



Universitat de les Illes Balears

Facultat de Ciències

Memòria del Treball de Fi de Grau

Revisión bibliográfica sobre los impactos de los ungulados de montaña en las características del suelo y reinterpretación de los resultados en el marco de los servicios ecosistémicos

Rubén Abellán Pérez

Grau de Biologia

Any acadèmic 2017-18

DNI de l'alumne: 43190327-F

Treball tutelat per Elena Baraza Ruiz

Departament de Biologia

S'autoritza la Universitat a incloure aquest treball en el Repositori Institucional per a la seva consulta en accés obert i difusió en línia, amb finalitats exclusivament acadèmiques i d'investigació	Autor		Tutor	
	Sí	No	Sí	No
	X		X	

Paraules clau del treball: pastoreo, suelo, densidad aparente, COS, nitrógeno total, ciclado del nitrógeno, actividad microbiana, ganado doméstico, servicios ecosistémicos, fertilidad del suelo.

Índice

Resumen	1
Introducción	2
Material y Métodos	4
Resultados y Discusión	5
Distribución de los estudios	5
Vegetación muestreada	6
Metodología de estudio	8
Herbívoros implicados	9
Efectos sobre las propiedades fisicoquímico-biológicas del suelo	11
Densidad aparente (DA).....	11
Carbono orgánico del suelo (COS)	13
Porcentaje de Nitrógeno del suelo (N _i)	14
Ratio C/N.....	16
Carbono (C _{mic}) y Nitrógeno microbianos (N _{mic})	17
pH	19
Ciclado del N.....	20
Efecto de altas cargas ganaderas sobre los ecosistemas	23
Conclusiones	24
Agradecimientos.....	25
Referencias	25

Abstract

High populations of both domestic and wild ungulates are causing changes in the ecosystems, which results in an alteration in the services provided by them. In addition to the direct effects on consumed vegetation, one of the main effects of grazing is the modification of soil characteristics. However, the effects of ungulates on the soil are not well known, since it has been proved that the same grazing pressure can have opposite effects on the same variable (*e.g.* pH, C/N ratio...), depending on the environmental characteristics of the ecosystem and characteristics of the animals. With the aim of generating a better knowledge about ungulate effects on soils characteristics, a bibliographical search was done. Ninety-four articles that study the effects of different ungulates over diverse soil characteristics were classified depending on the resulted effects, the methodology used, the ungulate species studied and the ecosystem analyzed. Moreover, a reinterpretation of the results was made considering the relation of soil characteristics with ecosystem services. The results showed that high densities of ungulates, in general, generated soil modifications that decrease ecosystems services.

Keywords: grazing, soil, bulk density, SOC, total nitrogen, nitrogen cycling, microbial activity, livestock, ecosystem services, soil fertility.

Resumen

Las altas poblaciones de ungulados domésticos y silvestres están causando cambios en los ecosistemas, lo que resulta en una alteración en los servicios prestados por ellos. Además de los efectos directos sobre la vegetación consumida, uno de los principales efectos del pastoreo es la modificación de las características del suelo. Sin embargo, los efectos de los ungulados en el suelo no son bien conocidos, ya que se ha demostrado que la misma presión de pastoreo puede tener efectos opuestos sobre la misma variable (pH, ratio C/N...), dependiendo de las características ambientales del ecosistema y características de los animales. Con el fin de generar un mejor conocimiento sobre los efectos del ungulado en las características de los suelos, se realizó una revisión bibliográfica. Noventa y cuatro artículos que estudian los efectos de diferentes ungulados sobre las diversas características del suelo se clasificaron según los efectos resultantes, la metodología utilizada, los tipos de ungulados estudiados y el ecosistema analizado. Se reinterpretaron los resultados a partir de la relación de las características del suelo con los servicios ecosistémicos. Los resultados mostraron que las altas densidades de ungulados, en general, generaron modificaciones en el suelo que disminuyeron los servicios de los ecosistemas.

Palabras clave: pastoreo, suelo, COS, nitrógeno total, ciclado del nitrógeno, densidad aparente, actividad microbiana, ganado doméstico, servicios ecosistémicos, fertilidad del suelo.

Introducción

La intensificación de las actividades humanas y grandes cambios climáticos han alterado dramáticamente la distribución, composición y densidad de grandes herbívoros en el planeta, principalmente de ungulados. Si bien estas alteraciones son consideradas componentes importantes del cambio global (Vitousek et al 1997, Chapin III et al. 2001) sus consecuencias sobre la diversidad y el funcionamiento de ecosistemas no son bien conocidas. Así mismo, la implementación cada vez mayor de terrenos de uso agrícola y ganadero está modificando la composición florística hacia especies introducidas para forrajeo (Dutoit, *et al.* 1995, Gómez & Paolini, 2011) o de baja palatabilidad en las zonas afectadas (Rauber *et al.*, 2016). El pastoreo masivo es responsable directamente de la disminución de la biomasa vegetal de las especies vegetales afectadas (Fleurance, *et al.*, 2011), así como de reducir la diversidad de especies vegetales debido a las modificaciones del suelo (Jeddi & Chaieb, 2010).

El aumento de las superficies destinadas al pastoreo para la producción ganadera ha causado procesos de degradación en el suelo (Molles, 2006), aunque se conoce que un pastoreo moderado puede tener consecuencias positivas a nivel del suelo (Pulido *et al.* 2018). Por una parte, el pastoreo intensivo que ejercen los ungulados es responsable de una reducción del carbono orgánico del suelo por reducción en las cantidades de necromasa que retornan al suelo (Damacena de Souza, *et al.* 2006). Sin embargo, en otros casos se han reportado aumentos significativos de la materia orgánica debido al retorno de materia orgánica en forma de heces (Peco *et al.*, 2006; Pulido *et al.*, 2018). Así mismo, se asocia también un aumento en la densidad aparente del suelo debido al pisoteo excesivo (Alegre & Lara, 1991), a lo que se sumaría la reducción de la cantidad de materia orgánica capaz de crear agregados arcillosos que mantendrían suelos más porosos. El pH también puede verse afectado al modificar la actividad microbiana y radicular (Jeddi & Chaieb, 2010), aunque esta afectación puede variar de acuerdo con las condiciones ambientales y el tipo de suelo (Bardgett *et al.*, 2001; Noe & Abril, 2013). Los ungulados son responsables de regular ciclos biogeoquímicos, siendo el más notable la aceleración en el ciclo del nitrógeno y del carbono (Patra *et al.* 2005; Fleurance, *et al.* 2011) los cuales se ha visto que son capaces de disminuir procesos como la nitrificación o la amonificación debido a la reducción del retorno de nitrógeno al suelo y/o a la compactación del suelo y a la disminución en la humedad consecuente (Yan *et al.*, 2016; Pan *et al.*, 2018), a la vez que aumentan las pérdidas de nitrógeno por lixiviación o volatilización al eliminar la cobertura vegetal y hacer el suelo más susceptible a la erosión o a la acción de microorganismos del nitrógeno (Núñez *et al.*, 2010).

Sin embargo, en zonas con presencia de ungulados se ha visto un aumento en la mineralización del nitrógeno debido a los aportes de nitrógeno orgánico con las heces y la orina (Frank & Groffman, 1998; Furusawa *et al.*, 2016). La biomasa microbiana puede verse reducida por alta presión de herbivoría debido a la destrucción de estructuras como micelios o biopelículas bacterianas (Damacena de Souza, *et al.* 2006), aunque en otros estudios se ha observado que puede aumentar a grandes intensidades de pastoreo (Mohr *et al.*, 2005). Por otro lado, la actividad microbiana puede verse favorecida por los herbívoros bajo determinadas condiciones (Stark *et al.*, 2002). A pesar del gran número de estudios hechos, no existe una revisión sobre los mismos que intente determinar en qué condiciones aparecen determinados efectos y en cuáles no.

Los servicios ecosistémicos son las contribuciones directas e indirectas de los ecosistemas al bienestar humano (Marañón *et al.*, 2016). El suelo provee servicios de abastecimiento (*e.g.* alimentos, materias primas...), de regulación (*e.g.* secuestro de carbono, filtración de agua...), así como servicios culturales relacionados con la industria agroturística (Marañón *et al.*, 2016). Los servicios ecosistémicos proporcionados por el suelo no sólo dependen de sus características propias y de las condiciones ambientales sino también el manejo que se haga de los mismos (Van Oudenhoven *et al.*, 2012). La presencia de ungulados puede alterar los servicios ecosistémicos proporcionados por el suelo mediante la alteración de sus características físico-químicas y biológicas. Se ha descrito que el aumento de la densidad aparente del suelo, debida a altas densidades de ungulados, disminuye la capacidad de colonización vegetal, (Kardol *et al.*, 2014). La capacidad de infiltración del agua puede verse afectada por el pastoreo debido al aumento de densidad aparente y a la menor colonización de la vegetación (Vandendorj *et al.* 2016). La reducción del carbono orgánico del suelo se relaciona con el mantenimiento de la estructura del suelo y con la capacidad de colonización vegetal (Kumbasli *et al.*, 2010). El carbono orgánico también está relacionado con la retención de agua en el suelo (Rawls *et al.* 2003). Así mismo, se ha relacionado la herbivoría con una reducción de la capacidad de secuestro de carbono al dificultar el crecimiento de vegetación, siendo más acentuado cuando se trata de animales no nativos (Bagchi & Ritchie, 2010).

Con todo ello, los objetivos del siguiente trabajo consisten en: (I): determinar los impactos que ejercen las cargas de ungulados excesivas sobre el suelo, y (II): Relacionar los cambios en las variables fisicoquímico-biológicas del suelo con alteraciones en los servicios ecosistémicos proveídos por el suelo.

Material y Métodos

Se realizó una búsqueda bibliográfica mediante las bases de datos Google Académico, Scielo y Scopus de aquellos artículos que estudiaron los efectos sobre el suelo causado por la actividad de ungulados salvajes y/o domésticos. El estudio se focalizó sobre el efecto de los ungulados sobre parámetros fisicoquímicos del suelo: densidad aparente, carbono orgánico del suelo (COS), ratio C/N, contenido total de nitrógeno del suelo y el pH. Para el estudio de la actividad microbiana se estudiaron los efectos de los ungulados sobre ciclado del nitrógeno se analizaron cada una de sus fases: fijación de nitrógeno (N_2), nitrificación, desnitrificación, amonificación, mineralización; así como las pérdidas por lixiviación o volatilización en las formas de NH_3 y/o N_2O . Así mismo, se estudiaron también los efectos sobre la biomasa microbiana (C y N) y sobre los procesos metabólicos relacionados con la descomposición de la materia orgánica: degradación y mineralización del C, respiración, actividad catalasa. Se utilizaron como palabras clave aquellas relacionadas con la actividad en cuestión (“efectos”, “pastoreo”, “suelo” “propiedades fisicoquímicas”, “manejo del suelo”, “ganado doméstico”, “oveja”, “cabra”, “vaca”, “ciervo”), con las variables estudiadas (“densidad aparente”, “COS”, “biomasa microbiana”, “ratio C/N”, “nitrógeno”), las fases del ciclo del nitrógeno (“fijación de N”, “mineralización de N”, “nitrificación”, “desnitrificación”, “amonificación”, “lixiviación de N”) y de algunos de los países y regiones con mayor industria ganadera (“China”, “Estados Unidos”, “México”, “Brasil”, “Argentina”, “África”, “América”, “Europa”). La búsqueda de artículos se realizó en inglés y español, aunque con uso ocasional de los idiomas portugués y francés debido a la actividad ganadera de países lusófonos y/o francófonos (e.g. Francia, Brasil, Burkina Faso...). Se excluyeron aquellos artículos que involucraron cerdos (*Sus scrofa*) o afines debido a su comportamiento omnívoro. No se aplicaron restricciones de periodo ni de tipos de zonas.

Se leyeron un total de 94 artículos. Los artículos seleccionados se clasificaron según el país donde se realizó el estudio, el tipo de vegetación: pasto, bosque, matorral o mixto; suelo sobre el que se realizó el estudio siguiendo la clasificación otorgada por el artículo, las especies de ungulados involucradas: salvajes, domésticas o presencia de ambas, la metodología utilizada: gradientes de intensidad/frecuencia, exclusión mediante vallado o experimentación mediante modelos o pastoreo simulado. Se observaron las mediciones realizadas en las variables de interés: DA, COS, N_t , C y N microbianos, pH y las fases del ciclo del nitrógeno, así como los efectos observados sobre dichas variables.

Cada uno de los trabajos fue revisado y clasificado según si las variables de estudio aumentaron o disminuyeron en las zonas con presencia de ungulados; o bien si no había diferencias significativas o si el efecto era variable según características propias del estudio (*e. g.* tipo de ungulado, topografía, climatología, gravimetría...) en caso de que los efectos en zonas con presencia de ungulados variasen dependiendo de la zona de muestreo. Para el pH además se buscaron patrones de cambios en el pH, basados en la comparativa entre el pH de las zonas control y las zonas con pastoreo intensivo. Así mismo, también se realizó un mapa de distribución de los estudios encontrados a fin de reportar el número de publicaciones por país y relacionar los motivos que llevan a los países productores a la realización de dichos estudios.

Resultados y Discusión

Distribución de los estudios

El 44,7% de los artículos encontrados proceden de América, siendo el mayor productor de bibliografía los Estados Unidos, seguido por Argentina. En Europa se produjeron el 18,1% de los estudios, siendo Francia y el Reino Unido con 4 artículos los países con mayor bibliografía en dicho continente. En el continente asiático se produjeron el 21,3% de los artículos, siendo el mayor productor de bibliografía la China y el segundo a nivel mundial. África generó el 6,4% de los artículos que se encontraron. Por último, Australia y Nueva Zelanda presentaron el 9,6% cada uno de los artículos que se encontraron.

La mayoría de los estudios realizados en Australia y Nueva Zelanda se basaron en el efecto de los ungulados introducidos por el hombre. Esto es debido a que en esas regiones no existen ungulados de forma nativa, siendo todos ellos (*e.g. Bos Taurus...*) domésticos o asilvestrados. Por otro lado, los dos países con más artículos encontrados: Estados Unidos y China, se caracterizan por presentar grandes extensiones territoriales con grandes extensiones de llanura. En el caso de China, siete de los artículos se produjeron en la región de Mongolia Interior, caracterizada por presentar un clima predominantemente árido y grandes extensiones de estepa (Guo *et al.*, 2014), así como poblaciones de ungulados tanto silvestres como domésticos (*e.g. O. ammon, E. kiang, B. mutus...*). Estas características han permitido poder estudiar los efectos que dichos ungulados ejercen sobre el suelo de dichas estepas. Caso similar se da las regiones pampeana o patagónica, donde las estepas están presentes. Sin embargo, en el caso de Argentina los ungulados implicados fueron domésticos.

En el caso de Estados Unidos, en nueve de los artículos hubo presencia de ungulados

salvajes, utilizándose en todos los casos excepto dos (Beymer & Klopatek, 1992; Stritar *et al.*, 2010), es lo que se utilizaron gradientes de frecuencia. En Estados Unidos existe un problema de sobrepoblación de las especies dominantes de ciervos que habitan el país: *C. elaphus* y *O. virginianus*, tal y como describieron Stromayer & Warren, 1997. Más aún, los estados en las que se realizaron los estudios con ungulados salvajes (*e.g.* Arizona, Minnesota...) presentan sobrepoblación de ciervos (Côté *et al.*, 2004). Por otro lado, California y Texas, centraron más los estudios en los ungulados domésticos, ya que la producción ganadera se encuentra entre las más importantes de éstos (USDA, 2018).

En Europa los estudios se realizaron en los países mediterráneos, donde predominan hábitats tipo dehesa o garriga, ideales para el pastoreo. Sin embargo, el exceso de pastoreo en estos países, junto con las sequías que cada año azotan la vertiente mediterránea están provocando pérdidas de suelo en estos países (Marzaioli *et al.*, 2010; Panayiotou *et al.*, 2017). Por otro lado, países como Alemania o el Reino Unido presentan abundantes pasturas debido a su pluviometría, lo que propicia la creación de granjas.

En el caso de África y Asia, si bien existen grandes extensiones de sabana con ungulados salvajes e importantes actividades de pastoreo en muchos de estos países, las situaciones de pobreza que atraviesan muchos de estos países, así como los conflictos bélicos presentes en ciertas regiones no proporcionan los recursos necesarios para la realización de los estudios.

Vegetación muestreada

Vegetación muestreada	
Pasto	45
Bosque	25
Matorral	10
Vegetación diversa	11
Metodología	
Gradiente de intensidad	37
Exclusión de ungulados	32
Comparación control-pastoreo	16
Frecuencia de pastoreo	8
Pastoreo artificial	2
Herbívoros implicados	
Domésticos	73
Salvajes	16
Ambos	5

Tabla 1. Metodologías de estudio de los efectos sobre el suelo por parte de la actividad de los ungulados, tipos de vegetación muestreada y tipos de ungulados implicados. Se incluyeron el número de artículos en los que han sido citados cada uno.

La vegetación de tipo pasto, ya sea en ambiente natural (*e.g.*: estepas, llanuras...) o de naturaleza antrópica fue el tipo de vegetación más estudiada (47,87% de los artículos), seguido del bosque natural (26,60% de los artículos), siendo este más bien utilizado el caso de los herbívoros salvajes o como control. En el 10,64% se emplearon matorrales, siendo en todos los casos zonas áridas o semiáridas. En el 11,70% de los artículos la vegetación era variable por causas diversas: muestreo de zonas diversas, altitudes, etc. En dos casos (Webb *et al.*, 2005, Roche *et al.*, 2016) no se especificó el tipo de vegetación.

El uso de pastos como zonas de estudio es deducible debido a que las herbáceas son generalmente el tipo de plantas preferidas por los ungulados debido a su palatabilidad y a una menor ratio C/N, lo que las hace bajas en celulosa y lignina y más ricas en proteínas y otros componentes. Así mismo, los pastos son el tipo de vegetación que sufre más el efecto de los ungulados, ya que rápidamente las especies originales son sustituidas por especies de baja palatabilidad y con mayores ratios C/N debido a su mayor resistencia a la herbivoría, siguiendo la línea de Alegre & Lara, 1991 y Rauber *et al.*, 2016.

Los estudios realizados sobre zonas de bosque se basaron generalmente en los ungulados salvajes (*e.g.* *Cervus elaphus*, *Bison bison*...), utilizándose la metodología de exclusión mediante vallado, a veces acompañada por un gradiente de tiempo basado en el tiempo de exclusión de los ungulados partiendo desde la zona con pastoreo (t_0) hasta un tiempo de exclusión de hasta 35 años. Sin embargo, en este tipo de hábitats también ha sido utilizada la metodología de gradientes de intensidad (De Souza *et al.*, 1995; Schultz *et al.*, 2016) basada en una carga animal creciente o bien, en el tiempo de permanencia de la zona de pastoreo, siendo utilizada la zona con mayor tiempo (aprox. 6 años) como zona de pastoreo intensivo (*heavily grazed*). Es destacable también que en la mayoría de los estudios realizados en bosque con ungulados domésticos se tratase de zonas áridas de Argentina (Abril & Butcher, 1999; Noe & Abril, 2013) y Australia (Holt, 1997; Yates *et al.*, 2000; Eldridge *et al.*, 2017; Eldridge *et al.*, 2017) así como en los bosques áridos de catinga de Brasil (Schultz *et al.*, 2016). Tan solo en un caso se dio en una zona no árida (Mutschlechner *et al.*, 2018). Se trató de un estudio realizado en los bosques alpinos de Austria con la finalidad de comprobar como el pastoreo causado por *Bos taurus* influenciaba los flujos de CH₄ y sus efectos sobre las comunidades microbianas.

El matorral, por otro lado, fue el tipo de vegetación menos estudiado a pesar de estar fuertemente sometido al pastoreo en países como México, Burkina Faso, Estados Unidos y Sudáfrica (Frank *et al.*, 2000; Manzano & Navar, 2000; Savadogo *et al.*, 2007; Du Toit *et al.*, 2009). También está presente en los países de la cuenca del Mediterráneo en forma de garrigas

o dehesas (Panayiotou *et al.*, 2017; Pulido *et al.* 2018). Este tipo de vegetación aparece cuando las zonas con pastoreo son abandonadas permitiendo la aparición de especies arbustivas, así como en regiones áridas y semiáridas donde los recursos hídricos son limitados. Así mismo, los matorrales pueden ser rápidamente reemplazados por especies arbóreas como *Pinus sp.* u *Olea sp.* por sucesión, o bien suelen ser eliminados si se reinstala el pastoreo.

Por otro lado, muchas veces las parcelas de estudio son el resultado de la deforestación con el fin de crear explotaciones ganaderas, para lo cual en los estudios se compararon dichas zonas con zonas adyacentes preservadas como bosque natural. En todos estos estudios la zona utilizada para el pastoreo presentaba suelos compactados pobres en nutrientes, con especies sembradas para forraje, lo que contribuye a largo plazo a un empobrecimiento de las tierras utilizadas y, por tanto, al desaprovechamiento futuro de las mismas. En otros casos, las zonas de estudio se trataron de hábitats fragmentados con pequeñas manchas de bosque rodeadas por campos dedicados al pastoreo, debido a que los ungulados impiden la expansión del bosque debido al consumo de las plántulas y al pisoteo de éstas por parte de los ungulados, efecto que es apreciado tras el abandono de la actividad, siguiendo la línea de Peco *et al.*, 2006; Panayiotou *et al.*, 2017; Pulido *et al.*, 2018. Sin embargo, no todos los casos de vegetación diversa se debieron a factores antrópicos. En los estudios realizados en latitudes polares (Stark *et al.*, 2002; Stark *et al.*, 2015), la vegetación dependiendo si la zona de estudio era tundra suboceánica o subcontinental, así como de la fertilidad del hábitat, condicionada por la latitud de la zona de muestreo. Así mismo, dependiendo del estrato arbóreo puede permitir el crecimiento de sotobosque formado por herbáceas (Dahlgren *et al.*, 1997).

Metodología de estudio

En el 39,36% de los estudios se basaron en gradientes de intensidad de pastoreo, partiendo de un control sin ungulados (usualmente bosque secundario o hábitats nativos) con áreas con cargas animales (SR, por sus siglas en inglés) crecientes. La exclusión de los herbívoros mediante vallado se empleó en el 34,04% de los estudios, con el objetivo de estudiar los efectos del cese de pastoreo sobre el suelo a lo largo del tiempo, siendo más utilizada en áreas con ungulados salvajes. Por otro lado, en el 17,02% de los casos se compararon las propiedades del suelo en un área natural no afectada por el pastoreo con un área destinada al mismo. En el 8,51% de los estudios se utilizaron gradientes de frecuencia partiendo de áreas sin pastoreo o pastoreadas esporádicamente con áreas con pastoreo continuo o rotativo. En dos estudios (Hiernaux *et al.* 1999; Manzano & Navar, 2000) se simuló

experimentalmente los efectos del pastoreo mediante la colocación controlada de determinadas cargas animales en las parcelas de estudio (ver Tabla 1).

El uso de gradientes tanto de intensidad de pastoreo como de frecuencia de pastoreo, o bien la comparación entre zonas con un SR determinado con otras sin ungulados permiten de una forma efectiva observar los efectos que ejercen los ungulados sobre el suelo en función del SR, demostrando que si bien el pastoreo excesivo de orden $14-20 \text{ AU} \cdot \text{ha}^{-1}$ es perjudicial para el ecosistema debido a la poca regeneración de la vegetación y a la compactación debido al pisoteo, cargas animales moderadas del orden de $1,5-3 \text{ AU ha}^{-1}$ es importante para su mantenimiento debido a la remoción del exceso de vegetación estimulando la producción de nueva biomasa, aporte de nutrientes con las heces y, por otro lado, reduciendo la probabilidad de incendios. Por otro lado, la exclusión de los ungulados mediante vallado ha permitido observar la regeneración a nivel de suelo y vegetación a lo largo de los años tras su establecimiento, si bien a largo plazo (25-30 años) se observaron perjuicios principalmente a nivel del suelo, tales como reducción del carbono y nitrógeno del suelo o pérdidas en las comunidades microbianas que lo habitan, debido a la competencia que ejerce el exceso de maleza sobre los nutrientes del suelo y al poco aporte orgánico debido a la falta de necromasa fácilmente digerible.

Herbívoros implicados

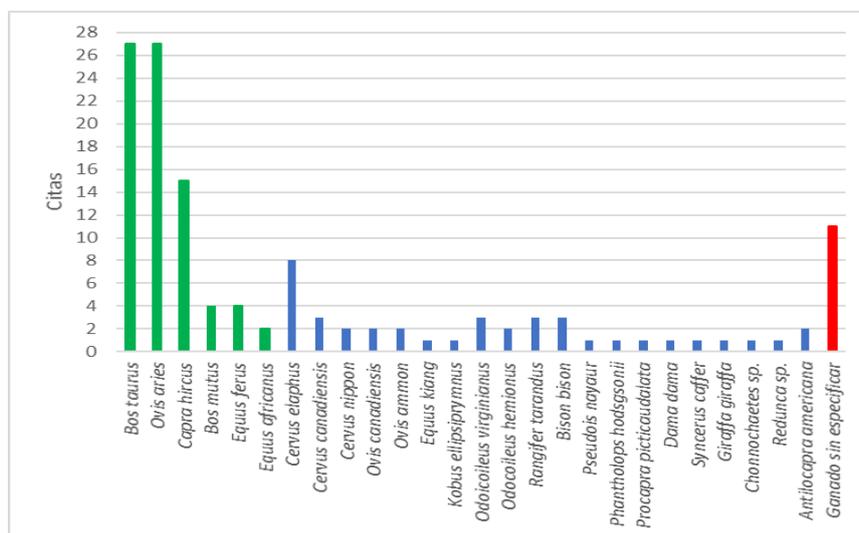


Figura 1. Especies de ungulados domésticas (verde) y salvajes (azul) citadas como implicadas en los estudios encontrados. Se puede observar el número de artículos en los que se citó como implicada cada especie de ungulado junto con aquellos artículos en los que se obvió el tipo de ganado implicado (en rojo a la derecha).

La mayoría de los artículos citaron que los ungulados implicados eran domésticos, encontrándose citados cinco artículos (Beymer *et al.*, 1992; Bagchie *et al.*, 2010; Cech *et al.*, 2010; Wu *et al.*, 2010; Lu *et al.*, 2015) junto con ungulados salvajes o siendo obviados

ocasionalmente (ver fig. 2). Destacaron tres especies del género *Bos* en 31 estudios, la vaca (*B. taurus*), como mayoritario, y el yak (*B. mutus*) en Asia. En Bagchie *et al.*, 2010 se citó también la presencia entre híbridos entre *B. taurus* y *B. mutus*, juntamente con estas dos especies (dato no mostrado). Así mismo, se encontraron tres especies del género *Ovis* en 31 estudios: la oveja doméstica (*O. aries*) y dos especies salvajes: el muflón (*O. canadiensis*), propia de Norteamérica; y el argalí (*O. ammon*), propia de China. La cabra común (*Capra hircus*) es el tercer ungulado con mayor cantidad de aparición en los artículos, apareciendo en 15 de los estudios. El caballo (*Equus ferus*), el asno (*E. africanus*) y el équido salvaje kiang (*E. kiang*) también han aparecido como implicados en un total de siete estudios.

Referente a los estudios en los que los ungulados implicados eran salvajes, se encontró que en trece estudios se citaron especies del género *Cervus*: el ciervo rojo (*C. elaphus*), el wapití (*C. canadiensis*) y el sika (*C. nippon*), apareciendo en Kardol *et al.*, 2012 acompañados también por *C. hircus*. En cinco estudios se citaron especies del género *Odocoileus*: el ciervo de cola blanca (*O. virginianus*) y el ciervo mulo (*O. hemionus*). Otras especies salvajes recurrentes fueron el bisonte americano (*Bison bison*) y el reno (*Rangifer tarandus*).

Las tres especies más mencionadas en el estudio: *B. taurus*, *O. aries* y *C. hircus* estuvieron implicadas en el 85,10% de los estudios, contabilizándose aquellos casos en que estas especies fueron obviadas (véase fig. 1). Estas especies son comúnmente utilizadas para explotación ganadera tanto en los países más industrializados como en países de bajos recursos económicos (*e.g.* Burkina Faso, Níger, Tanzania). En estos últimos países es conocido el pastoreo tradicional que ejercen las tribus locales, donde a largo plazo se dan procesos de degradación del suelo y de la vegetación debido a sus actividades (Hiernaux *et al.*, 1999). No obstante, el problema también está presente en las regiones industrializadas debido a la destrucción de hábitats naturales para su conversión en zonas de pastoreo para estas especies. Así mismo, en Estados Unidos y Canadá existen problemas de sobrepoblación de ciervos de los géneros *Cervus* y *Odocoileus*, siendo estos citados en el 42,10% de los artículos tratados en ese país. En ese país dichas especies son responsables de modelar la vegetación en ese país mediante el ramoneo, lo que provoca que las poblaciones masivas de estos ungulados causen un retroceso de los bosques de coníferas de lento crecimiento (Rooney, 2001). Las causas de este aumento en las poblaciones de estos animales son atribuidas al descenso en las poblaciones de lobos (*Canis lupus*) provocados por la caza para la protección del ganado, lo cual ha provocado que las densidades en las poblaciones de ciervos hayan aumentado hasta un ritmo no regulable por sus depredadores (Rooney, 2001).

Efectos sobre las propiedades fisicoquímico-biológicas del suelo

Variable medida	Incremento	Sin Efecto	Disminución	Variable
Densidad aparente ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$)	22	5	0	5
COS (%)	4	13	28	6
N_{total} (%)	4	6	13	3
Ratio C/N	2	10	4	5
$C_{\text{microbiano}}$ ($\text{mg C} \cdot \text{kg}^{-1}$ suelo)	3	3	5	4
$N_{\text{microbiano}}$ ($\text{mg N} \cdot \text{kg}^{-1}$ suelo)	2	5	3	0
pH	10	11	5	6

Tabla 2. Referencias a los efectos por parte de los ungulados sobre las principales variables que se midieron y compararon en áreas con elevadas cargas de ungulados. Se muestran las unidades utilizadas en los estudios entre paréntesis. Se contabilizaron los reportes de impactos positivos, negativos, sin efecto significativo o variable en función de características ambientales de la zona (e.g. profundidad del suelo, humedad relativa...).

No todos los estudios obtuvieron el mismo efecto de los ungulados sobre las características del suelo. En la tabla 2 se observa para cada variable estudiada el número de trabajos que muestran incrementos o disminuciones significativas, o bien sin efecto significativo o si la variación en la variable descrita dependía de los factores ambientales o del tipo de ungulado propio de cada estudio. Nótese que no todas las variables eran estudiadas en los 94 artículos revisados por lo que el número total varía en función de la característica estudiada.

Densidad aparente (DA)

En la gran mayoría de los casos (un 68,75%), se observó que las zonas con pastoreo presentaban una mayor DA con respecto a las zonas sin pastoreo, lo que se traduce en una mayor compactación del suelo y, por tanto, en diferentes perjuicios a nivel de ecosistema (menor infiltración de agua, menor penetración radicular...). No obstante, en ocho casos no se encontraron diferencias significativas en la densidad aparente del suelo o bien eran variables en función de la zona muestreada. En esos casos se ha relacionado como responsable de modelar la DA a la proporción gravimétrica del suelo, caracterizada por un bajo contenido en arcillas y alto en arenas (Hoshino *et al.*, 2009; Schultz *et al.*, 2016) o al tamaño de las partículas (Hoshino *et al.*, 2009). La densidad aparente condiciona el contenido hídrico del suelo al reducir la cantidad de poros presentes en el suelo (Schultz *et al.*, 2016). Rubio & Lavado, 1990 mostró que la DA del suelo correlacionaba negativamente ($R = 0,79$) con el contenido hídrico del suelo. En otros casos (Frank & Groffman, 1998) se relacionó el parámetro de la DA con características topográficas propias de las zonas de estudios (e.g. altura, cantidad de suelo...) o a la climatología de la zona, siendo las zonas con climas más áridos y con mayor viento las que presentaban mayores valores de DA. Sin embargo, en

algunos casos no se encontró un responsable directo de modelar la DA del suelo, asumiendo la falta de significación a la variabilidad en las características de las zonas muestreadas (Marzaioli *et al.*, 2010) o bien al uso de zonas de amplia extensión que posteriormente fueron comparadas con vallados de poca extensión (Wang *et al.*, 2006).

El exceso de ungulados, por tanto, es responsable de desertificar las zonas afectadas debido a la reducción del contenido hídrico del suelo y, por tanto, de la penetrabilidad del agua. Esto se traduce en una reducción en la capacidad de recarga de acuíferos en el suelo debido a la reducción de la capacidad de infiltración, con lo cual se provoca la pérdida de reservas de agua subterráneas. Más aún, en el caso de tratarse de una zona próxima al mar, se puede dar el caso de intrusión de agua salada en la zona, lo que provoca la salinización de las tierras y, por tanto, las tierras afectadas no pueden ser cultivables. En definitiva, el aumento de la DA en zonas con exceso de ungulados puede derivar en la pérdida de acuíferos e, inclusive, en la pérdida de tierras cultivables.

Otro de los efectos de la compactación del suelo es la dificultad en la penetración radicular por parte de las plantas al no poder instalar sus raíces adecuadamente en el suelo por la falta de espacio. Kardol *et al.*, 2014 encontraron una correlación negativa entre la DA y la germinación de plántulas de *Pittosporum crassifolium* ($r^2 = -3,9$) y de *Melicytus ramiflorus* ($r^2 = -1,9$) en pasturas de Nueva Zelanda. También se dificulta el intercambio de gases entre la atmósfera y el suelo, generando situaciones de anoxia en las zonas con exceso de ungulados. Esto concuerda con los estudios realizados por Alegre & Lara, 1991. Estos dos factores provocan que este tipo de suelos presenten una vegetación con poca capacidad de anclaje y, por tanto, los hace propensos a la erosión con lo cual a largo plazo deriva en la pérdida completa de ese suelo y haciendo de las tierras afectadas inaprovechables. Tanto la porosidad del suelo como las raíces de las plantas son responsables de prevenir desastres naturales como deslizamientos o inundaciones, con lo que en zonas con esta problemática este tipo de catástrofes serán cada vez más frecuentes. En países como Brasil o Burkina Faso, problema de desertificación debido tanto a la deforestación como a la conversión mayor de terrenos destinados al pastoreo es un problema cada vez mayor que está ocasionando la pérdida de suelo cultivable y, además, crea zonas propensas a inundaciones y a deslizamientos en épocas de fuertes lluvias.

Por último, hay que destacar en relación con las consecuencias anteriores, se puede citar la pérdida de patrimonio natural causado por la sustitución de comunidades debido a la compactación del suelo, lo que a su vez causa pérdidas económicas debido a la reducción del turismo destinado a la visita de zonas de alto patrimonio natural (*e.g.* Amazonas).

Carbono orgánico del suelo (COS)

En la mayoría de los artículos (un 54,90%), se encontró que en áreas severamente afectadas por el pastoreo el COS tendía a disminuir con respecto a aquellas zonas sin pastoreo (véase tabla 2). Esto es debido al consumo y asimilación de la materia vegetal por parte de los ungulados, lo cual se traduce en un bajo retorno de carbono al suelo, siguiendo la línea de Jeddi & Chaieb, 2010. Además, se ha visto que los suelos muy densos presentaron contenidos menores de COS (Steffens *et al.*, 2008; Mutschlechner *et al.*, 2018). Tras la eliminación de los ungulados mediante vallado, pueden pasar años hasta que se comience a apreciar un aumento del COS en las parcelas afectadas (Sun *et al.*, 2018).

Sin embargo, en algunos estudios (un 27,09%), no se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de COS entre las zonas con presencia de ungulados y sin ungulados, o estas diferencias sólo se han encontrado en determinadas zonas. Está comprobado que los suelos arcillosos retienen mejor la materia orgánica que los suelos arenosos, a la vez que también permiten observar mejor cuando un suelo se está empobreciendo en materia orgánica. Esto es debido a que los suelos con alto contenido en arcilla son capaces de mantenerse húmedos por más tiempo que los suelos arenosos. Siguiendo la línea de Schultz *et al.*, 2016; Loe & Abril, 2013; Lu *et al.*, 2015, en aquellos estudios en los que los suelos presentaban un alto contenido en arenas y bajo contenido en arcillas las diferencias encontradas en el porcentaje de materia orgánica en el suelo fueron más sutiles que en aquellos estudios donde los suelos presentaban alto contenido en arcillas, hecho que quedó bien demostrado en Loe & Abril, 2015. En Dahlgren *et al.*, 1997 se encontró que además las arcillas silíceas eran capaces de retener mejor los compuestos orgánicos. Por otro lado, en Peco *et al.*, 2006; donde incluso se observó que en las zonas con presencia de ungulados ($SR = 0,5 \text{ AU} \cdot \text{ha}^{-1}$) el COS aumentó respecto a las zonas donde se abandonó la ganadería, lo que concordó con los resultados de Hoshino *et al.*, 2009. Sin embargo, Pulido *et al.*, 2018 realizaron un modelo para predecir los cambios en las variables fisicoquímicas del suelo en función de la presión ganadera y se encontró que el COS correlacionó positivamente con la carga ganadera ($r = 0,127$; $p = 0,076$), lo que es relacionado con las excreciones que realizan los animales. Otras causas a las que se ha atribuido el modelaje del COS fueron el índice de calidad florística (FQI, por sus siglas en inglés), arrojando que los suelos que presentan determinados tipos de plantas presentaron mayores porcentajes de COS que aquellos cuyo FQI disminuía a causa de las alteraciones de la composición florística (Dutoit *et al.*, 1995; Stark *et al.*, 2002; Rauber *et al.*, 2016).

Se sabe que los compuestos orgánicos de C pueden formar agregados arcillosos que aumentan la porosidad y lo mantienen blando. Por tanto, la reducción del COS provoca una reducción de la humedad y un aumento de la compactación del suelo, hecho que se puede relacionar como contribuyente al aumento de la DA en las zonas con presencia de ungulados. Estas alteraciones en las propiedades físicas del suelo provocan que los suelos afectados sean más propensos a la erosión, lo cual provoca que a largo plazo se consiga una pérdida de suelo y, por tanto, la vegetación no pueda crecer en esa zona. Esto se relaciona con pérdidas de patrimonio ecológico y, por tanto, una reducción en el turismo asociado a estas zonas.

El secuestro de carbono atmosférico en sus formas de CO₂ y CH₄ contribuye a mitigar los efectos del calentamiento global, siendo una parte de este servicio proveída por la vegetación mediante la fotosíntesis y la otra mediante la mineralización originada en el suelo. La capacidad de sumidero de C del suelo se ve reducida en las zonas con exceso de ungulados debido a la pérdida de vegetación y microorganismos que lo mineralicen, cosa que concuerda con los resultados aportados por Elmore & Asner, 2006; Bagchie & Ritchie, 2010. Esta reducción es el doble si los ungulados implicados son ganado doméstico. Bagchie & Ritchie, 2010 mostró que la capacidad media de sumidero de un suelo natural era de 44 g C m⁻² · año⁻¹, mientras que en las zonas destinadas a la producción ganadera dicha capacidad era de solo 19 g C · m⁻² · año⁻¹. Elmore & Asner, 2006 mostraron una regresión exponencial negativa del contenido de C en función de la intensidad de pastoreo en pastos del volcán Hualalai, Hawaii ($y=4,07 + 1,9 \log (x)$; $R=0,73$; $p < 0,001$). Sin embargo, Reeder & Schuman, 2002 observaron un incremento del C del suelo en parcelas expuestas a un pastoreo tanto moderado como intensivo durante 17 años respecto a una parcela excluida durante 40 años en praderas mixtas del estado de Wyoming y en estepas bajas del estado de Colorado (Estados Unidos), si bien el contenido de C del suelo fue significativamente mayor en las praderas mixtas respecto a las estepas bajas. Esto es sugerido debido a que la exclusión de los ungulados promueve la inmovilización del C en la hojarasca debido a que los ungulados pueden descomponerla mediante el pisoteo y el consumo de la materia vegetal.

Porcentaje de Nitrógeno del suelo (N_t)

En el 50% de los artículos que analizaron el porcentaje de N_t observaron un descenso en el contenido de nitrógeno del suelo cuando el grado de pastoreo era elevado (alrededor de 6-9 AU · ha⁻¹). Esto puede relacionarse con que el pastoreo estimula la formación de NO₃⁻, un ion muy soluble en agua que es eliminado por lixiviación, siguiendo la línea de Baron *et al.*, 2001. Sin embargo, también se ha observado en algunos casos que un pastoreo moderado

(alrededor de $1,5 \text{ AU} \cdot \text{ha}^{-1}$) eleva el contenido de N_t del suelo debido a la remoción del exceso de vegetación y al retorno de nutrientes al suelo por medio de defecaciones. Más aún, Wang *et al.*, 2018 observó que cuando el ungulado responsable era la oveja (*O. aries*), el incremento del contenido de N_t del suelo era más acusado que en los casos en los que el ungulado responsable era otro animal. Es reseñable que de los cuatro artículos que reportaron incremento del porcentaje de N_t , tres de ellos presentaban ovejas en los estudios. Esto es debido a que los ejemplares de *O. aries* tienen una preferencia mayor por plantas con alto contenido en nitrógeno que otros animales, lo que provoca un mayor retorno de éste al suelo con las defecaciones. Por otro lado, el aumento de la densidad aparente provocado por las ovejas no es tan elevado como el causado por *B. taurus*. El aumento de la compactación del suelo es responsable de la pérdida de nutrientes del suelo (Stritar *et al.*, 2010; Wu *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2018) debido al favorecimiento de la erosión. Esto es más patente en suelos áridos con alto contenido en arenas, donde la erosión es mucho más patente a lo que si se le adiciona el efecto de la herbivoría este tipo de suelos se vuelven propensos a la pérdida de nutrientes (Huang *et al.*, 2008). Adicionalmente, en Xie & Wittig, 2004 se reportó que el contenido de N del suelo está correlacionado positivamente con el COS. Debido a que el pastoreo en la mayoría de los casos provoca un descenso de la materia orgánica, el porcentaje de N_t también se ve perjudicado en la mayoría de los casos por el mismo.

Sin embargo, en seis artículos (Lavado & Taboada, 1985; Fuhlendorf *et al.*, 2002; Raiesi & Asadi, 2006; Savadogo *et al.*, 2007; De Souza *et al.*, 2008; Golluscio *et al.*, 2009) no se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de N_t entre las parcelas, lo que ha sido más bien relacionado con un pastoreo insuficiente o bien que en el pasado tuvieron un uso diferente como campos de cultivo. Las zonas donde se realizan los estudios también influyeron en variaciones en el porcentaje de N_t debido a características ambientales de las mismas (*e.g.* humedad relativa, altitud...), tal y como quedó reflejado en Marzaioli *et al.*, 2010 y Bressette *et al.*, 2012.

Dado que el contenido de N correlaciona positivamente con el COS, en las zonas con exceso de ungulados los suelos sufren de pérdidas en nutrientes del suelo. Esto es debido a que los microorganismos que descomponen y mineralizan el N del suelo son heterotróficos, necesitando por tanto fuentes orgánicas de C para sobrevivir. Esto concuerda con los estudios realizados por Stritar *et al.*, 2010; Noe *et al.*, 2013; Lin *et al.*, 2017. La pérdida de fertilidad de los suelos se relaciona con la pérdida de biodiversidad vegetal debido a la eliminación de las especies con altos requerimientos nutricionales en favor de aquellas capaces de soportar la escasez de nutrientes. Manning *et al.*, 2017 mostró una correlación positiva entre el FQI y el

COS ($r = 0,55$; $P = 0,02$) y de N ($r = 0,54$; $P = 0,01$), si bien en dicho estudio se tuvo también en cuenta la frecuencia de incendios, aunque tuvieran una menor influencia que los ungulados. Sin embargo, Faccio-Carvalho *et al.*, 2010 publicó que el pastoreo moderado aumenta los contenidos de C y N del suelo, a pesar de que el pastoreo intensivo provoca una reducción a los tres años desde el establecimiento del pastoreo en una pradera destinada tanto a pastoreo como al cultivo en la región subtropical de Brasil.

Ratio C/N

La ratio C/N por lo general no difirió significativamente en un 53,33% de los artículos en los que se la midió. Esto puede ser atribuido a que en las zonas con elevada presión pastoril tanto el contenido de carbono como el de nitrógeno tienden a disminuir, debido a la reducción en el aporte de necromasa al suelo debido al consumo por parte de éstos. Sin embargo, se han encontrado estudios en los que la ratio ha disminuido (véase tabla 2), es decir, ha aumentado el contenido de nitrógeno del suelo en detrimento del de carbono, lo cual es concordante con el efecto observado mayoritariamente que ejercen los ungulados sobre el COS. Algunos autores encontraron que mediante las deposiciones de los ungulados se puede aumentar el contenido de nitrógeno del suelo, lo que causó que la ratio C/N disminuyese (Dormaar & Willms, 1998). Sin embargo, como se vio en el apartado del COS, en ocasiones se puede aportar una cantidad significativa de carbono mediante las deposiciones. Así mismo, se encontraron correlaciones entre el COS y el N_t (Manning *et al.*, 2017). Esto estaría relacionado con el tipo de plantas que consumen los herbívoros, coincidiendo las plantas de menor palatabilidad con las ratios C/N menores (Steffens *et al.*, 2008; Rauber *et al.*, 2016).

En las zonas con presencia de ungulados las especies con elevadas ratios C/N son progresivamente reemplazadas por especies con alto contenido en lignina y, por tanto, con ratios C/N mayores. Estas especies, por un lado, aportan una hojarasca más difícil de degradar por los microorganismos del suelo, y, por otro lado, aportan un contenido muy pobre de N al suelo. Esto concuerda con los estudios realizados por Stark *et al.*, 2015; Rauber *et al.*, 2016, donde se relacionó la ratio C/N con la composición florística de la zona, si bien no se encontraron diferencias significativas en la ratio C/N del suelo en zonas con presencia de ungulados. Zhang *et al.*, 2018 encontró que la ratio C/N era significativamente mayor en las zonas con pastoreo por *O. aries* que en zonas sin pastoreo o zonas con pastoreo por *B. taurus*. Sin embargo, la ratio C/N en las zonas con pastoreo tanto por *O. aries* como por *B. taurus* no difirieron significativamente entre sí debido a los aportes de N a través de las heces. Por tanto,

esto sugeriría que tanto los ungulados como la composición florística de las zonas afectadas serían las responsables de modular el ciclado del N y el C.

Por otro lado, se ha observado que la respiración microbiana y la mineralización del N pueden verse favorecidas en las zonas con presencia de ungulados, siguiendo la línea de Frank & Groffman, 1998. Sin embargo, esto no se vio reflejado en la ratio C/N. Katsalirou *et al.*, 2010 no encontró diferencias significativas entre el N_t entre las parcelas sin ungulados y las parcelas con un pastoreo moderado ($SR = 25 \text{ AU} \cdot \text{ha}^{-1}$) o con un pastoreo intensivo ($SR = 50 \text{ AU} \cdot \text{ha}^{-1}$), si bien en COS fue significativamente menor en las parcelas de pastoreo intensivo. A pesar de ello, la ratio C/N no difirió significativamente en ninguna de las parcelas. Esto sugiere que la ratio C/N no es el único indicador que refleja el movimiento de nutrientes del suelo.

Carbono (C_{mic}) y Nitrógeno microbianos (N_{mic})

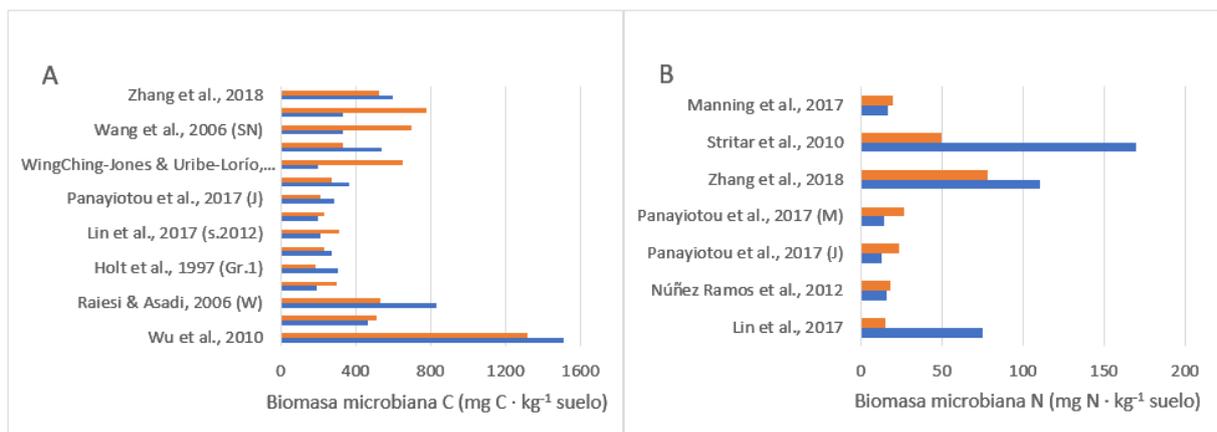


Figura 2. Variaciones en el carbono microbiano (A) y el nitrógeno microbiano (B) en zonas sin pastoreo o pastoreo ligero (azul) y zonas con pastoreo intensivo. Se tuvieron en cuenta las medidas experimentales en las que hubo significación entre las zonas con o sin ungulados.

El C_{mic} tiende a disminuir en las zonas con presencia de ungulados, tal y como se observó en el 33,3% de los artículos que estudiaron el tema (véase fig. 2). Se ha relacionado el contenido de C_{mic} con el COS y los aportes de estiércol (Núñez-Ramos *et al.*, 2012; Lin *et al.*, 2017). Lin *et al.*, 2017 encontró una relación positiva entre el C_{mic} y el COS ($r = 0,534$; $p < 0,05$) y con el porcentaje de N_t ($r = 0,589$; $p < 0,05$), factores que tienden a disminuir en las zonas afectadas por los ungulados (véase tabla 1). No obstante, en el 26,6% de los artículos no se encontró un efecto claro sobre el C_{mic} directamente debido a los ungulados, sino más bien a la composición florística de la zona (Wang *et al.*, 2018). Manning *et al.*, 2017 encontró una correlación positiva entre el C_{mic} y el índice de calidad florística (FQI, por sus siglas en inglés). Incluso determinadas especies contribuyen a aumentar el carbono microbiano

mediante la necromasa aportada al suelo. Wang *et al.*, 2018 observaron que en comunidades de *Leymus chinensis* el contenido de carbono microbiano era mayor que en otros tipos de comunidades herbáceas, no encontrando diferencias significativas en relación con el pastoreo ($p = 0,138$). Por el contrario, las comunidades de leñosas disminuyen el C_{mic} debido a un aporte menor de necromasa o de necromasa menos descomponible debido a la lignina (Raiesi & Asadi, 2006). Por otro lado, Wang *et al.*, 2018 observaron una correlación entre el C_{mic} y la mineralización del N, cosa que se vio favorecida en las parcelas con pastoreo por *O. aries*. En relación con lo anterior, Zhang *et al.*, 2018 observó que las especies vegetales que crecen en zonas afectadas por la actividad de los ungulados pueden mantener el equilibrio de la relación C/N mediante sus requerimientos nutricionales, de manera que al morir contribuye a restaurar el equilibrio en el contenido de ambos elementos en el suelo. En otros casos también se ha relacionado el contenido de carbono microbiano con la topografía del lugar (Harrison & Bardgett, 2004) o la cobertura vegetal, aumentando el C_{mic} bajo suelos con baja cobertura vegetal que además puede verse favorecido por los aportes de heces al suelo, acentuándose si además en las zonas con pastoreo se realizan cosechas debido a los restos de cosecha, actuando como necromasa adicional (Prieto *et al.*, 2011; WingChing-Jones *et al.*, 2017).

No se encontraron diferencias significativas entre el N_{mic} y la actividad de los ungulados, si bien la cantidad de literatura encontrada que trató el tema fue bastante baja. Sin embargo, Lin *et al.*, 2017 encontraron una correlación positiva entre el N_{mic} con la humedad del suelo ($r = 0,528$ $p < 0,01$), el COS ($r = 0,917$; $p < 0,01$) y el N_t ($r = 0,922$; $p < 0,01$) y una correlación negativa con el pH ($r = -0,633$; $p < 0,01$). Es bien sabido que en las zonas con presencia de ungulados los porcentajes del COS y el N_t disminuyen. La humedad del suelo también disminuye debido al aumento en la compactación del suelo, con lo cual implica que en zonas con actividad de ungulados el N_{mic} disminuye. Sin embargo, se ha citado que las deposiciones de los ungulados contribuyen a aportar N al suelo, lo que favorece que los microorganismos capten estos compuestos para incorporarlos a sus estructuras (Núñez-Ramos *et al.*, 2012; Panayiotou *et al.*, 2017). Por otro lado, el pH puede verse modificado por efecto de las deposiciones de los ungulados.

La biomasa microbiana (C y N) está relacionada con la cantidad de microorganismos presentes en el suelo y con el tipo de comunidades microbianas presentes en el suelo (Lin *et al.*, 2017). Estos microorganismos, tanto bacterias como protozoos u hongos constituyen uno de los eslabones más importantes a nivel del ecosistema. Si bien algunos de ellos son patógenos de plantas o animales, muchos de ellos actúan como descomponedores de la necromasa y contribuyen al retorno de nutrientes al suelo. Estos microorganismos, por tanto,

contribuyen al restablecimiento de los nutrientes del suelo y a la regulación de su concentración. Así mismo, cuando estos microorganismos mueren, sus restos pasan a constituir parte de la materia orgánica del suelo. Schurig *et al.*, 2013 realizaron un estudio de la biomasa microbiana en los suelos del glaciar Dama, Suiza, relacionando la cantidad de restos de microorganismos con aumentos en el COS y el N_t. Así mismo, los compuestos nitrogenados provenientes del citoplasma de las bacterias pueden persistir un mayor tiempo en el suelo, pudiendo cimentar y otorgando, por tanto, estructura al suelo. Esto puede ser relacionado con los servicios ecosistémicos de secuestro de C, debido a la participación de estos organismos en el ciclo del C y la formación del COS y con la estructuración del suelo mediante los aportes de materia orgánica y de minerales y compuestos capaces de formar agregados estructurales en el suelo.

pH

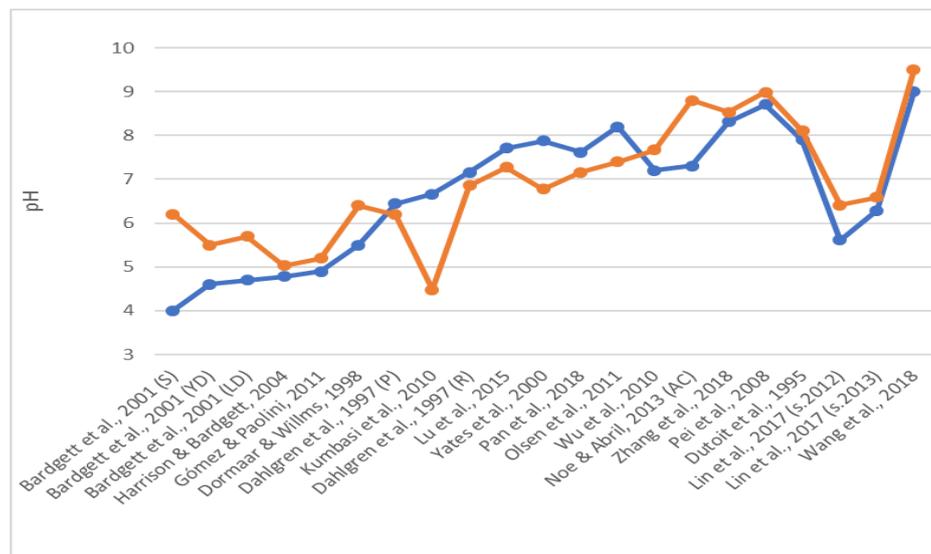


Figura 3. Variaciones en el pH del suelo entre los terrenos con pastoreo intensivo (naranja) y las zonas sin pastoreo (azul) en aquellos estudios en los que se presentaron diferencias significativas entre ambas zonas.

Si bien en el 34,38% no se encontraron diferencias significativas en el pH entre las zonas con y sin ungulados, se ha observado que en el 31,25% de los estudios el pH tiende a incrementarse en aquellas zonas afectadas por el pastoreo en mayor o menor medida. Esto puede deberse a las deposiciones generadas por parte de los ungulados con alto contenido en compuestos aminados (*e.g.* urea, NH₃...), o bien, al metabolismo microbiano de las sustancias generadas por los ungulados.

No obstante, en seis artículos (Dahlgren *et al.*, 1997; Yates *et al.*, 2000; Kumbasli *et al.*, 2010; Olsen *et al.*, 2011; Lu *et al.*, 2015; Pan *et al.*, 2018) se encontró que el pH se acidificó en aquellas zonas con pastoreo respecto a las zonas sin pastoreo. En Dahlgren *et al.*, 1997 se

compararon los efectos del pastoreo sobre el pH en un robledal (control: 7,16; pastoreo: 6,86; $p < 0,05$) y en pasturas (control: 6,44; pastoreo: 6,19; $p < 0,05$). La razón que se atribuyó a esta acidificación del suelo en las zonas con pastoreo en ambas fueron el favorecimiento del metabolismo del nitrógeno, el cual genera compuestos ácidos (ej.: NH_4^+), todo ello influenciado por el tipo de hojarasca propia de cada hábitat, lo cual sigue la línea de Yates *et al.*, 2000. En Kumbasli *et al.*, 2010; donde se encontró también el mismo resultado (control: 6,66; pastoreo: 4,48; $p < 0,0001$), también se referenció que esta acidificación se debió fundamentalmente a las secreciones ácidas generadas por las raíces y al CO_2 liberado desde el suelo por parte del metabolismo radicular y de los microorganismos, descartando un papel importante por parte de las defecaciones de los ungulados. Por otro lado, el propio sustrato puede condicionar el pH del suelo según la roca madre y el tipo de hojarasca (Bárbaro *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2018).

Las plantas necesitan un pH comprendido entre 5,5 y 6,5 dependiendo de la especie para un crecimiento óptimo si bien existen especies capaces de tolerar valores más ácidos o básicos (Bárbaro *et al.*, 2014). Los valores de pH básicos dificultan la absorción de ciertos oligoelementos (*e.g.* Fe, Mn, Cu, Zn...). Por otro lado, los valores de pH ácidos dificultan la absorción del nitrógeno y fósforo; así como de elementos secundarios (*e.g.* Ca, K, Mg...). Esto es debido a que estos minerales precipitan a determinados valores de pH, lo que no los hace aptos para ser absorbidos por las plantas. Si bien los ungulados en algunos estudios permitieron que el pH se mantuviese en los valores apropiados (*e.g.* Dormaar & Willms, 1998; Bardgett *et al.*, 2001; Gómez & Paolini, 2011...), en otros casos los ungulados desviaron el pH del suelo hasta valores básicos (Dutoit *et al.*, 1995; Pei *et al.*, 2008; Noe & Abril, 2013). Sin embargo, esto es contradictorio con los hallazgos de Kumbasi *et al.*, 2010, aunque la cobertura vegetal citada en sus estudios estuvo compuesta por robles (*Quercus frainetto*), carpes (*Carpinus betulus*), hayas (*Fagus orientalis*) y castaños (*Castanea sativa*) especies fuertemente acidófilas o eurioicas para diferentes rangos de pH (Kandemir & Kaya, 2009; Galán-Cela, 2013; Mauri *et al.*, 2016). Estos hallazgos sugieren que las modificaciones del pH pueden causar la eliminación de especies poco tolerantes a valores extremos de pH debido a la incapacidad de tolerar la escasez de los bioelementos no disponibles bajo dichos valores de pH.

Ciclado del N

La fijación de N_2 está condicionada por la disponibilidad de C del suelo y por el O_2 y NO_3^- presentes en el suelo, actuando los dos últimos como inhibidores (Patra *et al.*, 2005;

Patra *et al.*, 2006). Los ungulados, debido a sus efectos de reducción en el COS y aumento en la DA, son capaces de crear las condiciones adecuadas para favorecer a las bacterias fijadoras del N₂. Teniendo en cuenta que algunas de estas especies fijadoras corresponden a cianobacterias o líquenes (*e.g. Nostoc sp., Xanthoparmelia sp.*), un pastoreo moderado favorece el crecimiento de estos organismos al permitir una mayor penetración de luz al remover el exceso de lecho vegetal, si bien un pastoreo excesivo perjudica a estos organismos debido a la exposición del suelo a la erosión (Holst *et al.*, 2009; Giese *et al.*, 2013). En otros casos el efecto de los ungulados sobre la fijación de N₂ no fue significativa, con lo cual se podría afirmar que, si bien estos ejercen un efecto, la disponibilidad de NO₃⁻ del suelo, los niveles de anoxia y la penetración de la luz serían los responsables de modelar la fijación de N₂.

Proceso	Aumenta	Sin Efecto	Disminuye	Variable
Fijación de N ₂	3	3	0	1
Nitrificación	9	1	6	4
Desnitrificación	5	2	2	0
Amonificación	4	6	3	1
Mineralización de N	6	2	4	4
Lixiviación	6	1	3	0

Tabla 3. Referencias a los efectos por parte de los ungulados sobre las diferentes fases del ciclo del nitrógeno. Se contabilizaron los reportes de impactos positivos, negativos, sin efecto significativo o variable en función de características ambientales de la zona (*e. g.* profundidad o humedad del suelo, tipo de ungulado involucrado).

En relación con lo anterior, los ungulados aumentaron la nitrificación en el 45 % de los casos. Sin embargo, en el 30% de los casos la nitrificación disminuyó en zonas con presencia de ungulados. Las causas que se atribuyeron a este descenso fueron la compactación del suelo debido al pisoteo y a la reducción en consecuencia, de la porosidad. Ambas provocan que las bacterias nitrificadoras se redistribuyan y, por tanto, sean más abundantes en las zonas afectadas, siguiendo la línea de Pan *et al.*, 2018. Su uso en el pasado como terrenos de cultivo también puede influir en la disminución del contenido de NO₃⁻ si posteriormente se instalan ungulados debido a la reducción en los aportes de necromasa al suelo (Fuhlendorf *et al.*, 2002). El contenido de NO₃⁻ del suelo ejerce un papel importante en la regulación de las comunidades bacterianas, así como de regular el flujo de nitrógeno a través del suelo mediante el proceso de fijación anteriormente descrito (Zhang *et al.*, 2018).

La desnitrificación es responsable de reducir el contenido de nitrógeno del suelo, lo que provoca que pocas especies vegetales sean capaces de crecer en suelos con altos índices de

desnitrificación. Más aún, la desnitrificación implica la liberación de óxidos de nitrógeno (N_2O y NO) capaces tanto de destruir el O_3 como de formar el HNO_3 de la lluvia ácida (Madigan *et al.*, 2009). La lluvia ácida al precipitar provoca la acidificación de los suelos, lo que provoca alteraciones en las comunidades microbianas y, por tanto, afecta a la fertilidad del suelo, lo que se traduce en una disminución en la producción de cultivos. Por otro lado, pocas especies vegetales pueden adaptarse a suelos muy ácidos, por lo que se produce una pérdida de patrimonio natural.

Si bien los ungulados en el 42,86% de los casos no causaron un efecto significativo en la amonificación, factores como el pisoteo provocaron la remoción de los organismos responsables del proceso (Pan *et al.*, 2018). No es el caso de la mineralización del nitrógeno, el cual los ungulados han favorecido en el 41,6% de los casos. En otros casos los ungulados no tuvieron un efecto significativo sobre la mineralización del N (Stark *et al.*, 2002) o bien este varió entre las zonas de muestreo (Bardgett *et al.*, 2001; Yan *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2018). En estos casos se atribuyó la alteración en la mineralización del N al tipo de ungulado, ya que la oveja presenta unas deposiciones muy ricas en N, lo que estimula su mineralización (Wang *et al.*, 2018) o bien a la humedad del suelo, correlacionándose positivamente con la mineralización del N (Yan *et al.*, 2016). La humedad del suelo favorece los procesos de mineralización y de amonificación (Luo *et al.*, 1999; Yan *et al.*, 2016).

No obstante, en el proceso de amonificación puede haber pérdidas por volatilización en forma de NH_3 , principalmente en suelos alcalinos (Madigan *et al.*, 2009). Los ungulados pueden provocar la alcalinización del sustrato mediante la orina, con lo cual pueden favorecer el empobrecimiento del suelo debido a las pérdidas en forma de NH_3 . Así mismo, cabe destacar que el NO_3^- es un ion muy soluble sometido a pérdidas por lixiviación. Los ungulados incrementaron las pérdidas de N por volatilización o lixiviación en el 60% de los casos. Esto se relaciona con el aumento de la nitrificación que ejercen los ungulados y con las deposiciones de N orgánico mediante las heces y la orina, lo que al alcalinizar el pH provoca el favorecimiento de las pérdidas por volatilización. Esto a largo plazo puede contribuir con la contaminación de acuíferos por NO_3^- , lo que puede provocar la pérdida de recursos hídricos debido a los efectos perjudiciales de los nitratos sobre la salud humana. Así mismo, la eutrofización generada por los excesos de NO_3^- provoca la pérdida de recursos pesqueros si éstos llegan a los lagos debido a la anoxia generada. Así mismo, la generación de gases tóxicos como el H_2S o el CH_4 también implica la pérdida de usos recreacionales y turísticos en las zonas afectadas y, por tanto, pérdidas de ingresos en las zonas afectadas.

Efecto de altas cargas ganaderas sobre los ecosistemas

Aunque los factores ambientales, tales como la topografía, la climatología o la gravimetría pueden influir en las propiedades del suelo, se puede concluir que las poblaciones excesivas de ungulados están causando efectos negativos a nivel del suelo mediante la reducción de la fertilidad y el aumento de la compactación del suelo. La compactación del suelo y la reducción de la materia orgánica suelo está afectando a la capacidad de secuestro y retención del C del suelo, vía efectiva de eliminación de CO₂ y CH₄ atmosféricos. Considerando que la actividad ganadera es también responsable de la generación de gases de efecto invernadero mediante la respiración y fermentación que generan los animales, el exceso de ungulados puede contribuir a agravar los efectos del cambio climático. Así mismo, la destrucción de bosques para su conversión a terrenos de pastoreo contribuye a agravar el problema. Por otro lado, la capacidad de filtración del agua también se ve reducida por las altas cargas ganaderas, con lo que a largo plazo los suelos serán cada vez más áridos debido a la incapacidad de absorción de agua y las pérdidas de nutrientes, lo que es agravado debido a la disminución en la capacidad de recarga de los acuíferos. Así mismo, la reducción de los contenidos de N y C del suelo por consumo de los vegetales, así como su ciclado debido a la disminución de las comunidades de microorganismos responsables de su ciclado, reducen la fertilidad del suelo y, por consiguiente, la producción vegetal se ve disminuida. Este efecto se ve agravado por las modificaciones ejercidas en el pH. Todo esto se traduce en una menor capacidad productiva del ecosistema, lo que es responsable de la disminución en la producción de alimentos y materiales, así como en pérdidas de patrimonio biológico al reemplazarse las especies sensibles a la falta de nutrientes por otras más resistentes. Estas alteraciones a largo plazo afectarán tanto a nivel de producción de alimentos y materiales como al potencial turístico, patrimonial y científico de las zonas afectadas.

Así mismo, la intensa relación entre cada una de las variables estudiadas puede agravar los efectos causados por los ungulados. El COS contribuye a reducir la densidad aparente del suelo, así como la biomasa microbiana realiza aportes de C y N al suelo. Si bien el tipo de hojarasca influye en el contenido nutricional del suelo, las poblaciones excesivas de ungulados son responsables de la degradación del potencial productivo de los ecosistemas. Sin embargo, es importante reseñar que los ungulados también ejercen un papel fundamental en el mantenimiento de los ecosistemas si sus poblaciones están equilibradas con el entorno, pues eliminan el exceso de maleza y aportan nutrientes al suelo mediante sus defecaciones. De esta manera, contribuyen a mantener un equilibrio de la biomasa del bosque, lo que contribuye a mantener unas condiciones adecuadas de disponibilidad de nutrientes del suelo y

disminuyen el riesgo de propagación de incendios. Sin embargo, la necesidad de una mayor producción ganadera y el descenso de las poblaciones de depredadores que regulen las poblaciones de ungulados están contribuyendo a las sobrepoblaciones por parte de estos animales, agravando los efectos negativos que están causando sobre los ecosistemas.

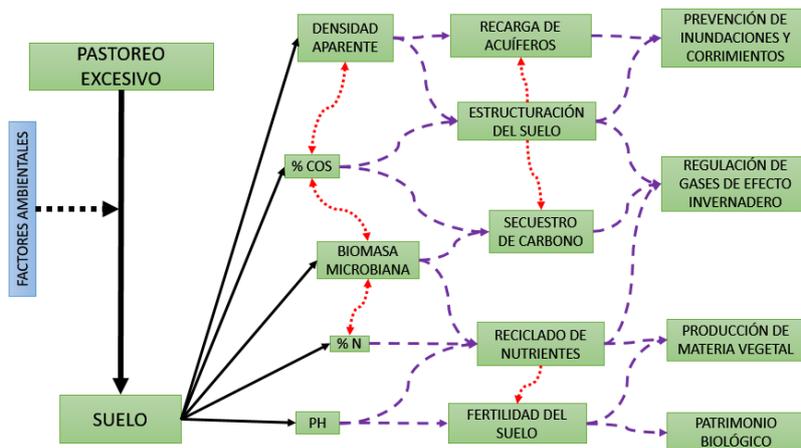


Figura 4. Relaciones entre las variables fisicoquímicas afectadas por el exceso de ungulados (pudiendo haber efectos aditivos por parte de factores ambientales) y los servicios ecosistémicos afectados, enlazados con flechas moradas discontinuas. Se muestran también relaciones de efecto entre las mismas variables (flechas color rojo discontinuas).

Conclusiones

- I. Existe un gran número de estudios que analizan los efectos de los ungulados en el suelo, pero si bien se han estudiado muy diversos ecosistemas y países, hay un predominio sobre los pastos y la mayoría de los estudios se enmarcan en el hemisferio norte, especialmente en EE. UU. y China.
- II. La metodología más usada fue el gradiente de intensidad, permitiendo observar que las cargas ganaderas moderadas tienen un efecto generalmente positivo sobre las variables fisicoquímicas del suelo, mientras que las cargas ganaderas altas generan impactos negativos sobre dichas variables. A este método le siguió la exclusión mediante vallado, permitiendo observar el restablecimiento de las variables fisicoquímicas del suelo en función del tiempo de exclusión.
- III. La vegetación más estudiada fueron los pastos, debido a que son el tipo de vegetación preferido por los ungulados, resultando muchas veces de la conversión a terrenos de explotación ganadera. Por otro lado, los matorrales fueron el tipo de vegetación con menos estudios a pesar de ser un tipo de vegetación importante en algunos países como México o el Mediterráneo.

IV. Los ungulados más estudiados fueron los domésticos, debido a los impactos cada vez mayores que causan los ungulados procedentes de la industria ganadera en prácticamente la totalidad del planeta.

V. Un exceso de ungulados provoca una mayor compactación del suelo debido al pisoteo y a la reducción del COS lo cual disminuye la capacidad de infiltración de agua del suelo, comprometiendo la capacidad de recarga de acuíferos y la prevención de inundaciones y deslizamientos. Así mismo, la compactación del suelo compromete la colonización vegetal, causando pérdidas de biodiversidad y capacidad de producción de materia vegetal.

VI. El exceso de ungulados reduce la cantidad de materia orgánica del suelo y con ello, los microorganismos responsables de su movimiento. Con ello se compromete la capacidad de secuestro del C del suelo, con lo que la eliminación de gases como el CO₂ y el CH₄ se ven comprometidas.

VII. La fertilidad del suelo se ve comprometida en zonas con exceso de ungulados debido a las reducciones de la necromasa y de los microorganismos encargados de su reciclado, a lo que hay que adicionar las modificaciones en el pH causadas por la orina de los animales. Así mismo, en condiciones de escasez de estos nutrientes la capacidad de reciclado de éstos disminuye, así como aumentan las pérdidas por lixiviación o volatilización. Esto a largo plazo puede derivar en un aumento en la desertificación de ciertas zonas y en pérdidas en el patrimonio natural.

Agradecimientos

Me gustaría agradecer la ayuda prestada por la Dra. Elena Baraza Ruiz al haberme tutorado durante la realización del presente Trabajo de Fin de Grado. También me gustaría agradecerle a Miguel Ibáñez del mismo departamento su colaboración en el presente trabajo facilitando conocimiento.

Referencias

- Abril A, Bucher EH. The effects of overgrazing on soil microbial community and fertility in the Chaco dry savannas of Argentina. *App. Soil Ecol.* **12**. 1999: 159-167.
- Alegre JC, Lara PD. Efecto de los animales en pastoreo sobre las propiedades físicas de suelos de la región tropical húmeda de Perú. *Pasturas Trop.* **13(1)**, 1991: 18-23.
- Bagchi S, Ritchie ME. Introduced grazers can restrict potential soil carbon sequestration through impacts on plant community composition. *Ecol. Let.* **13**, 2010: 959-968.
- Bárbaro, L., Karlanian, M. and Mata, D. (2018). *Importancia del pH y la Conductividad Eléctrica (CE) en los sustratos para plantas*. [ebook] Argentina: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- Bardgett RD, Jones AC, Jones AC, Kemmitt SJ, Cook R, Hobbs PJ. Soil microbial community patterns related to the history and intensity of grazing in sub-montane ecosystems. *Soil Biol. Biochem.* 2001: 1653-1664.
- Baron VS, Dick AC, Mapfumo E, Malhi SS, Naeth MA, Chanasyk DS. Grazing impacts on soil nitrogen and phosphorus under Parkland pastures. *J. Range Manage.* **54**. 2001: 704-710.

- Beukes PC, Cowling RM. Non-selective grazing impacts on soil-properties of Nama Karoo. *J. Range Manage.* **56**. 2003: 547-552.
- Beymer RJ, Klopatek JM. Effects of grazing on Cryptogamic Crusts in Pinyon-juniper Woodlands in Grazing Canyon National Park. *Am. Mid. Natur.* **127(1)**. 1992: 139-148.
- Bressette JW, Beck H, Beauchamp VB. Beyond the browse line: complex cascade effects mediated by white-tailed deer. *Oikos* **121**. 2012: 1749-1760.
- Cech PG, Venterink HO, Edwards PJ. N and P Cycling in Tanzanian humid savanna: influence of herbivores, fire, and N₂-fixation. *Ecosyst.* **13(7)**. 2010: 1079-1096.
- Chanasyk DS, Naeth MA. Grazing impacts on bulk density and soil strength in the foothills fescue grasslands of Alberta, Canada. *Can. J. Soil Sci.* **75**. 1995: 551-557.
- Chapin III FS, Sala OE, Huber-Sannwald E. (eds.) 2001. Global biodiversity in a changing environment. Scenarios for the 21st century. *Ecol. Studies* **152**. Springer, New York.
- Côté SD, Rooney TP, Tremblay JP, Dussault C, Waller DM. Ecological impacts of deer overabundance. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **35**. 2004: 113-147.
- Dahlgren RA, Singer MJ, Huang X. Oak tree and grazing impacts on soil properties and nutrients in a California oak woodland. *Biogeochem.* **39**. 1997: 45-64.
- Damacena de Souza E, Carbone Carneiro MA, Barbosa Paulino H, Alberto Silva C, Buzetti S. Frações do carbono orgânico, biomassa e atividade microbiana em um Latossolo Vermelho sob cerrado submetido a diferentes sistemas de manejos e usos do solo. *Acta Sci. Agron. (Maringá)* **28(3)**, 2006: 323-329.
- Dormaar JF, Willms WD. Effect of forty-four years of grazing on fescue grassland soils. *J. Range. Manage.* **51**. 1998: 122-126.
- Dutoit T, Alard D, Lambert J, Frileux PN. Biodiversité et valeur agronomique des pelouses calcicoles: effets du pâturage ovin. *Fourrages* **142**. 1995 : 145-158.
- Du Toit G van N, Malan PJ. Physical impact of grazing by sheep on soil parameters in the Nama Karoo subshrub/grass rangeland of South Africa. *J. Ar. Environ.* **73(9)**. 2009: 804-810.
- Eldridge DJ, Delgado-Baquerizo M, Travers SK, Val J, Oliver I. Do grazing intensity and herbivore type affect soil health? Insights from a semi-arid productivity gradient. *J. App. Ecol.* **54(3)**. 2017: 976-985.
- Eldridge DJ, Delgado-Baquerizo M, Travers SK, Val J, Oliver I, Hamonts K, Singh BK. Competition drives the response of soil microbial diversity to increased grazing by vertebrate herbivores. *Ecol.* **98(7)**. 2017: 1922-1931.
- Elmore AJ, Asner GP. Effects of grazing intensity on soil carbon stocks following deforestation of a Hawaiian dry tropical forest. *Global Change Biol.* **12**. 2006: 1761-1772.
- Faccio-Carvalho PC, Anghinoni I, De Moraes A, Damacena de Souza E, Sulc RM, Lang CR, Cassol-Flores JP, Terra-Lopes ML, Silva da Silva JL, Conte O, Lima-Wesp C, Leiven R, Serena-Fontaneli R, Bayer C. Managing grazing animals to achieve nutrient cycling and soil improvement in no-till integrated systems. *Nutr. Cycl. Agroecosyst.* **88**. 2010: 259-273.
- Fleurance G, Duncan P, Farruggia A, Dumont B, Lecompte T. Impact du pasturage équin sur la diversité floristique et faunistique des milieux pâturés. *Fourrages* **207**, 2011: 189-199.
- Frank DA, Groffman PM. Ungulate vs. Landscape control of soil C and N processes in grasslands of Yellowstone National Park. *Ecol.* **79(7)**. 1998: 2229-2241.
- Frank DA, Groffman PM, David Evans R, Tracy BF. Ungulate stimulation of nitrogen cycling and retention in Yellowstone Park grasslands. *Oecol.* **123**. 2000: 116-121.
- Fuhlendorf SD, Zhang H, Tunnel TR, Engle DM, Fernald-Cross A. Effects of grazing on restoration of southern mixed prairie soils. *Res. Ecol.* **10(2)**. 2002: 401-407.
- Furusawa H, Hino T, Takahashi H, Kaneko S. Nitrogen leaching from surface soil in a temperate mixed forest subject to intensive deer grazing. *Landscape Ecol. Engin.* **12(2)**. 2016: 223-230.
- Galán-Cela, P., Gamarra-Gamarrá, R., García-Viñas, J. and Álvarez Díaz, S. (2013). *Arboles Ibericos - España y Portugal*. [online] Arbolesibericos.es. Disponible en: <http://www.arbolesibericos.es>
- Giese M, Brueck H, Gao YZ, Lin S, Steffens M, Kögel-Knabber I, Glindemann T, Susenbeth A, Taube F, Nutterbach-Bahl K, Zheng XH, Hoffmann C, Bai YF, Han XG. N balance and cycling of Inner Mongolia typical steppe: a comprehensive case study of grazing effects. *Ecol. Mon.* **83(2)**. 2013: 195-219.
- Golluscio RA, Austin AT, García-Martínez GC, González-Polo M, Sala OE, Jackson RB. Sheep grazing decreases organic carbon and nitrogen pools in the Patagonian steppe: combination of direct and indirect effects. *Ecosyst.* **12**. 2009: 686-697.
- Gómez Y, Paolini J. Variación en la actividad microbiana por cambio de uso en suelos en sabanas, Llanos Orientales, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* **59(1)**, 2011: 1-15.
- Guo L, Wu S, Zhao D, Yin Y, Leng G, Zhang Q. NDVI-Based vegetation change in Inner Mongolia from 1982 to 2006 and its relationship to climate at the biome scale. *Adv. Meteor.* **2014**. 2014: 1-12.

- Harrison KA, Bardgett RD. Browsing by red deer negatively impacts on soil nitrogen availability in regenerating native forest. *Soil Biol Biochem.* **36**. 2004: 115-126.
- Hiernaux P, Biélers CL, Valentin C, Bationo A, Fernández-Rivera S. Effects of livestock grazing on physical and chemical properties of sandy soils in Sahelian rangelands. *J. Ar. Environ.* **41**. 1999: 231-245.
- Holst J, Butterbach-Bahl K, Liu C, Zheng X, Kaiser AJ, Schnitzler JP, Zechmeister-Boltenstern S, Brüggeman N. Dinitrogen fixation by biological soil crusts in an Inner Mongolian steppe. *Biol. Fertil. Soil* **45**. 2009: 679-690.
- Holt JA. Grazing pressure and soil carbon, microbial biomass and enzyme activities in semi-arid northeastern Australia. *App. Soil Ecol.* **5(2)**. 1997: 143-149.
- Hoshino A, Tamura K, Fujimaki H, Asano M, Ose K, Higashi T. Effects of crop abandonment and grazing exclusion on available soil water and other soil properties in a semi-arid Mongolian grassland. *Soil Til. Res.* **105**. 2009: 228-235.
- Huang D, Wang K, Wu WL. Dynamics of soil physical and chemical properties and vegetation succession characteristics during grassland desertification under sheep grazing in an agro-pastoral transition zone in Northern China. *J. Ar. Environ.* **70**. 2007: 120-136.
- Jeddi K, Chaieb M. Changes in soil properties and vegetation following livestock grazing exclusion in degraded arid environments of South Tunisia. *Flora* **205**, 2010: 184-189.
- Kandemir G, Kaya Z. 2009 UFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use of oriental beech (*Fagus orientalis*). Biodiversity International. Rome, Italy. 6 pages.
- Kardol P, Dickie IA, St. John MG, Husheer SW, Bonner KI, Bellingham PJ, Wardle DA. Soil-mediated Effects of Invasive Ungulates on Native Tree Seedlings. *J. Ecol.* **102**, 2014: 622-631.
- Katsalirou E, Deng S, Nofziger DL, Gerakis A. Long-term management effects on organic C and N pools and activities of C-transforming enzymes in prairie soils. *Eur. J. Soil Biol.* **46**. 2010: 335-341.
- Kumbasli M, Makineci E, Cakir M. Long term effects of red deer (*Cervus elaphus*) grazing on soil in a breeding area. *J. Environ. Biol.* **31**. 2010: 185-188.
- Lavado RS, Taboada MA. Influencia del pastoreo sobre algunas propiedades químicas de un natracuol de la Pampa Deprimida. *Ci. Suelo* **3(1-2)**. 1985: 102-108.
- Lin B, Zhao X, Zheng Y, Qi S, Liu X. Effect of grazing intensity on protozoan community, microbial biomass, and enzyme activity in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *J. Soil. Sedimen.* **17(12)**. 2017: 2752-2762.
- Lu X, Yan Y, Sun J, Zhang X, Chen Y, Wang X, Cheng G. Short-term grazing exclusion has no impact on soil properties and nutrients of degraded alpine grassland in Tibet, China. *Solid Earth* **6**. 2015: 1195-1205.
- Luo J, Tillman RW, Ball PR. Grazing effects on denitrification in a soil under pasture during two contrasting seasons. *Soil Biol. Biochem.* **31**. 1999: 903-912
- Madigan, M. (2015). *Brock. biología de los microorganismos* (14th ed.). Pearson Education.
- Manzano MG, Nívar J. Processes of desertification by goats overgrazing in the Tamaulipan thorn scrub (*matorral*) in north-eastern Mexico. *J. Ar. Environ.* **44**. 2000: 1-17.
- Marañón T, Madejón E. Funciones del suelo y servicios ecosistémicos: importancia de la materia orgánica. *Jornadas de la red Española de Compostaje*. 2016. Publicado en Sevilla, España.
- Martínez LJ, Zinck JA. Temporal variation of soil compactation and deterioration of soil quality in pasture areas of Colombian Amazonian. *Soil Til. Res* **75**. 2004: 3-17.
- Marzaioli R, D'Ascoli R, De Pascale RA, Rutigliano FA. Soil quality in a Mediterranean area of Southern Italy as related to different land use types. *App. Soil Ecol.* **44**. 2010: 205-212.
- Mauri A, Enescu CM, Houston-Durrant T, De Rigo D, Caudullo G. 2016. *Quercus frainetto* in Europe: distribution, habitat usage and threats. In: San-Miguel-Ayanz J, De Rigo D, Caudullo G, Houston-Durrant T, Mauri A. (Eds.), *European Atlas of Forest Tree Species*. Publ. Off. EU, Luxembourg, pp. e01de78+.
- McGinty WA, Smeins FE, Merrill LB. Influence of Soil, Vegetation and Grazing Management on Infiltration Rate and Sediment Production of Edwards Plateau Rangelands. *J. Range Manage.* **32(1)**. 1979: 33-37.
- Mohr D, Cohnstaedt LW, Topp W. Wild boar and red deer affect soil nutrients and soil biota in steep oak stands of the Eifel. *Soil Biol. Biochem.* **37(4)**, 2005: 693-700.
- Molles, M. (2006). *Ecología* (3rd ed., pp. 599-624). Madrid: McGraw-Hill Interamericana.
- Mutschlechner M, Praeg N, Illmer P. The influence of cattle grazing on methane fluxes and engaged microbial communities in alpine forest soils. *FEMS Microbiol. Ecol.* **94(5)**: 1-35.
- Nal.usda.gov. (2018). *National Agricultural Library |US Department of Agriculture*. [online] Available at: <https://www.nal.usda.gov> .
- Noe LB, Abril A. Is the nitrification a redundant process in arid regions? Activity, abundance and diversity of nitrifiers microorganisms. *Rev. Chilena Hist. Nat.* **86(3)**. 2013: 325-335.

- Núñez PA, Demanet R, Misselbrook TH, Alfaro M, Mora ML. Nitrogen losses under different cattle grazing frequencies and intensities in a volcanic soil of southern Chile. *Chilean J. Agricultural Res.* **70(2)**. 2010: 237-250.
- Núñez-Ramos PA, Jara-Castillo AA, Sandoval-Sandoval Y, Demanet R, Mora ML. Biomasa microbiana y actividad ureasa del suelo en una pradera permanente pastoreada de Chile. *Ci. Suelo* **30(2)**. 2012: 187-199.
- Olsen YS, Dausse A, Garbutt A, Ford H, Thomas DN, Jones DL. Cattle grazing drives nitrogen and carbon in a temperate salt marsh. *Soil Biol. Biochem.* **43**. 2011: 531-541.
- Pan H, Liu H, Liu Y, Zhang Q, Luo Y, Liu X, Liu Y, Xu J, Di H, Li Y. Understanding the relationships between grazing intensity and the distribution of nitrifying communities in grassland soils. *Sci. Total Environ.* **634**. 2018: 1157-1164.
- Panayiotou E, Dimou M, Monokrousos N. The effects of grazing intensity on soil processes in a Mediterranean protected area. *Environ. Monit. Assess.* **189**. 2017: 441-452.
- Patra AK, Abbadie L, Clays-Josserand, Degrange V, Grayston SJ, Loiseau P, Louault F, Mahmood S, Nazaret S, Philippot L, Poly F, Prosser JI, Richiaume A, Le Roux X. Effects of grazing on microbial functional groups involved in soil N dynamics. *Ecol. Mon.* **75(1)**. 2005: 65-80.
- Patra AK, Abbadie L, Clays-Josserand A, Degrange V, Grayston SJ, Guillaumaud N, Loiseau P, Louault F, Mahmood S, Nazaret S, Philippot L, Poly F, Prosser JI, Le Roux X. Effects of management regime and plant species on the enzyme activity and genetic structure of N-fixing, denitrifying and nitrifying bacterial communities in grassland soils. *Environ. Microbiol.* **8(6)**. 2006: 1005-1016.
- Patra AK, Le Roux X, Abbadie L, Clays-Josserand A, Poly F, Loiseau P, Louault F. Effect of microbial activity and nitrogen mineralization on free-living nitrogen fixation in permanent grassland soils. *J. Agronomy Crop Sci.* **193**. 2007: 153-156.
- Peco B, Sánchez AM, Azcárate FM. Abandonment in grazing systems: consequences for vegetation and soils. *Agriculture, Ecosyst. Soil* **113**. 2006: 284-294.
- Pei S, Fu H, Wan C. Changes in soil properties and vegetation following enclosure and grazing in degraded Alxa desert steppe of Inner Mongolia, China. *Agriculture Ecosyst. Environ.* **124(1)**. 2008: 33-39.
- Prieto LH, Bertiller MB, Carrera AL, Olivera NL. Soil enzyme and microbial activities in a grazing ecosystem of Patagonian Monte, Argentina. *Geoderma* **162**. 2011: 281-287.
- Pulido M, Schnabel S, Lavado Contador JF, Lozano-Parra J, González F. The impact of heavy grazing on soil quality and pasture production in rangelands of SW Spain. *Land Degrad. Develop.* **29**, 2018: 219-230.
- Raiesi F, Asadi E. Soil microbial activity and litter turnover in native grazed and ungrazed rangelands in a semiarid ecosystem. *Biol. Fertil. Soils* **43(1)**: 76-82.
- Rauber R, Steinaker D, Demaría M, Arroyo D. Factores asociados a la invasión de pajas en bosques de la región semiárida central argentina. *Ecol. Austral* **24**. 2016: 320-326.
- Rawls WJ, Pachepsky YA, Ritchie JC, Sobecki TM, Bloodworth H. Effect of soil organic carbon on soil water retention. *Geoderma* **116**. 2003: 61-76.
- Reeder JD, Schuman GE. Influence of livestock grazing on C sequestration in semi-arid mixed-grass and short-grass rangelands. *Environ. Pol.* **116**. 2002: 457-463.
- Roche JR, Ledgard SF, Sprosen MS, Lindsey SB, Penno JW, Horan B, McDonald KA. Increased stocking rate and associated strategic dry-off decision rules reduced the amount of nitrate-N leached under grazing. *J. Dairy Sci.* **99(7)**. 2016: 5916-5925.
- Rooney TP. Deer impacts on forest ecosystems: A North American perspective. *J. For. Res.* **74(1)**. 2001: 201-208.
- Rubio G, Lavado RS. Efectos de Alternativas de Manejo Pastoril sobre la Densidad Aparente de un Natracualf. *Ci. Suelo* **8(1)**. 1990: 79-82.
- Savadogo P, Sawadogo L, Tiveau D. Effects of grazing intensity and prescribed fire on soil physical and hydrological properties and pasture yield in the savanna woodlands of Burkina Faso. *Agriculture, Ecosyst. Environ.* **118(1-4)**: 80-92.
- Schrama M, Ciska-Veen GF, Liesbeth-Bakker ES, Ruifrok JL, Bakker JP, Olf H. An integrated perspective to explain nitrogen mineralization in grazed ecosystems. *Per. Plant Ecol., Evol Syst.* **15**. 2013: 32-44.
- Schultz K, Voigt K, Beusch C, Almeida-Cortez JS, Kowarik I, Walz A, Cierjacks A. Grazing deteriorates the soil carbon stocks of Caatinga forest ecosystems in Brazil. *For. Ecol. Manage.* **367**. 2016: 62-70.
- Schurig C, Smittenberg RH, Berger J, Kraft F, Woche SK, Goebel M-O, Heipieper H, Miltner A, Kaestner M. Microbial cell-envelope fragments and the formation of soil organic matter: a case study from a glacier forefield. *Biogeochem.* **113**. 2013: 595-612.
- Shelton AL, Henning JA, Schultz P, Clay K. Effects of abundant white-tailed deer on vegetation, animals, mycorrhizal fungi and soils. *For. Ecol. Manage.* **320**. 2014: 39-49.
- Sørensen CG, Fountas S, Nash E, Pesonen L, Bochtis D, Pedersen SM, Basso B, Blackmore SB. Conceptual model of a future farm management information system. *Comp. Elec. In Agri.* **72**. 2010: 37-47.
- Stark S, Tuomi J. Reindeer grazing and soil microbial processes in two suboceanic and two subcontinental tundra heaths. *Oikos* **97(1)**, 2002: 69-78.

- Stark S, Männistö MK, Eskelinen A. When do grazers accelerate or decelerate soil carbon and nitrogen cycling in tundra? A test of theory on grazing effects in fertile and infertile habitats. *Oikos* **124**. 2015: 593-602.
- Steffens M, Kölbl A, Totsche KU, Kögel-Knabner I. Grazing effects on soil chemical and physical properties in a semiarid steppe of Inner Mongolia (P.R. China). *Geoderma* **143**. 2008: 63-72.
- Srittar ML, Schweitzer JA, Hart SC. Introduced ungulate herbivore alters soil processes after fire. *Biol. Inv.* **12(2)**. 2010: 313-324.
- Stromayer KAK, Warren RJ. Are overabundant deer herds in the eastern United States creating alternate stable states in forest plant communities? *Wildlife Society Bulletin* **25(2)**. 1997: 227-234.
- Sun Y, He XZ, Fujiang H, Wang Z, Chang S. Grazing increases litter decomposition rate but decreases nitrogen release rate in an alpine meadow. *Biogeosciences* **15**. 2018: 4233-4243.
- Van Oudenhoven, A. P., Petz, K., Alkemade, R., Hein, L., & de Groot, R. S. (2012). Framework for systematic indicator selection to assess effects of land management on ecosystem services. *Ecological Indicators*, *21*, 110-122
- Vandandorj S, Eldridge DJ, Travers SK, Val J, Oliver I. Microsite and grazing intensity drive infiltration in a semiarid woodland. *Ecohydrol.* 2017: 1-10.
- Verchot LV, Groffman PM, Frank DA. Landscape versus ungulate control of gross mineralization and gross mineralization in semi-arid grasslands of Yellowstone National Park. *Soil Biol. Biochem.* **34**. 2002: 1691-1699.
- Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW, Likens GE, Matson PA, Schindler DW, Schlesinger WH, Tilman DG. Human Alteration of the Global Nitrogen Cycle: Sources and Consequences. *Ecol. App.* **7(3)**. 1997: 737-750.
- Wang KH, McSorley R, Bohlen P, Gathumbi SM. Cattle grazing increases microbial biomass and alters soil nematode communities in subtropical pastures. *Soil Biol. Biochem.* **38**. 2006: 1956-1965.
- Wang Z, Yuan X, Wang D, Zhang Y, Zhong Z, Guo Q, Feng C. Large herbivores influence plant litter decomposition by altering soil properties and plant quality in a meadow steppe. *Scientific Reports* **8**. 2018: 1-12.
- Webb J, Anthony SG, Brown L, Scholefield D. The impact of increasing the length of the cattle grazing season on emissions of ammonia and nitrous oxide and on nitrate leaching in England and Wales. *Agriculture Ecosyst. Environ.* **105(1)**. 2005: 307-321.
- WingChing-Jones R, Uribe-Lorío L. Biomasa y actividad microbiana en suelos de uso ganadero y en regeneración de bosque. *Cuadernos Investigación UNED* **8(1)**. 2016: 107-113.
- Wu G-L, Liu Z-H, Zhang L, Chen J-M, Hu T-M. Long-term fencing improved soil properties and soil organic carbon storage in an alpine swamp meadow of western China. *Plant Soil* **332**. 2010: 331-337.
- Xie Y, Wittig R. The impact of grazing intensity on soil characteristics of *Stipa grandis* and *Stipa bungeana* steppe in northern China (autonomous region of Ningxia). *Acta Oecol.* **25(3)**. 2004: 197-204.
- Yan R, Yang G, Chen B, Wang X, Yan Y, Xin X, Li L, Zhu X, Bai K, Rong Y, Hou L. Effects of livestock grazing on soil nitrogen mineralization on Hulunber meadow steppe, China. *Plant Soil Environ.* **62(5)**. 2016: 202-209.
- Zhang C, Liu G, Song L, Wang J, Guo L. Interactions of soil bacteria and fungi with plants during long-term grazing exclusion in semiarid grasslands. *Soil Biol. Biochem.* **124**. 2018: 47-58.