

Arbustos de la estepa patagónica: ¿adaptados a tolerar la sequía o el pastoreo?

RODOLFO A. GOLLUSCIO^{1,2,✉}, FERNANDO P. CAVAGNARO¹ Y MAGALÍ D. VALENTA^{2,3}

¹ Cátedra de Forrajicultura, Facultad de Agronomía (Universidad de Buenos Aires).

² IFEVA (Universidad de Buenos Aires - CONICET).

³ Cátedra de Producción Ovina, Facultad de Agronomía (Universidad de Buenos Aires).

RESUMEN. En zonas áridas, la sequía es la principal fuerza selectiva que actúa sobre las poblaciones vegetales. Sin embargo, las plantas de zonas áridas, aun las de sitios con corta historia evolutiva de pastoreo, serían tolerantes al pastoreo porque los caracteres que les proveen tolerancia a la sequía también les proveen tolerancia a la herbivoría. La historia evolutiva de pastoreo de las estepas del centro y noroeste de la Patagonia ha sido considerada corta y sus arbustos dominantes, muchas veces espinosos, han sido considerados adaptados a tolerar la sequía. En este trabajo presentamos evidencias experimentales que cuestionan ese modelo conceptual. (1) Los tres arbustos más conspicuos de la comunidad dominante en el sudoeste de Chubut (*Mulinum spinosum*, *Adesmia volckmanni* y *Senecio filaginoides*) no están sometidos a condiciones de estrés hídrico severas porque exploran estratos edáficos con potenciales agua relativamente altos durante casi todo el año. Eso se refleja en sus potenciales agua foliares elevados, en su alta discriminación isotópica en contra del isótopo pesado del carbono (¹³C) y en su escasa respuesta a las precipitaciones. (2) En cambio, los tres muestran estrategias de evasión de la herbivoría. *M. spinosum* y *A. volckmanni* presentan espinas muy agresivas, mientras que *S. filaginoides* posee contenidos elevados de compuestos secundarios con presunta función antiherbívoro. Inclusive, en dos de las tres especies se registraron aumentos de los niveles de defensas físicas o químicas bajo pastoreo. (3) Por último, y dado que por lo general las estrategias de evasión desarrolladas no alcanzan a impedir el consumo por parte de los herbívoros en términos absolutos, los arbustos integran la dieta de los ovinos. Los ovinos consumen las hojas de los que no tienen defensas químicas y las flores de todos ellos. Estas evidencias sugieren que la presión de pastoreo ejercida por los herbívoros nativos habría sido lo suficientemente intensa y duradera como para provocar procesos de selección natural que condujeron al predominio de genotipos de arbustos resistentes a la herbivoría.

[Palabras clave: desertificación, herbivoría, estrés hídrico, leñosas]

ABSTRACT. Patagonian shrubs: drought or grazing tolerance?: Drought is the main selective force in arid zones acting on plant populations. Features that confer plants tolerance to drought also provide tolerance to herbivory. Therefore, even the plants of arid zones with a short grazing history would be tolerant to herbivory. Evolutionary history of grazing in central and northwest Patagonian steppes has been considered brief and dominant spiny shrubs have been considered adapted to tolerate drought. Here, we present experimental evidences that question that conceptual model. (1) The three most conspicuous shrubs in the dominant community at south-western Chubut (*Mulinum spinosum*, *Adesmia volckmanni* and *Senecio filaginoides*) are not subjected to severe water stress conditions because their roots explore deep soil layers with relatively high water potentials almost all year. That is reflected in high leaf water potential, high isotopic discrimination against heavy carbon isotope and low response to rainfall. (2) Instead, the three shrubs show evasion

✉ Cátedra de Forrajicultura, Facultad de Agronomía (UBA) Av. San Martín 4453 C1417DSE, Buenos Aires, Argentina.
gollusci@agro.uba.ar

Recibido: 6 de septiembre de 2010; Fin de arbitraje: 26 de octubre de 2010; Revisión recibida: 6 de enero de 2011; Aceptado: 14 de enero de 2011

herbivory strategies. *M. spinosum* and *A. volckmanni* have very aggressive thorns, while *S. filaginoides* has a high content of carbon-based secondary metabolites. These chemical compounds are believed to have an anti-herbivory role. Besides that, in two of these three species, levels of physical or chemical defences were increased under grazing conditions. (3) Finally, as defensive strategies do not preclude herbivore consumption in absolute terms, shrubs are important components of sheep diet. Sheeps eat leaves of non-chemically defended species and flowers of all of them. These evidences suggest that grazing pressure of native herbivores would have been high and persistent enough to promote natural selection processes that conducted to dominance of grazing resistant shrub genotypes.

[Keywords: desertification, herbivory, water stress, woody plants]

INTRODUCCIÓN

La aridez y el pastoreo son factores que modelan las características adaptativas de las plantas durante su evolución (Coughenour 1985; Milchunas et al. 1988). En ausencia de pastoreo, a medida que aumenta la disponibilidad de agua se ven favorecidas las especies que asignan más recursos a la parte aérea y así aumenta la productividad primaria neta aérea. Tal estrategia les permite competir mejor por la luz, que constituye el recurso limitante en esas condiciones (Tilman 1988). En el otro extremo del gradiente, la aridez favorece a los genotipos con mayor asignación a los órganos subterráneos, responsables de capturar el agua, que constituye el principal recurso limitante. El pastoreo, por su parte, también favorece a los genotipos que asignan más recursos a los órganos subterráneos que a los aéreos, mucho más expuestos a la herbivoría (Lauenroth 1998). Como consecuencia, la sequía y el pastoreo constituyen presiones de selección convergentes, pues ambos factores producen en las plantas pérdida de tejidos aéreos (Lauenroth 1998). Debido a eso, las características que representan una ventaja ante condiciones de aridez resultan también beneficiosas ante el pastoreo y viceversa (Coughenour 1985; Milchunas et al. 1988). En ese marco, las adaptaciones para tolerar la sequía constituirían exaptaciones para tolerar la herbivoría (Gould & Vrba 1982). Resultados experimentales recientes apoyan la idea de una convergencia de caracteres ante ambas fuerzas de selección: las plantas de sitios áridos mostraron respuestas más marcadas a la defoliación que las de sitios húmedos; las de sitios pastoreados mostraron respuestas más

marcadas a la sequía que las de sitios poco pastoreados (Quiroga et al. 2010).

Se ha propuesto que las respuestas de las plantas al pastoreo dependen de la combinación entre la historia de aridez y la historia de pastoreo que caracteriza a cada sitio (Milchunas et al. 1988). En zonas semiáridas, sitios con corta historia evolutiva de pastoreo serían mucho más frágiles que otros con larga historia de pastoreo (Milchunas et al. 1988). Esa fragilidad se reflejaría, entre otros aspectos, en una pérdida de diversidad más marcada como resultado del pastoreo y en la ausencia de mecanismos específicos de evasión al mismo (Milchunas et al. 1988). En sus trabajos iniciales, Milchunas y otros investigadores (Milchunas et al. 1988; Milchunas & Lauenroth 1993) presentaron evidencias que sugerían que la estepa patagónica habría estado sometida a una corta historia evolutiva de pastoreo, ya que durante la última glaciación (finalizada hace 10000 años) se habrían extinguido todos los herbívoros que poblaban la región (Markgraf 1985). Sin embargo, Lauenroth (1998) propuso que la flora patagónica habría estado sujeta a una larga coevolución con los guanacos; contrariamente a lo supuesto, los guanacos habrían llegado a alcanzar densidades elevadas en los últimos 10000 años. En efecto, antes de la conquista de América los guanacos poblaban tres cuartas partes del territorio argentino, la casi totalidad de Chile, el sur de Bolivia, el oeste de Paraguay y la costa peruana (Franklin 1982), y su número total fue estimado en unos 30 a 50 millones de individuos (Raedeke 1979). Ya hacia el último cuarto del siglo XX, la población mundial de guanacos se había reducido mucho. Alrededor del 95% de esa población (entre 552000 y

771000 ejemplares) se encontraba en Argentina (Cajal 1983; Garrido 1985), y 400000 de ellos en las provincias de Neuquén, Río Negro, Chubut y Santa Cruz (Amaya et al. 2001).

La presión de selección ejercida por los herbívoros favorece en las poblaciones vegetales la persistencia de caracteres con función de defensa antiherbívoros. Se considera defensa a cualquier rasgo que le confiera a una planta un beneficio frente al disturbio generado por el pastoreo (Karban et al. 1997). Estas defensas pueden separarse en mecanismos de tolerancia y resistencia (o evasión). El primer grupo de mecanismos se relaciona con la habilidad de la planta para reasumir el crecimiento luego de haber sido defoliada (Strauss & Agrawal 1999), mientras que el segundo se relaciona con la habilidad para disuadir el consumo por parte de los herbívoros o disminuir la preferencia (Karban et al. 1997). Sin embargo, ninguna de esas estrategias de defensa posee un carácter absoluto ni inmutable. La teoría de la coevolución predice que las plantas y los herbívoros están involucrados en una dinámica adaptativa constante (Berembaum & Zangerl 1998), y muchas veces los herbívoros son capaces de superar la resistencia generada por los vegetales (Futuyama 1998; Thompson 2005). Dado el carácter dinámico de la interacción coevolutiva, por lo general las plantas siguen registrando algún nivel de daño producido por los herbívoros, por más elevado que sea su nivel de resistencia (Obeso 1997). Por ejemplo, los herbívoros pueden consumir preferencialmente aquellos órganos menos defendidos de una planta, o bien evitar consumir las plantas tóxicas hasta tanto, luego de un proceso de muestreo, sus sistemas de detoxificación se adapten a las toxinas ingeridas (Duncan et al. 1997, 2000).

La magnitud del efecto selectivo del pastoreo de los guanacos sobre las adaptaciones de las plantas de la Patagonia es difícil de evaluar en el marco del modelo de Milchunas et al. (1988), ya que si el sitio es árido, las plantas estarán exaptadas a tolerar el pastoreo (Gould & Vrba 1982). Sin embargo, no todas las especies de un sitio dado están afectadas de igual manera por la sequía: de acuerdo a la fenología y a la

estructura de los sistemas radicales de cada una, será distinta la limitación por agua que experimenten (Golluscio 2005). Así, aquellas especies abundantes en un sitio árido que estén menos sometidas a sequía serán las mejores candidatas para analizar si existe o no un proceso selectivo guiado por el pastoreo. Nuestra hipótesis general es que la herbivoría ha constituido una presión de selección importante en la estepa patagónica. Por lo tanto, si las especies menos sometidas a sequía muestran defensas físicas o químicas y son, a su vez, consumidas en alguna medida por los grandes herbívoros, es probable que eso sugiera que están adaptadas a la herbivoría. Entre estas especies se encontrarían los arbustos, con sistemas radicales muy profundos (Golluscio et al. 2005). En este trabajo se reanalizarán algunas evidencias experimentales preexistentes, poniendo el foco en esta oportunidad en la escasa limitación hídrica que experimentan los arbustos, la presencia de defensas antiherbívoros y el consumo que los herbívoros hacen de ellos. El trabajo se concentrará de manera específica en las estepas arbustivo-graminosas del sudoeste de Chubut por tratarse de un sistema para el cual existe información sobre esas tres cuestiones.

Descripción del sitio

Los trabajos reanalizados se llevaron a cabo en el campo experimental del INTA en Río Mayo, al sudoeste de la Provincia de Chubut. El área es representativa de las estepas semiáridas del Distrito Occidental de la Provincia Fitogeográfica Patagónica (Soriano 1956). La comunidad vegetal predominante es una estepa arbustivo-graminosa, cuyas especies dominantes son los arbustos *Mulinum spinosum* (Cav). Pers, *Adesmia volckmanni* Phil. y *Senecio filaginoides* DC, y los pastos *Stipa speciosa* Trin. et Rupr., *Stipa humilis* Cav. y *Poa ligularis* Nees ap. Steud. Las precipitaciones anuales promedio son de 150 mm, 70 % de las cuales cae en otoño invierno, cuando la temperatura media mensual es de 2 a 7 °C. Los suelos poseen un estrato superior arenoso de 45-60 cm, con

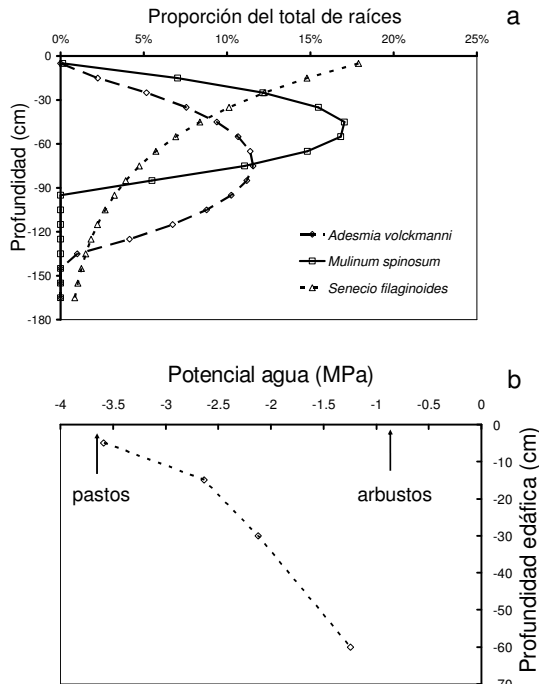


Figura 1. a) Distribución vertical de las raíces de las tres especies de arbustos dominantes en las estepas arbustivo-graminosas del SO de Chubut: *A. volckmannii* (Golluscio et al. 2006), *M. spinosum* y *S. filaginoides* (Fernández & Paruelo 1988), b) potenciales agua en el sitio de estudio en pleno verano (14/01/1986), tanto en el suelo (línea punteada) como en las hojas de *M. spinosum* (en representación de los arbustos) y *P. ligularis* (en representación de los pastos) (Sala et al. 1989).

Figure 1. a) Root vertical distribution of the three dominant shrub species at SW Chubut shrub-grass steppes: *A. volckmannii* (Golluscio et al. 2006), *M. spinosum* and *S. filaginoides* (Fernández & Paruelo 1988) (Golluscio 2005), b) water potentials in the study site at middle summer (14/01/1986), in soil (dotted line) and in *M. spinosum* (representative of shrubs) and *P. ligularis* (representative of grasses) leaves (Sala et al. 1989).

valores elevados de pedregosidad (Sala et al. 1989). La combinación de los patrones pluviométricos, las características edáficas, la actividad fenológica muy limitada por el frío invernal y la concentración de las raíces en los estratos superiores del suelo da lugar a que el invierno constituya la estación de recarga del perfil, ya que en dicha estación el suelo alcanza altos valores de potencial agua en todos los estratos (Sala et al. 1989). En contraposición,

hacia mediados del verano el suelo alcanza sus mínimos valores de potencial agua en todos los estratos y esos valores mínimos son mucho más bajos en los estratos superiores que en los inferiores (Sala et al. 1989).

La carga histórica de grandes herbívoros a la que estuvo sometida la región antes de la llegada de los herbívoros exóticos alcanzaba los 0.3 guanacos/ha (Lauenroth 1998). En la actualidad, la carga promedio de herbívoros domésticos en las mesetas patagónicas es de alrededor de 0.2 ovinos/ha, a la que habría que sumarle los guanacos presentes.

Escasa limitación por agua

Los tres arbustos más conspicuos de la comunidad (*M. spinosum*, *A. volckmannii* y *S. filaginoides*) exploran estratos edáficos con potenciales agua relativamente altos durante casi todo el año. Las raíces de estos arbustos alcanzan profundidades de hasta casi 2 m (Soriano & Sala 1983; Fernández & Paruelo 1988; Sala et al. 1989; Golluscio et al. 2006) (Figura 1a). Las raíces de los pastos, en cambio, son mucho más densas y abundantes que las de los arbustos y se concentran en los primeros 20 cm del perfil (Golluscio 2005). El potencial agua elevado de los estratos que exploran los arbustos se refleja en sus altos potenciales agua foliares, superiores a los de los pastos aun en la época de máximo estrés hídrico (Sala et al. 1989) (Figura 1b).

La discriminación isotópica en contra del isótopo pesado del carbono (^{13}C) puede brindar evidencias acerca de la relación entre la oferta de C de la atmósfera y la demanda de C por parte de las plantas. La oferta está regulada por la apertura estomática, mientras que la demanda está regulada por la actividad de las enzimas involucradas en la fijación del C. Cuando la oferta permite abastecer libremente a la demanda, la carboxilasa muestra la máxima discriminación en contra del isótopo pesado del C, mientras que cuando la oferta se encuentra restringida respecto a la demanda, las enzimas tienen menos posibilidad de discriminar contra el isótopo pesado. La alta

discriminación isotópica en contra del ^{13}C registrada en años secos sugiere que, aún en esos años, las plantas de las tres especies de arbustos mantendrían conductancias estomáticas elevadas, o bien que la actividad de la carboxilasa se encontraría muy deprimida (Golluscio & Oesterheld 2007) (Figura 2). Por su parte, en años húmedos la discriminación isotópica contra el ^{13}C disminuye, lo cual es contradictorio con la respuesta esperada de aumento de la conductancia estomática. Esto sugiere que probablemente la conductancia estomática de los arbustos cambie muy poco entre años húmedos y secos, confirmando la hipótesis de que no están sometidos a estrés hídrico severo, pero que, en cambio, la actividad de la carboxilasa se vería favorecida en años húmedos por la mejora en la provisión de N edáfico a las plantas (Golluscio & Oesterheld 2007).

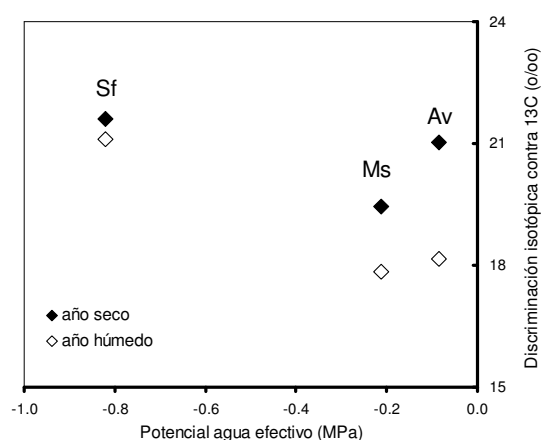


Figura 2. Discriminación en contra del isótopo pesado del carbono (^{13}C) registrada en las tres especies de arbustos dominantes en las estepas arbustivo-graminosas del SO de Chubut: *A. volckmanni* (AV), *M. spinosum* (MS) y *S. filaginoides* (SF) en un año húmedo y otro seco (símbolos vacíos y llenos respectivamente) (Golluscio & Oesterheld 2007). El potencial agua efectivo del suelo representa las condiciones hídricas promedio históricas que experimenta cada especie.

Figure 2. Discrimination against heavy carbon isotope (^{13}C) registered in the three dominant shrub species at SW Chubut shrub-grass steppes: *A. volckmanni* (AV), *M. spinosum* (MS) and *S. filaginoides* (SF) in a wet (blank symbols) and a dry year (full symbols) (Golluscio & Oesterheld 2007). Effective soil water potential represents the historical mean soil water availability for each species.

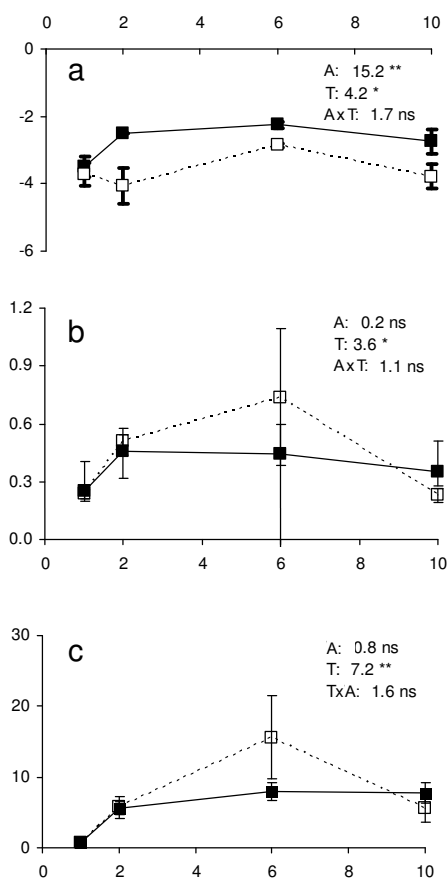


Figura 3. Variación de: a) potencial agua de las hojas (MPa), b) conductancia foliar por unidad de biomasa foliar (mmol.g⁻¹.s⁻¹), y c) fotosíntesis neta (μmol.kg⁻¹.s⁻¹) a medida que transcurren los días después de un riego en plantas del arbusto *M. spinosum* regadas con un volumen de agua equivalente a una lluvia grande (cuadrados llenos) y no regadas (cuadrados vacíos) en plena estación de crecimiento. Se consignan los valores de *F* de Snedecor y su significancia estadística (ns= $P>0.05$; *= $0.05>P>0.01$; **= $P<0.01$), obtenidos en los respectivos análisis de varianza, para los factores Agregado de Agua (A), Tiempo transcurrido desde el agregado de agua (T), y la interacción entre ambos (AxT) (Golluscio et al. 2009).

Figure 3. a) Leaves water potential (MPa), b) foliar conductance by foliar biomass unit (mmol.g⁻¹.s⁻¹), and c) net photosynthesis (μmol.kg⁻¹.s⁻¹) in *M. spinosum* plants watered with an amount of water equivalent to a big rainfall event (full squares) and non-watered (blank squares) during the middle of growing season. Snedecor *F* values and their statistical significance (ns= $P>0.05$; *= $0.05>P>0.01$; **= $P<0.01$) obtained at respective ANOVA tests for the factors Addition of water (A), Time elapsed since addition (T), end the interaction AxT, are consigned (Golluscio et al. 2009).

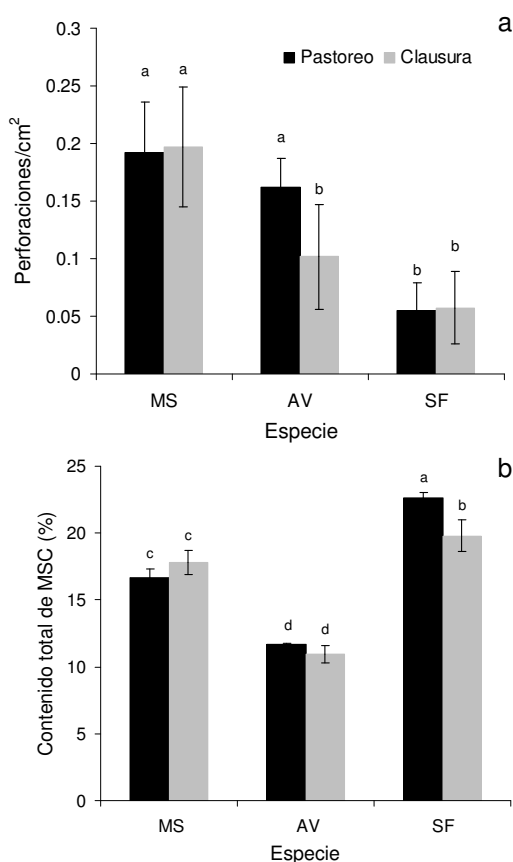


Figura 4. a) Defensas físicas, estimadas a partir del número de perforaciones provocadas por el arbusto sobre una lámina de polietileno sensible apoyada a presión contante (Cavagnaro & Golluscio 2008), y b) Concentración total de metabolitos secundarios carbonados (aceites, fenoles y compuestos hidocarbonados) (Cavagnaro et al. 2003) registradas en las tres especies de arbustos dominantes en las estepas arbustivo-graminosas del SO de Chubut: *A. volckmanni* (AV), *M. spinosum* (MS) y *S. filaginoides* (SF), en un área clausurada al ingreso de herbívoros domésticos y en un área vecina sometida a pastoreo. Letras distintas indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

Figure 4. a) Physical defences, estimated from the number of shrub thorns perforations made on a sensitive polyethylene film sheet pressed at constant pressure (Cavagnaro & Golluscio 2008), and b) carbon-based secondary metabolites total content (oils, phenols and hydrocarbons) (Cavagnaro et al. 2003) recorded at the three dominant shrub species at SW Chubut shrub-grass steppes: *A. volckmanni* (AV), *M. spinosum* (MS) and *S. filaginoides* (SF) in a non-grazed area and its neighbour grazed area. Different letters show significance differences (LSD test; $P < 0.05$).

Los arbustos de la estepa patagónica muestran escasa respuesta a las precipitaciones. Sólo en años secos, el agregado de agua provoca aumentos del potencial agua de los estratos edáficos explorados por los arbustos, y esos aumentos se reflejan en aumentos en el potencial agua de las hojas (Golluscio et al. 1998). Sin embargo, esos aumentos del potencial agua de las hojas no necesariamente se reflejan en aumentos de la conductancia foliar y/o de la fotosíntesis neta. Esto sugiere que aun los arbustos no regados poseen potenciales agua superiores al umbral por debajo del cual se reduce la conductancia foliar (Golluscio et al. 2009) (Figura 3).

Defensas antiherbívoros

Las investigaciones llevadas a cabo en cuanto a mecanismos de evasión a la herbivoría en las especies vegetales de las estepas del sudoeste de Chubut son menos numerosas que las realizadas en cuanto a la disponibilidad de agua edáfica. Las tres especies de arbustos analizadas en este trabajo muestran elevados niveles de defensas físicas y químicas. *M. spinosum* y *A. volckmanni* presentan espinas muy conspicuas, foliares y caulinares, respectivamente (Pyykko 1966; Cabrera 1971; Burkart et al. 1984; Constance 1988). En cambio, *S. filaginoides* posee un alto contenido de compuestos químicos secundarios (e.g., polifenoles, ceras, esteroides, etc.) que ronda el 20% del total de la materia seca vegetativa aérea (Cavagnaro et al. 2003). Varios de estos compuestos han probado ser eficaces disuasores del consumo (Feeny 1976; Rhoades & Cates 1976; Zucker 1983; Horner 1988). Sumado a estas adaptaciones frente a la herbivoría se han verificado algunas respuestas plásticas en los arbustos en cuestión. En dos de las tres especies analizadas se registraron aumentos de los niveles de defensas físicas (e.g., espinas) (Cavagnaro & Golluscio 2008) (Figura 4a) o químicas (Cavagnaro et al. 2003) bajo pastoreo (Figura 4b). Las evidencias mencionadas fueron obtenidas en experimentos realizados en la estepa patagónica con el objeto de comparar la densidad de espinas y el contenido de

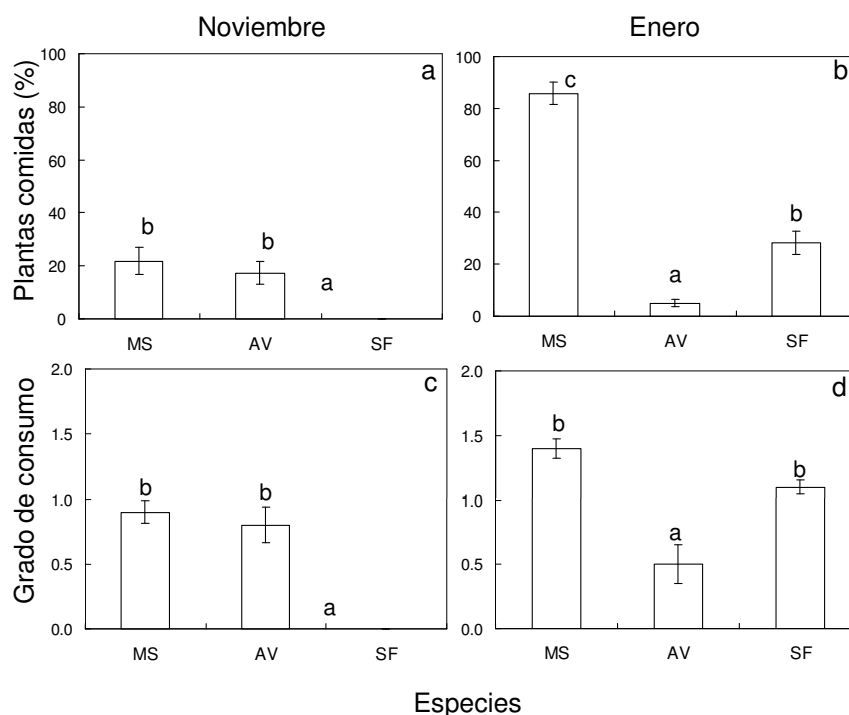


Figura 5. Proporción de plantas comidas y grado de consumo de cada una de las tres especies de arbustos dominantes en las estepas arbustivo-graminosas del SO de Chubut: *A. volckmanni* (AV), *M. spinosum* (MS) y *S. filaginoides* (SF) que mostró signos de haber sido ramoneadas por herbívoros en: a) plena etapa vegetativa (noviembre), y b) plena etapa reproductiva (enero). Grado de consumo 0: planta sin señales de consumo, 1: 25% de las hojas comidas y 2: entre 25 y 49% de las hojas comidas. Letras distintas indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

Figure 5. The three dominant shrub species at SW Chubut shrub-grass steppes: *A. volckmanni* (AV), *M. spinosum* (MS) and *S. filaginoides* (SF) proportion that showed signs of have been consumed by herbivores at: a) middle vegetative season (November), and b) middle reproductive season (January). Different letters show significance differences (LSD test; $P < 0.05$).

metabolitos secundarios carbonados (MSC) de plantas bajo clausura de distintas edades (entre 5 y 31 años) o bajo pastoreo moderado. Las plantas analizadas en estos experimentos se encontraban en lugares en los que el acceso al agua subterránea era igual para todas las especies y puede inferirse que las respuestas observadas serían atribuibles a un efecto de la herbivoría.

Consumo de los arbustos por parte de los herbívoros

Los mecanismos de defensa descritos en el apartado anterior, que habrían surgido a lo

largo de siglos de adaptación de estos arbustos al pastoreo de grandes herbívoros silvestres, serían efectivos también frente a los herbívoros domésticos ya que la dieta del guanaco es muy similar a la de los ovinos (Bonino & Pelliza 1991; Somlo et al. 1997; Pelliza et al. 2001).

Un estudio del pastoreo ovino en plazos cortos, consistente en el monitoreo de la vegetación en líneas permanentes a lo largo de una única estación de crecimiento, demostró que los ovinos consumen las hojas de los arbustos que tienen menor contenido de defensas químicas (*A. volckmanni* y *M. spinosum*) y las flores de todos ellos (*A. volckmanni*, *M. spinosum* y *S. filaginoides*), más allá del grado y tipo de defensas de los mismos (Figura 5) (Valenta & Golluscio 2008).

Este hecho refuerza la idea de que las defensas, sean del tipo que fueran, reducen pero no llegan a impedir el consumo de las plantas por los herbívoros, probablemente capaces de detoxificar la biomasa ingerida (Duncan et al. 1997, 2000) o de seleccionar los órganos menos defendidos (Obeso 1997).

Estos resultados confirman el valor de *A. volckmanni* y *M. spinosum* (Somlo et al. 1997) como arbustos forrajeros, cuyos brotes y flores son consumidos con alta preferencia por los ovinos en primavera y verano (Bonvissuto et al. 1983). Sin embargo, la novedad es que demuestran que las ovejas comen con avidez las flores de *S. filaginoides*, tradicionalmente considerado no preferido (Férrandez et al. 1992; Somlo et al. 1997). Estas evidencias se agregan a registros que sugieren que *S. filaginoides* constituiría el componente predominante (entre 30 y 40%) de la dieta estival de los guanacos en la comunidad estudiada, tanto en el sudoeste de Chubut como en el noroeste de Santa Cruz (Somlo et al. 1997).

Consideraciones finales

Las evidencias presentadas sugieren que la presión de pastoreo ejercida en las estepas patagónicas por los herbívoros nativos luego de la última glaciación habría sido lo suficientemente intensa y duradera como para provocar procesos de selección natural que condujeron al predominio de genotipos de arbustos con altos niveles de defensas físicas y/o químicas frente a la herbivoría. La dominancia de especies arbustivas adaptadas a coexistir con el pastoreo de grandes herbívoros constituye una ventaja en relación a la fragilidad de las estepas frente a este disturbio. Los arbustos proporcionan sitios adecuados para el establecimiento de las plántulas de pastos y hierbas (Aguiar & Sala 1998) y constituyen refugios antiherbívoros para individuos de especies muy preferidas (Soriano 1956). El hecho de que los arbustos no sean desplazados de la comunidad por el pastoreo permitiría que se mantenga una cobertura vegetal suficiente para preservar el

sistema de procesos de desertificación graves surgidos como consecuencia del pastoreo ovino.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se llevó a cabo con apoyo económico del CONICET (PIP 5963), la Universidad de Buenos Aires (UBA 044) y la Agencia Nacional de Promoción de la Ciencia y la Tecnología (PICT 00463).

BIBLIOGRAFÍA

- AGUIAR, MR & OE SALA. 1998. Interactions among grasses, shrubs and herbivores in Patagonian grass-shrub steppes. *Ecología Austral* 8:201-210.
- AMAYA, J; J VON THÜNGEN & DA DE LAMO. 2001. Densidad de guanacos (*Lama guanicoe*) en la Patagonia. *INTA GTZ, Comunicación Técnica N° 109*. INTA Bariloche, Argentina.
- BEREMBAUM, MR & AR ZANGERL. 1998. Chemical phenotype matching between a plant and its insect herbivore. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95:13743-13748.
- BONINO, N & A PELLIZA. 1991. Comparación de las dietas de guanaco, ovino y bovino en Tierra del Fuego, Argentina. *Turrialba* 41:452-457.
- BONVISSUTO, G; E MORICZ DE TECO; O ASTIBIA & J ANCHORENA. 1983. Resultados preliminares sobre los hábitos dietarios de ovinos en un pastizal semidesértico de Patagonia. *IDIA* 36(supl.):243-253.
- BURKART, A; L BRAVO; MN CORREA; RH FORTUNATO; RN GIANGUALANI; ET AL. 1984. Leguminosae. Pp. 89-297 en: *Flora Patagónica*. Tomo VIII. Parte IV b. Colección Científica. INTA. Buenos Aires.
- CABRERA, AL. 1971. Compositae. Pp. 1-432 en: *Flora Patagónica*. Tomo VIII. Parte VII. Colección Científica. INTA. Buenos Aires.
- CAJAL, J. 1983. Situación del guanaco y estrategia de la conservación de los camélidos en la Argentina. *SECyT*. Bs. As. Pp. 31.
- CAVAGNARO, FP; RA GOLLUSCIO; DF WASSNER & DA RAVETTA. 2003. Caracterización química de arbustos patagónicos con diferente preferencia por los herbívoros. *Ecología Austral* 13:215-222.
- CAVAGNARO, FP & RA GOLLUSCIO. 2008. Efecto del pastoreo ovino sobre la efectividad de las defensas físicas de tres arbustos patagónicos. *XXIII Reunión Argentina de Ecología*. San Luis, Argentina, Noviembre de 2008.

- CONSTANCE, L. 1988. Umbelliferae. Pp. 310-379 en: *Flora Patagónica*. Tomo VIII. Parte V. Colección Científica. INTA. Buenos Aires.
- COUGHENOUR, MB. 1985. Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72:852-863.
- DUNCAN, AJ; P FRUTOS & SA YOUNG. 1997. Rates of oxalic acid degradation in the rumen of sheep and goats in response to different levels of oxalic acid administration. *Animal Science* 65:451-455.
- DUNCAN, AJ; P FRUTOS & SA YOUNG. 2000. The effect of rumen adaptation to oxalic acid on selection of oxalic acid-rich plants by goats. *British Journal of Nutrition* 83:59-65.
- FEENY, PP. 1976. Plant antiherbivore defence. Pp. 1-40 en: Wallace, JW & RL Mansell (eds.). *Biochemical interactions between plants and insects. Recent advances in phytochemistry*. Vol. 10. Plenum. New York. EE.UU.
- FERNÁNDEZ, RJ & JM PARUELO. 1988. Root systems of two Patagonian shrubs: A quantitative description using a geometrical method. *Journal of Range Management* 41:220-223.
- FERNÁNDEZ, RJ; AH NÚÑEZ & A SORIANO. 1992. Contrasting demography of two Patagonian shrubs under different conditions of sheep grazing and resource supply. *Oecologia* 91:39-46.
- FRANKLIN, W. 1982. Biology, ecology and relationships to man of the South American Camelids. Pp. 457-489 en: Marer, MA & HH Genoways (eds.). *Mammalian biology in South America*. Vol 6. University of Pittsburgh, Pittsburgh, EE.UU.
- FUTUYAMA, DJ. 1998. *Evolutionary Biology*. Sunderland: Sinauer.
- GARRIDO, J. 1985 La utilización del guanaco (*Lama guanicoe*, Muller). Su situación en la Argentina. *Conferencia presentada en la V Convención Internacional sobre Camélidos Sudamericanos*. Cuzco, Perú.
- GOLLUSCIO, RA; OE SALA & WK LAUENROTH. 1998. Differential use of large summer rainfall events by shrubs and grasses: a manipulative experiment in the Patagonian steppe. *Oecologia* 115:17-25.
- GOLLUSCIO, RA. 2005. Dimensiones de la heterogeneidad a nivel de comunidad: profundidad radical y fenología en 25 especies patagónicas. Pp. 145-169 en: Oesterheld, M; M Aguiar; C Ghersa & J Paruelo (eds.). *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando León*. Editorial Facultad de Agronomía, UBA.
- GOLLUSCIO, RA; M OESTERHELD & MR AGUIAR. 2005. Phenology of twenty-five Patagonian species related to their life form. *Ecography* 28:273-282.
- GOLLUSCIO, RA; A FAIGÓN & M TANKE. 2006. Spatial distribution of roots and nodules, and ¹⁵N evidences of nitrogen fixation in *Adesmia volckmannii*, a Patagonian leguminous shrub. *Journal of Arid Environments* 67:328-335.
- GOLLUSCIO, RA & M OESTERHELD. 2007. Water use efficiency of 25 co-existing Patagonian species growing under different soil water availability. *Oecologia* 154:207-217.
- GOLLUSCIO, RA; V SIGAL ESCALADA & J PÉREZ. 2009. Minimal plant responsiveness to summer water pulses: ecophysiological constraints of three species of semiarid Patagonia. *Range Ecology and Management* 62(2):171-178.
- GOULD, SJ & ES VRBA. 1982. Exaptation - a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8:4-15.
- HORNER, JD. 1988. Astringency of Douglas-fir foliage in relation to phenology and xylem pressure potential. *Journal of Chemical Ecology* 14: 1227-1237.
- KARBAN, R; AA AGRAWAL & M MANGEL. 1997. The benefits of induced defenses against herbivores. *Ecology* 78:1351-1355.
- LAUENROTH, WK. 1998. Guanacos, spiny shrubs and the evolutionary history of grazing in the Patagonian steppe. *Ecología Austral* 8:211-216.
- MARKGRAF, V. 1985. Late Pleistocene faunal extinctions in Southern Patagonia. *Science* 228: 1110-1112.
- MILCHUNAS, DG; OE SALA & WK LAUENROTH. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist* 132:87-106.
- MILCHUNAS, DG & WK LAUENROTH. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63:327-366.
- OBESO, JR. 1997. The induction of spinescence in European holly leaves by browsing ungulates. *Plant Ecology* 129:149-156.
- PELLIZA, A; P WILLEMS & M MANACORDA. 2001. Dietary structural types of polygastric herbivores at different environments and seasons. *J. Range Management* 54:330-337.
- PYYKKO, M. 1966. The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fenn.* 3:453-622.
- QUIROGA, E; RA GOLLUSCIO; L BLANCO & RJ FERNÁNDEZ ALDÚNCIN. Aridity and grazing as convergent selective forces: an experiment with an Arid Chaco bunchgrass. *Ecological Applications* 20:1876-1889.
- RAEDEKE, KJ. 1979. *Population dynamics and socioecology of the guanaco (Lama guanicoe) of Magallanes, Chile*. Tesis doctoral. Universidad de Washington, Seattle. EE.UU.

- RHOADES, DF & RG CATES. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. Pp. 168-213 en: Wallace, JW & RL Mansell (eds.). *Biochemical interactions between plants and insects. Recent Advances in Phytochemistry*. Vol. 10. Plenum. New York. EE.UU.
- SALA, OE; RA GOLLUSCIO; WK LAUENROTH & A SORIANO. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia* **81**:501-505.
- SOMLO, R; A PELLIZA DE SBRILLER; P WILLEMS; V NAKAMATSU & A MANERO. 1997. Atlas dietario de herbívoros patagónicos. *PRODESAR. INTA-GTZ*. Bariloche. Argentina. Pp. 109.
- SORIANO, A. 1956. Aspectos ecológicos y pastoriles de la vegetación patagónica relacionados con su estado y capacidad de recuperación. *Revista de Investigaciones Agropecuarias* **10**(4):349-372.
- SORIANO, A & OE SALA. 1983. Ecological strategies in a patagonian arid steppe. *Vegetatio* **56**:9-15.
- STRAUSS, SY & AA AGRAWAL. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* **14**:179-185.
- THOMPSON, JN. 2005. *The geographic mosaic of coevolution*. Chicago University Press. Chicago. EE.UU.
- TILMAN, D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press. Princeton, NJ. EE.UU.
- VALENTA, MD & RA GOLLUSCIO. 2008. Respuesta al pastoreo ovino de 7 especies patagónicas en una estación de crecimiento. *XIII Reunión Argentina de Ecología*. San Luis, Argentina. Noviembre de 2008.
- ZUCKER, WV. 1983. Tannins: Does structure determine function? An ecological perspective. *The American Naturalist* **121**:335-365.