

Respuesta asincrónica de la productividad primaria neta aérea a las precipitaciones en dos estepas arbustivas en la Puna Seca del noroeste argentino

MARIANA QUIROGA MENDIOLA^{1,3,✉}; ANDRÉS TÁLAMO^{2,4,7}; JUAN A. QUIROGA ROGER^{1,5}
& EDUARDO J. OCHNER⁶

¹IPAF NOA-Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). ²Instituto de Bio y Geociencias del NOA (IBIGEO), UNSa-CONICET. ³Asignatura Botánica, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta. ⁴Laboratorio de Ecología Aplicada a la Conservación (LEAC), Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta. ⁵Asignatura Administración de emprendimientos de la Agricultura Familiar, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Jujuy. ⁶EEA Abra Pampa - Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). ⁷Investigación Ambiental-Escuela de Negocios-UCASAL.

RESUMEN

1. La base productiva de las comunidades que habitan tierras secas suele ser la ganadería extensiva en pastizales naturales. Estos ambientes presentan una alta variabilidad climática que afecta la disponibilidad de forraje. En la Puna argentina se desconoce cómo la productividad primaria neta aérea (PPNA) responde a las precipitaciones cambiantes, y aún menos la importancia de los legados hídricos y productivos en su dinámica interanual.
2. A partir de una década de monitoreo en dos estepas arbustivas con composición vegetal distinta en la Puna Seca del Noroeste Argentino, evaluamos la productividad promedio, describimos su variación interanual asociada a las precipitaciones y analizamos la influencia de las lluvias actuales y pasadas, y la PPNA del año previo a la cosecha.
3. La PPNA de la estepa herbácea/arbustiva de relieve escarpado fue, en promedio, 751.84 kg MS.ha⁻¹.año⁻¹ (CV=67.66%). En la estepa arbustiva de planicie fue 480.65 kg MS.ha⁻¹.año⁻¹ (CV=40.27%). La primera respondió principalmente a las precipitaciones del año de cosecha de biomasa; la segunda, de las precipitaciones del año anterior a la cosecha. En ningún caso, la PPNA del año previo fue un predictor significativo en los modelos que consideraron las precipitaciones. Esto sugiere que para la estepa arbustiva de planicie, los legados hídricos son más relevantes que los de productividad.
4. Implicancias. Estos hallazgos evidencian la importancia de considerar la composición funcional de la vegetación y la lluvia caída en distintos períodos para predecir la disponibilidad de forraje en las estepas estudiadas. Se sugiere que estas herramientas de predicción, junto con los conocimientos locales, permitirían un uso más eficiente del pastizal. Los productores, extensionistas y decisores políticos podrían optimizar la planificación del manejo ganadero, contribuyendo a fortalecer la resiliencia del sistema pastoril frente al cambio climático.

[Palabras clave: biomasa, pastizales naturales, tierras áridas, Andes, variabilidad climática]

ABSTRACT. Asynchronous response of aboveground net primary productivity to rainfall in two shrub steppes of the Dry Puna in north-western Argentina

1. The productive base of communities inhabiting drylands is usually extensive livestock farming on natural grasslands. These environments are subject to high climatic variability, which affects forage availability. In the Argentine Puna, it is not known how aboveground net primary productivity (ANPP) responds to changing rainfall, and even less is known about the importance of water and productive legacies for its interannual dynamics.
2. Based on a decade of monitoring in two shrub steppes with different vegetation composition in the Dry Puna Region of north-western Argentina, we evaluated average productivity, described its interannual variation associated with rainfall and analysed the influence of current and past rain and the previous year's ANPP.
3. The ANPP of the herbaceous/shrubby steppe with steep relief was, on average, 751.84 kg DM.ha⁻¹.year⁻¹ (CV=67.66%). In the shrubby steppe of the plains was 480.65 kg DM.ha⁻¹.year⁻¹ (CV=40.27%). The former responded mainly to rainfall in the biomass harvest year; the latter, on rainfall in the year prior to harvest. In no case was the previous year's ANPP a significant predictor in the models that considered rainfall. This suggests that, for the lowland shrub steppe, water legacies are more relevant than productivity legacies.
4. Implications. These findings highlight the importance of considering the functional composition of vegetation and rainfall in different periods to predict forage availability in the studied steppes. It is suggested that these prediction tools, together with local knowledge, would enable more efficient use of grassland. Shepherds, extension workers and policy makers could optimise livestock management planning, helping to strengthen the resilience of the pastoral system in the face of climate change.

[Keywords: biomass, natural grasslands, drylands, Andes, climate variability]

Editor asociado: Alejandro Loydi

Recibido: 10 de Julio de 2025

✉ andrestalamo@gmail.com

Aceptado: 3 de Noviembre de 2025

INTRODUCCIÓN

En los pastizales de regiones áridas y semiáridas, la ganadería extensiva constituye una de las principales actividades productivas de los habitantes locales, tal como ocurre en la Puna argentina. La disponibilidad de forraje en estos ecosistemas puede variar de manera considerable entre años debido a la estacionalidad climática marcada y a la alta variabilidad interanual de las precipitaciones (Gaitán et al. 2021; Zhan et al. 2022). En este contexto, la productividad primaria neta aérea (PPNA) es un indicador clave de la cantidad de biomasa vegetal disponible como forraje para la ganadería extensiva. Por esto, monitorearla y comprender su dinámica pueden brindar herramientas para planificar mejor un manejo sustentable del pastoreo en estos ambientes áridos y semiáridos (Sandoval-Calderón et al. 2024).

La respuesta de la PPNA a las lluvias puede variar según la composición de las estepas; en particular, según la proporción de plantas herbáceas y arbustos (Bucci et al. 2011; Sala et al. 2012; Yan et al. 2015; Zhu et al. 2022). Los ecosistemas áridos, especialmente en zonas de montaña, presentan una gran heterogeneidad en la estructura y la composición de la vegetación, con sitios dominados casi exclusivamente por arbustos o por diferentes combinaciones y proporciones relativas de arbustos y especies herbáceas anuales o perennes en la comunidad. Estas diferencias en la composición de la vegetación pueden influir en la calidad y la cantidad del forraje disponible para el ganado (Osem et al. 2002; Domínguez-Gómez et al. 2013; Schaub et al. 2020). Las estepas arbustivas con mayor proporción de plantas herbáceas suelen proporcionar forraje altamente variable en el tiempo, ya que su respuesta puede ser muy estacional. Por su parte, las estepas dominadas por arbustos —con baja participación de herbáceas— pueden ofrecer recursos más estables en el tiempo (Sala et al. 2012; Yan et al. 2015; Zhu et al. 2022). Las especies herbáceas, con sus sistemas radicales más superficiales, tienden a aprovechar la humedad de las primeras capas del suelo y podrían ser más sensibles a pulsos de lluvia que las especies arbustivas con raíces profundas (Bucci et al. 2011), lo que permitiría prever la disponibilidad de forraje para el año en curso. En cambio, en sitios con dominancia de arbustos, la respuesta puede estar más vinculada a la acumulación de humedad en el perfil del suelo a lo largo del tiempo, lo que

hace que la disponibilidad de forraje dependa no solo de las precipitaciones recientes, sino también de las condiciones hídricas previas (Sala et al. 2012). Comprender entonces cómo varía la PPNA en sitios con diferente participación relativa de arbustos y herbáceas es crucial para evaluar la capacidad de carga del sistema y prever períodos de escasez de forraje.

Más allá de los pulsos de lluvia, la respuesta de la vegetación puede exhibir umbrales y retrasos ligados a la historia reciente del sistema. Esto puede generar dinámicas asincrónicas de la vegetación a lo largo de los años (Ogle and Reynolds 2004). En particular, en pastizales semiáridos se ha documentado que la producción del año previo captura esa 'memoria' del sistema y aumenta el poder predictivo de los modelos (Oesterheld et al. 2001). Revisiones y síntesis teóricas mostraron que los legados de la precipitación pueden modular la productividad por múltiples vías (Sala et al. 2012). Por ello, además de conocer cómo la PPNA puede depender de la precipitación del año en curso y la del año previo, también es necesario indagar la relación con la productividad del año anterior para probar explícitamente la presencia de legados.

En la Puna Seca del Noroeste Argentino, donde la ganadería extensiva depende solo de la vegetación natural como fuente de forraje, aún se desconoce cómo los ecosistemas con distinta dominancia de arbustos y herbáceas responden a la variabilidad de las precipitaciones. La escasez de información sobre estos patrones limita la posibilidad de anticipación a eventos climáticos extremos, como sequías prolongadas. Este hecho hace difícil tomar decisiones sobre el ajuste de la carga ganadera o el manejo de áreas de pastoreo, aun sabiendo que se vienen acentuando procesos de sequías extremas y tendencia al calentamiento progresivo del altiplano andino (Morales et al. 2018; Ministerio de Medio Ambiente 2022). En este contexto, el manejo pastoril en la Puna Seca, como ocurre con la comunidad de Cobres (provincia de Salta), se basa en mover estacionalmente los rebaños entre dos tipos contrastantes de estepas para aprovechar la oferta diferencial de forraje: el 'campo' (una estepa arbustiva rala de planicie) y el 'cerro' (estepa herbácea/arbustiva de relieves escarpados). Sin embargo, no existen estudios que cuantifiquen la variación interanual de la PPNA en estos dos ambientes de pastoreo con

diferentes tipos de estepas, ni su relación con las precipitaciones ni con la productividad previa, a pesar de que dicha información resulta clave para comprender la dinámica de la oferta forrajera y orientar el manejo sustentable del pastoreo en la región.

En este estudio se planteó como objetivo general analizar la dinámica de la PPNA en dos territorios de pastoreo (pertenecientes a dos tipos de estepas con distinta dominancia de herbáceas y arbustos) de la comunidad de Cobres, en la Puna Seca argentina, y su relación con la variabilidad climática y los efectos de legado interanual. Se propuso: 1) estimar la productividad promedio de la vegetación nativa en ambos territorios de pastoreo; 2) describir la variación interanual de la PPNA y de las precipitaciones a lo largo de más de una década de monitoreo, y 3) evaluar la relación entre la PPNA y las precipitaciones ocurridas tanto en la estación de crecimiento del año de la cosecha como en la del año previo, así como el posible efecto de legado representado por la PPNA del año previo, considerando las diferencias en dominancia de herbáceas y arbustivas encontradas entre ambos territorios de pastoreo. Se hipotetizó que: A) el territorio de pastoreo perteneciente a la estepa herbácea/arbustiva responderá principalmente a las precipitaciones del año en curso, mientras que el territorio de pastoreo perteneciente a la estepa arbustiva de planicie presentará una respuesta más estabilizada y dependiente de las lluvias del año anterior, y B) la PPNA del año anterior juega un rol importante en la determinación de la PPNA del año en curso.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El paraje Cobres se encuentra en el norte del departamento La Poma, provincia de Salta (23°39'1.2" S - 66°17'19.4" O; 3555 m s. n. m.) (Figura 1). La Comunidad Aborigen de Cobres cuenta con una superficie total de 159630 hectáreas (Res 307/2018, APN-INAI), Esta delimitación se realizó mediante un relevamiento técnico que abarca la ocupación actual, tradicional y pública del pueblo atacama en la zona. El área reconocida incluye los pueblos o parajes Cobres, Cerro Negro, Rangel, Matancillas y Esquina de Guardia.

En la actualidad, en el paraje Cobres viven 44 familias (comunicación personal Puesto de Salud 2022). De estas, cerca de la mitad son productoras ganaderas. La localidad cuenta con 942 llamas, 383 ovejas, 973 cabras y 60 vacas, lo que equivale a ~2397 equivalentes ovinos (EO). El territorio de pastoreo del paraje Cobres tiene una superficie de ~20000 ha, con una carga ganadera estimada de 0.2 EO/ha. La cantidad de familias y de ganado disminuyó de forma drástica a lo largo de la década de estudio: en sus inicios había 80 familias con ~7200 EO (carga ganadera 0.4 EO/ha).

El pastoreo es una práctica tradicional en la región. En este caso, se realiza moviendo las tropas entre dos sitios ecológicos reconocidos localmente como 'campo' y 'cerro', distantes entre sí 5 km. Las familias ganaderas utilizan entre 3 y 5 puestos ubicados en ambos sitios, siguiendo la oferta de agua y pastos,

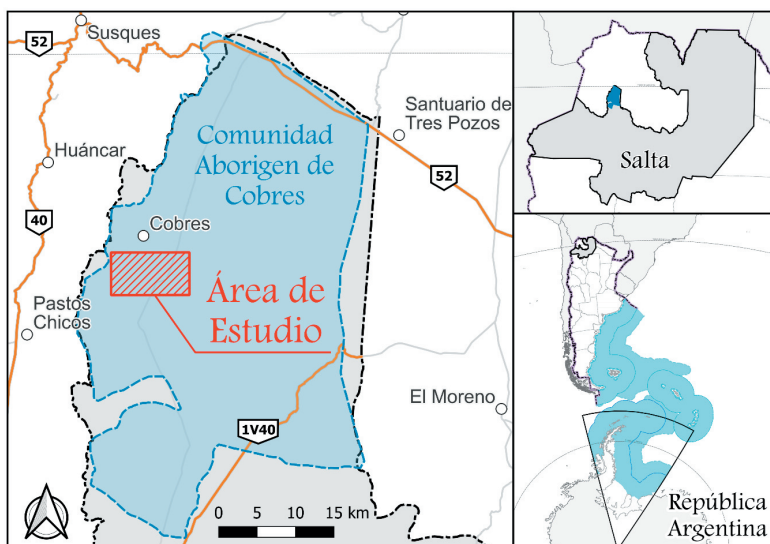


Figura 1. Mapa de ubicación del área de estudio situada al sur del paraje Cobres, departamento La Poma, Salta, Argentina.

Figure 1. Location map of the study area situated south of Cobres village, La Poma Department, Salta, Argentina.

aunque también considerando momentos del calendario ganadero, escolar y festivo de la comunidad. Las pastoras reconocen al 'cerro' como el sitio más productivo ("allá, el pasto es más engordador"), al que acuden cuando finaliza la estación lluviosa (marzo-abril); entre julio y agosto regresan al 'campo'. También indican que al final de la estación seca y fría, cuando ya las herbáceas de uno y otro sitio se secaron, aún se puede recurrir a las tolas que quedan en el 'campo'.

El sitio ecológico 'campo' es una estepa arbustiva de planicie ubicada a 3400 m s. n. m., en el perisalar al sur de Salinas Grandes, con escasa cobertura vegetal (~10%) sobre suelos arenosos y salinos pobres. La vegetación de esta estepa está dominada por arbustos (85% de la cobertura total) de varios géneros (e.g., *Chuquiraga atacamensis* [espina amarilla], *Fabiana patagónica* [tolilla], *Junellia seriphioides* y la gramínea *Sporobolus rigens*). También se observan algunos individuos aislados de churquis (*Strombocarpa ferox*). Esta estepa tiene una condición forrajera regular, según la estimación de condición propuesta de Huss et al. (1982), con 83% de plantas intermedias y 14% de plantas deseables o decrecientes. El sitio ecológico 'cerro' es una estepa herbáceo/arbustiva sobre relieves escarpados, ubicada a altitudes entre 3450 y 3700 m s. n. m., con afloramientos rocosos, pendientes pronunciadas, suelo arenoso franco y escasa materia orgánica. La cobertura media de la vegetación de esta estepa es 30%, y la misma está co-dominada por gramíneas (*Aristida adscensionis*, *Eragrostis nigricans* y *Bouteloua simplex*) y dicotiledóneas herbáceas (*Evolvulus arizonica*, *Portulaca* sp. y *Coursetia heterantha*) (que representan 57% de la cobertura total). Las especies arbustivas (llamadas localmente tolas) representan 40% de la cobertura total: *Baccharis boliviensis* (tola), *Fabiana patagónica* (tolilla), *Fabiana densa* (cara tola), *Junellia seriphioides* y *Ephedra multiflora* (pinco-pinco). En esta estepa herbáceo/arbustiva, la condición forrajera estimada es regular, con 80% de especies intermedias o poco deseables y 15% de especies deseables o decrecientes.

La precipitación media anual es 115 mm para la serie de años que va de 1949 a 1990 (Bianchi and Yañez 1992) y la temperatura media anual es 8.6 °C (Vorano and Vargas Gil 2002). Las lluvias en la región ocurren en verano, mientras que entre otoño y primavera se prolonga una estación muy seca y fría (Morales et al. 2018). Esto impone una escasez de recursos forrajeros durante temporadas

largas, que se agudiza a finales de invierno y comienzos de primavera.

Metodología

En primer lugar, se presentaron a la comunidad los objetivos del estudio mediante reuniones comunitarias, con el fin de solicitar el permiso para realizar muestreos de vegetación. Se realizaron entrevistas a informantes clave, visitas acompañadas a las familias ganaderas en casas, puestos y territorios de pastoreo, con el fin de obtener información sobre las prácticas de pastoreo, reconocer las características de los sitios ecológicos señalados por la comunidad, el 'cerro' y el 'campo', y la calidad forrajera de las plantas en ambos sitios. A lo largo de los años se siguieron realizando entrevistas y reuniones comunitarias, se hicieron devoluciones de resultados de avance y se realizó el chequeo de la información sobre las prácticas ganaderas. En los años 2022 y 2024 se efectuaron entrevistas en profundidad a informantes clave y productores con el fin de actualizar la información y las tendencias de la actividad ganadera.

En una segunda etapa, los muestreos se estratificaron en los dos sitios ecológicos utilizados para el pastoreo, definidos junto a los miembros de la comunidad y con su autorización: el 'cerro' (estepa herbácea/arbustiva en relieves escarpados) y el 'campo' (estepa arbustiva de planicie). Se seleccionaron los territorios de pastoreo de tres familias ganaderas que se desplazan anualmente entre ambos sitios, y en cada territorio se instalaron tres jaulas de exclusión de pastoreo de 1.20 m × 1.20 m para estimar la PPNA (Figura 2). Los puntos de instalación se eligieron al azar, procurando contar con al menos tres réplicas en los sitios de pastoreo de verano y de invierno. Las jaulas se colocaron en agosto de cada año —cuando la actividad fotosintética es mínima—, y luego de cada cosecha, se seleccionó un nuevo punto al azar en el mismo sitio ecológico, evitando repetir el cuadro utilizado el año anterior.

Entre 2011 y 2022 se realizó la cosecha directa de biomasa aérea al finalizar la temporada de crecimiento (fines de marzo-comienzos de abril). Se utilizó el método pico de biomasa verde como estimador confiable de la PPNA en ecosistemas con una clara estacionalidad en la captación de carbono (Pruel et al. 2004; Felton et al. 2019). Descartando los 10 cm al borde de la clausura, la vegetación ubicada dentro del cuadrado central de 1 m × 1 m fue cortada a 2 cm de altura sobre la superficie del

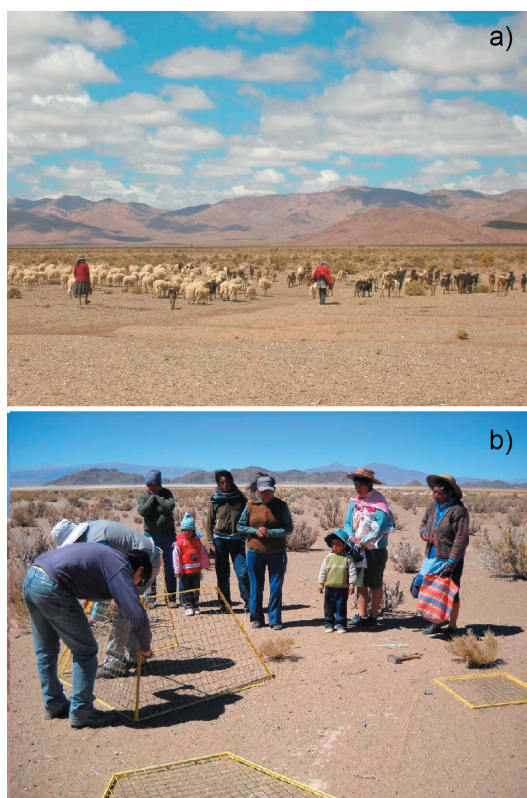


Figura 2. a) Pastoras en el suroeste de Salinas Grandes con una estepa arbustiva de fondo, puna de Salta, Departamento La Poma, Argentina. Fotografía Diego Molina 2011. b) Construcción de las clausuras de exclusión de pastoreo en la estepa arbustiva de planicie. Comunidad Aborigen de Cobres, departamento La Poma, provincia de Salta, Argentina. Fotografía Mariana Quiroga Mendiola 2014.

Figure 2. a) Shepherds in the southwest of Salinas Grandes with a shrub steppe in the background, Salta puna, La Poma Department, Argentina. Photograph Diego Molina 2011. b) Construction of the exclosures in the shrub-steppe plain. Aboriginal community of Cobres, La Poma Department, Salta Province, Argentina. Photograph Mariana Quiroga Mendiola 2014.

suelo cuando se trataba de especies herbáceas, y se recolectó el brote del año en el caso de las especies arbustivas (Milner and Hughes 1968; Defossé et al. 1991; Pezzani et al. 2017). El material se llevó a estufa a 70 °C durante 48 horas hasta alcanzar peso constante, para luego ser pesado en balanza de precisión.

Los datos de precipitación se obtuvieron de la Nueva Base de Datos de Precipitaciones Mensuales de la República Argentina (Gaitán and Biancari 2024), que es producto del reanálisis de información espacial y terrestre. Estos datos fueron ajustados localmente a partir de los registros de cuatro pluviómetros cercanos (Bianchi et al. 2005), seleccionados por la alta correlación entre sí ($r > 0.8$). Para cada pluviómetro se calculó un factor de corrección

mediante la técnica de escalamiento lineal (Fang et al. 2015). Finalmente, estos factores de corrección se interpolaron espacialmente al sitio de estudio con el método de ponderación del inverso de la distancia al cuadrado (IDW, por sus siglas en inglés: inverse distance weighting). Luego, se analizó la relación entre la precipitación acumulada durante el período de crecimiento de la vegetación (octubre a marzo; 98% del agua caída) (Felton et al. 2019) y la PPNA en ambos sitios ecológicos.

Análisis de datos

Para cada tipo de estepa se promediaron los valores de PPNA de las cosechas realizadas cada año en las tres clausuras. Con esos valores se calculó la productividad primaria neta anual (media y mediana) y su variabilidad (coeficiente de variación y rango) para cada tipo de estepa. Luego, para cada tipo de estepa por separado se ajustaron regresiones lineales simples y múltiples, considerando como predictores candidatos la precipitación acumulada durante la estación de crecimiento del año de la cosecha ($Precip_t$; octubre-marzo) y la precipitación acumulada durante la estación de crecimiento del año previo ($Precip_{t-1}$), y se consideró, además, la PPNA del año previo ($PPNA_{t-1}$) como indicador de posible efecto del legado en productividad. Siguiendo el enfoque de Oosterheld et al. (2001), se aplicó una selección progresiva (forward stepwise), reteniendo solo los predictores cuyo coeficiente parcial resultó significativo ($\alpha = 0.05$). Los modelos se ajustaron con la función $lm()$ del paquete stats en R (R Core Team 2024), y sus supuestos se verificaron gráficamente con el paquete performance (Lüdecke et al. 2021). Todas las figuras se generaron con el paquete ggplot2 (Wickham 2017).

RESULTADOS

PPNA y precipitaciones en ambos tipos de estepas

La PPNA promedio interanual en la estepa herbácea/arbustiva de relieves escarpados fue 56% mayor que el de la estepa arbustiva de planicie. Por otro lado, la variabilidad de la PPNA en la estepa herbácea/arbustiva fue mayor que en la estepa arbustiva (Tabla 1 y Figura 3). Durante el período estudiado, las precipitaciones en Cobres promediaron 150.3 mm por estación de crecimiento (octubre-marzo), con menor variabilidad ($CV = 18\%$, rango = 117.7 mm a 207.5 mm), en comparación con la PPNA (Figura 4).

Tabla 1. Estadísticas descriptivas de la PPNA ($\text{kg MS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$) en dos tipos de estepas de la Puna Seca argentina, durante los años 2011/2012 a 2017/2018 y 2020/2021 a 2021/2022. Localidad de Cobres, Salta, Argentina.

Table 1. Descriptive statistics of ANPP ($\text{kg DM}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$) in two types of steppes in the Dry Puna of Argentina (shrubby steppe on the plain; herbaceous/shrubby steppe on steep relief), during the years 2011/2012 to 2017/2018 and 2020/2021 to 2021/2022. Cobres village, Salta, Argentina.

PPNA ($\text{kg MS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$)	Estepa arbustiva de planicie	Estepa herbácea/arbustiva de relieves escarpados
Promedio	480.65	751.84
Desvío estándar	193.55	508.72
Mín-Máx	194.1-824.1	211.7-1845.7
CV (%)	40.27	67.66

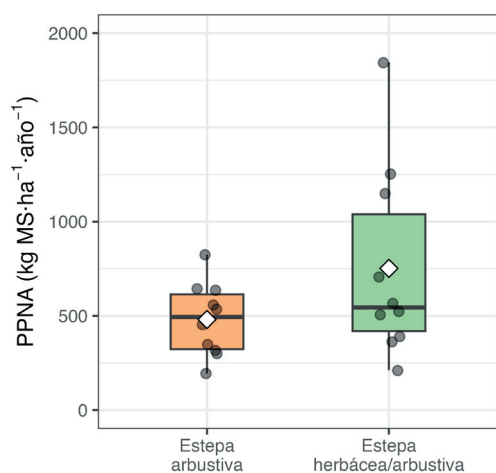


Figura 3. Distribución de la PPNA en ambos tipos de estepas. Cada punto representa la PPNA promedio de cada estación de crecimiento ($n=10$). La línea horizontal dentro de la caja es la mediana y el rombo blanco es la media aritmética.

Figure 3. Distribution of ANPP in both types of steppes. Each point represents the mean ANPP for each growing season ($n=10$). The horizontal line inside the box is the median and the white diamond is the arithmetic mean.

Relación lineal entre la PPNA y distintos predictores

En la estepa arbustiva de planicie no se encontró relación entre la PPNA promedio y las precipitaciones de la estación de crecimiento del año de cosecha, ni con la PPNA del año anterior. Sin embargo, sí se observó una relación lineal positiva entre la PPNA del año en curso y las precipitaciones de la estación de crecimiento del año previo a la cosecha (Tabla 2 y Figura 5). El modelo indica que por cada mm de lluvia caída en la estación de crecimiento del año anterior a la cosecha, la PPNA promedio en este sitio ecológico aumentó $4.96 \text{ kg MS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ (IC 95%: $1.1\text{-}8.8 \text{ kg MS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$).

Por el contrario, la PPNA promedio de la estepa herbácea/arbustiva de relieves escarpados mostró una relación positiva con las precipitaciones de la estación del año de la cosecha, pero no mostró relación con las precipitaciones ni con la PPNA de la estación de crecimiento del año previo a la cosecha (Tabla 2, Figura 5). En este sitio,

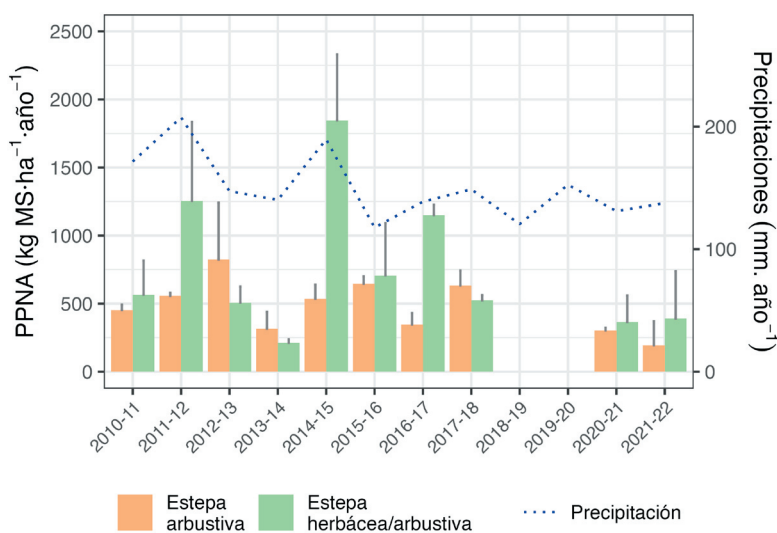


Figura 4. PPNA anual en la estepa arbustiva de planicie y la estepa herbácea/arbustiva de relieves escarpados, expresada en $\text{kg MS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$. Localidad de Cobres, departamento La Poma, Salta, Argentina.

Figure 4. Annual aerial net primary productivity in the shrubby steppe on the plain and in the herbaceous/shrubby steppe on steep relief, expressed in $\text{kg DM}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$. Cobres, La Poma department, Salta, Argentina.

Tabla 2. Relación entre las precipitaciones y distintos predictores, en dos tipos de estepas de la Puna Seca argentina, durante los años 2011/2012 a 2017/2018 y 2020/2021 a 2021/2022. Localidad de Cobres, Salta, Argentina. El subíndice t indica la estación de crecimiento del año de la cosecha de biomasa, y el subíndice t-1 indica la estación de crecimiento del año previo a la cosecha.

Table 2. Relationship between precipitation and different predictors, in two types of steppes in the Dry Puna region of Argentina, during the years 2011/2012 to 2017/2018 and 2020/2021 to 2021/2022. Cobres, Salta, Argentina. The subscript t indicates the growing season of the year of the biomass harvest, and the subscript t-1 indicates the growing season of the year prior to the harvest.

Posibles predictores	Modelo	R ²	F (g.l.)	P	Términos sig. (α=0.05)
Estepa arbustiva					
Precip _t	PPNA _t = 273 + 1.36 Precip _t	0.04	0.3 (1,8)	0.587	Ninguno
Precip _{t-1}	PPNA _t = -276.66 + 4.96 Precip _{t-1}	0.53	9.0 (1,8)	0.0171	Precip _{t-1}
PPNA _{t-1}	PPNA _t = 567.42 - 0.12 PPNA _{t-1}	0.01	0.1 (1,6)	0.8	Ninguno
Precip _t + PPNA _{t-1}	PPNA _t = 418.07 + 0.82 Precip _t - 0.07 PPNA _{t-1}	0.02	0.1 (2,5)	0.942	Ninguno
Precip _t + Precip _{t-1}	PPNA _t = -554.21 + 1.7 Precip _t + 5.07 Precip _{t-1}	0.59	5.0 (2,7)	0.0443	Precip _{t-1}
Estepa herbácea/arbustiva					
Precip _t	PPNA _t = -1056.49 + 11.82 Precip _t	0.42	5.8 (1,8)	0.0421	Precip _t
Precip _{t-1}	PPNA _t = 1109.56 - 2.33 Precip _{t-1}	0.02	0.1 (1,8)	0.724	Ninguno
PPNA _{t-1}	PPNA _t = 1112.45 - 0.35 PPNA _{t-1}	0.12	0.8 (1,6)	0.396	Ninguno
Precip _t + PPNA _{t-1}	PPNA _t = -1204.87 + 12.99 Precip _t + 0.04 PPNA _{t-1}	0.47	2.2 (2,5)	0.209	Ninguno
Precip _t + Precip _{t-1}	PPNA _t = -777.23 + 11.73 Precip _t - 1.73 Precip _{t-1}	0.43	2.7 (2,7)	0.139	Ninguno

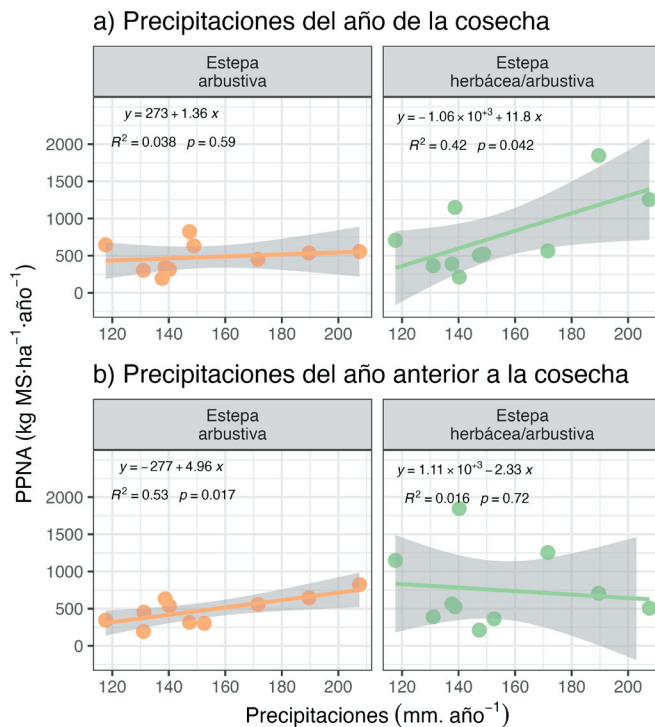


Figura 5. Relación entre la PPNA (para ambos tipos de estepas) y las precipitaciones de la estación de crecimiento en el año de cosecha (a) y de la estación de crecimiento del año previo a la cosecha (b). Se muestra la ecuación de la recta de regresión, el coeficiente de determinación (R²) y el valor-P de la prueba de hipótesis de la pendiente de regresión.

Figure 5. Relationship between aerial net primary productivity (ANPP, for both steppe types) and the growing season rainfall in the year of harvest (a) and growing season rainfall in the year before harvest (b). The regression line equation, the coefficient of determination (R²) and the P-value of the regression slope hypothesis test are shown.

por cada mm de lluvia caída en la estación de crecimiento del año de la cosecha, la PPNA promedio aumentó 11.8 kg MS.ha⁻¹.año⁻¹ (IC 95%: 0.54-23 kg MS.ha⁻¹.año⁻¹). En ninguna de las dos estepas, la PPNA del año previo fue un predictor significativo en los modelos probados (Tabla 2).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Nuestros resultados revelan diferencias entre dos tipos de estepas de la Puna Seca argentina en términos de productividad y su relación con las precipitaciones. Esto podría ser resultado de la distinta composición de la vegetación. Diversos estudios mostraron que

las plantas herbáceas perennes pueden tener tasas de crecimiento más altas que los arbustos en condiciones favorables, lo que explicaría la reacción más rápida de la estepa herbácea/arbustiva en años con mayor volumen de precipitación (Yahdjian and Sala 2008; Li et al. 2024). Por el contrario, se propuso que los sitios dominados por especies perennes leñosas muestran una mayor estabilidad ante fluctuaciones interanuales de precipitaciones y cierta asociación con la disponibilidad hídrica en la temporada anterior de lluvias (Sala et al. 2012). Además, la respuesta de la vegetación a las precipitaciones en tierras secas se encuentra mediada por las capacidades diferenciales de los tipos funcionales de plantas para acceder al agua del suelo en distintas profundidades y según el tipo de suelo, por aspectos de morfología de la raíz, por la microbiología y por el estado previo de humedad del suelo, mostrando diferencias funcionales en la respuesta hídrica (Ogle and Reynolds 2004; Schwinning and Sala 2004; Du et al. 2022). Así, la respuesta de la vegetación frente al régimen de lluvias difirió entre ambas estepas en la Puna Seca de la localidad de Cobres: mientras que la estepa arbustiva de planicie —con dominancia de arbustos leñosos perennes— mostró una respuesta que se correlaciona positivamente con las lluvias del año anterior a la cosecha, la estepa herbácea/arbustiva de relieves escarpados —con mayor participación de plantas herbáceas— mostró una variación prácticamente sincrónica con el aumento o disminución de las lluvias acumuladas de octubre del año anterior a abril del año de cosecha. Estas diferencias sugieren que la estructura y composición funcional de cada estepa pueden condicionar tanto la magnitud de la productividad como su sensibilidad a la variabilidad climática.

La hipótesis de legados interanuales provee un marco integrador para interpretar los patrones encontrados. En pastizales semiáridos, se ha propuesto y demostrado que el estado del sistema en el año previo puede dejar ‘memoria’ sobre la productividad del año siguiente a través de reservas, estructura del dosel, resguardo de yemas y humedad remanente en el suelo (Ogle and Reynolds 2004; Sala et al. 2012). En ese marco, Oesterheld et al. (2001) encontraron que incluir la producción del año previo mejoró la capacidad predictiva de los modelos respecto de usar solo la precipitación del año en curso. Sin embargo, en nuestro estudio, la PPNA del año previo no fue incluida en los modelos, una vez

consideradas las precipitaciones, en ninguna de las dos estepas estudiadas (Tabla 2). Una explicación plausible es que en estepas muy raras y fuertemente limitadas por agua —como las estepas estudiadas en este trabajo—, la memoria sea principalmente hidrológica: la señal que persiste entre años se debe sobre todo a la recarga y al almacenamiento de humedad del suelo más que a la biomasa remanente. Además, la baja cobertura (dosel abierto, gran superficie de suelo descubierto) podría limitar la capacidad del sistema para transmitir un legado biótico entre años. Esto sugiere que, en estos territorios de estepas en la Puna Seca, la memoria está mejor capturada por la precipitación antecedente en la estepa arbustiva de planicie (vinculada a recarga hídrica más lenta y a la fenología/perennidad de los arbustos), mientras que en la estepa herbácea/arbustiva de relieves escarpados predomina una respuesta rápida a la lluvia del año de cosecha, coherente con la mayor participación de plantas herbáceas.

Estos resultados aportan evidencia sobre cómo la estructura y la composición de las estepas en un sector de la Puna Seca argentina influyen en su respuesta productiva frente a la variabilidad climática y permiten anticipar escenarios contrastantes frente al cambio climático. El efecto de la intensificación de la variabilidad climática somete a la vegetación a estrés hídrico y a una reducción de la PPNA a medida que aumentan las condiciones de sequía (Felton et al. 2019; Du et al. 2022). Tal como se observa en los modelos climáticos predictivos (Ministerio de Medio Ambiente y Desarrollo Sostenible 2022), en la región Noroeste de Argentina, la tendencia es a la prolongación de la estación seca —que históricamente ocurre a fines de otoño, invierno y comienzos de primavera—, el aumento extremo de las temperaturas (con olas de calor más frecuentes llevando a problemas de abastecimiento de agua, no solo para las necesidades humanas, sino también para las actividades ganaderas), la disminución de la biomasa de gramíneas, menor productividad y perjuicio para las actividades turísticas. En este marco, las estepas dominadas por herbáceas podrían ofrecer una mayor productividad potencial en años húmedos, pero también una mayor susceptibilidad a años secos y dentro de estos, a la intensificación y distanciamiento de eventos de lluvia. Por el contrario, las estepas dominadas por plantas arbustivas podrían ofrecer una productividad más estable, aunque más baja, dado que la humedad del suelo en

las capas por debajo de los 10 cm tiende a ser más estable (Felton et al. 2019), y las especies leñosas tienen capacidad para acceder a capas más profundas del suelo. En términos de manejo, este desacople asincrónico entre estepas sugiere reglas operativas tales como priorizar las estepas herbáceas/arbustivas de relieves escarpados en años con pronósticos de lluvias elevadas durante la estación de crecimiento y priorizar las estepas arbustivas de planicie cuando las lluvias antecedentes fueron buenas, aunque el ciclo actual sea incierto, ajustando la carga ganadera en consecuencia.

Queremos señalar que si bien la representatividad areal del estudio realizado es restringida, consideramos relevante este primer avance para conocer el comportamiento de las estepas naturales de la Puna Seca en relación con el régimen de lluvias. Es importante destacar que la estepa arbustiva de planicie tiene una representación regional bastante amplia según la identificación realizada por Baldassini et al. (2012) mediante sensores remotos, quienes la denominan estepa arbustiva rala. Este tipo fisonómico tendría una PNA media de 472 kg MS.ha⁻¹.año⁻¹, según estimaciones de estos autores, un resultado semejante al obtenido a campo en nuestro trabajo para la estepa arbustiva de planicie, con un promedio de 480.65 kg MS.ha⁻¹.año⁻¹. Debido a la escala de trabajo y a la metodología utilizada, el mencionado trabajo no detecta la estepa herbácea/arbustiva de relieves escarpados, de superficie mucho más reducida. Consideramos fundamental continuar este tipo de estudios a campo y realizar monitoreos con imágenes satelitales, a fin de obtener estimaciones más ajustadas y evaluar tendencias temporales y espaciales.

En relación con el manejo ganadero, se sabe que los pastores son especialistas en obtener

ventajas de la variabilidad espacio-temporal, produciendo una suerte de 'prolongación de la estación lluviosa' a partir de los movimientos especializados entre sitios de pastoreo (FAO 2021). Así, los pastores de la Puna interpretan y anticipan estas diferencias moviendo sus rebaños entre tipos de estepas según el año y la oferta de forraje disponible, y prolongando el aprovechamiento de los recursos forrajeros (Quiroga Mendiola 2015). El conocimiento ecológico tradicional, ahora corroborado cuantitativamente, muestra cómo distintas estepas se complementan funcionalmente en un paisaje heterogéneo, permitiendo a las comunidades pastoriles amortiguar los efectos de la variabilidad interanual y sostener sus sistemas de producción extensiva.

AGRADECIMIENTOS. Agradecemos a la Comunidad Aborigen de Cobres, La Poma, Salta, por su continua hospitalidad, confianza y alegría al recibirnos. Queremos agradecer al IPAF NOA - INTA y a la Estación Experimental Abra Pampa de INTA y al Instituto de Bio y Geociencias del NOA (IBIGEO), UNSA-CONICET por los años de construcción colectiva de conocimientos, la capacidad instalada ofrecida y el financiamiento otorgado. También agradecemos a las Universidades Nacionales de Salta y Jujuy por el acompañamiento y las capacidades puestas al servicio de nuestras investigaciones. Expresamos nuestra gratitud hacia las y los compañeros de trabajo que nos acompañaron al campo: Juan Pablo Zamora Gómez, Orlando A. Santos, María Belén Quiroga Mendiola, Lucas Bilbao, Facundo Martín (IPAF NOA-INTA, Diego Molina (UNSA) y Marjolaine Guigue (Universidad Jean Moulin Lyon 3, Francia). Finalmente, agradecemos a las/os revisores y al equipo editorial de Ecología Austral, cuyos comentarios y sugerencias ayudaron a mejorar la claridad de las ideas y fortalecer el manuscrito.

REFERENCIAS

- Baldassini, P., J. N. Volante, L. M. Califano, and J. M. Paruelo 2012. Caracterización regional de la estructura y de la productividad de la vegetación de la Puna mediante el uso de imágenes MODIS. *Ecología Austral* 22(1):22-32. URL: tinyurl.com/mv89h87k.
- Bianchi A. R., and C. E. Yañez 1992. Las precipitaciones en el noroeste argentino. Segunda edición. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Estación Experimental Agropecuaria Salta.
- Bianchi, A. R., C. E. Yañez, and L. R. Acuña. 2005. Base de datos mensuales de precipitaciones del noroeste argentino. Proyecto Riesgo Agropecuario. Convenio INTA - SAGPyA. URL: tinyurl.com/42y5ptn9.
- Boman, E. 1992. Antigüedades de la región andina de la República Argentina y del desierto de Atacama. Tomo II. Puna argentina, desierto de Atacama y provincia de Jujuy. UNJu, Jujuy. Traducción del original en francés: *Antiquités de la Région Andine de la République Argentine et du désert d'Atacama*. Imprimerie Nationale, Paris, 1908.
- Bucci, S. J., F. G. Scholz, P. A. Iogna, and G. Goldstein. 2011. Economía del agua de especies arbustivas de las Estepas Patagónicas. *Ecología Austral* 21:43-60. URL: tinyurl.com/2vcbw4by.
- Defossé, G., and M. Bertiller. 1991. Comparison of four methods of grassland productivity assessment based on *Festuca pallelescens* phytomass data. *Journal of Range Management* 44(3):199-203. <https://doi.org/10.2307/4002940>.

- Domínguez-Gómez, T. G., H. González-Rodríguez, R. G. Ramírez-Lozano, I. Cantú-Silva, et al. 2013. Nutritional Profile of Four Shrub Species, Northeastern Mexico. *International Journal of Bio-Resource and Stress Management* 4(1):1-8.
- Du, Y., Y. Wang, D. Hui, F. Su, and J. Yan. 2022. Significant effects of precipitation frequency on soil respiration and its components - A global synthesis. *Global Change Biology* 29:1188-1205. <https://doi.org/10.1111/gcb.16532>.
- Fang, G. H., J. Yang, Y. N. Chen, and C. Zammit. 2015. Comparing bias correction methods in downscaling meteorological variables for a hydrologic impact study in an arid area in China. *Hydrol Earth Syst Sci* 19:2547-2559. <https://doi.org/10.5194/hess-19-2547-2015>.
- FAO. 2021. Pastoralism - Making variability work. FAO Animal Production and Health Paper No. 185. Rome. <https://doi.org/10.4060/cb5855en>.
- Felton, A. J., I. J. Slette, M. D. Smith, and A.K. Knapp. 2019. Precipitation amount and event size interact to reduce ecosystem functioning during dry years in a mesic grassland. *Global Change Biology* 26:658-668. <https://doi.org/10.1111/gcb.14789>.
- Gaitán, J., N. Ciano, G. Oliva, D. Bran, L. Butti, G. Cariac, et al. 2021. La variación temporal del índice NDVI predice los cambios temporales de la cobertura vegetal en las tierras secas de la Patagonia argentina. *Ecosistemas* 30(3):2229. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2229>.
- Gaitán, J. J., and L. Biancari. 2024. Nueva base de datos de precipitaciones mensuales de la República Argentina (PMRAv1), 2000-2022. *Meteorológica* 49:e032. <https://doi.org/10.24215/1850468Xe032>.
- Huss, D. L., A. Bernardon, D. L. Anderson, and J. M. Braun. 1982. Manual de Capacitación en Manejo de Pastizales Naturales. INTA, Buenos Aires.
- Li, T., J. Hu, L. Li, J. Liang, D. Li, and Q. Liu. 2024. Temporal Variation and Factors Influencing the Stability of NPP in Chinese Shrubland Ecosystems. *Forests* 15:531. <https://doi.org/10.3390/f15030531>.
- Lüdecke, D., M. S. Ben-Shachar, I. Patil, P. Waggone, and D. Makowski. 2021. performance: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models. *Journal of Open-Source Software* 6(60):3139. <https://doi.org/10.21105/joss.03139>.
- Milner, C., and R. E. Hughes. 1968. Methods for the measurement of the Primary Production of Grassland. International Biological Program, Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh.
- Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible de la República Argentina, Secretaría de Cambio Climático, Desarrollo Sostenible e Innovación. 2022. Plan Nacional de Adaptación y Mitigación al Cambio Climático. Pp. 1285. Buenos Aires, Argentina. URL: tinyurl.com/3x7637w7.
- Morales, M., A. C. Duncan, R. Neukom, F. Rojas, R. Villalba, et al. 2018. Variabilidad hidrológica en el sur del Altiplano: pasado, presente y futuro. Pp. 75-91 en R. Grau, A. Izquierdo, J. Babot and A. Grau. (eds.). La Puna argentina geografía y ecología natural y cultural. Serie de Conservación de la Naturaleza 24, Ed. Fundación Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Argentina. Libro digital, descarga y online: ISBN 978-950-668-032-9.
- Ogle, K., and F. Reynolds. 2004. Plant responses to precipitation in desert ecosystems: integrating functional types, pulses, thresholds, and delays. *Oecologia* 141:282-294. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1507-5>.
- Osem, Y., A. Perevolotsky, and J. Kigel. 2002. Grazing effect on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: interactions with small-scale spatial and temporal variation in primary productivity. *Journal of Ecology* 90:936-946. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2002.00730.x>.
- Oesterheld, M., J. Loreti, M. Semmartin, and O. Sala. 2001. Inter-annual variation in primary production of semi-arid grassland related to the previous-year production. *Journal of Vegetation Science* 12:137-142. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2001.tb02624.x>.
- Paruelo, J., R. Golluscio, J. Guerschman, A. Cesa, V. Jouve, and M. Garbulsy. 2004. Regional scale relationships between ecosystem structure and functioning: the case of the Patagonian steppes. *Global Ecology and Biogeography* 13:385-395. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2004.00118.x>.
- Pezzani, F., F. Lezama, F. Gallego, L. López-Mársico, E. Leoni, B. Costa, G. Parodi, and A. L. Mello. 2017. El método de corte de biomasa genera mayores diferencias en la estimación de la productividad de pastizales que el tipo de pastizal. *Rev. Argentina de Producción Animal* 37 (1):21-32.
- Quiroga Mendiola, M. 2015. Donde no se puede sembrar. La triple espacialidad pastoril en Suripujio, Puna de Jujuy, Argentina. Pp. 227-256 en A. Benedetti and J. Tomasi (comps.). Espacialidades altoandinas. Nuevos aportes desde la Argentina. Tomo I: Miradas hacia lo local, lo comunitario, lo doméstico. Editorial de la Facultad de Filosofía y Letras de la UBA. Buenos Aires, Argentina.
- R Core Team. 2024. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: [R-project.org](https://www.R-project.org).
- Sala, O. E., L. A. Gherardi, L. Reichmann, E. Jobbágy, and D. Peters. 2012. Legacies of precipitation fluctuations on primary production: theory and data synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367(1606):3135-3144. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0347>.
- Sala, O. E., and F. T. Maestre. 2014. Grass-woodland transitions: determinants and consequences for ecosystem functioning and provisioning of services. *J Ecol* 102:1357-1362. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12326>.
- Sandoval-Calderón, A. P., N. Rubio Echazarra, M. van Kuijk, P. A. Verweij, M. Soons, and Y. Hautier. 2024. The effect of livestock grazing on plant diversity and productivity of mountainous grasslands in South America - A meta-analysis. *Ecology and Evolution* 2024:14:e11076. <https://doi.org/10.1002/ece3.11076>.
- Schaub, S., F. Finger, F. Leiber, S. Probst, M. Kreuzer, A. Weigelt, N. Buchmann, and M. Scherer-Lorenzen. 2020. Plant diversity effects on forage quality, yield and revenues of semi-natural grasslands. *Nature Communications* 1:768. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14541-4>.

- Schwinning, S., O. E. Sala, M. E. Loik, and J. R. Ehleringer. 2004. Thresholds, memory, and seasonality: understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems. *Oecologia* 141:191-193. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1683-3>.
- Vorano, A. E., and J. R. Vargas Gil. 2002. Evaluación de la situación actual de los procesos de desertificación de la puna salto-jujeña. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Estación Experimental Agropecuaria Salta (E.E.A. SALTA).
- Wickham, H. 2017. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. <https://doi.org/10.18637/jss.v077.b02>.
- Yahdjian, L., and O. E. Sala. 2008. Climate Change Impacts on South American Rangelands. *Rangelands* 30(3). https://doi.org/10.2458/azu_rangelands_v30i3_yahdjian.
- Yan, H., C. Liang, Z. Li, Z. Liu, B. Miao, C. He, et al. 2015. Impact of Precipitation Patterns on Biomass and Species Richness of Annuals in a Dry Steppe. *PLoS ONE* 10(4):e0125300. <https://doi:10.1371/Journal.pone.0125300>.
- Zhan, W., X. Lian, J. Liu, and P. Gentile. 2022. Inappropriateness of space-for-time and variability-for-time approaches to infer future dryland productivity changes. *Front Environ Sci* 10:1010269. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2022.1010269>.
- Zhu, Y., H. Shen, D. Akinyemi, P. Zhang, Y. Feng, M. Zhao, J. Kang, X. Zhao, H. Hu, and J. Fang. 2022. Increased precipitation attenuates shrub encroachment by facilitating herbaceous growth in a Mongolian grassland. *Functional Ecology* 36:2356-2366. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14100>.