

Editorial

Ecosistemas patagónicos¹

Martín Oesterheld, Martín R. Aguiar y José M. Paruelo

IFEVA, Departamento de Ecología, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Av. San Martín 4453, 1417 Buenos Aires, Argentina. E-mail: oesterheld@ifeva.edu.ar

Introducción

La Patagonia ha cautivado mágicamente a viajeros, aventureros, artistas... Este número especial de *Ecología Austral* muestra que también atrapó la curiosidad de numerosos científicos. Es probable que ninguna otra región argentina cuente con la atención y el cotidiano esfuerzo de tantos ecólogos. Cuando iniciamos la preparación de este volumen en febrero de 1998, a una invitación electrónica respondieron con entusiasmo los autores responsables de estos 17 trabajos. Ellos rápidamente involucraron a colaboradores e incluso compartieron entre sí la preparación de algunos trabajos. Así se conformó el grupo de 33 investigadores que ha trabajado para este volumen. Todos los autores responsables poseen posgrados en sus disciplinas, la mayoría de ellos de doctorado, y trabajan activamente en problemas ecológicos patagónicos con una perspectiva científica. Su origen institucional es diverso: universidades nacionales, extranjeras, institutos del CONICET y estaciones del INTA.

Los trabajos de síntesis son cada vez más útiles en un mundo que produce información en progresión geométrica. Para la ecología de Patagonia, ha habido varios trabajos importantes de revisión e integración de información sobre los principales tipos de ecosistemas: las estepas áridas y semiáridas (Soriano 1983, Ares et al. 1990), los bosques (Veblen et al. 1996) y los ecosistemas de agua dulce (de Paggi 1990, Modenutti et al. 1998a). Este número especial involucra a todos estos ecosistemas y tiene trabajos individuales que abarcan a más de uno de ellos. Han quedado fuera los ecosistemas costeros, que por su importancia ecológica y la cantidad y calidad de investigación que se realiza en ellos deberían haber sido incluidos. También es probable que algunos temas, personas y centros de investigación hayan quedado mucho más representados que otros debido a nuestros sesgos de formación y a nuestra incapacidad para manejar una empresa de mayor envergadura dentro de los breves plazos que nos imponían ciertas urgencias editoriales. Esperamos que aquellas omisiones o desbalances sean interpretados como un desafío y un estímulo para enviar futuras contribuciones a *Ecología Austral* y no como una exclusión permanente. Alentamos desde estas páginas a todos aquellos potenciales autores que puedan llenar estos vacíos a que envíen sus contribuciones.

Si bien algunos autores han trabajado en más de un artículo, en la mayoría de los casos cada autor no tuvo conocimiento del contenido del resto del volumen. Como editores, hemos hecho dos tareas con el fin de explotar potenciales interacciones entre trabajos. La primera fue incluir en cada trabajo referencias a los otros cuando correspondía. La segunda es lo que sigue de este prólogo, en donde intentamos presentar lo más saliente del volumen, prestamos especial atención a las relaciones entre trabajos y extraemos conclusiones de un orden superior al que podría surgir de una simple suma. Por eso, estimados lectores y lectoras, pueden abandonarnos aquí y zambullirse directamente en los trabajos individuales de este número especial, o quedarse un rato en las páginas que siguen y enterarse del conjunto.

1 Nota del Editor: Este trabajo, a diferencia del resto de los artículos, no fue sometido a arbitraje

La heterogeneidad es la clave

Describir la distribución y abundancia de los organismos y explicarla a partir de posibles relaciones entre ellos y los factores abióticos es central a la ecología desde sus inicios. En este número, hay diversos mapas de la biota y de los factores abióticos. León et al. (1998) presentan un nuevo mapa de la vegetación de toda la región, del Valle (1998) muestra uno de los suelos, Paruelo et al. (1998a) incluyen varios sobre el clima y, finalmente, Paruelo et al. (1998b) presentan un tipo de mapa menos usual, el de las "biozonas". El mapa de vegetación de León et al. no se ocupa de la región de bosques, pero Schlichter y Laclau (1998) incluyen un mapa detallado de su heterogeneidad.

La heterogeneidad climática de la Patagonia está fuertemente moldeada por dos grandes gradientes: uno oeste-este de precipitación decreciente, particularmente en el sector de la cordillera, y otro noreste-sudoeste de temperatura decreciente, fundamentalmente ligado a la latitud. Tanto los suelos como la vegetación están asociados a estos patrones climáticos generales, pero la correspondencia está muy lejos de ser perfecta. La heterogeneidad de suelos es muy vasta: ocho órdenes de clasificación de suelos están muy bien representados y casi 20 subórdenes tienen suficiente importancia como para poder ser mapeados a escala regional. La vegetación incluye tres provincias fitogeográficas, una gran diversidad de tipos de vegetación (fisonomías) y una mayor diversidad aún de comunidades o asociaciones vegetales. Estas diferencias estructurales de la vegetación se reflejan parcialmente en el mapa de biozonas, el cual está basado en la percepción satelital de la cantidad y distribución estacional de radiación fotosintética absorbida por la vegetación.

Cualquiera que se tome el trabajo de mirar simultáneamente estas cuatro familias de mapas (clima, suelos, vegetación, biozonas) no podrá evitar la curiosidad tanto por las coincidencias como por las discrepancias. Hemos tenido la precaución de que la mayoría de estos mapas tengan una misma base digital compatible como para poder realizar matemáticamente en un futuro aquello que muchos de ustedes, lectores y lectoras, seguramente harán yendo de un mapa a otro o fotocopiándolos y pegándolos en una plancha de corcho en su oficina. ¿Por qué el distrito del Golfo tiene la misma vegetación y el mismo comportamiento fotosintético y está partido al medio por dos órdenes distintos de suelos? ¿Por qué una misma biozona se corresponde con distintas unidades de vegetación y viceversa? ¿El distinto grano de los mapas refleja algo real o resulta de la herramienta de estudio?

Suficiente por ahora con la heterogeneidad terrestre, pero ¿cuál es la heterogeneidad de los ecosistemas patagónicos de agua dulce? Existen tres grandes clases de ellos, distinguibles por su ubicación y origen (Modenutti et al. 1998b): los lagos andinos de origen glacial, los lagos extrandinos de las mesetas centrales originados por deflación o movimientos tectónicos, y los ríos y los lagos hechos por el hombre. Los lagos encierran a su vez una considerable heterogeneidad. La latitud y la altitud son sus controles abióticos más importantes, pero también la conductividad eléctrica es variable y puede afectar la distribución de algunos grupos de organismos. La heterogeneidad de los sistemas fluviales está fundamentalmente determinada por la posición a lo largo de su curso y tiene fuerte vinculación con la heterogeneidad de los ambientes terrestres. Así, las cabeceras y primeros tramos de la mayoría de los ríos patagónicos cruzan ambientes boscosos y, por lo tanto, están limitados por luz. Allí la organización trófica es mayoritariamente heterotrófica (la base está constituida por aportes de hojarasca del bosque). En cambio, cuando el curso ingresa a los ambientes de estepa, la luz deja de ser limitante y el aporte exógeno de materia orgánica se reduce, con lo cual la red trófica se hace más autotrófica.

La ignorancia en materia de heterogeneidad ecológica tiene dos manifestaciones extremas. Una lleva a creer que una región es toda igual, mientras que la otra induce a pensar que cada palmo de ecosistema es único e irrepetible. Ambos tipos de ignorancia tienen consecuencias prácticas perniciosas. El primero lleva a la confección de modelos conceptuales simplistas, el segundo a la idea de que no es posible elaborar ningún tipo de modelo conceptual con suficiente grado de generalidad. Sin modelos conceptuales o con modelos simplistas estaremos mal preparados a la hora

de tener que diseñar usos y manejos de ecosistemas. El trabajo científico de muchas décadas resumido en los trabajos citados nos pone en un muy valioso punto medio para la región patagónica: no es todo igual, pero tampoco es todo distinto y, como si eso fuera poco, empezamos además a entender por qué puede ser que las cosas sean de cierta manera. Todo el resto de los trabajos de este número especial están impregnados de este conocimiento de la heterogeneidad abiótica y biótica de la región. Es gracias a este conocimiento que cuando se habla de pastoreo, productividad, forestación, ciclo de nutrientes o invasiones biológicas no se habla ni de una región ni de un número difuso o incontable de situaciones.

¿Ya sabemos todo lo necesario sobre heterogeneidad de la Patagonia? En comparación con otros temas ecológicos, éste es uno de los que más desarrollado está, pero tiene un inmenso campo aún por explorar. La falta de uno o más estudios sobre distribución regional de animales terrestres en este número especial es lo primero que llama nuestra atención. ¿Como editores no supimos incluirlos o existe un vacío de conocimiento mayor en esos aspectos? Allí hay más de un guante para recoger. También queda mucho por hacer en materia de interacciones entre los distintos factores: ¿podemos lidiar con las diferencias de escala y de escuela y empezar a relacionar los distintos mapas como expresábamos más arriba?

La productividad primaria, el flujo de energía y la circulación de materiales

El flujo de energía y la circulación de materiales son los procesos básicos de los ecosistemas y, por lo tanto, han recibido un especial tratamiento en este número. La base del flujo de energía es la productividad primaria, la fijación de energía radiante del sol en tejidos vegetales. Afortunadamente, contamos desde hace unos años con herramientas poderosas para estimar la productividad primaria a partir de sensores que viajan a bordo de satélites. Estos sensores miden diferencialmente la reflectancia de la tierra en longitudes de onda para las cuales la vegetación tiene un espectro particular de absorción. Por lo tanto, son capaces de estimar la cantidad de energía radiante absorbida por ella. Puelo et al. (1998a, 1998b) utilizan esta herramienta para inferir la productividad primaria de toda la región con una resolución espacial de 64 km, una resolución temporal de 10 días y un período de datos de 10 años. Un nuevo mapa para superponer a los anteriores... ¿Es la productividad una función gradual de la precipitación media anual? ¿Cuál es el papel de los suelos o la fisonomía de la vegetación misma? ¿Cuándo es la máxima productividad de los distintos ecosistemas de la región? ¿Podemos detectar una “onda verde” que en algún tiempo sin alambros era seguida por herbívoros anualmente o que actualmente es copiada por pastores? ¿Cuán predecible es la productividad de un determinado año en distintos ecosistemas patagónicos? Las respuestas están todas implícitas o explícitas en estas páginas.

La productividad primaria está estrechamente asociada a la cantidad de precipitación media de un lugar. Su vegetación, moldeada lentamente por fuerzas evolutivas y sucesionales, representa una suerte de optimización de estrategias de vida con usos particulares del agua disponible y un resultado en materia de productividad anual. Pero el agua disponible depende a su vez de la forma de vida que ocupa el terreno. Para muchos pastos, el agua disponible es sólo la que proviene de la precipitación, mientras que para arbustos y árboles que pueden extender sus raíces con mucho mayor profundidad, el agua disponible puede incluir además a la que está en estratos subterráneos alimentados por otras fuentes. En la Patagonia, este tipo de agua abunda y Schlichter y Laclau (1998) sugieren que, mediante el subsidio de energía que representa la forestación de áreas marginales de bosques o áreas ecotonales entre los bosques y la estepa, la relación entre productividad y la precipitación cambia debido al uso que los árboles hacen de otras fuentes hídricas. Los datos que han recogido muestran que la productividad de esas forestaciones es mayor que la de sistemas herbáceos con precipitación equivalente.

La productividad primaria es la base de la red trófica de los ecosistemas autótrofos y por ello tiene importantes ramificaciones en los otros niveles tróficos. Por ejemplo, la biomasa de herbívoros aumenta exponencialmente con la productividad primaria. Golluscio et al. (1998) muestran algo que

se había observado para escala mundial (Oesterheld et al 1992), esto es que la proporción de productividad que es consumida por el ganado en distintos ecosistemas patagónicos es mayor cuanto mayor es la productividad: en los mallines y las estepas y pastizales del oeste la vía energética hacia los herbívoros es mucho más importante que en los sistemas más áridos y arbustivos.

La energía fluye dentro del ecosistema gracias a estructuras y procesos parciales basados en elementos minerales que circulan entre los organismos, el suelo y la atmósfera. C, N, P y muchos otros elementos están íntimamente ligados a la fijación y transferencia de energía. Mazzarino et al. (1998) muestran que las grandes variaciones regionales que tratamos en la sección anterior están acompañadas también por grandes diferencias en el ciclo de los nutrientes. La estequiometría de la biomasa, es decir la cantidad relativa de C, N y otros nutrientes en los tejidos vegetales afecta su valor como alimento para herbívoros y como sustrato para descomponedores. Por ejemplo, altas relaciones C:N determinan una alta disponibilidad de energía pero una baja posibilidad de asimilarla y transformarla en tejidos y procesos. Las variaciones de la relación C:N en tejidos vegetales vivos y muertos entre y dentro de los distintos ecosistemas patagónicos son importantes. Los bosques tienen hojas y hojarasca con una relación C:N mayor que las estepas arbustivas y gramíneas. Estos tejidos, más recalcitrantes, con mayor contenido de lignina, tienen una menor velocidad de descomposición y una menor tasa de mineralización potencial de N. Dentro de los bosques, también hay importantes diferencias: los perennifolios tienen mayor relación C:N que los caducifolios. Los bosques tienen además una mayor capacidad de retrasar el N desde las hojas senescentes hacia los sitios de activo crecimiento que los arbustos de la estepa, lo cual los hace más conservadores en el uso de un nutriente crucial. Dentro de la estepa, los pastos tienen mayor C:N que los arbustos; por lo tanto, su velocidad potencial de descomposición es menor.

Esta estequiometría es también crucial en la organización trófica de los lagos andinos (Balseiro y Modenutti 1998). En estos lagos, de una bajísima concentración de nutrientes, el flujo de la energía está estrechamente asociado a los mecanismos de recirculación de elementos como el N y el P. Los productores son fundamentalmente fitoplancton de tamaño celular muy pequeño, pero los pequeños herbívoros que se alimentan de ellos favorecen el reciclado de nutrientes y aumentan la disponibilidad de P, lo cual tiende a alterar el balance competitivo entre las pequeñas algas y ciertas diatomeas de mayor tamaño que se hacen dominantes. La composición estequiométrica del zooplancton herbívoro es, a su vez, variada, por lo que las proporciones de N o P excretado y asimilado por distintas especies son también diversas. Del mismo modo, lo es su efecto sobre el reciclado y sobre las limitaciones nutricionales del fitoplancton. Agreguemos, entonces, un nivel trófico más: los depredadores del zooplancton tienen, a su vez, sus preferencias por distintos grupos de especies, con lo cual pueden modificar no sólo su composición sino también el ciclo de nutrientes en toda la red trófica.

Los patrones de relaciones estequiométricas descritas por Balseiro y Modenutti (1998) y la importancia de las relaciones C:N señalada por Mazzarino et al. (1998) son coincidentes con un creciente cuerpo de literatura que día a día revela más vinculaciones entre la calidad de los tejidos vegetales y los herbívoros, sus depredadores y los consumidores. Estas vinculaciones no sólo afectan específicamente al ciclo de los materiales, sino que tienen numerosas consecuencias sobre procesos no tan obviamente relacionados como, por ejemplo, el régimen de disturbios.

El pastoreo

A la heterogeneidad más o menos natural descripta por los mapas ya mencionados se le agrega la generada por el pastoreo ovino. Dentro de cada unidad de vegetación o de suelo existen variantes introducidas por el pastoreo. Ahora bien, si la Patagonia contiene una diversidad de ecosistemas y estos son, a su vez, modificados por el pastoreo, sería útil saber si ese efecto es similar o distinto en los diferentes ecosistemas. ¿Serán, por ejemplo, los pastizales del oeste subandino más o menos afectados que los arbustales del centro? Para esta pregunta tenemos algo de teoría (Lauenroth 1998). Lauenroth discute un modelo muy simple, propuesto por Milchunas, Sala y él mismo hace 10 años:

los efectos del pastoreo sobre las comunidades de pastizal serán mayores cuanto mayor sea la productividad (precipitación) del lugar y cuanto menor importancia haya tenido el pastoreo en su historia evolutiva. La relación del efecto del pastoreo con la productividad del lugar se basa, por un lado, en que a mayor productividad mayor competencia por luz y mayor presión evolutiva por rasgos que confieren cierta vulnerabilidad al pastoreo. Por otro lado, los ambientes de baja productividad tienen condiciones de aridez que seleccionan rasgos que confieren cierta resistencia al pastoreo. La relación con la historia evolutiva del pastoreo es más obvia: para un dado nivel de productividad, una mayor importancia de los herbívoros como fuerza de selección habrá generado especies nativas más resistentes al pastoreo.

No sabemos, dentro de Patagonia, si los distintos sistemas evolucionaron con historia evolutiva de pastoreo distinta, pero sí que hay tremendas variaciones en productividad dentro de sus estepas. Y en ese aspecto, la teoría funciona bien: el pastoreo afecta mucho más notablemente a las estepas y pastizales patagónicos cuánto más húmedos y productivos son (Bertiller y Bisigato 1998, Aguiar y Sala 1998). En pastizales relativamente húmedos, el pastoreo genera secuencias de cambio que involucran no sólo el reemplazo de unas especies por otras sino la desaparición y aparición de formas vida (grupos funcionales) completos. En cambio, en las estepas centrales, mucho más áridas, sólo se producen cambios de especies dentro de la misma forra de vida. Estos patrones coinciden con la teoría (Lauenroth 1998). Sin embargo, cabe preguntarse si las razones para esta coincidencia son los mecanismos propuestos de competencia y fuerzas evolutivas o se debería incluir también la observación de que los sistemas más productivos sufren, en realidad, un mayor nivel de herbivoría (Golluscio 1998). Independientemente del mecanismo responsable, los patrones revelados por Bertiller y Bisigato (1998) y Aguiar y Sala (1998) adquieren aún mayor importancia por ser un poco contrarios a nuestra intuición, que lleva por lo general a pensar que algo "malo" (el pastoreo) tendrá peor efecto sobre algo que está "peor" (los sistemas más áridos). Los efectos del pastoreo sobre las estepas patagónicas coinciden, además, con otro modelo teórico más o menos reciente y bastante menos intuitivo que su antecesor: el modelo de estados y transiciones que sugiere que los cambios introducidos por el pastoreo sobre la vegetación no son necesariamente graduales ni reversibles, algo con obvias connotaciones prácticas (Bertiller y Bisigato 1998).

La Patagonia ha sido desafiada por el pastoreo de animales domésticos por más de 100 años, pero ¿está preparada para soportarlo? Lauenroth (1998) cuestiona anteriores afirmaciones que ponían a los pastizales y arbustales patagónicos entre los ecosistemas parcialmente sensibles al pastoreo por tener una historia evolutiva poco moldeada por grandes herbívoros. Sus observaciones sobre la abundancia de aparentes defensas morfológicas antiherbívoro (espinas) entre los arbustos y las posibilidades de los guanacos de aprovechar forrajes de alta relación C:N como los descritos por Mazarino et al. (1998) lo llevan a postular que, además de la aridez y baja productividad, una prolongada historia evolutiva con guanacos antes de la colonización europea puede haber sido responsable de la aparente resistencia de las estepas patagónicas al pastoreo.

Hablábamos hace un tiempo de guantes disponibles para ser levantados, de desafíos intelectuales para ser aceptados. Los efectos del pastoreo sobre los ecosistemas patagónicos los presenta en abundancia. Aún sabemos poco, mucho de lo que pensamos deriva de inferencias sobre patrones observados en la vegetación y suelos. Algunas preguntas necesitan ser respondidas. El pastoreo ¿genera más heterogeneidad en la vegetación o por el contrario homogeniza el sistema? ¿Cómo se vinculan las respuestas de las comunidades patagónicas con su historia evolutiva de pastoreo, con el clima, con el uso, con los propios herbívoros? Intuitivos simplistas abstenerse, teóricos imaginativos bienvenidos.

La Patagonia agremiada

Entre las comunidades y las poblaciones hay un nivel de organización intermedio, el de los gremios o grupos funcionales: conjuntos de especies que usan de la misma manera ciertos recursos o que responden de manera similar a ciertas perturbaciones. Son entidades de definición difusa, muy

ligada al observador, pero muy útiles para comprender procesos del ecosistema con suficiente detalle sin perderse en la gran diversidad de sus entidades taxonómicas. Un manejo de ecosistemas patagónicos ha sido descompuesto en estos grupos y estudiado con cierto detalle con propósitos muy diversos. El factor común aquí es el de las interacciones entre especies y grupos de especies.

Una trama de pastos y arbustos domina la vegetación del Distrito Occidental patagónico (Aguiar y Sala 1998). Los pastos utilizan agua superficial de corto tiempo de residencia, mientras que los arbustos utilizan agua más profunda, menos ligada a las fluctuaciones de las precipitaciones. Los pastos utilizan parte del agua que podrían utilizar los arbustos (la interceptan), pero los arbustos no afectan la capacidad de absorción de los pastos. Sin embargo, esta competencia asimétrica no es la única interacción entre estos dos grupos funcionales. Los arbustos producen alteraciones microclimáticas, fundamentalmente ligadas al viento, que afectan la probabilidad de establecimiento de los pastos. Estos se establecen con mayor frecuencia en el ambiente más reparado de la vecindad de los arbustos hasta que forman anillos de pastos de tal densidad que la competencia dentro del gremio de los pastos detiene o disminuye subsecuentes cohortes de pastos. Cuando un arbusto muere, su efecto protector desaparece, por lo que el anillo se fragmenta. La interacción entre estos dos gremios genera entonces una estructura en parches de dos módulos: uno formado por el arbusto y su anillo de pastos y otro formado por pastos esparcidos. La secuencia de eventos generados por la instalación, el crecimiento y la muerte del arbusto es en realidad una sucesión cíclica inferida a partir de la observación de un patrón espacial y la verificación experimental de algunos de los mecanismos propuestos. La diferente composición de los tejidos de pastos y arbustos y el efecto de los arbustos sobre la deflación y acumulación de material fino del suelo genera a su vez un patrón espacial de parches de fertilidad muy común en ambientes semiáridos (Aguiar y Sala 1998, Mazzarino et al. 1998). La alteración de la proporción de pastos y arbustos por el pastoreo afectaría sensiblemente tanto la estructura de parches en sí como las tasas de producción y mineralización de la materia orgánica a nivel del ecosistema completo.

Dentro del gremio de los pastos y cuando el interés se centra en las interacciones con herbívoros, suele diferenciarse entre especies de acuerdo con la preferencia de los animales. Así, se habla de especies palatables y no palatables (Aguiar y Sala 1998). También en este número encontraremos que la preferencia de los animales está asociada al grado de mesofitismo de las especies (Golluscio et al. 1998), lo que nos devuelve a Lauenroth (1998): las plantas de ambientes más húmedos suelen poseer tejidos foliares con menor relación C:N, lo que las hace más palatables y más vulnerables al pastoreo. Si bien dentro de una comunidad la precipitación no cambia, algunas especies pueden explotar el agua de manera diferente y se puede encontrar entonces que dentro de una comunidad haya especies más o menos mesolíticas, más o menos palatables.

Las diferencias fenológicas entre pastos y arbustos determinan que en las estepas gramino-arbustivas del Distrito Occidental de la Patagonia no haya una estación de reposo definida como la que suele haber en muchos otros sistemas áridos o semiáridos del mundo (Paruelo et al. 1998b, Aguilar y Sala 1998). Esta complementación entre dos gremios de plantas puede ser la razón por la que otro gremio, el de los granívoros, esté escasamente representado en Patagonia (Folgarait et al. 1998). Después de analizar una gran gama de variables en diversos ecosistemas áridos del mundo, Folgarait et al. identificaron a la amplitud térmica anual, la diferencia entre la máxima y mínima temperatura de un año, como la variable que mejor explicaba las variaciones en granivoría. Los ecosistemas como la estepa patagónica, que por su influencia oceánica tienen baja amplitud térmica, poseen menores niveles de granivoría que ecosistemas del hemisferio norte, mucho más continentales y con alta amplitud térmica. Las semillas son el único recurso que podría almacenarse durante períodos prolongados en ambientes con estación de reposo de la vegetación y, por lo tanto, la granivoría sería una estrategia viable durante ese período.

Una de las características más llamativas de los bosques andino patagónicos es la alta proporción de géneros y especies de plantas que dependen de animales para la polinización de sus flores y la dispersión de sus semillas (Aizen y Ezcurra 1998). Esta proporción es muy superior a la de otros sistemas templados comparables, se parece más bien a la de sistemas subtropicales y tropicales, y contrasta con la relativa pobreza de su fauna. La importancia de polinizadores y dispersores en este ecosistema parece tener varias explicaciones. Por un lado, muchos taxa vegetales

tienen lazos filogenéticos con taxa de origen neotropical o de la vieja Gondwana. Por otro lado, algunas adaptaciones a la interacción con mutualistas parece haber evolucionado in situ, cuando las condiciones eran menos frías. Sin embargo, no hay nada que sugiera que la dependencia de los mutualismos sea un carácter anacrónico, ya que las especies que tienen esta dependencia no parecen tener una distribución más restringida que las que no la poseen. Aizen y Ezcurra (1998) sugieren que la fauna es pobre en especies pero es suficientemente abundante y predecible como para que las plantas que de ella dependen sean exitosas. Sin embargo, potenciales alteraciones del hábitat por el hombre pueden cambiar rápidamente esta situación y provocar un gran efecto cascada sobre las plantas.

¿Qué tienen en común la hormiga cortadora *Acromyrmex lobicomis*, la avispa *Sirex noctilio*, la avispa chaqueta amarilla *Vespa germanica* y el abejorro europeo *Bombus ruderatus*? Para el taxónomo ilustrado serán un curioso arreglo de himenópteros, pero para Farji-Brener y Corley (1998) son cuatro casos de exitosas invasiones biológicas en la Patagonia que merecen ser estudiados para entender qué hace a una especie invasora o a una comunidad invasible. De comparaciones y especulaciones surge que las cuatro especies tienen amplia distribución en su lugar de origen y responden plásticamente a variaciones ambientales. Por el lado de la comunidad invasible, la ausencia de depredadores, la similitud climática entre el lugar de origen y el invadido y los disturbios antrópicos son cruciales. La necesidad de la liberación de recursos y el desplazamiento de competidores nativos que acompaña a estas invasiones sugiere que las comunidades de himenópteros nativos están saturadas de especies.

El manejo de los ecosistemas patagónicos

En este número especial hay tres trabajos sobre manejo de ecosistemas que abordan grandes problemas: el aprovechamiento por parte de los herbívoros domésticos (Golluscio et al. 1998), el reemplazo de la vegetación por bosques plantados (Schlichter y Laclau 1998) y la utilización y el cultivo de especies nativas y exóticas con fines industriales (Ravetta y Soriano 1998). Ya hemos discutido lo que sabemos e ignoramos sobre los efectos del pastoreo (Bertiller y Bisigato 1998, Aguiar y Sala 1998). ¿Qué sabemos que nos permita conducir el pastoreo con el fin de obtener determinados resultados de producción, conservación o restauración? ¿Qué aspectos del manejo del pastoreo son críticos? Golluscio et al. (1998) ponen a consideración tres aspectos esenciales del manejo del pastoreo que en su estado actual conducirían al deterioro de los ecosistemas y de su capacidad de generar bienes económicos: los errores de estimación de la capacidad de carga de los ecosistemas, la distribución de las unidades de manejo (potreros o cuadros) disociada de la distribución espacial de los ambientes, y la presencia continua de los animales. La evidencia que brinda apoyo a esta propuesta está discutida en el trabajo y no es ni inexistente ni abrumadora, pero la gravedad del problema ha precipitado el diseño y aplicación de paquetes de tecnología basados en el supuesto de que estos tres factores son críticos. ¿Cuál es la base teórica y empírica de cada uno de estos paquetes? ¿Cuáles son sus diferencias y similitudes? ¿Qué dificultades hay en la adopción de distintas tecnologías? ¿Qué necesitamos saber para mejorarlas? Parecería que estamos por el buen camino ya que los tres problemas identificados por Golluscio et al. (1998) son fácilmente identificables como temas de estudio centrales en este número especial: nuestra ignorancia o conocimiento sobre la heterogeneidad espacial a distintas escalas, los patrones espaciales y temporales de la base del flujo de energía, su transformación a lo largo de la cadena trófica, las relaciones entre especies de distintos gremios afectará nuestra capacidad para determinar los factores críticos del pastoreo y para diseñar tecnologías para su manejo.

Un uso drástico, pero muy común de los ecosistemas es su reemplazo. Se puede argumentar que una estepa patagónica con ovinos es un ecosistema nuevo, pero pocos dudarán que este "reemplazo" es menor cuando se lo compara con la instalación de un bosque de pino donde había un pastizal. Schlichter y Laclau (1998) analizan esta práctica cada vez más común en una franja de bosque y de ecotono estepa-bosque de la Patagonia. Este es otro tema en el que la implementación tecnológica va mucho más rápido que la generación de información de base que la pueda apoyar, desacreditar o modificar. ¿Cómo afecta esta práctica a la productividad, la biodiversidad o el ciclo de

nutrientes? ¿Cómo interaccionarán estos nuevos ecosistemas con sus vecinos nativos? ¿Cómo se modificará el régimen de disturbios, particularmente el del fuego? A veces la ciencia colabora con el aporte de información que responde con rigor a nuestras preguntas. Pero en otros casos, un análisis científico de un problema es valioso por la manera en que identifica a las preguntas importantes para las cuales no tenemos respuesta. El trabajo de Schlichter y Laclau (1998) es una interesante y desafiante combinación de ambas cosas y deja planteados interrogantes que podrían dar lugar a docenas de proyectos de investigación cruciales.

¿El reemplazo de ecosistemas debe restringirse a la franja más húmeda de la Patagonia o también es posible en zonas más definitivamente áridas? Ravetta y Soriano (1998) reúnen evidencias sobre las posibilidades de utilización de especies nativas y exóticas como cultivos industriales. Las especies candidatas no son precisamente aquellas que puedan ser cultivadas con más éxito y menos costo en ambientes más húmedos, sino las que de alguna manera tienen una ventaja comparativa en ambientes áridos y semiáridos. Así, Ravetta y Soriano (1998) prestan especial atención a aquellas especies cuyo índice de cosecha es de alguna manera estimulado por las condiciones de aridez y de relativamente baja temperatura de la Patagonia. Resulta curioso señalar una relación estrecha entre dos trabajos relativamente distantes de este número especial, ya que los productos esenciales que Ravetta y Soriano (1998) buscan entre las plantas patagónicas pueden haber tenido un origen evolutivo en la presión de selección impuesta por los grandes herbívoros (¿guanacos?, Lauenroth 1998) o simplemente en un particular balance de carbono impuesto por las condiciones de aridez. Sea cual fuera el origen, las condiciones templado-frías de la Patagonia representan un duro desafío para los nuevos cultivos.

Epílogo

Finalmente, queremos salir del curso que traíamos y dirigir la atención de nuestros lectores hacia uno de los coautores de este número especial. Alberto Soriano murió en octubre de 1998 a los 78 años de edad. Ya estaba enfermo cuando recibió con entusiasmo nuestra invitación a escribir un trabajo para este número sobre la historia de la investigación ecológica en la Patagonia. Pero nos cambió el tema. Prefirió analizar las distintas formas en que la Patagonia había sido “dibujada” en mapas mundiales o continentales de vegetación. Obviamente quería seguir haciendo ecología en lugar de historia. Durante toda su convalecencia no interrumpió su trabajo académico, pero no llegó a escribir este artículo en particular.

Soriano fue, mediante interacciones directas e indirectas, el maestro en ecología y en otras cosas de muchos de los que trabajamos para este volumen sobre Patagonia. El vio antes que nosotros que la heterogeneidad era la clave. Y a mediados de siglo dibujó los mapas de vegetación de la Patagonia con tres o cuatro trazos suaves. Y nos enseñó a hacerlo. El supo también muy temprano que la productividad primaria era la base del flujo de energía y que necesitábamos conocerla. Y lideró durante los '70 los primeros pasos hacia las determinaciones de productividad primaria neta aérea de Patagonia y otros ecosistemas de pastizal en el marco del Programa Biológico Internacional (IBP). Y nos enseñó a hacerlo. Desde el principio, se dio cuenta de la importancia del pastoreo ovino. Y construyó y estudió las primeras clausuras con fines científicos en la región en 1954. Y nos enseñó a hacerlo. Veinte años antes de probarlo experimentalmente, describió la particular relación entre los gremios de pastos y arbustos en el Distrito Occidental y el posible proceso de sucesión cíclica que resulta de ella. Y nos enseñó a hacerlo. Finalmente, desde sus primeros trabajos botánicos y ecológicos sobre la región extrajo consecuencias sobre el manejo de los campos. Y lideró las investigaciones sobre el deterioro de las estepas patagónicas y consideró su reemplazo por otras especies nativas o exóticas. Y nos enseñó a hacerlo.

Soriano fue una de esas personas que marcan una gran diferencia en mucha gente y en muchas cosas importantes. Como científicos, no podemos evitar hacer mentalmente el “experimento” de imaginar el mundo sin él. Y preguntarnos asombrados ante los resultados ¿qué habría sido de

nosotros?, ¿qué de la ecología de la Argentina?, ¿qué tendrías en este momento en tus manos, querido lector, querida lectora?

Agradecimientos. Agradecemos a los autores de los trabajos por haber respondido con entusiasmo y creatividad a nuestro pedido. A los revisores de los manuscritos, que en ningún caso fueron autores de este volumen, por haber proporcionado valiosos y constructivos comentarios. Y a María Semmartin por la colaboración permanente e ingeniosa en todos los pasos de esta empresa.

Bibliografía

- Aguiar, M.R. y O.E. Sala. 1998. Interactions among grasses, shrubs, and herbivores in Patagonian grass-shrub steppes. *Ecología Austral* 8:201-210.
- Aizen, M.A. y C. Ezcurra. 1998. High incidence of plant-animal mutualisms in the woody flora of the temperate forest of southern South America: biogeographical origin and present ecological significance. *Ecología Austral* 8:217-236.
- Ares, J., A.M. Beeskow, M.B. Bertiller, C.M. Rostagno, M.P. Irisarri, J. Anchorena, G.E. Defossé y C.A. Meroni. 1990. Structural and dynamic characteristics of overgrazed lands of Northern Patagonia, Argentina. Pp. 149-175. In: Bremeyer, A. (ed.). *Managed Grasslands: Regional Studies*, Elsevier Science Publishers. Amsterdam.
- Balseiro, E. y B.E. Modenutti. 1998. Pelagic communities and ecosystem processes in Andean Patagonian lakes. *Ecología Austral* 8:183-189.
- Bertiller, M.B. y A. Bisigato. 1998. Vegetation dynamics under grazing disturbance. The state-and-transition model for the Patagonian steppes. *Ecología Austral* 8:191-199.
- del Valle, H.F. 1998. Patagonian soils: a regional synthesis. *Ecología Austral* 8:103-123.
- de Paggi, S. 1990. Ecological and biogeographical remarks on the rotifer fauna of Argentina. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 23:297-311.
- Farji-Brener, A.G. y J.C. Corley. 1998. Successful invasions of hymenopteran insects into NW Patagonia. *Ecología Austral* 8:237-249.
- Folgarait, P.J., J.A. Monjeau y M. Kittlein. 1998. Solving the enigma of granivory rates in Patagonia and throughout other deserts of the world: is thermal range the explanation? *Ecología Austral* 8:251-263.
- Golluscio, R.A., V.A. Deregis y J.M. Paruelo. 1998. Sustainability and range management in the Patagonian steppes. *Ecología Austral* 8:265-284.
- Lauenroth, W.K. 1998. Guanacos, spiny shrubs and the evolutionary history of grazing in the Patagonian steppe. *Ecología Austral* 8:211-215.
- León, R.J.C., D. Bran, M. Collantes, J.M. Paruelo y Alberto Soriano. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8:125-144.
- Mazzarino, M.J., M.B. Bertiller, T. Schlichter y M. Gobbi. 1998. Nutrient cycling in Patagonian Ecosystems. *Ecología Austral* 8:167-181.
- Milchunas, D.G., O.E. Sala y W.K. Lauenroth. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132:87-106.
- Modenutti, B.E., E.G. Balseiro, C.P. Queimaliños, D. Añón Suárez, M.C. Diéguez y R.J. Albariño. 1998x. Structure and dynamics of food web in Andean lakes. *Lakes and Reservoirs, Research and Management* 3:176-186
- Modenutti, B.E., E.G. Balseiro, M.C. Diéguez, C.P. Queimaliños y R.J. Albariño. 1998b. Heterogeneity of fresh-water patagonian ecosystems. *Ecología Austral* 8:155-165.
- Oosterheld, M., O.E. Sala and S.J. McNaughton. 1992. Effect of animal husbandry on herbivore-carrying capacity at a regional scale. *Nature* 356:234-235.
- Paruelo, J.M., A.B. Beltrán, E.G. Jobbágy, O.E. Sala y R.A. Golluscio. 1998x. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* 8:85-101.
- Paruelo, J.M., E.G. Jobbágy y O.E. Sala. 1998b. Biozones of Patagonia (Argentina). *Ecología Austral* 8:145-153.
- Ravetta, D.A. y A. Soriano. 1998. Alternatives for the development of new industrial crops for Patagonia. *Ecología Austral* 8:297-307.

- Schlichter, T. y P. Laclau . 1998. Ecotono estepa-bosque y plantaciones forestales en la Patagonia norte. *Ecología Austral* 8:285-296.
- Soriano, A. 1983. Deserts and semi-deserts of Patagonia. Pp. 423-459 In: West, N.E. (ed.). *Temperate Deserts and Semi-Deserts*, Elsevier. Amsterdam.
- Veblen, T.T., C. Donoso, T. Kitzberger y A.J. Rebertus. 1996. Ecology of southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. Pp. 293-353. In: Veblen, T.T., R.S. Hill and J. Read (eds.). *The Ecology and Biogeography of Nothofagus forests*. Yale Univ. Press, New Haven.