

**Efecto de la fisonomía de la vegetación producto del disturbio
sobre el reservorio de C en la biomasa subterránea en un
pastizal de las Sierras Grandes de Córdoba (Argentina)**

Tesinista: Agustín Sarquis

Firma:

Directora: Dra. Natalia Pérez Harguindeguy

Firma:

Cátedra de Biogeografía
Carrera de Ciencias Biológicas
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Universidad Nacional de Córdoba



Año 2017

**Efecto de la fisonomía de la vegetación producto del disturbio
sobre el reservorio de C en la biomasa subterránea en un
pastizal de las Sierras Grandes de Córdoba (Argentina)**

Tribunal Examinador:

- Dra. Ana María Cingolani **Firma:**
- Dr. José Manuel Meriles **Firma:**
- Dr. Carlos Urcelay **Firma:**

Calificación:

Fecha:

ÍNDICE

Resumen	4
Introducción	5
Objetivos	9
Hipótesis y Predicciones	10
Materiales y Métodos	
Área de Estudio	11
Diseño de Muestreo	13
Mediciones	14
Análisis Estadísticos	17
Resultados	
Biomasa total de raíces y su contenido de C	18
Contenido de C en raíces gruesas, finas y su relación	19
Discusión	
Biomasa total de raíces y su contenido de C	22
Biomasa de raíces finas y gruesas y su contenido de C	24
Consideraciones con relación a la formación del COS	26
Conclusiones	29
Agradecimientos	29
Referencias Bibliográficas	30
Apéndices	36

RESUMEN

1. Pese a que las raíces pueden constituir una biomasa hasta 7 veces más grande que su contraparte aérea, pocos estudios han evaluado el efecto de la herbivoría en este compartimento. En el sistema de Pampa de Achala la herbivoría, y el fuego asociado a ella, son un importante modulador de la cobertura vegetal y de las características de los suelos. Dichos cambios fisonómicos, a través de los cambios en la composición y abundancia taxonómica y funcional, así como de los cambios en el patrón de crecimiento de las especies, podrían generar cambios en la asignación de C a las raíces, en la distribución vertical de la biomasa radical y en la cantidad relativa de raíces finas vs. gruesas en las diferentes fisonomías.
2. Se seleccionaron parches de pajonales gruesos, pajonales finos y céspedes de pastoreo, asociados los primeros a cargas ganaderas bajas, los segundos a cargas intermedias y los últimos a cargas altas. En cada parche se determinó la biomasa total de raíces, la biomasa de raíces finas y gruesas, así como el contenido total de C y la relación C:N de las mismas.
3. Resultados: la biomasa de raíces totales, finas y gruesas y su contenido de carbono fueron mayores en los céspedes, intermedios en los pajonales finos y menores en los gruesos, aunque las diferencias no fueron siempre significativas. Se observó siempre un descenso de dichos valores con la profundidad así como una disminución de las diferencias entre fisonomías con la profundidad. Los pajonales gruesos mostraron una mayor cantidad relativa de raíces finas y no se encontraron diferencias en la relación C:N de las raíces entre las fisonomías.
4. El C alojado en raíces en los céspedes (fisonomía con carga ganadera alta) fue mayor que el alojado en los pajonales finos y gruesos (fisonomías con cargas ganaderas intermedias y bajas, respectivamente), patrón opuesto al encontrado previamente para el componente de la biomasa aérea. Contrario a lo esperado, los pajonales gruesos presentaron la mayor proporción de raíces finas y su relación C:N de raíces no difirió de la del resto de las fisonomías, por lo que habría un desacoplamiento en los atributos aéreos y subterráneos. Se discuten los resultados en relación a los antecedentes y al surgimiento de nuevos interrogantes.

INTRODUCCIÓN

Palabras clave: Pastizales, ganadería, biomasa de raíces, distribución vertical de raíces, raíces finas, carbono en la biomasa de raíces.

Los pastizales, ya sea de origen climático o mantenidos por disturbios, son una de las fisonomías más extendidas a nivel global, ocupando cerca del 40% de la superficie terrestre. Los pastizales se caracterizan por estar dominados por gramíneas (miembros de la familia Poaceae), por poseer baja abundancia de vegetación leñosa y un clima generalmente árido, semiárido o subhúmedo. Otras características típicas de los pastizales en muchas partes del mundo son sus suelos profundos, fértiles y ricos en materia orgánica, la recurrencia de incendios naturales y la presencia de grandes manadas de herbívoros (Gibson, 2009).

A nivel global, el carbono (C) en los sistemas de pastizales está fundamentalmente almacenado en el suelo (más del 90% del C ecosistémico total; Hungate et al., 1997; King et al., 1997). Esto es particularmente importante para el secuestro de C debido a la mayor estabilidad del carbono orgánico del suelo (COS) en comparación con otros reservorios de C, como puede ser la biomasa vegetal (Cotrufo et al., 2015). Los pastizales presentan valores de COS de hasta $13 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$, superando la media de todos los sistemas de $11 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$ (Amundson, 2001). Se considera que la mayor parte del C que se encuentra en los suelos de los pastizales está asociado a la descomposición de tejidos radicales y sus exudados (Mambelli et al., 2011; Freschet et al., 2013; Hu et al., 2016; Shahbaz et al., 2016). Esto es, en parte, porque el C proveniente de tejidos radicales y sus exudados tiene un tiempo de residencia en el suelo 2,4 veces mayor que aquel proveniente de tejidos aéreos (Rasse et al., 2005; aunque puede ser hasta 6,1 veces mayor, Six et al., 2002). En el mismo sentido, los pastizales asignan un ~67% de su productividad en las raíces (Chapin et al., 2011), y se ha indicado que pueden tener hasta 7 veces más biomasa radical que aérea (Moretto et al., 2001).

En la actualidad, la mayor parte de los sistemas de montaña, y las fisonomías de pastizales en particular, son utilizados para ganadería como consecuencia del incremento en la demanda de alimentos para el consumo humano (Asner et al., 2004; FAO, 2016). El pastoreo produce cambios a corto y

a largo plazo en estos ecosistemas. El efecto más inmediato del pastoreo sobre la vegetación es la remoción de biomasa vegetal aérea y, como resultado de esto, la modificación de la proporción de biomasa en tejidos aéreos y subterráneos de manera directa. Al mismo tiempo, las especies consumidas pueden aumentar su asignación de biomasa a los tejidos subterráneos retroalimentando positivamente la diferencia entre los dos compartimentos de la biomasa (McNaughton, 1983; Holland et al., 1996). A mediano y largo plazo, a su vez, el pastoreo puede producir un recambio de especies y, asociado a él, un recambio en la dominancia de distintas formas de vida o de distintas estrategias funcionales según sean favorecidas o desfavorecidas por ese pastoreo (Bardgett y Wardle, 2003; Díaz et al., 2007; Cingolani et al., 2008a). Algunos de los mecanismos detrás de este fenómeno incluyen: (1) la defoliación selectiva de las especies preferidas por el ganado que favorece el crecimiento de las especies no preferidas al alivianar el efecto de la competencia interespecífica (Altesor et al., 1998) y (2) el pisoteo que produce un daño físico directo sobre las plantas que no están anatómicamente adaptadas a soportarlo (Cole, 1995; Striker et al., 2011). La combinación de la defoliación, el pisoteo y otros mecanismos tendría un efecto positivo sobre el crecimiento de las especies tolerantes o resistentes en detrimento de las especies no adaptadas a este tipo de disturbio (Lezama y Paruelo, 2016). De esta manera, la herbivoría puede favorecer la dominancia de especies con una mayor biomasa radical que las especies que dominan bajo exclusión de la herbivoría (García-Pausas et al., 2011; López-Mársico et al., 2015, 2016) lo que aumentaría aún más la diferencia entre la proporción de biomasa aérea y subterránea. Además, a través de ese incremento también se estimularía la producción de exudados radicales (Bardgett y Wardle, 2003). Dado que el C proveniente de la descomposición de las raíces y sus exudados permanece en el suelo más del doble del tiempo que el proveniente de la biomasa aérea, se prevé que los suelos bajo pastoreo tendrán mayor potencial de secuestro de C en su materia orgánica (Conant y Paustian, 2002).

Sumado a los cambios en la cantidad de biomasa aérea y subterránea, en sistemas sin limitaciones de nutrientes y agua, la herbivoría promueve la dominancia de especies palatables, con menos defensas físicas, características de los llamados céspedes de pastoreo (*sensu* McNaughton,

1984; Bardgett y Wardle, 2003; von Müller et al., 2017). Los tejidos foliares de las plantas típicas de estas comunidades se caracterizan por altos contenidos de nitrógeno (N), bajas relaciones C:N y lignina:N, lo que las hace no sólo más palatables para los herbívoros sino también más descomponibles, en comparación con las plantas de otras fisonomías (Lavorel et al., 2007; pero tener en cuenta a Poca et al., 2015). Estas características de la biomasa aérea se asocian a las de las comunidades dominadas por especies adquisitivas que, se asume, tendrán raíces con un largo radical específico (relación del largo de las raíces, en metros, sobre su peso seco, en gramos) relativamente mayor, una cantidad relativa más grande de raíces finas, tejidos de menor densidad, menores concentraciones de C y lignina, mayores tasas de absorción y contenido de N, mayores tasas de respiración y raíces generalmente menos longevas, comparadas con las plantas no adquisitivas (y presuntamente menos palatables; Lavorel et al., 2007; Bardgett et al., 2014; Prieto et al., 2015). Tanto los atributos aéreos de respuesta a la herbivoría, como los que se asume tendría la biomasa subterránea, podrían traducirse en una aceleración de las tasas de reciclado de la biomasa total a través de la estimulación de la descomposición y de la liberación de C por respiración (Roumet et al., 2016). Estas características, entonces, podrían implicar que aunque llegue más biomasa subterránea a los suelos de los céspedes, ésta sea más fácilmente descomponible y su C más mineralizable. Como resultado de esto el balance entre el efecto de la cantidad y la calidad del aporte de materia muerta sería difícil de predecir. Para poder comprender mejor estos procesos resulta importante analizar los distintos reservorios a través de los cuales se recicla la materia en estos sistemas, y en particular las raíces que son uno de los menos estudiados.

El caso de Pampa de Achala

El sistema de Pampa de Achala (provincia de Córdoba, Argentina), ha sido ocupado históricamente por grandes herbívoros nativos (Pucheta et al., 1998; Cingolani et al., 2014) y, desde hace aproximadamente 400 años, ha sido utilizado para ganadería extensiva (vacas, ovejas y caballos principalmente). En este sistema, al igual que en otros pastizales del mundo, el disturbio causado por la herbivoría y el fuego asociado a ella es un importante

modulador de la cobertura vegetal y de las características de los suelos (Cingolani et al., 2013).

En este sistema, las altas cargas ganaderas mantienen céspedes dominados por plantas postradas o arrosetadas y/o de pequeño tamaño (Cingolani et al., 2014). Como consecuencia de estas características, sumado al consumo directo de la biomasa verde, la biomasa aérea en estos parches de césped es al menos 6 veces menor que en las fisonomías bajo menor intensidad de disturbio, dominadas por diferentes especies de pastos en macollo (pajonales finos dominados por *Festuca* spp. y *D. hieronymii*, y pajonales gruesos dominados por *P. stuckertii*; Pucheta et al., 1998; Vaieretti et al., 2013; Pestoni et al., 2017). Por otro lado, las especies dominantes en los céspedes, al igual que en otros pastizales del mundo, son especies palatables, con mejor calidad física y química para herbívoros y descomponedores que las especies de las demás fisonomías (Bardgett y Wardle, 2003; Vaieretti et al., 2013).

Pese a que, como se indicó en el párrafo anterior, tanto la cantidad como la calidad de la biomasa aérea producida en las tres fisonomías son muy diferentes, trabajos previos en el área de estudio no detectaron variaciones en el contenido de COS entre los céspedes de pastoreo y pajonales gruesos adyacentes (de 0-15 cm de profundidad, Vaieretti et al., 2010; 0-30 cm, Pestoni et al., 2017). A pesar de la importancia de los tejidos radicales sobre el funcionamiento de los ecosistemas y, en particular, sobre el balance de C en el suelo, se cuenta con muy pocos datos acerca de este componente de la vegetación en Pampa de Achala. Pucheta et al. (2004) encontraron que un potrero bajo pastoreo intenso (fisonomía de césped de pastoreo) presentaba igual biomasa de raíces totales a los 20 cm de profundidad, pero mayor contenido de raíces finas, mayor proporción de biomasa radical muerta y mayor tasa de recambio de raíces, que una clausura excluida de la herbivoría (fisonomía de pajonal fino) dentro del mismo potrero. Por su parte, Jaras (2016) encontró que la biomasa de raíces totales hasta los 5 cm en parcelas de céspedes, dentro de un potrero con intensidad de pastoreo moderada, eran mayores que en parcelas de pajonales gruesos dentro del mismo potrero (Jaras, 2016). Las evidencias hasta el momento no son concluyentes, sobre todo si se considera la falta de réplicas en el caso de Pucheta et al. (2004) y la

poca profundidad analizada en el caso de Jaras (2016). Sumado a esto, en contraposición a lo encontrado por Pucheta et al. (2004), se ha observado que las especies de las comunidades bajo el efecto de la herbivoría (en este caso, los céspedes) asignan una mayor cantidad de C a sus tejidos radicales (García-Pausas et al., 2011; López-Mársico et al., 2015, 2016). Además, al ser parches más diversos, es posible que los céspedes posean una mayor profundidad de raíces (Kell, 2012; Mueller et al., 2013). Esto podría implicar que llegaría mayor cantidad de C al suelo a través de las raíces en los céspedes en comparación con los pajonales gruesos, y que los pajonales finos representarían una situación intermedia en términos de cantidad de biomasa (Figura 1).

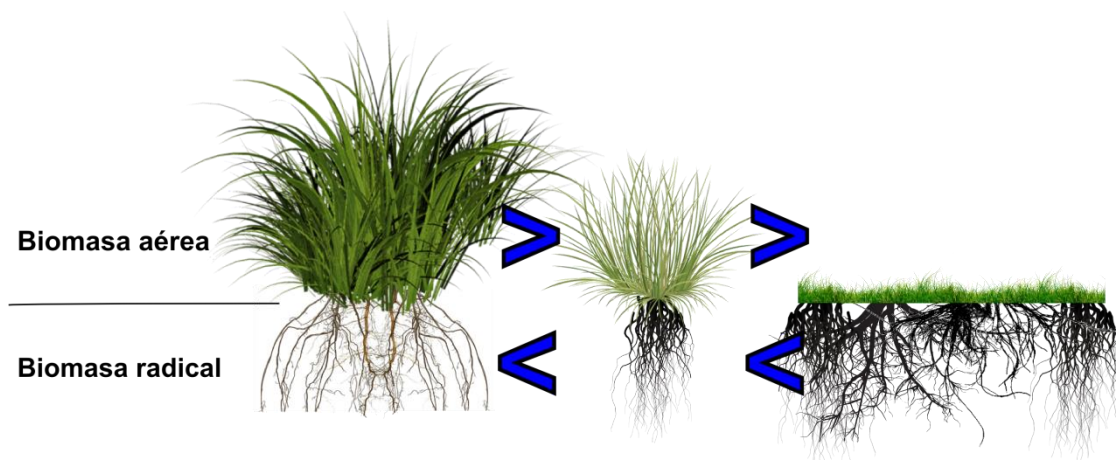


Figura 1: Esquema resumen de las diferencias relativas en la cantidad de biomasa aérea y subterránea según lo esperado para cada fisonomía.

¿Cuál sería entonces el efecto de los distintos aportes (en cantidad y en calidad) que reciben los céspedes y los pajonales de Pampa de Achala sobre la cantidad de C orgánico de sus suelos? Para poder empezar a responder esta pregunta es necesario estudiar los reservorios de C en los distintos compartimentos (vegetación y suelos) de las fisonomías de céspedes, pajonales finos y pajonales gruesos, que son las resultantes de diferentes intensidades de pastoreo a nivel local. En particular, los objetivos de esta tesina se centraron en el componente radical de este sistema y en su contenido de C.

Objetivos:

Evaluar las diferencias en la distribución vertical de raíces hasta los 30 cm de profundidad, en la cantidad de raíces finas y gruesas y en el contenido

de carbono de las mismas entre céspedes de pastoreo, pajonales gruesos y pajonales finos.

Hipótesis y predicciones:

Hipótesis General: Los cambios fisonómicos causados por el disturbio, a través de los cambios en la composición y abundancia taxonómica y funcional, así como de los cambios en el patrón de crecimiento de las especies (McNaughton, 1984), generan cambios en la asignación de C a las raíces (Bardgett y Wardle, 2003), en la distribución vertical de la biomasa radical y en la cantidad relativa de raíces finas vs. gruesas (Pucheta et al., 2004; Lavorel et al., 2007) en las diferentes fisonomías (céspedes de pastoreo, pajonales finos y gruesos).

Hipótesis de este estudio:

Hipótesis 1: El disturbio mantiene, en los céspedes, una vegetación dominada por herbáceas bajas, postradas o arrosetadas que asignan una gran cantidad del C a las raíces, mientras que en los pajonales la ausencia de disturbio promueve el desarrollo de gramíneas en macollo (Cingolani et al., 2014) con una cantidad menor del C asimilado en las raíces.

Predicción 1: La biomasa total de raíces, y la cantidad de C asociada a ésta, será mayor en los céspedes que en los pajonales gruesos, con valores intermedios en los pajonales finos.

Hipótesis 2: En las fisonomías asociadas a mayor intensidad de disturbio (céspedes), al estar dominadas por especies más adquisitivas, las raíces poseen menor relación C:N y está estimulada la cantidad relativa de C asimilado en raíces finas, en comparación con las fisonomías asociadas a menor intensidad de disturbio (Pucheta et al., 2004; Lavorel et al., 2007).

Predicción 2: La relación C:N de las raíces será menor en las fisonomías asociadas a mayor intensidad de disturbio (céspedes).

Predicción 3: La cantidad absoluta y relativa de biomasa de raíces finas, y de C asociado a ésta, será mayor en los céspedes que en los pajonales gruesos, con valores intermedios en los pajonales finos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio:

El trabajo se realizó en potreros ubicados dentro del Parque Nacional Quebrada del Condorito (31° 37' S, 64° 48' O; a 2000 m.s.n.m.) y en áreas de la Reserva Hídrica Nacional de Achala de alrededores (Figura 2), durante los meses de febrero y marzo de 2017, en la estación de máximo crecimiento de la vegetación (Pucheta et al., 2004). Dentro del Parque la ganadería doméstica es utilizada como herramienta de manejo con fines de conservación y posee cargas anuales efectivas bajas a moderadas para la región (de entre 0.1 y 0.3 Equivalentes Vaca por hectárea de superficie útil; Cingolani et al., 2014). Fuera del Parque las cargas ganaderas son comparativamente más altas. El paisaje es una planicie ondulada donde pueden encontrarse parches de céspedes dominados por *Lachemilla pinnata* (Ruiz & Pav.) Rothm., *Muhlebergia peruviana* (P. Beauv.) Steud., *Carex* spp., *Eryngium* spp., entre otras, distribuidos en una matriz de pajonales con distinto grado de apertura, dominados por *Poa stuckertii* (Hack.) Parodi en el caso de los pajonales gruesos, *Deyeuxia hieronymi* (Hack.) Túrpe y *Festuca tucumamica* E.B. Alexeev en el caso de los pajonales finos (Cingolani et al., 2004; von Müller et al., 2017; Figura 3). El clima del área es típicamente de montaña, con temperatura media anual de 8°C y heladas durante todo el año (Cabido y Acosta, 1985). Las precipitaciones alcanzan un valor promedio anual de 920 mm, concentrados entre octubre y abril (Colladón et al., 2010). Los suelos son molisoles, derivados de rocas graníticas y partículas de textura fina, consecuencia de la erosión eólica (Cabido et al., 1987).

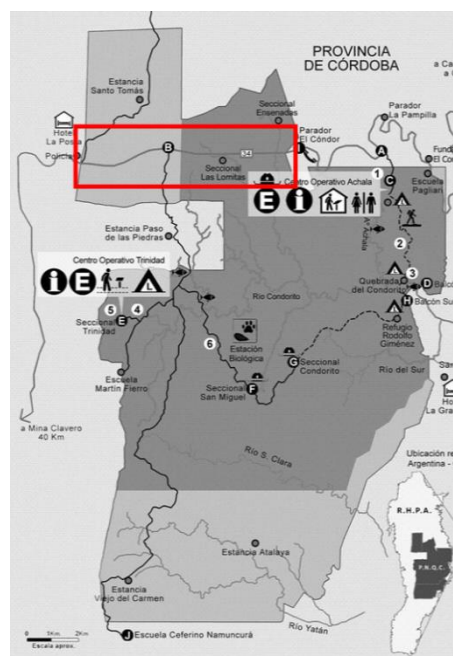


Figura 2: Mapa del Parque Nacional Quebrada del Condorito (gris oscuro) y de la Reserva Hídrica Nacional de Achala (gris intermedio) con el área de estudio aproximada delimitada en rojo.

a.



b.



c.



Figura 3: Fisonomías. **a.** Césped. **b.** Pajonal fino. **c.** Pajonal grueso.

Diseño de muestreo:

Dentro del área, se seleccionaron tres pares de potreros (réplicas) con cargas ganaderas contrastantes (contrastes de alambrado de aquí en más) en cada uno de los cuales se seleccionaron (a cada lado del contraste de alambrado), 3 parcelas de céspedes y 6 de pajonales (3 pajonales dominados por *P. stuckertii* y 3 dominados por *D. hieronymi* y *F. tucumanica*, pajonales gruesos y finos, respectivamente) de aproximadamente 25 m² cada una (Figura 4). Se utilizó este diseño porque, si bien a lo largo de todo el paisaje se pueden observar los tres tipos de parche, hay mayor abundancia de parches de céspedes en los lados del contraste con mayor intensidad de disturbio, mientras que hay mayor proporción de pajonales en el otro lado del contraste. Se asumió que utilizando contrastes de alambrado, y seleccionando parcelas relativamente cercanas a éste (pero evitando el efecto del borde del mismo), se maximiza la similitud de las características ambientales en general, y edáficas en particular, entre fisonomías a comparar. De esta manera se podría atribuir con mayor seguridad los cambios en la biomasa y distribución vertical de raíces a los cambios en la vegetación producidos por el disturbio.

a.

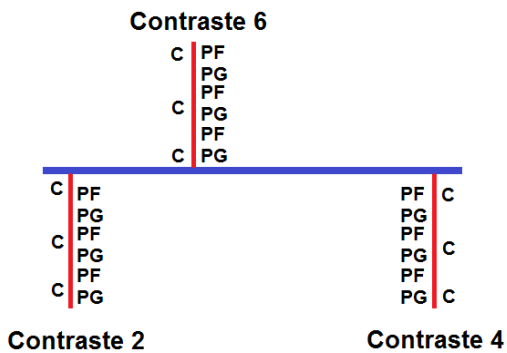
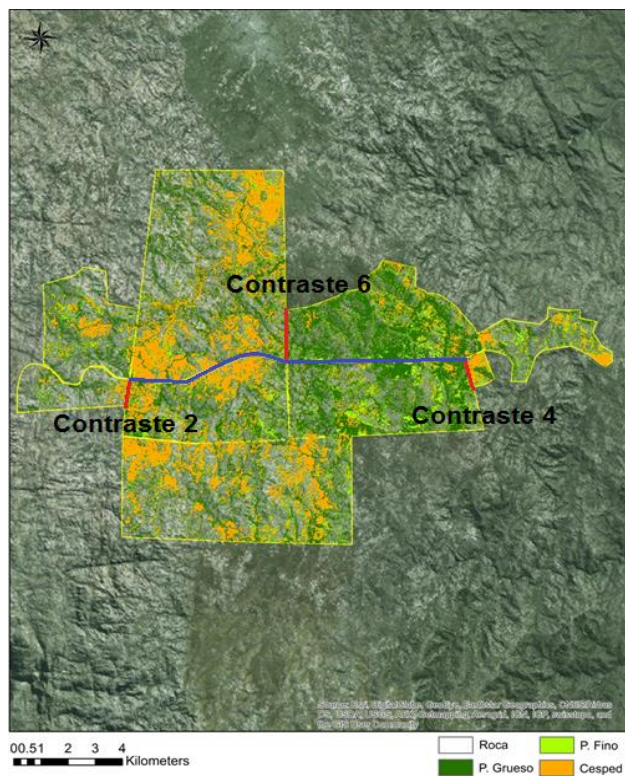


Figura 4: a. Disposición esquemática de los 3 contrastes de alambrado (líneas rojas) con los diferentes tipos de parches a ambos lados. Las parcelas no se encuentran apareadas de uno y otro lado del contraste. C: césped; PF: pajonal fino dominado por *D. hieronymi* y *F. tucumanica*; PG: pajonal grueso dominado por *P. stuckertii*. Línea azul: ruta provincial 34. **b.** Imagen satelital del área de estudio con la extensión aproximada de cada fisonomía marcada en color. La superficie cubierta por roca no se encuentra coloreada.

b.



Mediciones:

En cada parcela se determinó la cantidad de C almacenado en las raíces a tres profundidades: de 0-5 cm, de 5-15 cm y de 15-30 cm de profundidad. Se tomaron muestras compuestas de suelo con barreno de 4 cm de diámetro para la obtención de las raíces. Cada muestra compuesta constó de 8, 4 y 4 barrenadas (para la profundidad de 0-5 cm, de 5-15 cm y de 15-30 cm, respectivamente) distribuidas de manera sistemática en cuatro puntos de la parcela. Adicionalmente, se recolectó una muestra de suelo, con barreno de 1,8 cm de diámetro, en el centro de la parcela por cada profundidad para el cálculo de la densidad aparente del suelo. Todas las muestras se guardaron en bolsas plásticas bien cerradas para evitar la pérdida de humedad durante su traslado al laboratorio y su posterior almacenamiento en heladeras a 6 °C hasta ser procesadas.

Una vez en el laboratorio, las muestras compuestas de suelo fueron mezcladas a mano para obtener tres muestras homogéneas. La mayor parte de los restos de tallos y hojas así como los invertebrados del suelo fueron removidos. Inmediatamente, para evitar mayores pérdidas de humedad, muestras de suelo pequeñas y libres de raíces se separaron para el cálculo de la humedad por el método gravimétrico. Se obtuvo para dichas muestras el peso húmedo y el peso seco, luego de haber sido secadas en estufa a 110 °C por 48 h. La humedad se calculó como el porcentaje (%) del peso húmedo perdido luego del secado.

El resto de las muestras compuestas se separó para la extracción de la biomasa total de raíces ($n = 27$ parcelas \times 3 profundidades = 81). Adicionalmente, y sólo en una parcela de cada fisonomía por contraste ($n = 9 \times 3 = 27$), se separaron muestras de suelo para la extracción y separación de la biomasa de raíces finas y gruesas.

Densidad aparente del suelo:

Las muestras obtenidas para determinar la densidad aparente fueron secadas en estufa a 110 °C por 48 h, y se registró su peso seco (g). Luego, fueron almacenadas en un lugar fresco y seco hasta su procesamiento. Se utilizaron tamices con una apertura de 2 y 0,5 mm para separar las raíces, las piedras y el suelo. Se usó un mortero para desgranar el suelo que no pasaba a

través del primer tamiz ($\varnothing = 2 \text{ mm}$), y el total del suelo obtenido se almacenó en bolsas plásticas. Las piedras de diámetro mayor a 2 mm fueron limpiadas de toda partícula de suelo adherida con mortero y cepillo, pesadas (g) y almacenadas en bolsas de papel. Las raíces extraídas con pinzas fueron depositadas en frascos plásticos, los cuales se mantuvieron en heladeras a 6 °C hasta acumular la cantidad necesaria para el uso del agitador. Los frascos fueron llenados con agua destilada hasta cubrir apenas las raíces y depositados en el agitador durante 2 h, para ablandar el suelo adherido. A continuación, el contenido de cada frasco fue vaciado sobre un tamiz de 0,5 mm de apertura y las raíces fueron lavadas con piseta con agua corriente, luego de lo cual fueron colocadas en bandejas de aluminio y secadas durante 48 h a 60 °C para la obtención del peso seco (g). La densidad aparente para cada parcela, entonces, se calculó según la Ecuación 1, donde DA es la densidad aparente ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$), ps es el peso seco de la muestra de suelo, pp es el peso de las piedras, pr es el peso de las raíces, V_b es el volumen del barreno y ρ_p es la densidad de las piedras ($\rho_p = 2,65 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$). El volumen del barreno, V_b , fue calculado según la Ecuación 2, donde r es el radio del barreno ($r = 0,9 \text{ cm}$) y l , el largo de la muestra de suelo según la profundidad considerada.

$$DA = (ps - pp - pr) / [V_b - (pp/\rho_p)] \quad (1)$$

$$V_b = \pi \cdot r^2 \cdot l \quad (2)$$

Biomasa total de raíces y su contenido de C:

Las sub-muestras previamente separadas fueron secadas a 60 °C durante 48 h, pesadas y almacenadas hasta su procesamiento (el mismo detallado para el caso del cálculo de la densidad aparente). Una vez obtenido el peso seco de raíces de cada muestra, se lo dividió por el volumen de dicha muestra para expresarlo en $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$. Para calcular el volumen, en este caso se dividió el peso del suelo de cada muestra por su valor de densidad aparente correspondiente. Por último, la densidad de raíces obtenida fue multiplicada por la profundidad correspondiente y convertida a $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ de suelo para expresarla como stock de raíces por área.

Las raíces secas se almacenaron en sobres de papel hasta su procesamiento final en mufla (modelo 331, Indef. Hornos Eléctricos S.A.). Las raíces se cortaron con tijera hasta obtener una mezcla homogénea y una

cantidad similar de la misma se introdujo en crisoles. De esta manera, se quemaron las raíces a 500 °C por 2 h y se estimó el contenido de C (g) como la mitad del peso libre de cenizas (Moretto et al., 2001; Larreguy et al., 2014). Finalmente se expresaron los valores en $\text{g C} \cdot \text{m}^{-2}$. Por cuestiones de la sensibilidad de la técnica, sólo se pudo realizar esta medición para 70 de las 81 muestras (en aquellas que alcanzaban una masa mínima necesaria para llevar a cabo el procedimiento).

Separación de raíces finas y gruesas:

Las muestras previamente separadas para este fin fueron pesadas y procesadas inmediatamente para evitar la pérdida de elasticidad y humedad de las raíces, y así evitar roturas y cambios en su diámetro. Cada muestra fue envuelta en tela de voile y atada con una bandita elástica para formar un paquete, y las partículas más finas del suelo fueron lavadas bajo agua corriente. La arena y las piedras retenidas por la tela fueron separadas de las raíces mediante flotación, y estas últimas fueron lavadas una vez más con piseta en un tamiz de 0,5 mm de apertura. El criterio para la separación fue un diámetro ≥ 1 mm para las raíces gruesas y < 1 mm para las finas (Pucheta et al., 2004; Roumet et al., 2016). Así, las raíces que atravesaron el tamiz se clasificaron automáticamente como finas, y las que no, fueron separadas contrastando su grosor con un papel milimetrado. En el Apéndice 1 se presenta una comparación entre las dos técnicas de separación de raíces del suelo (voile y tamíz) y se discuten sus ventajas y desventajas.

Cada muestra de raíces finas y gruesas por separado fue secada a 60 °C por 48 h en bandejas de aluminio y se obtuvo su peso seco. Para poder estimar el volumen de suelo al que correspondían dichas muestras se le restó al peso húmedo de las mismas el contenido de agua de la parcela calculado como se detalló anteriormente. Al valor obtenido se lo dividió por su densidad aparente correspondiente para conseguir el valor del volumen de suelo, y se expresaron los valores de biomasa de raíces finas y gruesas por área ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$), en base a los cuales se calculó la relación de biomasa de raíces gruesas : finas.

El siguiente paso fue moler las muestras de raíces con un molino de bola (Pulverisette 0, Fritsch) para luego medir el porcentaje de C y N en analizador

elemental (Perkin Elmer 2400 serie II) mediante técnica de calcinación. Los porcentajes obtenidos fueron convertidos a gramos y expresados en $g \cdot m^{-2}$. Cabe aclarar que por no alcanzar la cantidad mínima de muestra necesaria para realizar este procedimiento (3 mg), no se obtuvieron los valores para las raíces gruesas de los pajonales gruesos en la profundidad de 15 a 30 cm. Al tratarse de una fisonomía virtualmente mono-específica, se calculó un promedio del contenido de C en las raíces gruesas de esta fisonomía para aproximar los valores que se deberían encontrar en la profundidad faltante (rango= 39,13 – 47,22 %). Se calcularon adicionalmente las relaciones C:N para cada muestra de raíces finas y gruesas, las cuáles fueron ponderadas por su biomasa correspondiente y sumadas para obtener la relación C:N de las raíces totales.

Análisis estadísticos:

Se generaron, en primer lugar, análisis de correlación para obtener los coeficientes de Pearson entre la biomasa de raíces totales ($n=81$), gruesas y finas ($n=27$), y su contenido de C ($n=70$, para el C de raíces totales), y entre la cantidad de carbono en raíces gruesas y finas, y la sumatoria de ambas.

Las diferencias en la biomasa de raíces totales y la cantidad de C almacenado en éstas fueron analizadas mediante modelos lineales generales y mixtos con los contrastes como efecto aleatorio, la fisonomía y la profundidad como efectos fijos (con su interacción) y ambas, además, como criterios de agrupamiento para la función de la varianza de los errores (varIdent; Pinheiro y Bates, 2000). Las diferencias en la biomasa de raíces finas y gruesas, la cantidad de C almacenado en éstas y las relaciones entre raíces gruesas : finas fueron analizadas mediante modelos lineales generales y mixtos con la fisonomía y la profundidad como efectos fijos (con su interacción) y ambas, además, como criterios de agrupamiento para la función de la varianza de los errores (varIdent). Sólo para el modelo del contenido de C en las raíces gruesas, en particular, no se incluyó a la profundidad como un criterio de agrupamiento para la función de la varianza de los errores. En el caso del análisis de las relaciones entre raíces gruesas : finas no se incluyó la interacción entre la fisonomía y la profundidad. Siempre se eligieron aquellos modelos con el mejor ajuste, teniendo en cuenta los Criterios de Información

Bayesiano y de Akaike. Para todos los modelos lineales se generaron adicionalmente comparaciones múltiples entre medias del tipo LSD de Fisher. Cabe aclarar que, por no cumplirse los supuestos de homogeneidad de la varianza y normalidad de los errores, no se realizaron ANAVA en estos casos.

Las diferencias en la relación C:N de las raíces totales entre fisonomías fueron estimadas mediante un ANAVA a un factor. Se generó un test de Tukey para comparar las medias y se comprobaron los supuestos de homogeneidad de la varianza y normalidad de los errores mediante un test de Levene y una prueba de normalidad de Shapiro-Wilks, respectivamente.

Todos los análisis fueron realizados con un nivel de significancia de 0,05 en Infostat (Di Rienzo et al., 2017) utilizando una interfaz con R (versión 3.4.0, 2017).

RESULTADOS

Biomasa total de raíces y su contenido de C:

Dado que el contenido de C en raíces presentó un patrón muy similar al de la biomasa de raíces (Tabla 1), además de que el primero estuvo calculado sobre la base de la biomasa, se reportan a partir de aquí sólo los patrones de contenido de C, mientras que en los Apéndices 2 y 3 se muestran los detalles de los patrones de la biomasa. A lo largo del perfil de suelo analizado (0-30 cm; $n=81-11=70$) se encontró que los céspedes almacenaron 2 veces más C en sus raíces ($313,99 \pm 62,55 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$) que los pajonales finos ($164,45 \pm 34,79 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$) y 5 veces más C que los pajonales gruesos ($66,41 \pm 14,11 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$; Figura 5a). Esto se debió fundamentalmente a lo que se observó en los primeros 5 cm de suelo, profundidad que presentó las diferencias más grandes entre fisonomías. Con el descenso en profundidad, el C en raíces de los céspedes disminuyó más drásticamente que el de los dos pajonales (Figura 5b). La relación C:N de raíces totales no mostró diferencias significativas entre fisonomías ($n=24$; Apéndice 4).

Tabla 1: Coeficientes de correlación de Pearson. Para todos los casos $p < 0,0001$ y $\alpha = 0,05$.

	Raíces totales (g . m ⁻²)	Raíces finas (g . m ⁻²)	Raíces gruesas (g . m ⁻²)	C finas + gruesas (g C . m ⁻²)
C total (g C . m ⁻²)	1	-	-	-
C finas (g C . m ⁻²)	-	0,99	-	0,95
C gruesas (g C . m ⁻²)	-	-	1	0,82

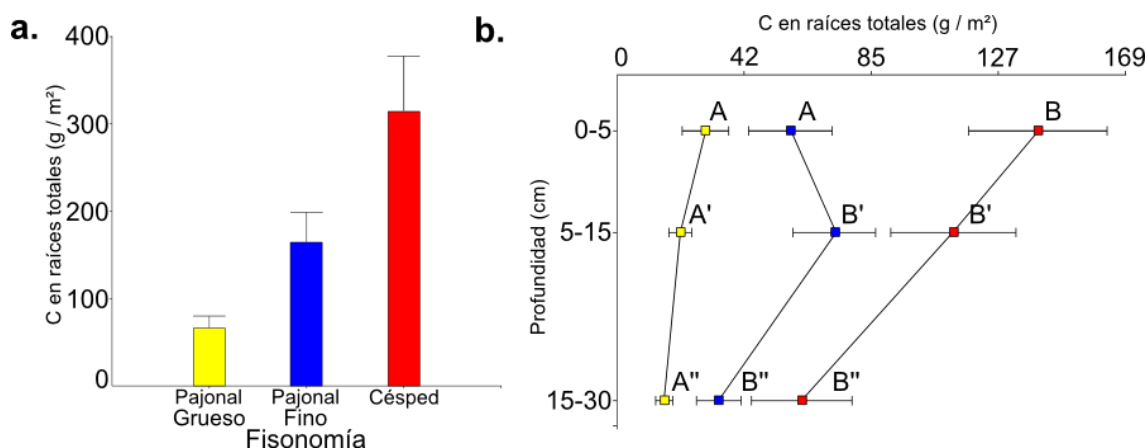


Figura 5: Contenido de C en raíces totales (g . m⁻²). **a.** Contenido de C en raíces totales por fisonomía de 0 a 30 cm. **b.** Contenido de C en raíces totales por fisonomía y profundidad. Letras diferentes representan diferencias significativas y las barras, el error estándar. **Amarillo:** pajonales gruesos. **Azul:** pajonales finos. **Rojo:** céspedes.

Contenido de C en raíces gruesas, finas y su relación:

El C contenido en las raíces gruesas siguió el mismo patrón que el C contenido en las raíces totales: fue mayor en los céspedes ($226,38 \pm 77,94$ g C . m⁻²), seguidos de los pajonales finos ($64,29 \pm 53,55$ g C . m⁻²) y, por último se ubicaron los pajonales gruesos ($4,3 \pm 1,53$ g C . m⁻²; Figura 6a). Al analizar el C contenido en raíces gruesas en cada profundidad, se observó que las diferencias entre los céspedes y los pajonales se mantienen hasta los 15 cm, a diferencia de las raíces totales que sólo se diferenciaron en los primeros 5 cm (Figura 6b). El descenso del contenido de C en raíces con la profundidad fue, nuevamente, más marcado en los céspedes y mucho menos marcado en los pajonales.

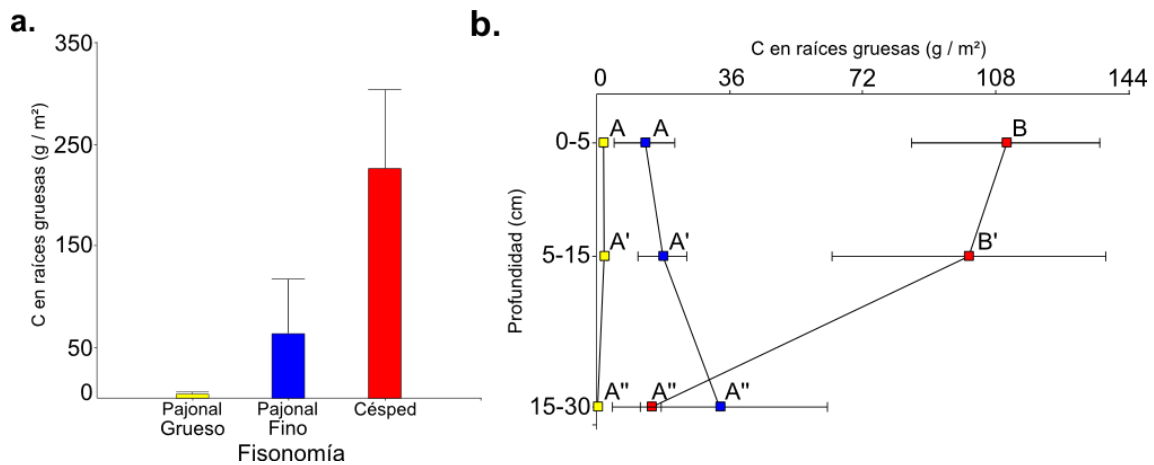


Figura 6: Contenido de C en raíces gruesas (g . m⁻²). **a.** Contenido de C en raíces gruesas por fisonomía de 0 a 30 cm. **b.** Contenido de C en raíces gruesas por profundidad y fisonomía. Letras diferentes representan diferencias significativas y las barras, el error estándar. **Amarillo:** pajonales gruesos. **Azul:** pajonales finos. **Rojo:** céspedes.

El C contenido en raíces finas a lo largo de todo el perfil (0-30 cm) siguió la misma tendencia que el de las raíces totales y las raíces gruesas. Los céspedes presentaron aproximadamente 5 veces más C en raíces finas que los pajonales gruesos ($424,65 \pm 169,39 \text{ m}^{-2}$ y $81,12 \pm 30,24 \text{ m}^{-2}$, respectivamente), mientras que los pajonales finos se ubicaron entre las otras dos fisonomías ($151,69 \pm 219,14 \text{ m}^{-2}$; Figura 7a). Analizando las profundidades por separado, si bien el patrón fue similar al de las raíces gruesas, no se observaron diferencias significativas entre las fisonomías (Figura 7b).

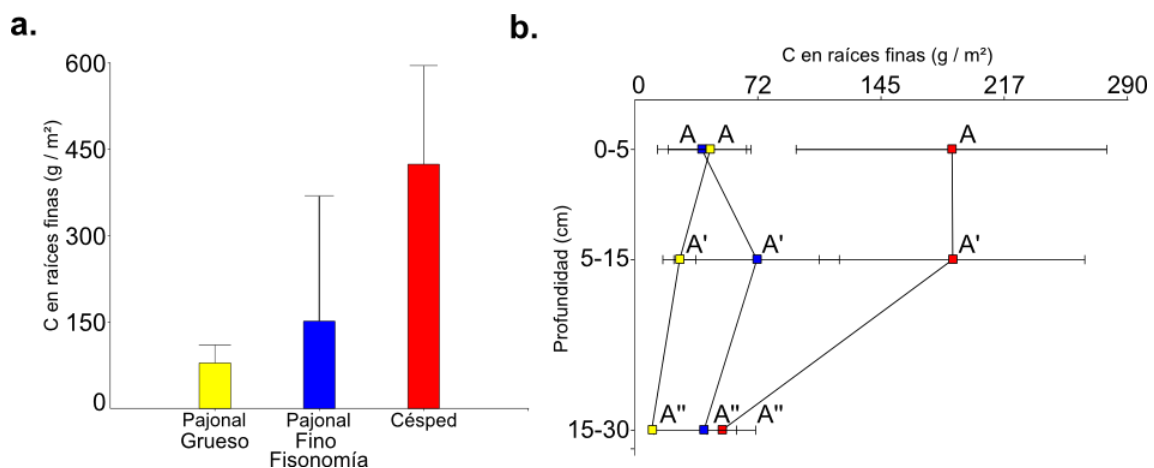


Figura 7: Contenido de C en raíces finas (g . m⁻²). **a.** Contenido de C en raíces finas por fisonomía de 0 a 30 cm. **b.** Contenido de C en raíces finas por profundidad y fisonomía. Letras diferentes representan diferencias significativas y las barras, el error estándar. **Amarillo:** pajonales gruesos. **Azul:** pajonales finos. **Rojo:** céspedes.

Se observó que en todas las fisonomías y profundidades fue mayor la proporción de raíces finas que gruesas (un ~60% mayor, en general) tal como lo muestran los valores por debajo de 1 de la relación biomasa de raíces gruesas : finas (Figura 8a). Además, los pajonales gruesos tuvieron una proporción aún mayor de raíces finas (relación gruesas : finas: $0,05 \pm 0,01$) que los otros dos tipos de parche. En general, la proporción de raíces gruesas : finas se mantuvo a lo largo del perfil de suelo analizado (Figura 8b), y sólo la última profundidad (15-30 cm) mostró una proporción más alta de raíces finas (relación gruesas : finas: $0,3 \pm 0,04$) comparada con las otros dos profundidades. El hecho de que los pajonales gruesos hayan presentado la relación más asimétrica estaría dado principalmente por lo que ocurre en los primeros 5 cm de suelo, ya que en los 25 cm inferiores las diferencias entre fisonomías no fueron significativas (Figura 8c).

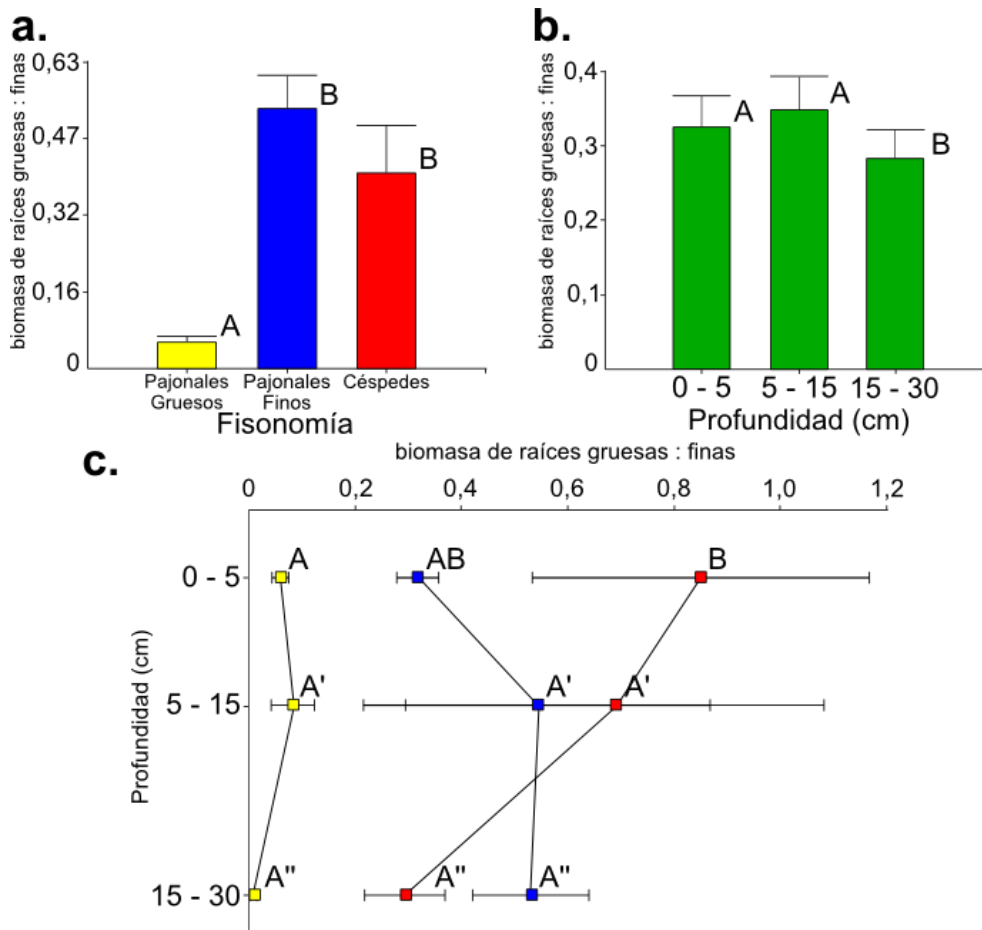


Figura 8: Relación entre la biomasa de raíces gruesas : finas. **a.** Relación entre la biomasa de raíces gruesas : raíces finas por fisonomía. **b.** Relación entre la biomasa de raíces gruesas : raíces finas por profundidad. **c.** Relación entre la biomasa de raíces gruesas : finas por profundidad y fisonomía. Letras distintas muestran diferencias significativas y las barras, el error estándar. **Amarillo:** pajonales gruesos. **Azul:** pajonales finos. **Rojo:** céspedes.

El C contenido en las raíces finas + gruesas y el contenido en las raíces finas y gruesas, respectivamente, se correlacionaron significativamente en ambos casos, aunque el coeficiente de correlación de Pearson fue más alto en el caso de las raíces finas ($r=0,95$ contra $r=0,82$ para las raíces gruesas; Tabla 1). En otras palabras, el contenido de C en las raíces totales estuvo principalmente determinado por la variación en el contenido de C en las raíces finas.

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio muestran que, tal como se esperaba sobre la base de modelos para otros pastizales, y conforme a la Hipótesis 1, la biomasa total de raíces y su contenido de C por m^2 de suelo fueron mayores en los céspedes (fisonomía bajo pastoreo más intenso), intermedias en los pajonales finos (pastoreo intermedio) y menores en los pajonales gruesos (pastoreo bajo o nulo). Estas diferencias se diluyeron relativamente a lo largo del perfil del suelo. Con respecto a la estrategia de las especies según las características de sus raíces, no se observaron diferencias en la relación C:N de las raíces de las distintas fisonomías y, al contrario de lo esperado la proporción de raíces finas fue mayor en los pajonales gruesos que en los céspedes (si bien la cantidad absoluta de las mismas sí fue mayor en dicha fisonomía), por lo que se rechaza la Hipótesis 2.

Biomasa total de raíces y su contenido de C:

En coincidencia con lo esperado sobre la base de la bibliografía (García-Pausas et al., 2011; López-Mársico et al., 2016; Jaras, 2016), el contenido de C en raíces por m^2 de suelo fue mayor en los sitios con mayor intensidad de disturbio, los céspedes, y este patrón es opuesto al que presenta la biomasa aérea viva y la hojarasca (para parches cercanos, Vaieretti et al., 2013; para los mismos parches, Pestoni et al., 2017). Este patrón estaría dado tanto por la remoción directa de biomasa verde por parte de los herbívoros como por el efecto que tiene la herbivoría sobre el recambio de especies en este sistema (Cingolani et al., 2008a) y por su efecto en la asignación de C en las plantas individuales (McNaughton, 1983; Holland et al., 1996). Con respecto al recambio de especies, se ha observado que en los céspedes están presentes

numerosas adaptaciones vegetales subterráneas relacionadas a la reserva de nutrientes y a la reproducción vegetativa, tales como bulbos, rizomas y raíces napiformes (Pucheta et al., 2004), que representan un aporte sustancial de C a los tejidos subterráneos. Por otro lado, y con respecto a la respuesta de las especies individuales, puede producirse en los céspedes de pastoreo un proceso de compensación o sobre-compensación de crecimiento de biomasa subterránea como respuesta a la remoción/consumo de biomasa aérea. Si esto ocurriera las mismas especies en uno y otro tipo de parche asignarían proporciones diferentes a la biomasa aérea y a la subterránea (McNaughton, 1983; Holland et al., 1996). Por último, otro mecanismo que podría tener lugar en los céspedes de pastoreo de Pampa de Achala es la complementariedad en el uso de los recursos del suelo (Kell, 2012; Mueller et al., 2013). La mayor diversidad que caracteriza a los céspedes podría resultar en la presencia de especies con distintas estrategias de búsqueda y adquisición de nutrientes, las cuales estarían explotando diferentes parches de recursos del suelo. Esto podría generar el patrón observado de mayor densidad y abundancia de raíces incluso hasta los 30 cm. En el presente trabajo no se puso a prueba cuál de los mecanismos está operando con mayor fuerza, pero es posible que estén actuando más de uno al mismo tiempo. Diseños complementarios y experimentos manipulativos podrían contribuir a dilucidar mejor la importancia de estos mecanismos en el sistema de estudio.

Otro aspecto del patrón de contenido de C en raíces que cabe destacar es su descenso con la profundidad. Se sabe que la biomasa de raíces, en general, tiende a disminuir con la profundidad debido a las condiciones más desfavorables que dominan en los estratos inferiores del suelo tales como una menor disponibilidad de nutrientes y una mayor compactación del suelo (Prieto et al., 2015). A su vez, existe evidencia de que la competencia interespecífica puede disminuir la proporción de raíces a mayores profundidades al debilitar a las plantas que no son capaces de producir raíces lo suficientemente profundas para explotar los recursos a mayores profundidades (Wardle y Peltzer, 2003). Ambos procesos podrían estar actuando particularmente en los céspedes, que son los parches más diversos, y su efecto conjunto explicaría el descenso más marcado en la biomasa radical de esta fisonomía. En los pajonales gruesos sólo sería esperable observar el efecto de las condiciones desfavorables a

mayores profundidades y, por ende, un descenso menos marcado en el contenido de C en raíces.

Los pajonales finos, como se predijo, presentaron valores intermedios entre las otras dos fisonomías. En general, estos pajonales tienen una diversidad mayor que los pajonales gruesos al estar dominados principalmente por dos especies (*Festuca* spp. y *Deyeuxia hieronymi*) en lugar de una y por contar también con la presencia de especies típicas de los céspedes como *Carex fuscula*, *Muhlenbergia peruviana* y *Lachemilla pinnata* (Cingolani et al, 2003). A su vez, el ganado pasta sobre algunas de las especies características de estos parches por su alto contenido de fibras, aunque en menor medida que en los céspedes (von Müller et al., 2017). Es probable que, si bien los pajonales finos son parches relativamente diversos, el hecho de que estén dominados por especies de pastos en macollo con raíces pequeñas y que el disturbio sea menor en comparación con los céspedes sean la causa de su ubicación intermedia tanto en términos de contenido de raíces como de C asociado a ellas.

Biomasa de raíces finas y gruesas y su contenido de C:

En general, el patrón observado en este estudio para las raíces finas concordó en gran medida con el de Pucheta et al. (2004) quienes encontraron, por un lado, que la mayor contribución a la biomasa radical estuvo dada por las raíces finas y que éstas fueron más abundantes en el césped que en el pajonal fino. Además, en el presente estudio la mayor cantidad de biomasa de raíces gruesas encontradas en los céspedes se debió probablemente a la presencia de rizomas, raíces napiformes y bulbos, los cuales fueron más abundantes en la fisonomía de césped estudiada por Pucheta et al. (2004).

Por su parte, el análisis de la relación de raíces gruesas : finas así como la relación C:N de raíces totales, ambas indicadoras de la estrategia funcional de las especies, produjo resultados contrarios a los esperados. Los céspedes no presentaron mayor proporción de raíces finas y menor relación C:N como era esperable en base a sus atributos funcionales foliares típicos de una estrategia adquisitiva (mayor SLA y contenido de N, menor relación C:N y contenido total de fibras que los pajonales, entre otros caracteres; Vaieretti et al., 2013; Poca et al., 2014; Whitworth-Hulse et al., 2016). De hecho fueron los

pajonales gruesos los que presentaron una proporción de raíces finas más alta que las demás fisonomías, lo cual está generalmente asociado a una estrategia adquisitiva (Lavorel et al., 2007) y no se diferenciaron en la relación C:N de sus raíces. Esto contrasta con el hecho de que estos parches están dominados por *Poa stuckertii* que es una especie con características foliares propias de una estrategia más bien conservadora como menor palatabilidad, área foliar específica (SLA) más baja y dureza foliar mayor comparada con la mayoría de los pastos y herbáceas locales (Cingolani et al., 2003, 2014). Esta ausencia de coordinación entre los atributos de los tejidos aéreos y subterráneos ha sido ya observada en otras especies de pastos no palatables (Moretto et al., 2001), y en otras comunidades vegetales del mundo (e.g. Freschet et al., 2015). Esto plantea un interrogante para futuros estudios, como es el análisis de la coordinación entre distintos atributos aéreos y subterráneos de las especies vegetales y su relación con los procesos ecosistémicos en Pampa de Achala. Al mismo tiempo, los resultados indican que no existirían diferencias en la calidad del aporte de biomasa que llega a través de las raíces en las distintas fisonomías.

De esta forma, adquieren mayor importancia aún las diferencias en cantidad de biomasa de raíces. Tal como se mencionó antes, la cantidad absoluta de raíces finas en los céspedes sí fue mayor. Esto podría traducirse tanto en un incremento en el aporte de C al suelo a través de este compartimento con la muerte de esas raíces, como en un aumento en la liberación de C a la atmósfera en esta fisonomía, debido a las altas tasas respiratorias y de descomposición que caracteriza a las raíces finas (Roumet et al., 2016). Las implicancias de esta dualidad sobre el balance de C en el sistema dependerán de cuál de los dos procesos prevalece (es decir, el secuestro o la liberación de C proveniente de la descomposición de raíces finas). Si bien el presente estudio no permite dilucidar cuál de estos mecanismos tendría mayor importancia en el sistema, el análisis de los patrones aquí encontrados, en el contexto de los hallazgos en estudios complementarios, podría contribuir a ajustar las preguntas que deberían abordar estudios futuros.

Consideraciones con relación a la formación del COS:

Sabemos que el aporte de C proveniente de la descomposición de la biomasa vegetal es la principal fuente para la formación del COS (Cotrufo et al., 2015). En los pastizales de Pampa de Achala el aporte anual de hojarasca en céspedes y pajonales gruesos varía entre los 75 y 1100 g . m⁻² . a⁻¹, respectivamente (Vaieretti et al., 2013). Por su parte, la biomasa radical según los datos presentados en esta tesina, sería de aproximadamente 1000 y 200 g . m⁻² (hasta los 30 cm) en céspedes y pajonales gruesos, respectivamente. Pucheta et al. (2004) midieron las tasas de recambio de raíces en un potrero bajo el uso ganadero (césped) y en una clausura contigua (pajonal fino), y obtuvieron valores de recambio de 95% y 56% anuales, respectivamente. Esto implicaría que poco más de la mitad de la biomasa de raíces de los pajonales se incorporaría al suelo como raíces muertas, mientras que en los céspedes sería casi el 100% de esa biomasa. A este aporte debe sumarse el aporte anual de C que hacen al suelo los exudados radicales, que se estima como una cantidad equivalente a la del C medido en la biomasa radical (Rasse et al., 2005). Sobre la base de la información anterior se puede hacer una estimación de la cantidad de C que llega por año a los suelos de los céspedes y pajonales gruesos (Figura 9). Esta estimación sugiere que anualmente podría llegar aproximadamente el doble de C a los céspedes en comparación con los pajonales. Sin embargo, estudios previos en Pampa de Achala no detectaron diferencias en el contenido de COS entre las fisonomías (de 0-15 cm, Vaieretti et al., 2010; de 0-30 cm, Pestoni et al., 2017). Esta inconsistencia podría ser explicada por mecanismos relacionados con aspectos del aporte de C que no fueron tenidos en cuenta en el presente trabajo, así como por el patrón de pérdida de C del sistema.

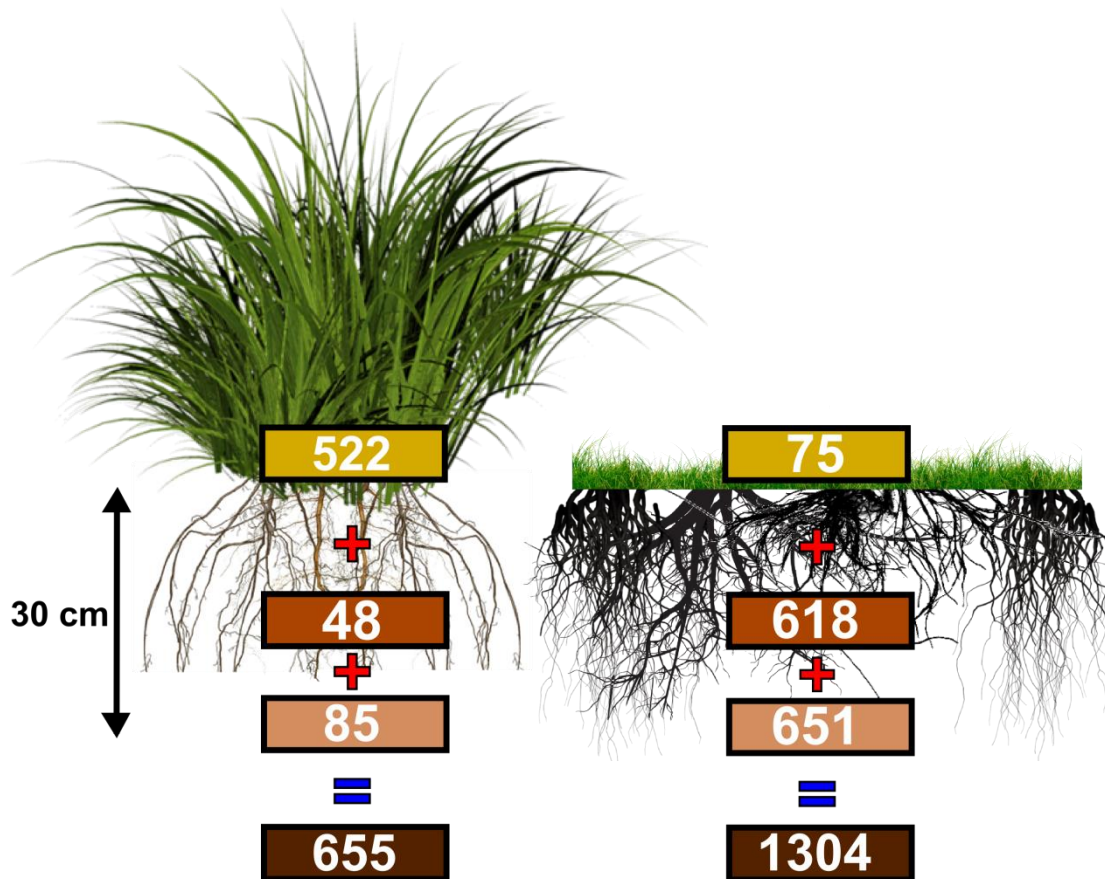


Figura 9: Aporte anual de C desde la vegetación al suelo en pajonales gruesos (izquierda) y céspedes (derecha). Todos los valores se expresan en $\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$. **Rectángulos amarillos:** aporte de C desde hojarasca, a partir del aporte de hojarasca según Vaieretti et al. (2013) y su contenido de C según Jaras (2016). **Rectángulos marrones intermedios:** aporte de C desde raíces, a partir de datos propios (0-30 cm) y de las tasas de recambio de raíces según Pucheta et al. (2004). Se utilizó la tasa de recambio de pajonales finos para el caso de los pajonales gruesos como una medida aproximada. **Rectángulos marrones claros:** aporte de C desde exudados radicales, estimado como el 100% del C en la biomasa radical según Rasse et al. (2005). **Rectángulos marrones oscuros:** C total aportado al suelo. Los pajonales finos no fueron incluidos por falta de valores de aporte anual de hojarasca disponibles en la bibliografía.

Con respecto a las entradas de C al sistema, el parámetro usado en el presente trabajo fue la biomasa total medida en la época estival. Pucheta et al. (2004) midieron valores mínimos de biomasa radical en agosto (la época más fría y seca) y valores máximos en verano (la temporada de máximo crecimiento). Esto indicaría que medir la biomasa de raíces sólo en la época estival podría estar sobreestimando la cantidad de C que aportan las raíces. Por otra parte, los suelos en general tienen una capacidad finita de almacenar C en reservorios relativamente estables dentro de su matriz mineral (Stewart et al., 2007). Existe la posibilidad de que los suelos de Pampa de Achala se

encuentren ya saturados de C, es decir que no reaccionen a cambios en la cantidad y calidad de C que llega a través de la biomasa muerta (Castellano et al., 2015) y que por eso no se observan diferencias entre el contenido de COS de las fisonomías. Por último, no se poseen en la actualidad datos sobre las tasas de incorporación del C proveniente de la vegetación al COS para este sistema en particular, para lo cual sería necesaria la implementación de métodos de marcación con isótopos en estudios futuros (Kuzyakov y Domanski, 2000). De esta manera, se obtendría información más precisa que permitiría poner a prueba estos y otros interrogantes relacionados al reciclado de C en el sistema planta-suelo.

Con respecto a las salidas de C desde el sistema, estudios previos indican que la calidad del material vegetal muerto que llega al suelo no sería un control tan importante sobre la descomposición en las fisonomías de pastizales achalenses como pueden ser las condiciones microambientales generadas por la estructura de la vegetación (Vaieretti et al. 2010, 2013; Poca et al., 2015). Sobre esta misma línea, se encontró una similitud particularmente marcada en la descomposición de materiales incubados dentro del suelo en pajonales cerrados y céspedes (Vaieretti et al. 2010) y los autores atribuyeron este patrón a la homogeneización de las condiciones microambientales que ocurren en el subsistema suelo. Sumado a esto, la mineralización de la MOS sería igual por unidad de C presente en el suelo en estas fisonomías (Jaras, 2016). Estos resultados permiten asumir que la mineralización de C por medio de la actividad microbiana no se vería estimulada en los céspedes, a pesar del mayor aporte de C de raíces finas y exudados que reciben sus suelos (Bardgett et al., 2014; Roumet et al., 2016; Nelson et al., 2017). Por último, y también con relación a las salidas de C del sistema, cabe destacar el problema de la erosión en los parches de céspedes (Cingolani et al., 2004, 2008b, 2013). La erosión es un proceso importante de pérdida de C del suelo (Amundson, 2001) y podría estar contrarrestando el mayor ingreso de C en esta fisonomía, al estimular precisamente la pérdida de la capa más superficial del suelo que es la que presenta la mayor cantidad de C (Jaras, 2016; Pestoni et al., 2017). En este sentido, a medida que aumente el deterioro de los suelos por erosión, el sobrepastoreo podría disminuir el potencial de secuestro de C en estos suelos

mientras que aumentaría los costos asociados con su restauración (Conant y Paustian, 2002).

CONCLUSIONES

Los resultados muestran que el C alojado en raíces por unidad de suelo en los céspedes (fisonomías bajo pastoreo más intenso) es 2 veces mayor que el alojado en los pajonales finos y 5 veces mayor que el alojado en los pajonales gruesos y este patrón es opuesto al encontrado previamente para el componente de la biomasa aérea. Al igual que en trabajos previos de otros pastizales del mundo, estas cantidades disminuyen con la profundidad, pero esta disminución es más marcada para las raíces de los céspedes, de manera que en profundidad las tres fisonomías tienden a parecerse. A su vez, los patrones del C contenido en raíces finas y gruesas mantuvieron una relación similar entre fisonomías a la encontrada para las raíces totales. Contrario a lo esperado, los pajonales gruesos presentaron la mayor proporción de raíces finas y su relación C:N de raíces no difirió de la del resto de las fisonomías, por lo que habría un desacoplamiento en los atributos aéreos y subterráneos. Se discuten los conocimientos actuales sobre el balance de C en Pampa de Achala y el surgimiento de nuevos interrogantes al respecto. Una caracterización más detallada de los procesos biogeoquímicos que afectan el reciclado del carbono en estos sitios, en particular el desarrollo de experimentos manipulativos, sería necesario para comprender mejor el efecto de la ganadería sobre este aspecto.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, le agradezco inmensamente a mi familia que siempre me apoyó en todos mis proyectos, especialmente a mis padres sin los cuales nunca habría podido llegar adonde estoy hoy. Ellos alimentaron mi curiosidad por saber y les debo todo lo que soy.

En segundo lugar, a mis amigos. A los de toda la vida, por ser mi cable a tierra, en especial a mi Kiki's Crew. Y a los de la universidad, que serán de toda la vida, especialmente los Bioturros, por hacer de este lugar un hogar y compartir la pasión por la biología que tanto nos mueve.

En tercer lugar, a mi equipo de trabajo. A mi directora Nati, una excelente bióloga, profesora y persona de quien aprendí mucho y me ayudó a dar mis primeros pasos en mi carrera profesional. A Sofi, mi compañera de muestreos y eternas horas de tamizado. Al resto de investigadores y personal del IMBiV que se tomaron su tiempo para ayudarme en distintos momentos: Vicky, Geor, Kowal, Aníbal, Vale, Gustavo y Lisandro. A Rosario por su aporte con las imágenes satelitales. A Pablo y Marcela, del IMBiV y del INFIQC, por su trabajo con el analizador elemental. A los innumerables ayudantes de campo que nos acompañaron a cambio de un sánduche y un paisaje incomparable. A la administración del PNQdC y a los propietarios de los potreros colindantes por permitirnos realizar nuestro trabajo en sus terrenos. A la Cátedra de Biogeografía y al IMBiV por permitirme realizar mi tesina en sus establecimientos. Y gracias al financiamiento de los subsidios PIP-CONICET y Secyt-UNC.

En cuarto lugar, a mi tribunal de tesina por aceptar de manera desinteresada evaluar y mejorar la calidad de mi primer trabajo de investigación.

En quinto lugar, pero no así menos importante, a la educación pública argentina y a la UNC que me permitió completar mis estudios de manera gratuita de la mano de docentes y biólogos de primer nivel.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Altesor A., E. Di Landro, H. May y E. Ezcurra. 1998. Long-term species change in a Uruguayan grassland. *Journal of Vegetation Science* 9: 173–180.
- Amundson, R. 2001. The Carbon Budget in Soils. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci. Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 29:535–562.
- Asner, G. P., A. J. Elmore, L. P. Olander, R. E. Martin, y A. T. Harris. 2004. Grazing Systems, Ecosystem Responses, And Global Change. *Annual Review of Environment and Resources* Annu. Rev. Environ. Resour. 29:261–299.
- Bardgett, R. D., y D. A. Wardle. 2003. Herbivore-Mediated Linkages Between Aboveground And Belowground Communities. *Ecology* 84:2258–2268.

- Bardgett R. D., Mommer L. y De Vries F. T. 2014. Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2014.10.006>.
- Cabido M., y A. Acosta. 1985. Estudio fitosociológico en bosques de *Polylepis australis* Bitt. ("Tabaquillo") en las Sierras de Córdoba, Argentina. *Documents Phytosociologiques* 9: 387-400.
- Cabido M., R. Breimer, y G. Vega. 1987. Plant communities and associated soil types in a high plateau of the Córdoba mountains, central Argentina. *Mountain Research and Development* 7:25–42.
- Castellano M. J., K. E. Mueller, D. C. Oik, J. E. Sawyer y J. Six. 2015. Integrating plant litter quality, soil organic matter stabilization, and the carbon saturation concept. *Global Change Biology* 21: 3200–3209.
- Chapin, F. S., P. A. Matson, y P. M. Vitousek. 2011. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*.
- Cingolani A. M., M. R. Cabido, D. Renison y V. Solís Neffa. 2003. Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *Journal of Vegetation Science* 14: 223-232.
- Cingolani A. M., D. Renison, M. R. Zak y M. Cabido. 2004. Mapping vegetation in a heterogeneous mountain rangeland using landsat data: an alternative method to define and classify land-cover units. *Remote Sensing of Environment* 92: 84–97.
- Cingolani A. M., I. Noy-Meir., D. Renison, y M. Cabido. 2008a. La ganadería extensiva, ¿es compatible con la conservación de la biodiversidad y de los suelos? *Ecología Austral* 18: 253-271.
- Cingolani A. M., D. Renison, P. A. Tecco, D. E. Gurvich y M. Cabido. 2008b. Predicting cover types in a mountain range with long evolutionary grazing history: a GIS approach. *Journal of Biogeography* 35: 538–551.
- Cingolani A. M., M. V. Vaieretti, M. A. Giorgis, N. La Torre, J. I. Whitworth-Hulsey y D. Renison. 2013. Can livestock and fires convert the subtropical mountain rangelands of central Argentina into a rocky desert? *The Rangeland Journal* 35: 285–297.
- Cingolani A. M., M. V. Vaieretti, M. A. Giorgis, M. Poca, P. A. Tecco, y D. E. Gurvich. 2014. Can livestock grazing maintain landscape diversity and

- stability in an ecosystem that evolved with wild herbivores? Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 16:143–153.
- Cole D. N. 1995. Experimental trampling of vegetation. II. Predictors of resistance and resilience. *Journal of Applied Ecology* 32: 215–224.
- Colladón L., G. Felici, et al. 2010. Sistema del Río Suquía - Provincia de Córdoba. INA y CRSA.
- Conant R. T. y K. Paustian. 2002. Potential soil carbon sequestration in overgrazed grassland ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles*, doi:10.1029/2001GB001661.
- Cotrufo M. F., J. L. Soong, A. J. Horton, E. E. Campbell, M. L. Haddix, D. H. Wall y W., J. Parton. 2015. Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss. *Nature Geoscience* 8: 776–779.
- Díaz S., S. Lavorel, S. McIntyre, V. Falczuk, F. Casanoves, D. G. Milchunas, C. Sharpe, G. Rusch, M. Sternberg, I. Noy-Meir, J. Landsberg, W. Zhang, H. Clark y B. D. Campbell. 2007. Plant trait responses to grazing – a global synthesis. *Global Change Biology* 12: 1–29.
- Di Rienzo J.A., F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada y C.W. Robledo. InfoStat versión 2017. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL: <http://www.infostat.com.ar>.
- FAO, 2016. FAOSTAT Emissions Database. URL: <http://faostat3.fao.org/home/E12>.
- Freschet G. T., W. K. Cornwel, D. A. Wardle, T. G. Elumeeva, W. Liu, B. G. Jackson, V. G. Onipchenko, N. A. Soudzilovskaia, J. Tao, y J. H. C. Cornelissen. 2013. Linking litter decomposition of above- and below-ground organs to plant–soil feedbacks worldwide. *Journal of Ecology* 101:943–952.
- Freschet G. T., E. Kichenin y D. A. Wardle. 2015. Explaining within-community variation in plant biomass allocation: a balance between organ biomass and morphology above vs belowground? *Journal of Vegetation Science* Doi: 10.1111/jvs.12259.
- Garcia-Pausas J., Casals P., Romanyà J., Vallecillo S. y Sebastià M. T. 2011. Seasonal patterns of belowground biomass and productivity in mountain grasslands in the Pyrenees. *Plant Soil* 340: 315–326.

- Gibson D. A. 2009. Grasses and grasslands (Oxford Biology). Oxford University Press, Oxford.
- Holland J. N., Cheng W. y Crossley D. A., Jr. 1996. Herbivore-induced changes in plant carbon allocation: assessment of below-ground carbon fluxes using carbon-14. *Oecologia* 107: 87-94.
- Hu Ya-Lin, De-Hui Zeng, Xiang-Qing Ma y Scott X. Chang. 2016. Root rather than leaf litter input drives soil carbon sequestration after afforestation on a marginal cropland. *Forest Ecology and Management* 362: 38–45.
- Hungate B. A., E. A. Holland, R. B. Jackson, F. S. Chapin III, H. A. Mooneyk y C. B. Field. 1997. The fate of carbon in grasslands under carbon dioxide enrichment. *Nature* 388 (7).
- Jaras, D. J. 2016. Efecto del pastoreo sobre los reservorios y flujos de carbono en pastizales de altura en las Sierras Grandes de Córdoba. Tesina de grado. FCEFyN – UNC.
- Kell D. B. 2012. Large-scale sequestration of atmospheric carbon via plant roots in natural and agricultural ecosystems: why and how. *Phil. Trans. R. Soc. B* 367: 1589–1597.
- King A. W., W. M. Post y S. D. Wullschleger. 1997. The potential response of terrestrial carbon storage to changes in climate and atmospheric CO₂. *Climatic Change* 35: 199–227.
- Kuzyakov Y. y G. Domanski. 2000. Carbon input by plants into the soil. Review. *Plant Nutr. Soil Sci.* 163: 421-431.
- Larreguy C., A. L. Carrera y M.B. Bertiller. 2014. Effects of long-term grazing disturbance on the belowground storage of organic carbon in the Patagonian Monte, Argentina. *Journal of Environmental Management* 134:47-55.
- Lavorel, S., S. Díaz, J. H. C. Cornelissen, E. Garnier, S. P. Harrison, S. McIntyre, J. G. Pausas, N. Pérez-Harguindeguy, C. Roumet, y C. Urcelay. 2007. Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail? *Terrestrial Ecosystems in a Changing World Global Change — The IGBP Series*: 149–164.
- Lezama F. y J. M. Paruelo. 2016. Disentangling grazing effects: trampling, defoliation and urine deposition. *Applied Vegetation Science* 19 (4): 557-566.

- López-Mársico L., A. Altesor, M. Oyarzabal, P. Baldassini y J. M. Paruelo. 2015. Grazing increases below-ground biomass and net primary production in a temperate grassland. *Plant Soil* DOI 10.1007/s11104-015-2452-2.
- López-Mársico L., M. Oyarzabal, A. Altesor y J. M. Paruelo. 2016. Efecto del pastoreo sobre la productividad primaria neta subterránea de un pastizal templado. *Ecología Austral* 26:256-263.
- Mambelli S., J. A. Bird, G. Gleixner, T. E. Dawson y M. S. Torn. 2011. Relative contribution of foliar and fine root pine litter to the molecular composition of soil organic matter after in situ degradation. *Organic Geochemistry* 42:1099–1108.
- McNaughton S. J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40: 329-336.
- McNaughton S. J. 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. *Am. Nat.* 124: 863-886.
- Moretto A. S., R. A. Distel, y N. G. Didoné. 2001. Decomposition and nutrient dynamic of leaf litter and roots from palatable and unpalatable grasses in a semi-arid grassland. *Applied Soil Ecology* 18:31–37.
- Mueller K. E., D. Tilman, D. A. Fornara, y S. E. Hobbie. 2013. Root depth distribution and the diversity–productivity relationship in a long-term grassland experiment. *Ecology* 94:787–793.
- Nelson L., D. M. Blumenthal, D. G. Williams y E. Pendall. 2017. Digging into the roots of belowground carbon cycling following seven years of Prairie Heating and CO₂ Enrichment (PHACE), Wyoming USA. *Soil Biology & Biochemistry* 115: 169-177.
- Pestoni S., A. Sarquis, J. Meriles y N. Pérez Harguindeguy. 2017. Drivers of carbon cycling and sequestration on plant-soil system in a grazed mountain grassland of Sierras Grandes of Córdoba (Argentina). 6th International Symposium on Soil Organic Matter, Harpenden.
- Pinheiro J. C. y D. M. Bates. 2000. *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Springer. doi: 10.1007/b98882
- Poca M., N. Pérez-Harguindeguy, M. V. Vaieretti y A. M. Cingolani. 2014. Descomposición y calidad físico-química foliar de 24 especies dominantes de los pastizales de altura de las sierras de Córdoba, Argentina. *Ecología Austral* 24: 249-257.

- Poca M., M. V. Vaieretti, A. M. Cingolani y N. Pérez-Harguindeguy. 2015. Scaling-up from species to ecosystems: How close can we get to actual decomposition? *Acta Oecologica* 64: 1-9.
- Prieto I., C. Roumet, R. Cardinael, C. Dupraz, C. Jourdan, J. H. Kim, J. L. Maeght, Z. Mao, A. Pierret, N. Portillo, O. Rousard, C. Thammahacksa y A. Stokes. 2015. Root functional parameters along a land-use gradient: evidence of a community-level economics spectrum. *Journal of Ecology* 10: 361–373.
- Pucheta E., F. Vendramini, M. Cabido y S. Díaz. 1998. Estructura y funcionamiento de un pastizal de montaña bajo pastoreo y su respuesta luego de su exclusión. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata* 103 (1).
- Pucheta E., I. Bonamici, M. Cabido, y S. Díaz. 2004. Below-ground biomass and productivity of a grazed site and a neighbouring ungrazed enclosure in a grassland in central Argentina. *Austral Ecology* 29:201–208.
- Rasse D. P., C. Rumpel y M. F. Dignac. 2005. Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation. *Plant and Soil* 269: 341–356.
- Roumet C., M. Birouste, C. Picon-Cochard, M. Ghestem, N. Osman, S. Vrignon-Brenas, K. Cao y A. Stokes. 2016. Root structure–function relationships in 74 species: evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. *New Phytologist*. doi: 10.1111/nph.13828.
- Shahbaz M., Y. Kuzyakov y F. Heitkamp. 2016. Decrease of soil organic matter stabilization with increasing inputs: Mechanisms and controls. *Geoderma*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.05.019>.
- Six J., C. Feller, K. Deneff, S. M. Ogle, J. C. de Moraes y A. Albrecht. 2002. Soil organic matter, biota and aggregation in temperate and tropical soils – Effects of no-tillage. *Agronomie* 22: 755–775.
- Stewart C. E., Paustian K., Conant R. T., Plante A. F., Six J. 2007. Soil carbon saturation: concept, evidence and evaluation. *Biogeochemistry* 86: 19–31.
- Striker G. G., F. P. O. Mollard, A. A. Grimoldi, R. J. C. León y P. Insausti. 2011. Trampling enhances the dominance of graminoids over forbs in flooded grassland mesocosms. *Applied Vegetation Science* 14: 95–106.

- Vaieretti M. V., A. M. Cingolani, N. Pérez Harguindeguy, D. E. Gurvich y M. Cabido. 2010. Does decomposition of standard materials differ among grassland patches maintained by livestock? *Austral Ecology*, doi:10.1111/j.1442-9993.2009.02105.x.
- Vaieretti M. V., A. M. Cingolani, N. Pérez Harguindeguy y M. Cabido. 2013. Effects of differential grazing on decomposition rate and nitrogen availability in a productive mountain grassland. *Plant and Soil* 371: 675–691.
- von Müller A. R., D. Renison y A. M. Cingolani. 2017. Cattle landscape selectivity is influenced by ecological and management factors in a heterogeneous mountain rangeland. *The Rangeland Journal* 39:1–14.
- Wardle D. A. y D. A. Peltzer. 2003. Interspecific interactions and biomass allocation among grassland plant species. *Oikos* 100: 497–506.
- Whitworth-Hulse J. I., A. M. Cingolani, S. R. Zeballos, M. Poca y D. E. Gurvich. 2016. Does grazing induce intraspecific trait variation in plants from a sub-humid mountain ecosystem? *Austral Ecology* doi:10.1111/aec.12361.

APÉNDICES

1. Comparación de técnicas de extracción de raíces:

En la Tabla 2 se presenta una comparación de la eficiencia en la extracción de raíces entre las dos técnicas utilizadas en el presente trabajo: la técnica de los tamices utilizada para la extracción de la biomasa total de raíces y la técnica del lavado elegida para la separación de raíces finas y gruesas. Se sumaron las cantidades de raíces finas y gruesas por m² para poder comparar los resultados con los de biomasa total obtenidos en las mismas parcelas. Luego, se calculó el porcentaje correspondiente de raíces obtenidas mediante la técnica de los tamices con respecto a los valores obtenidos mediante la técnica del lavado, y se obtuvo un promedio. Este promedio puede ser interpretado como la eficiencia en la extracción de raíces del suelo mediante la técnica del tamiz en comparación con la técnica del lavado.

Como se puede observar, el promedio indica que mediante la técnica del tamiz se recupera solamente el 68,81% de lo que se obtiene utilizando la tela de *voile* para envolver la muestra de suelo y lavarla bajo el agua corriente. Es

decir que se pierde en promedio un ~31% de la biomasa total de raíces con la técnica del tamiz.

Probablemente, la diferencia más notoria entre ambos procedimientos sea el hecho de que la muestra requiere estar seca para ser tamizada. Esto produce cambios en las raíces que se vuelven más rígidas, frágiles y, en consecuencia, más propensas a quebrarse. De esta manera, recuperar los fragmentos de raíces de entre el resto de la muestra de suelo se puede tornar una tarea por demás dificultosa. Se considera que la mayor parte de las raíces que se pierden mediante esta técnica son raíces finas, razón por la cual se eligió la técnica del paquete de *voile* para cuantificar con mayor exactitud la biomasa de raíces finas y gruesas en las parcelas.

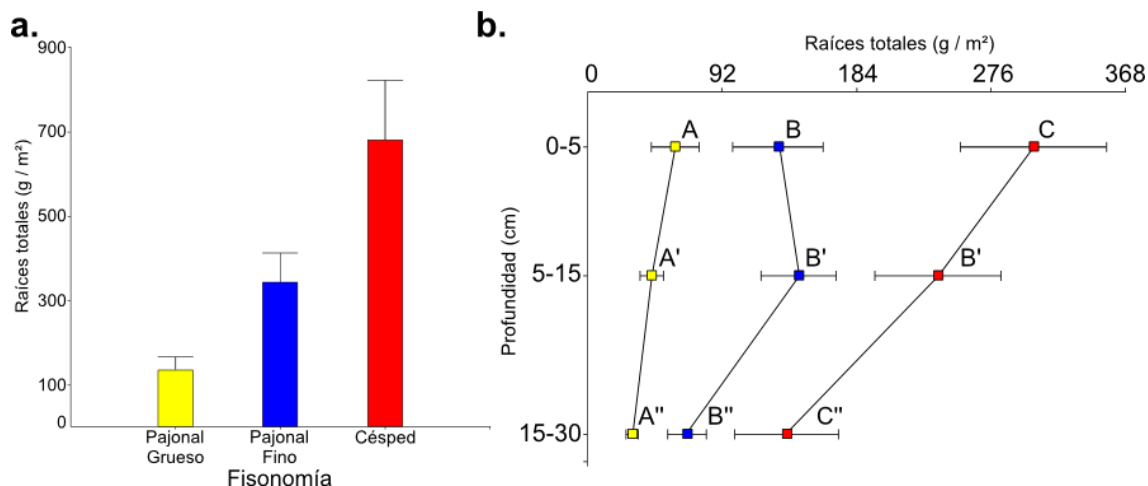
No sólo se recupera la mayor parte de las raíces, sino que el tiempo de procesamiento de cada muestra se reduce enormemente con la técnica del *voile*. Algunas desventajas son la pérdida del suelo por el lavado, el alto consumo de agua que conlleva y el hecho de que las muestras se deben procesar frescas, lo que impide almacenarlas por mucho tiempo antes de su lavado. A pesar de esto, esta técnica sigue siendo más conveniente a la hora de trabajar con raíces, y se recomienda realizar un diseño experimental tal que permita eliminar las desventajas mencionadas, como por ejemplo: (1) tomar sub-muestras aparte para los análisis de suelo, cuando sea necesario; (2) utilizar mecanismos de recirculación del agua; (3) optimizar el tiempo de procesamiento en relación a la cantidad de muestras que se es capaz de obtener en un solo viaje de campo.

Tabla 2: Comparación entre las técnicas utilizadas para la extracción de raíces.

Raíces (g . m ⁻²)				
Fisonomía	Profundidad (cm)	Técnica lavado	Técnica tamiz	Relación técnica tamiz : técnica lavado (%)
Pajonal grueso	0-5	114,2223	79,41	69,53
	5-15	79,1101	63,24	79,94
	15-30	26,5404	31,15	117,36
Pajonal fino	0-5	140,22	108,84	77,62
	5-15	173,27	150,78	87,02

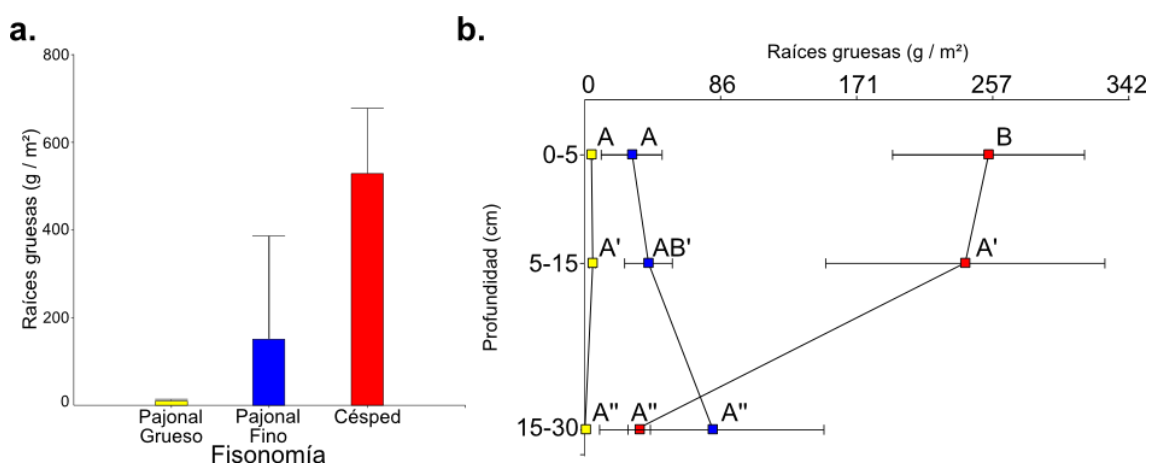
	15-30	201,29	69,90	34,73
Césped	0-5	690,66	309,23	44,77
	5-15	721,88	352,03	48,77
	15-30	161,05	95,95	59,58
	Promedio:			68,81

2. Biomasa total de raíces:

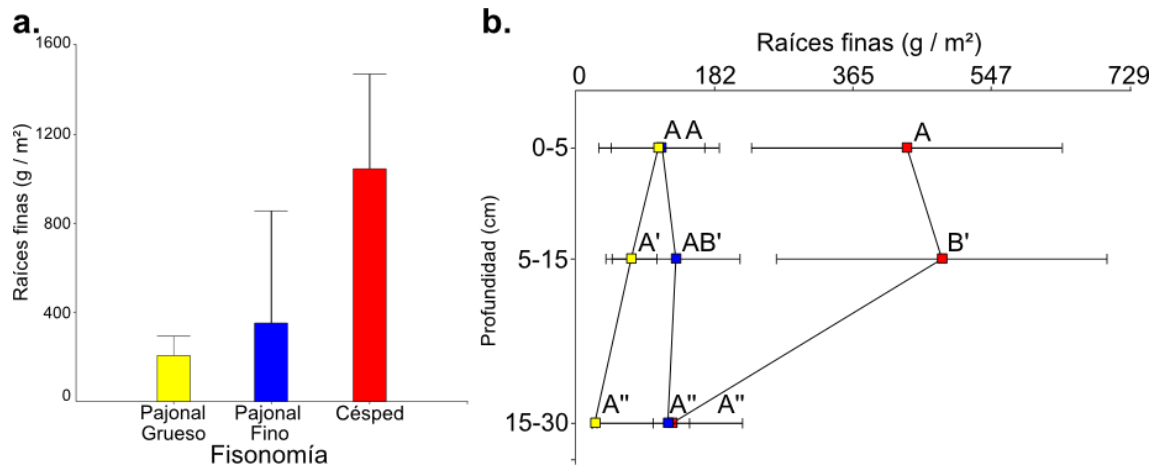


Apéndice 2: Biomasa de raíces totales ($g \cdot m^{-2}$). **a.** Biomasa de raíces totales por fisionomía de 0-30 cm. **b.** Biomasa de raíces totales por fisionomía y profundidad. Letras diferentes representan diferencias significativas y las barras, el error estándar. **Amarillo:** pajonales gruesos. **Azul:** pajonales finos. **Rojo:** céspedes.

3. Biomasa de raíces gruesas y finas:

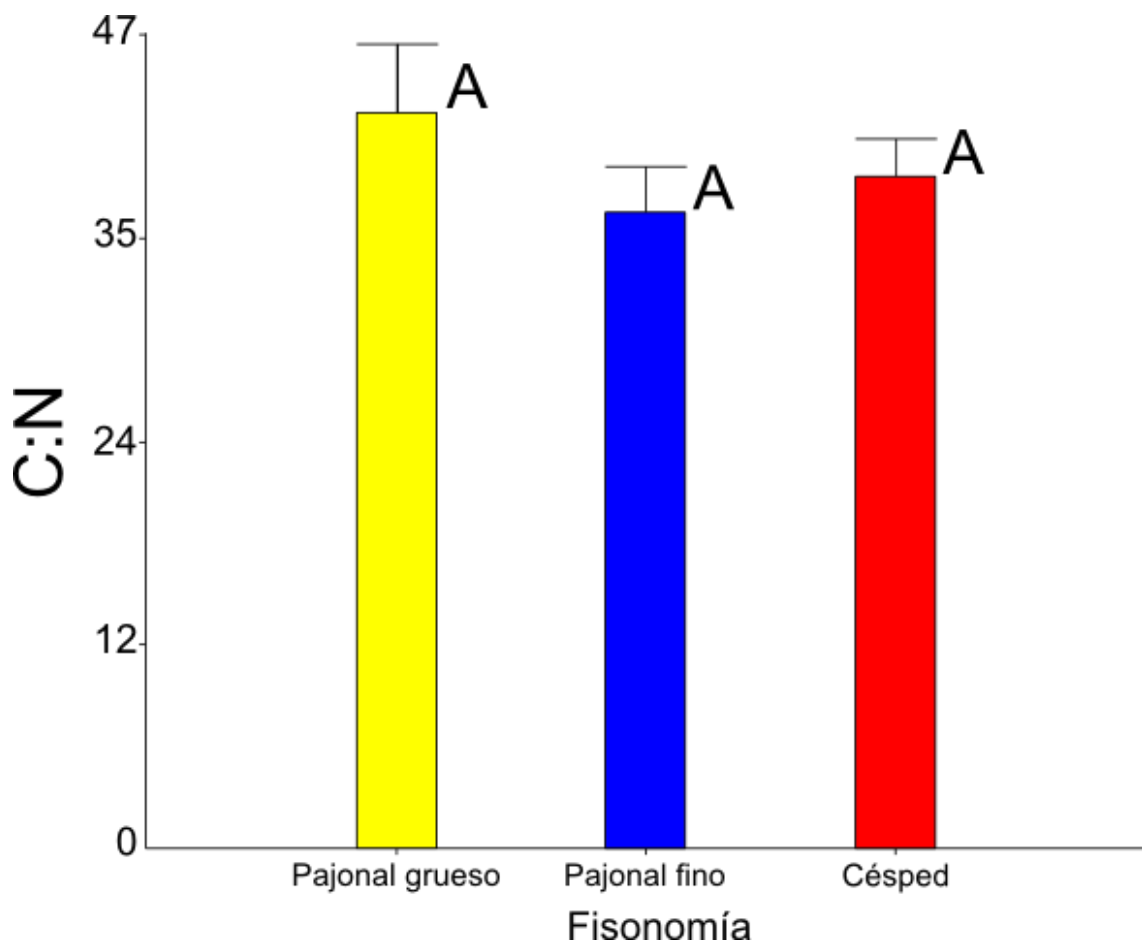


Apéndice 3.1: Biomasa de raíces gruesas ($g \cdot m^{-2}$). **a.** Biomasa de raíces gruesas por fisionomía de 0-30 cm. **b.** Biomasa de raíces gruesas por fisionomía y profundidad. Letras diferentes representan diferencias significativas y las barras, el error estándar. **Amarillo:** pajonales gruesos. **Azul:** pajonales finos. **Rojo:** céspedes.



Apéndice 3.2: Biomasa de raíces finas (g . m⁻²). **a.** Biomasa de raíces finas por fisionomía de 0-30 cm. **b.** Biomasa de raíces finas por fisionomía y profundidad. Letras diferentes representan diferencias significativas y las barras, el error estándar. **Amarillo:** pajonales gruesos. **Azul:** pajonales finos. **Rojo:** céspedes.

4. Relación C : N de raíces totales:



Apéndice 4: Diferencias en la relación C:N de raíces totales entre fisionomías. Letras iguales representan la ausencia de diferencias significativas y las barras, el error estándar.