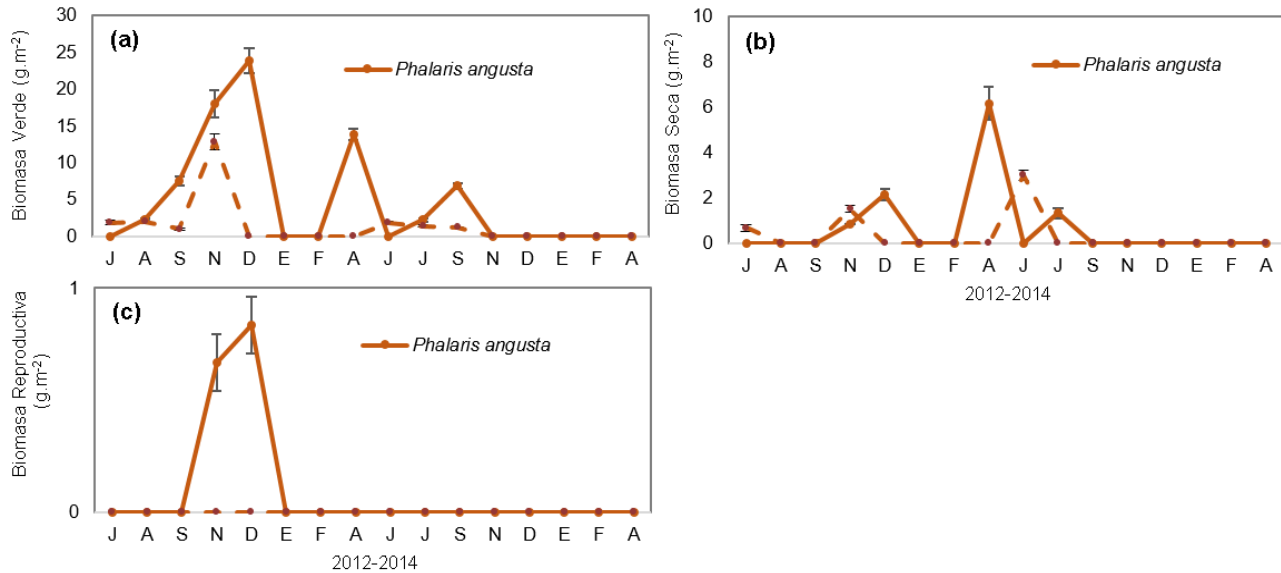


Figura 3.21: Biomasa aérea verde (a), seca (b) y reproductiva (c) correspondiente a las especies forrajeras principales de mayor representatividad en los sitios pastoreado (líneas punteadas) y excluido al ganado (líneas continuas) de la posición de media loma baja del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná.

Con respecto a la biomasa reproductiva de esta especie, solo se registraron en el sitio excluido flores durante la primavera de 2012 (Fig. 3.21c). Sin embargo, los valores registrados para esta especie son bajos comparados con los obtenidos para las especies forrajeras secundarias, particularmente para *A. philoxeroides*. Esta especie, no solo presento una biomasa verde superior en el sitio excluido, sino que a medida que aumentaba el tiempo de exclusión estas diferencias se acentuaron, llegando a ser de 1030,68 g.m⁻² durante el verano de 2014 (Fig. 3.22a).

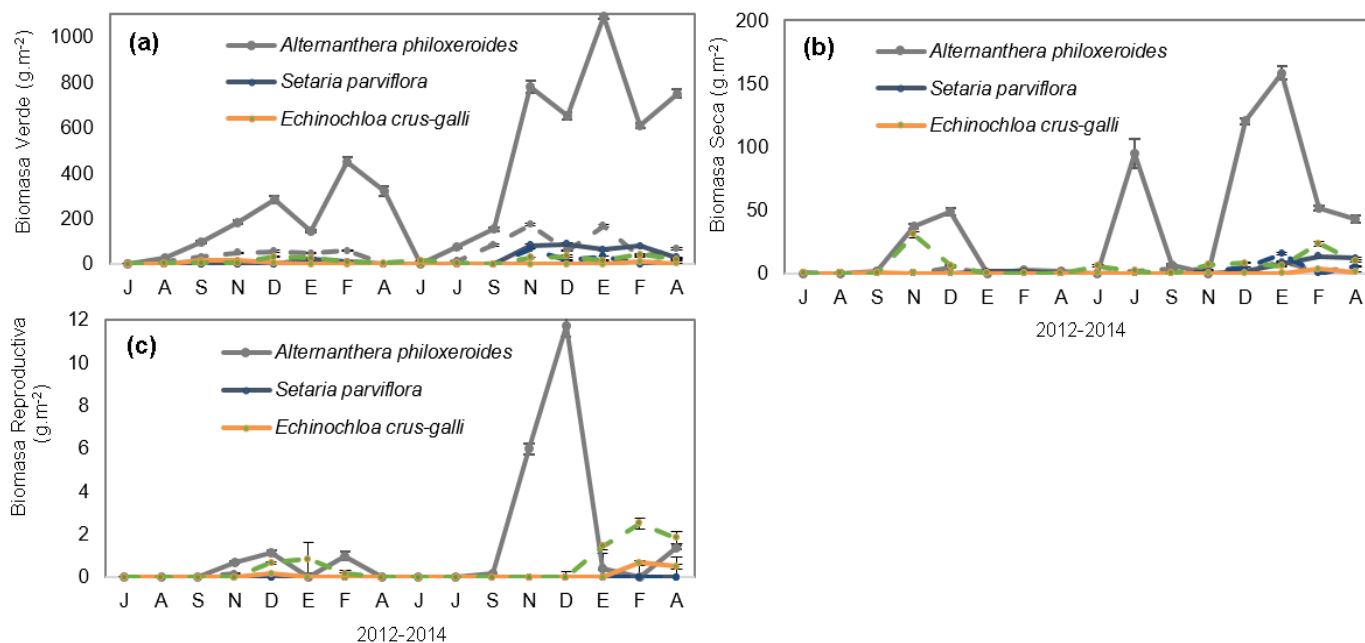


Figura 3.22: Biomasa aérea verde (a), seca (b) y reproductiva (c) correspondiente a las especies forrajeras secundarias de mayor representatividad en los sitios pastoreado (líneas punteadas) y excluido al ganado (líneas continuas) de la posición de media loma baja del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná.

La biomasa seca también fue superior en el sitio excluido, mostrando la mayor producción durante el invierno del 2013 y durante el verano de 2014 (Fig. 3.22b). En cuanto a su biomasa reproductiva, las mayores diferencias observadas a favor del sitio excluido tuvieron lugar durante noviembre-diciembre de 2014, coincidiendo con la época de mayor producción de biomasa verde. Con respecto a las otras dos especies forrajeras secundarias, mientras que *S. parviflora* presentó los mayores valores de biomasa en el sitio excluido, la mayor biomasa de *E. crus-galli* fue observada en el sitio pastoreado (Fig. 3.22).

3.5.3 Cambios demográficos y funcionales de *Hymenachne pernambucense*²

Para el período muestreado, se observó que las poblaciones pastoreada y excluida de *H. pernambucense* mostraron diferencias significativas en cuanto a la densidad de *tillers*, ($p < 0,0001$). Particularmente, esta diferencia fue máxima durante el primer mes de verano. A partir de esa fecha, las diferencias entre los tratamientos para meses sucesivos se mantuvieron relativamente constantes (Fig. 3.23).

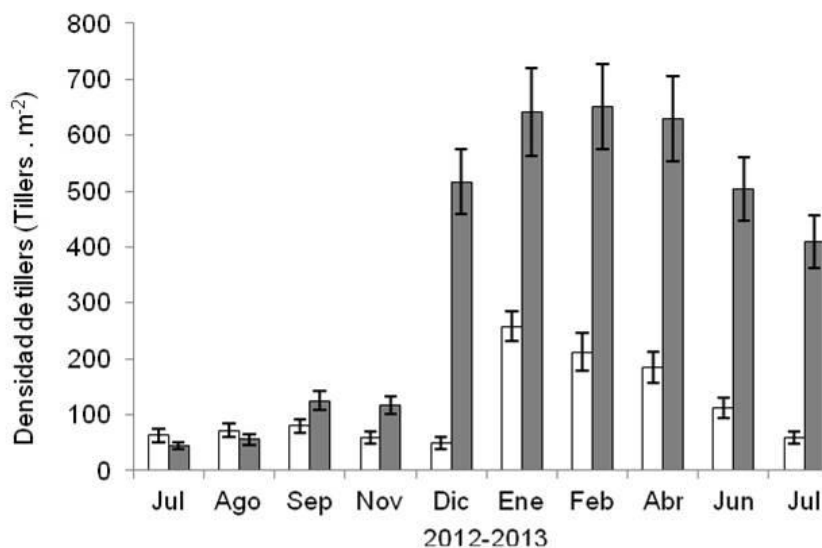


Figura 3.23: Densidad de *tillers* para las poblaciones pastoreada (barras blancas) y excluida (barras grises) de *Hymenachne pernambucense* en el Delta Medio del Río Paraná. Las barras de error muestran el desvío estándar correspondiente.

Ambas poblaciones mostraron una tasa de mortalidad de *tillers* más o menos constante, aunque la del sitio pastoreado fue considerablemente mayor que la del sitio excluido. En este sentido, la vida media de los *tillers* de la población pastoreada fue solo

² Los resultados están basados en: Magnano A.L, Nanni A., Krug P., Astrada E., Vicari R. & Quintana R.D. Effects of livestock exclusion on density, survival and biomass of the perennial sagebrush grass *Hymenachne pernambucense* (Poaceae) from a temperate fluvial wetland. PLOS ONE, en revisión.

de 4-5 meses mientras que en la población excluida fue de aproximadamente el doble, alcanzando un valor de 9 meses (Fig. 3.24a).

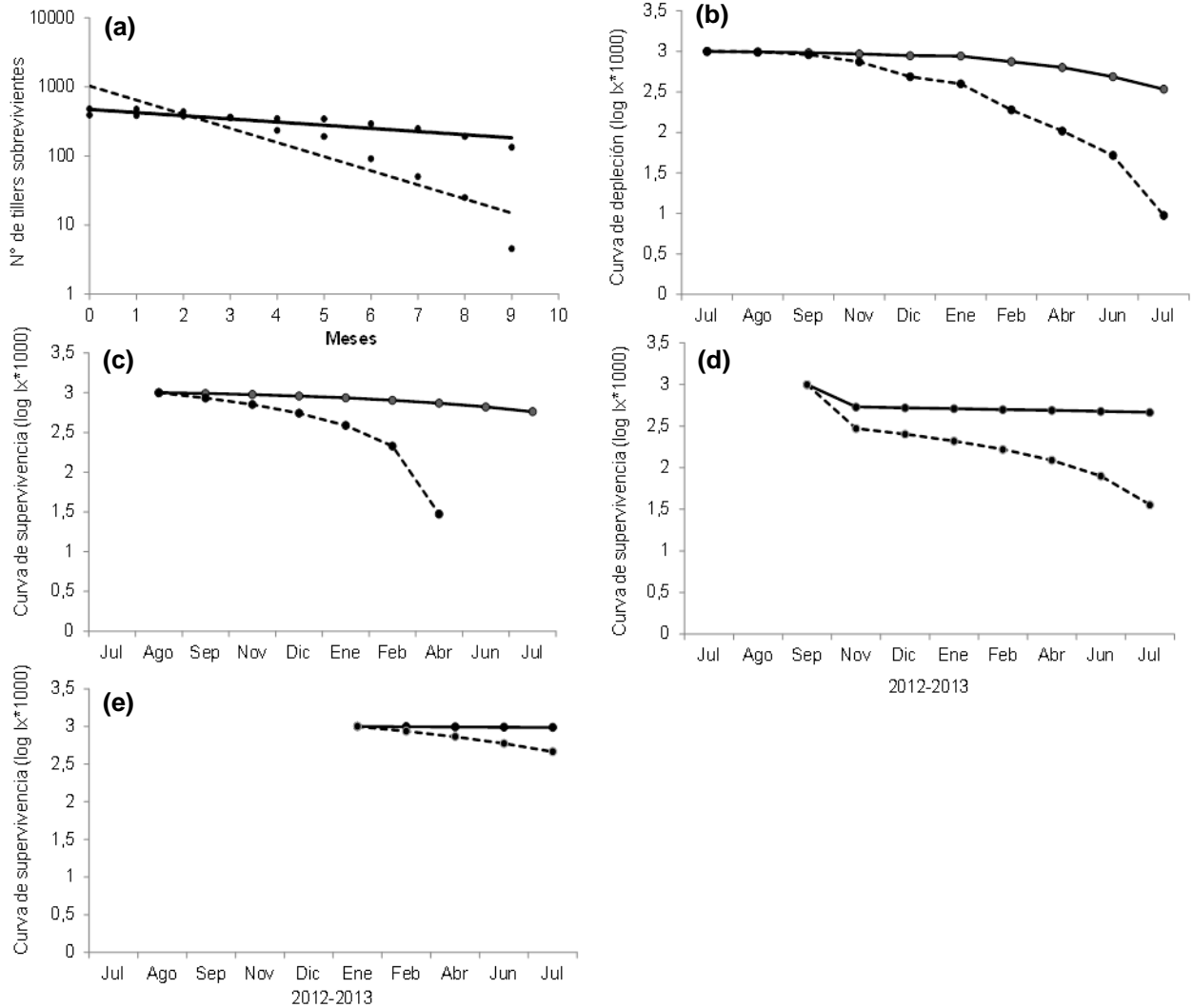


Figura 3.24: Vida media (a), curvas de depleción (b) y curvas de supervivencia (c-e) de *tillers* de *Hymenachne pernambucense* de las cohortes de invierno (c), de primavera (d) y de verano (e) para ambos tratamientos (bajo pastoreo y excluido al mismo) en el Delta Medio del Río Paraná. La línea continua corresponde a la población excluida mientras que la punteada a la pastoreada.

Tanto la curva de depleción (Fig. 3.24b) como las curvas de supervivencia para las cohortes analizadas (Figs. 3.24c-e) reflejaron para ambas poblaciones un incremento del

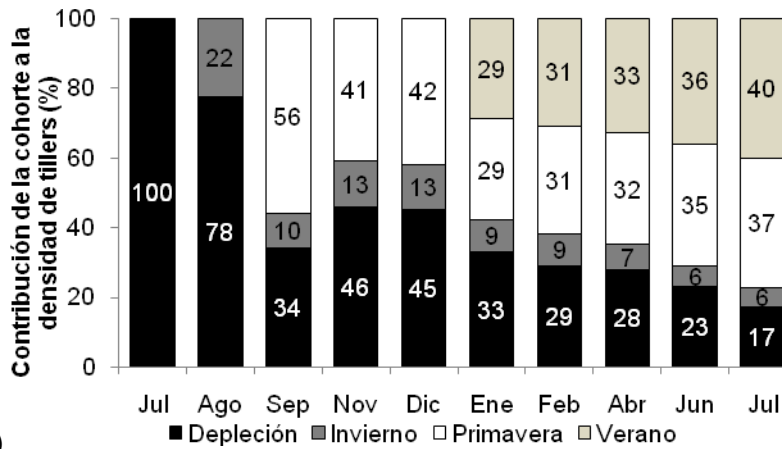
riesgo de mortalidad cuando los *tillers* alcanzaron la esperanza de vida máxima (Tipo I, *sensu* Deevey 1947). Sin embargo, en la población pastoreada el incremento del riesgo de mortalidad fue mayor respecto a la excluida. Esto último se observa claramente en las cohortes de invierno y primavera, en las cuales la supervivencia de los *tillers* supera el año de observaciones para la población excluida mientras que para la pastoreada se reduce desde el principio del estudio con mayor intensidad para la cohorte de invierno.

Asimismo, las cohortes de primavera y verano, si bien solo muestran los meses finales del estudio, presentan una mayor tasa de mortalidad en la población pastoreada que en la excluida. El número inicial de *tillers* de las diferentes cohortes varió en relación con la época de emergencia de los mismos pero siempre fue mayor en la población excluida (13-3 individuos.m⁻² en invierno; 70-0,1 individuos.m⁻² en primavera; 135-35 individuos.m⁻² en verano, para las poblaciones excluida al pastoreo y pastoreada, respectivamente).

En la Fig. 3.25a se observa el aporte de cada cohorte a la densidad de *tillers* en las diferentes estaciones del año en la población excluida. La curva de depleción aportó la mayor parte de la densidad desde el principio del estudio hasta fines de agosto, cuando representó el 78% de la densidad total. Los *tillers* de la cohorte de primavera conjuntamente con los sobrevivientes de la curva de depleción aportaron a la densidad hasta mediados del verano. A partir de ese momento, el mayor aporte a la densidad estuvo dado por los *tillers* de las cohortes de primavera y verano.

La población pastoreada (Fig. 3.25b) mostró un comportamiento diferente en el aporte de cada cohorte a la densidad de *tillers*. Los *tillers* de la curva de depleción superaron el 75% de la densidad hasta el final de la primavera (diciembre) mientras que los *tillers* de la cohorte de verano fueron los que más aportaron a la densidad hasta el final del estudio. Independientemente de la densidad, la persistencia de los *tillers* alcanzó aproximadamente un año en la población pastoreada y lo superó en la excluida, como se puede ver al analizar la duración de los *tillers* de la curva de depleción (Figs.3.25).

(a)



(b)

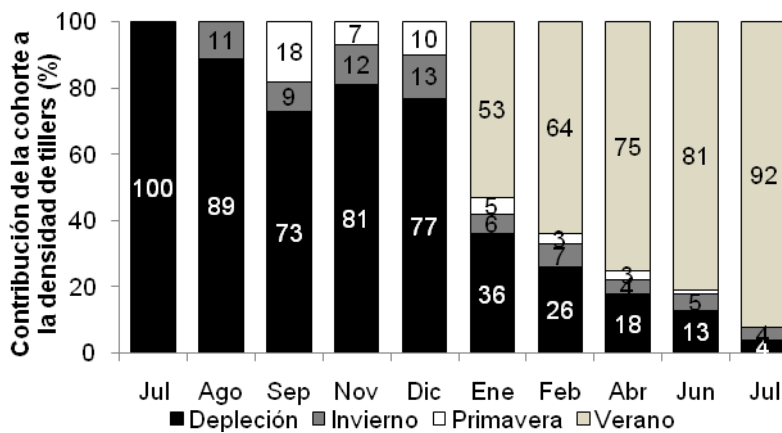


Figura 3.25: Contribución de las cohortes (%) a la densidad de tillers de una población excluida (a) y una población pastoreada (b) de *Hymenachne pernambucense* en el Delta Medio del Río Paraná.

En la población pastoreada, la cohorte más afectada por la actividad ganadera fue la de primavera mientras que la de verano aumento su proporción desde su aparición hacia el final del estudio, reemplazando a los *tillers* sobrevivientes de la curva de depleción y de aquellos aportados por la cohorte de primavera (Fig. 3.25b). En la población excluida, en cambio, todas las cohortes se mantuvieron desde su aparición hasta el final del estudio, siendo la de invierno la menos representada. Es importante destacar que el 17% de los

tillers presentes al principio del estudio sobrevivieron hasta el invierno siguiente (Fig. 3.25a).

Con respecto a la respuesta de la biomasa a la exclusión ganadera, tanto para la biomasa total como para la verde, se obtuvo una ecuación para cada estación debido a que se observaron diferencias significativas entre las pendientes de las curvas de regresión. Asimismo, el modelo de regresión para cada una de las ecuaciones alométricas resultó significativo ($p < 0,001$; Tabla 3.1). La validación de los modelos mostró un buen ajuste para todos los casos ($p > 0,05$).

Tabla 3.1: Ecuaciones alométricas estacionales para la biomasa verde y total de *tillers* de *Hymenachne pernambucense* en el Delta Medio del río Paraná. Se muestra el número de *tillers* considerados para cada ecuación alométrica (n), el coeficiente de correlación de Pearson (R^2) y el valor de chi cuadrado obtenido para la validación del modelo (χ^2). PS = peso seco (g) y A = altura (cm). *** $p < 0,001$.

		Ecuaciones Alométricas	N	R^2	χ^2
Biomasa Total	Invierno	$\text{Log}_{10} \text{PS} = 1,2155 \times \text{Log}_{10} \text{A} - 1,7353$	97	0,86***	1,16
	Otoño	$\text{Log}_{10} \text{PS} = 1,5916 \times \text{Log}_{10} \text{A} - 2,4031$	76	0,94***	0,24
	Primavera	$\text{Log}_{10} \text{PS} = 2,0160 \times \text{Log}_{10} \text{A} - 3,4834$	76	0,86***	2,81
	Verano	$\text{Log}_{10} \text{PS} = 1,8709 \times \text{Log}_{10} \text{A} - 3,0048$	81	0,91***	1,68
Biomasa Verde	Invierno	$\text{Log}_{10} \text{PS} = 1,1942 \times \text{Log}_{10} \text{A} - 1,7110$	97	0,85***	1,16
	Otoño	$\text{Log}_{10} \text{PS} = 1,4811 \times \text{Log}_{10} \text{A} - 2,2566$	76	0,91***	0,32
	Primavera	$\text{Log}_{10} \text{PS} = 1,9769 \times \text{Log}_{10} \text{A} - 3,4114$	76	0,86***	2,78
	Verano	$\text{Log}_{10} \text{PS} = 1,8281 \times \text{Log}_{10} \text{A} - 2,9445$	81	0,90***	1,86

A principios del verano (diciembre-enero), luego de 6 meses de exclusión al pastoreo, la población excluida presentó un valor de biomasa total que fue 4953,07 g.m⁻² superior al de la población pastoreada (Fig. 3.26a). Por otro lado, en la población excluida se observa un crecimiento exponencial de la biomasa en los primeros meses de exclusión hasta el

mes de diciembre cuando la misma se incrementa fuertemente y se hace máxima (Fig. 3.26a). Transcurridos los meses de diciembre y enero, las diferencias de biomasa entre tratamientos se mantienen. En cuanto al modelo, el tratamiento mostró diferencias significativas ($p < 0,0001$) con una magnitud del efecto de $1304,8 \text{ g.m}^{-2}$ a favor de la población excluida.

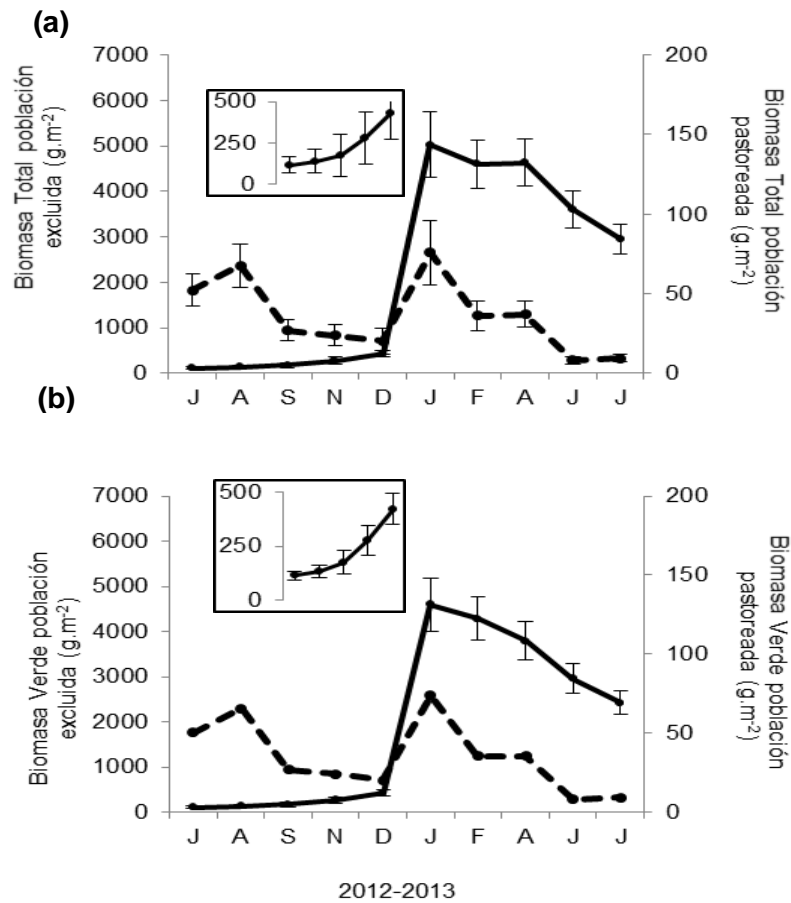


Figura 3.26: Cantidad de biomasa aérea total (a) y verde (b) de *Hymenachne pernambucense*, correspondiente a la población pastoreada (línea punteada) y a la población excluida a la actividad ganadera (línea continua) en el Delta Medio del Río Paraná. El detalle dentro del gráfico representa una ampliación de la curva de biomasa obtenida para julio-diciembre en la población excluida. Las barras de error representan el desvío estándar correspondiente.

En cuanto a la biomasa verde, las diferencias entre ambos tratamientos también se hacen notorias durante diciembre-enero, mostrando una diferencia de $4522,12 \text{ g.m}^{-2}$ a

favor de la población excluida a la ganadería. Luego de este pico las diferencias entre ambos tratamientos se mantienen relativamente constantes, siendo la cantidad de biomasa verde superior en la población excluida (Fig. 3.26b). Por otra parte, durante los meses de invierno (abril, junio y julio de 2013) la biomasa verde de esta población representó como máximo el 82% de la biomasa total, mostrando un incremento de la biomasa seca, mientras que en la situación bajo pastoreo en ningún caso la biomasa verde fue menor al 96%. Como se esperaba, al igual que lo observado para la biomasa total, para la biomasa verde el tratamiento de exclusión tuvo un efecto significativo ($p < 0,0001$), generando una cantidad mayor de biomasa verde de $1304,8 \text{ g.m}^{-2}$ respecto a la población pastoreada.

La relación entre la densidad de *tillers* y la biomasa verde mostró un ajuste exponencial significativo para la población excluida ($T_\alpha = 0,35$, $p_\alpha = 0,36$; $T_\beta = 7,370$, $p_\beta < 0,001$; Fig. 3.27a), mientras que para la población pastoreada dicho ajuste no fue significativo ($p_\beta > 0,05$; Fig. 3.27b).

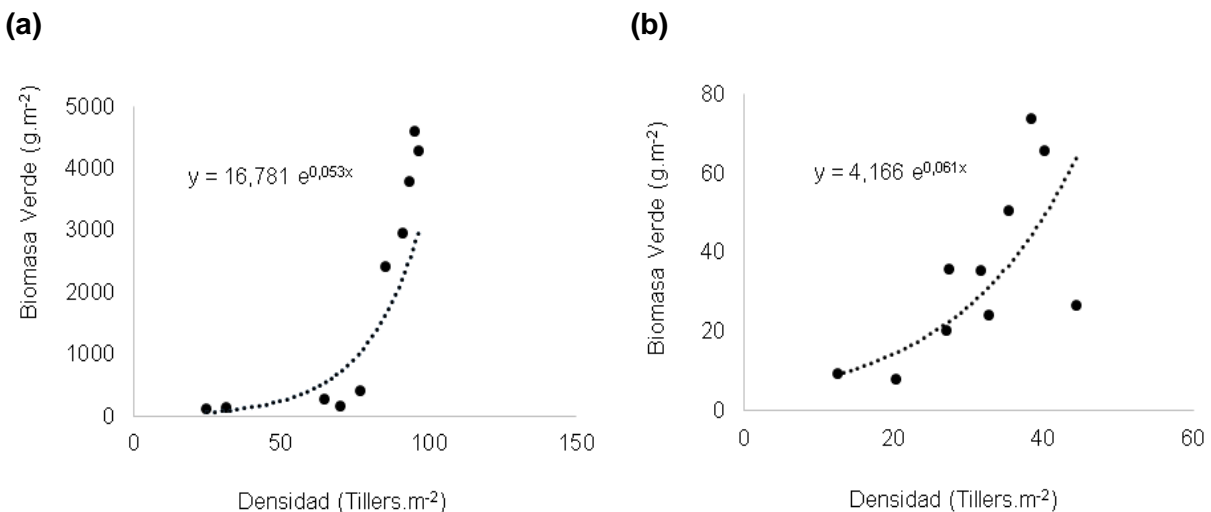


Figura 3.27: Relación entre la biomasa verde y la densidad de *tillers* de *Hymenachne pernambucense* para la población excluida a la actividad ganadera (a) y pastoreada (b) en el Delta Medio del Río Paraná.

3.6 DISCUSIÓN

Para la unidad de paisaje donde se encuentra el sitio de estudio (Unidad E *sensu* Malvárez 1999), Morandeira y Kandus (2015) registraron un total de 86 especies vegetales. Este número resultó ser muy similar al hallado en este trabajo a pesar de que los mismos fueron llevados a cabo a diferentes escalas espaciales. Si bien existen algunos estudios fitosociológicos para el Delta Medio (e.g., Malvárez 1999, Sabatini y Lallana 2007, Morandeira y Kandus 2015), la presente tesis aporta los primeros resultados que evalúan en detalle el efecto de la ganadería sobre las comunidades vegetales. En este contexto, se encontró que las actividades ganaderas tienen un efecto negativo sobre la estructura y los parámetros funcionales de las comunidades vegetales (Hipótesis 1 y 2).

3.6.1 Efectos de la exclusión ganadera sobre la estructura de la vegetación

En primer lugar, los muestreos resultaron en su mayoría adecuados ya que se registró un alto porcentaje de especies respecto a la riqueza estimada mediante las curvas de acumulación. Por otro lado, el hecho de que los sitios excluidos de las partes altas del gradiente topográfico (alto y medias lomas) presentaran una riqueza menor a la de los sitios pastoreados podría estar relacionado con el hecho de que sobre estos sitios suelen dominar especies palatables y elegidas por el ganado (Quintana *et al.* 2014a). En este sentido, al ser removida la ganadería, estas especies aumentan su cobertura de manera que la riqueza total de especies disminuye. Por el contrario, las especies presentes en la posición baja del gradiente topográfico no suelen ser buenas forrajeras por lo cual no se observaron cambios importantes sobre la riqueza. Esta tendencia a la disminución o al aumento de la riqueza debida a la calidad forrajera de las especies vegetales ha sido observada en distintos humedales alrededor del mundo (e.g., Tanner 1992, Bullock y Pakeman 1997, Jutila 1999, Lunt *et al.* 2007, Keddy 2010, Marion *et al.* 2010). Asimismo,

la riqueza de especies disminuyó globalmente para las partes altas del gradiente topográfico durante el segundo año de muestreo probablemente por la breve inundación ocurrida durante el periodo de estudio. El efecto de este disturbio recurrente condicionaría la permanencia en el tiempo de aquellas especies que no están adaptadas a soportar condiciones de anegamiento por períodos relativamente extensos (Middelton 1990, Marty 2005, Berney 2010). En este sentido, es de destacar que en el Delta Medio tanto la topografía como el régimen hidrológico constituyen factores claves que definen las distintas comunidades vegetales tanto por su composición como por la abundancia de las especies presentes en cada una de ellas (Malvárez 1999, Marchetti y Aceñalozza 2011).

La ganadería parece no haber tenido ningún efecto sobre la equitatividad de las comunidades vegetales, excepto en el segundo año de muestreo para la parte baja del gradiente topográfico. Esto pudo observarse en los modelos de rango abundancia, en donde la exclusión al ganado no produjo ningún cambio en el ajuste de los mismos. Por otro lado, el ajuste al modelo de serie geométrica en el alto, la media loma alta y el bajo durante el primer año para ambos tratamientos estaría indicando dominancia competitiva (Motomura 1932), donde las especies dominantes se estarían apropiando de la mayor parte de los recursos (Moreno 2001). A su vez, y considerando que las comunidades son poco equitativas *per se* (Morandeira 2014), se observó un cambio en la composición de las especies dominantes. En este caso, la ganadería estaría favoreciendo el desarrollo de especies de crecimiento rastroso o evasoras al mismo, como ha sido observado en otros tipos de pastizales, en los cuales su cobertura fue mayor en los sitios pastoreados que en los excluidos (McNaughton 1979, 1985, Pucheta *et al.* 1998, Dalle Tussie 2004). En el presente estudio se observó una alta abundancia de algunas especies de este tipo como *Cynodon dactylon* y *Mimosa pigra*. En particular *C. dactylon*, una gramínea no nativa del Delta de crecimiento rastroso, se encuentra generalmente asociada a ambientes sometidos a grandes disturbios, particularmente a condiciones de sobrepastoreo (Dalle

Tussie 2004). Por otra parte, en las comunidades del alto y de la media loma alta la exclusión favoreció el aumento de cobertura de especies palatables como *Echinochloa helodes*, *Alternanthera philoxeroides*, *Echinochloa polystachya* var *polystachya* e *Hymenachne perambucense*. La posición baja del gradiente topográfico fue el único caso en donde la exclusión ganadera dio como resultado que esta comunidad se volviera más equitativa. Esto pudo observarse en el segundo año, durante el cual la comunidad excluida ajustó al modelo de vara partida, por lo que no se daría una dominancia competitiva en la misma, tal como fuera señalado por MacArthur (1960). A su vez, esto también indicaría que la ganadería estaría favoreciendo el aumento de cobertura de ciertas especies vegetales, las que suelen apropiarse de una mayor cantidad de recursos (Magurran 1988), tal como fuera mencionado anteriormente. En cuanto a las comunidades de la media loma, no ajustaron a ninguno de los modelos estudiados debido probablemente a que en todos los casos *A. philoxeroides* fue la única especie dominante. Es importante destacar que esta especie modifica sus hábitos dependiendo de la situación ambiental en la que se encuentra (Pan *et al.* 2006). En este sentido, cuando la misma se encontraba bajo pastoreo presentaba hábitos rastreros mientras que en ausencia de ganado se la observó erecta y alcanzando un mayor porte.

En cuanto a los cambios en la diversidad de las especies, los resultados alcanzados sugieren que para las partes altas del gradiente topográfico la ganadería no tuvo efectos importantes sobre este parámetro. En este sentido, Lunt *et al.* (2007) plantean que en humedales productivos, cuando las especies dominantes son palatables y se encuentran disponibles al ganado, el pastoreo puede mantener la diversidad de las especies vegetales evitando la exclusión competitiva que ejercen las mismas. Por el contrario, la exclusión ganadera en las partes altas del gradiente topográfico produjo una reducción significativa de la riqueza de especies a partir del año y medio de cese de dicha actividad. Los resultados obtenidos sugieren que para el sitio estudiado la disminución en la riqueza

de especies dentro de los sitios excluidos se dio por un recambio de especies adaptadas a este disturbio a especies palatables y de mayor tamaño (Rusch y Oesterheld 1997, Chaneton *et al.* 2002, Rodríguez *et al.* 2003). En ninguna situación se observó un porcentaje de cobertura de especies exóticas importante como respuesta a la actividad ganadera. Además, tanto para la diversidad como para la riqueza de especies en la posición baja del gradiente topográfico, no se observó un efecto importante de la ganadería. Esto podría deberse a que el tiempo de exclusión no fue suficiente de manera tal que durante el período de estudio no hubo un reemplazo o ingreso significativos de especies vegetales. En este sentido, los cambios observados se debieron, principalmente, a una variación en la cobertura de las pocas especies que conforman la comunidad del bajo.

La exclusión a la ganadería también provocó un cambio sobre las comunidades vegetales sometidas a pastoreo. Para todas las partes del gradiente topográfico, excepto para la posición baja en donde el efecto de la estacionalidad fue más importante que el del tratamiento, las comunidades excluidas, aún con el relativamente corto tiempo de exclusión, son similares a las comunidades típicas descritas por Morandeira (2014) en las distintas posiciones topográficas de las islas: un pastizal dominado por pasto laguna (*E. helodes*) para el alto, un carrizal (*H. pernambucense*) para la media loma alta y un verdolagal (*A. philoxeroides*) para la media loma baja. Los primeros cambios en estas comunidades tuvieron lugar entre los 3 y 5 meses de exclusión, debido al aumento principalmente de especies de baja calidad forrajera como pueden ser las poligonáceas y *Baccharis salicifolia* para el alto y la media loma alta o *Bidens laevis* para la media loma baja. Esto podría deberse principalmente a la exclusión del pisoteo por parte del ganado, como ha sido observado por otros autores (Tanner 1992, Reeves y Champion 2004, Morris y Reich 2013). Asimismo, el aumento del tiempo de exclusión condujo a que los sitios libres de actividad ganadera estén caracterizados por especies de alto valor

forrajero, las cuales suelen ser muy buenas competidoras (Jutila 1999, Rebergen 2002) y terminan excluyendo a las especies que aumentaron su cobertura al inicio de este proceso.

La inundación breve ocurrida durante el invierno de 2013 afectó al verdolagal de la media loma baja de modo que tanto el sitio pastoreado como el excluido comienzan a asemejarse por una alta cobertura de *A. philoxeroides*. Es de destacar que la inundación implicó en el manejo ganadero el retiro de animales, con lo cual los efectos pudieron superponerse. Sin embargo, la reintroducción de ganado una vez cesada la inundación volvió a diferenciar las comunidades caracterizando al sitio pastoreado por especies de bajo valor forrajero como *C. dactylon* y *Xanthium cavanillesii*. Para las comunidades del alto y la media loma alta la inundación favoreció el incremento de la cobertura de algunas especies como *Setaria parviflora* y *Echinochloa polystachya* var *polystachya* pero los sitios pastoreados y excluidos de estas comunidades no llegaron a asemejarse. En este sentido, algunas especies pudieron verse beneficiadas con la crecida debido al aporte de semillas y propágulos aportados por del río Paraná (Neiff *et al.* 1994, Quintana *et al.* 2002, Kandus y Malvárez 2004). Aunque este proceso no fue analizado en la presente tesis, no debe descartarse la importancia que pueden tener las inundaciones en la dinámica de estas comunidades.

La herbivoría y el pisoteo de la vegetación conducen a la aparición de parches de suelo desnudo, afectando, de esta manera, la condición de los humedales (Morris y Reich 2013). La falta de cobertura vegetal aumenta el riesgo de erosión del suelo y acelera el escurrimiento del agua. Las reducciones en la cobertura vegetal pueden proporcionar, además, oportunidades para el establecimiento tanto de especies nativas como invasoras. Miller *et al.* (2010) encontraron que en humedales de zonas ribereñas la exclusión ganadera redujo el suelo desnudo en un 72-93% en un período de 4 a 6 años. Considerando el humedal estudiado, este ha demostrado presentar una alta resiliencia

frente a este disturbio ya que con la exclusión al ganado no solo aumento la cobertura de especies vegetales palatables nativas, sino que disminuyó en un 100% la cobertura del suelo desnudo en un período menor a 2 años.

En resumen, los paisajes presentes en el área de estudio se caracterizan por presentar un gradiente de inundabilidad que se expresa en las diferentes coberturas vegetales y con una composición de especies adaptadas a diferentes condiciones de anegamiento. A pesar de ello, se pudo observar que algunas especies presentan cierta plasticidad y pueden ser encontradas en gran parte del gradiente como *C. dactylon*, *Ludwigia* sp. y *A. philoxeroides*. En este contexto, la modalidad ganadera desarrollada en este sector del Delta del Paraná constituye un factor modelador clave de las comunidades vegetales, modificando su estructura en gran parte del gradiente ambiental analizado.

3.6.2 Efectos de la exclusión ganadera sobre los parámetros funcionales de la vegetación

La protección a la herbivoría produjo un incremento significativo de la biomasa en comparación con las condiciones iniciales, como ha sido reportado para distintos tipos de humedales (Ford y Grace 1998, Grace y Jutila 1999, Clary y Kinney 2002, Crossle y Brock 2002, Ausden *et al.* 2005).

Al igual que lo observado en sistemas de pastizales terrestres (eg., McNaughton 1979, Coppock *et al.* 1983, Rusch y Oesterheld 1997, Pucheta *et al.* 1998, Rodríguez *et al.* 2003), el tiempo creciente de exclusión favoreció la dominancia de especies de alto porte, las que producen una gran acumulación de materia seca en pie y broza. Asimismo, la elevada producción de biomasa verde en los sitios excluidos estaría relacionada con el reemplazo de especies que se ha llevado a cabo al eliminar el pastoreo. En este sentido, la ganadería estaría favoreciendo el ingreso de especies que suelen ser menos productivas mediante la remoción de las especies palatables. De este modo, es la

identidad de las especies más que el número de especies *per se* el factor que más influiría sobre los procesos funcionales del ecosistema (Rusch y Oesterheld 1997). Por otra parte, el aumento significativo de biomasa seca y broza en los sitios excluidos tendrá consecuencias sobre otros servicios ecosistémicos que ofrecen los humedales como la acumulación de materia orgánica en los suelos (Reeves y Champion 2004, Morris y Reich 2013). En los sitios pastoreados, la baja producción de biomasa seca estaría relacionada a una mayor proporción de plantas jóvenes y más verdes que en los sitios excluidos debida al continuo pastoreo del rebrote (Casasús *et al.* 2007), disminuyendo así la acumulación de materia orgánica sobre el suelo.

En cuanto a la biomasa reproductiva, Matheson *et al.* (2002) y Crossle y Brock (2002) encontraron, al simular el pastoreo en humedales fluviales, que la misma podía aumentar o disminuir dependiendo de la identidad de la especie. En este contexto, la falta de diferencias significativas encontradas en este trabajo podría explicarse a que hay una compensación en los valores de biomasa reproductiva entre tratamientos debido a que el aporte de flores de las especies dominantes encontradas en los sitios excluidos es similar al realizado por la especie de los sitios pastoreados. Un ejemplo sería la alta producción de espigas de *C. dactylon* observada en los sitios pastoreados vs. la registrada por *Echinochloa* spp. y las flores de *A. philoxeroides* en los sitios excluidos durante el segundo verano.

Los análisis de biomasa de las especies forrajeras, tanto principales como secundarias, mostraron las mayores diferencias principalmente en la producción de material vivo, durante el segundo año de estudio (con excepción de *P. angusta*). Este hecho estaría relacionado con el aumento en la cobertura de estas especies, lo que lleva a un aumento en sus parámetros funcionales. Asimismo, para la especie *P. angusta* el periodo de mayor producción de biomasa también sería coincidente con el aumento de su cobertura considerando que la misma es una especie anual (Anexo B). Estos resultados, a su vez,

estarían demostrando que el reemplazo de especies hacia aquellas que resultan palatables estaría favoreciendo la productividad global del sistema (Rusch y Oesterheld 1997).

Los humedales en estado natural, debido a su dependencia del régimen hidrológico, son relativamente resilientes. Los cambios estacionales en el régimen hidrológico producen un cambio en los factores del suelo que proporcionan una amplia escala de variabilidad natural de las variables de estado (Quintana *et al.* 2014a). Como se ha demostrado a través de exclusión a la herbivoría, todos los ambientes presentaron una gran resiliencia manifestada a través de la recuperación de su biomasa, en un breve lapso de tiempo.

3.6.3 Efectos de la exclusión ganadera sobre la población de *Hymenachne pernambucense*

Los resultados obtenidos para la población estudiada de *Hymenachne pernambucense* muestran que la ganadería produce un efecto negativo sobre los parámetros poblacionales y funcionales de esta especie (Hipótesis 3), lo cual es consistente con los resultados obtenidos en estudios realizados con otras especies de gramíneas perennes (Bullock *et al.* 1994, McKenzie 1997, Lauenroth y Adler 2008).

Las curvas de supervivencia de tipo I (*sensu* Deevey 1947), obtenidas tanto para la población pastoreada como la excluida, son consistente con lo observado para otras poblaciones vegetales (Bernard 1976, Noble *et al.* 1979). Este tipo de curva podría ser el resultado de la relación energética entre el nuevo *tiller* y la unidad vegetativa que le da origen. En este sentido, la supervivencia de los *tillers* que emergen recientemente dependerán fuertemente de la relocalización de recursos del almacenaje subterráneo de órganos o *ramets*, a través de la interconexión de sus rizomas (Lytle y Hull 1980a). De esta manera, el riesgo de mortalidad se incrementa a medida que los *tillers* emergentes

se independizan (Marshall 1965,1968, Matthesis *et al.* 1976. En el presente estudio, el aumento de densidad y biomasa de ambas poblaciones podría deberse, en parte, al transporte de las reservas acumuladas por las cohortes de *tillers* de invierno y primavera.

Con respecto a las diferencias en la composición porcentual de las diferentes cohortes, estas podrían estar generadas por la exclusión del pastoreo, ya que las cohortes más afectadas en la población pastoreada son las de primavera y verano, es decir aquellas que aportarían la mayor cantidad de forraje nuevo, lo que queda evidenciado en el crecimiento exponencial de la biomasa a partir del otoño. Esto se debería a que el crecimiento invernal es bajo y, en consecuencia, el forraje necesario para el pastoreo en la primavera debe ser generado a partir del otoño (Ryan *et al.* 2009). Sin embargo, es importante aclarar que, desde el punto de vista del manejo de las pasturas, la exclusión temprana del pastoreo en otoño puede resultar en la acumulación de grandes cantidades del forraje durante el invierno, lo que provocaría un exceso de la senescencia, la reducción de la densidad de tallos y del área foliar y, posteriormente, una baja producción de los pastizales en primavera (Hennessy *et al.* 2008).

En esta tesis, el método alométrico utilizado fue adecuado para la estimación de la biomasa de *H. pernambucense*, considerando el buen ajuste obtenido por los modelos aplicados. Cabe destacar que este método ha sido previamente utilizado para otras especies de poáceas con buenos resultados (Vicari *et al.* 2002, Nafus *et al.* 2009, González Trilla *et al.* 2009) y constituyó una buena herramienta para estudiar el efecto de la ganadería, tal como fuera señalado en trabajos previos (Escos *et al.* 1997, Breceda *et al.* 2005, Yang 2008). En nuestro caso, el alto valor en la producción de biomasa total y verde en la población excluida a la actividad ganadera podría estar relacionado con una fuerte respuesta frente a este disturbio, el que se expresaría a través de una sobrecompensación de la tasa de crecimiento (Crawley 1983, Ferraro y Oesterheld 2002). Esto estaría relacionado con el crecimiento exponencial que presentan los valores de

biomasa en los primeros meses de exclusión. Por otra parte, la exclusión del pastoreo también se reflejó en las diferencias encontradas en la densidad de *tillers* desde la primavera hasta el final del estudio. *H. pernambucense* mostró una dinámica estacional, alcanzando el pico de la densidad de *tillers* al final del verano. Resultados similares fueron registrados por distintos autores en poblaciones clonales de plantas de climas templados (Lovett Doust 1981, Erikson 1986, Bullock *et al.* 1994).

En general, en ambientes estacionales como el estudiado, la mayor producción de *tillers* y el mayor crecimiento en pastos tienen lugar durante la primavera (Crawley 1983). El pico observado en la biomasa de la población excluida podría ser el resultado del efecto conjunto de las altas temperaturas de verano y la exclusión al ganado, a diferencia de lo observado en los primeros meses del estudio, cuando la temperatura no jugaría un papel primordial. Si bien *H. pernambucense* es una hierba perenne, durante los meses de invierno produce una mayor cantidad de biomasa seca. Estos resultados muestran que la exclusión al ganado también produjo un efecto positivo en la producción de material seco. Esto implica una mayor producción de broza y su consecuente aporte de materia orgánica al suelo, tal como fuera observado en el análisis comunitario de este mismo capítulo. La baja producción de biomasa seca en la población pastoreada estaría relacionada a la herbivoría constante a la que está sometida la misma, de manera que solo se destaca la producción de biomasa verde, tal como fuera observado por otros autores (Altesor *et al.* 2005a, Casasús *et al.* 2007).

En la mayoría de los pastizales, el incremento de la biomasa de forraje puede darse a expensas de una disminución en la calidad del mismo si la edad media de las hojas como la cantidad de tejidos muertos o no nutritivos es mayor (Crawley 1983). La relación entre la densidad de *tillers* y la biomasa verde se ve afectada por la presencia del ganado. Esto podría estar relacionado con la preferencia de las vacas por los rebrotes de esta especie, los cuales suelen presentar una mayor proporción de tejido vegetal palatable. Esto se

evidencia en el cambio observado en la relación entre la densidad de tillers y la biomasa verde de la población no pastoreada, donde la misma pasa de una función exponencial a una función lineal.

Según los resultados obtenidos, si el pastoreo sobre *H. pernambucense* se iniciase a partir de mediados de diciembre y se continuará durante los meses de verano, esto favorecería el rebrote de las cohortes de *tillers* de primavera. De esta manera se generaría un aumento de la biomasa y probablemente de la calidad de forraje, con el consiguiente incremento en la disponibilidad de los mismos durante dicho período.

En síntesis, los resultados obtenidos en este estudio aportan información valiosa sobre este importante recurso forrajero, lo que puede ser de utilidad para el desarrollo de estrategias para el uso sustentable de la producción ganadera en humedales fluviales del Río Paraná.

CAPÍTULO 4. EFECTOS DE LA GANADERÍA SOBRE LOS PARÁMETROS QUÍMICOS Y FÍSICOS DEL SUELO Y LA BIOMASA SUBTERRÁNEA

4.1 INTRODUCCIÓN

Las actividades ganaderas pueden afectar la fertilidad de los ecosistemas a través de la alteración de la cubierta vegetal, las propiedades físicas del suelo, las comunidades microbianas, el ciclo de carbono, la fijación de nitrógeno y las propiedades hidrológicas (Schlesinger *et al.* 1990). La magnitud de este disturbio varía en función de las características de los suelos (Van Haveren 1983) así como del contenido hídrico que presentan en el momento en que son pastoreados (Taboada y Lavado 1993, Greenwood y McKenzie 2001). En suelos con bajos a moderados contenidos hídricos, lo más frecuente es la reducción de la porosidad debido a procesos de compactación (Taboada y Lavado 1993, Greenwood y McKenzie 2001). La compactación se verifica por aumentos de la densidad aparente y resistencia a la penetración y, en consecuencia, por una disminución de la estabilidad estructural en los primeros centímetros del suelo. En suelos pastoreados muy húmedos a saturados, el pisoteo causa daños por amasado, que se expresa mediante las pérdidas de los espacios porales y de la estabilidad estructural (Greenwood y McKenzie 2001). En este sentido, la compactación del suelo disminuye su fertilidad física a través de un menor almacenamiento y abastecimiento de agua y nutrientes (Hamza y Anderson 2005). Sin embargo, la implementación de prácticas de manejo como el de una ganadería rotativa puede provocar mejoras sobre dicha fertilidad física (Taboada *et al.* 2009), aunque esta recuperación depende de la resiliencia de cada tipo suelo, la cual se relaciona con la respuesta de los ciclos de humedecimiento-secado y

la creación de bioporos por raíces y mesofauna (Greenwood y McKenzie 2001, Drewry 2006). Estos ciclos de recuperación suelen demandar sólo unos meses en suelos de zonas templadas y húmedas, siempre y cuando los mismos no poseen demasiadas restricciones, como por ejemplo elevados contenidos de sodio (Greenwood y McKenzie 2001, Drewry 2006).

La productividad primaria neta y la materia orgánica del suelo son probablemente el flujo y el componente estructural más importantes del ecosistema. Por un lado, la productividad representa la principal entrada de carbono al ecosistema (Odum 1969) y por otro, la materia orgánica representa la principal reserva de nutrientes y determina la fertilidad, la capacidad de retención de agua y la estructura del suelo (Tiessen *et al.* 1994). Asimismo, la productividad primaria neta y la materia orgánica se encuentran íntimamente relacionadas. La productividad determina la disponibilidad de detritos para la formación de la materia orgánica del suelo y, por ende, la acumulación de nitrógeno orgánico. Recíprocamente, la materia orgánica influye sobre la productividad primaria neta en el largo plazo a través de su efecto sobre la fertilidad del suelo, en particular sobre la disponibilidad de nitrógeno para el crecimiento de las plantas (Burke *et al.* 1998, Jenkinson *et al.* 1999). A su vez, los contenidos de materia orgánica del suelo pueden aumentar, disminuir o mantenerse inalterados debidas a las actividades ganaderas (Milchunas y Lauenroth 1993, Lavado *et al.* 1995, Chaneton y Lavado 1996, Schuman *et al.* 2002, Henderson *et al.* 2004). Sin embargo, cuando se observan aumentos en un sistema bajo pastoreo, éstos son particularmente significativos en los primeros centímetros del suelo. De todas formas, es importante destacar que en muchos de los trabajos donde se registran aumentos no se realizan correcciones que consideren la compactación del suelo, lo que puede llevar a interpretaciones erróneas en cuanto a los contenidos de materia orgánica de suelo (Henderson *et al.* 2004).

Los cambios ocasionados por el pastoreo sobre el suelo pueden separarse en efectos a corto plazo, cuando son consecuencia inmediata del disturbio, y efectos a largo plazo cuando son producto de la acumulación de dichos efectos (Brown y Allen 1989). Los efectos a largo plazo de la herbivoría se relacionan con la distribución de nitrógeno y carbono en la vegetación a través de alteraciones en la biomasa de las raíces y en la arquitectura de las plantas. Sin embargo, las evidencias muestran diversas respuestas del efecto de la herbivoría sobre la productividad subterránea, que van desde positivas (Milchunas y Laurenroth 1993, Pucheta *et al.* 2004) a negativas (Guitian y Bardgett 2000, Mikola *et al.* 2001, Gao *et al.* 2008) y neutras (McNaughton *et al.* 1998). Mientras que a corto plazo lo que se afecta principalmente es la cantidad de recursos suministrados al suelo. Esto se debe al efecto de la herbivoría sobre la distribución de carbono y nitrógeno en las plantas así como en la alteración del crecimiento radicular y en la tasa de respiración de las mismas (Bardgett 2003). A su vez, McNaughton *et al.* (1998) plantean que no es posible mantener constante o aumentar la productividad aérea si el crecimiento subterráneo se encuentra inhibido; los mecanismos hormonales tales como la falta de nutrientes afectan también este proceso (Aiken y Smuck 1996).

En los humedales, la saturación hídrica permanente o esporádica modela la génesis de los suelos y la estructura de las comunidades vegetales (Mausbach y Parker 2001). Sin embargo, las actividades humanas generan alteraciones en la dinámica hidrológica en forma directa o indirecta a través de cambios en la cobertura del suelo y, en consecuencia, en la estructura de la vegetación, modificando sus ciclos biogeoquímicos (Kercher y Zedler 2004). Asimismo, las condiciones de anegamiento juegan un papel importante en las propiedades físicas de los suelos. Según Reich y Morris (2013) la compactación aumenta con la humedad del suelo y es mayor cuando la capa superior se encuentra en capacidad de campo o en condiciones aún más húmedas. Adicionalmente, en los suelos de humedales se ha observado un efecto negativo sobre la estructura

(Marty 2005, Kauffman *et al.* 2004, Miller *et al.* 2010), la composición de nutrientes (Chaneton y Lavado 1996, Yates *et al.* 2000, Li *et al.* 2008) y la biomasa radical (Kauffman *et al.* 2004). Es importante destacar que la información generada hasta la actualidad aún es escasa para comprender la dinámica de estos complejos ambientes, más aún cuando los mismos se encuentran sometidos a cambios en el uso del suelo. En este sentido, y considerando que en el país no hay información sobre los efectos de la ganadería sobre los suelos de humedales fluviales, este capítulo realiza un aporte respecto a la temática planteada.

4.2 OBJETIVOS

4.2.1 Objetivo general

Analizar los efectos de las actividades ganaderas sobre el suelo y la producción de biomasa subterránea, a partir de su exclusión en distintas comunidades del gradiente topográfico local.

4.2.2 Objetivos específicos

1) Analizar como la exclusión ganadera modifica a corto plazo los parámetros físicos y químicos del suelo.

2) Evaluar los cambios en la biomasa de raíces con diferentes tiempos de exclusión.

4.3 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

La ganadería trae aparejado efectos sobre los suelos, alterando la estructura y composición de los mismos debido al pisoteo, pastoreo y excreta de los animales. En particular, los suelos de los humedales suelen ser particularmente sensibles al pisoteo del ganado por presentar características hidromórficas. Por lo tanto, en este caso se espera que:

Hipótesis 1. La actividad ganadera altera la composición química del suelo y disminuye la fertilidad física edáfica.

Predicción 1a. Los sitios pastoreados presentarán un contenido de nitrógeno, fósforo, carbono, materia orgánica, materia orgánica joven, pH y conductividad eléctrica diferente a la de los sitios excluidos.

Predicción 1b. La compactación de las áreas pastoreadas será mayor que la de las áreas excluidas.

La ganadería afecta la biomasa subterránea debido a que en respuesta a la defoliación, las plantas incrementan la asignación de nutrientes a la producción aérea, disminuyendo la asignación de recursos a la producción de raíces. Por otra parte, el pisoteo aumenta la compactación de los suelos dificultando la expansión de las raíces y los procesos de transferencia de calor, gases, agua y solutos del mismo. En este sentido, se plantea la siguiente hipótesis de trabajo:

Hipótesis 2. La ganadería disminuye la biomasa radical.

Predicción 2. Las áreas pastoreadas presentarán un menor contenido de biomasa subterránea que las áreas excluidas.

4.4 MATERIALES Y MÉTODOS

4.4.1 Muestreo de suelos y análisis químicos y físicos.

Se colectaron muestras de suelos sub-superficiales en las áreas excluidas y pastoreadas de las posiciones topográficas más altas (alto, media loma alta y media loma baja) debido a que la posición más baja se encontró anegada durante todo el período de muestreo. Las muestras se separaron en capas de acuerdo a diferencias de color y textura detectadas *in situ*. Para el alto solo se identificó una única capa en los primeros 50 cm de suelo mientras que para ambas medias lomas se pudieron discriminar dos capas

(la primera entre los 0-10 cm y la segunda entre los 10-50 cm). Para capturar la heterogeneidad de los suelos de cada tratamiento y sitio se realizaron por capa tres muestras compuestas obtenidas a partir de tres sub-muestras que fueron homogenizadas para realizar los análisis fisicoquímicos en el laboratorio. En un principio se esperaban realizar dos muestreos a diferentes tiempos de exclusión, uno en enero de 2013 (6 meses de exclusión) y otro al finalizar el estudio. Sin embargo, la última muestra no pudo ser tomada debido al evento de inundación que duro alrededor de 9 meses (ver Capítulo 2).

Las muestras tomadas fueron secadas en estufa a 60 °C, tamizadas y molidas. En el Laboratorio de Servicios Analíticos de Suelos, Plantas y Ambiente (LABSPA, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca), se le realizaron los siguientes análisis: a) Contenido de materia orgánica mediante combustión seca utilizando un analizador automático de Carbono (LECO CR12); b) Contenido de materia orgánica joven por fraccionamiento en húmedo a 50 μ y determinación de carbono por combustión seca; c) Determinación de fósforo extractable por método de Bray y Kurtz (1945); d) Determinación de fósforo total por espectrometría por plasma inducido; e) Contenido de nitrógeno total mediante el método semi-micro Kjeldahl (1883); f) Conductividad eléctrica y pH en solución suelo-agua (determinación 1:2,5), utilizando un medidor multiparamétrico HACH modelo SENSION156 pH/COND/DO MTR/PROBES; e) Contenido de humedad por diferencia de peso (Anexo A).

Por otro lado, para medir el grado de compactación se estimó la densidad aparente (DAp) por el método del cilindro (Campbell y Henshall 1991), extrayendo cinco sub-muestras por tratamiento y posición topográfica y por intervalo de profundidad. Para todos los casos se utilizo un cilindro 8,2 cm de diámetro (Foto 4.1). Las muestras fueron secadas en estufa a 105 °C y se calculó la DAp como la relación entre la masa de peso seco y el volumen del cilindro utilizado en el campo (Anexo A). Finalmente, se cuantificó la

textura (porcentaje de arena, limo y arcilla) a través del método de Bouyoucos (Elliot *et al.* 1999) y se describió según el criterio de Schoeneberger *et al.* (2012).



Foto 4.1: Muestreo de densidad aparente en el gradiente topográfico estudiado del Delta Medio del Río Paraná.

4.4.2 Muestreo de raíces

Previamente a la extracción de las muestras de suelo para el análisis de biomasa subterránea, se estimó la densidad de raíces a tres profundidades diferentes (0-10 cm, 10-20 cm y 20-30 cm) a fin de evaluar hasta qué profundidad era conveniente extraer las muestras. Para ello se utilizó una grilla compuesta por celdas de 1 cm², la cual fue colocada sobre una calicata, registrándose la proporción de celdas que presentaban contacto con raíces (Foto 4.2).



Foto 4.2: Estimación de la densidad de raíces durante el muestreo de julio de 2013 en el gradiente topográfico estudiado del Delta Medio del Río Paraná.

En la Tabla 4.1 se describen los resultados obtenidos para cada porción del gradiente y tratamiento. En la misma se observa que los 10 primeros centímetros de suelo concentraron la mayor densidad de raíces y es por esto que las muestras fueron tomadas hasta esta profundidad.

Tabla 4.1: Densidad de raíces estimada para los sitios excluidos y pastoreados en el Delta Medio del Río Paraná. Se presentan las proporciones obtenidas para las tres profundidades estudiadas para el verano e invierno de 2013 y el verano de 2014.

Profundidad	Alto		Media Loma Alta		Media Loma Baja	
	Excluido	Pastoreado	Excluido	Pastoreado	Excluido	Pastoreado
Verano 2013						
0-10 cm	0,84	0,48	0,84	0,80	0,86	0,72
10-20 cm	0,24	0,24	0,42	0,40	0,48	0,40
20-30 cm	0,14	0,14	0,30	0,26	0,28	0,14
Invierno 2013						
0-10 cm	0,96	0,64	0,92	0,76	0,94	0,88
10-20 cm	0,34	0,30	0,30	0,20	0,22	0,18
20-30 cm	0,12	0,12	0,16	0,10	0,14	0,12
Verano 2014						
0-10 cm	0,66	0,34	0,7	0,44	0,86	0,6
10-20 cm	0,26	0,14	0,24	0,20	0,30	0,2
20-30 cm	0,14	0,08	0,14	0,10	0,16	0,12

Una vez realizado este procedimiento, se tomaron 5 muestras con un cilindro de 11 cm de diámetro a fin de estimar la biomasa subterránea de las áreas excluidas y pastoreadas del alto y de ambas medias lomas. Se tomaron muestras en verano e invierno para los dos años de muestreo, a excepción del último invierno a causa de la inundación mencionada anteriormente. Las muestras fueron trasladadas hasta el laboratorio, procesadas con tamices de diferente tamaño de malla y colocadas en estufa a 60°C durante 72 hs a fin de determinar su peso seco (LeCain *et al.* 2006). Cabe destacar

que en la biomasa se incluía tanto raíces vivas como muertas y no se discriminó entre ambas.

4.4.3 Análisis de los datos

Los contenidos de carbono, materia orgánica y demás nutrientes fueron estimados en base a la masa mineral de suelo equivalente, con el fin de obtener una medida cuantitativa independiente a los cambios volumétricos inducidos por el manejo (Davidson y Ackerman 1993, Ellert *et al.* 2001, Wuest 2009). Los cálculos requeridos se realizaron adaptando las ecuaciones planteadas por Ellert y Bettany (1995) y Ellert *et al.* (2001) (Anexo A).

A fin de evaluar los cambios en las propiedades físicas y químicas de los suelos debida a la exclusión ganadera, se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) de manera de poder reducir la información en los componentes que expliquen el mayor porcentaje de la variabilidad total (Borcard *et al.* 2011). Se obtuvo un PCA para cada una de las capas muestreadas y se evaluó la significancia de la correlación entre las variables edáficas y los componentes mediante correlaciones de Pearson. Para evaluar las diferencias entre tratamientos se llevó a cabo un modelo lineal general (GLM) por capa. En ambos casos se consideraron como factores fijos el tratamiento (exclusión o pastoreo), la posición topográfica y su respectiva interacción. La variable respuesta para cada uno de los modelos fueron los valores de los dos primeros componentes obtenidos en el PCA. Para los modelos correspondientes a la segunda capa se modeló la estructura de varianzas con la función identidad (*varIdent*) por posición topográfica.

En cuanto a las diferencias en la biomasa subterránea (variable respuesta) se utilizó un modelo lineal general y mixto (GLMM), con matriz de correlación autoregresiva de orden 1 y modelado de varianza por la función *varIdent*. Se establecieron como factores fijos el

tratamiento (excluido o pastoreado), el tiempo (las tres fechas de muestreo) y la interacción entre ellos, y como factor aleatorio la posición topográfica (bloque).

Los modelos de suelos y biomasa de raíces fueron realizados utilizando el programa Infostat (Di Renzo *et al.* 2011) y la selección de los mismos se llevo a cabo considerando los criterios de información de AKAIKE y parsimonia (Crawley 2009).

4.5 RESULTADOS

Los suelos del gradiente topográfico mostraron diferentes texturas entre sí e independientes del tratamiento al que estaban sometidos. En la tabla 4.2 se muestran los porcentajes de arena, limo y arcilla obtenidos para cada parte del gradiente.

Tabla 4.2: Porcentaje de arena, limo y arcilla de los suelos excluidos a la ganadería (E) y pastoreados (P) correspondientes a las posiciones topográficas del alto, media loma alta (MLA) y media loma baja (MLB) en el Delta Medio del Río Paraná. Se indica la clase textural según los resultados obtenidos para las capas 1 y 2.

	Capa	% Arcilla	% Limo	% Arena	Clase Textural
Alto					
E	1	40	40	20	Franco Arcillosa
P	1	37,5	45	17,5	Franco Arcillosa
MLA					
E	1	47,5	35	17,5	Arcillosa
	2	45	35	20	Arcillosa
P	1	42,5	32,5	25	Arcillosa
	2	42,5	15	42,5	Arcillosa
MLB					
E	1	12,5	22,5	65	Franco Arenosa
	2	37,5	32,5	30	Franco Arcillosa
P	1	20	22,5	57,5	Franco Arenosa
	2	30	40	30	Franco Arcillosa

En la misma se observa que del alto hacia la media loma alta aumenta el contenido de arcillas mientras que de la media loma alta hacia la media loma baja hay un incremento en el contenido de arena. A su vez, la segunda capa de la media loma baja presento una textura diferente respecto de la capa más superficial, con un aumento en el contenido de material fino.

Las concentraciones de nitrógeno (N), carbono (C), materia orgánica (MO) y materia orgánica joven (MOJ) presentaron la misma tendencia en la superficie de los suelos para todo el gradiente topográfico, siendo sus valores superiores en los sitios excluidos respecto a los pastoreados (Tabla 4.3). Asimismo, para ambas medias lomas, el contenido de estos elementos, excepto por la MOJ, aumenta con la profundidad y mantiene las diferencias entre tratamientos. Los suelos resultaron ácidos y con un alto contenido de humedad, en particular la media loma baja, pero sin diferencias destacables debidas a la exclusión ganadera (Tabla 4.3). Los valores de conductividad eléctrica fueron variables pero para todos los casos resultaron ser suelos no salinos, con un aumento hacia las partes bajas del gradiente y de los sitios excluidos al ganado. Con respecto al fósforo total y extractable (Pt y Pe), no se observaron grandes diferencias entre tratamientos pero si a nivel topográfico, con una disminución de ambas hacia las partes bajas del gradiente (Tabla 4.3).

Tabla 4.3: Valores promedio \pm EE de las variables edáficas analizadas en suelos del Delta Medio del Río Paraná: humedad (HUM), materia orgánica (MO), carbono (C), nitrógeno (N), Fósforo extractable y total (Pe y Pt), materia orgánica joven (MOJ), pH y conductividad eléctrica (CE). Los mismos corresponden los suelos excluidos al ganado (E) y pastoreados (P) de las posición topográfica alta, media loma alta (MLA) y media loma baja (MLB). Para las medias lomas se muestran los valores obtenidos para las capas 1 y 2.

Cap a	HUM (%)	MO (%)	MO Kg.Ha ⁻¹	C (%)	C Kg.Ha ⁻¹	N (%)	N Kg.Ha ⁻¹	Pe Kg.Ha ⁻¹	Pt Kg.Ha ⁻¹	MOJ %	MOJ Kg.Ha ⁻¹	pH	CE dS. m ⁻¹
Alto													
1	1,22 \pm 0,07	6,6 \pm 0,1	318046,1 \pm 6611,8	3,8 \pm 0,1	243721,3 \pm 12696,6	0,39 \pm 0,01	18591,3 \pm 705,1	25,3 \pm 0,6	2340,2 \pm 76,4	2,5 \pm 0,1	113859,3 \pm 5356,8	4,37 \pm 0,02	0,560 \pm 0,037
P 1	0,93 \pm 0,02	5,9 \pm 0,3	288292,9 \pm 15018,5	3,4 \pm 0,2	184910,5 \pm 3844,1	0,37 \pm 0,01	17941,4 \pm 720,2	23,5 \pm 0,6	2381,8 \pm 52,8	1,9 \pm 0,1	109373,4 \pm 6755,7	4,35 \pm 0,04	0,454 \pm 0,027
MLA													
1	44,0 \pm 3,3	18,2 \pm 1,5	105052,9 \pm 7113,4	13,4 \pm 0,9	61077,3 \pm 4135,7	0,84 \pm 0,06	4642,3 \pm 302,1	2,2 \pm 0,1	280,1 \pm 14,1	15,8 \pm 2,1	74721,2 \pm 9102,9	4,19 \pm 0,07	0,924 \pm 0,123
E 2	31,3 \pm 0,3	5,1 \pm 0,1	154490,4 \pm 5184,5	2,7 \pm 0,1	89820,1 \pm 3014,3	0,34 \pm 0,01	10685,9 \pm 234,7	8,2 \pm 0,7	1409,7 \pm 37,4	1,3 \pm 0,1	45416,4 \pm 4525,2	4,24 \pm 0,04	0,344 \pm 0,013
P 1	24,7 \pm 0,8	10,8 \pm 0,3	47497,6 \pm 1548,3	6,1 \pm 0,2	31987,6 \pm 1042,7	0,55 \pm 0,01	2543,4 \pm 70,6	2,2 \pm 0,3	228,2 \pm 9,1	6,1 \pm 0,3	24201,9 \pm 1614,2	4,29 \pm 0,03	0,621 \pm 0,032
P 2	29,2 \pm 0,7	3,2 \pm 0,2	131727,9 \pm 6071,2	2,2 \pm 0,1	87956,3 \pm 4284,9	0,24 \pm 0,01	9230,7 \pm 340,8	8,1 \pm 1,4	1069,9 \pm 78,4	0,64 \pm 0,06	30755,5 \pm 1663,6	4,42 \pm 0,03	0,298 \pm 0,028
MLB													
E 1	79,3 \pm 5,4	52,7 \pm 0,4	152890,5 \pm 4290,1	30,1 \pm 0,2	88058,6 \pm 2819,8	2,03 \pm 0,05	5834,7 \pm 237,6	1,8 \pm 0,1	248,1 \pm 6,1	34,6 \pm 0,9	108809,1 \pm 1604,8	4,21 \pm 0,02	1,216 \pm 0,074
E 2	49,2 \pm 3,2	6,3 \pm 0,6	248999,9 \pm 19033,8	4,9 \pm 0,4	144767,4 \pm 11066,2	0,41 \pm 0,01	13638,3 \pm 525,8	7,3 \pm 0,6	996,8 \pm 14,3	1,3 \pm 0,4	73587,5 \pm 10676,9	3,76 \pm 0,02	0,426 \pm 0,021
P 1	91,5 \pm 7,3	40,6 \pm 0,1	125686,2 \pm 2880,1	23,7 \pm 0,1	73073,4 \pm 167,5	1,57 \pm 0,03	5234,6 \pm 112,1	1,6 \pm 0,1	245,5 \pm 11,1	28,1 \pm 1,2	84919,5 \pm 3736,3	4,12 \pm 0,06	1,082 \pm 0,051
P 2	49,2 \pm 1,8	4,7 \pm 0,8	214660,9 \pm 24864,3	4,3 \pm 0,5	138539,7 \pm 1604,2	0,31 \pm 0,04	12707,5 \pm 125,2	8,2 \pm 0,4	951,7 \pm 13,1	1,0 \pm 0,2	61825,6 \pm 9993,5	3,96 \pm 0,01	0,416 \pm 0,007

En las tres posiciones del gradiente topográfico la densidad aparente de los sitios excluidos fue menor respecto a los suelos de los sitios pastoreados (Fig. 4.1). Para ambos tratamientos la compactación del suelo aumentó con la profundidad, indicando que la exclusión ganadera tuvo un mayor efecto sobre los primeros centímetros del suelo. Por otra parte, el efecto del tratamiento fue más evidente en los suelos con mayor contenido de arcillas, los cuales corresponden a las partes más altas del gradiente (alto y media loma alta) (Fig. 4.1).

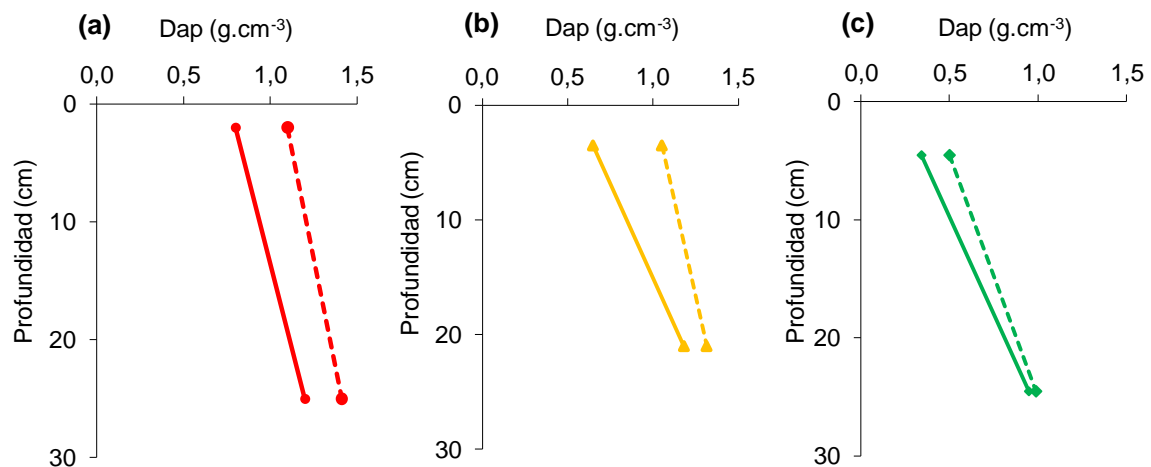


Figura 4.1: Densidad aparente (Dap, g.cm⁻³) estimada para el alto (a), la media loma alta (b) y la media loma baja (c) del gradiente topográfico local en el Delta Medio del Río Paraná. Las líneas continuas corresponden a las áreas excluidas al ganado y las punteadas a las pastoreadas.

Para la primera capa, los primeros dos componentes principales (CP) del ordenamiento de las muestras de suelos en función del conjunto de variables edáficas explicaron el 91,2% de la varianza total (70,3% y 20,9% para el CP 1 y el CP 2, respectivamente) (Fig. 4.2).

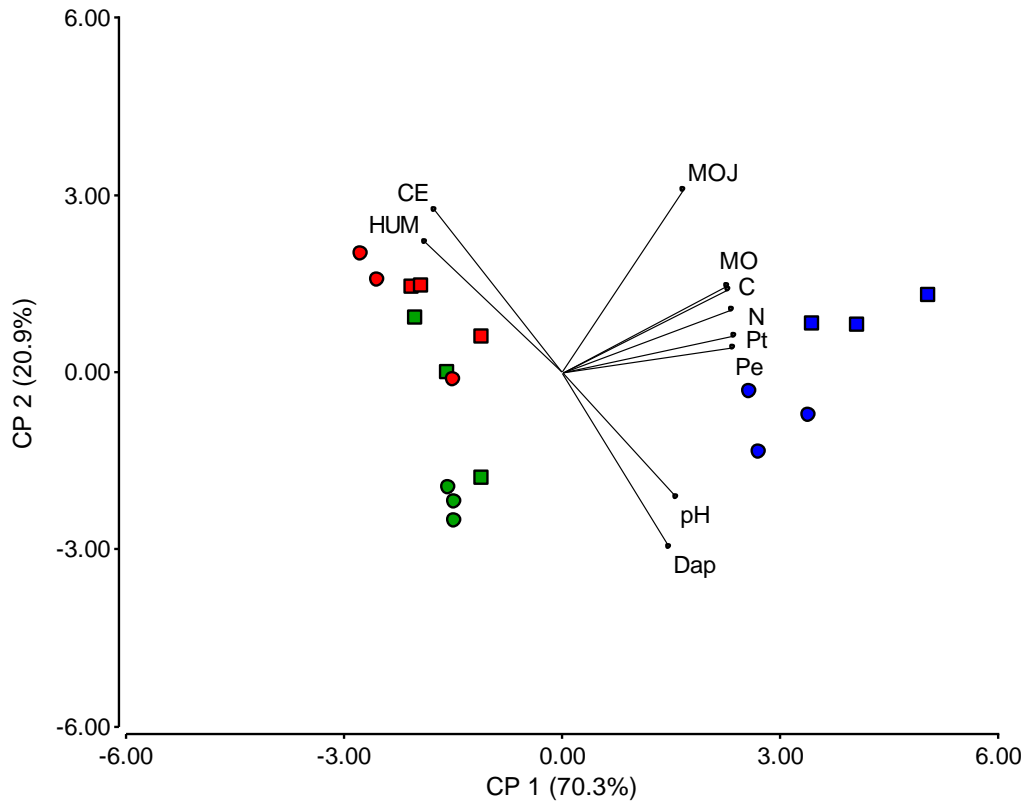


Figura 4.2: Ordenamiento producto del análisis de componentes principales de los suelos excluidos (□) al ganado y pastoreados (○) en el Delta Medio del Río Paraná en relación a las variables edáficas consideradas (flechas). Los resultados corresponden a la primera capa de suelo de las posiciones topográficas alto (Azul), media loma alta (Verde) y media loma baja (Rojo). HUM: humedad; MO: Materia orgánica; C: carbono; N: nitrógeno; Pe y Pt: fósforo extractable y total; MOJ: materia orgánica joven; CE: conductividad eléctrica.

Las muestras con mayor contenido de C, MO, MOJ, N y P total y extractable se ordenaron hacia los valores positivos del CP 1, mientras que aquellas que presentaron mayor porcentaje de humedad y conductividad eléctrica lo hicieron hacia los valores negativos de dicho componente (Fig. 4.2). Por otro lado, hacia valores negativos del CP 2 se ordenaron las muestras de suelo con pH menos ácidos, mayor densidad aparente y con menor contenido de MOJ (Figura 4.2). La correlación de estas variables con los respectivos componentes resultó significativa (Tabla 4.4).

Tabla 4.4: Correlación entre las variables edáficas y los dos primeros componentes (CP1 y CP2) del análisis de componentes principales para las dos capas de suelos muestreadas en el Delta Medio del Río Paraná. Se evaluó la significancia mediante correlaciones de Pearson. * $p < 0,01$; ** $p < 0,001$; *** $p < 0,0001$. HUM: humedad; MO: Materia orgánica; C: carbono; N: nitrógeno; Pe y Pt: fósforo extractable y total; MOJ: materia orgánica joven; CE: conductividad eléctrica.

Variables edáficas	Capa 1		Capa 2	
	CP 1	CP 2	CP 1	CP 2
C	0,95***	0,32	0,93***	0,33
MO	0,94***	0,33	0,9***	0,42
MOJ	0,69**	0,70**	0,82**	0,48
N	0,97**	0,24	0,85**	0,44
Pe	0,97***	0,10	0,07	-0,02
Pt	0,98***	0,14	-0,51	0,04
Dap	0,61*	-0,67*	-0,85**	0,32
HUM	-0,79*	0,50	0,83**	-0,35
pH	0,65*	-0,48	-0,59	0,72**
CE	-0,73***	0,62*	0,67*	-0,68*

En este sentido, a lo largo del CP 1 se separaron los suelos en función de las posiciones topográficas mientras que a lo largo del CP 2 lo hicieron los suelos excluidos al ganado y los pastoreados de las posiciones más altas del gradiente. Sin embargo, para la media loma baja esta diferenciación no fue observada debido a la estrecha relación entre los suelos de ambos tratamientos con el contenido de humedad y la conductividad eléctrica (Fig. 4.2). De acuerdo a los resultados obtenidos mediante el GLM, los valores del CP 1 y del CP 2 difirieron significativamente, tanto entre posiciones topográficas ($p_{CP1} < 0,0001$; $p_{CP2} = 0,0008$) como entre tratamientos ($p_{CP1} = 0,03$; $p_{CP2} = 0,006$) (interacción no significativa, $p_{CP1} = 0,144$; $p_{CP2} = 0,113$) (Figura 4.3).

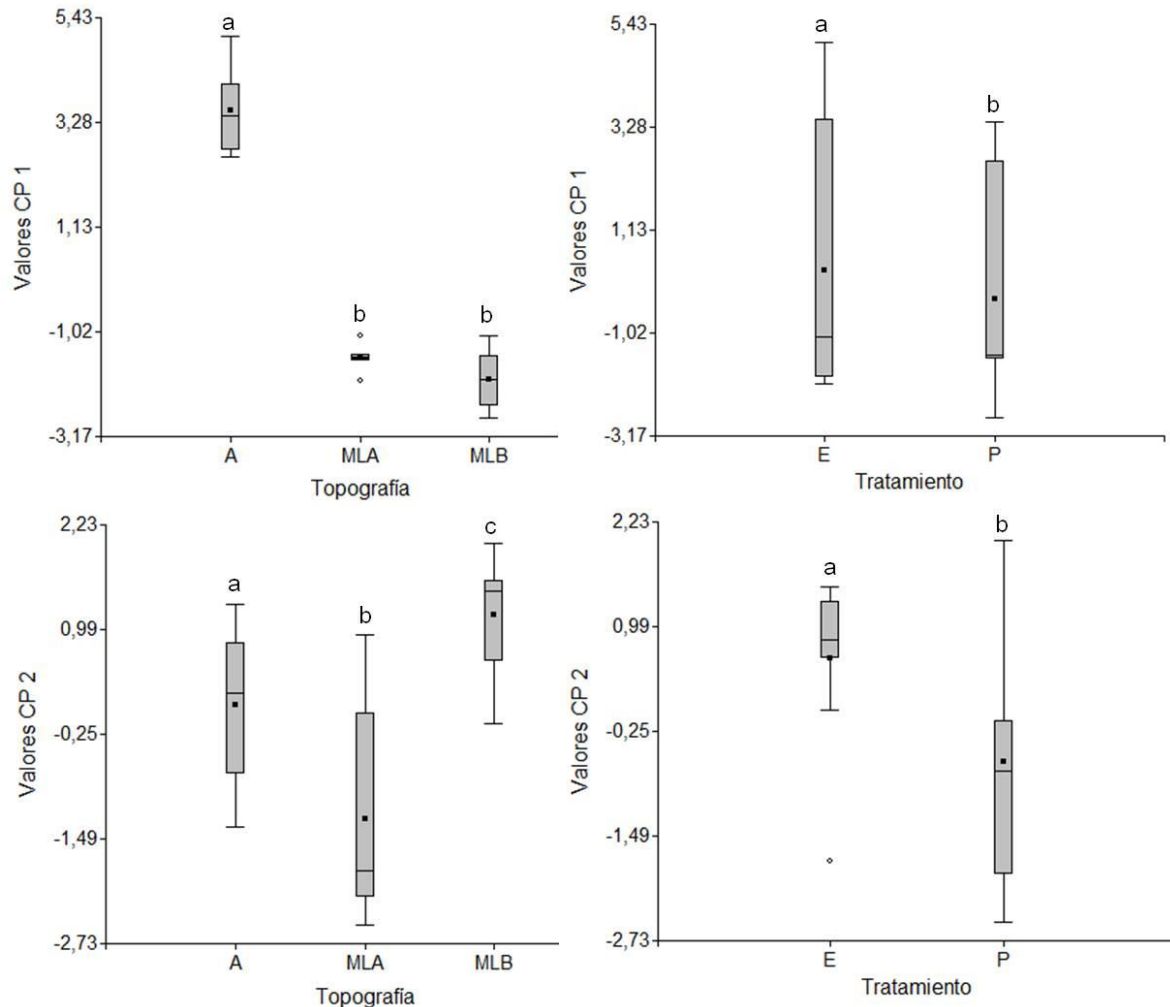


Figura 4.3: Distribución de los valores de los componentes principales (CP 1 y CP 2) en las posiciones topográficas (A: alto, MLA: Media loma alta, MLB: media loma baja) y en los tratamientos (E: Excluido al ganado y P: Pastoreado), correspondientes a la primera capa de suelo en el Delta Medio del Río Paraná. Las comparaciones múltiples de DGC indican, con letras distintas, medias significativamente diferentes ($p < 0,05$).

Considerando la segunda capa de suelo muestreada, el CP 1 y el CP 2 explicaron el 55,5% y el 19,3% de la varianza total, respectivamente (Fig. 4.4). Al igual que para la capa 1, en la Tabla 4.4 se muestran los valores correspondientes a las correlaciones de las variables edáficas con los componentes correspondientes a este ordenamiento y su significancia. Para este caso, hacia los valores positivos del CP 1 se ubicaron las

muestras de suelo con mayor porcentaje de humedad, con los valores más elevados de conductividad eléctrica y con un alto contenido C, MO, MOJ y N mientras que hacia los valores negativos de este componente se ordenan las muestras de suelo con mayor compactación (Fig. 4.4).

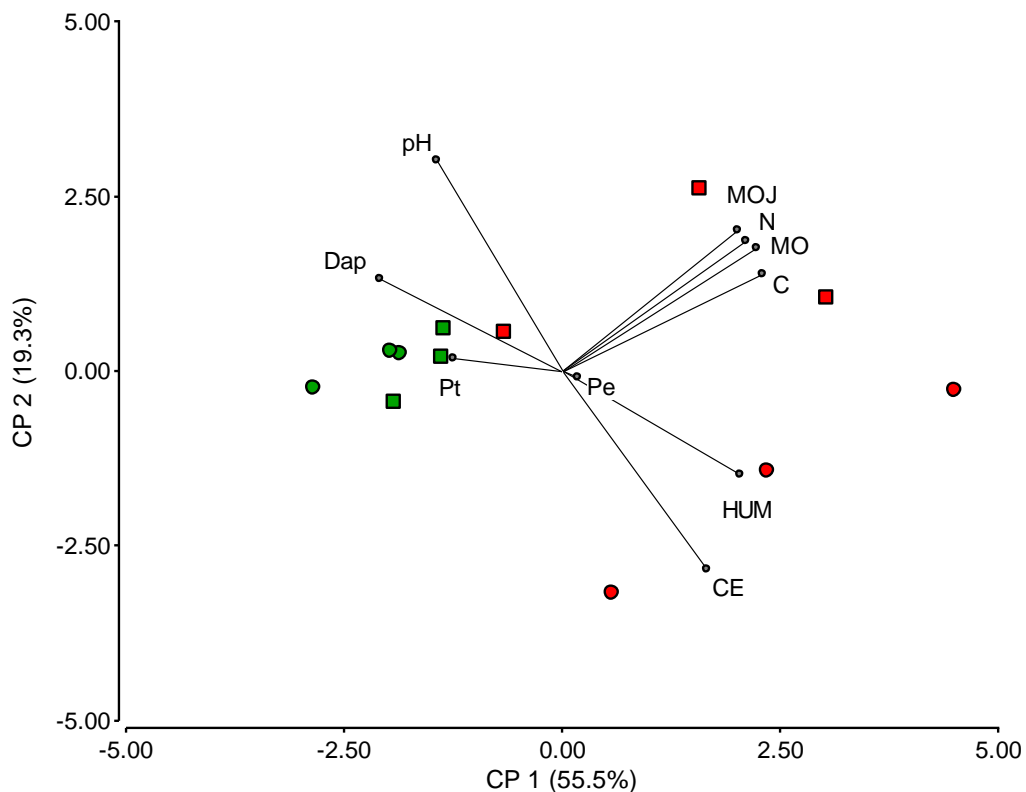


Figura 4.4: Ordenamiento producto del análisis de componentes principales de los suelos excluidos (□) al ganado y pastoreados (O) en el Delta Medio del Río Paraná en relación a las variables edáficas consideradas (flechas). Los resultados corresponden a la segunda capa de suelo de las posiciones topográficas de media loma alta (Verde) y media loma baja (Rojo). HUM: humedad; MO: Materia orgánica; C: carbono; N: nitrógeno; Pe y Pt: fósforo extractable y total; MOJ: materia orgánica joven; CE: conductividad eléctrica.

Respecto al segundo componente, sobre éste se ordenaron las muestras de suelo con pH menos ácido hacia los valores positivos del eje y con mayor conductividad hacia los valores negativos (Fig. 4.4). De esta manera, el CP 1 permitió distinguir los suelos de la

media loma alta respecto de los de la media loma baja, mientras que el CP 2 separó las muestras de suelo del sitio pastoreado de la media loma alta del resto. Los valores del CP 1 no difirieron significativamente entre los tratamientos ($p = 0,77$) pero sí entre las posiciones topográficas ($p = 0,001$) y, con una interacción no significativa ($p = 0,28$) (Fig. 4.5). Por otro lado, para el GLM correspondiente al CP 2 no pudieron observarse los efectos simples de la topografía y el tratamiento debido a que la interacción entre ambas resultó significativa ($p = 0,02$) (Fig. 4.5).

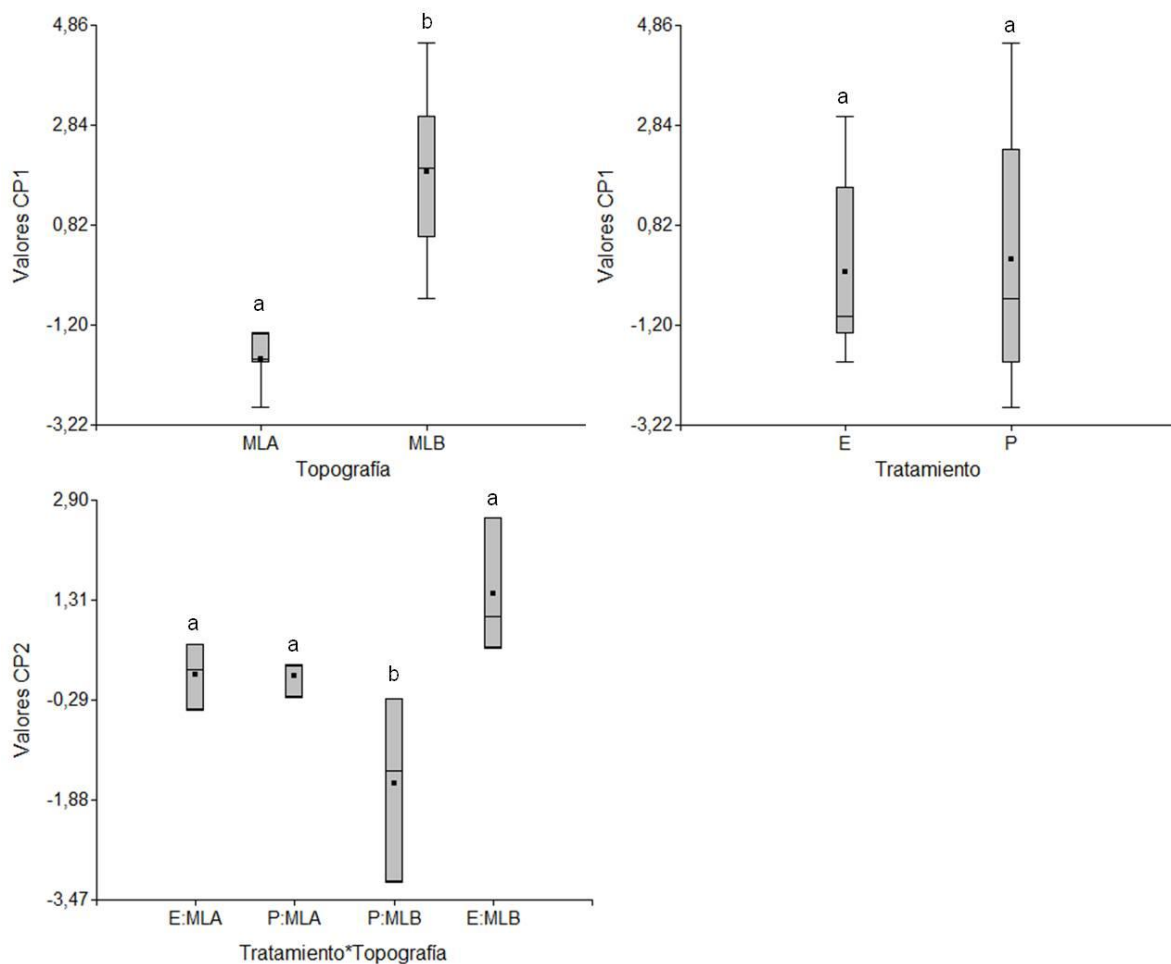


Figura 4.5: Distribución de los valores de los componentes principales (CP 1 y CP 2) en las posiciones topográficas (MLA: Media loma alta, MLB: media loma baja) y en los tratamientos (E: Excluido al ganado y P: Pastoreado), correspondientes a la segunda capa de suelo en el Delta Medio del Río Paraná. Las comparaciones múltiples de DGC indican, con letras distintas, medias significativamente diferentes ($p < 0,05$).

La exclusión de la ganadería favoreció la proliferación y la biomasa de raíces. En este sentido, los sitios excluidos al ganado presentaron una biomasa subterránea significativamente superior a la de los sitios pastoreados ($p = 0,03$). Asimismo, la biomasa de raíces difirió significativamente en el tiempo ($p = 0,0003$). En la figura 4.6 puede observarse que la mayor producción de biomasa radical tiene lugar durante el invierno, aunque los sitios excluidos no mostraron diferencias entre esta estación y el verano siguiente. Para los sitios pastoreados la producción de raíces fue significativamente superior solo durante el invierno (Fig. 4.6). Es importante destacar que las diferencias entre tratamientos resultaron más notorias al aumentar el tiempo de exclusión (12 y 18 meses), aunque a partir de los seis meses las diferencias ya resultaron significativas. En cuanto a la interacción entre el tiempo y el tratamiento para este modelo, la misma no fue significativa ($p = 0,09$).

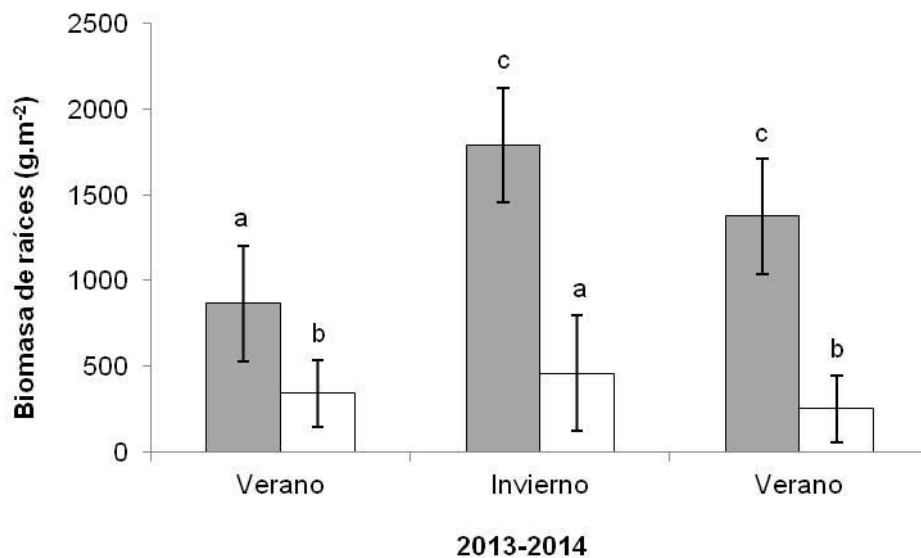


Figura 4.6: Biomasa de raíces (g.m^{-2}) \pm EE para los sitios excluidos (barras grises) al ganado y pastoreados (barras blancas) en el Delta Medio del Río Paraná, correspondientes a tres tiempos de exclusión diferentes: 6 meses (verano 2013), 12 meses (invierno 2013) y 18 meses (verano 2014). Letras distintas indican medias significativamente diferentes ($p < 0,05$).

4.6 DISCUSIÓN

Los resultados alcanzados en este capítulo apoyan las hipótesis que la exclusión ganadera disminuye los procesos de compactación, mejora los parámetros químicos a corto plazo (Hipótesis 1) y favorece la producción de biomasa subterránea (Hipótesis 2).

Para el Delta del río Paraná, si bien existen trabajos descriptivos de los suelos de estos humedales (Malvárez 1999), de su relación con las comunidades vegetales (Morandeira 2014) o del efecto del cambio hidrológico debido a cambios en el uso de la tierra (Ceballos 2011), aún no existen antecedentes sobre el efecto de la ganadería sobre los suelos de esta región.

Los suelos estudiados son de origen fluvial, por lo que la inundación y la mayor movilidad del agua generan el ingreso y/o traslocación importante de materiales como solutos, sedimentos suspendidos y materia orgánica coloidal (Neiff y Malvárez 1999). En este sentido, los cambios observados en la composición textural a lo largo del gradiente topográfico estarían relacionados a una deposición diferencial de materiales fino y grueso transportados por el río Paraná. Por esta misma razón y por el poco tiempo de exclusión, es que no se han observado cambios en la textura de los suelos al aplicar el tratamiento. Sin embargo, esta diferencia de textura es responsable de las diferencias encontradas en las propiedades químicas y físicas a lo largo del gradiente topográfico, tal como lo señala Morrás (2008). Asimismo, la diferencia en la composición textural observada entre los horizontes de la media loma baja estaría relacionada a la traslocación de limo y arcillas hacia la capa inferior debido al alto contenido de humedad que presento esta posición, como fue observado en el análisis de ordenamiento.

Según los resultados obtenidos para este capítulo, la ganadería tiene efectos negativos sobre la estructura del suelo, los cuales pudieron mejorarse mediante la exclusión al mismo. Se han identificado dos factores claves que influyeron sobre la disminución de la compactación de los suelos. En primer lugar, el aumento en el contenido de MO, la cual le

otorga al suelo protección y resistencia a la deformación y, en segundo lugar, una mayor biomasa de raíces que proporcionan una red filamentosa dentro del perfil del suelo. A su vez, Greenwood y McKenzie (2001) plantean que la susceptibilidad a la compactación de los suelos de humedal es mayor cuando aumenta el contenido de arcilla y la humedad del mismo. En este contexto, para el gradiente topográfico estudiado, el contenido de arcillas tuvo una mayor influencia sobre la compactación del suelo que el contenido de humedad. Esto pudo observarse en los valores de densidad aparente obtenidos para las partes altas del gradiente (con texturas más arcillosas) respecto al suelo de la media loma baja, el cual mostró una estrecha relación con el contenido de humedad. Por otra parte, la compactación de un suelo de humedal aumenta su resistencia, reduce la infiltración de agua y aire a través del perfil del mismo y aumenta el escurrimiento (Crush y Thom 2011), lo que puede prolongar el período de inundación (Marty 2005). Asimismo, estos factores podrían ser un limitante para el crecimiento de las raíces, debido a que se afectan los procesos de transferencia de calor, gases, agua y solutos del suelo (Dexter 2004, Cerisola *et al.* 2005). Un aumento en la resistencia del suelo suele ser un factor restrictivo para la penetración de las raíces (Masle y Passioura 1987, Crush y Thom 2011), lo que limitaría el acceso al agua y los nutrientes. En este sentido, el aumento significativo en la biomasa de raíces y la disminución en la compactación de los suelos debidos a la exclusión ganadera podría estar relacionado con los cambios estructurales mencionados anteriormente, facilitando de esta manera la recuperación de las propiedades originales de estos suelos.

Mediante el pastoreo los animales asimilan solo una pequeña parte de los nutrientes que consumen y como resultado de ello excretan grandes cantidades de N, P y S a través de heces y orina (Kirkham 2006). Se estima que esta excreta por parte del ganado corresponde a un 80-90% del N y un 50-75% del P consumidos (Brundage 2010). A diferencia de lo observado por diferentes autores (e.g., Chaneton y Lavado 1996, Yates *et*

al. 2000, Neff *et al.* 2005, Ovens *et al.* 2008), en este trabajo las principales diferencias en los contenidos de N y P, estuvieron relacionadas más al nivel topográfico que a la exclusión a la ganadería. Esto pudo observarse a partir del análisis de ordenamiento, donde a lo largo del CP 1 (el que resultó tener una correlación significativa con el P y el N) se diferenciaron los suelos de las distintas posiciones topográficas. Al respecto, Morris y Reich (2013) plantean que en sistemas donde el ganado se alimenta dentro del humedal, los nutrientes no aumentan su carga pero cambian su forma. De esta manera, los nutrientes retenidos en los tejidos vegetales se consumen y luego se devuelven mediante la excreción, dejándolos disponibles para el crecimiento de las plantas (Steinman *et al.* 2003, Scrimgeour y Kendall 2002). Por el contrario, en sistemas donde el ganado se alimenta por fuera del humedal pero luego retorna a él, el contenido total de nutrientes puede aumentar por medio de las heces y orina. Los resultados obtenidos en este capítulo serían consistentes con el primer mecanismo ya que en las islas del Delta la fuente de forraje para la ganadería se obtiene *in situ*, dentro de los humedales. Sin embargo, no debería descartarse que la falta de diferencias entre tratamientos se deba al corto tiempo de exclusión, aunque, en estudios realizados en humedales, algunos autores no han observado cambios en el contenido de P al considerar mayores tiempos de exclusión (Tweel y Bohlen 2008, Li *et al.* 2008), pero sí en el contenido de N (Chaneton y Lavado 1996).

La exclusión a la ganadería favoreció el almacenaje de C y MO en los suelos y en particular en los contenidos de MOJ, la cual constituye la parte más dinámica de la MO y se encuentra asociada a la disponibilidad de nutrientes en el corto plazo (Galantini y Suñer 2008). En este sentido, este parámetro podría haber jugado un rol importante en los cambios significativos observados en la biomasa de raíces. Por otra parte, dado el poco tiempo de exclusión las diferencias entre los valores observados entre tratamientos podría estar sugiriendo otros mecanismos que aporten MO y nutrientes al sistema, como

pueden ser las crecidas recurrentes (Neiff y Malvárez 1999) registradas en los meses de julio, septiembre y octubre previos al relevamiento de suelos (ver Régimen hidrológico, capítulo 2). Los altos contenidos de MO registrados estarían condicionando la acidez observada en todos los sitios debido a los componentes ácidos liberados durante el proceso de descomposición de la misma (Morrás 2008). Sin embargo, los valores de pH mostraron una mayor variación entre las partes del gradiente que entre tratamientos. Al respecto, Milchunas y Lauenroth (1993) encontraron que la literatura sobre los efectos del pastoreo no documentó una tendencia consistente para el pH del suelo. Los altos contenidos de MO resultan esperables ya que los humedales son considerados grandes reservorios de este componente (Maltby e Immirzi 1993, Houghton 2003, Lal 2007). A su vez, las diferencias en los valores de MO a favor de los sitios excluidos estarían relacionadas con un mayor aporte de material senescente y broza, como se ha visto en el Capítulo 3. Esto último ha sido documentado por diferentes autores (e.g., Abril y Bucher 2001, Piñeiro 2006, Pei *et al.* 2008, Semmartin 2008) y resaltan uno de los servicios esenciales de los humedales que es el secuestro de carbono atmosférico a través de la acumulación de materia orgánica y de una baja tasa de descomposición (Oddi y Kandus 2011).

Con respecto a la biomasa de raíces se observaron variaciones estacionales que estarían relacionadas principalmente por las distintas condiciones climáticas y, en consecuencia, con la estación de crecimiento de las especies vegetales registradas. Tanto los sitios excluidos como los pastoreados presentan la misma tendencia, con una mayor producción subterránea durante el invierno. En este sentido, las raíces podrían estar aumentando su contenido de nutrientes a modo de reserva para incrementar la biomasa aérea durante la estación favorable, como ha sido observado en el capítulo anterior. Diversos autores han reportado variaciones estacionales en la biomasa subterránea en una amplia variedad de pastizales (e.g., Sundriyal 1992, McNaughton *et*

al. 1998, Pucheta *et al.* 2004). Sin embargo, los sitios excluidos no mostraron diferencias significativas entre los últimos dos muestreos a pesar de pertenecer a estaciones contrastantes, lo que estaría sugiriendo un fuerte efecto de la ganadería sobre el crecimiento de las raíces. De esta manera, las diferencias entre tratamientos podrían estar indicando por un lado, que la defoliación convertiría en prioritaria la asignación de recursos a la producción de biomasa aérea (Loreti *et al.* 1994), y por otro que la compactación de los suelos en los sitios pastoreados dificultaría la penetración de las raíces y, en consecuencia, su biomasa (Morris y Reich 2013).

Finalmente, no pudieron realizarse los muestreos de suelos previstos al finalizar el estudio, aunque con las tendencias y los resultados observados, se esperaría que con un mayor tiempo de exclusión aumenten significativamente los contenidos de nutrientes y se registren diferencias superiores en los contenidos de MO y, en consecuencia, de C. Esto permitiría, en parte, explicar los aumentos observados en la producción de biomasa subterránea con tiempos de exclusión más prolongados.

CAPÍTULO 5. UNA MIRADA INTEGRADORA.

EFFECTOS DE LA GANADERÍA SOBRE EL CONTENIDO DE CARBONO

5.1 INTRODUCCIÓN

El balance de carbono revela la evolución potencial de la materia orgánica (MO) y permite comparar distintos sistemas de producción o prácticas de manejo, así como los efectos de las actividades antrópicas sobre los ecosistemas (Yahdjian y Piñeiro 2014). En este sentido, la MO es considerada un indicador clave de la calidad de suelo y la sustentabilidad del sistema (Robinson *et al.* 1994).

La productividad primaria neta (PPN) es la principal vía de ingreso de carbono (C) a los ecosistemas y representa la tasa de fijación de C en los tejidos vegetales mediante la fotosíntesis, mientras que la respiración radical y microbiana son las principales fuentes de salida (Fig. 5.1). La diferencia entre la cantidad de C que ingresa como residuos vegetales al suelo y la que se genera por respiración representa el balance de carbono del mismo. Durante la descomposición de la biomasa vegetal muerta se liberan nutrientes y se emite CO₂, el cual se suma al generado en el proceso de mineralización de la materia orgánica humificada. El carbono del material vegetal que no es emitido como CO₂ durante la descomposición pasa inicialmente a formar parte de la biomasa microbiana, para luego integrarse a sustancias orgánicas más estables como el C humificado (Fig. 5.1; Alvarez 2013). Las primeras investigaciones basadas en un método de extracción supusieron que un proceso de humificación crea una sustancia recalcitrante que constituye la mayor parte del humus del suelo. Sin embargo, estas sustancias húmicas no han sido observadas por

las técnicas analíticas modernas, lo que lleva a que el proceso de humificación sea cada vez más cuestionado (Lehmann y Kleber 2015).

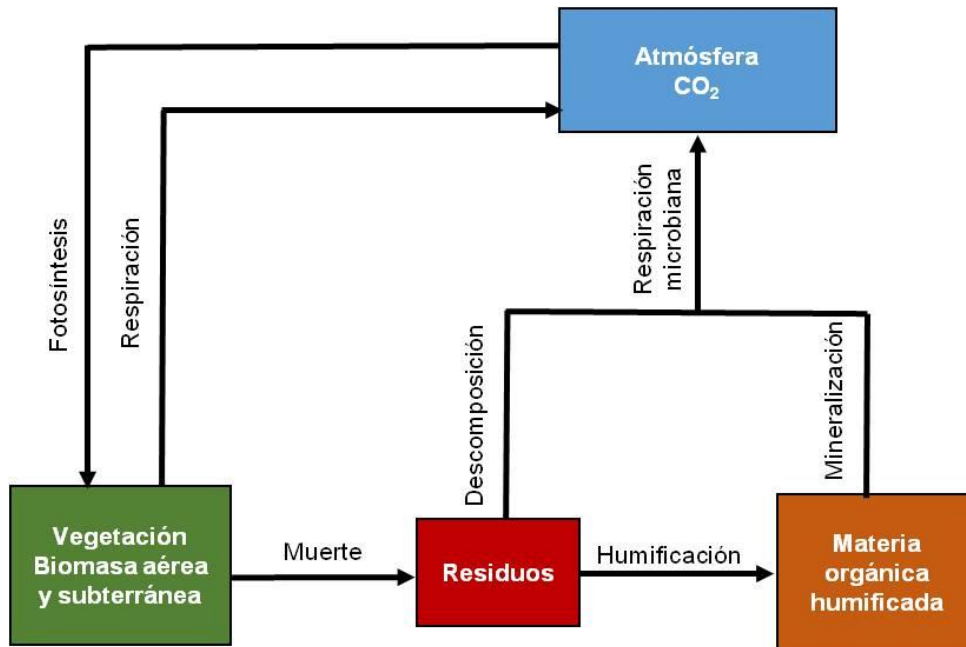


Figura 5.1: Esquema conceptual del balance de carbono en un ecosistema (Modificado de Alvarez 2013).

En resumen, el balance de carbono es el resultado de los flujos de entrada y salida de este elemento en los ecosistemas. Asimismo, en ecosistemas no disturbados durante periodos de tiempos prolongados se espera que estos flujos de entrada y salida sean muy similares y la capacidad de retener carbono no se modifique. Sin embargo, en la actualidad los disturbios producidos por las actividades humanas tales como la agricultura y la ganadería suelen provocar desbalances y pérdidas de carbono en alguno de sus reservorios, afectando la fertilidad de los suelos a escala local e incidiendo en el cambio climático a escala global (Yahdjian y Piñeiro 2014).

La deforestación, la degradación de los pastizales nativos y la conversión a tierras de cultivo han provocado pérdidas de biomasa y C de los suelos equivalentes al 30-40% de

las emisiones generadas por combustibles fósiles (DeFries *et al.* 1999, Kheshgi *et al.* 2000, Olofsson y Hickler 2008). Si bien, las emisiones derivadas de la conversión de bosques en tierras de cultivo o en otros usos de la tierra han dominado las pérdidas de carbono de los ecosistemas terrestres, también se han perdido cantidades considerables de C provenientes de la biomasa y los suelos de los sistemas de pastizales (Shevliakova *et al.* 2009).

A nivel mundial, la captura de carbono anual por los ecosistemas terrestres fue estimada en 2,3 Gt C en la década del 90, mientras que las emisiones procedentes del cambio del uso del suelo fueron de 1,6 Gt C al año (IPCC 2000). Sin embargo, del 2000 al 2009 estas emisiones han alcanzado un total de 4,03 Gt anual (IPCC 2014). Por su parte, los humedales contienen una gran parte de las reservas de carbono de la tierra (Schlesinger 1984, Whiting y Chanton 2001). A pesar de que los mismos solo ocupan del 3% al 5% de la superficie total de la tierra, contienen entre el 20% y 25% de las reservas de C total acumulados en la vegetación y los suelos (Mitra *et al.* 2005).

La razón para los altos niveles de C en muchos humedales radica en su alta PPN en términos de fijación de C de la atmósfera y la baja tasa de descomposición del C acumulado (Kayranli *et al.* 2010). En particular, esta baja tasa de descomposición se debe a las condiciones anaeróbicas que presentan los suelos de los humedales. Esto permite un significativo aumento en el contenido de MO, la cual supera en casi un orden de magnitud a la obtenida por descomposición aeróbica en sistemas terrestres (Reddy *et al.* 1986). Si bien, las condiciones anaeróbicas también favorecen la formación de gas metano (CH₄), los humedales compensan esta acción con el secuestro de otros gases de efecto invernadero como es el mencionado CO₂, el cual es transformado en biomasa vegetal (Vicari 2010).

Se estima que los humedales contribuyen en un 20-40% del flujo de CH₄ atmosférico mundial anual (Bartlett y Harriss 1993). Sin embargo, hay importantes diferencias entre

los tipos de humedales. En este sentido, las tasas de emisión más altas corresponden a humedales tropicales y las emisiones más bajas a humedales de zonas templadas (Aselmann y Crutzen 1989, Mitra *et al.* 2005).

A diferencia de los ecosistemas boscosos, en los ecosistemas dominados por herbáceas generalmente menos del 10% del C orgánico está en la biomasa vegetal (Burke *et al.* 1998), encontrándose la mayor parte de su almacenamiento en la MO del suelo (Soussana *et al.* 2004). Los pastizales, los cuales suelen ser reconocidos como ecosistemas altamente productivos, representan áreas muy utilizadas para llevar a cabo actividades pecuarias. Por lo tanto, los cambios en la composición o producción de especies inducidos por el pastoreo del ganado pueden reducir la absorción de C en relación con la de otros ecosistemas (Conant 2010).

El C orgánico del suelo y la PPN, dos atributos importantes del ciclo de C y del flujo de energía en los ecosistemas, suelen estar profundamente alterados por el pastoreo y el pisoteo. Las actividades ganaderas alteran la distribución de la biomasa aérea o subterránea modificando los ingresos y egresos, cambiando los patrones de almacenamiento, de distribución y, por lo tanto, la dinámica del C (Conant y Paustian 2002). A pesar del amplio reconocimiento sobre los efectos del sobrepastoreo sobre las comunidades vegetales (Milchunas y Lauenroth, 1993) y sobre las reservas de C del suelo (Conant y Paustian 2002), alrededor de un 70% de las tierras de pastoreo se encuentran degradadas (Robert 2002).

En el Delta del Paraná la intensificación ganadera que se dio en los últimos años produjo un importante impacto del pastoreo y pisoteo sobre los humedales, alterando la función de secuestro de C característica de estos ecosistemas. En este contexto, la información generada en este capítulo contribuirá al conocimiento de los efectos de la ganadería sobre este servicio ecosistémico en los humedales de la región.

5.2 OBJETIVOS

5.2.1 Objetivo general

Analizar el efecto de la actividad del ganado sobre el contenido de carbono en distintos compartimentos, a partir de su exclusión a lo largo del gradiente topográfico en una isla del Delta Medio del Río Paraná.

5.2.2 Objetivos específicos

- 1) Integrar los resultados obtenidos en los capítulos anteriores y cuantificar el contenido de carbono en la biomasa vegetal aérea y subterránea, la broza y el suelo en sitios excluidos al ganado y sometidos al mismo.
- 2) Identificar el compartimiento que presenta la mayor acumulación de carbono y el que se encuentra más afectado por la actividad del ganado.

5.3 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Las actividades ganaderas disminuyen la productividad de los ecosistemas a través de una disminución en la biomasa aérea y subterránea, alterando de esta manera la dinámica del ciclo del C y, en consecuencia, su almacenamiento.

Hipótesis. Las actividades ganaderas disminuyen el contenido de C del sistema debido a un menor aporte de biomasa aérea y subterránea. Por otra parte, la cantidad de C en la vegetación de los sitios excluidos a la ganadería aumenta con el tiempo de exclusión.

Predicción. Los sitios pastoreados presentarán valores de C menores en biomasa vegetal, broza y suelos respecto a los sitios excluidos.

5.4 MATERIALES Y MÉTODOS

Para integrar los resultados obtenidos en los capítulos anteriores, se evaluaron los contenidos de C en el suelo y en la biomasa vegetal aérea y subterránea en los tres sitios pastoreados y excluidos al mismo, correspondientes a las partes más altas del gradiente topográfico (el alto y las dos medias lomas).

Los datos de biomasa vegetal aérea (verde y seca) y el contenido de broza utilizados fueron obtenidos de los resultados del capítulo 3 mientras que los correspondientes a la biomasa de raíces del capítulo 4. Para la conversión del material vegetal en C orgánico se utilizó un factor de 0,45 (IPCC 2000, Vaccaro *et al.* 2003, Yadhjian y Piñeiro 2014). Mediante este factor de conversión, en la biomasa y la broza se estimó el contenido de C total en cada uno de estos compartimentos. Asimismo, para estimar el contenido de C en el suelo, tanto en las áreas excluidas como pastoreadas, se utilizaron los resultados obtenidos en el Capítulo 4. Los valores estimados de C se expresaron en términos de kg C.Ha⁻¹ y a partir de los valores promedio de C de cada compartimiento se graficaron las diferencias de C obtenidas entre los sitios excluidos al ganado y los sitios pastoreados.

Para el caso de la biomasa vegetal aérea y subterránea, se analizaron las pérdidas de C en tres períodos diferentes y coincidentes con las fechas de muestreo en las que se obtuvieron datos de biomasa de raíces. Las mismas comprenden un período de 6 (Enero 2013), de 12 (Julio 2013) y de 18 (Enero 2014) meses de exclusión ganadera. En cuanto al C obtenido en suelos solamente se presentan los datos obtenidos en el único muestreo que pudo realizarse debido a que el evento de inundación (ver capítulo 2) impidió realizar la toma de muestras a los dos años de exclusión.

5.5 RESULTADOS

A partir de los valores de biomasa verde, seca, subterránea y el contenido de broza se estimaron los contenidos de C que se muestran en la Tabla 5.1. En la misma se observa que el C ingresado por los compartimentos vegetales es muy superior en los sitios excluidos. Asimismo, hay un mayor aporte de C por parte de la biomasa verde y de raíces a medida que aumenta tiempo de exclusión (Tabla 5.1). Es importante destacar que la biomasa subterránea es el compartimiento vegetal que presenta un mayor contenido de C, particularmente durante el mes correspondiente al invierno (Tabla 5.1).

Tabla 5.1: Contenidos de C promedio, expresados en Kg C.Ha⁻¹, para los compartimientos vegetales correspondientes a los tres sitios excluidos al ganado y sometidos a la actividad del mismo en el Delta Medio del Río Paraná. Se muestran los resultados obtenidos en diferentes tiempos de exclusión: 6 meses (Enero 2013), 12 meses (Julio 2013) y 18 meses (Enero 2014).

	Biomasa aérea		Broza	Biomasa Subterránea
	Verde	Seca		
6 Meses				
Excluido	3380,2 ± 60,7	3633,3 ± 111,7	3563,3 ± 86,7	3894,3 ± 1520,7
Pastoreado	1814,2 ± 38,2	1728,3 ± 35,0	118,3 ± 6,7	1544,4 ± 390,1
12 Meses				
Excluido	2712,7 ± 88,5	4661,7 ± 125,0	2928,0 ± 80,0	8053,9 ± 1501,8
Pastoreado	549,0 ± 15,7	1250,0 ± 41,7	455,0 ± 15,0	2070,3 ± 389,3
18 Meses				
Excluido	5887,5 ± 98,9	2761,7 ± 88,3	2981,7 ± 51,7	6187,3 ± 1520,7
Pastoreado	1958,25 ± 57,7	1473,3 ± 65,0	113,3 ± 3,3	1141,7 ± 390,1

En coincidencia con los valores de vegetación, el C edáfico resultó superior en los sitios excluidos (Tabla 5.2). Las mayores diferencias fueron observadas en los primeros centímetros de suelo, en donde la exclusión a la ganadería incrementó en solo seis

meses un 26% los valores en el contenido de C a través del aumento en el contenido de MO.

Tabla 5.2: Contenidos de C edáfico promedio, expresados en Kg C.Ha⁻¹, correspondientes a dos profundidades (0-10 cm y 10-50 cm) para los tres sitios del gradiente topográfico en el Delta Medio del Río Paraná y en condiciones de exclusión al ganado y sometidos a la actividad del mismo.

	MO	C
0-10 cm		
Excluido	225714,7 ± 16746,3	130952,4 ± 9755,4
Pastoreado	163743,3 ± 4033,6	96657,2 ± 2293,3
10-50cm		
Excluido	201745,2 ± 10646,6	117293,7 ± 6189,9
Pastoreado	173248,1 ± 11082,6	113248,0 ± 6993,5

Considerando los valores obtenidos para la vegetación y el suelo, el mayor reservorio de C para este sistema se encuentra en este último, independientemente de si el mismo se encuentra sometido a las actividades ganaderas o no. En este sentido, mientras el contenido de C en los compartimientos vegetales alcanza los miles de kg C.Ha⁻¹ (Tabla 5.1), en los suelos alcanza valores muy superiores del orden de los cientos de miles de kg C.Ha⁻¹ (Tabla 5.2).

La figura 5.2 muestra las diferencias en los contenidos de C, entre tratamientos, de los distintos compartimientos estudiados. Las diferencias en los ingresos de C correspondientes a la vegetación aérea fueron mayores en la biomasa viva, incrementándose a medida que aumentaba el tiempo de exclusión. En cuanto a la vegetación seca, el mayor efecto de la ganadería sobre el C aportado por este tipo de biomasa fue observado durante el invierno, mostrando una relación más fuerte con la estacionalidad. La broza también mostró diferencias importantes de C en las tres fechas muestreadas, aunque con mayores valores durante ambos veranos. Considerando la

vegetación subterránea, si bien las mayores diferencias tuvieron lugar durante el período de mayor producción de raíces (invierno), al comparar los veranos, las diferencias de C se vuelven más notorias a medida que aumenta el tiempo de exclusión, llegando a ser similares a las encontradas en el período de mayor productividad.

Como era de esperarse, las mayores diferencias en el balance de C se encuentran en el suelo. Considerando el contenido de C para los primeros 50 cm de profundidad, las diferencias registradas fueron de 38340,9 kg C.Ha⁻¹. Por último, si sumamos las diferencias de C, o dicho de otra forma, el C recuperado luego de seis meses de exclusión, el mismo alcanza un valor total de 44654,3 kg C. Ha⁻¹.

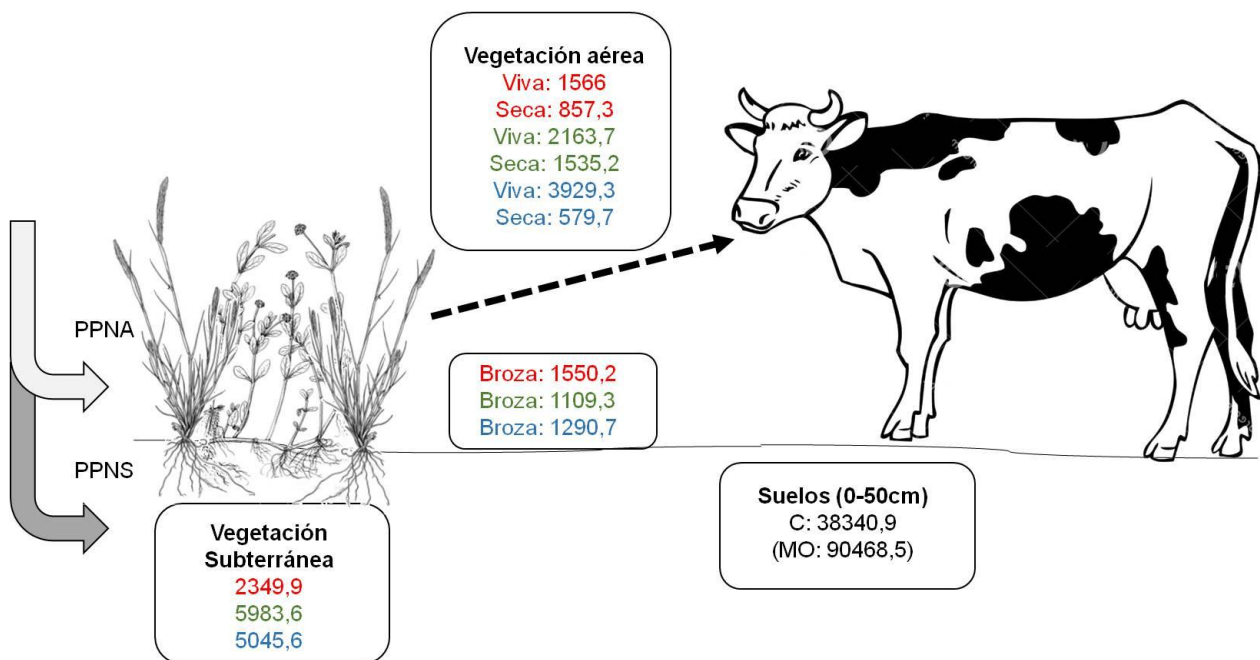


Figura 5.2: Diferencias entre los sitios excluidos a la ganadería y los sitios pastoreados en los contenidos de C (kg C.Ha⁻¹), correspondientes a los distintos compartimentos estudiados en el Delta Medio del Río Paraná. Para la vegetación se presentan las pérdidas de C a diferentes tiempos de exclusión: seis meses (valores en rojo), 12 meses (valores en verde) y 18 meses (valores en azul). Para los suelos se indican las pérdidas de C correspondientes a los primeros 50 cm del suelo.

5.6 DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis de que la ganadería afecta el contenido de C en el ecosistema; de hecho la exclusión a la misma en un corto plazo bastó para mejorar el stock de C tanto en la vegetación como en los suelos. En este sentido, el ingreso de carbono en el suelo mejora la calidad del mismo a través de una mayor capacidad de almacenamiento de agua, de adsorción de nutrientes y de actividad biológica (Loveland y Webb 2003, Evrendilek *et al.* 2004).

La MO se acumula cuando la tasa de productividad primaria es mayor que la de descomposición, lo que conduce a una acumulación de la misma (Mitsch y Gosselink 2007). Cuando las tasas de descomposición son lentas, los estratos se acumulan y comprimen para formar diferentes capas de suelo. En humedales, la MO procedente de la vegetación se acumula, se descompone y posteriormente se entierra en el sistema. Esto resulta en un cambio de procesos aeróbicos a anaeróbicos debido a la falta de oxígeno en el sedimento de estos ecosistemas, lo que reduce drásticamente las tasas de descomposición (Holden 2005). Esto lleva a que muchos tipos de humedales se comporten como grandes sumideros (Kayranli *et al.* 2010). Para el Bajo Delta Bonaerense, Vicari *et al.* (2011) observaron que los contenidos de MO en suelos y biomasa aérea de pajonales de *Scirpus giganteus* y juncales de *Schenoplectus californicus* sumaban un total de 1523700 kg.Ha⁻¹ y de 234600 kg.Ha⁻¹, respectivamente. A su vez, para estos ambientes, la MO almacenada en suelos fue de 1513400 kg.Ha⁻¹ en los pajonales y de 225850 kg.Ha⁻¹ en los juncales. Comparando estos resultados con los obtenidos en este trabajo para los sitios no pastoreados luego de seis meses de exclusión, los valores informados en este capítulo son mayores a los encontrados por estos autores en los juncales de *Schenoplectus californicus* pero menores a los de los pajonales de *Scirpus giganteus*. Es importante destacar que el estudio realizado por Vicari *et al.* (2011) se llevó a cabo en comunidades localizadas en sitios libres de actividad

ganadera como otros tipos de usos del suelo. Por esta razón, el presente estudio cobra relevancia puesto que hasta el presente no existen para la región trabajos que evalúen el impacto de la ganadería sobre pastizales similares al aquí estudiado. Asimismo, si pudieran haberse obtenido datos de suelos con mayor tiempo de exclusión, esperaríamos que la MO del mismo (al igual que lo observado en la vegetación) sea mucho mayor, aumentando aún más los contenidos de MO totales. Por otra parte y como era de esperarse, para todos los casos, las mayores reservas fueron encontradas en los suelos y no en la vegetación. En este sentido, Conant (2010) plantea que la biomasa en pastizales, predominantemente herbácea, es un pequeño suministro de C transitorio (comparado con el bosque) y por lo tanto los suelos constituyen el stock de C dominante. La productividad primaria en pastizales pastoreados puede disminuir si la herbivoría reduce el crecimiento o la capacidad de regeneración de las plantas, la densidad de la vegetación y la biomasa comunitaria, o si cambia la composición de la comunidad (Chapman y Lemaire 1993). De esta forma, si los insumos de C en el suelo en estos sistemas disminuyen debido a la disminución de la PPN o a la eliminación directa de C por el ganado, los contenidos de C del suelo también disminuirán. En este sentido, y considerando lo expuesto anteriormente, en un humedal donde las condiciones de anoxia son variables debido a que las inundaciones son recurrentes y las partes altas del gradientes no se encuentran anegadas permanentemente, la ganadería podría estar alterando el almacenaje de C afectando dos procesos: por un lado, estaría disminuyendo los ingresos de C mediante la remoción de la vegetación y por otro, podría afectar la tasa de descomposición directa e indirectamente. De manera directa, la descomposición podría verse afectada a través de la alteración de la estructura del suelo, disminuyendo el oxígeno en el perfil del mismo, mientras que de manera indirecta, mediante el reemplazo de especies vegetales (Semmartin *et al.* 2008). Para esto último, Moretto *et al.* (2001) encontraron que en pastizales semiáridos la broza proveniente de la parte aérea de especies palatables se descomponía al doble de

velocidad que aquella que provenía de especies no palatables. En este sentido, en el capítulo 3 se observó que las comunidades, a partir de la exclusión ganadera, tendían a ser similares a las encontradas en sitios no disturbados, donde comienzan a dominar especies como *Hymenachne pernambucense*, *Alternanthera philoxeroides* y *Echinochloa helodes*. Estas especies, de alta calidad forrajera, acumularon grandes cantidades de biomasa con lo cual la tasa de descomposición de su necromasa podría ser mayor en los sitios excluidos, aumentando el contenido de C en los suelos.

Por otra parte, es importante destacar que el alto contenido de C en los sitios excluidos al ganado respecto a los pastoreados en solo 6 meses de exclusión podría estar influenciado no solo por la ausencia de herbívoros sino por una mayor captación de C aportado por las crecidas recurrentes. En este sentido, la mayor biomasa vegetal presente dentro de la clausura podría estar actuando como una trampa de sedimentos y nutrientes (Nichols 1983, Ockenden *et al.* 2012), lo que llevaría al aumento de C registrado en los sitios excluidos. A su vez, esto podría sugerir un efecto sinérgico entre la exclusión ganadera y el régimen hidrológico al que se encuentra sometida el área de estudio.

Al considerar los compartimentos vegetales por separado, el hecho que las mayores diferencias de C se encuentren en la biomasa seca durante el invierno resulta lógico debido que en un sistema con estacionalidad climática marcada, como es el caso del área de estudio, da como resultado una mayor cantidad de este tipo de biomasa en esa estación. A su vez, el mayor registro de C en los sitios excluidos aportados por la broza durante el verano se relacionaría a un aumento de las temperaturas en la época estival, incrementando la actividad biológica que descompone la necromasa (Ambrosino 2016). Los aportes de la necromasa de la vegetación antecesora constituyen un flujo de ingreso importante de C al suelo (Kuzyakov y Domanski 2000). Según los resultados obtenidos, los suministros de C provenientes de la broza también se vieron disminuidos a causa de la ganadería. En este sentido, se ha demostrado que los grandes herbívoros influyen en el

ciclo de los nutrientes a través de sus efectos sobre la calidad de la broza producida por las especies tolerantes al pastoreo y las condiciones del sitio para la descomposición de la misma (Holland *et al.* 1992, Sankaran y Augustine 2004). Asimismo, los cambios florísticos determinan cambios en los ciclos biogeoquímicos como resultado del aporte de una broza de diferente calidad (Ambrosino 2016).

Parte de la MO se incorpora en los suelos de los pastizales mediante rizodeposición (liberación de toda forma de C a partir de las raíces; Wood *et al.* 1991). Este proceso favorece el almacenamiento de C (Balesdent y Balabane 1996) debido a que la incorporación directa en la matriz del suelo permite un alto grado de estabilización física de su MO. El recambio de raíces es el mayor aporte de C orgánico y favorece su almacenamiento en el suelo (Sosussana *et al.* 2004). Los resultados obtenidos en este capítulo muestran que el aporte de C dado por las raíces estuvo más afectado por la ganadería respecto al C proveniente de la biomasa aérea. De esta manera, mientras los sitios excluidos presentaron un contenido de C subterráneo superior al aéreo, los sitios pastoreados invirtieron esta relación durante ambos veranos. Esto indicaría que en respuesta a la defoliación, las plantas incrementan la asignación de C a las hojas nuevas al mismo tiempo que disminuyen la asignación de C a las raíces (Detling *et al.* 1979).

Los valores informados de C en la biomasa subterránea y en el suelo son representativos de los contenidos totales del ecosistema ya que una porción muy pequeña de las reservas de C se encuentran en la biomasa aérea en los ecosistemas de pastizal. A su vez, la cantidad de C en la biomasa aérea fue estacionalmente variable como ha sido señalado por otros autores (Altesor *et al.* 2005, Semmartin y Ghera 2006).

Por su parte, Piñeiro (2006) observó mediante modelos de simulación que en los pastizales del Río de la Plata las pérdidas de N promovidas por el ganado son las principales determinantes de las pérdidas de C del suelo, condicionando su acumulación en la MO del mismo. En este trabajo, si bien no se encontraron grandes diferencias en los

contenidos de N (a pesar que los sitios excluidos presentaron valores superiores), no debe descartarse que con mayores tiempos de exclusión la disponibilidad de N pueda ser un factor influyente sobre los contenidos de C en los suelos de este ecosistema. Según los resultados alcanzados, es posible pensar que las diferencias en el contenido de C de estos suelos están dadas por un mayor suministro de C proveniente de la vegetación aérea y subterránea y mediante la recuperación de la estructura de dichos suelos.

Por último, debería considerarse que la ganadería presenta importantes pérdidas de C mediante la producción animal y la liberación de gas metano (CH_4). La mayor parte del carbono ingerido es digestible (hasta un 75% para los forrajes de alta digestibilidad) y respirado poco después de la ingesta. Sólo una pequeña fracción del C ingerido se acumula en el cuerpo de herbívoros domésticos o se exporta como leche (Soussana *et al.* 2004). Los grandes herbívoros, como las vacas, respiran aproximadamente una tonelada de carbono al año (Vermorel 1995). Las pérdidas adicionales de carbono (cercasas al 5% del carbono digestible) se producen a través de las emisiones de CH_4 de la fermentación entérica. Solo entre el 25-40% del C no digerible (dependiendo la digestibilidad de las plantas) es retornado al sistema mediante las heces (Soussana *et al.* 2004).

En resumen, los resultados obtenidos muestran que la exclusión a la ganadería tiene un efecto positivo sobre los contenidos de C de los compartimentos vegetales y el suelo, en un plazo de tiempo verdaderamente corto. Asimismo, la finalidad de este capítulo es integrar los resultados alcanzados en esta tesis desde una óptica diferente como es el análisis de los cambios en la provisión de un servicio ecosistémico (en este caso, el secuestro de carbono). Sin embargo, son necesarias futuras investigaciones que aborden con más detalle esta problemática y con mayores tiempos de exclusión. En este contexto, encontrar prácticas adecuadas que faciliten un mayor secuestro de C en humedales permitiría conservar la provisión de este servicio ecosistémico, entre los muchos que estos ecosistemas prestan a la sociedad.

CAPÍTULO 6. CONSIDERACIONES FINALES

6.1 Conclusiones Generales

Los resultados alcanzados en esta tesis contribuyen con información inédita sobre la respuesta de un humedal fluvial del Delta del Paraná a la ganadería, la cual constituye un aporte importante para el planteo de estrategias de manejo pecuario en la región. Si bien existen varios antecedentes de trabajos sobre comunidades vegetales realizados en el Delta del Paraná (eg. Brinson y Malvárez 2002, Kandus *et al.* 2003, Kandus y Malvárez 2004, Quintana *et al.* 2005, Marchetti y Aceñalozza 2011, Madanes *et al.* 2015, Morandeira y Kandus 2015, Kandus y Quintana 2016), ninguno de ellos ha abordado esta problemática, la cual ha venido creciendo en la región.

Los paisajes del Delta del Paraná se caracterizan por presentar un gradiente de inundabilidad que se expresa en diferentes coberturas vegetales y con una composición de especies adaptadas a diferentes condiciones de anegamiento. A pesar de ello, tal como fuera descrito por Malvárez (1997), se pudo observar que algunas especies presentan cierta plasticidad y pueden ser encontradas a lo largo del todo el gradiente (e.g., *Cynodon dactylon*, *Ludwigia* sp. y *Althernantera philoxeroides*). A su vez, en esta tesis pudieron distinguirse diferentes comunidades vegetales las cuales respondieron a los cambios a lo largo del gradiente topográfico local como al efecto de la exclusión a la ganadería.

Los parámetros comunitarios de las partes altas del gradiente topográfico (el alto y las dos medias lomas) presentaron un comportamiento diferente frente a la exclusión a la ganadería respecto a la comunidad estudiada del bajo, como se ha descrito en el capítulo 3. En las primeras, el aumento en la riqueza de especies en los sitios pastoreados y el mantenimiento de la diversidad al aplicar el tratamiento de exclusión del

ganado estuvo relacionado a dos cuestiones principales. Por un lado, la riqueza fue menor en los sitios excluidos debido al aumento de especies forrajeras nativas y de alto porte, las cuales suelen ser mejores competidoras; y por otro, la exclusión al ganado no tuvo efecto sobre la equitatividad de las especies. Considerando que la diversidad es un parámetro dependiente de la riqueza y de la equitatividad de las especies presentes (López de Casenave y Marone 1996), el mantenimiento de la diversidad estaría dado por el hecho de que el cese de la actividad ganadera no tuvo un efecto sobre dicha equitatividad. De esta manera, la equitatividad no se vio alterada por el tratamiento debido a que en ambas comunidades (pastoreadas y excluidas) unas pocas especies fueron dominantes aunque la identidad de las mismas varió entre ambas situaciones. Asimismo, estas comunidades muestran una tendencia al retorno de las condiciones predisturbio al aumentar la dominancia de las típicas especies encontradas en sitios sin ganadería (Morandeira 2014). Contrariamente a lo observado para las partes altas, el bajo no presentó diferencias en la riqueza ni en la diversidad debido a que durante el período de estudio no hubo un reemplazo o ingreso significativos de especies vegetales, pero sí un cambio en la cobertura de las especies presentes.

La exclusión a la ganadería incrementó significativamente la producción de biomasa verde, seca y el contenido de broza debido al aumento de las especies palatables, las cuales suelen ser más productivas. Esto pudo ser observado al realizar los análisis de biomasa para las especies de alta calidad forrajera tal como se describe en el capítulo 3. En cuanto a la biomasa reproductiva, la falta de diferencias entre tratamientos se relacionaría con el hecho de que el pastoreo puede afectar positiva o negativamente la biomasa reproductiva dependiendo la identidad de la especie. En este sentido, el aumento de este tipo de biomasa por determinadas especies dentro de los sitios excluidos se compensaría con el aporte realizado por otras especies encontradas en los sitios pastoreados.

En relación al estudio sobre la población de *Hymenachne pernambucense*, las parcelas excluidas del pastoreo mostraron valores significativamente más altos en la densidad poblacional y supervivencia de los *tillers* así como un aumento del doble en su vida media, mientras que el pastoreo continuo disminuyó la supervivencia de las cohortes. La mayor contribución a la densidad de *tillers* en las poblaciones excluidas y pastoreadas estuvo dada por las cohortes de primavera y verano, respectivamente. Por otra parte, la biomasa total y verde fue significativamente mayor en la población no pastoreada, con las mayores diferencias a finales de la primavera y principios del verano. El pastoreo afectó la relación entre la densidad de *tillers* y la biomasa verde, lo que sugiere que el ganado prefiere los brotes porque son más palatables y nutritivos que los tejidos más viejos. Considerando estos resultados, si el pastoreo sobre *H. pernambucense* se iniciase a partir de mediados de diciembre y se continuará durante los meses de verano favorecería el rebrote de las cohortes de *tillers* de primavera; lo que generaría un aumento de la biomasa y, probablemente, de la calidad de forraje.

En los análisis referentes a los parámetros físicos y químicos de suelos (capítulo 4) se ha demostrado que, en un corto plazo, la exclusión a la ganadería provocó un mayor almacenamiento de carbono, materia orgánica y materia orgánica joven. A su vez, la exclusión ganadera permitió disminuir la densidad de suelo, mejorando la fertilidad física edáfica, probablemente a partir de la exclusión del pisoteo y del mayor aporte de materia orgánica en los estratos de suelos más superficiales, a pesar de que ambos tratamientos tuvieron un almacenamiento similar de nitrógeno. Asimismo, estos cambios provocados en la estructura del suelo permitieron que la biomasa de raíces sea significativamente superior en los sitios excluidos. Por otra parte, la biomasa de raíces varió estacionalmente; los aumentos observados durante el invierno se deberían a una redistribución de nutrientes destinados al crecimiento de las partes aéreas durante la estación favorable. Asimismo, al aumentar el tiempo de exclusión se evidenció aún más el

efecto de la ganadería sobre la biomasa subterránea debido a que las diferencias entre los sitios excluidos con 12 y 18 meses de exclusión no resultaron significativas, a pesar de pertenecer a estaciones contrastantes (invierno 2013 y verano 2014).

El desarrollo de políticas eficaces capaces de crear sumideros de carbono terrestres es un serio desafío. El secuestro de carbono en pastizales y humedales se enfrenta a los mismos retos que los relacionados con la silvicultura y los agroecosistemas, pero en algunos aspectos son mayores, debido a la gran extensión actual de estos tipos de ecosistemas que se encuentran degradados. Además, si se consideran las grandes pérdidas de carbono a nivel mundial debido a los cambios en el uso del suelo y a la degradación que sufren los humedales en la actualidad, ¿cuáles serían las prácticas de manejo ambientalmente sustentables que permitan aumentar el stock de carbono en los mismos? En este sentido, un inicio para revertir los efectos del pastoreo continuo sería implementar prácticas que maximicen la producción de la biomasa vegetal, de manera de incrementar los suministros de carbono y, en consecuencia, su secuestro. Los resultados alcanzados en esta tesis (capítulo 5) muestran que en un corto plazo de exclusión, para este ecosistema de humedal, es posible aumentar los contenidos de carbono en los suelos y la vegetación. Una manera de lograr este objetivo podría ser a través de un manejo rotativo del ganado o mediante el retorno al modelo pecuario original con una ganadería extensiva y de baja carga. De todas formas, en estas estrategias deberían considerarse también los cambios en el régimen hidrológico de estos humedales por obras de manejo de agua (e.g., endicamientos, drenajes, obstrucciones de cursos de agua, etc.) dado que conducen a procesos de oxidación de la materia orgánica y la pérdida de su capacidad como sumideros de carbono.

Finalmente, como se demuestra en los experimentos de exclusión a la herbivoría, el ecosistema de humedal estudiado ha mostrado una gran resiliencia, manifestada a través del aumento de la biomasa aérea y subterránea, de la recuperación de sus comunidades

naturales, del incremento en el contenido de carbono y materia orgánica de sus suelos y de la recuperación de la estructura edáfica.

Por último, la conservación y el manejo de los humedales han sido identificados como un área de acción prioritaria en las convenciones internacionales y en las políticas regionales. En este contexto, los datos recabados en estudios como el aquí realizado constituyen una línea de base para poder evaluar el efecto de la ganadería sobre humedales fluviales. En ese sentido, se destaca el aporte de esta tesis en esa línea en momentos en los cuales los humedales se encuentran cada vez sometidos a mayores presiones que redundan en una transformación de su estructura y funcionamiento. Particularmente, la ganadería intensiva, en la modalidad en que se lleva a cabo en la región, así como la implementación de prácticas para el manejo del agua que modifican su régimen hidrológico, están teniendo un importante impacto acumulativo en la región. Por ejemplo, en el establecimiento en el cual se desarrolló el presente estudio y en un área vecina se han construido diques con la finalidad de incursionar en prácticas agrícolas y como sitios de refugio para los animales frente a las crecidas recurrentes, ya que su traslado a continente suele ser muy costoso. En este marco y ante estas modificaciones, resulta prioritario continuar generando información para establecer pautas de manejo, a fin de lograr una ganadería sustentable y la consecuente conservación de los servicios ecosistémicos que brinda este humedal no solo a los habitantes isleños sino también a las comunidades que se asientan en su periferia.

6.2 Recomendaciones para futuras investigaciones

Esta tesis ha contribuido con información inédita, generada a escala local, sobre los efectos de la ganadería sobre un ecosistema de humedal del Delta del Paraná. Las conclusiones de la misma constituyen una base de información para su utilización en

trabajos futuros realizados a escala local y regional, a fin de poder establecer estrategias ambientalmente sustentables de manejo pecuario en la región.

En función a los resultados obtenidos se plantean a continuación algunas sugerencias que deberían tomarse en cuenta en investigaciones futuras:

- 1- Dado que el Delta constituye un mosaico de humedales, sería conveniente realizar investigaciones a escala local, similares a la aquí presentada, en otros tipos de humedales de la región a fin de poder comprender la respuesta de los mismos a las actividades ganaderas de manera tal de poder llevar el trabajo a una mayor escala espacial.
- 2- Incrementar el tiempo de exclusión, principalmente para obtener datos de cambios en los suelos a mayor escala temporal. En este sentido, podría disminuirse la cantidad de muestreos llevados a cabo durante el año, planteándose, por ejemplo, muestreos estacionales. De esta forma, con un mismo esfuerzo de muestreo podría abarcarse un mayor período de tiempo.
- 3- Llevar a cabo estudios sobre la dinámica poblacional de otras especies vegetales de importancia forrajera ya que el efecto de la herbivoría y el pisoteo sobre ellas determina efectos sobre las comunidades en su conjunto.
- 4- Las futuras investigaciones deberían considerar los flujos de entrada y salida de carbono en los humedales del Delta del Paraná, a modo de establecer su balance y el efecto de la ganadería sobre el mismo.
- 5- Estudiar el impacto de las inundaciones prolongadas como un posible factor antagónico a la ganadería, a través de una homogenización de los sitios pastoreados y excluidos que se manifiesta en un estadio temprano de sucesión.

ANEXO A

A.1 CALIDAD FORRAJERA

A.1.1 Criterios utilizados para considerar la calidad forrajera

La calidad del forraje es sinónimo de la digestibilidad, que a su vez depende de la proporción del material ingerido que es degradada en el rumen (Agnusdei 2007). En este sentido, para clasificar las especies según su calidad forrajera se consideró el contenido y la calidad de la fibra (proporción de celulosa, hemicelulosa y lignina). La lignina, si bien para la planta es de utilidad ya que cumple importantes funciones estructurales, carece de valor nutritivo para el animal debido a que es totalmente indigestible. Además, limita el aprovechamiento de la celulosa y hemicelulosa, impidiendo que los microorganismos del rumen puedan degradar estos dos importantes sustratos. Con respecto a la valorización del contenido de fibra de las pasturas, los estimadores más utilizados son los desarrollados por Van Soest (Rossi *et al.* 2014), quienes valoran la fibra en términos de Fibra Detergente Ácido (FDA = celulosa + lignina) y Fibra Detergente Neutro (FDN = Celulosa + hemicelulosa + lignina). La fibra ayuda a moderar el pH del rumen a través del proceso de la rumia, el cual estimula la producción de saliva. La falta de fibra en vacunos resulta en una depresión de la grasa en la leche, acidosis, laminitis y desplazamiento de abomaso.

En función de ambos indicadores, en la Tabla A.1 se detallan los valores nutritivos obtenidos al analizar su contenido en hojas de *Hymenachne pernambucense*.

Tabla A.1: Valores obtenidos (%) de fibra detergente ácido (FDA), fibra detergente neutro (FDN), digestibilidad de la materia seca (DMS) y proteína bruta (PB) para *Hymenachne pernambucense* en el Delta medio del Río Paraná.

	FDA (%)	FDN (%)	DMS (%)	PB (%)
Promedio	43%	67%	55,40%	16,40%
Mínimo	40%	63%	53,40%	14,04%
Máximo	59%	71%	57,74%	17,85%
DS	4%	2,18%	3,11%	1,26%

Para esta especie, el promedio de proteína bruta (PB) se ubicó en 16,4%, valor que sería adecuado para el desarrollo de la actividad ganadera. En los sistemas de ganadería de la región pampeana, algunos autores consideran que contenidos menores al 7% de PB en el forraje pueden ser limitantes, afectando el consumo y el proceso de síntesis proteica (González *et al.* 2008). El valor promedio de FDN registrado en las muestras fue del 67%. El valor de FDN en un forraje es un indicador que se correlaciona inversamente con el consumo voluntario, pudiéndose estimar el consumo en base al FDN (Ustarroz *et al.* 1997). En este sentido, dietas ricas en FDN constituyen un factor limitante del consumo de la materia seca, determinando que la regulación de la ingesta en los animales sea establecida por mecanismos de control físico. El promedio de los valores obtenidos en FDA fue del 43%, mientras que el promedio de la digestibilidad de la materia seca (%DMS) estimada fue del 55,4%. Ambos valores deben considerarse buenos dado que distintos autores presentan valores similares para las Poáceas en la región ganadera pampeana. Por el contrario, bajos valores de %DMS generan un efecto de llenado físico-mecánico del rúmen sin completar los requerimientos de mantenimiento.

En resumen, una especie con un valor nutritivo adecuado para la ganadería debe poseer bajos valores de FDA y FDN, valores altos de %DMS y finalmente un %PB mayor al 7%.

A.1.2 Cálculo de la digestibilidad de la materia seca

La estimación del porcentaje de digestibilidad de la materia seca (%DMS) se realizó utilizando la siguiente ecuación (Ustarroz *et al.* 1997).

$$\%DMS = 88,9 - (0,779 \times \%FDA)$$

donde FDA = Fibra Detergente Ácido

A.2 RIQUEZA Y DIVERSIDAD

La gran mayoría de los métodos propuestos para evaluar la diversidad de especies se refieren a la diversidad dentro de las comunidades. Para diferenciar los distintos métodos en función de las variables biológicas que miden, se dividen en dos grandes grupos: 1- Métodos basados en la cuantificación del número de especies presentes (riqueza específica); 2- Métodos basados en la estructura de la comunidad, es decir, la distribución proporcional del valor de importancia de cada especie (abundancia relativa de los individuos, su biomasa, cobertura, productividad, etc.). Los métodos basados en la estructura pueden a su vez clasificarse según se basen en la dominancia o en la equitatividad de la comunidad (*sensu* Moreno 2001).

La riqueza específica (S) es la forma más sencilla de medir la biodiversidad, ya que se basa únicamente en el número de especies presentes, sin tomar en cuenta el valor de importancia de las mismas. La forma ideal de medir la riqueza específica es contar con un inventario completo que permita conocer el número total de especies (S) obtenido por un censo de la comunidad.

A.2.1 Jacknife de Primer Orden (Jack1)

Es un estimador no paramétricos en el sentido estadístico, ya que no asumen el tipo de distribución del conjunto de datos y no los ajustan a un modelo determinado (Moreno 2001).

$$Jack1 = S + L \frac{m-1}{m}$$

donde: m = número de muestras

Se basa en el número de especies que ocurren solamente en una muestra (L). Es una técnica para reducir el sesgo de los valores estimados; en este caso para reducir la subestimación del verdadero número de especies en una comunidad con base en el número representado en una muestra reduciendo el sesgo del orden 1/m (Krebs 1989). Palmer (1990) encontró que la diversidad de plantas analizada por el valor Jackknife de primer orden fue el estimador más preciso y menos sesgado de ocho métodos de extrapolación evaluados.

A.2.1 Índice de Shannon-Wiener (H')

Expresa la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra. Mide el grado promedio de incertidumbre en predecir a que especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una colección (Moreno 2001). Asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra. Adquiere valores entre cero, cuando hay una sola especie, y el logaritmo de S, cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Magurran 2013).

$$H' = -\sum pi \times \ln pi$$

donde: pi= abundancia proporcional de la especie i, es decir, el número de individuos de la especie i dividido entre el número total de individuos de la muestra.

A.3 SUELOS

A.3.1 Densidad Aparente (DAp)

Se define como la masa por unidad de volumen. El volumen es el que ocupa la muestra en el campo. Indica la compactación de cada horizonte y permite inferir las dificultades para el enraizamiento y la circulación de fluidos. Está directamente relacionada con la estructura. Se calcula mediante la siguiente ecuación (Campbell y Henshall 1991):

$$DAp = \frac{ms}{Vol}$$

donde: DAp= Densidad aparente ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$), ms= masa de suelo seco (g), Vol = Volumen del cilindro utilizado en el campo (cm^{-3}).

A.3.2 Humedad gravimétrica (%HUM)

Para medir la humedad del suelo se utilizó el método de la pérdida de peso de una muestra húmeda tras eliminar el agua en estufa. Se considera el peso final al momento de que sucesivas pesadas dan un valor constante.

$$\%HUM = \frac{mh - ms}{ms} \times 100$$

donde: ms= masa de suelo seco (g), mh= masa de suelo húmeda (g)

A.3.3 Masa mineral del suelo

Los contenidos de los distintos elementos del suelo fueron estimados en base a la masa mineral de suelo, con el fin de obtener una medida cuantitativa independiente a los cambios volumétricos inducidos por el manejo (Davidson y Ackerman 1993, Ellert *et al.* 2001, Wuest 2009). Los cálculos requeridos se realizaron adaptando las ecuaciones planteadas por Ellert y Bettany (1995) y Ellert *et al.* (2001).

La masa de suelo por unidad de área contenida en cada uno de los estratos de suelos muestreados se estimó como:

$$M_{s-i} = DAp_i \times P_i \times 10000$$

donde: M_{s-i} = Masa de suelo por unidad de área (Mg.Ha^{-1}) contenida en el estrato i. DAp_i = Densidad Aparente (Mg.m^{-3}) del estrato i. P_i = Profundidad (m) del estrato i.

La masa mineral contenida en M_{s-i} se estimó como:

$$MM_i = \frac{(MM_{s-i} \times (MM)_i)}{100}$$

donde: MM_i = Masa mineral del estrato i (Mg.Ha^{-1}). $(MM)_i$ = Concentración de la masa mineral de suelo en el estrato i (%).

La masa del elemento se calculó como:

$$M_{\text{elemento}-i} = \frac{\text{Conc}_i - MM_i}{100}$$

donde: $M_{\text{elemento}-i}$ = Masa del elemento en el estrato i (Mg.Ha^{-1}). Conc_i = Concentración del elemento en el estrato i (%).

ANEXO B

Tabla B.1: Listado de especies vegetales encontradas en los sitios pastoreados (P) y excluidos al mismo (E), a lo largo del gradiente topográfico (A: Alto, MLA: Media loma alta, MLB: Media loma baja, B: Bajo) en el Delta Medio del Río Paraná. Se indican las familias y para cada especie, el acrónimo, el nombre común, el origen (N = Nativa, E = Exótica; Zuloaga *et al.* 2009), la calidad forrajera (CF) (FP: Forrajera principal, FS: Forrajera secundaria, PT: Potencialmente tóxica, MI: Maleza e invasora, SD: Sin dato; Rossi *et al.* 2014) y el ciclo de vida (P = Perenne, A = Anual; Zuloaga *et al.* 2009).

Familia	Especie	Acrónimos	Nombre Común	A	MLA	MLB	B	Origen	CF	Ciclo de Vida
Alismataceae	<i>Sagittaria montevidensis</i> Cham. & Schtdl.	<i>Smon</i>	Saeta				E-P	N	SD	P
Amaranthaceae	<i>Alternanthera philoxeroides</i> (Mart.) Griseb.	<i>Aphi</i>	Lagunilla	E-P	E-P	E-P	E	N	FS	P
Apiaceae	<i>Eryngium</i> sp.	<i>Ers</i>		P	E-P	E-P		N	MI	P
	<i>Hydrocotyle bonaeriensis</i> Lam.	<i>Hbon</i>	Redondita de agua		E			N	SD	P
	<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L. f.	<i>Hran</i>	Redondita de agua	P		P	P	N	SD	P
Asteraceae	<i>Acmella decumbens</i> (Sm.) R.K. Jansen	<i>Adec</i>	Ñil ñil	P	E-P	P		N	SD	P
	<i>Ambrosia scabra</i> Hook. & Arn.	<i>Asca</i>	Altamisa	E-P	E-P	E		N	MI	P
	<i>Ambrosia tenuifolia</i> Spreng.	<i>Aten</i>	Altamisa	E	E-P	E		N	MI	P
	<i>Aspilia silphiodes</i> (Hook. & Arn.) Benth. & Hook. f.	<i>Asil</i>	Margarita del campo	E	E	E-P		N	SD	P
	<i>Symphotrichum squamatum</i> (Spreng.) G.L. Nesom	<i>Ssqu</i>	Rama negra	E-P	E-P	E-P		N	MI	P
	<i>Baccharis salicifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	<i>Bsal</i>	Chilca	E-P	E-P	E-P		N	PT	P
	<i>Bidens laevis</i> (L.) Britton, Stern & Poggenb.	<i>Blae</i>	Amor seco	E-P	E-P	E-P		N	SD	P
	<i>Conyza sumatrensis</i> (Retz.) E. Walker	<i>Csum</i>	Rama negra	E-P	E	E-P		N	MI	A
	<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.	<i>Epro</i>		E-P	E-P	E-P		N	SD	A
	<i>Enydra anagallis</i> Gardner	<i>Eana</i>		E-P	P	E-P	E-P	N	SD	P
	<i>Gymnocoronis spilathoides</i> (D. Don ex Hook. & Arn.) DC.	<i>Gspi</i>	Jazmín de bañado	E	E		E-P	N	SD	P
	<i>Mikania micrantha</i> Kunth	<i>Mmic</i>	Guaco	E-P	E-P	E-P		N	SD	P

Tabla B.1: Continuación

Familia	Especie	Abreviatura	Nombre Común	A	MLA	MLB	B	Origen	CF	Ciclo de Vida
Asteraceae	<i>Plagiocheilus tanacetoides</i> Haenke ex DC.	<i>Ptan</i>		P	E-P	E-P		N	SD	A
	<i>Pluchea sagitalis</i>	<i>Psag</i>	Lucera	E-P	E-P			N	SD	P
	<i>Senecio bonariensis</i> Hook. & Arn.	<i>Sbon</i>	Margarita del bañado	E-P	E	P		N	PT	P
	<i>Xanthium cavanillesii</i> Schouw.	<i>Xcav</i>	Abrojo	E-P	E-P	E-P		E	PT	A
Azollaceae	<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	<i>Afil</i>	Helechito de agua				E-P	N	SD	SD
Brassicaceae	<i>Lepidium aletes</i> J.F. Macbr.	<i>Lale</i>	Mastuerzo	E-P	E-P			N	SD	A
	<i>Lepidium bonaeriense</i> L.	<i>Lbon</i>	Mastuerzo			E-P		N	SD	A
	<i>Rorippa hilariana</i> (Walp.) Cabrera	<i>Rhil</i>	Berro cimarrón	P	E-P			N	SD	A
	<i>Rorippa palustris</i> (L.) Besser	<i>Rpal</i>	Berro cimarrón		E-P			E	SD	A
Caryophyllaceae	<i>Stellaria parva</i> Pedersen	<i>Spar1</i>		E-P	E-P	E-P		N	SD	A
Cleomaceae	<i>Cleome parviflora</i> Kunth	<i>Cpar</i>	Cleome		E	P		N	SD	SD
Convolvulaceae	<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br.	<i>Csep</i>		E	E			N	SD	P
Cyperaceae	<i>Carex polisticha</i> Boeck.	<i>Cpol</i>	Pajilla		E	P		N	FS	P
	<i>Cyperus giganteus</i> Vahl	<i>Cgig</i>	Pirí		E	E	E-P	N	FS	P
	<i>Cyperus odoratus</i> L.	<i>Codo</i>		E-P	E-P	E-P		N	FS	P
	<i>Cyperus virens</i> Michx.	<i>Cvir</i>		E-P	E-P	E-P		N	FS	P
	<i>Eleocharis aff. viridans</i> Kük. ex Osten	<i>Evir</i>	Junquillo	E-P	E-P	E-P	P	N	FS	P
	<i>Schoenoplectus californicus</i> (C.A. Mey.) Soják	<i>Scal</i>	Junco				E-P	N	FS	P
Fabaceae	<i>Mimosa pigra</i> L.	<i>Mpig</i>	Carpinchera	E-P	E-P	P		N	SD	P
	<i>Sesbania virgata</i> (Cav.) Pers.	<i>Svir</i>	Acacia mansa	E-P	E-P	E-P		N	MI	P
	<i>Trifolium repens</i> L.	<i>Trep</i>	Trébol blanco	P	E-P	P		E	FS	P
	<i>Vigna luteola</i> (Jacq.) Benth.	<i>Vlut</i>	Porotillo	E-P	E-P	E-P		N	FS	A
Haloragaceae	<i>Myriophyllum aquaticum</i> (Vell.) Verdc.	<i>Maqu</i>	Helecho de agua	P	E-P	E-P	E-P	N	SD	P
Hydrocharitaceae	<i>Limnobium laevigatum</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine	<i>Llae</i>	Camalotillo				E-P	N	SD	P

Tabla 5.1: Continuación

Familia	Especie	Abreviatura	Nombre Común	A	MLA	MLB	B	Origen	CF	Ciclo de Vida
Juncaceae	<i>Juncus</i> sp.	<i>Jusp</i>	Junquito			E		N	FS	P
Lythraceae	<i>Cuphea glutinosa</i> Cham. & Schldl.	<i>Cglu</i>	Siete sangrías	E-P	E	E-P		N	SD	P
Malvaceae	<i>Modiolastrum malvifolium</i> (Griseb.) K. Schum.	<i>Mmal</i>		P	E-P	E-P		N	SD	P
Onagraceae	<i>Ludwigia peruviana</i> (L.) H. Hara	<i>Lusp</i>	Duraznillo de agua	E-P	E-P	E-P	E-P	N	SD	P
Oxalidaceae	<i>Oxalis paludosa</i> A. St.-Hil.	<i>Opal</i>	Vinagrillo	P	E-P			N	SD	P
Plantaginaceae	<i>Plantago myosuroides</i>	<i>Pmyo</i>	Llantén	P	E-P	E		N	FS	P
	<i>Veronica peregrina</i> L.	<i>Vper</i>	Verónica	P	E-P	P		E	SD	A
Poaceae	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	<i>Cdac</i>	Gramilla	E-P	P	P		E	FS	P
	<i>Digitaria aequiglumis</i> (Hack. & Arechav.) Parodi	<i>Daeq</i>				P		N	FS	A
	<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P. Beauv.	<i>Ecruc</i>		P	E-P			N	FS	P
	<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P. Beauv.	<i>Ecruc1</i>	Pasto colorado	P		E-P		E	FS	A
	<i>Echinochloa helodes</i> (Hack.) Parodi	<i>Ehel</i>	Pasto laguna	E	E			N	FP	P
	<i>Echinochloa polystachya</i> var <i>polystachya</i> (Kunth) Hitchc.	<i>Epol</i>	Pasto laguna		E-P			N	FS	P
	<i>Echinochloa polystachya</i> var <i>spectabilis</i> (Kunth) Hitchc.	<i>Epol1</i>	Pasto laguna				E-P	N	FS	P
	<i>Eragrostis hypnoides</i> (Lam.) Britton, Stern & Poggenb.	<i>Ehyp</i>			P	P		N	FS	A
	<i>Eriochloa punctata</i> (L.) Desv. ex Ham.	<i>Epun</i>				P	P	N	FS	P/A
	<i>Hymenachne pernambuscense</i> (Spreng.) Zuloaga	<i>Hper</i>	Carrizo	E	E-P			N	FP	P
	<i>Luziola peruviana</i> Juss. ex J.F. Gmel.	<i>Lper</i>	Pastito de agua	P	P	E-P		N	FS	P
	<i>Oplismenopsis najada</i> (Hack. & Arechav.) Parodi	<i>Onaj</i>		P	E-P	E-P	E-P	N	SD	P
	<i>Panicum elephantipes</i> Nees ex Trin.	<i>Pele</i>	Canutillo				E	N	FP	P
	<i>Paspalum denticulatum</i> Trin.	<i>Pden</i>		P	E-P	E-P		N	FS	P
	<i>Phalaris angusta</i> Nees ex Trin.	<i>Pang</i>	Alpistillo	E-P	E-P	E-P		N	FP	A
<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguélen	<i>Spar</i>	Plumerillo	E-P	E-P	E-P		N	FS	P	
Polygonaceae	<i>Polygonum acuminatum</i> Kunth	<i>Pacu</i>	Catay grande		P	E-P		N	PT	P

Tabla B.1: Continuación

Familia	Especie	Abreviatura	Nombre Común	A	MLA	MLB	B	Origen	CF	Ciclo de Vida
Polygonaceae	<i>Polygonum glabrum</i> Willd.	<i>Pgla</i>	Catay				E	N	PT	P
	<i>Polygonum hydropiperoides</i> var <i>hydropiperoides</i> Michx.	<i>Phyd1</i>	Catay	E-P	E-P	E-P		N	PT	P
	<i>Polygonum hydropiperoides</i> var <i>setaceum</i> Michx.	<i>Phyd2</i>	Catay	E-P	E-P	E		N	PT	P
	<i>Polygonum lapathifolium</i> L.	<i>Plap</i>	Catay	E-P	E-P	E-P		E	PT	P
	<i>Polygonum punctatum</i> Elliott	<i>Ppun</i>	Catay dulce	E-P	E-P	E-P		N	PT	A
	<i>Rumex pulcher</i> L.	<i>Rpul</i>	Lengua de vaca	E-P	E-P	E-P		E	PT	P
Pontederiaceae	<i>Eichornia azurea</i> (Sw.) Kunth	<i>Eazu</i>	Camalote				E-P	N	FS	P
	<i>Pontederia cordata</i> L.	<i>Pcor</i>	Camalote				P	N	SD	P
Solanaceae	<i>Jaborosa integrifolia</i> Lam.	<i>Jint</i>	Flor de sapo	E-P		P		N	MI	P
	<i>Solanum glaucophyllum</i> Desf.	<i>Sgla</i>	Duraznillo blanco	E	E-P	E-P		N	PT	P
	<i>Solanum nigrescens</i> M. Martens & Galeotti	<i>Snig</i>		E-P	E-P	E-P		N	PT	P
Verbenaceae	<i>Verbena gracilescens</i> (Cham.) Herter	<i>Vgra</i>	Verbena	P	E-P	P		N	PT	P
Vitaceae	<i>Cissus palmata</i>	<i>Cpal</i>	Uva del diablo		P	P		N	SD	P

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aber, J.D., & Melillo, J.M. (1991). *Terrestrial ecosystems*. Saunders College Publishing, USA.
- Abril, A., & Bucher, E.H. (2001). Overgrazing and soil carbon dynamics in the western Chaco of Argentina. *Applied Soil Ecology*, 16(3): 243-249.
- Agnusdei, M.G. (2007). Calidad nutritiva del forraje. *Sitio Argentino de producción animal*, 136: 11-17.
- Altesor, A., Oesterheld, M., Leoni, E., Lezama, F., & Rodriguez, C. (2005). Effect of grazing on community structure and productivity of Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 179(1): 83-91.
- Alvarez, R. (2013). Balance de carbono en los suelos. EEA Rafaela-INTA. Publicación Miscelánea No 105.
<http://agroabona.files.wordpress.com/2011/01/balance-decarbono-en-los-suelos.pdf>
- Ambrosino, M.L. (2016). Descomposición y dinámica de nutrientes en el suelo debajo de especies de diferente preferencia animal en pastizales naturales del sudoeste bonaerense. *Boletín electrónico CERZOS-CONICET*.
<http://www.boletin.cerzos-conicet.gob.ar/>
- Archer, S., & Detling, J.K. (1984). The effects of defoliation and competition on regrowth of tillers of two North American mixed-grass prairie graminoids. *Oikos*, 43: 351-357.
- Arias, S.M., Quintana, R.D., & Cagnoni, M. (2005). Vizcacha's influence on vegetation and soil in a wetland of Argentina. *Rangeland Ecology & Management*, 58(1): 51-57.
- Aselmann, I., & Crutzen, P. J. (1989). Global distribution of natural freshwater wetlands and rice paddies, their net primary productivity, seasonality and possible methane emissions. *Journal of Atmospheric chemistry*, 8(4): 307-358.
- Ausden, M., Hall, M., Pearson, P., & Strudwick, T. (2005). The effects of cattle grazing on tall-herb fen vegetation and molluscs. *Biological Conservation*, 122(2): 317-326.
- Baigún, C.R., Puig, A., Minotti, P.G., Kandus, P., Quintana, R., Vicari, R., Bo, Roberto, Oldani, O.N., & Nestler, J.A. (2008). Resource use in the Parana River Delta (Argentina): moving away from an ecohydrological approach? *Ecohydrology & Hydrobiology*, 8(2): 245-262.
- Baigún, C., & Oldani, N.O. (2005). La ictiofauna y los recursos pesqueros. Ecorregión Delta e Islas del Paraná. En Brown, A., Martinez Ortiz, U., Acerbi, M., & Corcuera, J. (eds). *La situación ambiental argentina 2005*. Fundación Vida Silvestre.
- Balesdent, J., & Balabane, M. (1996). Major contribution of roots to soil carbon storage inferred from maize cultivated soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 28(9): 1261-1263.
- Bardgett, R.D., & Wardle, D.A. (2003). Herbivore-mediated links between aboveground and belowground communities. *Ecology*, 84: 2258-2268.
- Barros, V. (2006). El cambio climático en la Cuenca del Plata. En: Barros, V., Clarke, R., & Silva Díaz, P. (eds). *CIMA/CONICET-UBA, Buenos Aires*. Pp 11-17.

- Bartlett, K.B., & Harriss, R.C. (1993). Review and assessment of methane emissions from wetlands. *Chemosphere*, 26: 261-320.
- Basilio, A. M., & Romero, E. J. (1996). Contenido polínico en las mieles de la región del Delta del Paraná (Argentina). *Darwiniana*, 34: 113-120.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Bauer, Armand, Cole, C.V., & Black, A.L. (1987). Soil property comparisons in virgin grasslands between grazed and nongrazed systems. *Soil Science Society of America Journal*, 51: 176–182.
- Beaulieu, J., Gauthier, G., & Rochefort, L. (1996). The growth response of graminoid plants to goose grazing in a High Arctic environment. *Journal of Ecology*, 84: 905-914.
- Bedendo, D., Pausich, G., Schulz, G., & Tentor, F. (2014). Carta de suelos de la provincia de Entre Ríos. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). <http://geointa.inta.gov.ar/visor/?p=136>
- Benzaquen, L., Blanco, D., Bó, R., Kandus, P., Lingua, G., Minotti, P., Quintana, R., Sverlij, S., & Vidal, L. (2013). Inventario de los humedales de Argentina. Sistemas de paisajes de humedales del corredor fluvial Paraná- Paraguay. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación, Buenos Aires, Argentina. 376 pp.
- Bernard, J.M. (1976). The life history and population dynamics of shoots of *Carex rostrata*. *Journal of Ecology*, 64: 1045-1048.
- Beschta, R.L. (2003). Cottonwoods, elk, and wolves in the Lamar Valley of Yellowstone National Park. *Ecological Applications*, 13(5): 1295-1309.
- Biondini, M. E., Patton, B. D., & Nyren, P. E. (1998). Grazing intensity and ecosystem processes in a northern mixed-grass prairie, USA. *Ecological Applications*, 8: 469-479.
- Blanco, D., & Méndez, F. (2010). Endicamientos y terraplenes en el Delta del Paraná: Situación, efectos ambientales y marco jurídico. Wetlands International, Buenos Aires.
- Bó, R.F., Courtalon, P., Spina, F., Fernández, R., & Porini, G. (2008). Los eventos extremos de sequía e inundación y sus consecuencias sobre el coipo o nutria (*Myocastor coypus*, Molina 1782) y la actividad de caza en el Delta Medio del Río Paraná. Efecto de cambios globales sobre los humedales de Iberoamérica. Pp 167-192.
- Bó, R.F., Quintana, R.D., Courtalón, P., Astrada, E., Bolkovic, M.L., Lo Coco, G., & Magnano, A. (2010). Efectos de los cambios en el régimen hidrológico por las actividades humanas sobre la vegetación y la fauna silvestre del Delta del Río Paraná. En: Endicamientos y terraplenes en el Delta del Paraná: Situación, efectos ambientales. Proyecto Conservación de los humedales y modos de vida asociados en el Delta del Paraná. Fundación Wetlands. 93 pp.
- Bolker, B., Skaug, H., Magnusson, A., & Nielsen, A. (2012). Getting started with the glmmADMB package.

- Bonfils, C.G. (1962). Los suelos del Delta del Río Paraná. Factores generadores, clasificación y uso. *Revista de Investigaciones Agrícolas*, 16(3): 257-370.
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2011). *Numerical ecology with R*. Springer Science & Business Media.
- Bray, R.H., & Kurtz, L.T. (1945). Determination of total, organic and available forms of phosphorus in soil. *Soil Science*, 59: 39-45.
- Breceda, A., Ortiz, V. & Scrosati, R. (2005). Mauto (*Lysiloma divaricatum*, Fabaceae) allometry as an indicator of cattle grazing pressure in a tropical dry forest in northwestern Mexico. *Rangeland Ecology & Management*, 58: 85-88.
- Brinson, M.M., & Malvárez, A.I. (2002). Temperate freshwater wetlands: types, status, and threats. *Environmental conservation*, 29(2): 115-133.
- Brinson, M.M. (1993). A hydrogeomorphic classification for wetlands. East Carolina University, Greenville NC.
- Brown, B.J., & Allen, T.F.H. (1989). The importance of scale in evaluating herbivory impacts. *Oikos*, 54: 189-194.
- Brundage, J.E. (2010). Grazing as a management tool for controlling *Phragmites australis* and restoring native plant biodiversity in wetlands. Tesis de Maestría, Universidad de Maryland.
- Bullock, J.M., & Pakeman, R.J. (1997). Grazing of lowland heath in England: management methods and their effects on heathland vegetation. *Biological Conservation*, 79(1): 1-13.
- Bullock, J.M., Hill, B.C., & Silvertown, J. (1994). Tiller dynamics of two grasses responses to grazing, density and weather. *Journal of Ecology*, 82: 331-340.
- Burke, I.C., Lauenroth, W.K., Vinton, M.A., Hook, P.B., Kelly, R.H., Epstein, H.E., Aguiar, M.R., Robles, M.D., Aguilera, M.O., Murphy, K.L., & Gill, R. (1998). Plant-soil interactions in temperate grasslands. *Biogeochemistry*, 42: 121-143.
- Burns, R.G., & Davies, J.A. (1986). The microbiology of soil structure. *Bio. Agric. Hort.*, 3: 95-113.
- Cabrera, A.L., & Zardini E.M. (1993) Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires. Acme, Argentina.
- Camilloni, I. (2005a). Capítulo 1. Tendencias climáticas. En: Barros, V., Menéndez, A., & Nagy, G. (eds). CIMA/CONICET-UBA, Buenos Aires. Pp 13-19.
- Camilloni, I. (2005b). Capítulo 3. Tendencias climáticas. En: Barros, V., Menéndez, A., & Nagy, G. (eds). CIMA/CONICET-UBA, Buenos Aires. Pp 21-32.
- Campbell, D.J., & Henshall, J.K. (1991). Bulk Density. En: *Soil Analysis: Physical Methods*, New York. Pp 329-366.

- Canevari, P., Blanco, D.E., Bucher, E. H., Castro, G., & Davidson, I. (1999). Humedales de la Argentina: clasificación, situación actual, conservación y legislación (No. 46). Wetlands International.
- Carrillo, J. (2003). Manejo de Pasturas. EEA INTA Balcarce. Ediciones INTA. Balcarce. 458 pp.
- Casasús, I., Bernués, A., Sanz, A., Villalba, D., Riedel, J.L., & Revilla, R. (2007). Vegetation dynamics in Mediterranean forest pastures as affected by beef cattle grazing. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 121: 365-370.
- Ceballos, D.S. (2011). El reemplazo de pastizales anegadizos por plantaciones de álamos con suelos drenados en el Bajo Delta del río Paraná: cambios físicos y biogeoquímicos en el suelo y el ecosistema. Tesis de Maestría, EPG-FAUBA, Universidad de Buenos Aires.
- Cerisola, C. I., García M. G, Filgueira, R. R. (2005). Distribución de la porosidad de un suelo franco arcilloso (Alfisol) en condiciones semiáridas después de 15 años bajo siembra directa. *Ciencia del suelo (Argentina)*, 23:167-178.
- Chaneton, E.J., Perelman, S.B., Omacini, M., & León, R.J.C. (2002). Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions*, 4: 7-24.
- Chaneton, E. J., Omacini, M., Trebino, H. J., & Leon, R. J. (2001). Disturbios, dominancia y diversidad de especies nativas y exóticas en pastizales pampeanos húmedos. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 53: 121-140.
- Chaneton, E.J., & Lavado, R.S. (1996). Soil nutrients and salinity after long-term grazing exclusion in a Flooding Pampa grassland. *Journal of Range Management*, 49: 182-187.
- Chapman, D.F., & Lemaire, G. (1993). Grasslands for our world. En: Bakered, M.J (ed). Wellington, New Zealand, SIR Publishing. Pp 55-64.
- Cingolani, A. M., Noy-Meir, I., & Díaz, S. (2005). Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications*, 15: 757-773.
- Clary, W.P., & Kinney, J.W. (2002). Streambank and vegetation response to simulated cattle grazing. *Wetlands*, 22(1): 139-148.
- Collins, S. (1961). Benefits to understory from canopy defoliation by gypsy moth larvae. *Ecology*, 42(4): 836-838.
- Colvill, K.E., & Marshall, C. (1984). Tiller dynamics and assimilate partitioning in *Lolium perenne* with particular reference to flowering. *Annals of applied biology*, 104(3): 543-557.
- Colwell, R.K. (2013). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. University of Connecticut, USA. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Colwell, R.K., Mao, C.X. and Chang, J. (2004). Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717-2727.
- Conant, R.T. (2010). Challenges and opportunities for carbon sequestration in grassland systems. Food and Agriculture Organization (ed). Roma, Italia. 67 pp.

- Conant, R.T., & Paustian, K. (2002). Spatial variability of soil organic carbon in grasslands: implications for detecting change at different scales. *Environmental Pollution*, 116: 127-135.
- Coppock, D.L., Detling, J.K., Ellis, J.E., & Dyer, M.I. (1983). Plant-herbivore interactions in a North American mixed-grass prairie. *Oecologia*, 56(1): 1-9.
- Coronel, G., & Menéndez, A. (2006). Fisiografía e hidrología de la Cuenca del Plata. En: Barros, V., Clarke, R., & Silva Díaz, P. (eds.). *El cambio climático en la cuenca del Plata*. CIMA/CONICET-UBA, Buenos Aires. 57 pp.
- Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Faber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., & van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387: 253-260.
- Crawley, M.J. (1983). *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific Publications.
- Crawley, M.J. (2009). *The R book*. John Wiley & Sons, London.
- Crossle, K., & Brock, M. A. (2002). How do water regime and clipping influence wetland plant establishment from seed banks and subsequent reproduction? *Aquatic Botany*, 74(1): 43-56.
- Crush, J.R., & Thom, E.R. (2011). Review: The effects of soil compaction on root penetration, pasture growth and persistence. *Pasture Persistence- Grassland Research and Practice*, 15: 73-78.
- Dalle Tussie, G. (2004). *Vegetation Ecology, Rangeland Condition and Forage Resources Evaluation in the Borana Lowlands, Southern Oromia, Ethiopia*. Cuvillier Verlag, Alemania.
- Davidson, E., & Ackerman, I. (1993). Changes in soil carbon inventories following cultivation of previously untilled soils. *Biogeochemistry*, 20 (3):161-193.
- Deevey, E.S. (1947). Life tables for natural populations of animals. *The Quarterly Review of Biology*, 22: 283-314.
- DeFries, R.S., Field, C.B., Fung, I., Collatz, G.J., & Bounoua, L. (1999). Combining satellite data and biogeochemical models to estimate global effects of human- induced land cover change on carbon emissions and primary productivity. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(3): 803-815.
- Derner, J.D., Beriske, D.D., & Boutton, T.W. (1997). Does grazing mediate soil carbon and nitrogen accumulation beneath C₄, perennial grasses along an environmental gradient? *Plant and Soil*, 191: 147-156.
- Detling, J.K., Dyer, M.I., & Winn, D.T. (1979). Net photosynthesis, root respiration, and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing. *Oecologia*, 41(2): 127-134.
- Dexter, A.R. (2004). Soil physical quality: Part I. Theory, effects of soil texture, density, and organic matter, and effects on root growth. *Geoderma*, 120: 201-214.
- Díaz, S., Acosta, A., & Cabido, M. (1994). Grazing and the phenology of flowering and fruiting in a montane grassland in Argentina: a niche approach. *Oikos*, 70: 287-295.

- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M. & Robledo, Y. C. (2011) InfoStat versión 2011. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>.
- Dormaar, J.F., Johnston, A., & Smoliak, S. (1977). Seasonal variations in metabolism and the pathways of C allocation as they chemical characteristics of soil organic matter of grazed and ungrazed mixed prairie and fescue grassland. *Journal of Range Management* 30: 195–198.
- Dray, S., & Dufour, A.B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software*, 22: 1-20.
- Drewry, J.J. (2006). Natural recovery of soil physical properties from treading damage of pastoral soils in New Zealand and Australia: a review. *Agriculture, ecosystems & environment*, 114: 159-169.
- Ekwue, E. I., & Stone, R. J. (1995). Organic matter effects on the strength properties of compacted agricultural soils. *Transactions of the ASAE-American Society of Agricultural Engineers*, 38: 357-365.
- Ellert B.H., & Bettany, J.R. (1995). Calculation of organic matter and nutrients stored in soils under contrasting management regimes. *Canadian Journal of Soil Science*, 75: 529- 538.
- Ellert, B.H., Janzen, H.H., & McConkey, B.G. (2001). Measuring and comparing soil carbon storage. En: *Assessment Methods for Soil Carbon*. Lewis Publishers, Boca Raton. Pp 131-146.
- Elliot, E.T., Heil, J.W. (1999). Soil structural and other physical properties. En: *Standard soil methods for long- term ecological research*. Robertson, G.P., Coleman, D.C., Bledsoe, C.S., Collins, P. (eds.). Oxford University press, Ney York.
- Engler, P., Rodríguez, M., Cancio, R., Handloser, M., & Vera, L. (2008). Zonas Agroecológicas Homogéneas Entre Ríos. Descripción ambiental, socioeconómica y productiva. Estudios socioeconómicos de la sustentabilidad de los sistemas de producción y recursos naturales. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). 153 pp.
- Eriksson, O. (1986) Survivorship, reproduction and dynamics of ramets of *Potentilla anserine* on a Baltic seashore meadow. *Vegetatio*, 67: 17-25.
- Escós, J., Alados, C.L., & Emlen, J.M. (1997). The impact of grazing on plant fractal architecture and fitness of a Mediterranean shrub *Anthyllis cytisoides* L. *Functional Ecology*, 11: 66-78.
- Evrendilek, F., Celik, I., & Kilic, S. (2004). Changes in soil organic carbon and other physical soil properties along adjacent Mediterranean forest, grassland, and cropland ecosystems in Turkey. *Journal of Arid Environments*, 59(4), 743-752.
- Facelli, J.M. (1988). Response to grazing after nine years of cattle exclusion in a Flooding Pampa grassland, Argentina. *Vegetatio*, 78: 21-25.
- Ferraro, D.O., & Oesterheld, M. (2002). Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos*, 98: 125-133.

- Fleischner, T.L. (1994). Ecological costs of livestock grazing in western North America. *Conservation biology*, 8(3): 629-644.
- Ford, M.A., & Grace, J.B. (1998). Effects of vertebrate herbivores on soil processes, plant biomass, litter accumulation and soil elevation changes in a coastal marsh. *Journal of Ecology*, 86(6): 974-982.
- Frank, A.B., Tanaka, D.L., Hofmann, L., & Follett, R.F. (1995). Soil carbon and nitrogen of Northern Great Plains grasslands as influenced by long-term grazing. *Journal of Range Management*, 48: 470-474.
- Galantini, J.A., & Suñer, L. (2008). Las fracciones orgánicas del suelo: análisis en los suelos de la Argentina. *Agriscientia*, 25(1): 41-55.
- Gardner, R. C., Barchiesi, S., Beltrame, C., Finlayson, C. M., Galewski, T., Harrison, I., Paganini, M., Perennou, C., Pritchard, D., Rosenqvist, A., & Walpole, M. (2015). State of the world's wetlands and their services to people: a compilation of recent analyses. Ramsar Briefing Note 7. Punta del Este, Uruguay.
<http://www.ramsar.org/sites/default/files/documents/>
- González, G.L., Rossi, C.A., Pereyra, A.M., De Magistris, A.A., Lacarra, H.R., & Varela, E.A. (2008). Determinación de la calidad forrajera en un pastizal natural de la región del delta bonaerense argentino. *Zootecnia tropical*, 26(3): 223-225.
- González Trilla, G., Kandus, P., Negrin, V., Vicari, R., & Marcovecchio, J. (2009). Tiller dynamic and production on a SW Atlantic *Spartina alterniflora* marsh. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 85: 126-133.
- Gotelli, N.J., & Colwell, R.K. (2011). Estimating species richness. En: Magurran, A.E. & McGill, B.J. (eds). *Frontiers in measuring biodiversity*. Oxford University Press, New York.
- Grace, J.B., & Jutila, H. (1999). The relationship between species density and community biomass in grazed and ungrazed coastal meadows. *Oikos*, 85: 398-408.
- Grant, S.A., Barthram, G.T., Torvell, L., King, J., & Smith, H.K. (1983). Sward management, lamina turnover and tiller population density in continuously stocked *Lolium perenne*-dominated swards. *Grass and Forage Science*, 38(4): 333-344.
- Greenwood, K.L., & McKenzie, B.M. (2001). Grazing effects on soil physical properties and the consequences for pastures: a review. *Animal Production Science*, 41(8): 1231-1250.
- Guitian, R., & Bardgett, R.D. (2000). Plant and soil microbial responses to defoliation in temperate semi-natural grassland. *Plant and soil*, 220: 271-277.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4: 1-9.
- Hamza, M.A., & Anderson, W.K. (2005). Soil compaction in cropping systems: A review of the nature, causes and possible solutions. *Soil and Tillage Research*, 82:121-145.
- Harper, J.L. (1977). *Population biology of plants*. Population biology of plants. Academic Press, London.

- Hays, R.L., Summers, C., & Seitz, W. (1981). Estimating wildlife habitat variables. USDI Fish and Wildlife Service. FWS/OBS-81/47.
- Hempson, G. P., Archibald, S., Bond, W. J., Ellis, R. P., Grant, C. C., Kruger, F. J., ... & Smit, I. P. (2015). Ecology of grazing lawns in Africa. *Biological Reviews*, 90: 979-994.
- Hennessy, D., O'Donovan, M., French, P., & Laidlaw, A.S. (2008). Factors influencing tissue turnover during winter in perennial ryegrass-dominated swards. *Grass and Forage Science*, 63: 202–211.
- Hickman, K.R., Hartnett, D.C., Cochran, R.C., & Owensby, C.E. (2004). Grazing management effects on plant species diversity in tallgrass prairie. *Rangeland Ecology & Management*, 57(1): 58-65.
- Hodgson, J. (1990). *Grazing management. Science into practice*. Longman Group UK Ltd., UK. 203 pp.
- Holden, J. (2005). Peatland hydrology and carbon release: why small-scale process matters. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 363(1837): 2891-2913.
- Holland, E.A., Parton, W.J., Detling, J.K., & Coppock, D.L. (1992). Physiological responses of plant populations to herbivory and their consequences for ecosystem nutrient flow. *American Naturalist*, 140: 685-706.
- Houghton, R.A. (2003). The contemporary carbon cycle. En Schlesinger, W.H. (ed.). *Biogeochemistry, Treatise on Geochemistry*. Elsevier-Pergamon, Oxford. Pp 473-508.
- Houghton, R.A. (2001). Counting terrestrial sources and sinks of carbon. *Climatic Change*, 48(4): 525-534.
- Hudson, D. (1994). Soil organic matter and available water capacity. *Soil Water Conservation*, 49:189-194.
- Inoue, Y., Horie, T., Kiyono, Y., Ochiai, Y., Saito, K., Asai, H., Qi, J., Douangsavanh, L., & Shiraiwa, T. (2005). Assessing the land-use change and carbon sink capacity in the slash-and-burn agriculture region of northern Laos. *IEEE (Institute of Electrical and Electronics Engineers)*. Pp 3098-3100.
- IPCC. (2014). *Climate Change 2014: Synthesis Report*. En: The Core Wright Team, Pachauri, R.K, & Meyer, L. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva, Switzerland.
- IPCC. (2007). *Summary for policymakers*. En: Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Marquis, M., Averyt, K., Tignor, M.M.B., LeRoy, Miller, Jr. H, & Chen, Z. (eds) *Climate change 2007: The physical*. Contribution of Working Group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom; New York, United States, pp 1-18.
- IPCC. (2000) .*A Special Report of the IPCC. Land Use, Landuse Change, and Forestry*. Cambridge University Press, Cambridge.

- INTA. (2016). Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. San Pedro, Argentina. <http://inta.gob.ar/documentos/informacion-agrometeorologica-eea-san-pedro/>
- Jenkinson, D.S., Meredith, J., Kinyamario, J.I., Warren, G.P., Wong, M.T.F., Harkness, D.D., Bol, R., & Coleman, K. (1999). Estimating net primary production from measurements made on soil organic matter. *Ecology*, 80: 2762-2773.
- Johnston, A., Dormaar, J.F., & Smoliak, S. (1971). Long-term grazing Southern Global Change Program sponsored Advances effects on fescue grassland soils. *Journal of Range Management* 24: 185–188.
- Jutila, H. (1999). Effect of grazing on the vegetation of shore meadows along the Bothnian Sea, Finland. *Plant Ecology*, 140(1): 77-88.
- Kandus, P., & Quintana, R.D. (2016). *The Wetland Book: II: Distribution, Description and Conservation*, Springer.
- Kandus, P., Quintana, R., Minotti, P.G., del Pilar Oddi, J., Baigún, C., Gonzalez Trilla, G., & Ceballos, D. (2011). Ecosistemas de humedal y una perspectiva hidrogeomórfica como marco para la valoración ecológica de sus bienes y servicios. En: Lateral P, Jobbágy E, Paruelo J (eds) Valoración deservicios ecosistémicos. Conceptos, herramientas y aplicaciones para el ordenamiento territorial. Ediciones Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires, Argentina. Pp 265-290.
- Kandus, P, Minotti, P, & Malvárez, A.I. (2008). Distribution of wetlands in Argentina estimated from soil charts. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 30(4):403-409.
- Kandus, P., Quintana, R.D., & Bó, R.F. (2006). Patrones de paisaje y biodiversidad del Bajo Delta del Río Paraná. Pablo Casamajor Ediciones, Buenos Aires.
- Kandus, P., & Malvárez, A. I. (2004). Vegetation patterns and change analysis in the lower delta islands of the Paraná River (Argentina). *Wetlands*, 24: 620-632.
- Kandus, P., Malvárez, A. I., & Madanes, N. (2003). Estudio de las comunidades de plantas herbáceas de las islas bonaerenses del Bajo Delta del Río Paraná (Argentina). *Darwiniana*, 41: 1-16.
- Kandus, P. (1997). Análisis de patrones de vegetación a escala regional en el Bajo Delta Bonaerense del Río Paraná (Argentina). Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 235 pp.
- Kayranli, B., Scholz, M., Mustafa, A., & Hedmark, Å. (2010). Carbon storage and fluxes within freshwater wetlands: a critical review. *Wetlands*, 30(1): 111-124.
- Keddy, P.A. (2010). *Wetland ecology: principles and conservation*. Cambridge Studies in Ecology, Cambridge University Press, England.
- Kheshgi, H.S., Prince, R.C., & Marland, G. (2000). The potential of biomass fuels in the context of global climate change: focus on transportation fuels 1. *Annual Review of Energy and the Environment*, 25(1): 199-244.

- Kirkham, F. W. (2006). The potential effects of nutrient enrichment in semi-natural lowland grasslands through mixed habitat grazing or supplementary feeding. Scottish Natural Heritage. Report No. 192.
- Kjeldahl, J. (1883). New method for the determination of nitrogen in organic substances. *Zeitschrift für analytische Chemie*, 22 (1): 366-383.
- Krebs, C.J. (1989). *Ecological methodology*. Harper Collins Publishers.
- Kuzyakov, Y., & Domanski, G. (2000). Carbon input by plants into the soil. Review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 163(4): 421-431.
- Lal, R. (2007). Carbon management in agricultural soils. Mitigation and adaptation strategies for global change, 12(2): 303-322.
- Laterra, P., Vignolio, O.R., Linares, M.P., Giaquinta, A., & Maceira, N. (2003). Cumulative effects of fire on a tussock pampa grassland. *Journal of Vegetation Science*, 14(1): 43-54.
- Lauenroth, W.K., & Adler, P.B. (2008). Demography of perennial grassland plants: survival, life expectancy and life span. *Journal of Ecology*, 96: 1023-1032.
- LeCain, D.R., Morgan, J.A., Milchunas, D.G., Mosier, A.R., Nelson, J.A., & Smith, D.P. (2006). Root biomass of individual species, and root size characteristics after five years of CO₂ enrichment on native shortgrass steppe. *Plant and Soil*, 279: 219–228.
- Lehmann, J., & Kleber, M. (2015). The contentious nature of soil organic matter. *Nature*, 528(7580): 60-68.
- León, R.J.C., Rusch, G.M., & Oesterheld, M. (1984). Pastizales pampeanos-impacto agropecuarios. *Phytocoenologia*, 12: 201-218.
- Leriche, H., LeRoux, X., Gignoux, J., Tuzet, A., Fritz, H., Abbadie, L., & Loreau, M. (2001). Which functional processes control the short-term effect of grazing on net primary production in grasslands?. *Oecologia*, 129(1): 114-124.
- Levy, P.E., Friend, A.D., White, A., & Cannell, M.G.R. (2004). The influence of land use change on global-scale fluxes of carbon from terrestrial ecosystems. *Climatic Change*, 67(2-3): 185-209.
- Li, C., Hao, X., Zhao, M., Han, G., & Willms, W. D. (2008). Influence of historic sheep grazing on vegetation and soil properties of a Desert Steppe in Inner Mongolia. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 128(1): 109-116.
- López de Casenave, J., & Marone, L. (1996). Efectos de la riqueza y equitatividad sobre los valores de diversidad en comunidades de aves. *Ecología*, 10: 447-455.
- Loreti, J., Oesterheld, M., & León, R.J. (1994). Efectos de la interacción del pastoreo y la inundación sobre *Paspalum dilatatum*, un pasto nativo de la Pampa Deprimida. *Ecología Austral*. 4: 49-58.
- Loveland, P., & Webb, J. (2003). Is there a critical level of organic matter in the agricultural soils of temperate regions: a review. *Soil and Tillage Research*. 70:1-18.

- Lovett Doust, L. (1981). Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 69: 743-756.
- Lugo, A.E., Brinson, M., & Brown, S. (1990). Synthesis and search for paradigms in wetlands. En: Lugo, A. E., Brinson, M. M., & Brown, S. (eds). *Forested wetlands*. Elsevier, Amsterdam. Pp 447-460.
- Lunt, I.D., Eldridge, D.J., Morgan, J.W., & Witt, G.B. (2007). A framework to predict the effects of livestock grazing and grazing exclusion on conservation values in natural ecosystems in Australia. *Turner Review No. 13. Australian Journal of Botany*, 55(4): 401-415.
- Lytle, R.W., & Hull, R.J. (1980a). Photoassimilate distribution in *Spartina alterniflora* Loisel. I. Vegetative and floral development. *Agronomy Journal*, 72: 933-938.
- Lytle, R.W., & Hull, R.J. (1980b). Photoassimilate distribution in *Spartina alterniflora* Loisel. II. Autumn and winter storage and spring regrowth. *Agronomy Journal*, 72: 938-942.
- MacArthur, R.H. (1960). On the relation between reproductive value and optimal predation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 46(1): 143-145.
- Mack, R.N. (1989). Temperate grasslands vulnerable to plant invasions: characteristics and consequences. En: Drake, J.A., Mooney, H.A., Di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, F.J., Rejmanek, M., & Williamson, M. (Eds.). *Biological Invasions: A Global Perspective*. Wiley & Sons, Chinchester. Pp. 155-179.
- Madanes, N., Quintana, R.D., Kandus, P., & Bó, R.F. (2015). Species richness and functional groups of angiosperms from the Paraná River Delta region (Argentina). *Check List* 11(6): 1-12.
- Magurran, A.E. (2013). *Ecological diversity and its measurement*. Springer Science & Business Media.
- Maltby, E., & Immirzi, P. (1993). Carbon dynamics in peatlands and other wetland soils regional and global perspectives. *Chemosphere*, 27(6): 999-1023.
- Malvárez, A.I. (1995). El Delta del Río Paraná como región ecológica. En: Iriondo, M. (ed.). *El Holoceno en la Argentina*. CADINQUA (INQUA-CONICET), Argentina. Pp 81-93.
- Malvárez, A.I. (1997) *Las comunidades vegetales del Delta del Río Paraná. Su relación con factores ambientales y patrones de paisaje*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Malvárez, A.I. (1999). El Delta del Río Paraná como mosaico de humedales. En: *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. Oficina Regional de Ciencia y Técnica para América Latina y el Caribe (ORCyT) MAB/UNESCO. Montevideo, Uruguay. Pp 35-54.
- Malvárez, A.I. (2004). Consideraciones preliminares sobre un sistema nacional de clasificación e inventario de humedales. Documentos del curso-taller "Bases ecológicas para la clasificación e inventario de humedales en Argentina". 13 pp.

- Marchetti, Z.Y., & Aceñolaza, P.G. (2011). Vegetation communities and their relationship with the pulse regime on islands of the Middle Parana River, Argentina. *Iheringia, Serie Botanica*, 66(2): 209-225.
- Marion, B., Bonis, A., & Bouzillé, J.B. (2010). How much does grazing-induced heterogeneity impact plant diversity in wet grasslands? *Ecoscience*, 17(3): 229-239.
- Marty, J.T. (2005). Effects of cattle grazing on diversity in ephemeral wetlands. *Conservation Biology*, 19(5): 1626-1632.
- Matteucci, S.D. (2004). Conservación de parches naturales en una matriz antrópica: cuantificación del patrón espacial del alto Paraná Encajonado. Publicación especial de Fronteras. GEPAMA. 26 pp.
- McKenzie, F.R. (1997) Influence of grazing frequency and intensity on the density and persistence of *Lolium perenne* tillers under subtropical. *Tropical Grasslands*, 31: 219-226.
- McNaughton, S.J., Banyikwa, F.F., & McNaughton, M.M. (1998). Root biomass and productivity in a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecology*, 79(2): 587-592.
- McNaughton, S.J. (1985). Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological monographs*, 55(3): 259-294.
- McNaughton, S.J. (1984). Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. *American Naturalist*, 124: 863-886.
- McNaughton, S.J. (1983). Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, 40: 329-336.
- McNaughton, S.J. (1979). Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *American naturalist*, 113: 691-703.
- Menéndez, A., & Berbery, H. E. (2006). Tendencias hidrológicas en la Cuenca del Plata. En: *El Cambio Climático en la cuenca del Plata*. Barros, V., Clarke, R., & Silva Díaz, P. (eds). CIMA/CONICET-UBA, Buenos Aires. Pp 81-92.
- Middleton, B. (2002). Non equilibrium dynamics of sedge meadows grazed by cattle in southern Wisconsin. *Plant Ecology*, 161(1): 89-110.
- Mikola, J., Yeates, G.W., Barker, G.M., Wardle, D.A., & Bonner, K.I. (2001). Effects of defoliation intensity on soil food-web properties in an experimental grassland community. *Oikos*, 92(2): 333-343.
- Milchunas, D.G., & Lauenroth, W.K. (1993). Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological monographs*, 63(4): 327-366.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E., & Lauenroth, W. (1988). A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist*, 132: 87-106.
- Millenium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and Human Well-Being: Wetlands and water*. Synthesis. 80pp. <http://www.millenniumassessment.org/en/index.aspx>

- Miller, J., Chanasyk, D., Curtis, T., Entz, T., & Willms, W. (2010). Influence of streambank fencing with a cattle crossing on riparian health and water quality of the Lower Little Bow River in Southern Alberta, Canada. *Agricultural water management*, 97(2): 247-258.
- Miller, C., & Wells, A. (2003). Cattle grazing and the regeneration of totara (*Podocarpus totara* var. *waihoensis*) on river terraces, south Westland, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, 27: 37-44.
- Mitra, S., Wassmann, R., & Vlek, P. L. G. (2005). An appraisal of global wetland area and its organic carbon stock. *Current Science*, 88: 25-35.
- Moreno, C.E. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza.
- Mitsch, W.J., & Gosselink, J.G. (2007). *Wetlands*. 4th ed. John Wiley & Sons, New York.
- Mitsch, W.J., & Gosselink, J.G. (2000). The value of wetlands: importance of scale and landscape setting. *Ecological economics*, 35(1): 25-33.
- Morandeira, N.S., & Kandus, P. (2015). Multi-scale analysis of environmental constraints on macrophyte distribution, floristic groups and plant diversity in the Lower Paraná River floodplain. *Aquatic Botany*, 123: 13-25.
- Morandeira, N.S. (2014). Tipos funcionales de plantas en humedales de la planicie de inundación del Bajo Río Paraná (Entre Ríos, Argentina) y su observación con datos polarimétricos de radar. Tesis Doctoral, FCEyN, Universidad de Buenos Aires.
- Moretto, A.S., Distel, R.A., & Didoné, N.G. (2001). Decomposition and nutrient dynamic of leaf litter and roots from palatable and unpalatable grasses in a semiarid grassland. *Applied Soil Ecology*, 18(1): 31-37.
- Morrás, H. (2008). El suelo, la delgada piel del planeta. *Ciencia hoy*, 18: 22-27.
- Morris, K., & Reich, P. (2013). Understanding the relationship between livestock grazing and wetland condition. Arthur Rylah Institute for Environmental Research Technical Report Series No. 252. Department of Environment and Primary Industry, Heidelberg, Victoria
- Motomura, I. (1932). A statistical treatment of associations. *Japanese Journal of Zoology*, 44: 379–383 (En Japonés).
- Musters, C. J. M., De Graaf, H. J., & Ter Keurs, W. J. (2000). Can protected areas be expanded in Africa? *Science*, 287(5459): 1759-1760.
- Naeth, M. A., Bailey, A. W., Pluth, D. J., Chanasyk, D., & Hardin, R. T. (1991). Grazing impacts on litter and soil organic matter in mixed prairie and fescue grassland ecosystems of Alberta. *Journal of Range Management*, 44: 7-12.
- Nafus, A. M., McClaran, M. P., Archer, S. R., & Throop, H. L. (2009). Multispecies allometric models predict grass biomass in semidesert rangeland. *Rangeland ecology & management*, 62: 68-72.

- Neff, J.C., Reynolds, R.L., Belnap, J., & Lamothe, P. (2005). Multi-decadal impacts of grazing on soil physical and biogeochemical properties in southeast Utah. *Ecological Applications*, 15(1): 87-95.
- Neiff, J.J., & Malvárez, A.I. (1999). El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica. En: Malvárez, A.I. (ed.) *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. UNESCO, Montevideo, Uruguay, pp 99-150.
- Neiff, J. J. (1996). Large rivers of South America: toward the new approach. *Verh Internat Verein Limnol*, 6:167-180.
- Neiff, J.J., Iriondo M.H., & Carignan, R. (1994). Large tropical south american wetlands: an overview. En: Link, G.L. y Naiman, R. J. (eds.). *The Ecology and Management of Aquatic-terrestrial Ecotones*. Proceedings book, University of Washington. Pp. 156-165.
- Noble, J.C., Bell, A.D. & Harper, J.L. (1979). The population biology of plants with clonal growth I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. *Journal of Ecology*, 67: 983-1008.
- Oddi, J., & Kandus, P. (2011). Bienes y servicios de los humedales del Bajo Delta Insular. En: Quintana, R., Villar, V., Astrada, E., Saccone, P., & Malzof, S. (Eds.). *El Patrimonio natural y cultural del Bajo Delta Insular. Bases para su conservación y uso sustentable*. Wetlands International, Buenos Aires. Pp 135-146.
- Odum, E.P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262- 270.
- Oesterheld, M., & McNaughton, S.J. (1991). Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia*, 85: 305-313.
- Olofsson, J., & Hickler, T. (2008). Effects of human land-use on the global carbon cycle during the last 6,000 years. *Vegetation History and Archaeobotany*, 17(5): 605-615.
- Ovens, R., Weaver, D., Keipert, N., Neville, S., Summers, R., & Clarke, M. (2008). Farm gat nutrient balances in south west Western Australia- An overview. 12th International Conference on Integrated Diffuse Pollution Management (IWC DIPCON 2008). Research Centre for Environmental and Hazardous Substance Management (EHSM). Khon Kaen University, Thailand. Pp 25-29.
- Palmer, M.W. (1990). The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology*, 71: 1195-1198.
- Pan, X., Geng, Y., Zhang, W., Li, B., & Chen, J. (2006). The influence of abiotic stress and phenotypic plasticity on the distribution of invasive *Alternanthera philoxeroides* along a riparian zone. *Acta Oecologica*, 30(3): 333-341.
- Paruelo, J.M., Guerschman, J.P., Piñeiro, G., Jobbagy, E.G., Verón, S.R., Baldi, G., & Baeza, S. (2006). Cambios en el uso de la tierra en Argentina y Uruguay: marcos conceptuales para su análisis. *Agrociencia*, 10(2): 47-61.
- Paruelo, J. M., Guerschman, J. P., & Verón, S.R. (2005). Expansión agrícola y cambios en el uso del suelo. *Ciencia hoy*, 15(87): 14-23.

- Paruelo, J.M., Piñeiro, G., Altesor, A.I., Rodríguez, C., & Oesterheld, M. (2004). Cambios estructurales y funcionales asociados al pastoreo en los pastizales del Río de la Plata. Reunión del Grupo técnico regional del Cono Sur en mejoramiento y utilización de los recursos forrajeros del área tropical y subtropical: Grupo Campos, 20: 53-60.
- Paul, K. I., Polglase, P. J., Nyakuengama, J. G., & Khanna, P. K. (2002). Change in soil carbon following afforestation. *Forest ecology and management*, 168: 241-257.
- Pei, S., Fu, H., & Wan, C. (2008). Changes in soil properties and vegetation following enclosure and grazing in degraded Alxa desert steppe of Inner Mongolia, China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 124(1): 33-39.
- Pereyra, F. X., Baumann, V., Altinier, V., Ferrer, J., & Tchilinguirian, P. (2004). Génesis de suelos y evolución del paisaje en el delta del río Paraná. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 59: 229-242.
- Pielou, E.C. (1975). *Ecological Diversity*. John Wiley & Sons Inc., New York.
- Pinheiro, J.C., & Bates, D.M. (2004). *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Springer, New York.
- Piñeiro, G. (2006). Biogeoquímica del carbono y nitrógeno en los pastizales pastoreados del Río de la Plata: Un análisis basado en modelos de simulación, sensores remotos y experimentos a campo. Tesis doctoral, EPG-FAUBA, Universidad de Buenos Aires.
- Pucheta, E., Bonamici, I., Cabido, M., & Díaz, S. (2004). Below-ground biomass and productivity of a grazed site and a neighbouring ungrazed enclosure in a grassland in central Argentina. *Austral Ecology*, 29(2): 201-208.
- Pucheta, E., Cabido, M., Díaz, S., & Funes, G. (1998). Floristic composition, biomass, and aboveground net plant production in grazed and protected sites in a mountain grassland of central Argentina. *Acta Oecologica*, 19(2): 97-105.
- Quintana, R.D., Bó, R.F., Astrada, E., & Reeves, C. (2014a). Lineamientos para una ganadería ambientalmente sustentable en el Delta del Paraná. Buenos Aires: Wetlands International.
- Quintana, R.D., Bó, R., & Astrada, E. (2014b). Conflictos socio ambientales vinculados a la ganadería en los humedales del Delta del Río Paraná. Iº Congreso Latinoamericano sobre Conflictos Ambientales, Buenos Aires.
- Quintana, R.D., & Bó, R.F. (2011). ¿Por qué el Delta del Paraná es una región única en la Argentina? En: *El Patrimonio natural y cultural del Bajo Delta Insular. Bases para su conservación y uso sustentable*, Buenos Aires, pp 18-27.
- Quintana, R.D., & Kalesnik, F.A. (2008). Wetlands modification and wildlife habitat suitability: can capybaras survive in a matrix of poplar and willow afforestations. *Miscelánea*, 17: 161-168.

- Quintana, R.D., Madanes, N., Malvárez, A. I., Kalesnik, F.A., & Cagnoni, M. (2005). Análisis de la vegetación en tres tipos de hábitat de Carpinchos en la baja cuenca del Río Paraná, Argentina. *Miscelánea*, 14: 83 – 96.
- Quintana, R.D., Bó, R., & Kalesnik, F. (2002). La vegetación y la fauna silvestres de la porción terminal de la cuenca del Plata. Consideraciones biogeográficas y ecológicas. En: Bortharagay, J.M. (ed.). *El Río de la Plata como territorio*. Ediciones Infinito, Universidad de Buenos Aires. Pp. 99-124.
- Quiroga, A. (2007). *Impacto de la explotación ganadera*. Editorial Científica Universitaria, Universidad Nacional de Catamarca. 18 pp.
- R Core Team. (2014). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Reddy, K. R., Feijtel, T. C., & Patrick, W.H. Jr. (1986). Effect of Soil Redox Conditions on Microbial oxidation of Organic Matter. En: Chen, Y., & Avinmelech, Y. (eds). *The Role of Organic Matter in Modern Agriculture*. Martinus Nijhoff Publ. pp. 117-156.
- Reeves, P.N., & Champion, P.D. (2004). Effects of livestock grazing on wetlands: literature review. Client report HAM2004-059. National Institute of Water & Atmospheric Research Ltd. Hamilton, New Zealand.
- Reeves, D.W. (1997). The role of soil organic matter in maintaining soil quality in continuous cropping systems. *Soil and Tillage Research*. 43:131-167.
- Riffaldi, R., Saviozzi, A., Levi-Minzi, R., & Menchetti, F. (1994). Chemical characteristics of soil after 40 years of continuous maize cultivation. *Agriculture, ecosystems & environment*, 49(3), 239-245.
- Roach, D.A. (2003). Age-specific demography in *Plantago*: variation among cohorts in a natural plant population. *Ecology*, 84: 749–756.
- Rodríguez, C., Leoni, E., Lezama, F., & Altesor, A. (2003). Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science*, 14(3): 433-440.
- Robinson, C., Cruse, R., & Kohler, R. (1994). Soil management. En: Hatfield, J., & Karlen, D. (eds). *Sustainable agricultura systems*. Lewis Pub., Florida, USA. Pp. 109-134.
- Robert, M. (2002). Captura de carbono en los suelos para un mejor manejo de la tierra. En: Food and Agriculture Organization (ed). Roma, Italia.
- Rossi, C.A., González, G.L., De Magistris, A.A., Pereyra, A., Torrá, E., & Delta, E.E.I. (2008). Degradabilidad in situ de forrajeras del pastizal natural en un sistema silvopastoril con salicáceas. *Zootecnia Tropical*, 26(3): 257-259.
- Rossi C.A., De Magistris A.I.A., González G.L., Carou N.E. & De Loof E.P. (2014) *Plantas de interés ganadero de la región del Bajo Delta del Paraná (Argentina)*. Buenos Aires, Argentina 198 pp.

- Rusch, G.M., & Oesterheld, M. (1997). Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos*, 78: 519-526.
- Ryan, W., D. Hennessy, Murphy, J.J., & Boland, T.M. (2009). Effect of final autumn grazing date on sward herbage mass, leaf area index and tiller density during winter and early spring. *Irish Journal of Agricultural and Food Research*, 48: 269-281.
- Sabatini R.A., & Lallana V.H. (2007). Aquatic macrophytes. En: M.H. Iriondo, J.C. Pagi y M.J. Parma (eds.). *The Middle Paraná River*. Springer, Berlin, Alemania. Pp 205-226.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, R.B., Jackson, R.B, Kinzig, A., Leemans, R., Lodge ,D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff ,N.L., Sykes, M.T, Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., & Leemans, R. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459): 1770-1774.
- Sala, O.E. 1988. The effect of herbivory on vegetation structure. En M.J.A. Werger, P.J.M. van der Aart, H.J. During y T.A. Verboeven (eds.). *Plant form and vegetation structure*. SPB Academic Publishing, The Hague. Pp 317-330.
- Sala, O.E., Oesterheld, M., León, R.J.C., & Soriano, A. (1986). Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio*, 67(1): 27-32.
- Sankaran, M., & Augustine, D.J. (2004). Large herbivores suppress decomposer abundance in a semiarid grazing ecosystem. *Ecology*, 85(4): 1052-1061.
- Schlesinger, W.H. (1990). Evidence from chronosequence studies for a low carbon-storage potential of soils. *Nature*, 348:232-234.
- Schlesinger, W. H. (1984). Soil organic matter: A source of atmospheric CO₂? En: G. M. Woodwell (ed.). *The role of the terrestrial vegetation in the global carbon cycle: Methods for Appraising Changes*. John Wiley and Sons, New York. Pp 111-127.
- Schoeneberger, P.J., Wysocki, D.A., Benham, E.C., & Soil Survey Staff. (2012). *Field book for describing and sampling soils, Version 3.0*. Natural Resources Conservation Service, National Soil Survey Center, Lincoln, Nebraska, United States. 300 pp.
- Schönbach, P., Wan, H., Gierus, M., Bai, Y., Müller, K., Lin, L., ... & Taube, F. (2011). Grassland responses to grazing: effects of grazing intensity and management system in an Inner Mongolian steppe ecosystem. *Plant and Soil* 340: 103-115.
- Schuman, G.E., Reeder, J.D., Manley, J.T., Hart, R.H. & Manley, W.A. (1999). Impact of grazing management on the carbon and nitrogen balance of a mixed-grass rangeland. *Ecological applications*, 9: 65-71.
- Scrimgeour, G.J., & Kendall, S. (2002). Consequences of livestock grazing on water quality and benthic algal biomass in a Canadian natural grassland plateau. *Environmental Management*, 29: 824–844.
- Shevliakova, E., Pacala, S.W., Malyshev, S., Hurtt, G.C., Milly, P.C.D., Caspersen, J. P., ... & Crevoisier, C. (2009). Carbon cycling under 300 years of land use change: Importance of the secondary vegetation sink. *Global Biogeochemical Cycles*, 23(2): 1-16.

- Semmartin, M., Garibaldi, L.A., & Chaneton, E.J. (2008). Grazing history effects on above- and below-ground litter decomposition and nutrient cycling in two co-occurring grasses. *Plant and Soil*, 303: 177-189.
- Semmartin, M., & Ghera, C.M. (2006). Intraspecific changes in plant morphology, associated with grazing, and effects on litter quality, carbon and nutrient dynamics during decomposition. *Austral Ecology*, 31(1): 99-105.
- Silvertown, J.W., & Lovett Doust, J. (1993) *Introduction to Plant Population Biology*. Blackwell Scientific Publications, London.
- Silvertown, J., Franco, M., & Perez-Ishiwara, R. (2001) Evolution of senescence in iteroparous perennial plants. *Evolutionary Ecology Research*, 3: 393-412.
- Smoliak, S., Dormaar, J.F., Johnston, A., 1972. Long-term grazing effects on Stipa-Bouteloua prairie soils. *Journal of Range Management* 25: 246–250.
- Sokal, R. R., & Rohlf, F. J. (1995) *Biometry*. WH Freeman and company, New York.
- Soussana, J. F., Loiseau, P., Vuichard, N., Ceschia, E., Balesdent, J., Chevallier, T., & Arrouays, D. (2004). Carbon cycling and sequestration opportunities in temperate grasslands. *Soil use and management*, 20(2): 219-230.
- Steinman, A.D., Conklin, J., Bohlen, P.J., & Uzarski, D.G. (2003). Influence of cattle grazing and pasture land use on macroinvertebrate communities in freshwater wetlands. *Wetlands*, 23: 877-889.
- Sundriyal, R.C. (1992). Structure, productivity and energy flow in an alpine grassland in the Garhwal Himalaya. *Journal of Vegetation Science*, 3(1): 15-20.
- Taboada, M.A., & Lavado, R.S. (1993). Influence of cattle trampling on soil porosity under alternate dry and ponded conditions. *Soil Use and Management*, 9: 139-143.
- Taboada, M.A., Micucci, F.G., Cosentino, D.J., & Lavado, R.S. (1998). Comparison of compaction induced by conventional and zero tillage in two soils of the Rolling Pampa of Argentina. *Soil and Tillage Research*, 49: 57-63.
- Taboada, M.A., Lavado, R.S., Svartz, H., & Segat, A.M. (1999). Structural stability changes in a grazed grassland natraquoll of the Flooding Pampa (Argentina). *Wetlands*, 19(1): 50-55.
- Taller Ecologista, (2010). Humedales del Paraná. Biodiversidad, usos y amenazas en el delta medio. <http://www.tallerecologista.org.ar/menu/archivos/HumedalesdelParana.pdf>.
- Tanner, C.C. (1992). A review of cattle grazing effects on lake margin vegetation with observations from dune lakes in Northland, New Zealand. *New Zealand Natural Science*, 19: 1-14.
- Tiessen, H., Cuevas, E., & Chacon, P. (1994). The role of soil organic matter in sustaining soil fertility. *Nature*, 371: 783-785.
- Tweel, A.W., & Bohlen, P.J. (2008). Influence of soft rush (*Juncus effusus*) on phosphorus flux in grazed seasonal wetlands. *Ecological Engineering*, 33: 242-251.

- Ustarroz, E., Latimori, N., & Peuser, R. (1997). Módulo de Programación Forrajera. Alimentación en Bovinos para Carne. 4^{to} Curso de Capacitación para Profesionales. INTA-EEA Manfredi, Córdoba. Pp 39-53.
- Vaccaro, S., Arturi, M.F., Goya, J.F., Frangi, J.L., & Piccolo, G. (2003). Almacenaje de carbono en estadios de la sucesión secundaria en la provincia de Misiones, Argentina. *Interciencia*, 28(9): 521-527
- van der Maarel, E., & Titlyanova, A. (1989). Above-ground and below-ground biomass relations in steppes under different grazing conditions. *Oikos*, 56: 364-370.
- Van Haveren, B.P. (1983). Soil bulk density as influenced by grazing intensity and soil type on a shortgrass prairie site. *Journal of Range Management*, 36: 586-588.
- Veblen, T.T., Mermoz, M., Martin, C., & Ramilo, E. (1989). Effects of exotic deer on forest regeneration and composition in northern Patagonia. *Journal of Applied Ecology*, 711-724.
- Vermorel, M. (1995). Emissions annuelles de méthane d'origine digestive par les bovins en France. Variations selon filetype d'animal et le niveau de production. *INRA Productions Animales*, 8(4): 265-272.
- Vicari, R., Kandus, P., Pratolongo, P., & Burghi, M. (2011). Carbon budget alteration due to landcover-landuse change in wetlands: the case of afforestation in the Lower Delta of the Paraná River marshes (Argentina). *Water and Environment Journal*, 25(3): 378-386.
- Vicari, R. (2010). Productividad primaria y almacenaje de carbono. En: Kandus, P., Morandera, N., & Schivo, F. (eds). Bienes y servicios ecosistémicos del Delta del Paraná. Fundación humedales/Wetlands International, Buenos Aires. Pp. 16-17.
- Vicari, R. L., Fischer, S., Madanes, N., Bonaventura, S. M. & Pancotto, V. (2002). Tiller population dynamics and production on *Spartina densiflora* (Brong) on the floodplain of the Parana River, Argentina. *Wetlands*, 22: 347-354.
- Viglizzo, E. F. (2010). El avance de la frontera agropecuaria y el stock de nutrientes (C, N y P) en los ecosistemas. En: Viglizzo E.F., Jobbágy E. (eds). Expansión de la frontera agropecuaria en Argentina y su impacto ecológico-ambiental. INTA, Buenos Aires.
- Villalobos, A.E., Zalba, S.M., & Peláez, D.V. (2011). *Pinus halepensis* invasion in mountain pampean grassland: effects of feral horses grazing on seedling establishment. *Environmental research*, 111(7): 953-959.
- Wienhold, B.J., Hendrickson, J.R., & Karn, J.F. (2001). Pasture management influences on soil properties in the Northern Great Plains. *Journal of Soil and Water Conservation*, 56: 27-31.
- Westhoff, V., & Van der Maarel, E. (1978). The Braun-Blanquet approach. En: Whittaker, R.H. (ed.). Classification of plant communities. Junk Publishers, The Hague. pp. 287-399.
- Whiting, G.J., & Chanton, J.P. (2001). Greenhouse carbon balance of wetlands: methane emission versus carbon sequestration. *Tellus B*, 53(5): 521-528.

- Willms, W. D., & Fraser, J. (1992). Growth characteristics of rough fescue (*Festuca scabrella* var. *campestris*) after three years of repeated harvesting at scheduled frequencies and heights. *Canadian Journal of Botany*, 70: 2125-2129.
- Wood, C.W., Westfall, D.G., & Peterson, G. A. (1991). Soil carbon and nitrogen changes on initiation of no-till cropping systems. *Soil Science Society of America Journal*, 55(2): 470-476.
- Wright, R.G., & Van Dyne, G.M. (1976). Environmental factors influencing semidesert grassland perennial grass demography. *The Southwestern Naturalist*, 21: 259-273.
- Wuest, S.B. (2009). Correction of bulk density and sampling methods biases using soil mass per unit area. *Soil Science Society of America Journal*, 73:312-316.
- Yadhjian, L., & Piñeiro, G. (2014). Balance de carbono en pastizales pampeanos. En: Medina, C.P., Zubillaga, M.M, & Taboada, M.A. (eds). *Suelos, producción agropecuaria y cambio climático: Avances en la Argentina, Eje temático 2*. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca, Buenos Aires. Pp 267-276.
- Yang, X., Wu, T., & Cheng, X. (2008). Ramet population ecology of *Panicum virgatum* in the field—Competitively random growth of ramets and foraging behavior of ramet populations. *Progress in natural science*, 18: 901-906.
- Yates, C.J., Norton, D.A., & Hobbs, R.J. (2000). Grazing effects on plant cover, soil and microclimate in fragmented woodlands in south-western Australia: implication for restoration. *Austral Ecology*, 25: 36-47.
- Zóffoli, M.L., Kandus, P., Madanes, N., Calvo, D. (2008). Seasonal and interannual analysis of wetlands in South America using NOAA AVHRR-NDVI time series: The case of the Paraná Delta Region. *Landscape Ecology*, 23(7):833-848.
- Zuloaga, F.O., Morrone, O., & Belgrano, M.J. (2009). *Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur*. Instituto Darwinion. <http://www.darwin.edu.ar>
- Zuur, A., Ieno, E.N., & Smith, G.M. (2007). *Analysing ecological data*. Springer Science & Business Media, New York.