

EFFECTO DEL GANADO SOBRE LA ASIGNACIÓN DE RECURSOS DE ESPECIES LEÑOSAS DE LOS MATORRALES Y BOSQUES ANDINO PATAGÓNICOS

MANUEL PAZ¹ y ESTELA RAFFAELE¹

Resumen: Los herbívoros, especialmente los grandes mamíferos, son capaces de modificar en las especies que ramonean su arquitectura, tasa de crecimiento, productividad y la forma en que la planta utiliza los recursos. En este trabajo se analizó el efecto del ganado vacuno sobre los cambios que ocurren en la asignación de recursos (biomasa aérea o radical, biomasa reproductiva o vegetativa) en dos especies dominantes con diferente palatabilidad, en un bosque incendiado de *Nothofagus pumilio*: *Ribes magellanicum* y *Berberis microphylla*. También se determinó la correlación entre los posibles cambios en la asignación de biomasa y las variables que indican el éxito reproductivo de esas especies (e.g. números de flores y frutos). El ganado afectó negativamente la biomasa total de *R. magellanicum* y modificó las relaciones biomasa aérea/radical y biomasa vegetativa/reproductiva. Contrariamente, la asignación de recursos en *B. microphylla* no fue afectada por el ganado, pero su mayor éxito reproductivo se asoció a plantas de mayor tamaño, que fueron las que crecían en sitios con ganado. En conclusión el ganado produce diferentes efectos sobre las especies: directamente a través de la remoción de biomasa (especie palatable), y probablemente en forma indirecta mediante cambios en la disponibilidad de luz (especie no palatable).

Palabras clave: Traslocación, ramoneo, especies palatables y no palatables, *Berberis microphylla*, *Ribes magellanicum*.

Summary: Cattle effects on the resource allocation in woody species of Andean Patagonian shrublands and forests. Herbivores, and large mammals in particular, are capable of modifying not only the architecture of the species they graze on, but also growth rate, productivity and the way the plant uses its resources. This study analyze how cattle influence changes in resource allocation (to aerial biomass or root and/or reproductive or vegetative biomass) in two dominant species with different palatability, in a post-fire *Nothofagus pumilio* forest. The relationship between possible changes in resource allocation and the variables which indicate successful reproduction in these species (e.g., number of flowers and fruits) was also determined. The presence of cattle negatively affected the total biomass of the palatable species (*R. magellanicum*) and modified the proportions assigned to its shoot/root and vegetative/productive biomass. In contrast, the allocation of *B. microphylla* resources was unaffected by the cattle presence, but its highest reproductive success was associated with plants of larger size that occur in cattle plots. These results show that the cattle have different effects on the species: directly, through removal of biomass (on palatable species), and it's possible also indirectly, through changes in the availability of light (on non palatable species).

Key words: Translocation, grazing, palatable and non-palatable species, *Berberis microphylla*, *Ribes magellanicum*.

INTRODUCCIÓN

El impacto de los grandes herbívoros sobre las comunidades vegetales ha sido estudiado en

diversos ecosistemas, a distintas escalas y con diferentes enfoques. Entre los efectos directos más estudiados se encuentran los cambios en la composición específica, abundancia de especies (e.g. Veblen *et al.* 2003; Blackhall *et al.* 2008; Oduor *et al.* 2010), estructura y defensas físicas y químicas (Shimazaki & Miyashita 2002, Rooke & Bergstrom 2007, Bailey & Schweitzer 2010). A su vez, estos cambios en la vegetación post-herbivoría

¹Laboratorio Ecotono. INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue). Pje. Gutierrez 1125 (CP 8400).
TE: 0294 4423374 (interno 158).

suelen conllevar efectos indirectos en la dinámica de nutrientes del suelo (Bailey & Schweitzer 2010), como así también, cambios microambientales (Yates *et al.* 2000, Tercero-Bucardo *et al.* 2007), en las comunidades de polinizadores (Sudgen 1985; Vázquez & Simberloff 2003; Vázquez & Simberloff 2004; Morales 2005; Tadey 2008; Sasal *et al.* 2010), y en otros herbívoros (Allombert *et al.* 2005, Gómez & González-Megías 2007, Huffman *et al.* 2009) y aves (Holt *et al.* 2011). La respuesta de las plantas a la herbivoría depende de la presión de pastoreo y de su sensibilidad al daño, el momento de ocurrencia del daño, y de la historia evolutiva de la vegetación y los herbívoros (Cingolani *et al.* 2008). El forrajeo selectivo de los herbívoros también afecta indirectamente las relaciones competitivas entre las plantas. En consecuencia, la actividad de los herbívoros puede producir cambios en la abundancia de las especies dependiendo principalmente de la palatabilidad de sus hojas, de la intensidad y frecuencia de pastoreo (Blackhall 2012). El ramoneo moderado, incluso en la vegetación de un bosque, puede estimular la producción de biomasa, aunque a costa de una pérdida de vigor y de nutrientes almacenados en las raíces (Belsky, 1986). Entre las respuestas de las plantas al ramoneo se encuentran los cambios relacionados al éxito reproductivo (e.g. Silvertown & Smith 1989; Strauss 1991; de Paz & Raffaele 2013) y al crecimiento compensatorio (Belsky 1986; Paige & Whitham 1987; Oosterheld & McNaughton 1991; Belsky *et al.* 1993; Fortes *et al.* 2004). En poblaciones naturales de plantas, el impacto de la herbivoría sobre la asignación de recursos es muy variable entre las especies (van der Meijden *et al.* 1988), así como entre los individuos de una especie. Algunas especies de plantas han desarrollado estrategias de escape a la herbivoría o resistencia, por ejemplo defensas químicas y morfológicas, fenoles, terpenos, espinas, tricomas, entre otros (Briske 1996). Por el contrario, otras especies son muy tolerantes al ramoneo, porque poseen una gran capacidad de crecimiento y/o reproducción luego de sufrir daños (Briske 1996). En general esta tolerancia está asociada a cambios en la asignación de recursos (agua, minerales y carbono), favoreciendo, por ejemplo, la producción de ramas y/o rebrotes (Fortes *et al.* 2004). Sin embargo, los cambios que se producen sobre la biomasa aérea y subterránea de las plantas (e.g.

Coffin *et al.* 1998; Lehtilä & Strauss 1999; Poveda *et al.* 2003; Retuerto *et al.* 2003; Aires *et al.* 2007), y/o sobre las partes vegetativa y reproductiva (Lehtilä & Strauss 1999; Cruz-Aguado & Pérez 2000) son muy diversos. Por ejemplo, en algunos casos los herbívoros pueden reducir el número de flores por consumo directo (Strauss 1991; Mothershead & Marquis 2000) o aumentarlo (McNaughton 1983; Paige & Whitham 1987). Es decir, que el ramoneo de los herbívoros puede afectar no sólo el tamaño y la forma de los individuos, sino también la tasa de crecimiento y la manera en que la planta utiliza los recursos (Fortes *et al.* 2004). Estos cambios pueden producir mayor asignación de recursos a la biomasa foliar, con el consecuente aumento de la captación de luz y fijación de dióxido de carbono, aumentando la tasa de crecimiento. O bien, producir mayor asignación de biomasa a las raíces, aumentando la absorción de agua y nutrientes del suelo, a expensas de un menor crecimiento de la parte aérea. Desde el punto de vista ecológico, una planta con mayor proporción de biomasa en las raíces tendría un crecimiento más lento, dada su menor capacidad fotosintética, pero en cambio podría tener una mayor superficie de absorción y supervivencia en hábitats donde el agua y los nutrientes son limitantes.

Estudios previos en el noroeste de la Patagonia permitieron interpretar cómo los herbívoros afectan los procesos de regeneración temprana en el tiempo. Se observaron cambios en la abundancia y establecimiento de especies arbóreas (Tercero-Bucardo *et al.* 2007; Blackhall *et al.* 2008); en la inflamabilidad, cantidad y tipo de combustible (Blackhall *et al.* 2012, Blackhall *et al.* 2014), como así también en el éxito reproductivo de las especies dominantes, tanto en bosques maduros (Vázquez & Simberloff 2003; Vázquez & Simberloff 2004), como incendiados recientemente (Sasal 2009; de Paz & Raffaele 2013). Uno de estos estudios de caso, realizado en un bosque post fuego de *Nothofagus pumilio*, muestra que el ganado afecta diferencialmente la duración de la floración, la producción de flores y frutos y la viabilidad de semillas de las especies dominantes (de Paz & Raffaele 2013).

La exclusión del ganado es uno de los métodos más útiles para analizar los impactos de los herbívoros sobre las comunidades vegetales (Wesche *et al.*, 2010; Collard *et al.*, 2010). El efecto

que la exclusión de los herbívoros pueda tener sobre el crecimiento y reproducción de las plantas estará íntimamente relacionado con su palatabilidad fuera de las clausuras. Bajo este escenario se esperaría que fueran las especies más palatables las que presentarían una respuesta luego de la exclusión del ganado, modificando su crecimiento, además de su esfuerzo reproductivo. En este trabajo planteamos estudiar si el ganado afecta la asignación de recursos (biomasa aérea o radical y/o a biomasa reproductiva o vegetativa) en dos especies leñosas muy abundantes en los matorrales y en el sotobosque de los bosques andino-patagónicos que presentan hojas con diferente palatabilidad. Una de estas especies (*Ribes magellanicum* Poir.) es altamente palatable mientras que la otra especie (*Berberis microphylla* G. Forst.) es poco palatable (Veblen *et al.* 2003; Blackhall *et al.* 2008). Buscamos también determinar la relación entre los posibles cambios en la asignación de recursos y las variables que indican el éxito reproductivo de esas especies (e.g. números de flores y frutos).

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El área de estudio se sitúa en el cerro Donat (41°20' S, 71°00' O), dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi, en un bosque de lenga, *N. pumilio*, que se incendió en enero de 1999. Los bosques de esta especie arbórea dominan las partes altas de las montañas desde los 1000-1600 msnm (Veblen *et al.* 2003). El incendio fue de severa intensidad y afectó un área de 4440 ha. El sitio se caracteriza por un clima templado húmedo, con precipitaciones que alcanzan los 1700 mm/año y se encuentra a 1250 m s.n.m. La mayoría de las precipitaciones se concentran entre abril y septiembre, en forma de lluvia y/o nieve. Usualmente el clima es seco de diciembre a marzo. El lugar presenta una larga historia de pastoreo de ganado vacuno e incidencia espontánea de liebre europea antes del incendio. En este bosque se encuentra un experimento de clausuras contra ganado vacuno (*Bos taurus*) y liebre europea (*Lepus europeus*) que forma parte de una red de experimentos de exclusión de ambos herbívoros, instalada en 2001, en diferentes tipos de bosques quemados.

Las especies leñosas dominantes registradas,

después de más de 10 años de ocurrido el incendio, son *B. microphylla*, *Berberis darwinii* Hook., *Berberis serrato-dentata* Lechner, *Chusquea culeou* Desv., *Maytenus chubutensis* (Speg.) Lourt., O'Don. et Sleum., *R. magellanicum*, *Baccharis obovata* Hook & Arn., *Gaultheria mucronata* (L. f) Hook. & Arn. y *Schinus patagonicus* (Phil.) I. M. Jonnst, las enredaderas *Vicia nigricans* Hook & Arn. y *Mutisia spinosa* Ruiz & Pav y las hierbas exóticas *Cirsium vulgare* (Savi) Ten. y *Carduus nutans* L. Dentro de este grupo de especies las especies altamente palatables (frecuentemente ramoneadas por el ganado) son: *R. magellanicum*, *S. patagonicus*, *G. mucronata*, *B. obovata*, *M. spinosa* y *V. nigricans* y el resto de las especies dominantes son muy poco palatables. Todas estas especies, excepto *C. vulgare* y *Carduus nutans*, rebrotan luego de incendios (Veblen *et al.* 2003).

Diseño experimental

Este experimento de exclusión de ganado consiste en cinco parcelas control y cinco clausuras de 25 x 25 m donde cada par clausura-control es un bloque. Estas parcelas fueron instaladas en 2001, es decir dos años después de ocurrido el incendio. A fin de analizar el efecto del ramoneo sobre la asignación de recursos se seleccionaron en total 20 individuos: 10 plantas de *R. magellanicum* y 10 de *B. microphylla*, como especies palatable y no palatable, respectivamente. Estas especies presentan un índice de presión de ramoneo de 1,75 y 0,06, respectivamente (Raffaele *et al.* 2011). De estos individuos, se marcaron cinco de cada especie que se encontraban dentro de las clausuras (sin vacas) y los otros 5 individuos, en las parcelas con ganado (controles). Los individuos de las especies seleccionadas dentro y fuera de las clausuras no presentaban tamaños similares, debido al efecto acumulado de 5 años de exclusión de ganado. Por esto se seleccionaron individuos al azar de tamaño promedio representativo de cada tratamiento (clausuras y parcelas control). Los individuos de cada especie fueron previamente enumerados y luego se sortearon al azar para seleccionar cuáles de ellos serían recolectados. El número bajo de individuos estudiados se debió a que este experimento pertenece a un estudio a largo plazo y el muestreo era destructivo.

Para establecer las relaciones entre la forma de las plantas y la asignación de recursos de las mismas

en cada planta se midió la altura, diámetro del dosel (mayor y el perpendicular al mismo) y el largo de las ramas terminales (10 ramas al azar). Estos individuos fueron colectados al final de la estación de crecimiento 2006-2007 y se registró en cada uno de ellos la biomasa aérea (hojas, tallos) y radical; y además la biomasa vegetativa (hojas, tallos, raíces) y reproductiva (flores y frutos). En el caso de la biomasa radical, se realizó una excavación del diámetro del dosel y de ser necesario se amplió la zona excavada siguiendo las raíces principales, siempre, evitando que se rompiera la raíz para evitar subestimar o sobrestimar esta biomasa. Cada muestra fue lavada, secada en estufa a 40 °C durante 72 hs y luego pesada (peso seco expresado en gramos).

Análisis de datos

El efecto del ganado sobre la asignación de recursos en las especies seleccionadas se analizó mediante ANOVAs en bloques de una vía por especie (Zar 1996) siendo el factor ganado (G) con 2 niveles: clausuras (sin ganado) y controles (con ganado). El peso seco de las distintas porciones de las plantas fueron las variables dependientes: biomasa aérea, radical, biomasa vegetativa y reproductiva. Además, se calculó la proporción de biomasa asignada a las distintas partes (aérea, radical, vegetativa o reproductiva) respecto del total de biomasa y la proporción de biomasa reproductiva respecto de la biomasa aérea. Las diferentes proporciones de biomasa de las distintas partes de las plantas (biomasa aérea y radical = shoot: root ratio sensu Bolinder et al 2002, biomasa vegetativa y reproductiva, biomasa aérea y reproductiva) fueron comparadas entre los individuos que crecían dentro y fuera de las clausuras, aplicando la prueba de χ^2 .

Se comparó el efecto del ramoneo sobre el tamaño y la forma de cada planta entre las dos especies aplicando ANOVAs en bloques con dos factores: ganado (G) y especie (E). Las variables dependientes fueron: altura de los arbustos, diámetro promedio y longitud de ramas terminales.

Con el fin de determinar si posibles modificaciones en la morfología de las plantas (altura, diámetro promedio y largo de ramas terminales) y la asignación de recursos (e.g. biomasa aérea y radical), debido al ramoneo se relacionan con cambios en el éxito reproductivo,

se analizó la relación entre diferentes variables asociadas a la reproducción (número total de flores, % de fructificación y n° total de frutos) tomadas de un trabajo previo en el cual se analizó el efecto del ganado sobre el éxito reproductivo (de Paz & Raffaele 2013). Estas variables reproductivas fueron medidas en los mismos individuos considerados en el presente estudio. Este análisis se realizó utilizando el coeficiente de correlación de Spearman (Zar, 1996).

RESULTADOS

El ganado disminuyó significativamente la biomasa aérea y subterránea de *R. magellanicum* (especie palatable, Tabla 1, Fig.1a) y modificó la proporción de biomasa asignada a las partes aérea y radical ($\chi^2_{1,1}=6,4$; $P=0,01$). En las parcelas control la biomasa total de las plantas estuvo representada en un 54 % la parte aérea y las raíces el 46%. Por el contrario, en los individuos que crecían en las clausuras estas proporciones de biomasa fueron diferentes: las partes aéreas representaron el 70% de la biomasa total y las raíces el 30 %.

Tanto la biomasa aérea como la radical de la plantas de *B. microphylla* (especie no palatable) fueron similares en los individuos que crecieron dentro y fuera de las clausuras (Tabla 1, Fig. 1b). La proporción de biomasa asignada a las partes aérea y radical también fue similar entre las clausuras y los controles ($\chi^2_{1,1}=0,9$; $P=0,76$) siendo en ambos la proporción de la biomasa aérea de las plantas aproximadamente el doble que la de la biomasa radical.

El ganado disminuyó significativamente la biomasa vegetativa y reproductiva de *R. magellanicum* ($P<0,01$, Tabla 1). Sin embargo, el ganado no afectó el porcentaje de biomasa asignado a partes vegetativas en ninguna de las dos especies (*R. magellanicum* y *B. microphylla*). Si bien en las clausuras, la parte reproductiva de las plantas de la especie palatable fue en proporción tres veces mayor que en los controles (2,4% en clausuras y 0,8 % en controles) estas diferencias no fueron significativas ($\chi^2_{1,1}=3,05$; $P= 0,08$). En *B. microphylla*, las proporciones de biomasa asignadas a las partes reproductiva y vegetativa (R vs. V) o reproductiva y aérea y (R vs. A) de las plantas que crecieron en las clausuras y controles fueron

Tabla 1: Resumen de ANOVAS que muestra el efecto del ganado (G) sobre las distintas porciones de las plantas (aérea, radical, reproductiva y vegetativa) de *Ribes magellanicum* (especie palatable) y *Berberis microphylla* (especie no palatable). Cada bloque (B) está representado por una clausura y una parcela control. * indican $P < 0,05$.

Variable	Aérea				Radical	
	FV	gl	F	P	F	P
<i>R. magellanicum</i>	B	4	1,72	0,31	1,74	0,30
	G	1	24,33	0,01*	42,05	<0,01*
<i>B. microphylla</i>	B	4	0,35	0,83	0,71	0,62
	G	1	0,22	0,32	2,4	0,05*

Variable	Vegetativa				Reproductiva	
	FV	gl	F	P	F	P
<i>R. magellanicum</i>	B	4	1,66	0,32	0,9	0,54
	G	1	29,98	0,01*	6,26	0,05*
<i>B. microphylla</i>	B	4	0,33	0,85	0,88	0,55
	G	1	0,45	0,54	0,3	0,62

similares (R vs. V $\chi^2_{1,1} = 0,34$; $P = 0,56$ y R vs. A $\chi^2_{1,1} = 0,61$; $P = 0,65$).

El efecto del ganado sobre la altura y diámetro de las plantas fue diferente según la especie: altura: $F_{1,12} G \times E = 47,9$; $P < 0,01$, diámetro: $F_{1,12} G \times E = 17,2$; $P < 0,01$, Fig. 2). En *R. magellanicum* la altura ($F_{1,12} G = 41,1$; $P < 0,01$) y el diámetro medio fueron significativamente mayores en las plantas que crecían en las clausuras comparado con las plantas de los controles: $F_{1,12} G = 40,0$, $p < 0,01$ respectivamente, Fig. 2. Por el contrario, en *B. microphylla* estas variables fueron significativamente menores en las clausuras que en los controles (altura, diámetro medio $F_{1,12} G = 11,4$; $P < 0,01$; $F_{1,12} G = 11,9$; $P < 0,01$, respectivamente, Fig. 2A y B). Por otro lado, el ganado no afectó

el largo de las ramas terminales en ninguna de las especies ($F_{1,12} G \times E = 2,87$; $P = 0,11$ y $F_{1,12} G = 0,06$; $P = 0,08$, Fig. 2C).

Las correlaciones entre las variables morfológicas y reproductivas fueron diferentes en las dos especies en estudio.

El número de flores de *R. magellanicum* se correlacionó positivamente con el diámetro medio, la altura y con la biomasa aérea, radical y reproductiva, en tanto que el número de frutos y el porcentaje de fructificación no presentaron correlaciones significativas con las variables morfológicas. Por otro lado, el número de frutos, de flores y el porcentaje de fructificación de *B. microphylla* se correlacionaron positivamente con el diámetro medio de las plantas (Tabla 2).

Tabla 2: Coeficientes de Correlación de Spearman entre variables morfológicas (Biomasa aérea, radical, vegetativa y reproductiva, largo de ramas terminales, altura, diámetro medio) y reproductivas (N° de flores=N°F, N° de frutos=N°Fr y % de fructificación=%Fruc) de la especie palatable *Ribes magellanicum* y no palatable *Berberis microphylla*. * indican correlación significativa, $P < 0,05$.

Variable	<i>R. magellanicum</i>			<i>B. microphylla</i>		
	N° F	N° Fr	% Fruc	N°F	N° Fr	% Fruc
Biomasa aérea	0,74*	0,37	0,43	0,66*	0,75*	0,66
Biomasa radical	0,79*	0,60	0,58	0,56	0,54	0,59
Biomasa vegetativa	0,77*	0,44	0,48	0,66*	0,73*	0,67
Biomasa reproductiva	0,64*	0,99*	0,94*	-0,05		0,01
Largo de ramas terminales	0,31	0,1	-0,02	0,37	0,21	0,08
Altura	0,86*	0,54	0,39	0,63*	0,62*	0,63*
Diámetro promedio	0,67*	0,30	0,30	0,75*	0,76*	0,73*

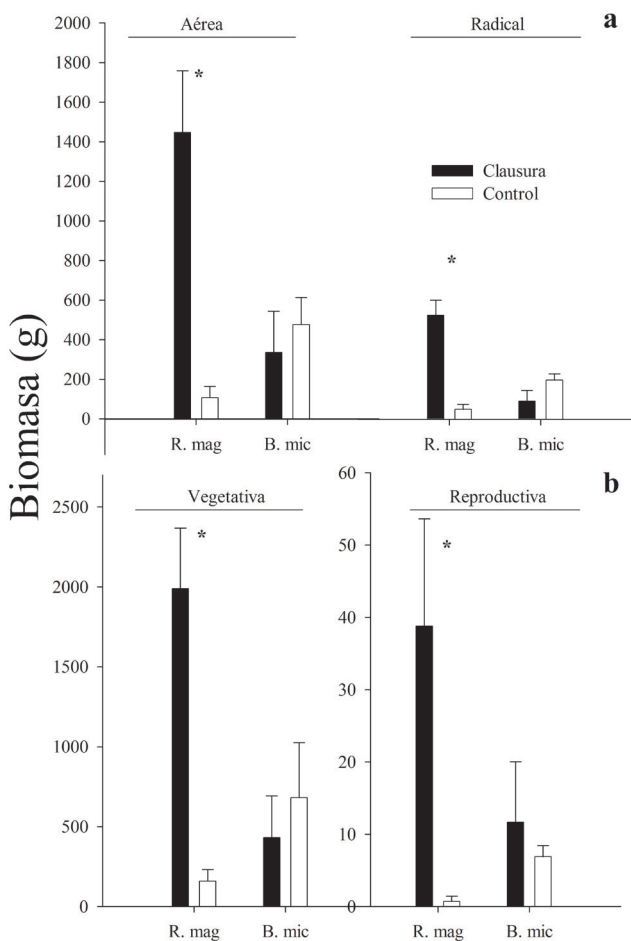


Fig. 1. Biomasa (g) de las distintas porciones de las plantas de especies en estudio, *Ribes magellanicum* (R. mag) y *Berberis microphylla* (B. mic): aérea y radical (A) y vegetativa y reproductiva (B). Los asteriscos indican diferencias significativas entre clausuras y controles ($P < 0,05$). Las barras de error indican el error estándar.

DISCUSIÓN

El ganado vacuno afectó de manera diferencial la asignación de recursos de las especies estudiadas. Si bien el tamaño de la muestra (10 plantas por especie) de este trabajo es reducido, los resultados indican diferentes efectos significativos que produce el ramoneo sobre las especies y que además estos efectos dependen de la palatabilidad de la especie. En particular, el ramoneo sólo modificó la distribución de los recursos de la especie palatable (*R. magellanicum*). El ganado afectó negativamente la biomasa aérea, subterránea y reproductiva de esta especie, sin observarse un

crecimiento compensatorio como el que se encontró en otras especies (e.g. Paige & Whitham 1987; Oosterheld & McNaughton 1991; Belsky *et al.* 1993; Schierenbeck *et al.* 1994; Retuerto *et al.* 2003). Existen evidencias de especies herbáceas y leñosas que compensan o sobrecompensan si los niveles de daño son bajos, pero no pueden hacerlo pasado un cierto umbral (Underwood 2010, 2012, Juenger & Bergelson 1997). Si bien desconocemos la cantidad de biomasa ramoneada de *R. magellanicum* por el ganado, esta especie es una de las más palatables de la región (e.g. Blackhall 2008, Raffaele *et al.* 2011). Probablemente, el daño por herbivoría que presentan estas plantas en las parcelas control supere el umbral

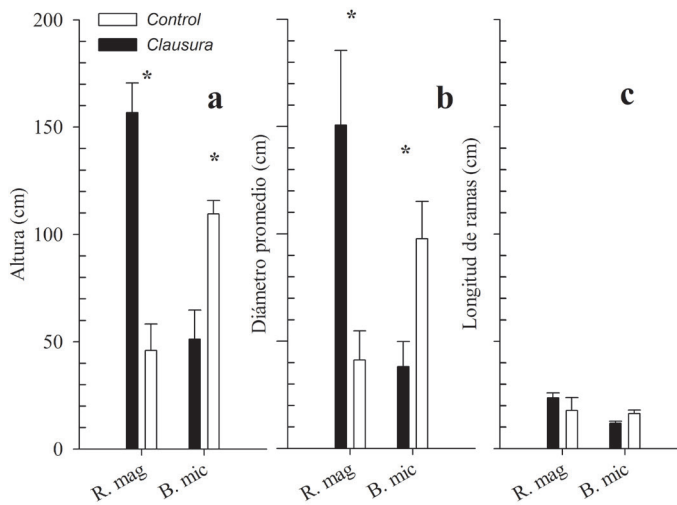


Fig. 2. Altura (A), diámetro medio (B) y longitud de ramas terminales (C) de los individuos de *Ribes magellanicum* (R. mag) y *Berberis microphylla* (B. mic) que crecen en clausuras (sin ganado) y controles (con ganado). Los asteriscos indican diferencias significativas entre los dos tratamientos ($P < 0,05$). Las barras de error corresponden al error estándar

de la capacidad de compensación (e.g. Underwood 2010); o el fuerte ramoneo haya enmascarado los signos de compensación (e.g Ferraro & Oesterheld, 2012). En este último caso, la mayor proporción de raíces encontrada en los individuos de las parcelas con ganado sería evidencia de este fenómeno. Otra explicación posible es que esta especie haya invertido sus recursos en resistencia química y no en compensación, un aspecto que no fue abordado en este estudio.

En un trabajo previo, se encontró que *R. magellanicum* disminuyó 25 veces la producción de flores y 10 veces la de frutos en presencia de ganado (de Paz & Raffaele 2013). Estos resultados coinciden con los encontrados en otros estudios donde se observó que la producción de frutos y semillas puede disminuir debido a la herbivoría (Ollerton & Lack 1998; Dormann & Bakker 2000; Sasal 2009).

En el caso de la especie no palatable (*B. microphylla*), si bien se observó mayor biomasa en las plantas que crecían en los controles, el ganado no modificó significativamente la asignación de recursos en las diferentes partes de la planta. Sin embargo, en trabajos previos se observó un gran aumento en el número de flores y frutos (Vázquez

& Simberloff 2004; de Paz & Raffaele 2013) y de cobertura (Veblen *et al.* 1989; De Pietri 1992; Veblen *et al.* 1992a; Blackhall 2012) en los lugares donde esta especie crecía en presencia de ganado.

La correlaciones positivas entre el número de flores y la altura y diámetro de los individuos de *R. magellanicum* muestra que el efecto negativo sobre la reproducción (e.g. menor cantidad de flores, frutos y semillas viables) podría deberse, no sólo a una reducción en la cantidad de biomasa total de la planta, sino también a una disminución en el tamaño del dosel de los individuos (Mothershead *et al.* 2000). Algunos autores sugieren que el menor tamaño de las plantas y cantidad de flores puede tener un efecto negativo sobre la atracción de los polinizadores (Brody 1997; Lehtilä & Strauss 1997; Lehtilä & Strauss 1999; Traveset & Richardson 2006). La disminución en la frecuencia de visitas de insectos podría explicar la casi nula biomasa de frutos en los individuos ramoneados por el ganado.

En resumen, si bien el número de plantas medidas fue bajo, el efecto directo (remoción de biomasa) por ramoneo fue muy fuerte sobre la asignación de recursos de la especie palatable. Por otro lado, probablemente el ganado afectó indirectamente a la especie no palatable, debido al aumento en la

disponibilidad de luz producido por la disminución de cobertura total ocasionada por el ramoneo (Blackhall *et al.* 2015), que beneficia a las especies poco palatables y heliófilas como *Berberis* spp. (Blackhall *et al.* 2012, Damascos & Rapoport, 2002). Todos estos cambios en la proporción y cantidad de biomasa y forma de las plantas de las especies dominantes producidos por el ganado, probablemente influyan en otras variables bióticas y/o abióticas no contempladas en este estudio (e.g. cantidad y calidad de hojarasca, tasas de descomposición, acumulación y continuidad de combustible, Grime *et al.* 1996; Wardle & Bardgett 2004, Blackhall 2012).

El bajo número de muestras, así como el desconocimiento de la historia de cada planta previa al fuego, por ejemplo la presión de herbivoría, podrían estar condicionando estos resultados. Futuros estudios sobre la inversión de defensas químicas y físicas de estas dos especies y/o experimentos de trasplantes de plántulas no dañadas donde se analice la asignación de recursos a lo largo de una temporada de crecimiento complementarían los resultados de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS

Las clausuras experimentales fueron financiadas por National Science Foundation (BCS-. 0117366) y este estudio por Universidad Nacional del Comahue (B103) y UNC-PICT (01-07320). L. Cavallero, N. Tercero Bucardo, M. Blackhall y J. de Paz colaboraron en los muestreos. Agradecemos también a M. Damascos, L. Cavallero y C. Quinteros por sus valiosos aportes durante el período de redacción del manuscrito. Agradecemos especialmente a los revisores anónimos, cuyos aportes mejoraron sustancialmente la presentación final de nuestro trabajo. También agradecemos a la Administración de Parques Nacionales por el permiso otorgado para realizar esta investigación. MDP es becario posdoctoral de CONICET y ER es Investigadora del CONICET.

BIBLIOGRAFÍA

AUGUSTINE, D.J. & S.J. MCNAUGHTON 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore

selectivity and plant tolerance. *J. Wildl. Manage.*: 62: 1165-1183.

- AIRES, E; K. M. DROMPH; R. COOK; N. OSTLE & R. D. BARGETT. 2007. The influence of below-ground herbivory and defoliation of a legume on nitrogen transfer to neighbouring plants. *Funct. Ecol.* 21: 256-263.
- ALLOMBERT, S., S. STOCKTON & J.L. MARTIN 2005. A natural experiment on the impact of overabundant deer on forest invertebrates. *Conserv. Biol.* 19: 1917-1929.
- BAILEY, J. K. & J. A. SCHWEITZER. 2010. The role of plant resistance and tolerance to herbivory in mediating the effects of introduced herbivores. *Biol. Invas.* 12: 337-351.
- BELSKY, A. J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *Am. Nat.* 127: 870-892.
- BELSKY, A. J., W. P. CARSON, C. L. JENSEN & G. A. FOX. 1993. Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring? *Evol. Ecol.* 7: 109-121.
- BLACKHALL, M. 2006. Efecto del ganado sobre la regeneración temprana post-fuego de un bosque mixto de *Nothofagus dombeyi* y *Austrocedrus chilensis*. Universidad del Comahue. San Carlos de Bariloche.
- BLACKHALL, M. 2012. Respuestas de especies leñosas a herbivoros e incendios en bosques y matorrales del noroeste de la Patagonia: Estudio de la inflamabilidad vegetal. p. 184. Universidad Nacional del Comahue. Centro Regional Universitario Bariloche, San Carlos de Bariloche.
- BLACKHALL, M., E. RAFFAELE & T. T. VEBLEN. 2008. Cattle affect early post-fire regeneration in a *Nothofagus dombeyi*-*Austrocedrus chilensis* mixed forest in northern Patagonia, Argentina. *Biol. Conserv.* 141: 2251 -2261.
- BLACKHALL, M., E. RAFFAELE & T. T. VEBLEN. 2012. Is foliar flammability of woody species related to time since fire and herbivory in northwest Patagonia, Argentina? *J. Veg. Sci.* 23: 931-941.
- BLACKHALL, M., E. RAFFAELE, & T. T. VEBLEN. 2015. Efectos combinados del fuego y el ganado en matorrales y bosques del noroeste patagónico. *Ecología Austral* 25: 1-10.
- BLACKHALL, M., T. T. VEBLEN & E. RAFFAELE 2014. Recent fire and livestock browsing enhance plant-level fuel flammability in northwestern Patagonian shrublands. *J. Veg. Sci.* doi: 10.1111/jvs.12216
- BRISKE, D. D. 1996. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. In: HODGSON & A.W. ILLIUS (eds.), *The ecology and management of grazing systems*. CAB International, Wallingford. UK.
- BOLINDER, M. A., D. A. ANGERS, G. BÉLANGER, R. MICHAUD & M. R. LAVERDIÈRE. 2002. Root

- biomass and shoot to root ratios of perennial forage crops in eastern Canada. *Can. J. Plant Sci.* 82: 731-737
- BRODY, A. K. 1997. Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. *Ecology* 78: 1624-1631.
- CINGOLANI, A. M., NOY-MEIR, I., D. RENISON & M. D. CABIDO. 2008. La ganadería extensiva, ¿es compatible con la conservación de la biodiversidad y de los suelos? *Ecología Austral* 18: 253-271.
- COFFIN, D. P.; W. A. LAYCOCK & W.K. LAUENROTH. 1998. Disturbance intensity and above- and belowground herbivory effects on long-term (14 y) recovery of a semiarid grassland. *Plant Ecol.* 139: 221-233.
- CRUZ-AGUADO, J. A. & I. PÉREZ. 2000. Traslocación y partición de 14C- fotoasimilados en trigo, variedad cuba C-204. *Agronomía tropical* 50: 41-58.
- COLLARD A., L. LAPOINTE, J. P. OUELLET, M. CRÊTE, A. LUSSIER, C. DAIGLE Y S. D. CÔTÉ. 2010. Slow responses of understory plants of maple-dominated forests to white-tailed deer experimental exclusion. *For. Ecol. Manage.* 260: 649-662.
- DE PAZ, M. & E. RAFFAELE. 2013. Cattle change plant reproductive phenology, promoting community changes in a post-fire *Nothofagus* forest in northern Patagonia, Argentina. *J. Plant Ecol.* 6: 459-467.
- DE PIETRI, D. E. T. 1992. The search for ecological indicators: is it possible to biomonitor forest system degradation caused by cattle ranching activities in Argentina? *Vegetation* 101: 109-121.
- DORMANN, C. F. & J. P. BAKKER. 2000. The impact of herbivory and competition on flowering and survival during saltmarsh succession. *Plant Biol.* 2: 68-76.
- FERRARO, D.O. & M. OESTERHELD. 2002. Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos* 98: 125-133.
- FORTES, D., R. S. HERRERA & S. GONZÁLEZ. 2004. Estrategias para la resistencia de las plantas a la defoliación. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola* 38: 111-119.
- GÓMEZ J.M. & GONZÁLEZ-MEGÍAS A. 2007. Long-term effects of ungulates on phytophagous insects. *Ecol. Entomol.* 32: 229-234.
- GRIME, J. P, J. H. CORNELISSEN, K. THOMPSON & J. G. HODGSON. 1996. Evidence of a causal connection between anti-herbivore defences and the decomposition rate of leaves. *Oikos* 77: 489-494.
- HOLT C.A., FULLER R.J. & P.M DOLMAN. 2011. Breeding and post-breeding responses of woodland birds to modification of habitat structure by deer. *Biol. Conserv.* 144: 2151-2162.
- HUFFMAN, D. W., D. C. LAUGHLIN, K. M. PEARSON & S. PANDEY. 2009. Effects of vertebrate herbivores and shrub characteristics on arthropod assemblages in a northern Arizona forest ecosystem. *For. Ecol. Manage.* 258: 616-625.
- JUENGER, T. & J. BERGELSON. 1997. Pollen and resource limitation of compensation to herbivory in scarlet gilia, *Ipomopsis aggregata*. *Ecology* 78: 1684-1695.
- LEHTILÄ, K. & S. Y. STRAUSS. 1999. Effect of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Ecology* 80: 116-124.
- LEHTILÄ, K. & S. Y. STRAUSS. 1997. Leaf damage by herbivores affects attractiveness to pollinators in wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia* 111: 396-403.
- MCNAUGHTON, S. J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40: 329-336.
- MORALES, C. L. 2005. Alteración del hábitat e interacciones entre especies nativas y exóticas a través de la polinización de los bosques templados de Sudamérica austral. Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche.
- MOTHERSHEAD, K. & R. J. MARQUIS. 2000. Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology* 81: 30-40.
- ODUOR, A. M. O., J. M. GÓMEZ & S. Y. STRAUSS. 2010. Exotic vertebrate and invertebrate herbivores differ in their impacts on native and exotic plants: a meta-analysis. *Biol. Invas.* 12: 407-419.
- OESTERHELD, M. & S. J. MCNAUGHTON. 1991. Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia* 85: 305-313.
- OLLERTON, J. & A. LACK. 1998. Relationships between flowering phenology, plant size and reproductive success in shape *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecol.* 139: 35-47.
- PAIGE, K. N. & T. G. WHITHAM. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *Am. Nat.* 129: 407-416.
- POVEDA, K., I. STEFFAN-DEWENTER, S. SCHEU & T. TSCHARNTKE. 2003. Effects of below- and above-ground herbivores on plant growth, flower visitation and seed set. *Oecologia* 135: 601-605.
- RAFFAELE, E., T. T. VEBLEN, M. BLACKHALL & N. TERCERO-BUCARDO. 2011. Synergistic influences of introduced herbivores and fire on vegetation change in northern Patagonia, Argentina. *J. Veg. Sci.* 22: 59-71.
- RETUERTO, R., S. RODRIGUES – ROILLOA, B. FERNÁNDEZ - LEMA & J. R. OBESO. 2003. Respuestas compensatorias de plantas en situaciones

- de estrés. *Ecosistemas* 1 [online]. Disponible en: <http://www.aet.org/ecosistemas/031/investigacion4.htm> [Acceso: 2 de Mayo 2015].
- ROOKE T. & R. BERGSTRÖM 2007. Growth, chemical responses and herbivory after simulated leaf browsing in *Combretum apiculatum*. *Plant Ecol.* 189: 201-212.
- SASAL, Y. 2009. Efecto del ganado en áreas incendiadas sobre la comunidad de artrópodos terrestres y las interacciones Planta-insecto en el NO de la Patagonia, Argentina. p. 258. Universidad Nacional del Comahue. Centro regional Universitario Bariloche, S. C. de Bariloche.
- SASAL, Y., E. RAFFAELE & A. G. FARJI-BRENER. 2010. Succession of ground-dwelling beetle assemblages after fire in three habitat types in the Andean forest of NW Patagonia, Argentina. *J. Insect Sci.* 10: 1-17.
- SCHIERENBECK, K. A., R. N. MACK & R. R. SHARITZ. 1994. Effects of herbivory on growth and biomass allocation in native and introduced species of *Lonicera*. *Ecology* 75: 1661-1672.
- SHIMAZAKIA. & MIYASHITA T. 2002. Deer browsing reduces leaf damage by herbivorous insects through an induced response of the host plant. *Ecol. Res.* 17: 527-533.
- SILVERTOWN, J. & B. SMITH. 1989. Germination and population structure of spear thistle *Cirsium vulgare* in relation to experimentally controlled sheep grazing. *Oecologia* 81: 369-373.
- STRAUSS, S. Y. 1991. Direct, indirect, and cumulative effects of three native herbivores on a shared host plant. *Ecology* 72: 543-558.
- SUDGEN, E.A. 1985. Pollinators of *Astragalus monoensis* Berneby (Fabaceae): new host records; potential impact of sheep grazing. *Great Basin Nat.* 45: 299-312.
- TADEY, M. 2008. Efecto del ganado sobre los niveles de polinización en especies vegetales del monte patagónico. *Ecología Austral* 18: 89-100.
- TERCERO-BUCARDO, N., T. KITZBERGER, T.T. VEBLEN & E. RAFFAELE. 2007. A field experiment on climatic and herbivore impacts on post-fire tree regeneration in north-western Patagonia. *J. Ecol.* 95: 771-779.
- TRAVESET, A. & D. M. RICHARDSON. 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends Ecol. Evol.* 21: 208-216.
- UNDERWOOD, N. 2010. Density dependence in insect performance within individual plants: induced resistance to *Spodoptera exigua* in tomato. *Oikos* 119: 1993-1999.
- UNDERWOOD, N. 2012. When herbivores come back: effects of repeated damage on induced resistance. *Funct. Ecol.* 26: 1441-1449.
- VAN DER MEIJDEN, E., M. WIJN & H. J. VERKAAR. 1988. Defence and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores. *Oikos* 51: 355-363.
- VÁZQUEZ, D. P. & D. SIMBERLOFF. 2003. Changes in interaction biodiversity induced by an introduced ungulate. *Ecol. Lett.* 6: 1077-1083.
- VÁZQUEZ, D. P. & D. SIMBERLOFF. 2004. Indirect effects of an introduced ungulate on pollination and plant reproduction. *Ecol. Monogr.* 74: 281-308.
- VEBLEN, T. T., T. KITZBERGER, E. RAFFAELE & D. LORENZ. 2003. Fire History and Vegetation Changes in Northern Patagonia, Argentina. In: VEBLEN, T.T., BAKER, W.L., MONTENEGRO, G. & T.W. SWETNAM (eds.), *Fire and Climatic Change in Temperate Ecosystems of the Western Americas*, pp. 265-295. Springer, New York.
- VEBLEN, T., T., C. MARTIN, M. MERMOZ & E. RAMILO. 1989. Effects of exotic deer on forest structure and composition in northern Patagonia. *J. Appl. Ecol.* 26: 711-724.
- VEBLEN, T. T., M. MERMOZ, C. MARTIN & T. KITZBERGER. 1992a. Ecological impacts of introduced animals in Nahuel Huapi National Park, Argentina. *Conserv. Biol.* 6: 71-83.
- 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: implications for restoration. *Austral Ecol.* 25: 36-47.
- WARDLE, D. A. & R. D. BARDGETT. 2004. Human-induced changes in large herbivorous mammal density: the consequences for decomposers. *Front. Ecol. Environ.* 2: 145-153.
- WESCHE, K., K. RONNENBERG, V. RETZER Y G. MIEHE. 2010. Effects of large herbivore exclusion on southern Mongolian desert steppes. *Acta Oecol.* 36: 234-241.

Recibido el 14 de mayo de 2015, aceptado el 3 de agosto de 2015.