

Interacción entre los recursos y el pastoreo como controles de la estructura y la dinámica de pastizales naturales

*Tesis presentada para optar al título de Doctora de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

M. Sofía Campana

Lic. en Ciencias Ambientales - Universidad de Buenos Aires - 2015

Lugar de trabajo: IFEVA, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires,
CONICET



Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Directora de tesis

Laura Yahdjian

Lic. en Ciencias Biológicas (Universidad de Buenos Aires)
Doctora en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Co-director

Pedro M. Tognetti

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)
Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

Alice Altesor

Lic. en Biología (Universidad Nacional Autónoma de México)
Magister en Ciencias (Universidad Nacional Autónoma de México)
Doctora en Ecología (Universidad Nacional Autónoma de México)

Pedro Daleo

Lic. en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Mar del Plata)
Doctor en Ciencias (Universidad Nacional de Mar del Plata)

Adriana M. Rodríguez

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)
Magister en Recursos Naturales (Universidad de Buenos Aires)
Doctora en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Fecha de defensa de la tesis: 16 de marzo de 2020

A Enrique Chaneton,
por guiarme en la primera parte del camino que es el doctorado.

AGRADECIMIENTOS

El primer agradecimiento es para mis directores, tuve la suerte de tener un equipo de lujo. A Enrique, por aceptarme como becaria. Por la pasión por la ciencia, la ecología y la docencia, por su optimismo y sentido del humor. A Laura, por tu gran compromiso, paciencia y dedicación como directora. Por todas las oportunidades y desafíos de estos años, por la libertad para trabajar y hablar, por abrir las puertas de tu casa al grupo de trabajo. A Pedro, por tu presencia y generosidad todos estos años y tu compromiso el último año. Por invitar a sumarme a un montón de cosas e incentivar a ir más allá, por la música y el buen humor. Y también a Pame. Aunque no ocupaste un papel formal en mi comité de tesis cumpliste un papel muy importante y siempre estuviste presente escuchando, aconsejando, pensando (¡y viajando!).

Ceci-Cele / Cele-Ceci, los otros dos ángeles. Por los viajes y sus anécdotas. Por las planillas, datos y análisis compartidos. Por las presentaciones lindas. Pero sobre todo por ser grandes personas con las que compartir y hacer más fácil, liviano y divertido el trabajo cotidiano. ¡Tenerlas cerca durante estos años fue muy lindo e importante!

Al resto del grupo de trabajo de “Chilcas y alrededores” por los momentos compartidos, reuniones, talleres y cenas. Por el entusiasmo y los consejos. Especialmente a Marian C., Flor S., Tomi, Sergio, Vivi, Xime, JuanMa y Vicky.

Al resto de la gente con los que compartí, aprendí y me divertí cotidianamente estos años de doctorado, tanto en la mitocondria, en el piso de becarios, como en los muchos cursos. Especialmente a Pau, Dani, Fer, Nacho, Elen, Marina, Andre, Pri, Luis, Juanfi, Lucio, Lucho, Pipa, Marian G., Ludmi, Seba, Bruno, Juli, Flor B., Gastón, Lucía M., Meli A. Por los almuerzos, los mates, las charlas, las salidas post-clase y los viajes.

A todas las personas que colaboraron en las muchas horas de tareas de campo y laboratorio, especialmente a Romi y Waly. También a Melina y Marisol por la ayuda administrativa en momentos importantes.

A la cátedra de Ecología y los profesores e investigadores que estuvieron presentes, ayudaron y aconsejaron en distintas etapas de la tesis: Martín Aguiar, Martín Oesterheld, Marina Omacini, Roberto Fernández, María Semmartin, Gervasio Piñeiro, Mariano Oyarzábal, Lucía Vivanco, Laureano Gherardi.

A los encargados de Las Chilcas por permitirnos trabajar en su estancia. A NutNet por facilitar el diseño experimental y ser una fuente de preguntas. A CONICET por la beca y a IFEVA por el lugar de trabajo de estos años. A UBACyT, ANPCyT y Neotropical Grassland Conservancy que permitieron financiar la parte experimental de la tesis. A la FAUBA, por ser la facultad más linda de la universidad pública, gratuita y de excelencia donde tuve la suerte de estudiar.

A los revisores de las distintas versiones preliminares de esta tesis, especialmente a Adriana Rodríguez, Pedro Daleo y Alice Altesor, por su trabajo meticuloso y sugerencias para perfeccionar el trabajo y lograr una mucho mejor versión final.

A mis amigas/os por estar y escuchar. Por las salidas y los viajes. Especialmente a Male, Romi, Ine, Mari, Juli, Ro, Caro, Anto, entre otras personas que ya nombré.

A Estepa, que me acompañó desde el primer día del doctorado.

A mi familia: Ana, Oscar y Santi, por el amor y el gran aguante de estos años.

DECLARACIÓN

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en esta u otra institución.

María Sofía Campana

INDICE GENERAL

1. CAPÍTULO 1 - Introducción general	1
1.1. Problemas y antecedentes.....	3
1.1.1. Controles tróficos de la estructura y el funcionamiento de las comunidades vegetales.....	3
1.1.2. Composición y diversidad de la comunidad de plantas como modulador de la interacción entre el pastoreo y los nutrientes	5
1.1.3. Estabilidad temporal de los pastizales en respuesta al pastoreo y los nutrientes.....	6
1.1.4. Controles de la estructura y el funcionamiento de los pastizales de la Pampa Deprimida	7
1.2. Objetivos y organización de la tesis	8
2. CAPÍTULO 2 - La limitación de luz y la calidad de la vegetación explican la respuesta de la biomasa del pastizal a los herbívoros y la fertilización	11
2.1. Introducción.....	13
2.2. Metodología.....	15
2.2.1. Sitio de estudio	15
2.2.2. Descripción del experimento.....	15
2.2.3. Mediciones	16
2.2.4. Análisis estadísticos	17
2.3. Resultados	18
2.4. Discusión	23
2.5. Conclusiones	25
3. CAPÍTULO 3 - El pastoreo y los nutrientes modifican la biomasa aérea a través de cambios en la composición y abundancia de las especies del pastizal	27
3.1. Introducción.....	29
3.2. Metodología.....	31
3.2.1. Diseño experimental.....	31
3.2.2. Variables de respuesta.....	32
3.2.3. Análisis estadísticos	33
3.3. Resultados	36
3.3.1. Cambios en la comunidad vegetal en respuesta al pastoreo y la fertilización	36
3.3.2. Relaciones directas entre los tratamientos, la comunidad vegetal y la biomasa	40
3.3.3. Cambios en la biomasa originados por los tratamientos y mediados por la comunidad de plantas.....	43

3.4.	Discusión.....	45
3.5.	Conclusiones	48
4.	CAPÍTULO 4 – El pastoreo doméstico y los cambios en la dominancia de las especies de plantas promueven la estabilidad del pastizal	49
4.1.	Introducción.....	51
4.2.	Metodología.....	53
4.2.1.	Descripción del experimento	53
4.2.2.	Variables de respuesta y estimación de la estabilidad	53
4.2.3.	Análisis estadísticos	54
4.3.	Resultados	55
4.4.	Discusión.....	60
4.5.	Conclusiones	62
5.	CAPÍTULO 5 – Discusión general.....	63
5.1.	Introducción y síntesis de resultados.....	65
5.2.	Aportes novedosos de la tesis en relación con el marco teórico	65
5.2.1.	Controles de la biomasa vegetal del pastizal	5366
5.2.2.	Relación entre la composición de la comunidad y la biomasa vegetal.....	67
5.2.3.	Controles de la estabilidad del funcionamiento de la comunidad vegetal	54
5.3.	Comparación con otros pastizales del mundo	68
5.4.	Implicancias para el manejo y la conservación de pastizales.....	70
5.5.	Perspectivas futuras.....	71
6.	Bibliografía.....	73
7.	Apéndice A.....	89
8.	Apéndice B	101
9.	Apéndice C	111
10.	Apéndice D.....	115

INDICE DE FIGURAS

Figura 1-1. Mapa de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Se detalla la distribución de la Pampa Deprimida (entre líneas punteadas) y la ubicación del sitio de estudio (estrella)..... 8

Figura 2-1. Biomasa vegetal aérea (a) viva y (b) muerta (g m⁻²) a lo largo de cuatro años experimentales (2014-2017) en respuesta al pastoreo (Past), la fertilización (Fert) y su interacción. Los puntos representan los valores medios ± error estándar; n=6. Las letras distintas indican las diferencias significativas durante el cuarto año experimental (2017) para la biomasa aérea viva (Pastoreo * Fertilización: P = 0,04) y muerta (Pastoreo * Fertilización: P = 0,02)..... 19

Figura 2-2. (a) PPNA durante la estación de crecimiento (g m⁻² ec⁻¹) y (b) porcentaje de luz a nivel del suelo durante el cuarto año experimental (2017) en respuesta al pastoreo (Past), la fertilización (Fert) y su interacción. Las barras representan los valores medios ± error estándar; n=6. Las letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos. 20

Figura 2-3. (a) Tasa de consumo de biomasa por el ganado (g m⁻² ec⁻¹) y (b) presión de pastoreo durante cuarto año experimental (2017) en respuesta a la fertilización (Fert). Las barras representan los valores medios ± error estándar; n=6. 21

Figura 2-4. Concentración (%) de (a) N y (b) P en la biomasa aérea viva en respuesta al pastoreo (Past), la fertilización (Fert) y su interacción durante el cuarto año experimental (2017). “Control” hace referencia al tratamiento sin agregado de fertilizante, tanto en la clausura como en el pastizal pastoreado. Las barras representan los valores medios ± error estándar; n=6. 22

Figura 2-5. Biomasa aérea (g m⁻²) de las especies gramíneas, dicotiledóneas y leguminosas en respuesta al pastoreo (Past), la fertilización (Fert) y su interacción durante el cuarto año experimental (2017). Como la interacción de pastoreo por fertilización fue estadísticamente significativa (P > 0,05), se utilizaron letras distintas para indicar las diferencias entre tratamientos. “Control” hace referencia al tratamiento sin agregado de fertilizante, tanto en la clausura como en el pastizal pastoreado. Las barras indican los valores medios ± error estándar; n=6. 22

Figura 3-1. Modelo de ecuaciones estructurales a partir del cual se evaluó de la relación entre los tratamientos (caja color gris oscuro), las variables de la estructura de la comunidad vegetal (caja color gris claro) y la biomasa aérea. Todas las variables de la comunidad vegetal pueden ser modificadas por los tratamientos y pueden estar correlacionadas entre sí. De la misma manera, la biomasa aérea puede ser función de los tratamientos y de cada una de las variables de la comunidad vegetal. El tratamiento “Clausura sin fertilizar” no se incluye explícitamente en el esquema porque es utilizado como referencia en el modelo. CA: análisis de correspondencia; GFs: grupos funcionales. 35

Figura 3-2. Análisis de correspondencia (CA) de los cambios en la composición de la comunidad vegetal considerando la cobertura de grupos funcionales (a, b) y de especies (c, d). Cada punto representa el promedio de un tratamiento para un año determinado ± error estándar (14-15-16-17-18 indican los años del 2014 al 2018, respectivamente; n = 6). Los círculos representan las clausuras y los triángulos el pastoreo, en color negro el tratamiento de fertilización y en blanco sin fertilizar. Las flechas indican los vectores de los grupos funcionales (b) y las especies dominantes (d): *Aster squamatus* (As), *Distichlis scoparia* (Ds), *Eleocharis viridans* (Ev), *Gaudinia fragilis* (Gf), *Lotus glaber* (Lg),

Leersia hexandra (Lh), *Lolium multiflorum* (Lm), *Mentha pulegium* (Mp), *Paspalum dilatatum* (Pd), *Panicum gouinii* (Pg), *Panicum milioides* (Pm), *Paspalidium paludivagum* (Pp), *Schedonorus arundinaceae* (Sa), *Stenotaphrum secundatum* (Ss)... 37

Figura 3-3. Cobertura relativa porcentual (%) de los grupos funcionales de plantas en función de los tratamientos a lo largo de cinco años del experimento (2014-2018). (a) Clausura – Sin fertilizar; (b) Clausura – Fertilizado; (c) Pastoreo – Sin fertilizar; (d) Pastoreo – Fertilizado. Las barras indican los valores medios \pm error estándar; n=6. 38

Figura 3-4. Biomasa vegetal en función de (a) eje 1 del CA de grupos funcionales, (b) eje 1 del CA de especies de plantas, (c) eje 2 del CA de grupos funcionales, (d) eje 2 del CA de especies, (e) riqueza de especies, (f) diversidad (e^H), (g) dominancia (Berger-Parker) y (h) cobertura relativa de especies exóticas. Cada punto representa el promedio de un tratamiento para un año determinado (2014-2018) \pm error estándar (n = 6). En cada panel se indican el valor P y el R^2 correspondiente a ese modelo. 41

Figura 3-5. Modelo de ecuaciones estructurales de la relación entre los tratamientos (cajas color gris oscuro), la estructura de la comunidad vegetal (cajas color gris claro) y la biomasa aérea durante (a) el primer (2014), (b) el segundo y tercero (2015-2016) y (c) el cuarto y quinto (2017-2018) año experimental. El tratamiento “Clausura sin fertilizar” es utilizado como referencia. Las variables de la comunidad vegetal que quedaron incluidas en el modelo fueron la dominancia de especies (Berger-Parker), la riqueza de especies y la cobertura de plantas exóticas. Flechas con líneas llenas indican efectos positivos y con líneas punteadas efectos negativos. Las flechas en doble sentido indican correlación entre las variables. Los números asociados a las flechas son los coeficientes estandarizados. * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. Los valores de R^2 dentro de las cajas indican la proporción de la varianza explicada por el modelo de cada variable respuesta. Resultados de los modelos globales: (a) Fisher's C = 6,71; valor $P = 0,15$; g.l. (grados de libertad) = 4; (b) Fisher's C = 5,68; valor $P = 0,06$; g.l. = 2; (c) Fisher's C = 0,35; valor $P = 0,84$; g.l. = 2 44

Figura 3-6. Modelo de ecuaciones estructurales de la relación entre los tratamientos (cajas color gris oscuro), las variables de la estructura de la comunidad vegetal (cajas color gris claro) y la biomasa aérea durante los cinco años experimentales (2014 a 2018). El tratamiento “Clausura sin fertilizar” es utilizado como referencia. Las variables de la comunidad vegetal que quedaron incluidas en el modelo fueron la dominancia de especies (Berger-Parker), la riqueza de especies y la cobertura de plantas exóticas. Flechas con líneas llenas indican efectos positivos y con líneas punteadas efectos negativos. Las dobles en doble sentido indican correlación entre las variables. Los números asociados a las flechas son los coeficientes estandarizados. * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. Los valores de R^2 dentro de las cajas indican la proporción de la varianza explicada por el modelo de cada variable respuesta. Modelo global: Fisher's C = 4,06; valor $P = 0,13$; g.l. = 2. 45

Figura 4-1. Estabilidad temporal de la PPNA en función del pastoreo (Past) y la fertilización (Fert). “Control” hace referencia al tratamiento sin agregado de fertilizante, tanto en la clausura como en el pastizal pastoreado. Los cálculos se hicieron utilizando los valores de la media y desvío estándar por parcela del 2016 al 2018 para la PPNA ($g\ m^{-2}\ ec^{-1}$). Las barras indican los promedios \pm error estándar por tratamiento; n=6. En negrita se indican los valores $P < 0,05$ 55

Figura 4-2. (a) Media y (b) desvío estándar temporal de la PPNA durante la estación de crecimiento ($g\ m^{-2}\ ec^{-1}$) en respuesta al pastoreo (Past) y la fertilización (Fert). “Control” hace referencia al tratamiento sin agregado de fertilizante, tanto en la clausura como en

el pastizal pastoreado. Las barras indican los promedios \pm error estándar por tratamientos; $n=6$. Para los cálculos se utilizaron los valores de PPNA del 2016 al 2018. En negrita se indican los valores $P < 0,05$ 56

Figura 4-3. Relación entre el \log_{10} de la media y el desvío estándar de la PPNA ($\text{g m}^{-2} \text{ec}^{-1}$) en las parcelas de clausura (círculos gris claro) y de pastoreo (triángulos gris oscuro). Los puntos indican el promedio por parcela; $n=6$. Para los cálculos se utilizaron los valores de PPNA durante la estación de crecimiento del 2016 al 2018. En negrita se indican los valores $P < 0,05$ de la regresión de tipo II y la línea llena indica el ajuste de la regresión para las parcelas de clausura. La línea punteada indica la relación 1:1. 56

Figura 4-4. Estabilidad de la PPNA (\log_{10}) en función de la diversidad (e^H) de (a) especies y (b) grupos funcionales, la dominancia (Berger-Parker) de (c) especies y (d) grupos funcionales y la asincronía de (e) especies y (f) grupos funcionales de plantas del pastizal. Los círculos representan las clausuras y los triángulos el pastoreo, en color negro el tratamiento de fertilización y en blanco sin fertilizar. Los puntos indican el promedio por parcela del 2016 al 2018 (tres años); $n=6$. En cada panel se indican el valor P (en negrita si $P < 0,05$) y el R^2 correspondiente. Cuando $P < 0,05$ se muestran las líneas de ajuste y las ecuaciones de los modelos. 58

Figura 4-5. Asincronía de (a) las especies y (b) los grupos funcionales de plantas del pastizal. “Control” hace referencia al tratamiento sin agregado de fertilizante, tanto en la clausura como en el pastizal pastoreado. Las barras indican los promedios \pm error estándar por tratamientos; $n=6$. Para los cálculos se utilizaron los datos del 2016 al 2018 (tres años). En negrita se indican los valores $P < 0,05$. Cuando la interacción Pastoreo * Fertilización es estadísticamente significativa ($P < 0,05$), se utilizan letras distintas para indicar las diferencias entre tratamientos. 59

Figura 4-6. (a) Estabilidad de la PPNA (\log_{10}) en función de la cobertura relativa de *S. arundinaceae* (%) y (b) cobertura relativa de *S. arundinaceae* (%) en función de los tratamientos. Los círculos representan las clausuras y los triángulos el pastoreo, en color negro el tratamiento de fertilización y en blanco sin fertilizar. “Control” hace referencia al tratamiento sin agregado de fertilizante, tanto en la clausura como en el pastizal pastoreado. Los puntos indican el promedio por parcela del 2016 al 2018 (tres años) y las barras indican los promedios \pm error estándar por tratamientos; $n=6$. Se indican los valores P (en negrita si $P < 0,05$) y en (a) el R^2 , la línea de ajuste y la ecuación del modelo. 60

Figura 5-1. Correlación entre el consumo de biomasa por ganado doméstico y la PPNA durante la estación de crecimiento ($\text{g m}^{-2} \text{ec}^{-1}$) en el pastizal pastoreado (2016-2018). Los triángulos negros muestran el tratamiento de fertilización y los blancos el pastizal sin fertilizar. Se indican el valor del coeficiente de correlación de Pearson y el valor P 67

Figura 5-2. Tasa de respuesta (logaritmo natural de la de respuesta a los tratamientos; LRR) de la biomasa viva (a-b) y la luz (c-d) en el experimento local de “Las Chilcas” (a-c; $n = 6$) y en un conjunto de sitios de la red global de experimentos “The Nutrient Network” (b-d) en respuesta a la fertilización, la herbivoría y su interacción, luego de cuatro años experimentales. Los puntos representan los valores medios \pm 95% IC y los asteriscos indican que el IC no cruza el cero. 69

Figura A-1. Límites del potrero de la Estancia “Las Chilcas” donde se realizó el experimento (línea blanca). En la imagen se detalla la ubicación de los bloques experimentales (cruces blancas) y del único molino que posee el potrero (flecha blanca). Imagen extraída de *Google Earth Pro*. 92

Figura A-2. Diagrama de uno de los seis bloques del diseño experimental donde se indican los sitios de medición dentro de las parcelas de las distintas variables de respuesta. La fertilización (Fert) consiste en la adición de $10 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ de NPK + micronutrientes, siguiendo el protocolo experimental de “Nutrient Network” (Borer et al. 2014a).93

Figura A-3. Comparación de la PPNA dentro de las clausuras estimada con dos métodos de estimación diferentes: durante la estación de crecimiento (noviembre a marzo, barras rayadas) y anualmente (12 meses previos a la cosecha de biomasa de marzo, barras lisas). Las barras representan los valores medios \pm error estándar; $n=6$. Los métodos de estimación no difirieron entre sí. Sólo hubo un efecto estadísticamente significativo ($P < 0,05$) del año de muestreo, que se indica en negrita.94

Figura B-1. Biomasa vegetal en función de (a) la riqueza, (b) diversidad (e^H) y (c) dominancia (Berger-Parker) de los grupos funcionales de plantas. Los círculos representan las clausuras y los triángulos el pastoreo, en color negro el tratamiento de fertilización y en blanco sin fertilizar. Cada punto representa el promedio de un tratamiento para un año determinado (2014-2018) \pm error estándar ($n = 6$). En cada panel se indican el valor P y el R^2 correspondiente a ese modelo..... 105

Figura B-2. Análisis de correspondencia canónico (CCA) en el que se evalúa la PPNA en el pastizal pastoreado y el consumo de biomasa vegetal por el ganado doméstico en función de los cambios en la composición de la comunidad vegetal considerando la cobertura de grupos funcionales (a, b) y de especies (c, d). En los paneles (a) y (c) cada punto representa el promedio de un tratamiento para un año determinado \pm error estándar (16-17-18 indican los años del 2016 al 2018, respectivamente; $n = 6$), en color negro el tratamiento de fertilización y en blanco sin fertilizar. Las flechas grises oscuro representan los vectores de la PPNA y el consumo (a, c). Las flechas negras indican los vectores de los grupos funcionales (b) y las especies dominantes (d): *Carex phalaroides* (Cp), *Eleocharis viridans* (Ev), *Gaudinia fragilis* (Gf), *Lotus glaber* (Lg), *Leersia hexandra* (Lh), *Lolium multiflorum* (Lm), *Mentha pulegium* (Mp), *Paspalum dilatatum* (Pd), *Panicum gouinii* (Pg), *Panicum milioides* (Pm), *Paspalidium paludivagum* (Pp), *Schedonorus arundinaceae* (Sa), *Setaria parviflora* (Sp), *Stenotaphrum secundatum* (Ss). La línea punteada en el panel (b) indica el extremo del vector correspondiente a las gramíneas perennes C3: CCA1 = 0,006; CCA2 = -0,01..... 109

Figura C-1. Precipitación (mm) anual durante el experimento. Cada barra representa la precipitación acumulada durante los 12 meses previos al momento de medición en marzo del año calendario (i.e. 2014 muestra las precipitaciones acumuladas entre marzo 2013 y febrero 2014). Se indica arriba de cada barra el valor de precipitación correspondiente y con la línea punteada el valor promedio de precipitación en los últimos 68 años. La línea debajo del eje X indica los años en los que se estimó la PPNA del pastizal. La cobertura de especies se midió durante todos los años. 113

INDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Biomasa subterránea (total y sus componentes: raíces, rizomas y bulbos; g m ⁻²) a diferentes profundidades del suelo (0-10 y 10-20 cm) luego de tres años de manipulación del pastoreo y la fertilización (2016). “Control” hace referencia al tratamiento sin agregado de fertilizante, tanto en la clausura como en el pastizal pastoreado. Los valores son la media ± error estándar; n=6. Los tratamientos no tuvieron efectos estadísticamente significativos ($P > 0,05$).	20
Cuadro 3.1. Resultado del PERMANOVA de la cobertura relativa de los grupos funcionales y las especies de plantas en respuesta al pastoreo (Past), la fertilización (Fert) y los años de tratamiento (2014-2018). Se reportan los grados de libertad (g.l.: efecto, error) y los valores F, pseudo-R ² y P. En negrita se indican los valores significativos ($P < 0,05$) y el mayor pseudo-R ² de cada análisis.	36
Cuadro 3.2. Resultados de los modelos de efectos mixtos de (a) la riqueza, (b) la diversidad (e ^H) y (c) la dominancia (Berger-Parker) de especies de plantas y (d) la cobertura relativa de especies exóticas en función del pastoreo (Past), la fertilización (Fert), los años y su interacción. El intercepto hace referencia al pastizal sin pastoreo ni adición de nutrientes. Se reportan los valores estimados por el modelo, los grados de libertad (g.l.: efecto, error) y los valores F y P. Los efectos significativos ($P < 0,05$) están en negrita.	39
Cuadro 3.3. Modelos finales de la biomasa vegetal en función de (a) atributos de la estructura de la comunidad vegetal, (b) los tratamientos (pastoreo, fertilización y su interacción), y (c) los atributos de la estructura de la comunidad vegetal en conjunto con los tratamientos. Los atributos de la comunidad vegetal incluidos en los modelos finales fueron: el segundo eje del CA de la cobertura de grupos funcionales (CA2 GFs), la cobertura relativa de plantas exóticas, la riqueza, la diversidad (e ^H) y la dominancia (Berger-Parker) de especies. Para cada variable incluida en los modelos se reportan los estimadores estandarizados, los grados de libertad (g.l.: efecto, error), los valores F y P. El intercepto hace referencia al pastizal sin pastoreo ni adición de nutrientes. Los efectos significativos ($P < 0,05$) y los mayores R ² y AICc se indican en negrita.	42
Cuadro A1. Manejo del pastoreo doméstico en la Estancia “Las Chilcas” desde el 2013 al 2018. Las celdas en gris indican los meses en los que estuvo presente el ganado en el potrero.	91
Cuadro A2. Resultados de los modelos de efectos mixtos del pastoreo (Past), la fertilización (Fert), los años de experimento y su interacción, sobre la biomasa aérea viva y muerta (g m ⁻²) a lo largo del tiempo (2014-2017). Los valores previos al comienzo de la fertilización (2013) de cada variable fueron utilizados como covariables en los análisis. Se indican los grados de libertad (g.l.: efecto; error) y los valores F y P (en negrita si $P < 0,05$ y en itálica si $P < 0,10$).	95
Cuadro A3. Resultados de los modelos de efectos mixtos del pastoreo (Past), la fertilización (Fert) y su interacción sobre la biomasa aérea viva y muerta (g m ⁻²), la PPNA durante la estación de crecimiento (g m ⁻² ec ⁻¹) y el porcentaje de luz a nivel del suelo en el cuarto año experimental (2017). Se indican los grados de libertad (g.l.: efecto; error) y los valores F y P (en negrita si $P < 0,05$).	96
Cuadro A4. Resultados de los modelos de efectos mixtos del pastoreo (Past), la fertilización (Fert), la profundidad (Prof) y su interacción, sobre la biomasa subterránea total, la biomasa de raíces, la biomasa de rizomas y bulbos (g m ⁻²) y la proporción de	

biomasa aérea:subterránea. Se indican los grados de libertad (g.l.: efecto; error) y los valores F y P (en negrita si $P < 0,05$ y en itálica si $P < 0,10$)..... 97

Cuadro A5. Resultados de los modelos de efectos mixtos de la fertilización sobre el consumo de biomasa por el ganado ($\text{g m}^{-2} \text{ec}^{-1}$) y la presión de pastoreo. Se indican los grados de libertad (g.l.: efecto; error) y los valores F y P (en negrita si $P < 0,05$)..... 98

Cuadro A6. Resultados de los modelos de efectos mixtos del pastoreo (Past), la fertilización (Fert) y su interacción, sobre la concentración (%) de N y P en los tejidos vegetales y la biomasa de gramíneas, dicotiledóneas y leguminosas (g m^{-2}). Se indican los grados de libertad (g.l.: efecto; error) y los valores F y P (en negrita si $P < 0,05$)... 99

Cuadro B1. Riqueza, diversidad (e^H) y dominancia (Berger-Parker) de los grupos funcionales y especies de plantas. Los valores indican la media (2014-2018) \pm error estándar; n=6. En la última columna se indica el coeficiente de correlación de Pearson ($P < 0,001$). 103

Cuadro B2. Resultados de los modelos de efectos mixtos de (a) la riqueza, (b) la diversidad (e^H) y (c) la dominancia (Berger-Parker) de grupos funcionales de plantas en función del pastoreo (Past), la fertilización (Fert), los años y su interacción. El intercepto hace referencia al pastizal sin pastoreo ni adición de nutrientes. Se reportan los valores estimados por el modelo, los grados de libertad (g.l.: efecto, error) y los valores F y P. Los efectos significativos ($P < 0,05$) están en negrita. 104

Cuadro B3. Resultado del PERMANOVA de la cobertura relativa de los grupos funcionales y las especies de plantas en respuesta a la fertilización (Fert) y los años de tratamiento (2014-2018) para las parcelas de Pastoreo o Clausura, y en respuesta a los años de tratamiento para cada tratamiento. Se reportan los grados de libertad (g.l.: efecto, error) y los valores F, pseudo- R^2 y P. En negrita se indican los valores significativos ($P < 0,05$) y el mayor pseudo- R^2 de cada análisis. 106

Cuadro B4. Resultados de los modelos de efectos mixtos de los distintos grupos funcionales de plantas del pastizal en función del pastoreo (Past), la fertilización (Fert), los años y su interacción. El intercepto hace referencia al pastizal sin pastoreo ni adición de nutrientes. Se reportan los valores estimados por el modelo, los grados de libertad (g.l.: efecto, error) y los valores F y P. Los efectos significativos ($P < 0,05$) están en negrita. 107

Cuadro B5. Riqueza, diversidad (e^H) y dominancia (Berger-Parker) de las especies de plantas y cobertura relativa de especies exóticas. Los valores indican la media \pm error estándar para cada tratamiento y año; n=6..... 108

Cuadro C1. Mejores modelos para explicar la estabilidad de la PPNA obtenidos con la función *dredge* (paquete ‘MuMIn’) en función de la asincronía, diversidad y dominancia de los grupos funcionales (GFs) y las especies (Spp) de plantas del pastizal. Los términos cuadráticos se indican con ‘²’, ‘Int.’ hace referencia al intercepto y ‘g.l.’ a los grados de libertad del modelo. Se indica el AICc, la diferencia de AICc con el primer modelo (Δ AICc) y el peso relativo de cada modelo. Se reportan los estimadores estandarizados de las variables incluidas en cada modelo. Las filas resaltadas en gris indican los modelos con menor AICc y mayor peso. 114

Cuadro D1. Sitios de la red de experimentos “The Nutrient Network” incluidos en los análisis. Los sitios que midieron la luz a nivel del suelo se indican en la última columna con una cruz. TMA: temperatura media anual ($^{\circ}\text{C}$); PMA: precipitación media anual (mm)..... 118

ABREVIATURAS

C: carbono
ec: estación de crecimiento
g: gramo
g.l.: grados de libertad
h: horas
K: potasio
ln: logaritmo natural
log: logaritmo
m: metro
N: nitrógeno
P: fósforo
PPNA: productividad primaria neta aérea
RFA: radiación fotosintéticamente activa
s: segundo

RESUMEN

La estructura y el funcionamiento de las comunidades vegetales dependen de la disponibilidad de nutrientes para las plantas y del consumo de biomasa por los herbívoros, que generan efectos opuestos sobre la vegetación. Para comprender el resultado de la interacción entre el pastoreo y los nutrientes sobre la vegetación es necesario considerar las distintas vías que son modificadas en simultáneo por ambos controles. El objetivo general fue estudiar la interacción entre el pastoreo doméstico y la disponibilidad de nutrientes sobre la estructura, el funcionamiento y la estabilidad temporal de la vegetación de pastizales y los mecanismos involucrados en su respuesta. Se realizó un experimento factorial en el que se manipuló la presencia de ganado doméstico y la disponibilidad de nutrientes (fertilización con N, P y K + micronutrientes; n = 6 bloques) durante 5 años en un pastizal natural bajo uso ganadero (Pampa Deprimida, Argentina). La fertilización incrementó la productividad primaria neta aérea (PPNA) bajo pastoreo, lo que combinado con aumentos en la calidad de los tejidos vegetales intensificó el consumo por el ganado y redujo la biomasa vegetal en pie. En cambio, en las exclusiones al ganado la fertilización no produjo cambios, posiblemente porque el crecimiento vegetal se encontraba limitado por la luz. Los cambios de la composición vegetal debidos al pastoreo y la fertilización, principalmente incrementos de la dominancia, se relacionaron con aumentos de la biomasa aérea. Por último, el pastoreo y la diversidad de especies y grupos funcionales de plantas promovieron la estabilidad de la PPNA, mientras que los niveles intermedios de dominancia de especies la disminuyeron. Esta tesis avanzó en el conocimiento de los mecanismos que regulan la interacción entre el pastoreo doméstico y los aumentos crónicos de nutrientes sobre la estructura, funcionamiento y estabilidad de la vegetación, lo que va a permitir mejorar las estrategias de manejo y conservación de los pastizales templados.

Palabras claves: Controles “bottom-up” y “top-down”, fertilización, ganado doméstico, biomasa aérea, productividad primaria neta aérea (PPNA), consumo por herbívoros, composición de especies y grupos funcionales de plantas, dominancia de especies, estabilidad, asincronía temporal.

ABSTRACT

The structure and functioning of plant communities depend on nutrient availability for plants and biomass consumption by herbivores. However, both controls produce opposite effects on vegetation. To better understand the result of the interaction between grazing and nutrients on vegetation, it is necessary to consider the different pathways that are modified simultaneously by both controls. The objective was to study the interaction between livestock grazing and nutrient availability on the structure, functioning and stability of grassland plant communities, and the mechanisms involved in their response. I carried out a factorial experiment of cattle exclusion and nutrient addition (N, P and K + micronutrients; n = 6 blocks) during 5 consecutive years in a natural grassland devoted to livestock production (Flooding Pampa, Argentina). Under grazing, fertilization increased aerial net primary productivity (ANPP), which, combined with the higher nutritional quality of plant tissues, intensified consumption by cattle and reduced standing plant biomass. In contrast, within cattle exclusions, fertilization did not produce changes, probably because plant growth was light limited. Plant composition response to grazing and fertilization, mainly dominance increments, were related to higher aboveground plant biomass. Finally, while grazing and plant species and functional groups diversity promoted ANPP temporal stability, intermediate levels of species dominance decreased it. This thesis contributed to the elucidation of the mechanisms that regulate the interaction between livestock grazing and chronic nutrient additions on the structure, functioning and stability of plant communities. This contribution will help to improve grasslands management and conservation strategies.

Keywords: “Bottom-up” and “top-down” controls, fertilization, domestic grazers, aboveground biomass, aerial net primary productivity (ANPP), herbivore consumption, species and functional group plant composition, species dominance, stability, temporal asynchrony.

1. CAPÍTULO 1 - Introducción general

1.1. Problemas y antecedentes

1.1.1. Controles tróficos de la estructura y el funcionamiento de las comunidades vegetales

La estructura y el funcionamiento de las comunidades vegetales depende tanto de la disponibilidad de recursos para las plantas (control ascendente o ‘bottom-up’) como del consumo de biomasa por los herbívoros (control descendente o ‘top-down’; Chapin III et al. 2002). La estructura hace referencia principalmente a la composición y diversidad de las especies que conforman una comunidad, sus características dominantes (i.e. ciclo de vida, forma de crecimiento, etc.) y a la biomasa acumulada en ese nivel trófico (i.e. productores: Crawley 1997). Los efectos sobre la vegetación inducidos por los recursos y la herbivoría suelen tener signos opuestos, por lo que no es evidente cual va a ser el resultado cuando ambos actúan en simultáneo. En los sistemas terrestres el pastoreo por ganado doméstico tiende a reducir la biomasa vegetal en pie (Jia et al. 2018) y a favorecer la coexistencia de especies y de diferentes grupos funcionales de plantas al reducir la dominancia de la comunidad (Milchunas y Lauenroth 1993, Koerner et al. 2018). En cambio, la adición de nutrientes limitantes aumenta la producción de biomasa (Fay et al. 2015) y acentúa la dominancia de las especies más competitivas, por lo que suele reducir la diversidad vegetal (Harpole y Tilman 2007, Harpole et al. 2016, DeMalach 2018).

La mayoría de los ecosistemas exhiben una combinación de estos dos controles, aunque su importancia relativa puede variar espacial y temporalmente (Hunter y Price 1992, Chase 1996, Polis 1999). Si bien la teoría predice una interacción entre el pastoreo y los recursos en el control de la biomasa y la composición vegetal (Oksanen et al. 1981, Leibold 1989, Turkington 2009), los estudios empíricos no suelen apoyarlo (Hillebrand et al. 2007, Gruner et al. 2008). Esto ocurre en parte porque intervienen distintas vías que son modificadas simultáneamente por el pastoreo y los aumentos en la disponibilidad de nutrientes (Gruner et al. 2008, Turkington 2009), lo que dificulta evaluar correctamente el resultado de la interacción. Para ello resulta necesario emplear diseños experimentales que manipulen factorialmente la disponibilidad de nutrientes y el pastoreo, y que permitan diferenciar los mecanismos que subyacen a la respuesta observada.

Desde hace unas décadas se vienen realizando avances teóricos orientados a dilucidar la complejidad de esta interacción (Hairston et al. 1960, Oksanen et al. 1981, Hunter y Price 1992, Polis 1999, Turkington 2009). Sin embargo, no es evidente de qué manera la acción simultánea del pastoreo y la adición de nutrientes controlan la biomasa vegetal, si lo hacen de manera independiente o si interactúan y se modifican entre sí (Oksanen et al. 1981, Turkington 2009). Los aumentos en la disponibilidad de nutrientes del suelo generan cambios en la comunidad vegetal que pueden tener consecuencias en el consumo por los herbívoros. Los incrementos en la provisión de nutrientes alteran las interacciones competitivas y promueven la dominancia de las especies con mayores tasas de crecimiento, lo que aumenta la producción de biomasa vegetal (Elser et al. 2007, Fay et al. 2015, Stevens et al. 2015) y la calidad química de los tejidos (Tripler et al. 2002, Cebrian et al. 2009). A su vez, el aumento en la biomasa aérea disminuye la disponibilidad de luz para la comunidad, lo que aumenta la competencia por este recurso (Hautier et al. 2009, Borer et al. 2014b).

Estos incrementos en la cantidad y calidad del material vegetal promovidos por los nutrientes estarían acompañados por un aumento en la susceptibilidad de las plantas

al consumo, reforzando así el control de la biomasa en pie por el pastoreo (Tripler et al. 2002, Augustine et al. 2003, van der Waal et al. 2016). Además, la productividad primaria neta aérea (PPNA) podría aumentar como consecuencia del pastoreo, ya que disminuye la limitación por luz de la comunidad como consecuencia de la defoliación (Borer et al. 2014b) y se acelera el reciclado de nutrientes minerales (Singer y Schoenecker 2003). Esta situación sería aplicable a los ecosistemas de pastizal, donde los principales herbívoros son mamíferos de gran tamaño que ejercen impactos notables en la biomasa vegetal, especialmente en los sistemas de pastoreo doméstico (Oesterheld et al. 1992). En esta situación el sentido de la interacción entre los efectos de los nutrientes y el pastoreo podría ser antagónico para la biomasa vegetal en pie y, al mismo tiempo, sinérgico para la PPNA y el consumo por herbívoros (Oksanen et al. 1981, Gruner et al. 2008). De esta manera, el pastoreo condicionaría la respuesta positiva de la vegetación a los subsidios de nutrientes a través del control de la disponibilidad de luz.

El efecto del pastoreo sobre la estructura y el funcionamiento de las comunidades vegetales depende de la carga animal y la metodología de pastoreo. Intensidades crecientes de pastoreo suelen disminuir la diversidad y productividad vegetal (Eldridge et al. 2016, Irisarri et al. 2016, Pizzio et al. 2016, Chillo et al. 2017, Porensky et al. 2017, Herrero-Jáuregui y Oesterheld 2018). Sin embargo, en algunos sistemas también se ha reportado que la diversidad y productividad se maximiza a cargas intermedias de pastoreo (Loydi y Distel 2010, Oñatibia y Aguiar 2016, Li et al. 2017). Asimismo, la metodología de pastoreo y el tamaño del potrero también influye en la respuesta de la comunidad vegetal al modificar la heterogeneidad espacial del consumo y, de esta manera, la eficiencia de utilización del forraje por los animales (Oñatibia y Aguiar 2018). En este sentido, en la Pampa Deprimida se ha reportado que el pastoreo rotativo, en comparación con el pastoreo continuo, disminuye el suelo desnudo al aumentar la acumulación de broza, modifica la composición de la vegetación y favorece especies con mayor valor forrajero, lo que incrementa la capacidad de carga del pastizal (Jacobo et al. 2006, Vecchio et al. 2019). Por lo tanto, no sólo la presencia de ganado doméstico, sino también la carga animal y el tipo de manejo, determinan el impacto que produce el pastoreo sobre la estructura y el funcionamiento de las comunidades vegetales de pastizal.

La mayoría de los estudios que analizan los efectos conjuntos de los herbívoros y los nutrientes evalúan solo la porción aérea de la biomasa vegetal (Augustine et al. 2003, Fariña et al. 2016, Frank et al. 2018). Sin embargo, los órganos subterráneos representan el mayor reservorio de biomasa en los sistemas herbáceos (Poorter et al. 2012). Por un lado, estudios previos encontraron que el pastoreo aumenta o tiene efectos neutrales sobre la biomasa subterránea a nivel de comunidad de plantas (Milchunas y Lauenroth 1993, McNaughton et al. 1998, Pucheta et al. 2004, López-Mársico et al. 2015). Sin embargo, estos resultados pueden ser explicados por el recambio de especies y la pérdida de diversidad que ocurre como consecuencia de la exclusión prolongada de los herbívoros implementada para evaluar el efecto del pastoreo. A su vez, el pastoreo puede promover la mortalidad de raíces (Frank et al. 2002, Ziter y MacDougall 2013), lo que incrementaría el recambio de la biomasa subterránea (Pucheta et al. 2004). Por otro lado, la evidencia sobre los efectos de la disponibilidad de nutrientes en la biomasa subterránea no es concluyente, con estudios que reportan efectos positivos (Ziter y MacDougall, 2013; Reyes y Aguiar, 2017), negativos (Cleland et al. 2019) y neutros (Liu y Greaver 2010) a la fertilización. Por último, los cambios en la asignación de fotosintatos hacia los órganos subterráneos podría ser otro mecanismo por el que las plantas responden a la herbivoría o la adición de nutrientes (Oñatibia et al. 2017, Cleland et al. 2019). Por lo tanto, es necesario evaluar la acción combinada de la disponibilidad de nutrientes y el consumo

como controles de la biomasa subterránea a nivel de comunidad (Ziter y MacDougall, 2013).

1.1.2. Composición y diversidad de la comunidad de plantas como modulador de la interacción entre el pastoreo y los nutrientes

El control de la vegetación por el pastoreo y los nutrientes no es una condición estática, sino que es dinámica y podría variar por efecto de los cambios en la composición y abundancia relativa de las especies y grupos funcionales de plantas (Hunter y Price 1992). Uno de los principales efectos de los herbívoros sobre las comunidades herbáceas es que promueven el reemplazo de las especies palatables, más consumidas por su mayor calidad forrajera, por especies menos palatables o que presentan mecanismos de resistencia al consumo (Westoby et al. 1989, Milchunas y Lauenroth 1993), entre las que se podrían encontrar especies de plantas exóticas (Parker et al. 2006, Eldridge et al. 2018). Además, al reducir la dominancia de las comunidades vegetales, el pastoreo puede promover la coexistencia de especies y la diversidad vegetal (Hillebrand et al. 2007, Koerner et al. 2018). Por el contrario, la adición de nutrientes limitantes intensifica la dominancia de las comunidades vegetales al promover a especies con altas tasas de crecimiento (La Pierre y Smith 2015) y reducir la diversidad vegetal (Hillebrand et al. 2007, Harpole et al. 2016, DeMalach et al. 2017). Asimismo, el aumento en la disponibilidad de recursos (nutrientes, agua, luz) en las comunidades vegetales suele promover el establecimiento y la abundancia de especies exóticas (Davis et al. 2000, Seabloom et al. 2015). Es decir que la identidad de las especies que son promovidas por el pastoreo podría determinar la respuesta de la comunidad a los pulsos de nutrientes y viceversa.

Los cambios en la estructura de las comunidades vegetales pueden modificar su capacidad de producir biomasa aérea (Didham et al. 2005, Isbell et al. 2013, Avolio et al. 2014, Gaitán et al. 2014, Tilman et al. 2014). Por un lado, las especies dominantes en una comunidad determinarían en gran medida su funcionamiento (Grime 1998, Hillebrand et al. 2008, Avolio et al. 2019). Por otro lado, aumentos en la riqueza de especies tienen un efecto positivo sobre la producción de biomasa vegetal (Tilman et al. 2014, Grace et al. 2016). Asimismo, los cambios en la composición de las especies y grupos funcionales de plantas podrían condicionar la respuesta de la biomasa aérea al consumo por el ganado y los aumentos crónicos de nutrientes. Por ejemplo, el pastoreo podría aumentar la abundancia de especies de rápido crecimiento y tolerantes al consumo (Gianoli y Salgado-Luarte 2017; e.g. plantas con crecimiento compensatorio) y de especies resistentes con mecanismos de evasión (Karban 2011, Bixenmann et al. 2016; e.g. plantas con crecimiento postrado). A su vez, la mayor disponibilidad de nutrientes favorecería a especies de rápido crecimiento (Aerts 1999, Rodríguez et al. 2007) y promovería el consumo de los herbívoros de esos parches más fértiles y productivos (Capítulo 2, McNaughton 1984, Bailey y Provenza 2008). De esta manera, los cambios secuenciales que ocurran en la composición y diversidad de plantas en respuesta a la interacción entre el pastoreo y la adición de nutrientes (Smith et al. 2009, Isbell et al. 2013) podrían determinar la biomasa de la comunidad.

1.1.3. Estabilidad temporal de los pastizales en respuesta al pastoreo y los nutrientes

Los cambios en los ecosistemas producto de las actividades humanas, además de modificar el funcionamiento y la estructura de la vegetación, también pueden alterar su estabilidad temporal (Hautier et al. 2015). La estabilidad de los ecosistemas hace referencia a su capacidad de permanecer en un mismo estado a través del tiempo (e.g. baja variabilidad interanual) en el contexto de las fluctuaciones naturales del ambiente y de perturbaciones de variado origen (McCann 2000). En el contexto actual de cambio global, resulta de vital importancia realizar estudios durante varios años para evaluar cómo las comunidades responden a las fluctuaciones climáticas y a las alteraciones crónicas en los niveles de recursos (Smith et al. 2009, Hautier et al. 2015, Borer et al. 2017). Específicamente, estudiar la estabilidad funcional de las comunidades de los pastizales bajo uso ganadero va a permitir predecir su respuesta a la interacción entre la intensificación de la carga de herbívoros domésticos, las alteraciones crónicas en los niveles de nutrientes y las condiciones meteorológicas que varían a lo largo del tiempo.

Distintos mecanismos pueden regular la estabilidad temporal del funcionamiento de las comunidades (Loreau 2010, Tilman et al. 2014). La diversidad de especies tiene un efecto positivo sobre la estabilidad de la productividad vegetal (Lehman y Tilman 2000, Tilman et al. 2014, Hautier et al. 2015). Este efecto no dependería solamente del número de especies que componen la comunidad, sino también de su identidad funcional y de la asincronía (i.e. falta de coincidencia en el tiempo) de sus abundancias (Tilman y Downing 1994, Wilcox et al. 2017). En las comunidades más diversas aumenta la probabilidad de que las respuestas de las especies a los cambios ambientales sean opuestas y, de esta manera, se compensen entre sí ('Hipótesis del seguro'; McCann 2000, Loreau 2010, Brown et al. 2016), o que las especies respondan de manera idiosincrática a las variaciones en el ambiente ('Efecto portfolio'; McGrady-Steed et al. 1997, Worm y Duffy 2003, Tilman et al. 2006, Loreau 2010, Schindler et al. 2015). Por lo tanto, se espera que las comunidades más diversas sean más estables en su funcionamiento que las de menor diversidad.

Los disturbios y las prácticas de manejo agropecuario también podrían modificar la estabilidad de las comunidades (Hautier et al. 2015). Los pulsos de recursos (e.g. fertilización) reducen la asincronía entre las especies y aumentan la variabilidad temporal de la productividad primaria, lo que implica menor estabilidad en el funcionamiento de la comunidad (Hautier et al. 2014, Zhang et al. 2016b, Liu et al. 2019). Asimismo, la estabilidad podría depender de la cantidad total de biomasa acumulada en la comunidad (Loreau 2010), por lo que el aumento de la productividad y la dominancia de las especies más competitivas en ambientes con mayor disponibilidad de recursos podría aumentar la estabilidad (Hooper y Vitousek 1997, Avolio et al. 2019). Sin embargo, la dominancia también podría aumentar la variabilidad temporal ante las fluctuaciones ambientales, lo que tendría efectos negativos sobre la estabilidad de la comunidad (Zelikova et al. 2014). El pastoreo, por otro lado, puede modificar la relación entre la estructura, el funcionamiento y la estabilidad temporal de la comunidad (Worm y Duffy 2003). Los herbívoros pueden promover la estabilidad temporal al reducir la dominancia y aumentar la diversidad de especies y grupos funcionales de plantas (Milchunas y Lauenroth 1993, Beck et al. 2015, Mortensen et al. 2018, Koerner et al. 2018). A su vez, la diversidad aumentaría la productividad vegetal (Tilman et al. 2014) y, de esta manera, su estabilidad en el tiempo. Sin embargo, y pese a su importancia para el manejo y la conservación, no se conocen los impactos en la estabilidad del funcionamiento de las comunidades de pastizal de la interacción entre el pastoreo doméstico y la adición crónica de nutrientes.

1.1.4. Controles de la estructura y el funcionamiento de los pastizales de la Pampa Deprimida

Los pastizales templados se encuentran entre los ecosistemas más alterados en el planeta debido a que concentran las principales áreas de agricultura y ganadería a nivel global (Sanderson et al. 2002, Hoekstra et al. 2005). Estos ecosistemas sufrieron el reemplazo de herbívoros silvestres por altas cargas de ganado doméstico (Oesterheld et al. 1992, Bar-On et al. 2018). Además aumentaron de manera crónica sus niveles de nutrientes, como N y P, debido a la contaminación atmosférica y el uso de fertilizantes (Smil 2000, Galloway et al. 2008). Los pastizales constituyen el soporte biofísico de una variedad de servicios naturales que han sido esenciales para el desarrollo de la población humana (Sala et al. 2017). Por estos motivos, resulta fundamental comprender y predecir las consecuencias de las modificaciones conjuntas de los niveles de nutrientes y el pastoreo doméstico sobre las comunidades de pastizal. En esta tesis se avanza en la resolución de estos interrogantes. Por un lado, se estudiaron los mecanismos que regulan la respuesta de la biomasa vegetal a la interacción entre los nutrientes y el pastoreo (Capítulo 2). Por otro lado, se analizó si los cambios observados en la comunidad de plantas estuvieron mediados o no por cambios en las abundancias relativas de las especies y los grupos funcionales presentes (Capítulo 3). Por último, se evaluó la dinámica temporal de la comunidad vegetal y la estabilidad de sus componentes en respuesta al pastoreo doméstico y la adición de nutrientes, lo que fue posible al registrar los efectos de la interacción durante varios años (Capítulo 4).

En particular, los pastizales de la Pampa Deprimida (Fig. 1.1) son el sustento de la principal economía ganadera de la Argentina (Viglizzo et al. 2011) y un reservorio de biodiversidad de enorme importancia regional (Chaneton 2006, Perelman et al. 2007). Estos pastizales resultan un sistema interesante para evaluar de qué manera los cambios en la comunidad de plantas modulan el efecto combinado del pastoreo y los aumentos en la disponibilidad de nutrientes sobre la biomasa vegetal. El pastoreo por ganado vacuno reduce la biomasa en pie, aumenta la diversidad vegetal a escala de parche (Rusch y Oesterheld 1997, Chaneton et al. 2002) y promueve la abundancia de gramíneas anuales C3 de rápido crecimiento y de gramíneas perennes C4 y dicotiledóneas resistentes al consumo (Chaneton et al. 1988, Rusch y Oesterheld 1997). En cambio, en áreas libres de ganado son abundantes las gramíneas perennes C3 exóticas muy productivas (Tognetti et al., *en preparación*). Asimismo, la fertilización modifica la abundancia relativa de los distintos grupos funcionales de plantas del pastizal (Rodríguez et al. 2007, Semmartin et al. 2007). La gran diversidad local de especies y el dinamismo que muestran los pastizales naturales de la Pampa Deprimida frente a las fluctuaciones ambientales y el pastoreo (Chaneton et al. 2002) lo hacen un sistema apropiado para estudiar la interacción entre el ganado doméstico y la adición de nutrientes sobre la estructura, el funcionamiento y la estabilidad de la comunidad de plantas.

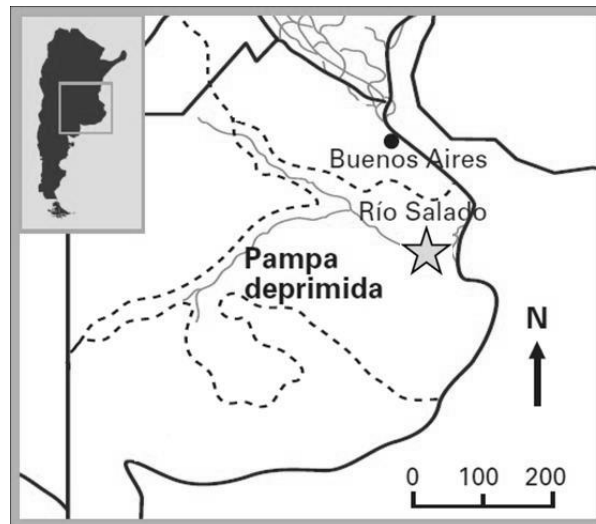


Figura 1-1. Mapa de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Se detalla la distribución de la Pampa Deprimida (entre líneas punteadas) y la ubicación del sitio de estudio (estrella). Figura adaptada de Chaneton 2006.

1.2. Objetivos y organización de la tesis

El objetivo general de esta tesis fue estudiar los efectos interactivos del pastoreo de grandes herbívoros (control ‘top-down’) y la disponibilidad de recursos (control ‘bottom-up’) sobre la estructura y el funcionamiento de la vegetación de pastizales. Con ese fin, se analizaron los efectos de la exclusión prolongada del pastoreo doméstico y la adición de nutrientes sobre la producción de biomasa y la composición de la comunidad vegetal, en un experimento de largo plazo establecido en un pastizal natural del centro de la Pampa Deprimida.

Esta tesis comprende un capítulo de introducción general (Capítulo 1), tres capítulos de resultados originales y un capítulo final de discusión general. En el Capítulo 2 se evalúan los mecanismos que regulan la respuesta de la biomasa vegetal a la interacción entre el pastoreo doméstico y la adición de nutrientes. En el Capítulo 3 se analizan los cambios en la composición y la abundancia relativa de plantas del pastizal, y su relación con la respuesta de la biomasa vegetal a la interacción entre el pastoreo por ganado doméstico y el aumento crónico en la disponibilidad de nutrientes. En el Capítulo 4 se estudia el impacto de la interacción entre el pastoreo doméstico y la adición crónica de nutrientes sobre la estabilidad de la productividad primaria neta y los mecanismos involucrados en su respuesta. Por último, en el Capítulo 5 se destacan los aportes novedosos de los resultados encontrados a lo largo de la tesis en el contexto del marco teórico utilizado y se comparan con los resultados obtenidos dentro de la red internacional de experimentos coordinados de adición de nutrientes “Nutrient Network”. Finalmente, se discuten las implicancias de estos resultados para la conservación y el manejo de pastizales ganaderos y se enumeran las perspectivas futuras que se derivan de esta tesis. Los objetivos específicos de cada capítulo de resultados, junto con las hipótesis que se pusieron a prueba, son los siguientes:

Capítulo 2: El objetivo de este capítulo fue analizar los efectos interactivos del pastoreo y la adición de nutrientes en la biomasa vegetal de un pastizal templado dedicado a la producción ganadera en la Región Pampeana (Argentina). Las hipótesis relacionadas con este objetivo establecen que los efectos acumulados en el tiempo de la adición de

nutrientes y el pastoreo doméstico en la biomasa vegetal no son aditivos, sino que se modifican mutuamente:

Hipótesis 1: La respuesta positiva de la biomasa aérea y subterránea a la adición de nutrientes es menor en ausencia de ganado, donde la productividad vegetal está limitada por la disponibilidad de luz.

Hipótesis 2: Los nutrientes aumentan la calidad nutricional de la biomasa vegetal (promovido por el cambio en la abundancia de los grupos funcionales de las plantas y por el aumento de la concentración de N y P en las hojas), lo que estimula su consumo a través del aumento en la presión de pastoreo. De esta manera, la fertilización intensifica la reducción de la biomasa aérea por el pastoreo.

Capítulo 3: El objetivo de este capítulo fue evaluar los cambios en la composición y abundancia relativa de las especies y grupos funcionales de plantas y su relación con la respuesta de la biomasa aérea del pastizal a la interacción entre el pastoreo doméstico y los aumentos crónicos en la disponibilidad de nutrientes. Las hipótesis asociadas con este objetivo son las siguientes:

Hipótesis 1: El pastoreo doméstico, a través de su efecto negativo sobre la dominancia de la comunidad, aumenta la riqueza y la diversidad de plantas y promueve especies dicotiledóneas y gramíneas perennes C4 con crecimiento postrado y resistentes al consumo.

Hipótesis 2: En ausencia de herbívoros, los aumentos crónicos en la disponibilidad de nutrientes intensifican la dominancia de gramíneas perennes C3, entre las que se incluyen especies exóticas invasoras, lo que tiene consecuencias negativas sobre la riqueza y la diversidad específica y funcional de la comunidad vegetal.

Hipótesis 3: La adición de nutrientes en el pastizal pastoreado, donde hay más disponibilidad de luz que en las clausuras, promueve las especies de rápido crecimiento, como gramíneas anuales C3 y leguminosas.

Hipótesis 4: Los cambios que genera la interacción entre el pastoreo y el aumento de la disponibilidad de nutrientes en la composición y la abundancia relativa de las especies y grupos funcionales de la comunidad vegetal explican los cambios en la biomasa del pastizal.

Capítulo 4: Los objetivos de este capítulo son: (1) evaluar el efecto de la interacción entre el pastoreo doméstico y el aumento crónico de nutrientes en la estabilidad temporal de la productividad del pastizal y (2) analizar los mecanismos involucrados en la estabilidad de la productividad. Las hipótesis asociadas a estos objetivos son:

Hipótesis 1: El pastoreo, al promover la diversidad, aumenta la estabilidad temporal de la PPNA a través de los aumentos en la asincronía de las abundancias de las especies y grupos funcionales de plantas.

Hipótesis 2: La mayor PPNA por el aumento de nutrientes no compensa los efectos negativos en la estabilidad de la mayor dominancia y la reducción de asincronía entre las especies y grupos funcionales de plantas.

Hipótesis 3: El pastoreo compensa los efectos negativos del aumento crónico de nutrientes sobre la estabilidad temporal de la PPNA, ya que reduce la pérdida de la asincronía y diversidad producto de la mayor disponibilidad de nutrientes.

2. CAPÍTULO 2 - La limitación de luz y la calidad de la vegetación explican la respuesta de la biomasa del pastizal a los herbívoros y la fertilización

2.1. Introducción

Las actividades humanas están aumentando la densidad de herbívoros domésticos y la entrada de nutrientes en los ecosistemas a escala global, lo que altera los principales determinantes de la dinámica de las comunidades vegetales (Hairston et al. 1960, Fretwell 1977, Oksanen et al. 1981, Gruner et al. 2008, Turkington 2009). Por un lado, la composición de los grandes herbívoros cambió debido a la reducción de la abundancia de herbívoros silvestres (Ripple et al. 2015) y su reemplazo por altas cargas de ganado doméstico (Thornton 2010, Bar-On et al. 2018), lo que modificó el control “top-down” de la biomasa vegetal. Por otro lado, la contaminación atmosférica y el uso de fertilizantes aumentó los niveles locales y globales de N y P (Vitousek et al. 1997, Smil 2000, Galloway et al. 2008), lo que altera la disponibilidad de recursos o el control “bottom-up” de la vegetación. Los pastizales, en particular, se encuentran entre los ecosistemas más alterados en el planeta debido a que concentran las principales áreas de agricultura y ganadería a nivel global (Sanderson et al. 2002, Hoekstra et al. 2005). Este bioma críticamente amenazado representa aproximadamente un tercio de la apropiación humana de la producción primaria global (Krausmann et al. 2013). A pesar de su importancia, todavía es necesario comprender los mecanismos que explican la respuesta de la biomasa vegetal a los cambios simultáneos en la carga de herbívoros y la disponibilidad de recursos en los pastizales.

El pastoreo y la disponibilidad de nutrientes en el suelo generan efectos opuestos sobre las comunidades vegetales (Hillebrand et al. 2007, Gruner et al. 2008). El pastoreo reduce la biomasa vegetal en pie (Jia et al. 2018) y, según la intensidad del consumo (Li et al. 2017), puede promover la coexistencia de especies y grupos funcionales de plantas al reducir la dominancia de la comunidad (Milchunas y Lauenroth 1993, Koerner et al. 2018). En cambio, la adición de nutrientes limitantes aumenta la biomasa vegetal (Fay et al. 2015) y refuerza la dominancia de las especies de plantas más competitivas, lo que reduce la diversidad vegetal (Harpole et al. 2016, DeMalach 2018).

Sin embargo, aún no es evidente de qué manera la acción simultánea del pastoreo y la adición de nutrientes controlan la biomasa vegetal, si lo hacen de manera independiente o si interactúan y se modifican entre sí (Oksanen et al. 1981, Turkington 2009). Si la fertilización aumenta la productividad vegetal (Elser et al. 2007, Fay et al. 2015, Stevens et al. 2015) y/o la calidad nutricional de los tejidos de las plantas (Tripler et al. 2002, Cebrian et al. 2009), esto reduciría la biomasa vegetal en pie a través de la intensificación del consumo por un aumento en la presión de pastoreo o un cambio en la preferencia de los animales (Tripler et al. 2002, Augustine et al. 2003, van der Waal et al. 2016). El consumo de la biomasa, a su vez, disminuiría la limitación de luz para el crecimiento de las plantas (Borer et al., 2014b), lo que puede intensificar la competencia por nutrientes (Burson et al. 2018) y aumentar la productividad vegetal en respuesta a la fertilización (Hautier et al. 2009). De esta manera, el pastoreo reforzaría la respuesta positiva de la vegetación a la adición de nutrientes a través del control de la disponibilidad de luz. La adición de nutrientes también podría aumentar la abundancia de especies con estrategias para tolerar (Gianoli y Salgado-Luarte, 2017) o resistir (Karban 2011) al consumo. Estos cambios en la composición podrían, a su vez, modificar la respuesta de la biomasa al pastoreo (Leibold et al. 1997, Chase et al. 2000). Por último, el pastoreo podría acelerar las tasas de ciclado de nutrientes y aumentar la disponibilidad de nutrientes para el crecimiento de las plantas (Chaneton et al. 1996, Singer y Schoenecker 2003). Por lo tanto, varios mecanismos pueden explicar las respuestas de la biomasa de plantas al pastoreo y la adición de nutrientes en pastizales.

La mayoría de los estudios que analizan los efectos conjuntos de los herbívoros y los nutrientes evalúan solo la porción aérea de la biomasa vegetal (Augustine et al. 2003, Fariña et al. 2016, Frank et al. 2018). Sin embargo, los órganos subterráneos representan el mayor reservorio de biomasa en los sistemas herbáceos (Poorter et al. 2012). Los cambios en la asignación de fotosintatos hacia los órganos subterráneos podría ser otro mecanismo por el que las plantas responden a la herbivoría o la adición de nutrientes (Oñatibia et al. 2017, Cleland et al. 2019), lo que no se observaría al medir solo la biomasa aérea. En ambientes con canopeos densos la competencia es predominantemente por la luz, mientras que la competencia subterránea por nutrientes sería más importante cuando la luz no es un recurso limitante (Aerts 1999, Burson et al. 2018). Estudios previos encontraron que el pastoreo aumenta o tiene efectos neutrales sobre la biomasa subterránea a nivel de comunidad de plantas (Milchunas y Lauenroth 1993, McNaughton et al. 1998, Pucheta et al. 2004, López-Mársico et al. 2015). A su vez, el pastoreo puede promover la mortalidad de raíces (Frank et al. 2002, Ziter y MacDougall 2013), lo que incrementaría el recambio de la biomasa subterránea (Pucheta et al. 2004). Estos efectos variables del pastoreo sobre la biomasa subterránea estarían regulados por la identidad de los herbívoros, por la carga animal y por la estrategia de manejo del ganado (Oesterheld 1992, Zhou et al. 2017). Asimismo, la evidencia sobre los efectos de la disponibilidad de nutrientes en la biomasa subterránea es contradictoria, con estudios que reportan efectos positivos (Ziter y MacDougall, 2013; Reyes y Aguiar, 2017), negativos (Cleland et al. 2019) y neutros (Liu y Greaver 2010) a la fertilización. Por lo tanto, todavía se deben evaluar los efectos combinados del pastoreo y la adición de nutrientes sobre la biomasa subterránea de las comunidades de plantas.

Estudios de meta-análisis que evaluaron los efectos combinados de los herbívoros y los nutrientes sobre la vegetación revelaron que la mayoría de la evidencia provenía de ecosistemas marinos y de agua dulce, y que los resultados de los pocos estudios en ecosistemas terrestres no eran concluyentes (Borer et al. 2006, Gruner et al. 2008). Además, los escasos estudios en ecosistemas terrestres que encontraron una interacción entre los herbívoros y los nutrientes no manipularon la disponibilidad de nutrientes (Augustine et al. 2003, Frank et al. 2018), o reportaron la biomasa aérea después del consumo (Fariña et al. 2016), por lo que no reflejaron los cambios en la productividad vegetal removida por los herbívoros. La ausencia de resultados concluyentes en ecosistemas terrestres promovió la iniciativa de “The Nutrient Network” (NutNet), una red global de experimentos coordinados con el objetivo de comprender la relación entre los herbívoros y la disponibilidad de nutrientes como controles de la biomasa de plantas en sistemas naturales (Borer et al. 2014a). Los resultados de la red mostraron que múltiples nutrientes limitan simultáneamente la productividad de los pastizales, lo que se puso en evidencia a través de experimentos factoriales de fertilización con N, P, K y micronutrientes (Fay et al. 2015), y que los herbívoros y la fertilización regulan la diversidad de plantas a través de cambios en la disponibilidad de luz (Borer et al. 2014b). Sin embargo, hasta el momento, carecemos de información sobre los impactos de la interacción entre el pastoreo doméstico y la adición de nutrientes en la biomasa vegetal de los pastizales y los mecanismos involucrados en su respuesta.

El objetivo de este estudio fue analizar los efectos interactivos del pastoreo y la adición de nutrientes en la biomasa vegetal de un pastizal templado dedicado a la producción ganadera en la Región Pampeana (Argentina). Las hipótesis relacionadas con este objetivo establecen que los efectos acumulados en el tiempo de la adición de nutrientes y el pastoreo doméstico en la biomasa vegetal no son aditivos, sino que se modifican mutuamente:

Hipótesis 1: La respuesta positiva de la biomasa aérea y subterránea a la adición de nutrientes es menor en ausencia de ganado, donde la productividad vegetal está limitada por la disponibilidad de luz.

Hipótesis 2: Los nutrientes aumentan la calidad nutricional de la biomasa vegetal (promovida por el cambio en la abundancia de los grupos funcionales de las plantas y por el aumento de la concentración de N y P en las hojas), lo que estimula su consumo a través del aumento en la presión de pastoreo. De esta manera, la fertilización intensifica la reducción de la biomasa aérea por el ganado.

2.2. Metodología

2.2.1. Sitio de estudio

El experimento se realizó en la Estancia “Las Chilcas”, ubicada a 40 km al sur de Pila, provincia de Buenos Aires, Argentina (36°16' S, 58°15' O; 15 m.s.n.m.). La temperatura media varía entre 9,2°C en julio y 21,2°C en enero. La precipitación durante los años experimentales fue $1038,5 \pm 95,4$ mm (media \pm error estándar, 2013-2017: precipitación acumulada los 12 meses previos a la cosecha de biomasa, estimada desde marzo del año anterior hasta febrero del correspondiente año), y osciló desde 751,4 mm en 2017 hasta 1270,8 en 2015. Los suelos dominantes son Natracuoles típicos deficientes en P (Chaneton et al. 1996), con 3,1% de materia orgánica y limitada capacidad de infiltración de agua (Lavado y Taboada 1987). Las tasas de mineralización de N y P son $17,36 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y $1,59 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, respectivamente (Chaneton et al. 1996). El pastoreo promueve la acumulación de N en el suelo, mientras que reduce el contenido de P como consecuencia de la exportación de los animales (Chaneton et al. 1996). Si estas pérdidas de P del sistema no son compensadas con la fertilización, los sistemas extensivos de pastoreo se van empobreciendo en P en el suelo.

El pastizal corresponde a una pradera mesofítica húmeda del centro de la Pampa Deprimida, y comprende especies de dicotiledóneas herbáceas, leguminosas y graminoides C3 y C4 (Perelman et al. 2001). El sitio, que nunca fue arado ni fertilizado, fue pastoreado durante casi 100 años con una carga promedio de $\sim 0,5 \text{ EV ha}^{-1}$. El experimento se realizó en un potrero de 963 ha. sin divisiones internas. El manejo de este potrero, que posee un solo molino, involucra descansos del pastizal durante el invierno y la primavera, y pastoreo continuo estacional desde principios del verano hasta fines del otoño (Apéndice A: Cuadro A1) con vaquillonas, madres y terneros al pie de raza Hereford. Durante los meses de pastoreo la carga es variable: aumenta gradualmente hasta alcanzar valores de $0,5 \text{ EV ha}^{-1}$, aunque ocasionalmente puede haber cargas de 1 EV ha^{-1} por períodos cortos de tiempo a fines de verano o principios de otoño. Asimismo, suele haber una tropilla de 15 caballos a lo largo del año (*comunicación personal del encargado de la Estancia*).

2.2.2. Descripción del experimento

En marzo 2013 se estableció un experimento en el que se manipuló la presencia de ganado y la adición de nutrientes con un diseño en parcelas divididas, replicado en seis áreas (bloques). Los bloques experimentales fueron localizados a 558 ± 32 m de distancia del molino (media \pm error estándar) y a una distancia de 112 ± 12 m entre sí (Apéndice

A: Figura A1). Se delimitaron cuatro parcelas de 25 m² en cada bloque: dos parcelas fueron ubicadas adentro de clausuras al pastoreo doméstico de 20 x 50 m establecidas en 2004, y las otras dos parcelas se ubicaron en el pastizal pastoreado (Apéndice A: Fig. A1). En cada área pastoreada y clausurada se asignaron al azar las parcelas al tratamiento de fertilización. De esta manera, el pastoreo fue el factor de la parcela principal (dos niveles: clausura y pastoreo) y la adición de nutrientes fue el factor de la subparcela (dos niveles: control y adición de NPK + micronutrientes). El ganado tuvo acceso libre a todas las parcelas de pastoreo, independientemente del agregado de fertilizante. Al comienzo del tratamiento de fertilización (2013) la biomasa aérea viva era 344,21 ± 42,35 g m⁻² en las clausuras y 294,54 ± 28,88 g m⁻² en el pastizal pastoreado (media ± error estándar), y el porcentaje de luz a nivel del suelo era 3,6 veces mayor bajo pastoreo. La fertilización consistió en la adición de 10 g m⁻² año⁻¹ de cada nutriente, aplicado en formulaciones granuladas de urea (N), superfosfato triple (P) y sulfato de potasio (K) siguiendo el protocolo experimental de NutNet (Borer et al. 2014a). Durante el primer año de experimento (2013) una mezcla de micronutrientes, que incluyó Fe, S, Mg, Mn, Cu, Zn, B y Mo, fue aplicado en conjunto con la fertilización con NPK, pero no se repitió en los años sucesivos para evitar cualquier posible toxicidad de las plantas por los micronutrientes (Borer et al. 2014a). La dosis de nutrientes agregada representa un aumento del 58% para el N y del 629% para el P con relación a sus tasas anuales de mineralización en el pastizal (Chaneton et al. 1996). La aplicación de la dosis anual de fertilizante se repartió en tres momentos del año, mayo, septiembre y diciembre, con el objetivo de minimizar las posibles pérdidas (e.g. pérdidas por lixiviación del N y P agregado si ocurren lluvias intensas los días siguientes a fertilizar) y evitar favorecer diferencialmente a las especies invierno-primaverales o primaverales-estivales.

2.2.3. Mediciones

La biomasa aérea (g m⁻²) se midió en marzo (a fines del verano, en el pico de la estación de crecimiento) desde el 2013 (previo al comienzo de la fertilización) hasta el 2017 (cuarto año de fertilización). Se cortó toda la biomasa en pie dentro de dos marcos de 0,2 x 0,5 m localizados al azar dentro de cada parcela. Los marcos se relocalizaron cada año para evitar las zonas cortadas previamente. La biomasa se separó en grupos funcionales (graminoides, leguminosas y otras dicotiledóneas) y por estado de senescencia: biomasa viva y muerta (seca en pie + broza). Se secó toda la biomasa a 62°C por 72 h y se pesó (0,01 g).

La biomasa subterránea (g m⁻²) se cosechó en marzo 2016. Se tomó una muestra de suelo de 20 cm de profundidad x 6,5 cm de diámetro en cada parcela, dentro del mismo marco donde se cosechó la biomasa aérea ese año. Las muestras de suelo se dividieron en dos profundidades (0-10 cm y 10-20 cm), se lavaron con agua en un tamiz de 0,5 mm y se dividió la biomasa subterránea en raíces, rizomas y bulbos. No fue posible distinguir la biomasa subterránea viva de la muerta. La biomasa subterránea se secó a 62°C por 72 h y se pesó (0,001 g). Se estimó la proporción de biomasa aérea:subterránea como la relación entre la biomasa aérea y la biomasa total de esa fecha (suma de la biomasa aérea y subterránea).

Se midió la productividad primaria neta aérea (PPNA, g m⁻¹ ec⁻²) durante la estación de crecimiento (ec) del cuarto año experimental (2017). La PPNA se estimó como las diferencias positivas entre la biomasa final e inicial de la biomasa viva, la biomasa seca en pie y la broza, respectivamente (de noviembre del 2016 a marzo del

2017, siguiendo la fórmula propuesta por Sala et al. 1981). En noviembre (primavera) se cosechó la biomasa aérea dentro de un marco de 0,2 x 0,5 m en cada parcela. Al mismo momento, antes de la reintroducción del ganado al potrero, se instaló una jaula móvil (60 cm largo x 30 cm ancho x 45 cm alto) en cada parcela bajo pastoreo. En marzo se removieron las jaulas y se cosechó la biomasa dentro y fuera de las mismas, con un marco de 0,2 x 0,5 m. Todas las muestras de biomasa se secaron a 62°C por 72 h y se pesaron (0,01 g). La PPNA durante la estación de crecimiento se estimó utilizando la cosecha final dentro de las jaulas para las parcelas de pastoreo (Oesterheld y McNaughton 2000) y la cosecha de biomasa general del experimento de marzo para las parcelas de clausuras. Estas estimaciones de la PPNA durante la estación de crecimiento son similares a los valores anuales de PPNA reportados en este pastizal (Sala et al. 1981, Semmartin et al. 2007) y no difieren de la estimación de PPNA anual realizada para las parcelas de clausura (Apéndice A: Fig. A3).

La biomasa vegetal consumida por los herbívoros se calculó como la diferencia entre la biomasa adentro y afuera de las jaulas en marzo, al final de la estación de crecimiento (Oesterheld y McNaughton 2000). Esta metodología podría sobreestimar el consumo de biomasa por el ganado si el pisoteo por los herbívoros acelera la tasa de descomposición de la vegetación (Bardgett y Wardle 2003, Taboada et al. 2011). Para cada parcela del pastizal pastoreado también se calculó la presión de pastoreo como la relación entre la biomasa consumida por el ganado y la PPNA.

La radiación fotosintéticamente activa (RFA, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) se midió arriba del canopeo y a nivel del suelo en un cuadrante permanente de 1 m² delimitado dentro de cada parcela, utilizando un ceptómetro de 1 m de largo (Cavadevices, Buenos Aires, Argentina). Las mediciones se realizaron al mediodía (11 am – 2 pm) de días soleados en marzo del 2017. Luego se estimó el porcentaje de luz a nivel del suelo como la relación entre la RFA a nivel del suelo y la RFA arriba del canopeo multiplicado por 100 (Borer et al. 2014b).

Para estimar la calidad nutricional de los tejidos vegetales se cosechó la biomasa aérea viva en todas las parcelas en noviembre del 2016. Se seleccionó este momento del año para representar la calidad de la biomasa vegetal disponible para el ganado al momento en que el mismo reingresaba al potrero. Se tomó una submuestra de cada cosecha que representó la composición de la biomasa viva (i.e. la proporción de graminoides, leguminosas y otras dicotiledóneas). Luego se estimó la concentración de N (%) por el método Kjeldahl y la concentración de P (%) por el método de Espectrometría de Emisión Atómica por Plasma de Acoplamiento Inductivo (ICP-AES; LabSPA, CERZOS – CONICET, Buenos Aires, Argentina).

2.2.4. Análisis estadísticos

Todos los análisis estadísticos se realizaron en R (R versión 3.5.3, R Core Team 2018) con modelos de efectos mixtos (función *lme* del paquete ‘nlme’, Pinheiro et al. 2017). La estructura aleatoria incluyó a los bloques (n=6), las parcelas y, en los casos donde se incluyó el tiempo como factor fijo, las subparcelas para representar el diseño experimental en parcelas divididas. Los factores fijos fueron, según las variables analizadas detalladas a continuación, el pastoreo, la fertilización y el tiempo. La biomasa aérea viva y muerta se modelaron en función del pastoreo, la fertilización, el tiempo y su interacción (medidas repetidas: 2014-2017). Se utilizaron los valores pre-fertilización (2013) de cada variable como covariables en los análisis. Para evaluar los efectos

acumulados en el tiempo del pastoreo y la fertilización se analizaron la biomasa subterránea (total, raíces y rizomas + bulbos) y la proporción de biomasa aérea:subterránea durante el tercer año experimental (2016) y la biomasa aérea viva y muerta, la PPNA durante la estación de crecimiento, la luz a nivel del suelo, la concentración de N y P en los tejidos vegetales y la biomasa de los grupos funcionales (graminoides, leguminosas y otras dicotiledóneas) durante el cuarto año experimental (2017) en función del pastoreo, la fertilización y su interacción. El consumo de biomasa por los herbívoros y la presión de pastoreo fueron modelados en función de la fertilización como efecto fijo y los bloques como efecto aleatorio. Se utilizó la transformación $\log(X)$ para la biomasa aérea viva y muerta del 2017 y la biomasa de raíces; la transformación $\log(1+X)$ para la biomasa muerta a lo largo del tiempo, la biomasa de leguminosas, dicotiledóneas y de rizomas + bulbos; y la transformación $(X)^2$ para la luz a nivel del suelo, la biomasa consumida por el ganado y la presión de pastoreo. En todos los modelos se comprobó el cumplimiento de los supuestos de normalidad y la distribución homogénea de los residuales. Se modeló la heterogeneidad de varianzas en los casos necesarios (i.e. *varIdent*; Pinheiro et al. 2017). Cuando las interacciones fueron significativas ($P < 0,05$) se realizaron comparaciones post hoc a través de la prueba de Tukey.

2.3. Resultados

El pastoreo redujo significativamente la biomasa aérea durante los cuatro años experimentales (Fig. 2.1). El efecto del pastoreo sobre la biomasa aérea difirió marginalmente en respuesta a la fertilización (Apéndice A: Cuadro A2). La biomasa viva en el pastizal pastoreado fue 54% menor que en el pastizal intacto, tanto para las parcelas fertilizadas como para las sin fertilizar (Fig. 2.1.a). La biomasa viva contribuyó 83% en promedio a la biomasa aérea total. La biomasa muerta también se redujo un 75% en pastoreo (Fig. 2.1.b). Durante el cuarto año experimental (2017) la adición de nutrientes redujo la biomasa aérea viva y muerta en el pastoreo con relación a la situación sin ganado (Fig. 2.1.a-b, Apéndice A: Cuadro A3).

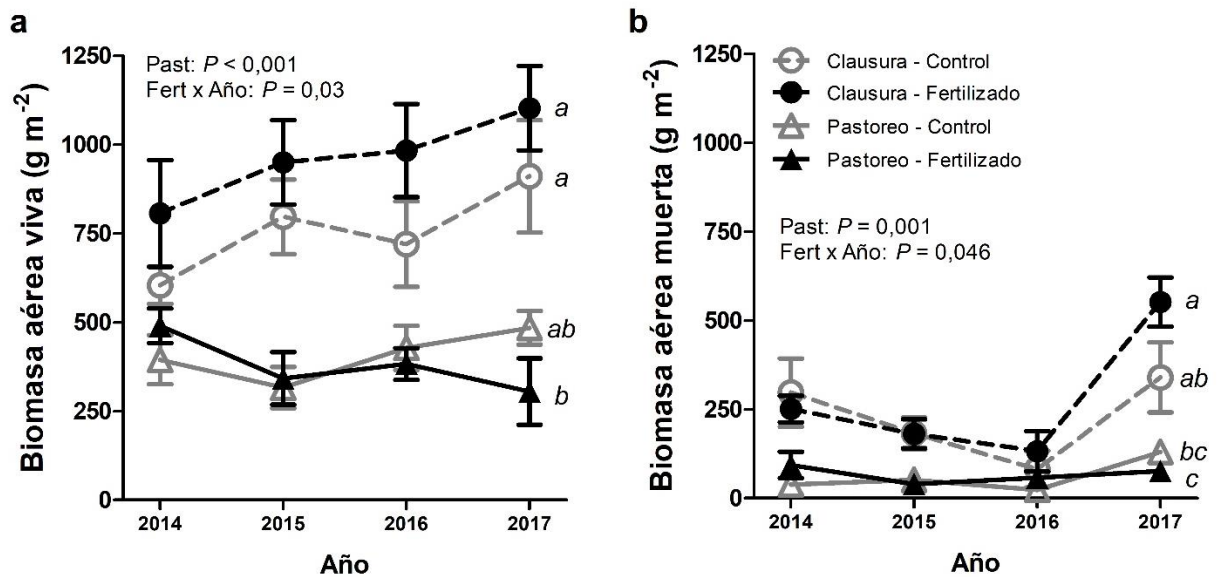


Figura 2-1. Biomasa vegetal aérea (a) viva y (b) muerta (g m^{-2}) a lo largo de cuatro años experimentales (2014-2017) en respuesta al pastoreo (Past), la fertilización (Fert) y su interacción. Los puntos representan los valores medios \pm error estándar; $n=6$. Las letras distintas indican las diferencias significativas durante el cuarto año experimental (2017) para la biomasa aérea viva (Pastoreo * Fertilización: $P = 0,04$) y muerta (Pastoreo * Fertilización: $P = 0,02$).

Ni la biomasa subterránea total ni sus componentes (raíces, rizomas y bulbos) respondieron significativamente al pastoreo o a la fertilización (Cuadro 2.1, Apéndice A: Cuadro A4). La biomasa subterránea total, que tendió a ser 10% menor en el pastizal pastoreado (Apéndice A: Cuadro A4), se concentró en los primeros 10 cm del suelo (87%). El 77% de la biomasa subterránea total fueron raíces finas y el 23% restante rizomas y bulbos. La biomasa de rizomas y bulbos aumentó marginalmente un 60% por el pastoreo y tendió a ser 40% menor en respuesta a la fertilización (Apéndice A: Cuadro A4). Dentro de las clausuras la biomasa vegetal se concentró en los órganos subterráneos (proporción biomasa aérea:subterránea = $0,35 \pm 0,04$) y el pastoreo tendió a reforzar este patrón ($0,22 \pm 0,02$; Apéndice A: Cuadro A4). La proporción de biomasa aérea:subterránea no cambió en respuesta a la adición de nutrientes.

Cuadro 2.1. Biomasa subterránea (total y sus componentes: raíces, rizomas y bulbos; g m^{-2}) a diferentes profundidades del suelo (0-10 y 10-20 cm) luego de tres años de manipulación del pastoreo y la fertilización (2016). “Control” hace referencia al tratamiento sin agregado de fertilizante, tanto en la clausura como en el pastizal pastoreado. Los valores son la media \pm error estándar; $n=6$. Los tratamientos no tuvieron efectos estadísticamente significativos ($P > 0,05$).

Profund.	Tratamientos		Raíces	Rizomas + bulbos	Total
0-10 cm	Clausura	Control	1140,51 \pm 96,11	414,08 \pm 128,73	1554,60 \pm 192,67
		Fertilizado	1445,85 \pm 293,22	179,01 \pm 77,66	1624,86 \pm 310,31
	Pastoreo	Control	956,41 \pm 112,82	591,36 \pm 165,46	1547,77 \pm 248,54
		Fertilizado	956,10 \pm 94,07	407,89 \pm 66,27	1363,98 \pm 119,55
10-20 cm	Clausura	Control	190,20 \pm 27,77	28,18 \pm 22,54	218,37 \pm 45,96
		Fertilizado	252,73 \pm 51,38	24,33 \pm 20,63	277,06 \pm 64,47
	Pastoreo	Control	195,79 \pm 33,31	15,13 \pm 5,67	210,91 \pm 37,69
		Fertilizado	160,95 \pm 26,47	16,17 \pm 13,75	177,13 \pm 20,91

Luego de cuatro años la fertilización produjo distintos efectos en la PPNA dentro de las clausuras y bajo pastoreo (Fig. 2.2.a; Apéndice A: Cuadro A3). En el pastizal intacto la PPNA no respondió a la fertilización. En cambio, la adición de nutrientes en el pastizal pastoreado duplicó la PPNA.

La respuesta de la luz a la fertilización difirió entre el pastizal pastoreado y el sin pastorear (Fig. 2.2.b, Apéndice A: Cuadro A3). Dentro de las clausuras la adición de nutrientes redujo 83% el porcentaje de luz a nivel del suelo. En cambio, la adición de nutrientes aumentó 64% el porcentaje de luz a nivel del suelo bajo pastoreo. El porcentaje de la luz a nivel del suelo fue 32 veces mayor en el pastizal pastoreado que en el pastizal sin ganado doméstico.

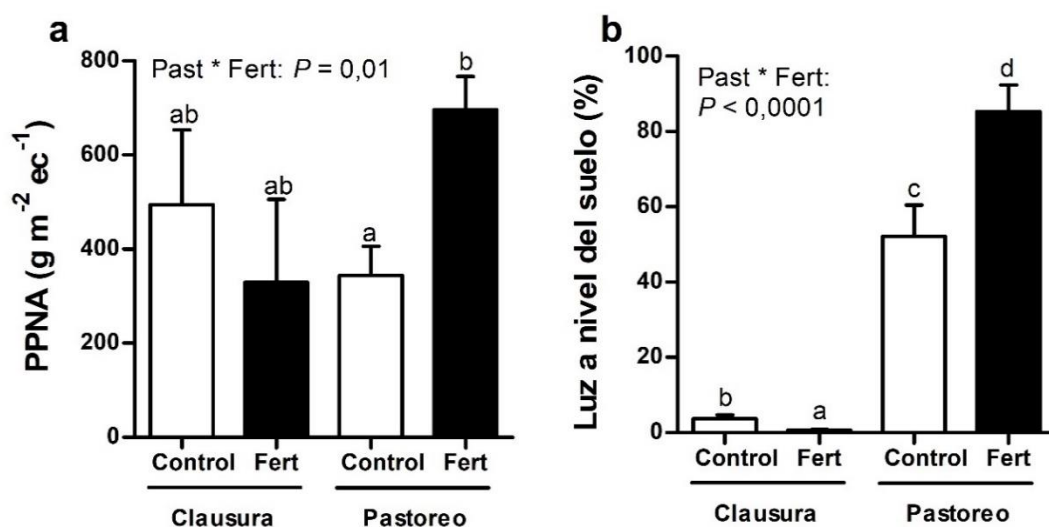


Figura 2-2. (a) PPNA durante la estación de crecimiento ($\text{g m}^{-2} \text{ec}^{-1}$) y (b) porcentaje de luz a nivel del suelo durante el cuarto año experimental (2017) en respuesta al pastoreo (Past), la fertilización (Fert) y su interacción. Las barras representan los valores medios \pm error estándar; $n=6$. Las letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos ($P < 0,05$).

En el pastizal pastoreado el consumo de biomasa por el ganado aumentó 1332% (Fig. 2.3.a) y la presión de pastoreo aumentó 1003% (Fig. 2.3.b) en las parcelas fertilizadas en relación con las parcelas sin fertilizar durante el 2017 (Apéndice A: Cuadro A5).

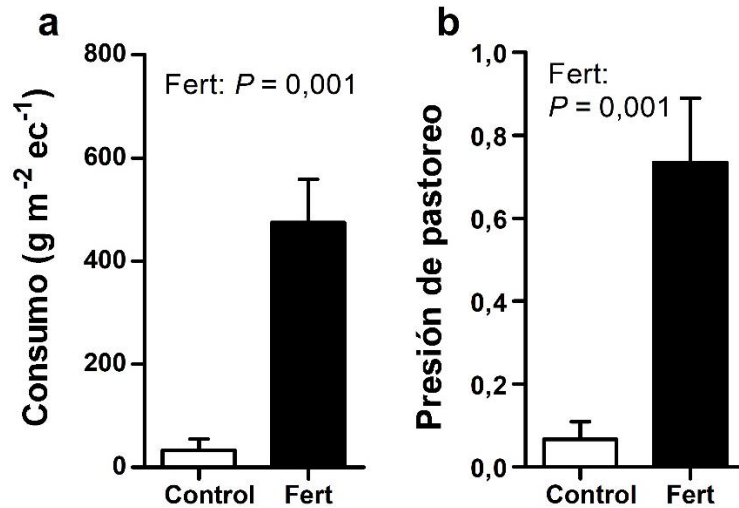


Figura 2-3. (a) Tasa de consumo de biomasa por el ganado ($\text{g m}^{-2} \text{ec}^{-1}$) y (b) presión de pastoreo durante cuarto año experimental (2017) en respuesta a la fertilización (Fert). Las barras representan los valores medios \pm error estándar; $n=6$.

La calidad nutricional de la biomasa viva cambió marcadamente con el pastoreo y la adición de nutrientes (Apéndice A: Cuadro A6). La concentración de N en los tejidos vegetales aumentó 55% en respuesta al pastoreo y 23% por fertilización (Fig. 2.4.a). La concentración de P en los tejidos fue 209% mayor en las parcelas fertilizadas en relación con los controles (Fig. 2.4.b), y fue similar entre el pastizal intacto y el pastoreado. La biomasa de las especies gramínoideas dominó en todas las condiciones experimentales durante el último año (2017). Sin embargo, el pastoreo redujo significativamente la biomasa de las gramínoideas mientras que aumentó la biomasa de las dicotiledóneas en las parcelas sin fertilizar y de las leguminosas en las parcelas fertilizadas (Fig. 2.5, Apéndice A: Cuadro A6). La contribución de las dicotiledóneas a la biomasa aérea total fue menor al 4% en el pastizal pastoreado. En cambio, las leguminosas representaron más del 13% de la biomasa en las parcelas fertilizadas bajo pastoreo, aunque tuvieron una contribución mínima en los otros tratamientos (Fig. 2.5).

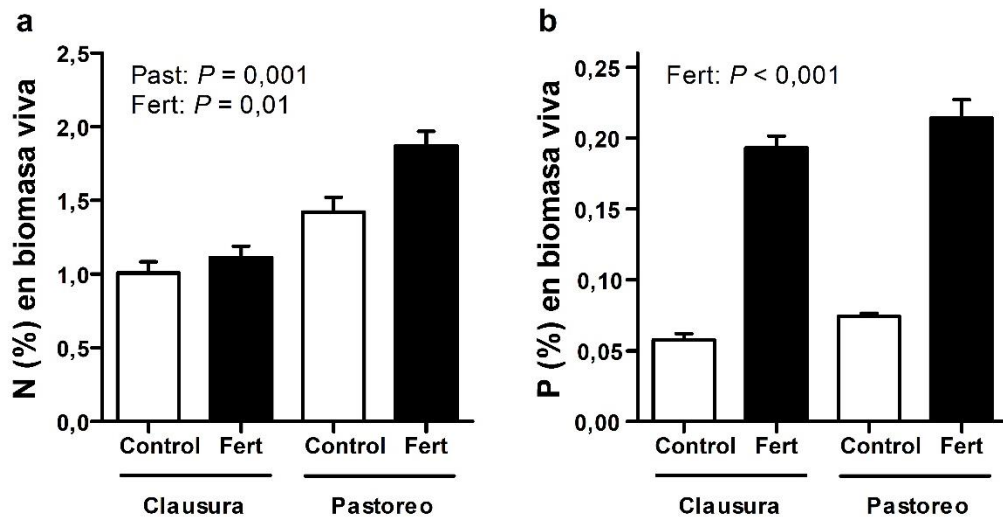


Figura 2-4. Concentración (%) de (a) N y (b) P en la biomasa aérea viva en respuesta al pastoreo (Past), la fertilización (Fert) y su interacción durante el cuarto año experimental (2017). “Control” hace referencia al tratamiento sin agregado de fertilizante, tanto en la clausura como en el pastizal pastoreado. Las barras representan los valores medios \pm error estándar; $n=6$.

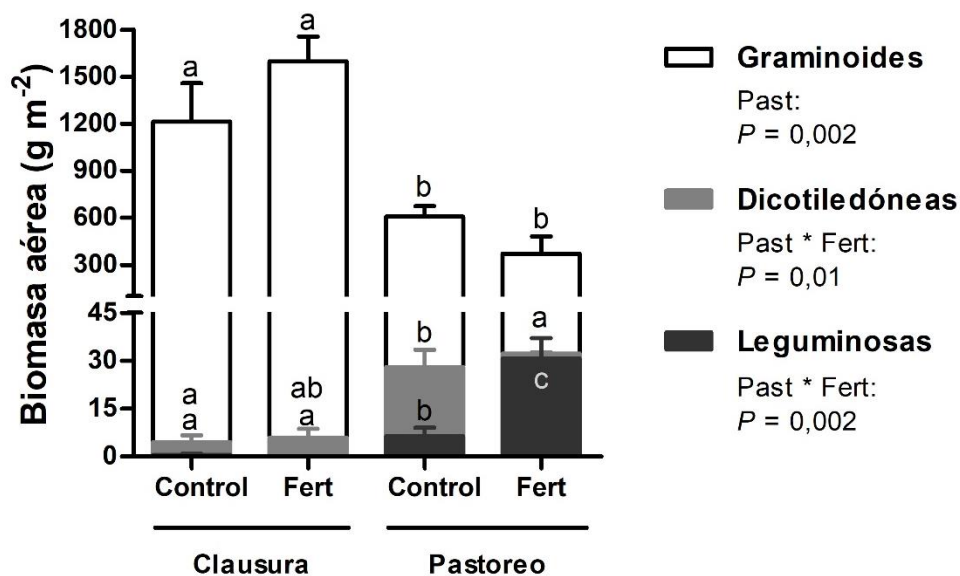


Figura 2-5. Biomasa aérea (g m⁻²) de las especies gramíneas, dicotiledóneas y leguminosas en respuesta al pastoreo (Past), la fertilización (Fert) y su interacción durante el cuarto año experimental (2017). “Control” hace referencia al tratamiento sin agregado de fertilizante, tanto en la clausura como en el pastizal pastoreado. Las barras indican los valores medios \pm error estándar; $n=6$. Las letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos ($P < 0,05$).

2.4. Discusión

En este estudio se evaluó el efecto combinado del pastoreo doméstico y la adición de nutrientes en un pastizal dedicado a la producción ganadera. Luego de cuatro años se encontró que el pastoreo redujo la biomasa aérea de las plantas (Fig. 2.1) y aumentó el porcentaje de luz a nivel del suelo (Fig. 2.2.b). En cuanto a la PPNA, la adición de nutrientes la incrementó solo bajo pastoreo (Fig. 2.2.a). También se encontró que la presión de pastoreo fue mayor cuando se fertilizó (Fig. 2.3.b), lo que produjo que el ganado consuma el exceso de biomasa producido en las parcelas fertilizadas (Fig. 2.3.a) y reduzca la biomasa aérea incluso más que en las parcelas sin fertilizar (Fig. 2.1). Esta intensificación del consumo del ganado podría haber estado mediada por la mayor calidad nutricional de la biomasa vegetal, ya que la adición de nutrientes aumentó la concentración de N y P en los tejidos de las plantas (Fig. 2.4) y promovió la abundancia de leguminosas en el pastizal pastoreado (Fig. 2.5).

Este estudio provee evidencia empírica de los mecanismos que explican la respuesta de la biomasa vegetal a la interacción entre el pastoreo y los aumentos de nutrientes en los pastizales templados. Uno de los mecanismos involucrados estuvo relacionado con la luz disponible para las plantas (Hipótesis 1). El pastoreo aumentó la luz a nivel del suelo en relación con el pastizal intacto, tanto en las parcelas fertilizadas como en las sin fertilizar (Fig. 2.2.b). De esta manera, el pastoreo relajó la competencia de las plantas por la luz y aumentó la limitación relativa de la productividad primaria por los recursos del suelo, lo que explica el incremento de la PPNA en respuesta a la adición de nutrientes (Fig. 2.2.a). En cambio, en el pastizal sin ganado la baja disponibilidad de luz para las plantas producto de la acumulación de biomasa muerta (Fig. 2.1.b) limitaría el aumento de la PPNA con la adición de nutrientes. Los resultados indicarían que en ausencia de pastoreo la comunidad vegetal se encuentra limitada por la disponibilidad de luz y no de nutrientes. Esto explica el contraste con la respuesta positiva de la biomasa vegetal observada en otros experimentos de fertilización (Hautier et al. 2009, Borer et al. 2014b, Fay et al. 2015), al mismo tiempo que desalienta el uso de fertilizantes para aumentar la PPNA en pastizales donde la acumulación de biomasa seca es muy alta.

A su vez, en el pastizal pastoreado el aumento en la PPNA por la fertilización intensificó la presión de pastoreo y el consumo de la biomasa vegetal por los herbívoros (Fig. 2.3), una respuesta que también fue observada en otros pastizales (Augustine et al. 2003, van der Waal et al. 2016). El ganado está seleccionando las parcelas a las que se agregaron nutrientes y consumiendo proporcionalmente más biomasa en estas parcelas más productivas, por lo que la carga puntual sería más alta en estos parches fertilizados del pastizal. Como consecuencia, el ganado neutralizó el exceso de biomasa que se produjo por la adición de nutrientes, lo que redujo la biomasa en pie y aumentó más aún la luz disponible en la comunidad, en comparación con las parcelas pastoreadas sin fertilizar.

Los cambios en la calidad nutricional de los tejidos y en la composición de las plantas fueron otros mecanismos que regularon la intensificación del consumo por el ganado en las parcelas fertilizadas (Hipótesis 2). La concentración de N y P en los tejidos vegetales aumentó en respuesta a la adición de nutrientes (Fig. 2.4), al igual que en un estudio global (Firn et al. 2019). Este incremento en la calidad nutricional de los tejidos y en la biomasa de leguminosas con la fertilización, en detrimento de las gramíneas y dicotiledóneas (Fig. 2.5), explicaría la preferencia del ganado por las parcelas fertilizadas (Tripler et al. 2002, Augustine et al. 2003, Cebrian et al. 2009, Fariña et al. 2016, van der Waal et al. 2016). El agregado combinado de N, P y K + micronutrientes junto con la alta

disponibilidad de luz en el pastizal pastoreado podrían ser los mecanismos que promovieron la biomasa de leguminosas (de Tezanos Pinto y Litchman 2010, Ciavattini et al. *en preparación*).

Asimismo, los cambios en la composición de las plantas pueden estar asociados a la aceleración del ciclado de N en respuesta al pastoreo (Chaneton et al. 1996, Singer y Schoenecker 2003, Garibaldi et al. 2007, Frank et al. 2018). Las especies promovidas por el pastoreo en este pastizal tienen mayor concentración de N en sus tejidos, mayores tasas de descomposición y liberan más nutrientes al suelo desde la broza que aquellas especies que disminuyen su abundancia con el ganado doméstico (Garibaldi et al. 2007). El pastoreo casi duplicó el porcentaje de N foliar en relación con el efecto de la fertilización (Fig. 4.a). Como el ganado consumió biomasa preferencialmente en las parcelas fertilizadas (Fig. 3), los resultados sugieren que existe una retroalimentación positiva entre el consumo y la calidad nutricional de las plantas (Augustine et al. 2003). En el pastizal intacto la adición de nutrientes no modificó la biomasa vegetal (Fig. 2.1) ni la PPNA, pero la concentración de N y P en los tejidos aumentó marcadamente (Fig. 2.4), lo que es conocido como “consumo de lujo” (Tripler et al. 2002). Por lo tanto, procesos relacionados con la calidad nutricional de las plantas estarían regulando el efecto de la interacción entre la adición de nutrientes y el pastoreo doméstico sobre la biomasa vegetal.

La biomasa subterránea no se modificó por la adición de nutrientes, independientemente de la presencia de herbívoros (Cuadro 2.1). Sin embargo, la proporción de biomasa aérea:subterránea fue levemente reducida por el pastoreo, principalmente a través de la disminución de la biomasa aérea. De esta manera, la respuesta de la biomasa aérea y subterránea a los tratamientos estuvo desacoplada, un patrón que se observó en respuesta al pastoreo ovino en la estepa patagónica (Oñatibia et al. 2017). La biomasa subterránea puede no estar relacionada con la absorción de recursos del suelo (Kulmatiski et al. 2017), lo que también podría explicar la ausencia de respuesta de la biomasa subterránea a la fertilización. Un estudio reciente en 29 pastizales encontró que la asignación a la biomasa subterránea disminuyó por la fertilización con NPK y que la biomasa de raíces aumentó con la adición de N en aquellos sitios donde la disponibilidad de luz a nivel del suelo era alta (Cleland et al. 2019). Por lo tanto, la limitación de luz para el crecimiento de las plantas en ausencia del ganado podría explicar la ausencia de respuesta de la biomasa subterránea a la fertilización. A pesar del efecto positivo del pastoreo en la disponibilidad de luz, la intensidad y frecuencia de defoliación puede no haber sido lo suficientemente alta para modificar la biomasa subterránea (Oesterheld 1992, Zhou et al. 2017), incluso en respuesta a la adición de nutrientes (Cleland et al. 2019). Estudios realizados en otros pastizales tampoco encontraron efectos de los herbívoros en la biomasa subterránea (Milchunas y Lauenroth 1993, McNaughton et al. 1998, Gough et al. 2012). Sin embargo, la tasa de recambio de la biomasa subterránea podría aumentar por el pastoreo (Frank et al. 2002, Pucheta et al. 2004, Ziter y MacDougall 2013, López-Mársico et al. 2015) y la fertilización (Semmartin et al. 2007), lo que no se pudo observar en este estudio al no distinguir la biomasa subterránea viva de la muerta.

Actualmente los herbívoros domésticos tienen mayor biomasa que los silvestres en los ecosistemas terrestres (Oesterheld et al. 1992, Bar-On et al. 2018). Esta diferencia en la carga de los herbívoros probablemente es un factor importante que explica las diferencias entre los resultados de este estudio y los encontrados en otros pastizales con herbívoros silvestres (Charles et al. 2017). Luego de cuatro años experimentales se encontró que el ganado redujo la biomasa viva e incrementó el porcentaje de luz a nivel

del suelo, lo que a su vez se intensificó con la fertilización (Figs. 2.1 y 2.2.b). Por el contrario, en un estudio global encontraron que la fertilización aumentó la biomasa vegetal de los pastizales y la limitación por luz, mientras que los herbívoros no modificaron la biomasa viva ni la respuesta de la biomasa a la fertilización (Borer et al. 2014b: material suplementario, Fig. 1b). En el contexto actual de reemplazo de herbívoros silvestres por ganado doméstico (Ripple et al. 2015), es fundamental entender cuáles son los impactos de intensificar la carga de herbívoros en los ecosistemas terrestres. Los resultados sugieren que los herbívoros domésticos controlan la respuesta de la biomasa vegetal a la adición de nutrientes al reducir la limitación de luz para su crecimiento.

2.5. Conclusiones

En conclusión, la adición de nutrientes y el pastoreo controlaron de manera sinérgica la biomasa del pastizal. El pastoreo redujo la limitación por luz al crecimiento vegetal e, indirectamente, medió la respuesta de la biomasa aérea al aumento en los nutrientes del suelo. Además, la fertilización incrementó la calidad nutricional de los tejidos de las plantas, lo que se reflejó en las mayores concentraciones de nutrientes en hojas y en el aumento de la biomasa de leguminosas. Los herbívoros respondieron a esta mayor cantidad y calidad de la biomasa vegetal intensificando su consumo en las parcelas fertilizadas, lo que redujo la biomasa área de las plantas. Los resultados encontrados sugieren que en el corto plazo la adición de nutrientes aumenta la producción y el consumo de forraje por los herbívoros domésticos a través del aumento en la presión de pastoreo. Sin embargo, si el ganado continúa respondiendo de la misma manera, la composición de plantas podría cambiar como consecuencia del sobrepastoreo a largo plazo, lo que promovería a especies resistentes a la herbivoría con menor calidad nutricional (Li et al. 2017). En el presente escenario de cambio global y de aumentos en la entrada de nutrientes en los ecosistemas terrestres, la intensificación del pastoreo puede tener consecuencias negativas en los pastizales y en la sustentabilidad de la producción de ganado. Comprender los mecanismos que modulan la respuesta de la biomasa vegetal al pastoreo doméstico y al aumento en la disponibilidad de nutrientes es un paso fundamental para promover estrategias efectivas de conservación y de manejo de los ecosistemas de pastizal.

3. CAPÍTULO 3 - El pastoreo y los nutrientes modifican la biomasa aérea a través de cambios en la composición y abundancia de las especies del pastizal

3.1. Introducción

Los cambios en el funcionamiento de los ecosistemas que producen el pastoreo y los recursos son dinámicos, y muestran respuestas variadas en el tiempo (Hunter y Price 1992). El consumo por grandes herbívoros y la adición de nutrientes limitantes modifican la composición y diversidad de las comunidades vegetales (Milchunas y Lauenroth 1993, Harpole et al. 2016, Koerner et al. 2018). A su vez, estos cambios en la estructura de las comunidades vegetales suelen alterar el funcionamiento y la cantidad de biomasa vegetal aérea que se acumula en un momento dado, especialmente cuando las especies vegetales presentes difieren en su habilidad competitiva y en su resistencia o tolerancia a la herbivoría (Leibold et al. 1997, Chase et al. 2000, Gruner et al. 2008, Fariña et al. 2016). Asimismo, los cambios secuenciales de la diversidad y composición de plantas pueden modificar su relación con la biomasa aérea a lo largo del tiempo (Smith et al. 2009, Isbell et al. 2013).

Uno de los principales efectos de los grandes herbívoros sobre las comunidades herbáceas es el reemplazo de las especies vegetales. En general, disminuyen la abundancia de las especies de plantas palatables de gran calidad forrajera, y por ende más consumidas por los herbívoros, mientras que aumentan la de especies vegetales menos palatables o con mecanismos de resistencia o tolerancia al consumo (Westoby et al. 1989, Milchunas y Lauenroth 1993). Los herbívoros también pueden facilitar la dispersión y el establecimiento de especies de plantas exóticas (Parker et al. 2006, Eldridge et al. 2018). Además, el pastoreo suele reducir la dominancia de las comunidades vegetales, lo que promueve la coexistencia de especies y aumenta la riqueza y diversidad vegetal (Hillebrand et al. 2007, Koerner et al. 2018). Por el contrario, la adición de nutrientes limitantes intensifica la dominancia de las comunidades vegetales al promover a especies con altas tasas de crecimiento (La Pierre y Smith 2015) y reducir la diversidad vegetal (Hillebrand et al. 2007, Harpole et al. 2016, DeMalach et al. 2017). Asimismo, el aumento en la disponibilidad de recursos (nutrientes, agua, luz) en las comunidades vegetales suele promover el establecimiento y la abundancia de especies exóticas (Davis et al. 2000, Seabloom et al. 2015). Sin embargo, no resulta evidente de qué manera la interacción entre el pastoreo doméstico y la adición crónica de nutrientes modifican la composición y diversidad de la comunidad vegetal.

Los cambios en la estructura de las comunidades vegetales pueden modificar su capacidad de producir biomasa aérea (Didham et al. 2005, Isbell et al. 2013, Avolio et al. 2014, Gaitán et al. 2014, Tilman et al. 2014). Por un lado, las especies dominantes en una comunidad determinarían en gran medida su funcionamiento (Grime 1998, Hillebrand et al. 2008, Avolio et al. 2019). Por otro lado, aumentos en la riqueza de especies tienen un efecto positivo sobre la producción de biomasa vegetal (Tilman et al. 2014, Grace et al. 2016). Los mecanismos que explican estos incrementos están relacionados con el uso más completo de los recursos disponibles en las comunidades más diversas (Efecto de complementariedad; Tilman et al. 1997, Hector et al. 1999) y con una mayor probabilidad de encontrar una especie muy productiva cuando aumenta la riqueza de la comunidad (Efecto de muestreo; Hooper y Vitousek 1997). De esta manera, los cambios en el número y la abundancia relativa de las especies plantas en respuesta al pastoreo y la adición de nutrientes determinarían la biomasa de la comunidad.

Asimismo, los cambios en la composición de las especies y grupos funcionales que conforman la comunidad vegetal podrían condicionar la respuesta de la biomasa aérea al consumo por el ganado y los aumentos crónicos de nutrientes. Por ejemplo, el pastoreo podría aumentar la abundancia de especies de rápido crecimiento y tolerantes al consumo

por herbívoros (Gianoli y Salgado-Luarte 2017; e.g. plantas con crecimiento compensatorio) y la abundancia de especies resistentes con mecanismos de evasión (Karban 2011, Bixenmann et al. 2016; e.g. plantas con crecimiento postrado). A su vez, los aumentos en la disponibilidad de nutrientes favorecerían a las especies de rápido crecimiento, en detrimento de los otros grupos de plantas (Aerts 1999, Rodríguez et al. 2007), y promoverían el consumo de los herbívoros de esos parches más fértiles y productivos (Capítulo 2, McNaughton 1984, Bailey y Provenza 2008). Esto condicionaría la biomasa vegetal acumulada en la comunidad (Leibold et al. 1997, Chase et al. 2000, Fariña et al. 2016). Por lo tanto, el efecto de la fertilización sobre la biomasa del pastizal podría depender de los cambios generados por el pastoreo en la composición de la comunidad vegetal, y viceversa.

La relación entre la diversidad y composición de la comunidad con la biomasa aérea puede modificarse a lo largo del tiempo en respuesta a los cambios secuenciales que ocurran en la composición de plantas (Smith et al. 2009, Isbell et al. 2013). Al principio se evidenciarían las respuestas morfológicas y fisiológicas de las especies presentes. Luego cobrarían importancia los cambios en la abundancia relativa de las especies de la comunidad, reflejados en la dominancia y diversidad. Por último, serían más importantes los cambios en la composición de la comunidad, como resultado de la inmigración y la extinción local de especies (Smith et al. 2009, Avolio et al. 2014). De esta manera, la biomasa de la comunidad estaría modulada por la secuencia temporal de cambios que generan el pastoreo y la adición crónica de nutrientes sobre la composición y la abundancia relativa de las especies y grupos funcionales de plantas. Realizar estudios de largo plazo resulta fundamental para que se puedan manifestar los resultados de las interacciones interespecíficas y los procesos poblacionales de las especies que conforman la comunidad vegetal (Smith et al. 2009, Lepš 2014, Melts et al. 2018).

Los pastizales de la Pampa Deprimida resultan un sistema interesante para evaluar de qué manera los cambios en la comunidad de plantas modulan el efecto combinado del pastoreo y los aumentos en la disponibilidad de nutrientes sobre la biomasa vegetal. Por un lado, el pastoreo por ganado vacuno aumenta la diversidad vegetal a escala de parche (Rusch y Oesterheld 1997, Chaneton et al. 2002) y promueve la abundancia de gramíneas anuales C3 de rápido crecimiento y de gramíneas perennes C4 y dicotiledóneas resistentes al consumo (Chaneton et al. 1988, Rusch y Oesterheld 1997). En cambio, en áreas libres de ganado son abundantes las gramíneas perennes C3 exóticas muy productivas (Tognetti et al., *en preparación*). Por otro lado, la fertilización modifica la abundancia relativa de los grupos funcionales del pastizal (Rodríguez et al. 2007). Al contrario que las gramíneas, las dicotiledóneas no suelen aumentar su biomasa con la adición de nutrientes (Semmartin et al. 2007). Por último, las leguminosas, muy preferidas por el ganado, disminuyen su abundancia con la fertilización nitrogenada, pero la aumentan con la disponibilidad de P y de luz (Collantes et al. 1998, de Tezanos Pinto y Litchman 2010, Ciavattini et al. *en preparación*). Agrupar a las especies de plantas en estos “grupos funcionales” facilita predecir la respuesta de la composición de comunidad vegetal al pastoreo doméstico y la adición de nutrientes. Entender la relación de la biomasa aérea con la composición y diversidad vegetal en pastizales bajo uso ganadero es fundamental, ya que los aumentos en las deposiciones de nutrientes podrían modificar la capacidad de respuesta del pastizal al pastoreo crónico con grandes herbívoros.

El objetivo de este estudio fue evaluar los cambios en la composición y abundancia relativa de las especies y grupos funcionales de plantas y su relación con la respuesta de la biomasa aérea del pastizal a la interacción entre el pastoreo doméstico y

los aumentos crónicos en la disponibilidad de nutrientes. Las hipótesis asociadas con este objetivo son:

Hipótesis 1: El pastoreo doméstico, a través de su efecto negativo sobre la dominancia de la comunidad, aumenta la riqueza y la diversidad de plantas y promueve especies dicotiledóneas y gramíneas perennes C4 con crecimiento postrado y resistentes al consumo.

Hipótesis 2: En ausencia de herbívoros, los aumentos crónicos en la disponibilidad de nutrientes intensifican la dominancia de gramíneas perennes C3, entre las que se incluyen especies exóticas invasoras, lo que tiene consecuencias negativas sobre la riqueza y la diversidad específica y funcional de la comunidad vegetal.

Hipótesis 3: La adición de nutrientes en el pastizal pastoreado, donde hay más disponibilidad de luz que en las clausuras, promueve las especies de rápido crecimiento, como gramíneas anuales C3 y leguminosas.

Hipótesis 4: Los cambios que genera la interacción entre el pastoreo y el aumento de la disponibilidad de nutrientes en la composición y la abundancia relativa de las especies y grupos funcionales de la comunidad vegetal explican los cambios en la biomasa del pastizal.

Las predicciones asociadas a esta hipótesis son:

- a. El pastizal pastoreado estará dominado por pastos C4 de crecimiento postrado y hierbas dicotiledóneas resistentes al pastoreo. Sin embargo, la adición repetida de nutrientes en las parcelas pastoreadas va a favorecer a especies exóticas de rápido crecimiento, como pastos anuales C3 y leguminosas. Por el contrario, en las clausuras la fertilización no va a tener efectos significativos en la composición de la comunidad, sino que reforzará la dominancia de los pastos perennes C3 exóticos que forman matas altas.
- b. La fertilización disminuirá la diversidad y aumentará la dominancia de especies y grupos funcionales, tanto en el pastizal pastoreado como en las clausuras a los herbívoros domésticos. Se espera que el pastoreo tenga el efecto contrario y que compense parcialmente el efecto de la fertilización.
- c. Los cambios en la composición y la abundancia relativa de las especies y grupos funcionales de la comunidad vegetal van a regular la respuesta de la biomasa aérea del pastizal al pastoreo y la fertilización. Se espera que composición las especies y grupos funcionales promovidos por el pastoreo y la fertilización, así como los cambios en su abundancia relativa y riqueza, expliquen parte de los cambios observados en la biomasa aérea.

3.2. Metodología

3.2.1. Diseño experimental

Las hipótesis fueron evaluadas en el marco del experimento descrito en el Capítulo 2. Desde el 2013 se manipuló la presencia de ganado vacuno y la fertilización con NPK + micronutrientes en un diseño factorial en parcelas divididas (n = 6 bloques). Para cumplir los objetivos de este estudio, se utilizaron cinco años de datos experimentales, desde 2014 (primer año de medición desde que empezó el tratamiento de fertilización) hasta el 2018.

3.2.2. Variables de respuesta

Biomasa aérea viva: Se midió la biomasa aérea en el pico de la estación de crecimiento (fin del verano, febrero-marzo) entre el 2014 y el 2018 en todos los tratamientos. El procedimiento de medición fue el descrito en el Capítulo 2.

Composición de especies y grupos funcionales: A fines de primavera y de verano (principios de diciembre y de marzo, respectivamente) se estimó la cobertura aérea por especie en marcos permanentes de 1 m² ubicados en cada una de las parcelas experimentales. Las fechas de medición corresponden a los picos de abundancia de las especies de estación fría (invierno-primavera) y de estación cálida (verano-otoño) (Sala et al. 1981, Perelman et al. 2007). La estimación visual de cobertura se realizó usando el método de Daubenmire (1959), que utiliza una escala porcentual con incrementos del 5%.

La composición de la vegetación se caracterizó por la abundancia relativa de las especies y grupos funcionales de plantas. Para obtener una medida representativa de la composición de la vegetación durante cada estación de crecimiento (2014-2018), se seleccionó el valor máximo por especie en diciembre o marzo y se relativizaron los valores para que la suma de las coberturas de todas las especies dentro de cada parcela sea igual a 100.

Los grupos funcionales fueron definidos agrupando a las especies según si eran dicotiledóneas o monocotiledóneas, su capacidad de fijar N atmosférico (leguminosas) y para los pastos, por su ciclo de vida (anuales, perennes) y sus vías fotosintéticas (C3, C4). De esta manera quedaron definidos seis grupos que representan distintos aspectos de la funcionalidad del pastizal:

1. Gramíneas anuales C3: Compuesto por una especie nativa y cuatro exóticas, representadas principalmente por *Lolium multiflorum* y *Gaudinia fragilis*. Suelen crecer formando matas.
2. Gramíneas perennes C3: Comprende diez especies nativas (e.g. *Leersia hexandra*) y dos exóticas, que crecen generalmente en forma de matas. En promedio, es el grupo que tiene mayor abundancia de especies exóticas. La especie dominante de este grupo, principalmente en ausencia de ganado vacuno, es la invasora *Schedonorus arundinaceae* (festuca alta; Tognetti et al. *en preparación*).
3. Gramíneas perennes C4: Este grupo está compuesto por 11 especies nativas y una exótica, *Cynodon dactylon*. Las especies de este grupo suelen presentar hábitos de crecimiento prostrado (e.g. *Stenotaphrum secundatum*) y semi-prostrado (e.g. *Distichlis scoparia*, *Paspalidium paludivagum*, *Paspalum dilatatum*), pero algunas crecen en forma de matas (e.g. *Panicum gouinii*, *Panicum milioides*).
4. Monocotiledóneas (no gramíneas): este grupo está compuesto por 13 especies, todas perennes y nativas de la región (e.g. *Eleocharis viridans*).
5. Leguminosas: Este grupo se encuentra principalmente representado por *Lotus glaber*, una especie exótica perenne introducida en la década de 1930 y que se expandió en la región. En total hay cuatro especies, dos de las cuales son nativas.
6. Dicotiledóneas (no leguminosas): este grupo, en general con baja cobertura vegetal, es el más diverso. Comprende 39 especies anuales y perennes, 11 de las cuales son exóticas. Más de la mitad de las especies tienen crecimiento rastrero o en forma de roseta, lo que les permite evadir el pastoreo, y muchas de las otras son conocidas por ser especies no forrajeras (poco palatables), entre las que se encuentran *Aster squamatus* (nativa) y *Mentha pulegium* (exótica).

También se calculó el porcentaje de cobertura de especies exóticas en cada parcela. Por último, se estimó la riqueza, la diversidad y la dominancia de las especies y

los grupos funcionales de plantas del pastizal. La riqueza, o número de especies de la comunidad, se estimó como $\sum p_i^0$, siendo p_i la cobertura relativa de la especie “i” en la parcela. La diversidad se calculó a partir del índice de Shannon-Wiener transformado (e^H), siendo $H = -\sum p_i \cdot \ln p_i$. Este índice, también conocido como “riqueza efectiva”, representa el número de especies igualmente abundantes en la comunidad (Jost 2006). Por último, para estimar la dominancia se utilizó el índice de Berger-Parker, calculado como la cobertura relativa (p_i) de la especie con más abundancia en cada parcela.

3.2.3. Análisis estadísticos

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software R (versión 3.5.3, R Core Team 2018). En primer lugar, para determinar los cambios en la composición del pastizal en respuesta al pastoreo doméstico y la adición de nutrientes se realizó un análisis de varianza basado en permutaciones (PERMANOVA) con la cobertura relativa de las especies y de los grupos funcionales de plantas (función *adonis*, paquete ‘vegan’; Oksanen et al. 2015). Se evaluó el efecto de la interacción entre el pastoreo, la fertilización y los años de tratamiento sobre la composición, con los bloques como factor dentro de los cuales se realizaron las 999 permutaciones. Se utilizó el índice Bray-Curtis como medida de disimilitud. Aunque este método no permite realizar medidas repetidas, los pseudo- R^2 calculados por el modelo permitieron ponderar qué porcentaje de la varianza de los cambios en la composición fue explicado por los distintos factores evaluados. Por lo tanto, también se realizó un PERMANOVA de cada uno de los cuatro tratamientos de la interacción ‘Pastoreo * Fertilización’, para así obtener los valores *P* y pseudo- R^2 del factor tiempo para cada tratamiento, y también para todas las parcelas de clausura o pastoreo, para evaluar la interacción ‘Fertilización * Tiempo’ en cada una de las dos situaciones.

Además, para evaluar cuáles fueron los cambios en la composición se realizaron análisis de correspondencia (CA) a partir de la cobertura relativa de las especies y de los grupos funcionales de plantas del pastizal (función *cca* del paquete ‘vegan’; Oksanen et al. 2015). En el caso de las especies, se eliminaron aquellas con una frecuencia de aparición menor al 10% antes de realizar el análisis. El CA, basado en distancias de χ^2 , permitió evaluar la correspondencia entre la composición de cada unidad experimental, cuyos tratamientos no fueron definidos *a priori* en el análisis.

Luego se evaluó la relación entre la diversidad de especies y de grupos funcionales producto de la interacción entre el pastoreo y la adición de nutrientes. Se analizó la correlación de la riqueza, la diversidad (e^H) y la dominancia (Berger-Parker) entre los índices calculados para las especies y para los grupos funcionales con el coeficiente de correlación de Pearson (función *cor*, paquete ‘corrplot’; Wei et al. 2017). Los índices de riqueza, diversidad (e^H) y dominancia (Berger-Parker) calculados con la cobertura relativa de las especies estuvieron muy correlacionados con los calculados a partir de la cobertura de los grupos funcionales (coeficiente de correlación de Pearson = 0,82, 0,89 y 0,96 para la riqueza, la diversidad y la dominancia, respectivamente; $P < 0,001$; Apéndice B: Cuadro B1). Por lo tanto, se reportan los resultados de los índices de diversidad específicos solamente (resultados de los índices de diversidad de los grupos funcionales en Apéndice B: Cuadro B2, Fig. B1).

Para evaluar como el pastoreo y la fertilización afectaron la abundancia de los seis grupos funcionales, la cobertura relativa de especies exóticas, la riqueza, la diversidad (e^H) y la dominancia de especies (Berger-Parker) se utilizaron modelos mixtos (Zuur et al.

2009). Los efectos fijos fueron el pastoreo, la fertilización, los años (como factor numérico de regresión) y su interacción. La estructura aleatoria incluyó a los bloques ($n=6$), las parcelas y las subparcelas para representar el diseño experimental en parcelas divididas (función *lme*, paquete ‘nlme’; Pinheiro et al. 2017). Se utilizó la transformación raíz cuadrada para la cobertura de gramíneas perennes C4 y gramíneas anuales C3, y la transformación $\log(1+X)$ para la cobertura de monocotiledóneas, dicotiledóneas y leguminosas. Se modeló la heterogeneidad de varianzas para la cobertura de las gramíneas perennes C3 y la dominancia de especies (función *varIdent*; Pinheiro et al. 2017), y la autocorrelación temporal para la cobertura de gramíneas perennes C4, gramíneas anuales C3 y monocotiledóneas (función *corAR1*; Pinheiro et al. 2017). Cuando las interacciones fueron significativas ($P < 0,05$) se realizaron comparaciones post-hoc con la prueba de Tukey.

Para evaluar la relación entre la biomasa aérea y los atributos de la comunidad vegetal se realizaron regresiones simples (Crawley 2013). Las variables predictoras analizadas fueron las coordenadas de los primeros dos ejes del CA de la cobertura de especies y de grupos funcionales, la riqueza, la diversidad (e^H) y la dominancia (Berger-Parker) de especies, y la cobertura de exóticas. La estructura aleatoria de los modelos incluyó los bloques ($n=6$) con el pastoreo y la fertilización anidados (función *lme*, paquete ‘nlme’; Pinheiro et al. 2017). Se utilizó la transformación raíz cuadrada para la biomasa en los modelos que tenían como factor fijo al segundo eje del CA de especies y grupos funcionales, la riqueza, la diversidad y la cobertura de exóticas. Se modeló la heterogeneidad de varianzas para los modelos que incluían las coordenadas del primer eje del CA de las especies y de grupos funcionales de plantas y para la dominancia de especies (función *varIdent*; Pinheiro et al. 2017).

También se evaluó la biomasa aérea en función de los tratamientos: el pastoreo, la fertilización y su interacción. Además, se realizó un modelo incluyendo todas las variables de la estructura de la comunidad vegetal como predictoras de la biomasa aérea (ejes 1 y 2 de los CA de especies y grupos funcionales de plantas, cobertura de especies exóticas, dominancia, diversidad y riqueza de especies vegetales) y otro modelo que incluyó todas las variables de la comunidad vegetal en conjunto con los tratamientos. En estos últimos dos modelos se estandarizaron las variables predictoras para hacerlas comparables y se realizó una selección multi-modelo utilizando la función *dredge* (paquete ‘MuMIn’; Barton 2019). Esto permitió encontrar cuál era la mejor combinación de variables y su importancia relativa para explicar la biomasa de la comunidad. A partir de los modelos generados por la función *dredge* se seleccionó aquel con menor AIC (criterio de información de Akaike) y que tuviera una diferencia mínima de dos unidades con respecto al AIC de los otros modelos. Se corroboró la ausencia de multicolinealidad calculando el VIF (‘factor de inflación de la varianza’, por su sigla en inglés) y se removieron variables de los modelos hasta que todas las variables incluidas tuvieron un valor de VIF menor a cuatro (Zuur et al. 2010). En los tres modelos (sólo tratamientos, sólo variables de la comunidad vegetal y tratamientos en conjunto con las variables de la comunidad vegetal) se modeló la heterogeneidad de varianzas (función *varIdent*) y la estructura aleatoria fue definida por los bloques ($n=6$) con el pastoreo y la fertilización anidados (Pinheiro et al. 2017). Finalmente se compararon los tres modelos a través del AICc (AIC corregido para muestras pequeñas; Burnham y Anderson 2002). En todos los modelos de efectos mixtos realizados se evaluó el cumplimiento de los supuestos de homogeneidad de varianzas y normalidad de distribución de los residuales.

Por último, para evaluar los efectos directos e indirectos de los tratamientos sobre la biomasa aérea a través de los cambios en la estructura de la comunidad vegetal se

utilizaron modelos de ecuaciones estructurales (función *psem*, paquete ‘piecewiseSEM’; Lefcheck 2016). Estos son modelos probabilísticos que permiten relacionar múltiples predictores y variables de respuesta en una única red causal. El paquete desarrollado por Lefcheck (2016) evalúa individualmente un conjunto de ecuaciones lineales que se encuentran relacionadas entre sí, lo que permite el ajuste de conjuntos de datos pequeños. Para evaluar si la relación entre la diversidad y composición de la comunidad con la biomasa aérea se modificó a lo largo del tiempo se realizaron por separado cuatro modelos de ecuaciones estructurales: un modelo incluyó sólo el primer año de datos (2014), otro incluyó el segundo y el tercer año (2015-2016), el siguiente se realizó con el cuarto y quinto año de datos (2017-2018) y el último incluyó el conjunto de los cinco años experimentales (2014 a 2018). En los modelos construidos para cada variable se incluyó la misma estructura aleatoria descrita en los párrafos anteriores, y en el modelo que incluyó los cinco años se modeló la autocorrelación temporal (funciones *lme* y *corAR1*, paquete ‘nlme’; Pinheiro et al. 2017). Inicialmente se incluyeron todas las variables de la comunidad vegetal en los modelos de ecuaciones estructurales (Fig. 3.1) y luego se eliminaron secuencialmente las relaciones entre variables que no fueran significativas, siempre manteniendo modelos cuyas relaciones causales tuvieran sentido teórico. A medida que se eliminaban estas relaciones se comparaban los modelos restantes por AIC. Se obtuvieron varios modelos globales con valores $P > 0,05$, lo que indica un buen ajuste entre los datos observados y las configuraciones de los modelos. Se compararon todos los modelos obtenidos y se seleccionaron aquellos con un menor valor de AIC y una diferencia mínima de dos unidades con los valores de AIC de los otros modelos.

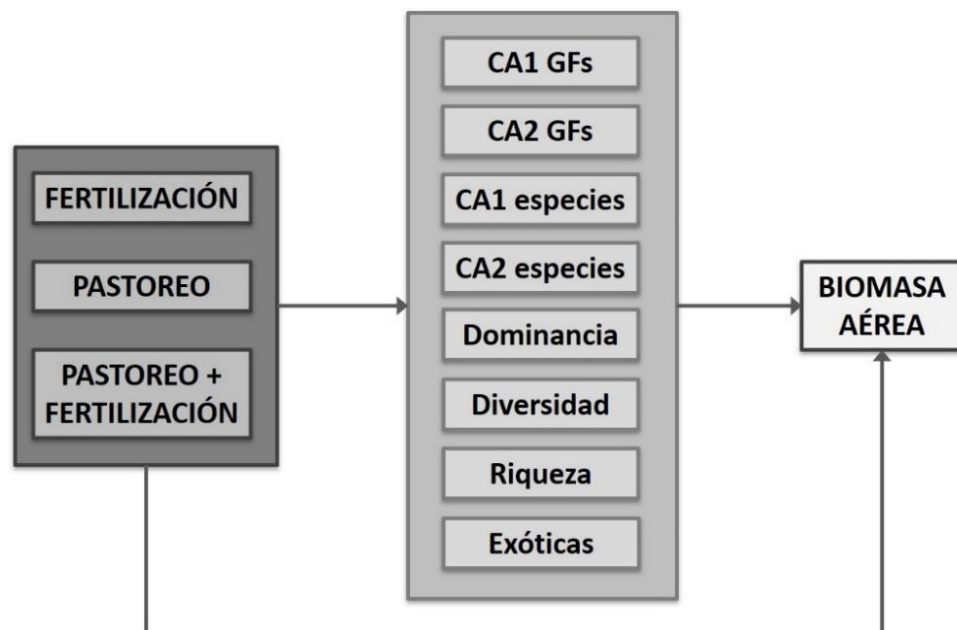


Figura 3-1. Diagrama del modelo de ecuaciones estructurales a partir del cual se evaluó de la relación entre los tratamientos (caja color gris oscuro), las variables de la estructura de la comunidad vegetal (caja color gris claro) y la biomasa aérea. Todas las variables de la comunidad vegetal pueden ser modificadas por los tratamientos y pueden estar correlacionadas entre sí. De la misma manera, la biomasa aérea puede ser función de los tratamientos y de cada una de las variables de la comunidad vegetal. El tratamiento “Clausura sin fertilizar” no se incluye explícitamente en el esquema porque es utilizado como referencia en el modelo. CA: análisis de correspondencia; GFs: grupos funcionales.

3.3. Resultados

3.3.1. Cambios en la comunidad vegetal en respuesta al pastoreo y la fertilización

La composición de especies y grupos funcionales y de plantas difirió en respuesta a la fertilización y a los años de tratamiento, mostrando distinta trayectoria para el pastizal con y sin pastoreo (Cuadro 3.1, Fig. 3.2, Fig. 3.3). La mayor parte de la variación en la composición vegetal se debió a la presencia del ganado (pseudo- R^2 de 0,65 y 0,49 para los grupos funcionales y las especies, respectivamente; Cuadro 3.1). Esta proporción de variación producto del pastoreo fue la mayor obtenida, incluso cuando se particionó la variación producto de la adición de nutrientes dentro del pastizal con y sin herbívoros domésticos, y la variación producto del tiempo dentro de cada combinación de los tratamientos Pastoreo*Fertilización (Apéndice B: Cuadro B3).

Cuadro 3.1. Resultado del PERMANOVA de la cobertura relativa de los grupos funcionales y las especies de plantas en respuesta al pastoreo (Past), la fertilización (Fert) y los años de tratamiento (2014-2018). Se reportan los grados de libertad (g.l.: efecto, error) y los valores F, pseudo- R^2 y P . En negrita se indican los valores significativos ($P < 0,05$) y el mayor pseudo- R^2 de cada análisis.

PERMANOVA	Grupos funcionales				Especies			
	g.l.	F	R^2	P	g.l.	F	R^2	P
Pastoreo	1;119	293,52	0,65	0,001	1;119	134,23	0,49	0,001
Fertilización	1;119	17,86	0,04	0,001	1;119	9,66	0,03	0,001
Past * Fert	1;119	8,33	0,02	0,002	1;119	4,74	0,02	0,007
Año	1;119	8,12	0,02	0,003	1;119	9,24	0,03	0,001
Past * Año	1;119	4,79	0,01	0,02	1;119	3,52	0,01	0,02
Fert * Año	1;119	1,60	0,004	0,21	1;119	1,66	0,006	0,16
Past * Fert * Año	1;119	2,07	0,005	0,13	1;119	1,51	0,005	0,18

Los análisis de correspondencia (CA) separaron las unidades experimentales según los tratamientos de pastoreo (eje 1) y fertilización (eje 2) a partir de los cambios en la cobertura de los grupos funcionales (Fig. 3.2.a-b) y especies de plantas (Fig. 3.2.c-d). Por un lado, en el CA de grupos funcionales el primer eje explicó 67% de la varianza, mientras que el segundo eje explicó 13% (80% acumulado; Fig. 3.2.a-b). Este primer eje del CA separó las unidades experimentales del pastizal pastoreado de aquellas que no tenían ganado doméstico. El pastizal sin pastorear se caracterizó por una mayor cobertura de gramíneas perennes C3 (valores positivos del primer eje del ordenamiento) que el pastizal bajo uso ganadero. El segundo eje del CA separó los efectos del fertilizante dentro de la condición de pastoreo. Las parcelas fertilizadas (valores negativos) mostraron mayor cobertura de gramíneas anuales C3 y de leguminosas que las parcelas sin fertilizar (valores positivos), que se caracterizaron principalmente por una mayor cobertura de otras monocotiledóneas y dicotiledóneas que las fertilizadas.

Por otro lado, en el CA de especies el primer eje explicó el 28% y el segundo el 9% de la varianza (37% acumulado; Fig. 3.2.c-d). Los valores positivos del primer eje

correspondieron al pastizal sin ganado, que estuvo explicado por la cobertura de *S. arundinaceae*, principalmente bajo fertilización. El segundo eje separó dentro del pastizal sin pastoreo a las parcelas sin fertilizar (valores positivos), con presencia de *P. dilatatum*. Bajo pastoreo, el segundo eje separó en el plano del ordenamiento a las parcelas con y sin agregado de fertilizante durante los primeros dos años (2014-2015). Esto estuvo explicado por la mayor cobertura de *L. hexandra*, *P. gouinii*, *P. milioides*, *P. paludivagum*, *M. pulegium* y *A. squamatus* en el pastizal no fertilizado y por *E. viridans*, *L. multiflorum* y *L. glaber* bajo fertilización.

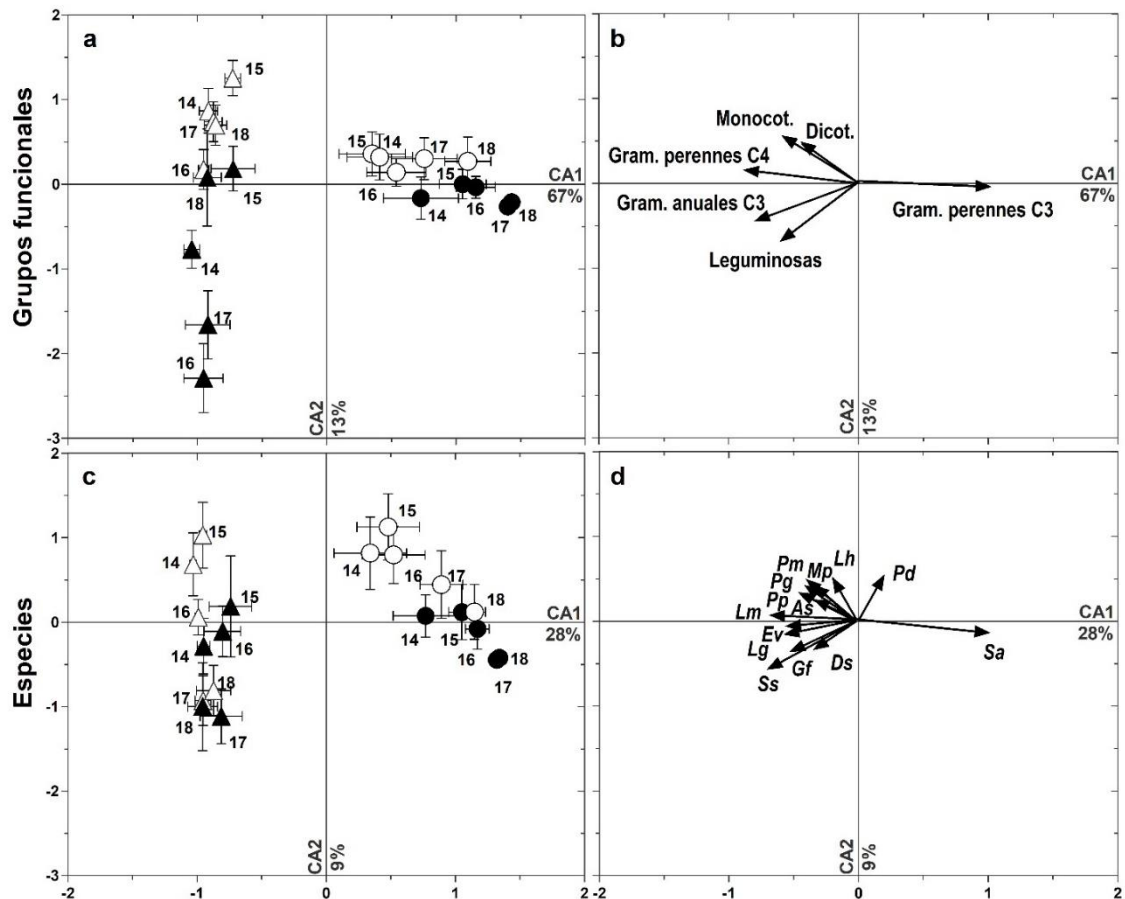


Figura 3-2. Análisis de correspondencia (CA) de los cambios en la composición de la comunidad vegetal considerando la cobertura de grupos funcionales (**a**, **b**) y de especies (**c**, **d**). Cada punto representa el promedio de un tratamiento para un año determinado \pm error estándar (14-15-16-17-18 indican los años del 2014 al 2018, respectivamente; $n = 6$). Los círculos representan las clausuras y los triángulos el pastoreo, en color negro el tratamiento de fertilización y en blanco sin fertilizar. Las flechas indican los vectores de los grupos funcionales (**b**) y las especies dominantes (**d**): *Aster squamatus* (As), *Distichlis scoparia* (Ds), *Eleocharis viridans* (Ev), *Gaudinia fragilis* (Gf), *Lotus glaber* (Lg), *Leersia hexandra* (Lh), *Lolium multiflorum* (Lm), *Mentha pulegium* (Mp), *Paspalum dilatatum* (Pd), *Panicum gouinii* (Pg), *Panicum milioides* (Pm), *Paspalidium paludivagum* (Pp), *Schedonorus arundinaceae* (Sa), *Stenotaphrum secundatum* (Ss).

La cobertura relativa de los distintos grupos funcionales se modificó en el tiempo en respuesta al pastoreo, la fertilización y su interacción (Fig. 3.3, Apéndice B: Cuadro B4). En ausencia de ganado dominaron las gramíneas perennes C3 (Fig. 3.3.a), lo que se

intensificó con la fertilización (Pastoreo * Fertilización: $P = 0,05$) y con el paso de los años (Pastoreo * Año: $P < 0,001$; Fig. 3.3.b) en detrimento de la cobertura de los otros grupos funcionales. Bajo pastoreo, todos los grupos funcionales estuvieron representados de manera más equitativa que en ausencia de ganado (Fig. 3.3, Apéndice B: Cuadro B2). En esta situación dominaron las gramíneas perennes C4, lo que se intensificó desde el 2016 (Pastoreo * Año: $P < 0,001$; Fig 3.3.c). Cuando el pastizal pastoreado se fertilizó aumentó la cobertura de las gramíneas anuales C3 (Pastoreo * Fertilización: $P = 0,003$) y de las leguminosas (Pastoreo * Fertilización: $P = 0,002$), que tuvieron una cobertura variable entre años (Año: $P = 0,009$; Fig. 3.3.d).

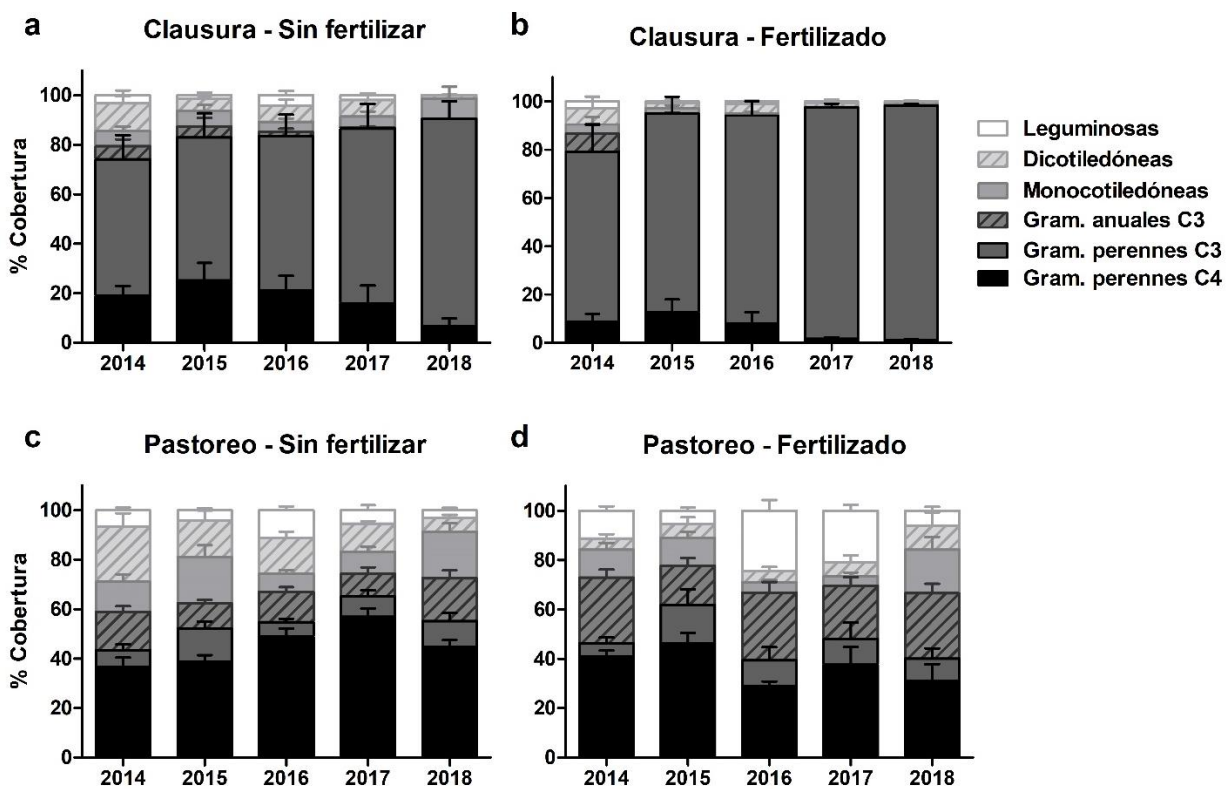


Figura 3-3. Cobertura relativa porcentual (%) de los grupos funcionales de plantas en función de los tratamientos a lo largo de cinco años del experimento (2014-2018). (a) Clausura – Sin fertilizar; (b) Clausura – Fertilizado; (c) Pastoreo – Sin fertilizar; (d) Pastoreo – Fertilizado. Las barras indican los valores medios \pm error estándar; $n=6$.

Tanto la riqueza, la diversidad y la dominancia de especies, como la cobertura de plantas exóticas respondieron a la adición de nutrientes y a la presencia de herbívoros domésticos (Cuadro 3.2, Apéndice B: Cuadro B5). La riqueza de especies disminuyó 31% con la fertilización y, a partir del tercer año (2016), aumentó 123% en promedio con el pastoreo (Cuadro 3.2.a). La diversidad de plantas aumentó 265% en promedio con el pastoreo y disminuyó con la fertilización en 2016, pero esta reducción no se observó en los años siguientes (Cuadro 3.2.b). La dominancia de especies cambió en respuesta a la interacción entre el pastoreo y la fertilización con efectos variables en el tiempo. En el segundo y tercer año (2014 y 2015) la fertilización en ausencia de pastoreo aumentó la dominancia con respecto al pastizal pastoreado sin fertilizar. Durante el cuarto y quinto año (2017 y 2018) el pastizal sin pastorear estuvo más dominado que el pastoreado, independientemente de la fertilización (Cuadro 3.2.c). Por último, la cobertura relativa de especies exóticas del pastizal aumentó 30% cuando se fertilizó y fue menor bajo pastoreo que en ausencia de ganado a partir del segundo año (2015; Cuadro 3.2.d).

Cuadro 3.2. Resultados de los modelos de efectos mixtos de (a) la riqueza, (b) la diversidad (e^H) y (c) la dominancia (Berger-Parker) de especies de plantas y (d) la cobertura relativa de especies exóticas en función del pastoreo (Past), la fertilización (Fert), los años y su interacción. El intercepto hace referencia al pastizal sin pastoreo ni adición de nutrientes. Se reportan los valores estimados por el modelo, los grados de libertad (g.l.: efecto, error) y los valores F y P. Los efectos significativos ($P < 0,05$) están en negrita.

	a. Riqueza de especies				b. Diversidad			
	Estim.	g.l.	F	P	Estim.	g.l.	F	P
Intercepto	17,93	1;92	248,29	<0,001	9,39	1;92	151,12	<0,001
Pastoreo	7,20	1;5	36,15	0,002	6,61	1;5	44,13	0,001
Fertilización	-5,80	1;10	20,29	0,001	-4,36	1;10	18,08	0,002
Past * Fert	-0,98	1;10	0,04	0,84	-1,54	1;10	0,23	0,64
Año	-1,77	1;92	11,99	<0,001	-1,36	1;92	55,94	<0,001
Past * Año	1,73	1;92	14,26	<0,001	0,04	1;92	0,38	0,54
Fert * Año	0,07	1;92	0,09	0,77	0,48	1;92	4,95	0,03
Past * Fert * Año	0,15	1;92	0,02	0,88	0,27	1;92	0,23	0,63
	c. Dominancia				d. Cobertura de exóticas			
	Estim.	g.l.	F	P	Estim.	g.l.	F	P
Intercepto	0,23	1;92	393,88	<0,001	42,04	1;92	390,58	<0,001
Pastoreo	-0,06	1;5	275,91	<0,001	-11,23	1;5	39,12	0,002
Fertilización	0,44	1;10	10,23	0,01	27,51	1;10	15,92	0,003
Past * Fert	-0,37	1;10	3,01	0,11	-17,43	1;10	0,26	0,62
Año	0,12	1;92	65,19	<0,001	7,43	1;92	27,42	<0,001
Past * Año	-0,09	1;92	37,89	<0,001	-7,54	1;92	13,58	<0,001
Fert * Año	-0,06	1;92	2,27	0,14	-1,58	1;92	0,10	0,75
Past * Fert * Año	0,05	1;92	5,65	0,02	4,10	1;92	1,89	0,17

3.3.2. Relaciones directas entre los tratamientos, la comunidad vegetal y la biomasa

Los atributos de la comunidad de plantas descritos en la sección anterior estuvieron asociados de manera directa con cambios en la biomasa vegetal (Fig. 3.4). Por un lado, los primeros ejes de los análisis de correspondencia (CA) de los grupos funcionales y de las especies de plantas estuvieron asociados positivamente a aumentos en la biomasa de la comunidad (Fig. 3.4.a-b). En cambio, los segundos ejes de ambos CA no tuvieron una relación directa con la biomasa vegetal (Fig. 3.4.c-d). Por otro lado, la riqueza y la diversidad de especies se relacionaron negativamente con la biomasa vegetal viva en pie (Fig. 3.4.e, Fig. 3.4.f). En consonancia con estos cambios, el aumento en la dominancia de especies se asoció con incrementos en la biomasa de plantas (Fig. 3.4.g). Por último, la cobertura de especies exóticas no estuvo asociada a cambios en la biomasa (Fig. 3.4.h).

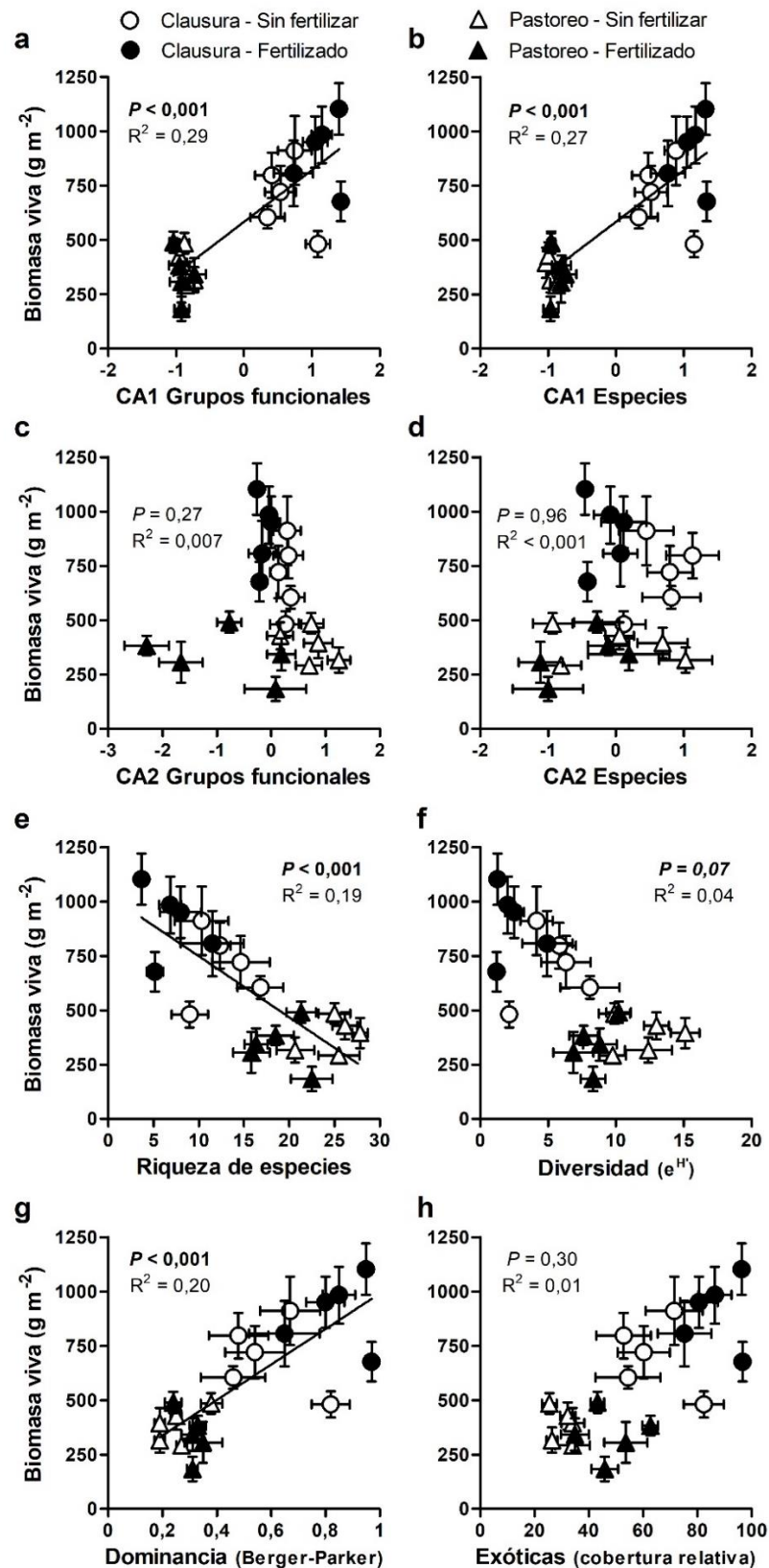


Figura 3-4. Biomasa vegetal en función de (a) eje 1 del CA de grupos funcionales, (b) eje 1 del CA de especies de plantas, (c) eje 2 del CA de grupos funcionales, (d) eje 2 del CA de especies, (e) riqueza de especies, (f) diversidad (e^H), (g) dominancia (Berger-Parker) y (h) cobertura relativa de especies exóticas. Cada punto representa el promedio de un tratamiento para un año determinado (2014-2018) \pm error estándar ($n = 6$). En cada panel se indican el valor P y el R^2 correspondiente a ese modelo.

En conjunto, los atributos de la estructura de la comunidad vegetal y los tratamientos explicaron la biomasa aérea (Cuadro 3.3). En primer lugar, el modelo que incluyó solo las variables de la comunidad vegetal explicó 22% de la variación de la biomasa (Cuadro 3.3.a). Por un lado, la dominancia de especies fue la variable que mayor impacto tuvo sobre la biomasa, con un efecto positivo, seguido por la diversidad, que tuvo un efecto negativo. Por otro lado, la riqueza, la cobertura de especies exóticas y el segundo eje del CA de grupos funcionales estuvieron asociados con disminuciones en la biomasa vegetal. En segundo lugar, los tratamientos por sí solos explicaron el 35% de los cambios en la biomasa vegetal (Cuadro 3.3.b). El pastoreo redujo la biomasa en pie, mientras que la fertilización y su interacción con el pastoreo tuvieron un efecto marginal positivo y negativo, respectivamente. En tercer lugar, incorporar las variables de la comunidad vegetal a este modelo solo aumentó 1% la variación explicada de los cambios en la biomasa aérea (Cuadro 3.3.c) y fue mejor para explicar los cambios en la biomasa vegetal (menor AICc). Esto sugiere que los efectos de los tratamientos sobre la biomasa están solapados con los efectos asociados a los cambios en la comunidad. El mayor efecto negativo lo tuvo el pastoreo, seguido por la cobertura de exóticas y el segundo eje del CA de grupos funcionales, mientras que la dominancia de especies estuvo asociada con incrementos en la biomasa vegetal (Cuadro 3.3.c).

Cuadro 3.3. Modelos finales de la biomasa vegetal en función de (a) atributos de la estructura de la comunidad vegetal, (b) los tratamientos (pastoreo, fertilización y su interacción) y (c) los atributos de la estructura de la comunidad vegetal en conjunto con los tratamientos. Los atributos de la comunidad vegetal incluidos en los modelos finales fueron: el segundo eje del CA de la cobertura de grupos funcionales (CA2 GFs), la cobertura relativa de plantas exóticas, la riqueza, la diversidad (e^H) y la dominancia (Berger-Parker) de especies. Para cada variable incluida en los modelos se reportan los estimadores estandarizados, los grados de libertad (g.l.: efecto, error), los valores F y P. El intercepto hace referencia al pastizal sin pastoreo ni adición de nutrientes. Los efectos significativos ($P < 0,05$) y los mayores R^2 y AICc se indican en negrita.

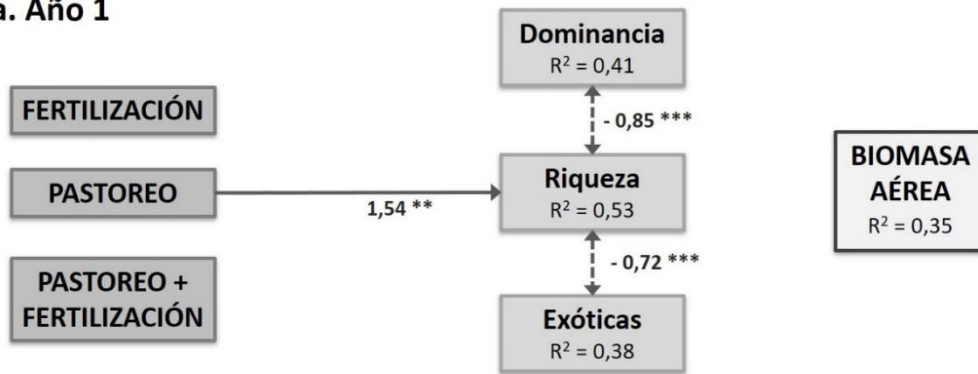
	a. Comunidad vegetal				b. Tratamientos				c. Comunidad + Trat.			
	Estim.	g.l.	F	P	Estim.	g.l.	F	P	Estim.	g.l.	F	P
Intercepto	561,01	1;91	191,63	<0,001	702,67	1;96	117,07	<0,001	776,13	1;92	183,19	<0,001
Pastoreo					-319,59	1;5	17,16	0,009	-386,69	1;5	21,21	0,006
Fertilización					201,28	1;10	4,80	0,05	-5,23	1;11	0,01	0,93
Past * Fert					-243,41	1;10	4,98	0,05				
CA2 GFs	-62,62	1;91	10,41	0,002					-40,37	1;92	3,91	0,05
Exóticas	-116,49	1;91	10,11	0,002					-100,06	1;92	6,11	0,02
Riqueza	-119,07	1;91	10,99	0,001					-20,55	1;92	0,39	0,53
Diversidad	166,43	1;91	17,97	<0,001								
Dominancia	289,27	1;91	35,17	<0,001					102,64	1;92	5,88	0,02
R²			0,22				0,35				0,36	
AICc			1600,7				1609,7				1588,1	

3.3.3. Cambios en la biomasa originados por los tratamientos y mediados por la comunidad de plantas

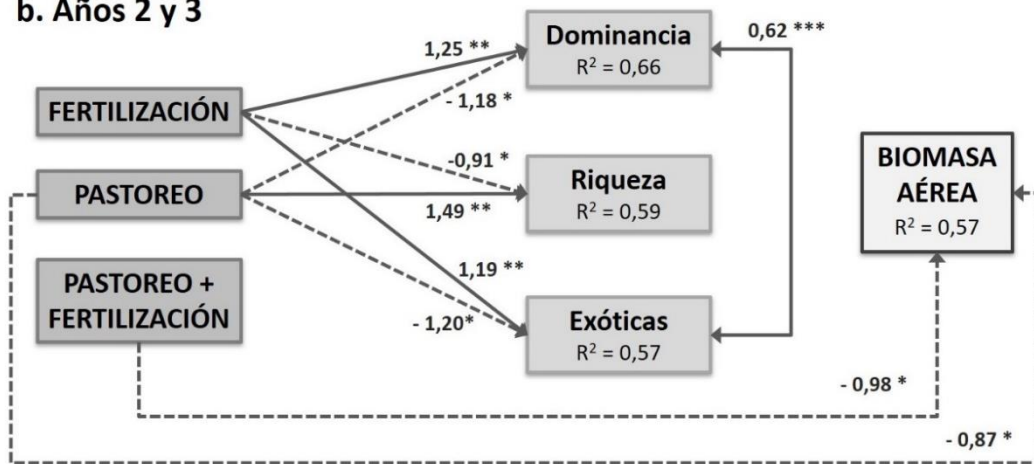
Los modelos de ecuaciones estructurales permitieron detectar cuál fue la relación entre los tratamientos, los cambios en la comunidad vegetal y la biomasa aérea a lo largo del tiempo (Fig. 3.5). Durante el primer año experimental no hubo efectos directos ni indirectos, mediados por la comunidad de plantas, de los tratamientos sobre la biomasa aérea (Fig. 3.5.a). Sin embargo, el pastoreo tuvo un efecto positivo sobre la riqueza de especies, y esta variable se correlacionó negativamente con la dominancia de especies y con la cobertura de plantas exóticas. Luego, durante el segundo y el tercer año experimental, el pastoreo y el pastoreo en conjunto con la fertilización redujeron la biomasa vegetal (Fig. 3.5.b). Asimismo, la fertilización dentro de las clausuras aumentó la dominancia y la cobertura de exóticas, que estuvieron positivamente correlacionadas entre sí, y redujo la riqueza de especies, mientras que el pastoreo tuvo el efecto contrario. Llamativamente, sólo en el último periodo la biomasa fue explicada por cambios en la comunidad vegetal. Al evaluar las respuestas durante el cuarto y el quinto año experimental se encontró que los tratamientos modificaron la biomasa aérea de manera indirecta, a través de la dominancia de especies (Fig. 3.5.c). La fertilización en las clausuras aumentó la cobertura de exóticas y la dominancia, y redujo la riqueza de especies. El pastoreo, con y sin agregado de fertilizante, tuvo el efecto opuesto a la fertilización. Además, la riqueza se correlacionó de manera negativa con la cobertura de exóticas y la dominancia, mientras que estas dos últimas variables estuvieron positivamente correlacionadas.

Por último, al analizar los cinco años en conjunto se encontró que los tratamientos modificaron de manera directa la biomasa aérea: la fertilización en el pastizal intacto de manera positiva y en el pastizal pastoreado, con y sin agregado de fertilizante, de manera negativa (Fig. 3.6). Las variables de la comunidad vegetal también se modificaron en respuesta a los tratamientos. Por un lado, la fertilización aumentó la dominancia y la cobertura de exóticas en ausencia de pastoreo y redujo la riqueza de especies. Por otro lado, el pastoreo sólo y en combinación con el agregado de nutrientes redujo la dominancia de especies, la cobertura de exóticas y aumentó la riqueza. Esta última variable estuvo negativamente correlacionada con la dominancia de especies y la cobertura de exóticas. Sin embargo, los cambios en la comunidad vegetal no estuvieron asociados con cambios en la biomasa.

a. Año 1



b. Años 2 y 3



c. Años 4 y 5

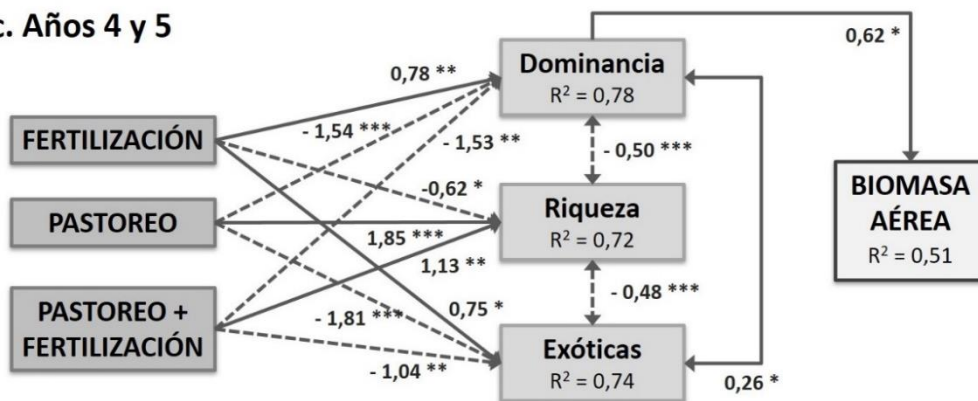


Figura 3-5. Modelo de ecuaciones estructurales de la relación entre los tratamientos (cajas color gris oscuro), la estructura de la comunidad vegetal (cajas color gris claro) y la biomasa aérea durante (a) el primero (2014), (b) el segundo y tercero (2015-2016) y (c) el cuarto y quinto (2017-2018) año experimental. El tratamiento “Clausura sin fertilizar” es utilizado como referencia. Las variables de la comunidad vegetal que quedaron incluidas en el modelo fueron la dominancia de especies (Berger-Parker), la riqueza de especies y la cobertura de plantas exóticas. Flechas con líneas llenas indican efectos positivos y con líneas punteadas efectos negativos. Las flechas en doble sentido indican correlación entre las variables. Los números asociados a las flechas son los coeficientes estandarizados. * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. Los valores de R² dentro de las cajas indican la proporción de la varianza explicada por el modelo de cada variable respuesta. Resultados de los modelos globales: (a) Fisher's C = 6,71; valor $P = 0,15$; g.l. (grados de libertad) = 4; (b) Fisher's C = 5,68; valor $P = 0,06$; g.l. = 2; (c) Fisher's C = 0,35; valor $P = 0,84$; g.l. = 2.

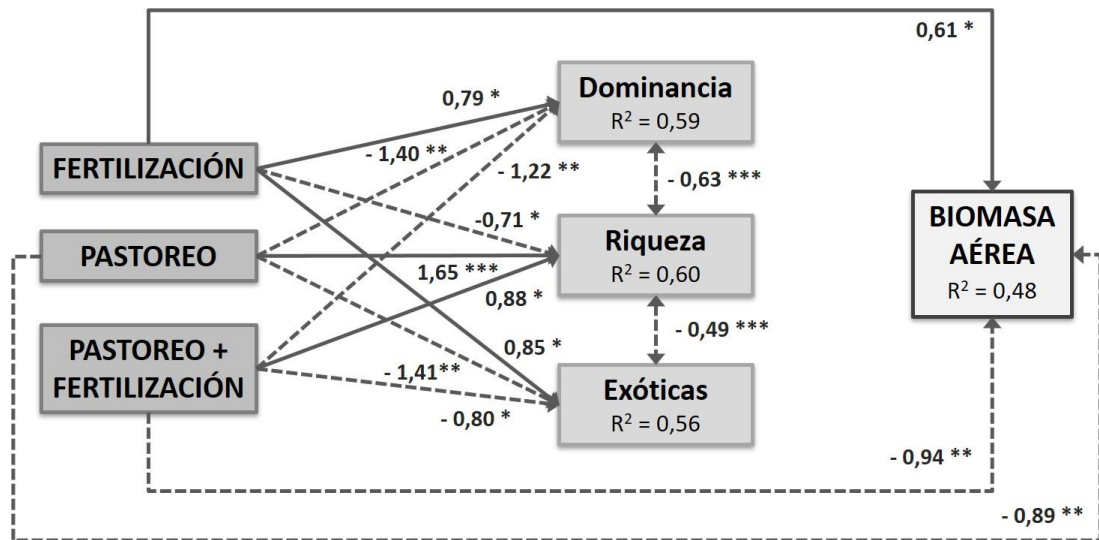


Figura 3-6. Modelo de ecuaciones estructurales de la relación entre los tratamientos (cajas color gris oscuro), las variables de la estructura de la comunidad vegetal (cajas color gris claro) y la biomasa aérea durante los cinco años experimentales (2014 a 2018). El tratamiento “Clausura sin fertilizar” es utilizado como referencia. Las variables de la comunidad vegetal que quedaron incluidas en el modelo fueron la dominancia de especies (Berger-Parker), la riqueza de especies y la cobertura de plantas exóticas. Flechas con líneas llenas indican efectos positivos y con líneas punteadas efectos negativos. Las dobles en doble sentido indican correlación entre las variables. Los números asociados a las flechas son los coeficientes estandarizados. * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. Los valores de R^2 dentro de las cajas indican la proporción de la varianza explicada por el modelo de cada variable respuesta. Modelo global: Fisher's C = 4,06; valor $P = 0,13$; g.l. = 2.

3.4. Discusión

En este estudio se evaluaron los cambios en la composición y abundancia relativa de plantas del pastizal, y su relación con la respuesta de la biomasa vegetal a la interacción entre el pastoreo por ganado doméstico y el aumento crónico en la disponibilidad de nutrientes. Los tratamientos modificaron la composición de especies y grupos funcionales de plantas (Cuadro 3.1, Figs. 3.2 y 3.3), la abundancia de especies exóticas, la riqueza, la diversidad y la dominancia del pastizal (Cuadro 3.2). Tanto la interacción entre el pastoreo doméstico y la adición de nutrientes como los atributos de la comunidad de plantas estuvieron relacionados con los cambios de la biomasa aérea. El mejor modelo para explicar la biomasa vegetal fue el que incluyó los tratamientos en conjunto con la dominancia y riqueza de especies, la cobertura de exóticas y la composición de grupos funcionales (menor AICc y mayor R^2 ; Cuadro 3.3). Particularmente, en los últimos años la respuesta de la biomasa a la interacción entre el pastoreo y los nutrientes estuvo asociada al incremento en la dominancia (Fig. 3.5). Por lo tanto, los cambios en la comunidad vegetal producto de la interacción entre el pastoreo doméstico y la adición crónica de nutrientes se asociaron a la respuesta de la biomasa aérea del pastizal.

Los atributos de la comunidad modulan el efecto de la herbivoría y la disponibilidad de nutrientes sobre la biomasa vegetal (Hunter y Price 1992, Polis 1999, Didham et al. 2005, Gruner et al. 2008). Los primeros modelos teóricos desarrollados consideran al nivel trófico de los productores como una unidad homogénea en la que las especies serían funcionalmente equivalentes ante aumentos en la disponibilidad de

nutrientes o en su respuesta al consumo por herbívoros (Hairston et al. 1960, Oksanen et al. 1981). Por lo tanto, los cambios en la abundancia de las especies de plantas, si es que ocurren, no alterarían el efecto de la interacción del pastoreo y la adición de nutrientes sobre la biomasa. Esto se observó durante los primeros tres años experimentales, en los que los cambios en la comunidad vegetal no modificaron la biomasa aérea, que sí disminuyó en respuesta al pastoreo (Fig. 3.5.b). Sin embargo, a más largo plazo los cambios en la comunidad, específicamente la dominancia de la gramínea perenne C3 *S. arundinaceae* (festuca alta, Figs. 3.2), se asoció a cambios en la biomasa vegetal (Fig. 3.5.c). De esta manera, los atributos de la comunidad vegetal se relacionaron con la respuesta de la biomasa del pastizal tanto al pastoreo como a la adición de nutrientes.

La fertilización generó efectos divergentes entre el pastizal no disturbado y el pastoreado. En las clausuras la fertilización intensificó la cobertura de las gramíneas perennes C3, particularmente de la especie exótica *S. arundinaceae* (Hipótesis 2; Figs. 3.2, 3.3.a-b), lo que aumentó la biomasa aérea (Fig. 3.4.a-b). Por el contrario, en el pastizal pastoreado, dominado por gramíneas perennes C4, la fertilización aumentó la cobertura de las gramíneas anuales C3 y leguminosas exóticas en detrimento de los otros grupos (Hipótesis 1 y 3; Figs. 3.2. y 3.3.c-d). Este cambio en la composición del pastizal pastoreado en respuesta a la fertilización redujo la biomasa aérea (Cuadro 3.3), a través de la intensificación del consumo por el ganado doméstico (Capítulo 2: Fig. 2.2). Sorprendentemente, hasta el momento, el efecto del pastoreo por grandes herbívoros y de la adición crónica de nutrientes sobre la relación entre la composición y la biomasa vegetal en pastizales fue estudiado por separado (pastoreo: Altesor et al. 2005, Bagchi et al. 2012, Eldridge et al. 2016, Li et al. 2017; fertilización: Avolio et al. 2014, La Pierre et al. 2016; pero ver Fariña et al. 2016 para un estudio similar en marismas). Por lo tanto, los resultados encontrados resultan novedosos y confirman que el pastoreo por grandes herbívoros y la adición de nutrientes interactúan al determinar la composición de especies y grupos funcionales del pastizal, lo que se relaciona con la biomasa aérea que se acumula en la comunidad vegetal (Hipótesis 4).

En las últimas dos décadas el pastizal sin ganado pasó de estar compuesto por una mezcla de gramíneas nativas C3 y C4 a estar dominado por la gramínea exótica C3 *S. arundinaceae* (Tognetti et al. *en preparación*). Esta especie forrajera perenne se caracteriza por su rusticidad, su plasticidad y por acumular mucha biomasa aérea (Petigrosso et al. 2019). De esta manera concentra el uso del espacio, de la luz incidente y de los nutrientes, lo que le confiere ventajas competitivas frente a las especies nativas que ven reducida su abundancia (Tognetti et al. *en preparación*). Este cambio en la composición de la comunidad puede explicar el contraste con lo reportado en un estudio previo que evaluó el efecto del ganado en el mismo pastizal (Rusch y Oesterheld 1997), aunque los mecanismos operando en ambos estudios serían similares. A diferencia de lo encontrado en el Capítulo 2 de esta Tesis (Fig. 2.2.a), Rusch y Oesterheld (1997) reportaron que la PPNA fue mayor en ausencia de ganado que en el pastizal pastoreado, lo que se explicó por la dominancia de gramíneas C4 en las clausuras al pastoreo. En cambio en el pastizal con ganado, más diverso, las dicotiledóneas exóticas invernales disminuyeron la disponibilidad de recursos para las gramíneas C4, más productivas (Rusch y Oesterheld 1997). Por lo tanto, en ambos estudios la identidad de las especies dominantes explicó más que la diversidad las diferencias observadas en el funcionamiento de la comunidad.

Los resultados también permiten inferir que los cambios en la composición de especies y grupos funcionales inducidos por la fertilización en el pastizal pastoreado promovieron la productividad y el consumo de biomasa por el ganado (Capítulo 2: Fig.

2.2; Apéndice B: Fig. B2). Bajo pastoreo la adición de nutrientes incrementó la abundancia de leguminosas (*L. glaber*) y gramíneas C3 anuales (*G. fragilis*), mayormente especies forrajeras introducidas que se naturalizaron en la Región Pampeana (Fernández Grecco 2001, Mendoza et al. 2016). Estas especies, al igual que *S. arundinaceae*, fueron seleccionadas como forrajeras por su capacidad para tolerar la herbivoría y por su rápido crecimiento ante la adición de nutrientes, lo que las vuelve invasoras agresivas en los sistemas ganaderos (Driscoll et al. 2014). Aunque era esperable que sean estas especies las que más respondan a la adición de nutrientes en el pastizal pastoreado (Hipótesis 3), lo encontrado plantea un problema de conservación, ya que el consumo por el ganado no limita su abundancia. La mayor cobertura de estas especies, aunque aumenta la oferta de forraje en el corto plazo, puede tener consecuencias negativas sobre el funcionamiento y la estabilidad del sistema a largo plazo si disminuyen la diversidad del pastizal (Tilman et al. 2014, Hautier et al. 2015).

La riqueza y la dominancia de especies también explicaron parte de los cambios de la biomasa vegetal en respuesta a la interacción entre el pastoreo doméstico y la adición crónica de nutrientes (Hipótesis 4). En primer lugar, la dominancia de especies fue mayor en el pastizal intacto y fertilizado (Cuadro 3.2) y se relacionó con incrementos en la biomasa aérea (Fig. 3.4.g, Cuadro 3.3). Esto indica que las especies que dominan en la comunidad, particularmente la gramínea exótica C3 *S. arundinaceae*, podrían determinar el aumento de la biomasa que se acumula en el sistema (Rusch y Oesterheld 1997, Grime 1998, Hillebrand et al. 2008, Smith et al. 2009, Lewandowska et al. 2016, Avolio et al. 2019). Algunos experimentos que analizaron de manera independiente el efecto del pastoreo y de los aumentos en los nutrientes del suelo encontraron que los cambios en la dominancia alteraron la riqueza (Koerner et al. 2018) y el funcionamiento (Rusch y Oesterheld, Isbell et al. 2013, Avolio et al. 2014) de las comunidades vegetales. Sin embargo, hasta el momento no se había demostrado que los cambios en la dominancia de especies en respuesta a la interacción entre pastoreo y nutrientes podrían determinar la biomasa aérea de los pastizales.

En segundo lugar, la riqueza, pero no la diversidad de especies, estuvo negativamente asociada con la biomasa vegetal (Fig. 3.4.e). Contrariamente, los estudios que manipulan el número de especies en comunidades ensambladas muestran que la riqueza de especies incrementa la productividad vegetal y, por lo tanto, la biomasa aérea de la comunidad (Tilman et al. 2014). Otros estudios realizados en pastizales del Río de la Plata evaluaron el impacto del pastoreo sobre la relación entre la productividad vegetal y la riqueza de especies (Rusch y Oesterheld 1997, Altesor et al. 2005). Sin embargo, además de que llegaron a resultados contradictorios, no consideraron el efecto de la disponibilidad de nutrientes. La relación negativa encontrada en este estudio podría deberse a que la mayor producción de biomasa en el pastizal pastoreado, con mayor riqueza (Cuadro 3.2), está siendo consumida por el ganado (Capítulo 2: Fig. 2.2). A su vez, la fertilización (Harpole et al. 2016, DeMalach et al. 2017) y la baja disponibilidad de luz en las clausuras (Capítulo 2: Fig. 2.3; Hautier et al. 2009, Borer et al. 2014) reducen la riqueza de especies (Cuadro 3.2). Entonces podría suponerse que en sistemas con grandes herbívoros domésticos la relación entre la riqueza de especies y la acumulación de biomasa aérea sería negativa, lo que se reforzaría con la adición crónica de nutrientes.

Por último, la duración de los estudios resulta fundamental para encontrar cambios en la comunidad vegetal que se trasladen a la biomasa aérea (Smith et al. 2009, Lepš 2014, Melts et al. 2018). Separar la respuesta de la biomasa aérea y de la comunidad a los tratamientos en distintos períodos de tiempo permitió dilucidar la secuencia de cambios (Cuadro 3.3, Fig. 3.5). Durante los primeros años experimentales se modificaron la

biomasa vegetal, la riqueza y dominancia de especies y la abundancia de plantas exóticas en respuesta al pastoreo y la fertilización, pero las variables de la comunidad y la biomasa aérea no estuvieron relacionadas entre sí (Fig. 3.5.a-b). Recién durante el cuarto y quinto año experimental el aumento en la dominancia en respuesta a los tratamientos incrementó la biomasa vegetal (Fig. 3.5.c), lo que coincide con la mayor abundancia de gramíneas perennes C3, particularmente de *S. arundinaceae* (Figs. 3.2 y 3.3). Sin embargo, al agrupar los cinco años experimentales no se observó esta relación entre la composición y la biomasa aérea de la comunidad, sino que el pastoreo y la adición de nutrientes los modificaron de manera independiente (Fig. 3.6).

Tanto los modelos como las ecuaciones estructurales incluyeron relaciones que no son totalmente independientes ya que las variables de la comunidad vegetal no fueron directamente manipuladas, sino que fueron consecuencia de la interacción entre el pastoreo doméstico y la adición de nutrientes. Por lo tanto, las relaciones de causa-efecto entre los atributos de la comunidad y la biomasa vegetal podrían estar invertidas. Podría haber sucedido que el pastoreo y la fertilización hayan modificado de manera directa la biomasa acumulada en la comunidad. Estos cambios en la biomasa podrían haber alterado los contextos competitivos para las especies de plantas (Gough y Grace 1998, Grace et al. 2016), con consecuencias en la dominancia y en la riqueza que se expresaron luego de unos años. Sin embargo, otros estudios que sólo manipularon la fertilidad del suelo también encontraron que la respuesta de la biomasa se intensificó en el tiempo por los cambios en la composición y riqueza de las especies (Isbell et al. 2013, La Pierre y Smith 2015). Hasta el momento esto no se había observado como respuesta a la interacción entre el pastoreo doméstico y la adición crónica de nutrientes. Por lo tanto, los resultados sugieren que la interacción entre ambos controles podría tener impactos negativos en el funcionamiento de ecosistemas que aún no son evidentes.

3.5. Conclusiones

En este estudio se profundizó en los mecanismos que regulan la respuesta de la biomasa aérea a la interacción entre el pastoreo doméstico y la adición crónica de nutrientes. La herbivoría por ganado doméstico y la fertilización modificaron la composición y la abundancia relativa de las especies y grupos funcionales de plantas de la comunidad. A su vez, estos cambios en la comunidad modificaron la respuesta de la biomasa aérea, que se incrementó principalmente con la dominancia de especies en los últimos años. Estos resultados adquieren especial relevancia en el contexto actual de intensificación de la carga de herbívoros domésticos (Oesterheld et al. 1992, Thornton 2010, Bar-On et al. 2018) y de la entrada de nutrientes en los ecosistemas (Vitousek et al. 1997, Smil 2000, Galloway et al. 2008). Asimismo, entre las consecuencias del cambio global se incluye la pérdida de biodiversidad y su homogeneización espacial (Dornelas et al. 2014, Gonzalez et al. 2016), lo que en parte está explicado por la expansión de especies exóticas invasoras (Murphy y Romanuk 2014, Bellard et al. 2016). Por estos motivos, comprender de qué manera el pastoreo doméstico y la adición crónica de nutrientes modifican la comunidad vegetal, cómo estos cambios tienen consecuencias sobre la biomasa que se acumula en el sistema y cómo esa respuesta cambia en el tiempo tiene implicancias directas sobre el manejo y la conservación de los pastizales.

4. CAPÍTULO 4 – El pastoreo doméstico y los cambios en la dominancia de las especies de plantas promueven la estabilidad del pastizal

4.1. Introducción

Los cambios en los ecosistemas producto de las actividades humanas, además de modificar el funcionamiento (Capítulo 2) y la estructura (Capítulo 3) de la vegetación, también pueden alterar su estabilidad temporal (Hautier et al. 2015). Los pastizales templados se encuentran entre los ecosistemas más alterados en el planeta debido a que concentran las principales áreas de agricultura y ganadería a nivel global (Sanderson et al. 2002, Hoekstra et al. 2005). Estos ecosistemas sufrieron el reemplazo de herbívoros silvestres por altas cargas de ganado doméstico (Oesterheld et al. 1992, Bar-On et al. 2018). Además aumentaron de manera crónica sus niveles de nutrientes, como N y P, debido a la contaminación atmosférica y el uso de fertilizantes (Smil 2000, Galloway et al. 2008). La estabilidad se refiere a la capacidad de permanecer en un mismo estado a través del tiempo (e.g. baja variabilidad interanual) en respuesta a las fluctuaciones naturales del ambiente y a perturbaciones de variado origen (McCann 2000). Específicamente, estudiar la estabilidad funcional de las comunidades de los pastizales bajo uso ganadero va a permitir predecir la respuesta a la interacción entre la intensificación de la carga de herbívoros domésticos, las alteraciones crónicas en los niveles de nutrientes y las condiciones meteorológicas que varían a lo largo del tiempo.

Distintos mecanismos pueden regular la estabilidad temporal del funcionamiento de las comunidades (Loreau 2010, Tilman et al. 2014). La estabilidad (E) estimada como la inversa del coeficiente de variación temporal ($E=1/CV = \mu/\sigma$) aumenta con los incrementos en la media, las disminuciones en el desvío estándar, o una combinación de ambas (Loreau 2010). Además, como la diversidad tiene una la relación positiva en el funcionamiento de los ecosistemas al promover la media de la productividad primaria (Tilman et al. 2014), se espera que la diversidad de especies tenga un efecto positivo sobre la estabilidad de la productividad vegetal (Lehman y Tilman 2000, Tilman et al. 2014, Hautier et al. 2015). Este efecto no dependería solamente del número de especies que componen la comunidad, sino también de su identidad funcional y de la asincronía (i.e. falta de coincidencia en el tiempo) de sus abundancias (Tilman y Downing 1994, Wilcox et al. 2017). Por un lado, en las comunidades más diversas aumenta la probabilidad de que las respuestas de las especies a los cambios ambientales sean opuestas y, de esta manera, se compensen entre sí ('Hipótesis del seguro'; McCann 2000, Loreau 2010, Brown et al. 2016). Por otro lado, si las especies responden de manera idiosincrática a las variaciones en el ambiente, a mayor diversidad la estabilidad de la comunidad va a aumentar porque aumenta el promedio estadístico de las fluctuaciones de las distintas especies ('Efecto portfolio'; McGrady-Steed et al. 1997, Worm y Duffy 2003, Tilman et al. 2006, Loreau 2010, Schindler et al. 2015). Debido a estos mecanismos, se espera que las comunidades más diversas sean más estables en su funcionamiento que las de menor diversidad.

Otro mecanismo que afecta la estabilidad de las comunidades son los cambios en la dominancia de especies (Hillebrand et al. 2008). La dominancia podría aumentar la productividad (Efecto de muestreo; Capítulo 3, Hooper y Vitousek 1997, Avolio et al. 2019) y, al mismo tiempo, la variabilidad temporal ante las fluctuaciones ambientales, lo que tendría efectos positivos o negativos sobre la estabilidad de la comunidad, respectivamente. La evidencia sobre el efecto de la dominancia en la estabilidad es contradictoria, probablemente debido a al efecto opuesto en la media y desvío, con estudios que reportan aumentos en la estabilidad (Polley et al. 2007, Grman et al. 2010, Sasaki y Lauenroth 2011) y otros disminuciones (Zelikova et al. 2014). Además, el efecto de la dominancia sobre la estabilidad también estaría regulado por la identidad funcional de las especies que son abundantes en la comunidad a lo largo del tiempo. El reemplazo

temporal de la dominancia entre especies de grupos funcionales complementarios aumentaría la estabilidad de la comunidad, lo que no ocurriría si el reemplazo ocurre entre especies que pertenecen al mismo grupo funcional (Allan et al. 2011, Liu et al. 2018). De esta manera, la diversidad y la asincronía, no sólo de especies sino también de grupos funcionales, promoverían la estabilidad del funcionamiento de la comunidad.

Por último, los disturbios y las prácticas de manejo agropecuario también afectan la estabilidad de las comunidades (Hautier et al. 2015). Los aumentos en la disponibilidad de nutrientes reducen la diversidad (Harpole et al. 2016, Hodapp et al. 2018) y la asincronía temporal entre las especies (Liu et al. 2019), lo que disminuye la estabilidad del funcionamiento de las comunidades (Hautier et al. 2014, Zhang et al. 2016b). Sin embargo, el incremento de la productividad en ambientes con mayor disponibilidad de recursos (Fay et al. 2015) podría promover su estabilidad si el aumento en la media es más que proporcional al aumento en su varianza temporal (Loreau 2010). El pastoreo, por otro lado, puede modificar la relación entre la estructura, el funcionamiento y la estabilidad temporal de la comunidad (Worm y Duffy 2003). Los herbívoros pueden promover la estabilidad temporal al reducir la dominancia y aumentar la diversidad de especies y grupos funcionales de plantas (Milchunas y Lauenroth 1993, Beck et al. 2015, Mortensen et al. 2018, Koerner et al. 2018). A su vez, la diversidad aumentaría la productividad vegetal (Tilman et al. 2014) y, de esta manera, su estabilidad en el tiempo.

Sin embargo, y pese a su importancia para el manejo y la conservación, no se conocen los impactos sobre la estabilidad del funcionamiento de las comunidades de pastizal de la interacción entre el pastoreo doméstico y la adición crónica de nutrientes. Debido a sus efectos contrapuestos sobre la diversidad, la dominancia y la asincronía de especies (Hautier et al. 2014, Harpole et al. 2016, Koerner et al. 2018), es incierto cuál va a ser el efecto de la interacción entre el pastoreo y la adición de nutrientes sobre la estabilidad de la productividad vegetal. Se realizaron algunas aproximaciones experimentales a esta pregunta, pero el pastoreo se simuló a través de cortes y remoción mecánica (no selectiva) de biomasa (Yang et al. 2012, Zhang et al. 2017) y no con presencia de herbívoros, aunque se conoce que los efectos entre ambos disturbios sobre las comunidades vegetales pueden diferir (Socher et al. 2012, Tälle et al. 2016). Entender de qué manera se modifica la estabilidad de las comunidades puede ayudar a anticipar las consecuencias a largo plazo de las actividades antrópicas en los pastizales.

Los objetivos de este estudio son: (1) evaluar el efecto de la interacción entre el pastoreo doméstico y el aumento crónico de nutrientes en la estabilidad temporal de la productividad del pastizal y (2) analizar los mecanismos involucrados en la estabilidad de la productividad. Las hipótesis asociadas a estos objetivos son:

Hipótesis 1: El pastoreo, al promover la diversidad, aumenta la estabilidad temporal de la PPNA a través de los aumentos en la asincronía de las abundancias de las especies y grupos funcionales de plantas.

Hipótesis 2: La mayor PPNA por el aumento de nutrientes no compensa los efectos negativos en la estabilidad de la mayor dominancia y la reducción de asincronía entre las especies y grupos funcionales de plantas.

Hipótesis 3: El pastoreo compensa los efectos negativos del aumento crónico de nutrientes sobre la estabilidad temporal de la PPNA, ya que reduce la pérdida de la asincronía y diversidad producto de la mayor disponibilidad de nutrientes.

A partir de estas hipótesis se predice que:

- a. La estabilidad temporal de la PPNA será mayor en el pastizal bajo pastoreo doméstico que en ausencia de ganado. Estos aumentos en la estabilidad de la PPNA estarán explicados por los incrementos en la diversidad y en la asincronía y por la disminución en la dominancia de especies y grupos funcionales de plantas del pastizal.
- b. La fertilización disminuirá la estabilidad temporal de la PPNA en el pastizal sin pastoreo, pero no se verá esta respuesta al agregado de nutrientes en el pastizal pastoreado.

4.2. Metodología

4.2.1. Descripción del experimento

Las hipótesis fueron evaluadas en el marco del experimento descrito en el Capítulo 2. Desde el 2013 se manipuló la presencia de ganado vacuno y la fertilización con NPK en un diseño factorial en parcelas divididas ($n = 6$ bloques). Para cumplir los objetivos de este estudio se utilizaron los últimos tres años de datos experimentales, desde la cosecha realizada en el 2016 (al cabo del tercer año del agregado de fertilizante) al 2018. De esta manera, se evaluó la estabilidad de la comunidad vegetal luego de los cambios transitorios producto de los primeros años de fertilización y clausura al ganado. Las condiciones climáticas durante el experimento fueron variables, con años en los que la precipitación fue similar al promedio histórico y años en los que la precipitación se ubicó por encima o debajo del mismo (Apéndice C: Fig. C1).

4.2.2. Variables de respuesta y estimación de la estabilidad

Se estimó la productividad primaria neta aérea (PPNA) durante la estación de crecimiento de los últimos 3 años de experimento, entre el 2016 y 2018, en todos los tratamientos a través de cosechas sucesivas de biomasa (descrito en el Capítulo 2) y la cobertura aérea de las especies de plantas con censos en parcelas permanentes (descrito en el Capítulo 3). A partir del valor máximo por especie en primavera o verano, se calculó para cada estación de crecimiento del período 2014-2018 la diversidad (e^H) y la dominancia (Berger-Parker) de especies y de los distintos grupos funcionales de plantas del pastizal (gramíneas perennes C4, gramíneas perennes C3, gramíneas anuales C3, otras monocotiledóneas, otras dicotiledóneas y leguminosas; ver Capítulo 3) y la cobertura relativa de *Schedonorus arundinaceae* (festuca alta).

La estabilidad temporal de las variables se calculó como $E = \mu / \sigma$, siendo μ el promedio de los años para cada unidad experimental y σ su desvío estándar temporal (Tilman et al. 2006). Por último, se estimó la asincronía de la cobertura de las especies y grupos funcionales del pastizal entre años a partir de la siguiente fórmula desarrollada por Loreau y de Mazancourt (2008): $Asincronía = 1 - \frac{\sigma^2}{(\sum_{i=1}^S \sigma_i)^2}$, siendo σ^2 la varianza temporal de la cobertura de cada unidad experimental, σ_i el desvío estándar temporal de la especie o grupo funcional “i” en cada unidad experimental, y “S” el número de especies o grupos funcionales, según corresponda, a lo largo de los años. Este índice puede tomar valores entre cero (perfecta sincronía o correspondencia temporal entre las especies o grupos funcionales de plantas) y uno (perfecta asincronía, las especies o grupos

funcionales responden a las variaciones ambientales de manera independiente en el tiempo).

4.2.3. Análisis estadísticos

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software R (versión 3.5.3, R Core Team 2018). En todos los modelos realizados se evaluó el cumplimiento de los supuestos de homogeneidad de varianzas y normalidad de distribución de los residuales. Para evaluar la interacción entre el pastoreo doméstico y el aumento crónico en el aporte de nutrientes en la estabilidad temporal de la productividad del pastizal (Objetivo 1) se analizó la estabilidad de la PPNA (2016-2018), su media y su desvío estándar temporal con modelos de efectos mixtos (Zuur et al. 2009). Los efectos fijos fueron el pastoreo, la fertilización y su interacción. La estructura aleatoria incluyó a los bloques (n=6), con las parcelas principales anidadas para representar el diseño experimental en parcelas divididas (función *lme*, paquete 'nlme'; Pinheiro et al. 2017). Se utilizó la transformación $\log(X)$ para la estabilidad y el desvío estándar temporal de la PPNA, y se modeló la heterogeneidad de varianzas para la media de la PPNA (función *varIdent*; Pinheiro et al. 2017). Para evaluar de qué manera se modificó la relación entre la media y el desvío estándar temporal de la PPNA en respuesta al ganado doméstico se realizaron regresiones de tipo II (Legendre y Legendre 1998) entre estas dos variables aleatorias (ambas con la transformación $\log(X)$) para las parcelas del pastizal clausurado y del pastoreado utilizando la función *lmodel2* del paquete 'lmodel2' (Legendre y Oksanen 2018).

Luego, para evaluar los mecanismos que estarían regulando la estabilidad de la PPNA (Objetivo 2), se analizó la relación entre esta variable con distintos atributos de la comunidad vegetal mediante regresiones lineales simples. En particular, se analizó la estabilidad temporal de la PPNA en función de la media (2016-2018) de la diversidad, la dominancia y la asincronía de especies y grupos funcionales del pastizal y la cobertura de *S. arundinaceae*. Se evaluó el ajuste lineal a través de la exploración de los residuales (Crawley 2013). Se agregó un término cuadrático al modelo de la dominancia de especies ya que se observó una reducción mayor a dos unidades en el AICc (criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas) en comparación con su modelo lineal (Zuur et al. 2009). La estructura aleatoria de los modelos incluyó los bloques (n=6) con las parcelas principales anidadas (función *lme*, paquete 'nlme'; Pinheiro et al. 2017). Se utilizó la transformación $\log(X)$ para la estabilidad de la PPNA en todos los modelos.

Con el fin de evaluar la importancia relativa de cada una de las variables descriptas sobre la estabilidad en la PPNA, se realizó un modelo incluyendo la diversidad, la dominancia y la asincronía de especies y grupos funcionales de plantas como predictoras de la estabilidad de la PPNA. Se estandarizaron las variables predictoras y se realizó una selección multi-modelo utilizando la función *dredge* (paquete 'MuMIn'; Barton 2019). A partir de los modelos generados por la función *dredge* se seleccionaron aquellos con menor AICc. Se evaluó la multicolinealidad de las variables incluidas en estos modelos calculando el VIF ('factor de inflación de la varianza', por su sigla en inglés) y se removieron variables hasta que todas las variables incluidas tuvieron un valor de VIF menor a cuatro (Zuur et al. 2010). Aquí también se utilizó la transformación $\log(X)$ para la estabilidad de la PPNA y la estructura aleatoria del modelo consistió en los bloques (n=6) con las parcelas principales anidadas (función *lme*, paquete 'nlme'; Pinheiro et al. 2017).

También se evaluó de qué manera el pastoreo doméstico y la adición crónica de nutrientes modifican la asincronía temporal de las abundancias de las especies y los

grupos funcionales de plantas del pastizal y la abundancia de *S. arundinaceae*. Se analizó la asincronía de especies y de grupos funcionales de plantas del pastizal y la cobertura de *S. arundinaceae*, calculadas con los datos de cobertura del 2016 al 2018, en respuesta al pastoreo y la fertilización. Se realizaron modelos de efectos mixtos en los que los efectos fijos fueron el pastoreo, la fertilización y su interacción, y la estructura aleatoria los bloques ($n=6$) con las parcelas principales anidadas (función *lme*, paquete ‘nlme’; Pinheiro et al. 2017). En los tres modelos se modeló la heterogeneidad de varianzas (función *varIdent*; Pinheiro et al. 2017) y se utilizó la transformación $\log(1+X)$ para la cobertura de *S. arundinaceae*. Por último, para determinar la relación lineal entre la dominancia de especies y la cobertura de *S. arundinaceae*, se analizó la correlación entre estas dos variables con el coeficiente de correlación de Pearson (función *cor*, paquete ‘corrplot’; Wei et al. 2017).

4.3. Resultados

La estabilidad de la PPNA fue 188% mayor, en promedio, en el pastizal pastoreado que en ausencia de ganado doméstico (Fig. 4.1). Este efecto estuvo más explicado por cambios en el desvío estándar temporal que en la media de la PPNA, ya que el desvío estándar de la PPNA tendió a ser menor en presencia del ganado doméstico (Fig. 4.2.a), pero la media de la PPNA no se modificó por el pastoreo o la adición de nutrientes ($P > 0,05$; Fig. 4.2.b). A su vez, el desvío estándar y la media de la PPNA estuvieron positivamente asociados y siguieron la relación 1:1 en las parcelas de clausura (Fig. 4.3). En cambio, en las parcelas de pastoreo no hubo una relación significativa y los puntos se ubicaron por debajo de la línea 1:1, por lo que la media de la PPNA aumentó proporcionalmente más que su desvío estándar temporal (Fig. 4.3).

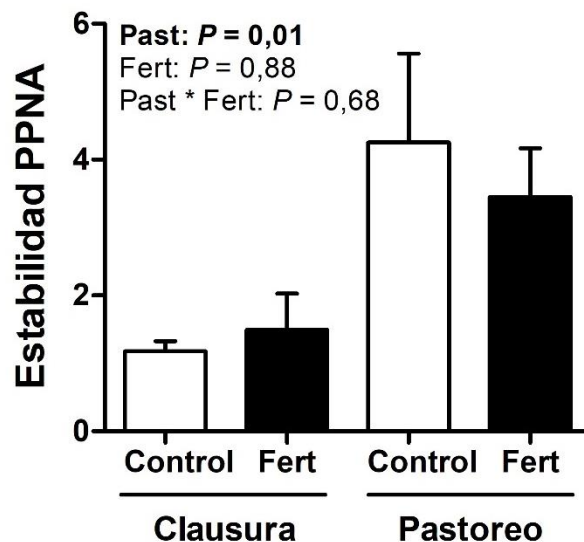


Figura 4-1. Estabilidad temporal de la PPNA en función del pastoreo (Past) y la fertilización (Fert). “Control” hace referencia al tratamiento sin agregado de fertilizante, tanto en la clausura como en el pastizal pastoreado. Los cálculos se hicieron utilizando los valores de la media y desvío estándar por parcela del 2016 al 2018 para la PPNA ($\text{g m}^{-2} \text{ec}^{-1}$). Las barras indican los promedios \pm error estándar por tratamiento; $n=6$. En negrita se indican los valores $P < 0,05$.

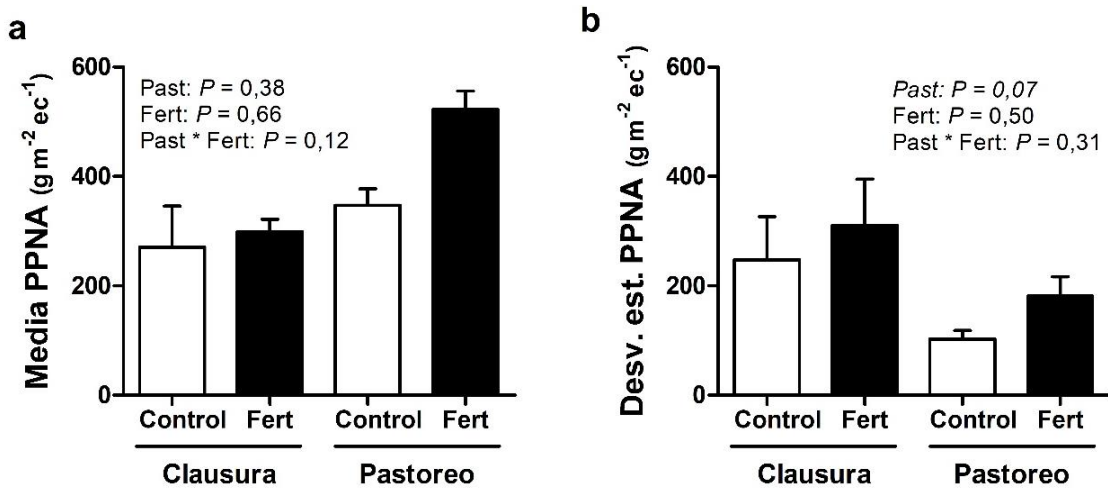


Figura 4-2. (a) Media y (b) desvío estándar temporal de la PPNA durante la estación de crecimiento ($\text{g m}^{-2} \text{ec}^{-1}$) en respuesta al pastoreo (Past) y la fertilización (Fert). “Control” hace referencia al tratamiento sin agregado de fertilizante, tanto en la clausura como en el pastizal pastoreado. Las barras indican los promedios \pm error estándar por tratamientos; $n=6$. Para los cálculos se utilizaron los valores de PPNA del 2016 al 2018. En negrita se indican los valores $P < 0,05$.

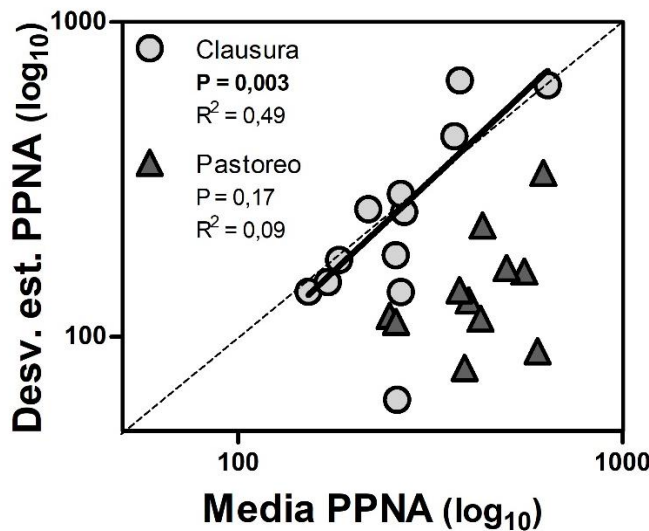


Figura 4-3. Relación entre el \log_{10} de la media y el desvío estándar de la PPNA ($\text{g m}^{-2} \text{ec}^{-1}$) en las parcelas de clausura (círculos gris claro) y de pastoreo (triángulos gris oscuro). Los puntos indican el promedio por parcela; $n=6$. Para los cálculos se utilizaron los valores de PPNA durante la estación de crecimiento del 2016 al 2018. En negrita se indican los valores $P < 0,05$ de la regresión de tipo II y la línea llena indica el ajuste de la regresión para las parcelas de clausura. La línea punteada indica la relación 1:1.

La estabilidad de la PPNA se asoció con los cambios en algunos de los atributos de la comunidad vegetal (Fig. 4.4). En primer lugar, la PPNA aumentó su estabilidad con los incrementos en la diversidad tanto de especies (Fig. 4.4.a) como de grupos funcionales de plantas del pastizal (Fig. 4.4.b). En segundo lugar, la estabilidad de la PPNA fue mayor a niveles bajos de dominancia de especies, disminuyó a niveles intermedios y volvió a aumentar en las comunidades muy dominadas (Fig. 4.4.c), mientras que la PPNA fue menos estable en las comunidades donde la dominancia de grupos funcionales fue alta (Fig. 4.4.d).

En tercer lugar, los cambios en la asincronía temporal de especies y de grupos funcionales de plantas no modificaron la estabilidad de la PPNA del pastizal (Fig. 4.4.e-f). La asincronía de especies y grupos funcionales del pastizal difirió en respuesta al pastoreo y la adición de nutrientes (Fig. 4.5). La asincronía de especies fue mayor en el pastizal pastoreado sin agregado de fertilizantes y se redujo un 54% en el pastizal clausurado a los herbívoros domésticos bajo fertilización, mientras que presentó valores intermedios en las otras dos situaciones (Fig. 4.5.a). El pastoreo doméstico duplicó la asincronía de grupos funcionales de plantas en relación con el pastizal sin ganado (Fig. 4.5.b). Por el contrario, la adición de nutrientes redujo 32% la asincronía de grupos funcionales en comparación con el pastizal sin fertilizar (Fig. 4.5.b).

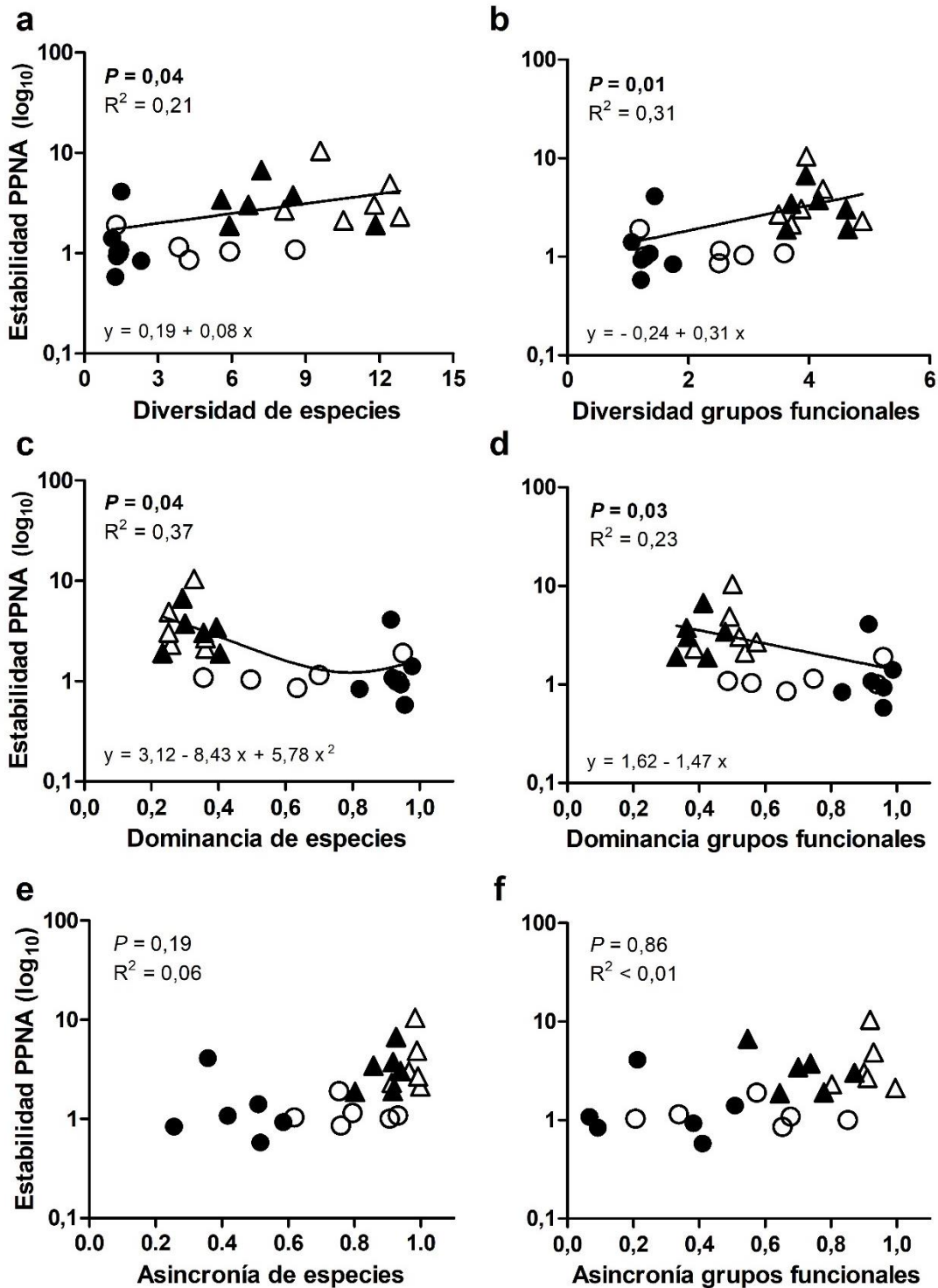


Figura 4-4. Estabilidad de la PPNA (\log_{10}) en función de la diversidad (e^H) de (a) especies y (b) grupos funcionales, la dominancia (Berger-Parker) de (c) especies y (d) grupos funcionales y la asincronía de (e) especies y (f) grupos funcionales de plantas del pastizal. Los círculos representan las clausuras y los triángulos el pastoreo, en color negro el tratamiento de fertilización y en blanco sin fertilizar. Los puntos indican el promedio por parcela del 2016 al 2018 (tres años); $n=6$. En cada panel se indican el valor P (en negrita si $P < 0,05$) y el R^2 correspondiente. Cuando $P < 0,05$ se muestran las líneas de ajuste y las ecuaciones de los modelos.

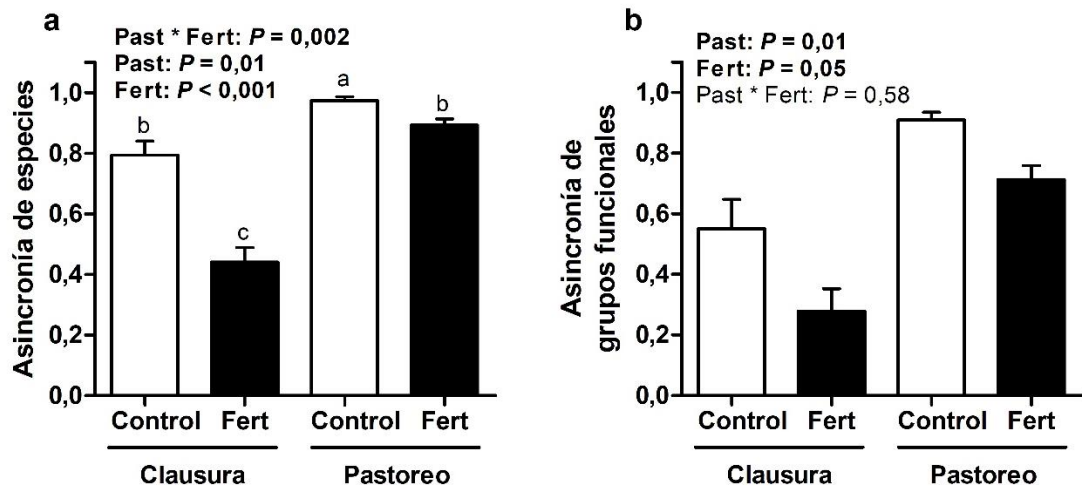


Figura 4-5. Asincronía de (a) las especies y (b) los grupos funcionales de plantas del pastizal. “Control” hace referencia al tratamiento sin agregado de fertilizante, tanto en la clausura como en el pastizal pastoreado. Las barras indican los promedios \pm error estándar por tratamientos; $n=6$. Para los cálculos se utilizaron los datos del 2016 al 2018 (tres años). En negrita se indican los valores $P < 0,05$. Cuando la interacción Pastoreo * Fertilización es estadísticamente significativa ($P < 0,05$), se utilizan letras distintas para indicar las diferencias entre tratamientos.

Luego de realizar la selección multi-modelo con todas las combinaciones de variables de la comunidad vegetal se encontró que varias combinaciones de variables explicaron igualmente bien la estabilidad de la PPNA (AICc menor a dos unidades entre ellos y modelos con peso equivalente; Apéndice C: Cuadro C1). Sin embargo, el modelo más parsimonioso ($VIF < 2$) fue aquel que incluyó solamente la dominancia de especies (*idem* Fig. 4.4.c).

Por último, el incremento en la abundancia de *S. arundinaceae* disminuyó la estabilidad temporal de la PPNA (Fig. 4.6.a). La cobertura de *S. arundinaceae* aumentó en promedio 1127% en ausencia de ganado y 41% en respuesta a la adición de nutrientes (Fig. 4.6.b). La dominancia de especies y la cobertura de *S. arundinaceae* estuvieron positivamente correlacionadas, con un coeficiente de correlación de Pearson cercano a 1 (Pearson = 0,98; $P < 0,001$).

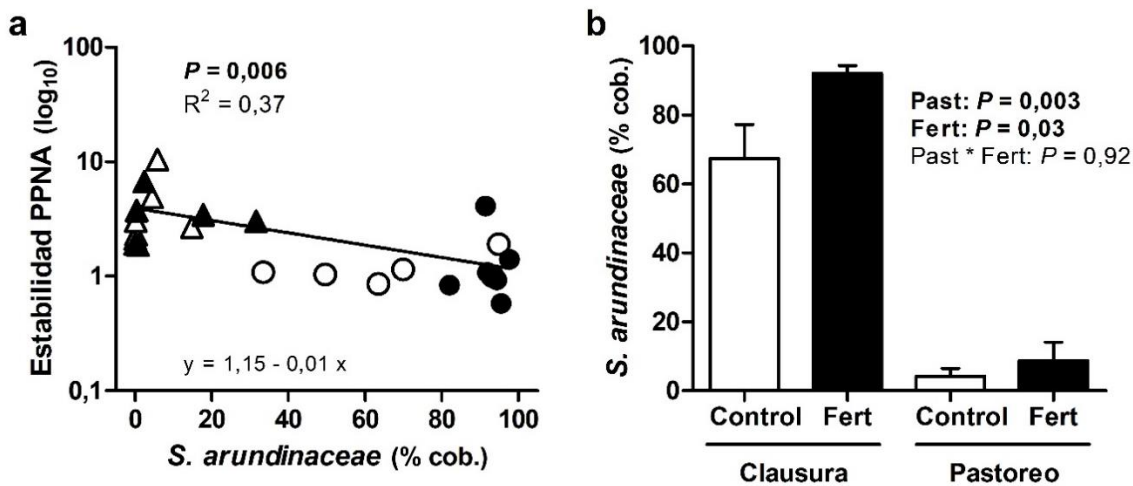


Figura 4-6. (a) Estabilidad de la PPNA (\log_{10}) en función de la cobertura relativa de *S. arundinaceae* (%) y (b) cobertura relativa de *S. arundinaceae* (%) en función de los tratamientos. Los círculos representan las clausuras y los triángulos el pastoreo, en color negro el tratamiento de fertilización y en blanco sin fertilizar. “Control” hace referencia al tratamiento sin agregado de fertilizante, tanto en la clausura como en el pastizal pastoreado. Los puntos indican el promedio por parcela del 2016 al 2018 (tres años) y las barras indican los promedios \pm error estándar por tratamientos; $n=6$. Se indican los valores P (en negrita si $P < 0,05$) y en (a) el R^2 , la línea de ajuste y la ecuación del modelo.

4.4. Discusión

En este estudio se evaluó el impacto de la interacción entre el pastoreo doméstico y la adición crónica de nutrientes sobre la estabilidad de la productividad primaria neta y los mecanismos involucrados en su respuesta. El pastoreo doméstico aumentó la estabilidad de la PPNA del pastizal a través de disminuciones en el desvío estándar temporal de la PPNA y no por aumentos en su media (Fig. 4.1, 4.2, 4.3). La diversidad de especies y de grupos funcionales de plantas, que aumentaron en respuesta al pastoreo (Capítulo 3), promovieron la estabilidad de la PPNA (Fig. 4.4.a-b). A su vez, la estabilidad de la PPNA mostró un patrón particular en respuesta a la dominancia de especies del pastizal: fue mayor a niveles bajos de dominancia y volvió a aumentar cuando las comunidades de plantas se encontraron muy dominadas (Fig. 4.4.c). Por último, tanto la dominancia de grupos funcionales de plantas como la abundancia de *S. arundinaceae* disminuyeron la estabilidad de la PPNA (Figs. 4.4.d y 4.6.a). Por lo tanto, el pastoreo doméstico y la adición de nutrientes, a través de los cambios que generan en la diversidad y la dominancia de especies y grupos funcionales de plantas (Capítulo 3) y en la abundancia de *S. arundinaceae* (Fig. 4.6.b), están alterando la estabilidad del funcionamiento del pastizal.

La PPNA, una variable funcional de la comunidad vegetal, fue menos estable en el pastizal sin ganado doméstico que en el pastizal pastoreado, lo que apoya la primera hipótesis (Fig. 4.1). Sin embargo, y a pesar de lo esperado a partir de la segunda y tercera hipótesis, la adición crónica de nutrientes no modificó la estabilidad temporal de la PPNA ni en presencia como en ausencia de herbívoros domésticos. La disminución en el desvío estándar temporal en relación con la media de la PPNA en respuesta al pastoreo explicó el aumento en la estabilidad, mientras que la adición de nutrientes no modificó esta relación (Fig. 4.2, Fig. 4.3; Polley et al. 2007, Loreau 2010). La disminución de la

estabilidad del funcionamiento de la comunidad en otros experimentos dependió de la dosis de fertilizante aplicado (Hautier et al. 2015, Niu et al. 2018). Los resultados del Capítulo 2 sugieren que en el pastizal sin ganado la comunidad vegetal se encuentra limitada por la disponibilidad de luz y no de nutrientes. Por lo que, a diferencia de otros estudios (Hautier et al. 2014, Zhang et al. 2016b, Liu et al. 2019, Song et al. 2019), la dosis de fertilización utilizada podría no ser suficiente para alterar la estabilidad de este pastizal. Además, aunque en algunos sistemas los disturbios no selectivos modificaron el efecto de la fertilización sobre la estabilidad (Zhang et al. 2017), el pastoreo doméstico aumentó la estabilidad independientemente de la adición de nutrientes.

La dominancia de especies fue la variable de la comunidad vegetal que mejor explicó los cambios en la estabilidad del funcionamiento del pastizal. La estabilidad de la PPNA fue máxima a baja dominancia de especies, disminuyó un orden de magnitud a niveles intermedios y volvió a aumentar en las comunidades muy dominadas (Fig. 4.4.c). Estos resultados reconcilian la evidencia contradictoria sobre el impacto positivo (Polley et al. 2007, Grman et al. 2010, Sasaki y Lauenroth 2011, Zhang et al. 2016a) y negativo (Zelikova et al. 2014) de la dominancia en la estabilidad de la comunidad. Varios mecanismos estarían involucrados simultáneamente en mantener la estabilidad del pastizal en los extremos del gradiente de dominancia. La mayor diversidad y compensación temporal de las abundancias de las especies que conforman las comunidades poco dominadas aumentarían la estabilidad del funcionamiento de las comunidades (Allan et al. 2011, Zhang et al. 2016b, Liu et al. 2018). Por lo tanto, en las comunidades poco dominadas del pastizal pastoreado la mayor asincronía de especies (Fig. 4.5) podría ser el mecanismo por el que aumenta la estabilidad (coeficiente de correlación de Pearson entre dominancia y asincronía de especies = -0,78; $P < 0,001$).

En cambio, las comunidades muy dominadas serían estables si las especies que dominan son muy productivas (Cap. 3: Fig. 3.4, Loreau 2010). La dominancia de especies, mayor en ausencia de ganado cuando se fertiliza (Cap. 3: Cuadro 3.2), compensaría parte del impacto negativo de la pérdida de diversidad y asincronía sobre la estabilidad de la PPNA (Fig. 4.4.a-b, 4.5.a). Sin embargo, puede suceder que las especies dominantes no se aclimaten a las variaciones ambientales que se suceden a lo largo de los años y, debido a la baja diversidad de estas comunidades, que no haya otras especies capaces de compensar esta respuesta de las dominantes (Zelikova et al. 2014). De esta manera, si ocurren condiciones climáticas extremas que impacten negativamente sobre las especies dominantes, la estabilidad de estas comunidades disminuiría drásticamente (Polley et al. 2007, Grman et al. 2010). La dominancia de grupos funcionales de plantas y la abundancia de *S. arundinaceae*, altamente correlacionada con la dominancia de especies, disminuyeron la estabilidad temporal de la PPNA (Figs. 4.4.d y 4.6.a). Por lo tanto, y en correspondencia con lo encontrado en el Capítulo 3, la identidad de las especies dominantes estarían modulando la estabilidad y el funcionamiento de la comunidad (Grime 1998, Hillebrand et al. 2008, Avolio et al. 2019, Liu et al. 2019).

Los cambios en la diversidad producto del pastoreo y la fertilización (Cap. 3: Cuadro 3.2) impactaron en la estabilidad del funcionamiento de la comunidad vegetal (Hipótesis 1 y 2). La diversidad, tanto de especies como de grupos funcionales de plantas, se asoció a aumentos de la estabilidad temporal de la PPNA (Fig. 4.4.a-b). De esta manera, y en concordancia con estudios previos que reportaron una relación positiva entre la diversidad y la estabilidad de las comunidades (Lehman y Tilman 2000, Tilman et al. 2014, Hautier et al. 2015), la diversidad sería otra variable de la comunidad vegetal que modularía el impacto del pastoreo y la adición de nutrientes sobre la estabilidad temporal de la PPNA. La adición crónica de nutrientes podría continuar disminuyendo la

diversidad en el tiempo (Smith et al. 2009, Harpole et al. 2016), lo que reduciría aún más la estabilidad de la comunidad en las parcelas fertilizadas (Lehman y Tilman 2000, Hautier et al. 2014, 2015, Tilman et al. 2014). A su vez, por la relación positiva entre la diversidad y el funcionamiento de los ecosistemas (Tilman et al. 2014), es esperable que la diversidad de especies aumente la estabilidad de la productividad vegetal (Lehman y Tilman 2000, Hautier et al. 2014, 2015, Tilman et al. 2014).

La asincronía en la abundancia de especies y de grupos funcionales del pastizal, aunque se correlacionó positivamente con la diversidad (coeficiente de correlación de Pearson = 0,75 para las especies y 0,63 para los grupos funcionales; $P < 0,001$), no se asoció de manera directa con la estabilidad del funcionamiento de la comunidad (Fig. 4.4.e-f). La asincronía fue mayor en el pastizal pastoreado y disminuyó con la fertilización, y considerando las especies, esta disminución fue más marcada en ausencia de ganado doméstico (Fig. 4.5). No obstante, los aumentos en la asincronía de las abundancias e identidad funcional de las especies (Allan et al. 2011, Liu et al. 2018) podrían ser uno de los mecanismos que explique el aumento en la estabilidad del funcionamiento de la comunidad en respuesta al pastoreo (Hipótesis 1). Aunque la fertilización disminuyó la asincronía (Fig. 4.5) esto no se trasladó a una menor estabilidad, lo que contrasta con las evidencias previas (Hipótesis 2; Hautier et al. 2014, Zhang et al. 2016b, Liu et al. 2019). Se ha reportado que los niveles crecientes de fertilización disminuyen la asincronía temporal de las abundancias de las especies (Zhang et al. 2016b), por lo que es esperable que la reducción de la asincronía se intensifique a lo largo de los años en respuesta a los aumentos crónicos de nutrientes en los ecosistemas (Smith et al. 2009). De esta manera, las consecuencias negativas de la adición de nutrientes sobre la estabilidad serían más evidentes a medida que transcurra el tiempo.

4.5. Conclusiones

En este estudio se evaluaron diferentes variables estructurales que controlan la estabilidad del pastizal en respuesta al pastoreo doméstico y la adición crónica de nutrientes. El pastoreo y los nutrientes alteraron la diversidad y dominancia vegetal (Capítulo 3), lo que impactó a mediano plazo en el funcionamiento del pastizal. El pastoreo aumentó la estabilidad de la PPNA a través de disminuir su desvío estándar temporal. La PPNA fue menos estable a niveles intermedios de dominancia. Esto podría explicarse porque en las comunidades poco dominadas la asincronía promovería la estabilidad, mientras que la mayor productividad de la especie dominante, *S. arundinaceae*, compensaría las pérdidas de asincronía en las comunidades poco diversas. Sin embargo, tanto la dominancia de grupos funcionales de plantas como la abundancia de *S. arundinaceae* disminuyeron la estabilidad de la PPNA. Además, la diversidad de especies y de grupos funcionales, mayores bajo pastoreo doméstico que en ausencia de ganado, también promovieron la estabilidad de la PPNA. Por un lado, estos resultados destacan el papel de las especies dominantes en modular los mecanismos de estabilidad del funcionamiento de la comunidad (Hillebrand et al. 2008, Avolio et al. 2019). Por otro lado, ponen de relieve cómo el pastoreo y los aumentos en la entrada de nutrientes a los ecosistemas, dos actividades que se intensificaron con el cambio global (Oesterheld et al. 1992, Smil 2000, Galloway et al. 2008, Bar-On et al. 2018), modifican la estabilidad de las comunidades vegetales a través de los cambios que generan en la diversidad y dominancia vegetal. Conocer esta respuesta y los mecanismos involucrados en mantener la estabilidad va a permitir mejorar las estrategias de manejo y conservación de los pastizales a largo plazo.

5. CAPÍTULO 5 – Discusión general

5.1. Introducción y síntesis de resultados

A lo largo de esta tesis se estudiaron los mecanismos a través de los cuales la interacción entre el pastoreo doméstico y la adición crónica de nutrientes regulan distintos aspectos de la estructura y el funcionamiento de las comunidades vegetales de pastizal. Específicamente, en el capítulo 2 se determinó que la adición de nutrientes y el pastoreo controlan de manera sinérgica la biomasa del pastizal. Los aumentos simultáneos en la disponibilidad de nutrientes y de luz promovieron la productividad del pastizal. La mayor productividad y calidad de los tejidos vegetales intensificó la presión de pastoreo y el consumo por parte del ganado, que de esta manera redujo la biomasa en pie que se acumula en el pastizal. En el capítulo 3 se encontró que los cambios en la abundancia relativa de las especies y grupos funcionales de plantas en respuesta al pastoreo doméstico y la adición de nutrientes explicarían en parte la respuesta de la biomasa aérea. Los aumentos en biomasa aérea estuvieron asociados al incremento en la dominancia en los últimos años, particularmente de la gramínea perenne C3 *S. arundinaceae*. Por último, en el capítulo 4 se evaluó la estabilidad de la comunidad en respuesta al pastoreo doméstico y la adición crónica de nutrientes y los múltiples mecanismos que la regulan. Se encontró que el pastoreo y la diversidad de especies y grupos funcionales promovieron la estabilidad de la productividad. También se encontró una relación no lineal de la estabilidad con la dominancia de la comunidad vegetal, dado que los niveles intermedios de dominancia de especies disminuyeron la estabilidad, en comparación con los extremos de baja o alta dominancia.

A continuación, se destacan los aportes novedosos de estos resultados en el contexto del marco teórico utilizado y se comparan con los obtenidos por la red internacional de experimentos coordinados de adición de nutrientes, NutNet. Finalmente, se discuten las implicancias de estos resultados para la conservación y el manejo de pastizales ganaderos, y se enumeran las perspectivas futuras que se derivan de esta tesis.

5.2. Aportes novedosos de la tesis en relación con el marco teórico

La estructura y el funcionamiento de las comunidades vegetales depende tanto de la disponibilidad de nutrientes para las plantas como del consumo de biomasa por los herbívoros (Oksanen et al. 1981, Turkington 2009). En los sistemas terrestres el pastoreo por ganado doméstico disminuye la biomasa vegetal en pie (Jia et al. 2018) y favorece la coexistencia de especies y de grupos funcionales de plantas, al reducir la dominancia de especies palatables muy competitivas (Milchunas y Lauenroth 1993, Koerner et al. 2018). En cambio, la adición de nutrientes limitantes para la vegetación aumenta la producción de biomasa (Fay et al. 2015), acentúa la dominancia de las especies más competitivas y reduce la diversidad vegetal (Harpole et al. 2016, DeMalach 2018). La teoría predice que el pastoreo y los nutrientes interactúan entre sí, con consecuencias variadas en la forma en que modifican mutuamente su impacto en la vegetación (Oksanen et al. 1981, Leibold 1989). Sin embargo, los estudios empíricos en sistemas terrestres no son concluyentes en los resultados de esta interacción (Hillebrand et al. 2007, Gruner et al. 2008). Esto ocurre en parte porque intervienen distintas vías que son modificadas simultáneamente por el pastoreo y los aumentos en la disponibilidad de nutrientes (Gruner et al. 2008, Turkington 2009), lo que dificulta evaluar correctamente el resultado de la interacción.

En ese sentido, esta tesis resulta novedosa ya que avanzó en el conocimiento de los mecanismos que regulan el efecto interactivo del pastoreo doméstico y la adición

crónica de nutrientes sobre la estructura, el funcionamiento y la estabilidad de comunidades vegetales de pastizal. Se realizó un experimento manipulativo de largo plazo en un pastizal dedicado a la producción ganadera, en el que se controló la presencia de ganado doméstico y la disponibilidad de nutrientes a lo largo de cinco años. Con este experimento se evaluó el efecto de la interacción entre el pastoreo y la adición de nutrientes en simultáneo sobre distintos aspectos estructurales (i.e. biomasa aérea y subterránea, composición y diversidad de especies y grupos funcionales de plantas) y funcionales (i.e. PPNA, estabilidad) de la comunidad de plantas y la relación entre ellos. También se consideraron otros procesos que podrían intervenir en la respuesta de la comunidad vegetal, como el consumo del ganado, la disponibilidad de luz a nivel del suelo y el contenido de nutrientes en la biomasa aérea. Esto permitió mejorar la comprensión de los procesos que modulan el impacto del pastoreo doméstico y la disponibilidad de nutrientes sobre las comunidades de plantas de pastizales templados.

5.2.1. Controles de la biomasa vegetal del pastizal

El primer aporte novedoso de esta tesis es que evidenció los mecanismos por los cuales el pastoreo doméstico y la adición crónica de nutrientes controlan de manera sinérgica la biomasa del pastizal. A pesar de los avances teóricos para descifrar los procesos que regulan la interacción entre grandes herbívoros y la disponibilidad de nutrientes sobre la biomasa vegetal, la evidencia empírica no permitía sacar evidencias concluyentes en los ecosistemas terrestres (Gruner et al. 2008, Turkington 2009). En esta tesis se encontró que el pastoreo, al reducir la biomasa en pie, también aumentó la disponibilidad de luz para el crecimiento de las plantas (Figs. 2.1, 2.2.b). Este aumento en la disponibilidad de luz medió el incremento de la PPNA ante la adición de nutrientes en el pastizal pastoreado (Fig. 2.2.a), lo que no ocurrió en el pastizal sin ganado con baja intensidad de luz a la altura del suelo. Esta ausencia de respuesta a la fertilización en el pastizal intacto contrasta con lo encontrado en los experimentos que evalúan el efecto de la adición de nutrientes sobre la biomasa vegetal (Hautier et al. 2009, Fay et al. 2015), lo que indicaría que el pastizal sin ganado se encuentra limitado por luz y no por nutrientes. De esta manera, el pastoreo, a través de los cambios que genera en la disponibilidad de luz, regula la respuesta de la productividad vegetal a la fertilización.

Además, la adición de nutrientes incrementó la calidad nutricional de la vegetación mediante aumentos de las concentraciones de N y P en las hojas (Fig. 2.4) y aumentos en la abundancia de leguminosas en el pastizal pastoreado (Fig. 2.5). Los herbívoros respondieron a este aumento en la cantidad y calidad de la biomasa vegetal aumentando la presión de pastoreo e intensificando su consumo (Figs. 2.3, 5.1), lo que redujo aún más la biomasa área de las plantas (Fig. 2.1). Este resultado constituye el segundo aporte novedoso de la tesis, y además sugiere la existencia de una retroalimentación positiva entre el consumo y la calidad nutricional de las plantas (Augustine et al. 2003). Hasta el momento los pocos estudios en ecosistemas terrestres que encontraron una interacción entre los herbívoros y los recursos no manipularon la disponibilidad de nutrientes (Augustine et al. 2003, Frank et al. 2018) o reportaron la biomasa aérea después del consumo de los herbívoros (Fariña et al. 2016), por lo que no mostraron la intensificación del consumo ni los cambios en la productividad vegetal. Todavía es necesario dilucidar si el ganado está aumentando su consumo por los aumentos en la cantidad o en la calidad de la biomasa vegetal, o si responde en igual medida a estos dos cambios de la vegetación a la adición de nutrientes (Fay et al. 2015, Firn et al. 2019).

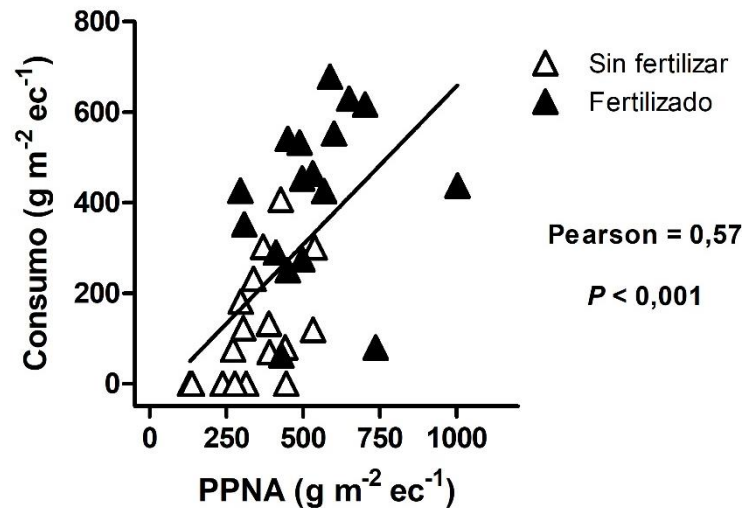


Figura 5-1. Correlación entre el consumo de biomasa por ganado doméstico y la PPNA durante la estación de crecimiento ($\text{g m}^{-2} \text{ec}^{-1}$) en el pastizal pastoreado (2016-2018). Los triángulos negros muestran el tratamiento de fertilización y los blancos el pastizal sin fertilizar. Se indican el valor del coeficiente de correlación de Pearson y el valor P .

5.2.2. Relación entre la composición de la comunidad y la biomasa vegetal

La interacción entre el pastoreo por ganado doméstico y la adición de nutrientes modificaron la identidad y la abundancia relativa de las especies y grupos funcionales de plantas (Fig. 3.2 y 3.3, Cuadro 3.1 y 3.2). A su vez, estos cambios en la comunidad se relacionaron con la respuesta de la biomasa aérea (Fig. 3.4), cuyos incrementos estuvieron asociados principalmente con la dominancia en los últimos años de la gramínea exótica perenne *S. arundinaceae* (Fig. 3.5). Estudios anteriores mostraron evidencias sobre la importancia de la dominancia en distintos atributos de la comunidad vegetal (Rusch y Oosterheld 1997, Grime 1998, Hillebrand et al. 2008, Koerner et al. 2018, Avolio et al. 2019). Sin embargo, hasta el momento no se había demostrado que la respuesta de la dominancia de especies a la interacción entre el pastoreo y la adición de nutrientes estaría asociada con aumentos de la biomasa aérea del pastizal. Por lo tanto, este constituye el tercer aporte novedoso de esta tesis. Además, los resultados encontrados destacan la importancia de la duración de los estudios para que ocurran cambios en la comunidad vegetal que se puedan trasladar a la biomasa aérea (Fig. 3.5; Smith et al. 2009).

Asimismo, los cambios en la identidad de especies y grupos funcionales inducidos por la fertilización en el pastizal pastoreado promovieron la productividad y el consumo de biomasa por el ganado. En el pastizal pastoreado la adición de nutrientes incrementó la PPNA e intensificó la presión de pastoreo y el consumo de biomasa por los herbívoros domésticos (Fig. 2.2.a y 2.3), lo que estuvo asociado a mayor abundancia de leguminosas (*Lotus glaber*), gramíneas C3 anuales (*Gaudinia fragilis*) y perennes (*Schedonorus arundinaceae*, festuca alta; Fig. 3.2, Apéndice B: Fig. B2), mayormente forrajeras introducidas que se naturalizaron en la región Pampeana (Fernández Grecco 2001, Mendoza et al. 2016). Si bien otros estudios mostraron que alteraciones en la disponibilidad de nutrientes del suelo modifican la productividad de la comunidad a través de cambios en la composición de las especies y grupos funcionales de plantas (Rodríguez et al. 2007, Isbell et al. 2013, Avolio et al. 2014), los resultados demuestran que esta respuesta se mantiene en sistemas productivos con forrajeras exóticas.

5.2.3. Controles de la estabilidad del funcionamiento de la comunidad vegetal

También se evaluó el impacto de la interacción entre el pastoreo doméstico y la adición crónica de nutrientes sobre la estabilidad de la PPNA y los mecanismos involucrados en su respuesta. El pastoreo doméstico y la diversidad de especies y grupos funcionales de plantas aumentaron la estabilidad de la PPNA del pastizal (Fig. 4.1, Fig. 4.4.a-b). A su vez, la estabilidad de la PPNA fue mayor a niveles bajos y altos de dominancia de especies, y mínima a niveles intermedios (Fig. 4.4.c). Este resultado constituye otro aporte novedoso de esta tesis al reconciliar la evidencia contradictoria sobre el impacto positivo (Polley et al. 2007, Grman et al. 2010, Sasaki y Lauenroth 2011, Zhang et al. 2016a) y negativo (Zelikova et al. 2014) de la dominancia en la estabilidad de la comunidad. A bajos niveles de dominancia la asincronía de especies podría ser el mecanismo por el que se promueve la estabilidad (Allan et al. 2011, Liu et al. 2018). En cambio, las comunidades muy dominadas serían estables si las especies que dominan son muy productivas. Estas comunidades mantendrían su estabilidad alta mientras no ocurran condiciones climáticas extremas que impacten negativamente sobre las especies que dominan la comunidad (Polley et al. 2007, Grman et al. 2010). Sin embargo, tanto la dominancia de grupos funcionales de plantas como la abundancia de *S. arundinaceae* disminuyeron la estabilidad de la PPNA (Figs. 4.4.d y 4.6.a). De esta manera, el pastoreo doméstico y la adición de nutrientes están alterando la estabilidad del funcionamiento del pastizal al alterar la identidad y la abundancia relativa de especies y grupos funcionales de plantas.

5.3. Comparación con otros pastizales del mundo

Con el objetivo de poner en contexto los resultados obtenidos en esta tesis con lo que ocurre en otros pastizales del mundo, se utilizaron datos de otros sitios de la red global de experimentos coordinados “The Nutrient Network” (NutNet; Borer et al. 2014a; <http://www.nutnet.umn.edu/>). En esta red global cada sitio experimental manipula la presencia de herbívoros y la disponibilidad de nutrientes de una manera comparable, siguiendo un protocolo estandarizado (Borer et al. 2014a; métodos detallados en el Apéndice D). El sitio experimental de “Las Chilcas” donde se realizó esta tesis forma parte de la red NutNet, pero a diferencia de la mayoría de los sitios, en Las Chilcas los herbívoros están representados por el ganado doméstico además del silvestre. En esta tesis se encontró que el ganado tuvo un efecto negativo en la biomasa viva en pie (Fig. 5.2.a) e incrementó la luz a nivel del suelo, lo que a su vez se modificó con la fertilización (Fig. 5.2.c). Por el contrario, luego de cuatro años de adición de nutrientes en los pastizales de la red global NutNet la biomasa verde en pie aumentó 60% (Fig. 5.2.b) y la disponibilidad de luz a nivel del suelo se redujo un 32% (Fig. 5.2.d; Borer et al. 2014b). Sorprendentemente, en este estudio global la presencia de herbívoros no modificó la biomasa viva ni cambió la respuesta de la biomasa a la fertilización (Fig. 5.2.b-d).

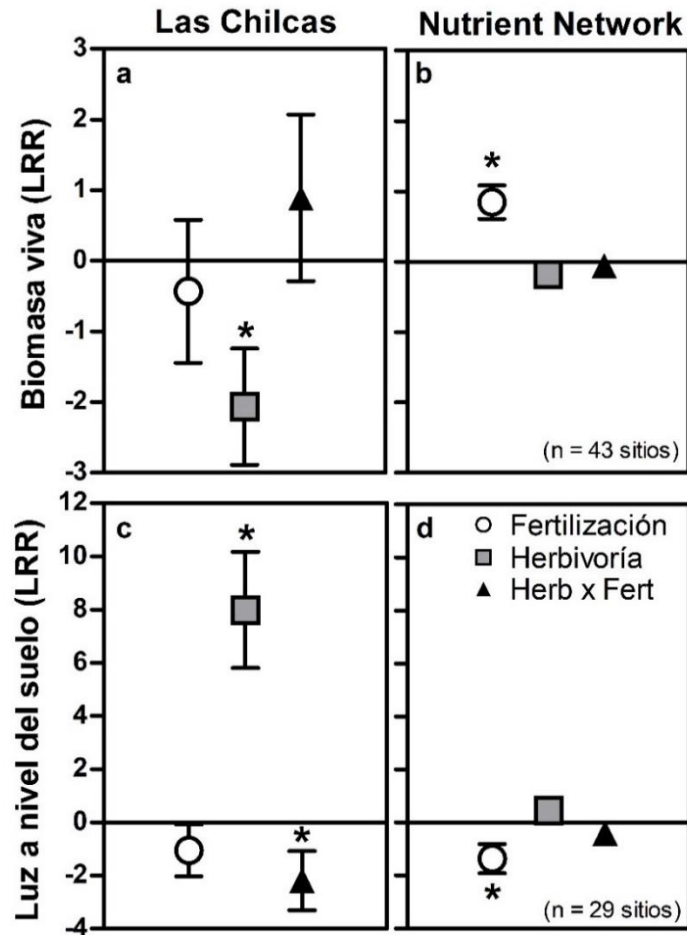


Figura 5-2. Tasa de respuesta (logaritmo natural de la de respuesta a los tratamientos; LRR) de la biomasa viva (a-b) y la luz (c-d) en el experimento local de “Las Chilcas” (a-c; n = 6) y en un conjunto de sitios de la red global de experimentos “The Nutrient Network” (b-d) en respuesta a la fertilización, la herbivoría y su interacción, luego de cuatro años experimentales. Los puntos representan los valores medios \pm 95% IC y los asteriscos indican que el IC no cruza el cero.

Los resultados de esta tesis contrastan con lo que ocurre en otros pastizales del mundo. Posiblemente la identidad y la carga de los herbívoros sean dos factores que estén regulando la respuesta observada en el experimento global (Eldridge et al. 2016, Irisarri et al. 2016, Charles et al. 2017). Intensidades contrastantes de herbivoría modificarían los cambios en la disponibilidad de luz a nivel del suelo (Borer et al. 2014b). Asimismo, el impacto de los herbívoros sobre la biomasa vegetal, y por lo tanto en la disponibilidad de luz, puede variar según si se trata de herbívoros domésticos o silvestres y de su tamaño relativo (Veblen y Young 2010, Charles et al. 2017). Estas diferencias en los cambios de la disponibilidad de luz para la comunidad de plantas explicarían los resultados contrastantes entre lo encontrado en esta tesis y lo que ocurre en otros pastizales. Actualmente los herbívoros domésticos tienen mayor carga que los herbívoros silvestres en los ecosistemas terrestres (Oesterheld et al. 1992, Bar-On et al. 2018). En este contexto es fundamental entender de qué manera herbívoros de distinto tamaño y con distinta carga modifican el efecto del aumento de nutrientes en las comunidades de pastizal. Los resultados obtenidos en esta tesis sugieren que los cambios en la disponibilidad de luz son

un mecanismo por el cual los herbívoros controlarían la respuesta de la productividad y la biomasa vegetal a los aumentos en la disponibilidad de nutrientes.

5.4. Implicancias para el manejo y la conservación de pastizales

Los pastizales constituyen el soporte biofísico de una variedad de servicios naturales que han sido esenciales para el desarrollo de la población humana (Sala et al. 2017). El manejo de los ecosistemas debería mantener una gran variedad de funciones en forma simultánea (multifuncionalidad ecosistémica; e.g. PPNA, almacenamiento de carbono, entre otras; Zavaleta et al. 2010). La diversidad biológica es clave para mantener esta multifuncionalidad y su estabilidad temporal (Hautier et al. 2018). En particular, los pastizales de la Pampa Deprimida son el sustento de la principal economía ganadera de la Argentina (Viglizzo et al. 2011). Por lo tanto, los resultados encontrados en esta tesis son relevantes para el manejo y la conservación de estos pastizales templados.

En primer lugar, la adición de nutrientes aumentó la productividad, la presión de pastoreo y el consumo de biomasa vegetal por el ganado en el pastizal pastoreado (Fig. 2.2.a y 2.3). Estos incrementos en la productividad y el consumo estuvieron asociados a mayores concentraciones de N y P en la biomasa (Fig. 2.4) y a la cobertura de especies exóticas forrajeras (Fig. 3.2, Apéndice B: Fig. B2). De hecho, la fertilización se encuentra entre las recomendaciones actuales para aumentar la oferta de forraje de calidad en los pastizales de la Pampa Deprimida (Fernández Grecco 2001, Mendoza et al. 2016, Pesqueira et al. 2016). Sin embargo, la adición de nutrientes puede tener impactos negativos sobre la conservación y sustentabilidad que es necesario considerar a la hora de definir la carga ganadera y las estrategias de manejo de los pastizales (Eldridge et al. 2016).

En segundo lugar, la fertilización disminuyó la riqueza y la diversidad de especies y grupos funcionales del pastizal y aumentó la cobertura de especies exóticas en el pastizal (Cuadro 3.2), particularmente de la gramínea perenne C3 *S. arundinaceae* en ausencia de ganado (Fig. 3.2), lo que tiene consecuencias negativas sobre la conservación. La fertilización también redujo la asincronía de especies y grupos funcionales de plantas (Fig. 4.5). A su vez, la diversidad de especies promovió la estabilidad temporal de la PPNA (Fig. 4.4). Aunque en el plazo de tiempo estudiado (5 años) la fertilización no modificó la estabilidad de la comunidad (Fig. 4.1), las disminuciones en la diversidad y asincronía podrían tener efectos negativos sobre la estabilidad del funcionamiento del pastizal a largo plazo (Hautier et al. 2014, Liu et al. 2019).

Por último, tanto la exclusión del ganado doméstico como la adición crónica de nutrientes aumentaron la dominancia de especies del pastizal (Cuadro 3.2). La dominancia se relacionó con la cobertura de las gramíneas perennes C3, principalmente la exótica invasora *S. arundinaceae* (Figs. 3.2 y 3.3). La presencia de esta especie reduce la riqueza y el valor de conservación de los pastizales (Tognetti et al. *en preparación*). A lo largo de la tesis se encontró que la respuesta al pastoreo y la fertilización de la composición y la dominancia de la comunidad vegetal estuvieron asociadas a cambios en la biomasa vegetal (Cuadro 3.3, Figs. 3.4 y 3.5) y la estabilidad de la PPNA (Fig. 4.4). Las comunidades muy dominadas fueron más estables que las que tuvieron niveles de dominancia intermedios (Fig. 4.4.c). Sin embargo, es posible que a largo plazo la estabilidad en estas comunidades sea menor ya que la dominancia de grupos funcionales y la cobertura de *S. arundinacea*, la especie dominante en ausencia de ganado, se asociaron a disminuciones en la estabilidad del funcionamiento de la comunidad (Fig.

4.4.d y 4.6.a). Es esperable que las especies dominantes no se pueden aclimatar a las variaciones ambientales que se suceden a lo largo de los años y, debido a la baja diversidad de estas comunidades, que no haya otras especies capaces de compensar esta respuesta de las dominantes (Zelikova et al. 2014). En conclusión, es necesario planificar estrategias de manejo que incluyan rotaciones y descansos (Jacobo et al. 2006, Rodríguez et al. 2016, Vecchio et al. 2019) y ajustar la carga ganadera (Loydi y Distel 2010, Oñatibia y Aguiar 2016, Li et al. 2017) de manera que sea factible continuar con la producción sin comprometer la estabilidad del funcionamiento ni el valor de conservación de los pastizales.

5.5. Perspectivas futuras

A partir de los resultados obtenidos en esta tesis es posible plantear nuevos interrogantes que guíen investigaciones futuras. En el contexto actual de cambio global, resulta de vital importancia realizar estudios de largo plazo y a escalas espaciales relevantes para la conservación y el manejo. En esta tesis la estabilidad temporal y los mecanismos que la regulan se evaluaron en una escala espacial relativamente pequeña (comunidades locales) y en la variación de sus atributos a lo largo del tiempo (Tilman et al. 2006, Hautier et al. 2014). Sin embargo, la dinámica temporal de las meta-comunidades, definidas como el conjunto de las comunidades locales conectadas por procesos de dispersión (Leibold et al. 2004), suele diferir de la dinámica de sus partes constituyentes (Leibold et al. 2004, Laliberté et al. 2013, Wilcox et al. 2017). La estabilidad temporal de las comunidades locales, que difieren entre sí en la composición de especies (heterogeneidad espacial), determinarían la estabilidad temporal de la meta-comunidad (Wang y Loreau 2014). Los experimentos de largo plazo generan la oportunidad de dilucidar los mecanismos que modulan la relación entre la heterogeneidad espacial de las comunidades locales y la estabilidad temporal de la diversidad y el funcionamiento de las meta-comunidades.

Por otro lado, la identidad y el tamaño de los herbívoros determinarían el impacto que generan en la biomasa, la composición y la heterogeneidad espacial de las comunidades vegetales (Veblen y Young 2010, Alberti et al. 2017, Charles et al. 2017, Riginos et al. 2018). Los herbívoros silvestres de pequeño y mediano tamaño reducirían menos la biomasa vegetal en pie que herbívoros más grandes, por lo que no aumentarían en gran medida la luz disponible en la comunidad (Borer et al. 2014b). Esta diferencia entre herbívoros de distinto tamaño se acentuaría si los grandes herbívoros son domésticos, ya que los pastizales bajo uso ganadero suelen tener cargas más altas (Oesterheld et al. 1992). La composición de los grandes herbívoros cambió marcadamente en el último siglo debido a que se redujo la abundancia de herbívoros silvestres (Ripple et al. 2015) en reemplazo por ganado doméstico (Thornton 2010, Bar-On et al. 2018). Estudiar los efectos del tamaño e identidad de los herbívoros y las cargas en la respuesta de las plantas a la adición crónica de nutrientes va a permitir mejorar las proyecciones a largo plazo del impacto humano en los ecosistemas.

Por último, entre las consecuencias del cambio global se incluye la pérdida de biodiversidad y la homogeneización espacial (Sax y Gaines 2003). A mayor riqueza regional de especies es esperable que aumente la diversidad de las comunidades locales (Ron et al. 2018) y su heterogeneidad espacial (Kraft et al. 2011). Esto promovería la estabilidad temporal de las meta-comunidades (Wilcox et al. 2017). A su vez, el número de especies en las comunidades locales modificaría la productividad de la comunidad

(Tilman et al. 2014), la asincronía temporal (Hautier et al. 2014) y su estabilidad (Tilman et al. 2006). De esta manera, también resulta importante estudiar cómo los cambios en la riqueza regional de especies modifican la respuesta de las comunidades locales y las meta-comunidades a la interacción entre el pastoreo doméstico y la adición crónica de nutrientes.

6. Bibliografía

- Aerts, R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *Journal of Experimental Botany* 50:29–37.
- Alberti, J., E. S. Bakker, R. van Klink, H. Olf, y C. Smit. 2017. Herbivore exclusion promotes a more stochastic plant community assembly in a natural grassland. *Ecology* 98:961–970.
- Allan, E., W. Weisser, A. Weigelt, C. Roscher, M. Fischer, y H. Hillebrand. 2011. More diverse plant communities have higher functioning over time due to turnover in complementary dominant species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:17034–17039.
- Altesor, A., M. Oesterheld, E. Leoni, F. Lezama, y C. Rodríguez. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology* 179:83–91.
- Augustine, D. J., S. J. McNaughton, y D. A. Frank. 2003. Feedback between soil nutrients and large herbivores in a managed savanna ecosystem. *Ecological Applications* 13:1325–1337.
- Avolio, M. L., E. J. Forrester, C. C. Chang, K. J. La Pierre, K. T. Burghardt, y M. D. Smith. 2019. Demystifying dominant species. *New Phytologist* 223:1106–1126.
- Avolio, M. L., S. E. Koerner, K. J. La Pierre, K. R. Wilcox, G. W. T. Wilson, M. D. Smith, y S. L. Collins. 2014. Changes in plant community composition, not diversity, during a decade of nitrogen and phosphorus additions drive above-ground productivity in a tallgrass prairie. *Journal of Ecology* 102:1649–1660.
- Bagchi, S., Y. V Bhatnagar, y M. E. Ritchie. 2012. Comparing the effects of livestock and native herbivores on plant production and vegetation composition in the Trans-Himalayas. *Pastoralism: Research, Policy and Practice* 2:21.
- Bailey, D. W., y F. D. Provenza. 2008. Mechanisms determining large-herbivore distribution. Páginas 7–28 en H. H. T. Prins y F. Van Langevelde, editores. *Resource ecology*. Springer, Dordrecht.
- Bar-On, Y. M., R. Phillips, y R. Milo. 2018. The biomass distribution on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115:6506–6511.
- Bardgett, R. D., y D. A. Wardle. 2003. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84:2258–2268.
- Barton, K. 2019. Package Multi-Model Inference ‘MuMIn’.
- Beck, J. J., D. L. Hernández, J. R. Pasari, y E. S. Zavaleta. 2015. Grazing maintains native plant diversity and promotes community stability in an annual grassland. *Ecological Applications* 25:1259–1270.
- Bellard, C., P. Cassey, y T. M. Blackburn. 2016. Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters* 12:20150623.
- Bixenmann, R. J., P. D. Coley, A. Weinhold, y T. A. Kursar. 2016. High herbivore pressure favors constitutive over induced defense. *Ecology and Evolution* 6:6037–6049.
- Borer, E. T., J. B. Grace, W. S. Harpole, A. S. MacDougall, y E. W. Seabloom. 2017. A decade of insights into grassland ecosystem responses to global environmental change. *Nature Ecology and Evolution* 1:0118.

- Borer, E. T., B. S. Halpern, y E. W. Seabloom. 2006. Asymmetry in community regulation: Effects of predators and productivity. *Ecology* 87:2813–2820.
- Borer, E. T., W. S. Harpole, P. B. Adler, E. M. Lind, J. L. Orrock, E. W. Seabloom, y M. D. Smith. 2014a. Finding generality in ecology: a model for globally distributed experiments. *Methods in Ecology and Evolution* 5:65–73.
- Borer, E. T., E. W. Seabloom, D. S. Gruner, W. S. Harpole, H. Hillebrand, E. M. Lind, P. B. Adler, J. Alberti, T. M. Anderson, J. D. Bakker, L. Biederman, D. Blumenthal, C. S. Brown, L. a Brudvig, Y. M. Buckley, M. Cadotte, C. Chu, E. E. Cleland, M. J. Crawley, P. Daleo, E. I. Damschen, K. F. Davies, N. M. DeCrappeo, G. Du, J. Firn, Y. Hautier, R. W. Heckman, A. Hector, J. HilleRisLambers, O. Iribarne, J. a Klein, J. M. H. Knops, K. J. La Pierre, A. D. B. Leakey, W. Li, A. S. MacDougall, R. L. McCulley, B. a Melbourne, C. E. Mitchell, J. L. Moore, B. Mortensen, L. R. O'Halloran, J. L. Orrock, J. Pascual, S. M. Prober, D. a Pyke, A. C. Risch, M. Schuetz, M. D. Smith, C. J. Stevens, L. L. Sullivan, R. J. Williams, P. D. Wragg, J. P. Wright, y L. H. Yang. 2014b. Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. *Nature* 508:517–520.
- Brown, B. L., A. L. Downing, y M. A. Leibold. 2016. Compensatory dynamics stabilize aggregate community properties in response to multiple types of perturbations. *Ecology* 97:2021–2033.
- Burnham, K. P., y D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference. 2^o edición. Springer-Verlag New York.
- Burson, A., M. Stomp, E. Greenwell, J. Grosse, y J. Huisman. 2018. Competition for nutrients and light: testing advances in resource competition with a natural phytoplankton community. *Ecology* 99:1108–1118.
- Cebrian, J., J. B. Shurin, E. T. Borer, B. J. Cardinale, J. T. Ngai, M. D. Smith, y W. F. Fagan. 2009. Producer nutritional quality controls ecosystem trophic structure. *PLoS ONE* 4:e4929.
- Chaneton, E. 2006. Las inundaciones en pastizales pampeanos: Impacto ecológico de las perturbaciones naturales. *Ciencia Hoy*:18–32.
- Chaneton, E. J., J. M. Facelli, y J. C. Leon. 1988. Floristic changes induced by flooding on grazed and ungrazed lowland grasslands in Argentina. *Journal Of Range Management* 41:495–499.
- Chaneton, E. J., J. H. Lemcoff, y R. S. Lavado. 1996. Nitrogen and phosphorus cycling in grazed and ungrazed plots in a temperate subhumid grassland in Argentina. *Journal of Applied Ecology* 33:291–302.
- Chaneton, E. J., S. B. Perelman, M. Omacini, y R. J. C. León. 2002. Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions* 4:7–24.
- Chapin III, F. S., P. A. Matson, y H. A. Mooney. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer-Verlag.
- Charles, G. K., L. M. Porensky, C. Riginos, K. E. Veblen, y T. P. Young. 2017. Herbivore effects on productivity vary by guild: Cattle increase mean productivity while wildlife reduce variability. *Ecological Applications* 27:143–155.
- Chase, J. M. 1996. Abiotic controls of trophic cascades in a simple grassland food chain. *Oikos* 77:495–506.

- Chase, J. M., M. A. Leibold, y E. Simms. 2000. Plant tolerance and resistance in food webs: community-level predictions and evolutionary implications. *Evolutionary Ecology* 14:289–314.
- Chillo, V., R. A. Ojeda, V. Capmourteres, y M. Anand. 2017. Functional diversity loss with increasing livestock grazing intensity in drylands: the mechanisms and their consequences depend on the taxa. *Journal of Applied Ecology* 54:986–996.
- Ciavattini, M., P. M. Tognetti, M. S. Campana, y L. Yahdjian. (s/f). Biotic and abiotic controls of legume abundance in temperate grasslands. En preparación.
- Cleland, E. E., E. M. Lind, N. M. DeCrappeo, E. DeLorenze, R. Abbott Wilkins, P. B. Adler, J. D. Bakker, C. S. Brown, K. F. Davies, E. Esch, J. Firn, S. Gressard, D. S. Gruner, N. Hagenah, W. S. Harpole, Y. Hautier, S. E. Hobbie, K. S. Hofmockel, K. Kirkman, J. Knops, C. W. Kopp, K. J. La Pierre, A. MacDougall, R. L. McCulley, B. A. Melbourne, J. L. Moore, S. M. Prober, C. Riggs, A. C. Risch, M. Schuetz, C. Stevens, P. D. Wragg, J. Wright, E. T. Borer, y E. W. Seabloom. 2019. Belowground biomass response to nutrient enrichment depends on light limitation across globally distributed grasslands. *Ecosystems*:1–12.
- Collantes, M. B., S. L. Stoffella, H. D. Ginzo, y M. Kade. 1998. Productividad y composición botánica divergente de dos variantes florísticas de un pastizal natural de la Pampa Deprimida fertilizadas con N y P. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata* 103:45–59.
- Crawley, M. J. 1997. The structure of plant communities. Páginas 475–531, *Plant Ecology*. Blackwell Publishing.
- Crawley, M. J. 2013. *The R Book*. 2^{da} edición. John Wiley & Sons, Ltd.
- Daubenmire, R. 1959. A canopy-coverage method of vegetational analysis. *Northwest Science* 33:43–64.
- Davis, M. A., J. P. Grime, y K. E. N. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88:528–534.
- DeMalach, N. 2018. Toward a mechanistic understanding of the effects of nitrogen and phosphorus additions on grassland diversity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 32:65–72.
- DeMalach, N., E. Zaady, y R. Kadmon. 2017. Light asymmetry explains the effect of nutrient enrichment on grassland diversity. *Ecology Letters* 20:60–69.
- Didham, R. K., J. M. Tylianakis, M. A. Hutchison, R. M. Ewers, y N. J. Gemmill. 2005. Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology & Evolution* 20:470–474.
- Dornelas, M., N. J. Gotelli, B. McGill, H. Shimadzu, F. Moyes, C. Sievers, y A. E. Magurran. 2014. Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science* 344:296–299.
- Driscoll, D. A., J. A. Catford, J. N. Barney, P. E. Hulme, Inderjit, T. G. Martin, A. Pauchard, P. Pyšek, D. M. Richardson, S. Riley, y V. Visser. 2014. New pasture plants intensify invasive species risk. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111:16622–16627.
- Eldridge, D. J., M. Delgado-Baquerizo, S. K. Travers, J. Val, I. Oliver, J. W. Dorrough, y S. Soliveres. 2018. Livestock activity increases exotic plant richness, but wildlife

increases native richness, with stronger effects under low productivity. *Journal of Applied Ecology* 55:766–776.

- Eldridge, D. J., A. G. B. Poore, M. Ruiz-Colmenero, M. Letnic, y S. Soliveres. 2016. Ecosystem structure, function, and composition in rangelands are negatively affected by livestock grazing. *Ecological Applications* 26:1273–1283.
- Elser, J. J., M. E. S. Bracken, E. E. Cleland, D. S. Gruner, W. S. Harpole, H. Hillebrand, J. T. Ngai, E. W. Seabloom, J. B. Shurin, y J. E. Smith. 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 10:1135–1142.
- Fariña, J. M., Q. He, B. R. Silliman, y M. D. Bertness. 2016. Bottom-up and top-down human impacts interact to affect a protected coastal Chilean marsh. *Ecology* 97:640–648.
- Fay, P. A., S. M. Prober, W. S. Harpole, J. M. H. Knops, J. D. Bakker, E. T. Borer, E. M. Lind, A. S. MacDougall, E. W. Seabloom, P. D. Wragg, P. B. Adler, D. M. Blumenthal, Y. M. Buckley, C. Chu, E. E. Cleland, S. L. Collins, K. F. Davies, G. Du, X. Feng, J. Firn, D. S. Gruner, N. Hagenah, Y. Hautier, R. W. Heckman, V. L. Jin, K. P. Kirkman, J. Klein, L. M. Ladwig, Q. Li, R. L. McCulley, B. a. Melbourne, C. E. Mitchell, J. L. Moore, J. W. Morgan, A. C. Risch, M. Schütz, C. J. Stevens, D. a. Wedin, y L. H. Yang. 2015. Grassland productivity limited by multiple nutrients. *Nature Plants* 1:15080.
- Fernández Grecco, R. 2001. Efecto de la fertilización nitrogenada invernal sobre la acumulación de forraje de un pastizal natural de la Pampa Deprimida, Argentina. *Agricultura Técnica* 61:319–325.
- Firn, J., J. M. McGree, E. Harvey, H. Flores-Moreno, M. Schütz, Y. M. Buckley, E. T. Borer, E. W. Seabloom, K. J. La Pierre, A. M. MacDougall, S. M. Prober, C. J. Stevens, L. L. Sullivan, E. Porter, E. Ladouceur, C. Allen, K. H. Moromizato, J. W. Morgan, W. S. Harpole, Y. Hautier, N. Eisenhauer, J. P. Wright, P. B. Adler, C. A. Arnillas, J. D. Bakker, L. Biederman, A. A. D. Broadbent, C. S. Brown, M. N. Bugalho, M. C. Caldeira, E. E. Cleland, A. Ebeling, P. A. Fay, N. Hagenah, A. R. Kleinhesselink, R. Mitchell, J. L. Moore, C. Nogueira, P. L. Peri, C. Roscher, M. D. Smith, P. D. Wragg, y A. C. Risch. 2019. Leaf nutrients, not specific leaf area, are consistent indicators of elevated nutrient inputs. *Nature Ecology & Evolution* 3:400–406.
- Frank, D. A., M. M. Kuns, y D. R. Guido. 2002. Consumer control of grassland plant production. *Ecology* 83:602–606.
- Frank, D. A., R. L. Wallen, E. W. Hamilton III, P. J. White, y J. D. Fridley. 2018. Manipulating the system: How large herbivores control bottom-up regulation of grasslands. *Journal of Ecology* 106:434–443.
- Fretwell, S. D. 1977. The regulation of plant communities by the food chains exploiting them. *Perspectives in Biology and Medicine* 20:169–185.
- Gaitán, J. J., G. E. Oliva, D. E. Bran, F. T. Maestre, M. R. Aguiar, E. G. Jobbágy, G. G. Buono, D. Ferrante, V. B. Nakamatsu, G. Ciari, J. M. Salomone, y V. Massara. 2014. Vegetation structure is as important as climate to explain ecosystem functioning across Patagonian rangelands. *Journal of Ecology* 102:1419–1428.
- Galloway, J. N., A. R. Townsend, J. W. Erisman, M. Bekunda, Z. Cai, J. R. Freney, L. A.

- Martinelli, S. P., Seitzinger, M. A., y Sutton. 2008. Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. *Science* 320:889–892.
- Garibaldi, L. A., Semmartin, M., y Chaneton, E. J. 2007. Grazing-induced changes in plant composition affect litter quality and nutrient cycling in flooding Pampa grasslands. *Oecologia* 151:650–662.
- Gianoli, E., y Salgado-Luarte, C. 2017. Tolerance to herbivory and the resource availability hypothesis. *Biology Letters* 13:20170120.
- Gonzalez, A., Cardinale, B. J., Allington, G. R. H., Byrnes, J., Endsley, K. A., Brown, D. G., Hooper, D. U., Isbell, F., O'Connor, M. I., Loreau, M., y Loreau. 2016. Estimating local biodiversity change: a critique of papers claiming no net loss of local diversity. *Ecology* 97:1949–1960.
- Gough, L., y Grace, J. B. 1998. Herbivore effects on plant species density at varying productivity levels. *Ecology* 79:1586–1594.
- Gough, L., Moore, J. C., Shaver, G. R., Simpson, R. T., y Johnson, D. R. 2012. Above- and belowground responses of arctic tundra ecosystems to altered soil nutrients and mammalian herbivory. *Ecology* 93:1683–1694.
- Grace, J. B., Anderson, T. M., Seabloom, E. W., Borer, E. T., Adler, P. B., Harpole, W. S., Hautier, Y., Hillebrand, H., Lind, E. M., Pärtel, M., Bakker, J. D., Buckley, Y. M., Crawley, M. J., Damschen, E. I., Davies, K. F., Fay, P. A., Firn, J., Gruner, D. S., Hector, A., Knops, J. M. H., MacDougall, A. S., Melbourne, B. A., Morgan, J. W., Orrock, J. L., Prober, S. M., y Smith, M. D. 2016. Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. *Nature* 529:390–393.
- Grime, J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:902–910.
- Grman, E., Lau, J. A., Schoolmaster, D. R., y Gross, K. L. 2010. Mechanisms contributing to stability in ecosystem function depend on the environmental context. *Ecology Letters* 13:1400–1410.
- Gruner, D. S., Smith, J. E., Seabloom, E. W., Sandin, S. A., Ngai, J. T., Hillebrand, H., Harpole, W. S., Elser, J. J., Cleland, E. E., Bracken, M. E. S., Borer, E. T., y Bolker, B. M. 2008. A cross-system synthesis of consumer and nutrient resource control on producer biomass. *Ecology Letters* 11:740–755.
- Gurevitch, J., Morrison, J. A., y Hedges, L. V. 2000. The interaction between competition and predation: a meta-analysis of field experiments. *The American Naturalist* 155:435–453.
- Hairton, N. G., Smith, F. E., y Slobodkin, L. B. 1960. Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist* XCIV:421–425.
- Harpole, W. S., Sullivan, L. L., Lind, E. M., Firn, J., Adler, P. B., Borer, E. T., Chase, P. A., Fay, Y., Hautier, Y., Hillebrand, H., MacDougall, A. S., Seabloom, E. W., Williams, J. D., Bakker, M. W., Cadotte, E. J., Chaneton, C., Chu, E. E., Cleland, C., D'Antonio, K. F., Davies, D. S., Gruner, N., Hagenah, K., Kirkman, J. M. H., Knops, K. J., La Pierre, R. L., McCulley, J. L., Moore, J. W., Morgan, J. W., Prober, S. M., Risch, A. C., Schuetz, C. J., Stevens, P. D., y Wragg, P. D. 2016. Addition of multiple limiting resources reduces grassland diversity. *Nature* 537:93–96.
- Harpole, W. S., y Tilman, D. 2007. Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature* 446:791–793.

- Hautier, Y., F. Isbell, E. T. Borer, E. W. Seabloom, W. S. Harpole, E. M. Lind, A. S. MacDougall, C. J. Stevens, P. B. Adler, J. Alberti, J. D. Bakker, L. A. Brudvig, Y. M. Buckley, M. Cadotte, M. C. Caldeira, E. J. Chaneton, C. Chu, P. Daleo, C. R. Dickman, J. M. Dwyer, A. Eskelinen, P. A. Fay, J. Firn, N. Hagenah, H. Hillebrand, O. Iribarne, K. P. Kirkman, J. M. H. Knops, K. J. La Pierre, R. L. McCulley, J. W. Morgan, M. Pärtel, J. Pascual, J. N. Price, S. M. Prober, A. C. Risch, M. Sankaran, M. Schuetz, R. J. Standish, R. Virtanen, G. M. Wardle, L. Yahdjian, y A. Hector. 2018. Local loss and spatial homogenization of plant diversity reduce ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology and Evolution* 2:50–56.
- Hautier, Y., P. A. Niklaus, y A. Hector. 2009. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science* 324:636–638.
- Hautier, Y., E. W. Seabloom, E. T. Borer, P. B. Adler, W. S. Harpole, H. Hillebrand, E. M. Lind, A. S. MacDougall, C. J. Stevens, J. D. Bakker, Y. M. Buckley, C. Chu, S. L. Collins, P. Daleo, E. I. Damschen, K. F. Davies, P. a Fay, J. Firn, D. S. Gruner, V. L. Jin, J. a Klein, J. M. H. Knops, K. J. La Pierre, W. Li, R. L. McCulley, B. a Melbourne, J. L. Moore, L. R. O’Halloran, S. M. Prober, A. C. Risch, M. Sankaran, M. Schuetz, y A. Hector. 2014. Eutrophication weakens stabilizing effects of diversity in natural grasslands. *Nature* 508:521–525.
- Hautier, Y., D. Tilman, F. Isbell, E. W. Seabloom, E. T. Borer, y P. B. Reich. 2015. Anthropogenic environmental changes affect ecosystem stability via biodiversity. *Science* 348:336–340.
- Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Högberg, K. Huss-Danell, J. Joshi, A. Jumpponen, C. Körner, P. W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. P. H. Mulder, G. O’Donovan, S. J. Otway, J. S. Pereira, A. Prinz, D. J. Read, M. Scherer-Lorenzen, E. D. Schulze, A. S. D. Siamantziouras, E. M. Spehn, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, F. I. Woodward, S. Yachi, y J. H. Lawton. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286:1123–1127.
- Herrero-Jáuregui, C., y M. Oesterheld. 2018. Effects of grazing intensity on plant richness and diversity: a meta-analysis. *Oikos* 127:757–766.
- Hillebrand, H., D. M. Bennett, y M. W. Cadotte. 2008. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology* 89:1510–1520.
- Hillebrand, H., D. S. Gruner, E. T. Borer, M. E. S. Bracken, E. E. Cleland, J. J. Elser, W. S. Harpole, J. T. Ngai, E. W. Seabloom, J. B. Shurin, y J. E. Smith. 2007. Consumer versus resource control of producer diversity depends on ecosystem type and producer community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:10904–10909.
- Hodapp, D., E. T. Borer, W. S. Harpole, E. M. Lind, E. W. Seabloom, P. B. Adler, J. Alberti, C. A. Arnillas, J. D. Bakker, L. Biederman, M. Cadotte, E. E. Cleland, S. Collins, P. A. Fay, J. Firn, N. Hagenah, Y. Hautier, O. Iribarne, J. M. H. Knops, R. L. McCulley, A. MacDougall, J. L. Moore, J. W. Morgan, B. Mortensen, K. J. La Pierre, A. C. Risch, M. Schütz, P. Peri, C. J. Stevens, J. Wright, y H. Hillebrand. 2018. Spatial heterogeneity in species composition constrains plant community responses to herbivory and fertilisation. *Ecology Letters* 21:1364–1371.

- Hoekstra, J. M., T. M. Boucher, T. H. Ricketts, y C. Roberts. 2005. Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters* 8:23–29.
- Hooper, D. U., y P. M. Vitousek. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277:1302–1305.
- Hunter, M. D., y P. W. Price. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73:724–732.
- Irisarri, J. G. N., J. D. Derner, L. M. Porensky, D. J. Augustine, J. L. Reeves, y K. E. Mueller. 2016. Grazing intensity differentially regulates ANPP response to precipitation in North American semiarid grasslands. *Ecological Applications* 26:1370–1380.
- Isbell, F., P. B. Reich, D. Tilman, S. E. Hobbie, S. Polasky, y S. Binder. 2013. Nutrient enrichment, biodiversity loss, and consequent declines in ecosystem productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110:11911–11916.
- Jacobo, E. J., A. M. Rodríguez, N. Bartoloni, y V. A. Deregibus. 2006. Rotational grazing effects on rangeland vegetation at a farm scale. *Rangeland Ecology & Management* 59:249–257.
- Jia, S., X. Wang, Z. Yuan, F. Lin, J. Ye, Z. Hao, y M. S. Luskin. 2018. Global signal of top-down control of terrestrial plant communities by herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115:6237–6242.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113:363–375.
- Karban, R. 2011. The ecology and evolution of induced resistance against herbivores. *Functional Ecology* 25:339–347.
- Koerner, S. E., M. D. Smith, D. E. Burkepile, N. P. Hanan, M. L. Avolio, S. L. Collins, A. K. Knapp, N. P. Lemoine, E. J. Forrestel, S. Eby, D. I. Thompson, G. A. Aguado-santacruz, J. P. Anderson, T. M. Anderson, A. Angassa, S. Bagchi, E. S. Bakker, G. Bastin, y L. E. Baur. 2018. Change in dominance determines herbivore effects on plant biodiversity. *Nature Ecology & Evolution* 2:1925–1932.
- Kraft, N. J. B., L. S. Comita, J. M. Chase, N. J. Sanders, y N. G. Swenson. 2011. Disentangling the drivers of beta diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science* 333:1755–1758.
- Krausmann, F., K.-H. Erb, S. Gingrich, H. Haberl, A. Bondeau, V. Gaube, C. Lauk, C. Plutzer, y T. D. Searchinger. 2013. Global human appropriation of net primary production doubled in the 20th century. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110:10324–10329.
- Kulmatiski, A., P. B. Adler, J. M. Stark, y A. T. Tredennick. 2017. Water and nitrogen uptake are better associated with resource availability than root biomass. *Ecosphere* 8:e01738.
- Laliberté, E., D. A. Norton, y D. Scott. 2013. Contrasting effects of productivity and disturbance on plant functional diversity at local and metacommunity scales. *Journal of Vegetation Science* 24:834–842.
- Lavado, R. S., y M. A. Taboada. 1987. Soil salinization as an effect of grazing in a native grassland soil in the Flooding Pampa of Argentina. *Soil Use and Management* 3:143–148.

- Lefcheck, J. S. 2016. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution* 7:573–579.
- Legendre, P., y L. Legendre. 1998. Numerical ecology. *Developments in Environmental Modelling*, 20. 2^{da} Edición. Elsevier, Amsterdam.
- Legendre, P., y J. Oksanen. 2018. Package ‘lmodel2’.
- Lehman, C. L., y D. Tilman. 2000. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. *The American Naturalist* 156:534–552.
- Leibold, M. A. 1989. Resource edibility and the effects of predators and productivity on the outcome of trophic interactions. *The American Naturalist* 134:922–949.
- Leibold, M. A., J. M. Chase, J. B. Shurin, y A. L. Downing. 1997. Species turnover and the regulation of trophic structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:467–494.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau, y A. Gonzalez. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601–613.
- Lepš, J. 2014. Scale- and time-dependent effects of fertilization, mowing and dominant removal on a grassland community during a 15-year experiment. *Journal of Applied Ecology* 51:978–987.
- Lewandowska, A. M., A. Biermann, E. T. Borer, M. A. Cebrián-Piqueras, S. A. J. Declerck, y et al. 2016. The influence of balanced and imbalanced resource supply on biodiversity – functioning relationship across ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371:20150283.
- Li, W., F. Xu, S. Zheng, F. Taube, y Y. Bai. 2017. Patterns and thresholds of grazing-induced changes in community structure and ecosystem functioning: species-level responses and the critical role of species traits. *Journal of Applied Ecology* 54:963–975.
- Liu, H., Z. Mi, L. Lin, Y. Wang, Z. Zhang, F. Zhang, H. Wang, L. Liu, B. Zhu, G. Cao, X. Zhao, N. J. Sanders, A. T. Classen, P. B. Reich, y J.-S. He. 2018. Shifting plant species composition in response to climate change stabilizes grassland primary production. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115:4051–4056.
- Liu, J., X. Li, Q. Ma, X. Zhang, Y. Chen, F. I. Isbell, y D. Wang. 2019. Nitrogen addition reduced ecosystem stability regardless of its impacts on plant diversity. *Journal of Ecology* 107:2427–2435.
- Liu, L., y T. L. Greaver. 2010. A global perspective on belowground carbon dynamics under nitrogen enrichment. *Ecology Letters* 13:819–828.
- López-Mársico, L., A. Altesor, M. Oyarzabal, P. Baldassini, y J. M. Paruelo. 2015. Grazing increases below-ground biomass and net primary production in a temperate grassland. *Plant and Soil* 392:155–162.
- Loreau, M. 2010. *From populations to ecosystems: Theoretical foundations for a new ecological synthesis*. Princeton University Press.
- Loreau, M., y C. de Mazancourt. 2008. Species synchrony and its drivers: Neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments. *The American Naturalist* 172:E48–E66.

- Loydi, A., y R. A. Distel. 2010. Floristic diversity under different intensities of large herbivore grazing in mountain grasslands of the Ventania System, Buenos Aires. *Ecologia Austral* 20:281–291.
- McCann, K. S. 2000. The diversity–stability debate. *Nature* 405:228–233.
- McGrady-Steed, J., P. M. Harris, y P. J. Morin. 1997. Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature* 390:162–165.
- McNaughton, S. J. 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. *The American Naturalist* 124:863–886.
- McNaughton, S. J., F. F. Banyikwa, y M. M. McNaughton. 1998. Root biomass and productivity in a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecology* 79:587–592.
- Melts, I., K. Lanno, M. Sammul, K. Uchida, K. Heinsoo, T. Kull, y L. Laanisto. 2018. Fertilising semi-natural grasslands may cause long-term negative effects on both biodiversity and ecosystem stability. *Journal of Applied Ecology* 55:1951–1955.
- Mendoza, R., M. Bailleres, I. García, y O. Ruiz. 2016. Phosphorus fertilization of a grass-legume mixture: Effect on plant growth, nutrients acquisition and symbiotic associations with soil microorganisms. *Journal of Plant Nutrition* 39:691–701.
- Milchunas, D. G., y W. K. Lauenroth. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63:327–366.
- Mortensen, B., B. Danielson, W. S. Harpole, J. Alberti, C. A. Arnillas, L. Biederman, E. T. Borer, M. W. Cadotte, J. M. Dwyer, N. Hagenah, Y. Hautier, P. L. Peri, y E. W. Seabloom. 2018. Herbivores safeguard plant diversity by reducing variability in dominance. *Journal of Ecology* 106:101–112.
- Murphy, G. E. P., y T. N. Romanuk. 2014. A meta-analysis of declines in local species richness from human disturbances. *Ecology and Evolution* 4:91–103.
- Niu, D., X. Yuan, A. J. Cease, H. Wen, C. Zhang, H. Fu, y J. J. Elser. 2018. The impact of nitrogen enrichment on grassland ecosystem stability depends on nitrogen addition level. *Science of the Total Environment* 618:1529–1538.
- Oesterheld, M. 1992. Effect of defoliation intensity on aboveground and belowground relative growth rates. *Oecologia* 92:313–316.
- Oesterheld, M., y S. J. McNaughton. 2000. Herbivory in terrestrial ecosystems. Páginas 151–157 en O. E. Sala, R. B. Jackson, H. A. Mooney, y R. Howarth, editores. *Methods in Ecosystem Science*. Springer-Verlag, New York.
- Oesterheld, M., O. E. Sala, y S. J. McNaughton. 1992. Effect of animal husbandry on herbivory-carrying capacity at a regional scale. *Nature* 356:234–236.
- Oksanen, J., F. Guillaume Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, y E. Al. 2015. *Vegan: community ecology package*.
- Oksanen, L., S. D. Fretwell, J. Arruda, y P. Niemela. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *The American Naturalist* 118:240–261.
- Oñatibia, G. R., y M. R. Aguiar. 2016. Continuous moderate grazing management promotes biomass production in Patagonian arid rangelands. *Journal of Arid Environments* 125:73–79.
- Oñatibia, G. R., y M. R. Aguiar. 2018. Paddock size mediates the heterogeneity of grazing impacts on vegetation. *Rangeland Ecology & Management* 71:470–480.

- Oñatibia, G. R., M. F. Reyes, y M. R. Aguiar. 2017. Fine-scale root community structure and below-ground responses to grazing show independence from above-ground patterns. *Journal of Vegetation Science* 28:1097–1106.
- Parker, J. D., D. E. Burkepile, y M. E. Hay. 2006. Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasions. *Science* 311:1459–1461.
- Perelman, S. B., E. J. Chaneton, W. B. Batista, S. E. Burkart, y R. J. C. León. 2007. Habitat stress, species pool size and biotic resistance influence exotic plant richness in the Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* 95:662–673.
- Perelman, S. B., R. J. C. León, y M. Oesterheld. 2001. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* 89:562–577.
- Pesqueira, J., H. R. Huarte, y M. D. García. 2016. Producción de biomasa y respuesta a la fertilización de especies forrajeras subtropicales cultivadas en La Pampa deprimida bonaerense. *Revista de Investigaciones Agropecuarias* 42:79–86.
- Petigrosso, L. R., P. E. Gundel, M. N. Colabelli, O. N. Fernandez, y S. G. Assuero. 2019. Hongos endófitos en festuca alta: del problema a las soluciones. *Revista de Investigaciones Agropecuarias* 45:292–303.
- La Pierre, K. J., D. M. Blumenthal, C. S. Brown, J. A. Klein, y M. D. Smith. 2016. Drivers of variation in aboveground net primary productivity and plant community composition differ across a broad precipitation gradient. *Ecosystems* 19:521–533.
- La Pierre, K. J., y M. D. Smith. 2015. Functional trait expression of grassland species shift with short- and long-term nutrient additions. *Plant Ecology* 216:307–318.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, y R Core Team. 2017. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-131. <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Pizzio, R., C. Herrero-Jáuregui, M. Pizzio, y M. Oesterheld. 2016. Impact of stocking rate on species diversity and composition of a subtropical grassland in Argentina. *Applied Vegetation Science* 19:454–461.
- Polis, G. A. 1999. Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos* 86:3–15.
- Polley, H. W., B. J. Wilsey, y J. D. Derner. 2007. Dominant species constrain effects of species diversity on temporal variability in biomass production of tallgrass prairie. *Oikos* 116:2044–2052.
- Poorter, H., K. J. Niklas, P. B. Reich, J. Oleksyn, P. Poot, y L. Mommer. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist* 193:30–50.
- Porensky, L. M., J. D. Derner, D. J. Augustine, y D. G. Milchunas. 2017. Plant community composition after 75 Yr of sustained grazing intensity treatments in shortgrass steppe. *Rangeland Ecology & Management* 70:456–464.
- Pucheta, E., I. Bonamici, M. Cabido, y S. Díaz. 2004. Below-ground biomass and productivity of a grazed site and a neighbouring ungrazed enclosure in a grassland in central Argentina. *Austral Ecology* 29:201–208.
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Reyes, M. F., y M. R. Aguiar. 2017. Mind the gap among patches in arid plant communities: rapid root proliferation in response to N addition. *Journal of Plant Ecology* 12:89–95.
- Riginos, C., L. M. Porensky, K. E. Veblen, y T. P. Young. 2018. Herbivory and drought generate short-term stochasticity and long-term stability in a savanna understory community. *Ecological Applications* 28:323–335.
- Ripple, W. J., T. M. Newsome, C. Wolf, R. Dirzo, K. T. Everatt, M. Galetti, M. W. Hayward, G. I. H. Kerley, T. Levi, P. A. Lindsey, D. W. Macdonald, Y. Malhi, L. E. Painter, y C. J. Sandom. 2015. Collapse of the world's largest herbivores. *Science Advances* 1:e1400103.
- Rodríguez, A., E. Jacobo, G. Roitman, F. Miñarro, P. Preliasco, y M. Beade. 2016. Manejo de la oferta forrajera en el Parque Nacional Campos del Tuyú y en campos ganaderos vecinos para la conservación del venado de las pampas. *Ecología Austral* 26:150–165.
- Rodríguez, A. M., E. J. Jacobo, P. Scardaoni, y V. A. Deregibus. 2007. Effect of phosphate fertilization on flooding Pampa grasslands (Argentina). *Rangeland Ecology and Management* 60:471–478.
- Ron, R., O. Fragman-Sapir, y R. Kadmon. 2018. The role of species pools in determining species diversity in spatially heterogeneous communities. *Journal of Ecology* 106:1023–1032.
- Rusch, G. M., y M. Oesterheld. 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos* 78:519–526.
- Sala, O. E., A. Deregibus, T. Schlichter, y H. Alippe. 1981. Productivity dynamics of a native temperate grassland in Argentina. *Journal of Range Management* 34:48–51.
- Sala, O. E., L. Yahdjian, K. Havstad, y M. R. Aguiar. 2017. Rangeland ecosystem services: Nature's supply and humans' demand. Páginas 467–489 *en* D. D. Briske, editor. *Rangeland Systems*. Springer.
- Sanderson, E. W., M. Jaiteh, M. A. Levy, K. H. Redford, A. V. Wannebo, y G. Woolmer. 2002. The human footprint and the last of the wild. *BioScience* 52:891–904.
- Sasaki, T., y W. K. Lauenroth. 2011. Dominant species, rather than diversity, regulates temporal stability of plant communities. *Oecologia* 166:761–768.
- Sax, D. F., y S. D. Gaines. 2003. Species diversity: From global decreases to local increases. *Trends in Ecology and Evolution* 18:561–566.
- Schindler, D. E., J. B. Armstrong, y T. E. Reed. 2015. The portfolio concept in ecology and evolution. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13:257–263.
- Seabloom, E. W., E. T. Borer, Y. M. Buckley, E. E. Cleland, K. F. Davies, J. Firn, W. S. Harpole, Y. Hautier, E. M. Lind, A. S. Macdougall, J. L. Orrock, S. M. Prober, P. B. Adler, T. M. Anderson, J. D. Bakker, L. A. Biederman, D. M. Blumenthal, C. S. Brown, L. A. Brudvig, M. Cadotte, C. Chu, K. L. Cottingham, M. J. Crawley, E. I. Damschen, C. M. Dantonio, N. M. Decrappeo, G. Du, P. A. Fay, P. Frater, D. S. Gruner, N. Hagenah, A. Hector, H. Hillebrand, K. S. Hofmockel, H. C. Humphries, V. L. Jin, A. Kay, K. P. Kirkman, J. A. Klein, J. M. H. Knops, K. J. La Pierre, L. Ladwig, J. G. Lambrinos, Q. Li, W. Li, R. Marushia, R. L. Mcculley, B. A. Melbourne, C. E. Mitchell, J. L. Moore, J. Morgan, B. Mortensen, L. R. O'halloran,

- D. A. Pyke, A. C. Risch, M. Sankaran, M. Schuetz, A. Simonsen, M. D. Smith, C. J. Stevens, L. Sullivan, E. Wolkovich, P. D. Wragg, J. Wright, y L. Yang. 2015. Plant species' origin predicts dominance and response to nutrient enrichment and herbivores in global grasslands. *Nature Communications* 6:7710.
- Semmartin, M., M. Oyarzabal, J. Loreti, y M. Oesterheld. 2007. Controls of primary productivity and nutrient cycling in a temperate grassland with year-round production. *Austral Ecology* 32:416–428.
- Singer, F. J., y K. A. Schoenecker. 2003. Do ungulates accelerate or decelerate nitrogen cycling? *Forest Ecology and Management* 181:189–204.
- Smil, V. 2000. Phosphorus in the environment: Natural flows and human interferences. *Annual Review of Energy and the Environment* 25:53–88.
- Smith, M. D., A. K. Knapp, y S. L. Collins. 2009. A framework for assessing ecosystem dynamics in response to chronic resource alterations induced by global change. *Ecology* 90:3279–3289.
- Socher, S. A., D. Prati, S. Boch, J. Müller, V. H. Klaus, N. Hölzel, y M. Fischer. 2012. Direct and productivity-mediated indirect effects of fertilization, mowing and grazing on grassland species richness. *Journal of Ecology* 100:1391–1399.
- Song, M., N. Zong, J. Jiang, P. Shi, X. Zhang, J. Gao, H. Zhou, Y.-K. Li, y M. Loreau. 2019. Nutrient-induced shifts of dominant species reduce ecosystem stability via increases in species synchrony and population variability. *Science of the Total Environment* 692:441–449.
- Stevens, C. J., E. M. Lind, Y. Hautier, W. S. Harpole, E. T. Borer, S. Hobbie, E. W. Seabloom, L. Ladwig, J. D. Bakker, y P. D. Wragg. 2015. Anthropogenic nitrogen deposition predicts local grassland primary production worldwide. *Ecology* 96:1459–1465.
- Taboada, M. A., G. Rubio, y E. J. Chaneton. 2011. Grazing impacts on soil physical, chemical, and ecological properties in forage production systems. *Páginas 301–320 Soil Management: Building a Stable Base for Agriculture*.
- Tälle, M., B. Deák, P. Poschlod, O. Valkó, L. Westerberg, y P. Milberg. 2016. Grazing vs. mowing: A meta-analysis of biodiversity benefits for grassland management. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 222:200–212.
- de Tezanos Pinto, P., y E. Litchman. 2010. Interactive effects of N:P ratios and light on nitrogen-fixer abundance. *Oikos* 119:567–575.
- Thornton, P. K. 2010. Livestock production: recent trends, future prospects. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:2853–2867.
- Tilman, D., y J. A. Downing. 1994. Biodiversity and stability in grassland. *Nature* 367:363–365.
- Tilman, D., F. Isbell, y J. M. Cowles. 2014. Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45:471–493.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie, y E. Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277:1300–1302.
- Tilman, D., P. B. Reich, y J. M. H. Knops. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441:629–632.

- Tognetti, P. M., E. J. Chaneton, M. S. Campana, P. Graff, G. Longo, y L. Yahdjian. (s/f). Grazing exclusion and nutrients reduce natural grassland diversity by fostering forage plant invasion. En preparación.
- Tripler, C. E., C. D. Canham, R. S. Inouye, y J. L. Schnurr. 2002. Soil nitrogen availability, plant luxury consumption, and herbivory by white-tailed deer. *Oecologia* 133:517–524.
- Turkington, R. 2009. Top-down and bottom-up forces in mammalian herbivore – vegetation systems: an essay review. *Botany* 87:723–739.
- Veblen, K. E., y T. P. Young. 2010. Contrasting effects of cattle and wildlife on the vegetation development of a savanna landscape mosaic. *Journal of Ecology* 98:993–1001.
- Vecchio, M. C., V. A. Bolaños, R. A. Golluscio, y A. M. Rodríguez. 2019. Rotational grazing and exclosure improves grassland condition of the halophytic steppe in Flooding Pampa (Argentina) compared with continuous grazing. *The Rangeland Journal* 41:1–12.
- Viglizzo, E. F., F. C. Frank, L. V. Carreño, E. G. Jobbágy, H. Pereyra, J. Clatt, D. Pincén, y F. Ricard. 2011. Ecological and environmental footprint of 50 years of agricultural expansion in Argentina. *Global Change Biology* 17:959–973.
- Vitousek, P. M., J. D. Aber, R. W. Howarth, G. E. Likens, P. A. Matson, D. W. Schindler, W. H. Schlesinger, y D. G. Tilman. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecological Applications* 7:737–750.
- van der Waal, C., H. de Kroon, F. van Langevelde, W. F. de Boer, I. M. A. Heitkönig, R. Slotow, Y. Pretorius, y H. H. T. Prins. 2016. Scale-dependent bi-trophic interactions in a semi-arid savanna: how herbivores eliminate benefits of nutrient patchiness to plants. *Oecologia* 181:1173–1185.
- Wang, S., y M. Loreau. 2014. Ecosystem stability in space: α , β and γ variability. *Ecology Letters* 17:891–901.
- Wei, T., V. Simko, M. Levy, Y. Xie, Y. Jin, y J. Zemla. 2017. Package ‘corrplot’.
- Westoby, M., B. Walker, y N. Noy-Meir. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* 42:266–274.
- Wilcox, K. R., A. T. Tredennick, S. E. Koerner, E. Grman, L. M. Hallett, M. L. Avolio, K. J. La Pierre, G. R. Houseman, F. Isbell, D. S. Johnson, J. M. Alatalo, A. H. Baldwin, E. W. Bork, E. H. Boughton, W. D. Bowman, A. J. Britton, J. F. Cahill, S. L. Collins, G. Du, A. Eskelinen, L. Gough, A. Jentsch, C. Kern, K. Klanderud, A. K. Knapp, J. Kreyling, Y. Luo, J. R. McLaren, P. Megonigal, V. Onipchenko, J. Prevéy, J. N. Price, C. H. Robinson, O. E. Sala, M. D. Smith, N. A. Soudzilovskaia, L. Souza, D. Tilman, S. R. White, Z. Xu, L. Yahdjian, Q. Yu, P. Zhang, y Y. Zhang. 2017. Asynchrony among local communities stabilises ecosystem function of metacommunities. *Ecology Letters* 20:1534–1545.
- Worm, B., y J. E. Duffy. 2003. Biodiversity, productivity and stability in real food webs. *Trends in Ecology and Evolution* 18:628–632.
- Yang, H., L. Jiang, L. Li, A. Li, M. Wu, y S. Wan. 2012. Diversity-dependent stability under mowing and nutrient addition: evidence from a 7-year grassland experiment. *Ecology Letters* 15:619–626.

- Zavaleta, E. S., J. R. Pasari, K. B. Hulvey, y G. D. Tilman. 2010. Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:1443–1446.
- Zelikova, T. J., D. M. Blumenthal, D. G. Williams, L. Souza, D. R. LeCain, J. Morgan, y E. Pendall. 2014. Long-term exposure to elevated CO₂ enhances plant community stability by suppressing dominant plant species in a mixed-grass prairie. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111:15456–15461.
- Zhang, J., Y. Huang, H. Chen, J. Gong, Y. Qi, F. Yang, y E. Li. 2016a. Effects of grassland management on the community structure, aboveground biomass and stability of a temperate steppe in Inner Mongolia, China. *Journal of Arid Land* 8:422–433.
- Zhang, Y., M. Loreau, N. He, G. Zhang, y X. Han. 2017. Mowing exacerbates the loss of ecosystem stability under nitrogen enrichment in a temperate grassland. *Functional Ecology* 31:1637–1646.
- Zhang, Y., M. Loreau, X. Lü, N. He, G. Zhang, y X. Han. 2016b. Nitrogen enrichment weakens ecosystem stability through decreased species asynchrony and population stability in a temperate grassland. *Global Change Biology* 22:1445–1455.
- Zhou, G., X. Zhou, Y. He, J. Shao, Z. Hu, R. Liu, H. Zhou, y S. Hosseinibai. 2017. Grazing intensity significantly affects belowground carbon and nitrogen cycling in grassland ecosystems: a meta-analysis. *Global Change Biology* 23:1167–1179.
- Ziter, C., y A. S. MacDougall. 2013. Nutrients and defoliation increase soil carbon inputs in grassland. *Ecology* 94:106–116.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, y C. S. Elphick. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1:3–14.
- Zuur, A., E. N. Ieno, N. Walker, A. A. Saveliev, y G. M. Smith. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Primera edición. Springer-Verlag New York.

7. Apéndice A



Figura A-1. Límites del potrero de la Estancia “Las Chilcas” donde se realizó el experimento (línea blanca). En la imagen se detalla la ubicación de los bloques experimentales (cruces blancas) y del único molino que posee el potrero (flecha blanca). Imagen extraída de *Google Earth Pro*.

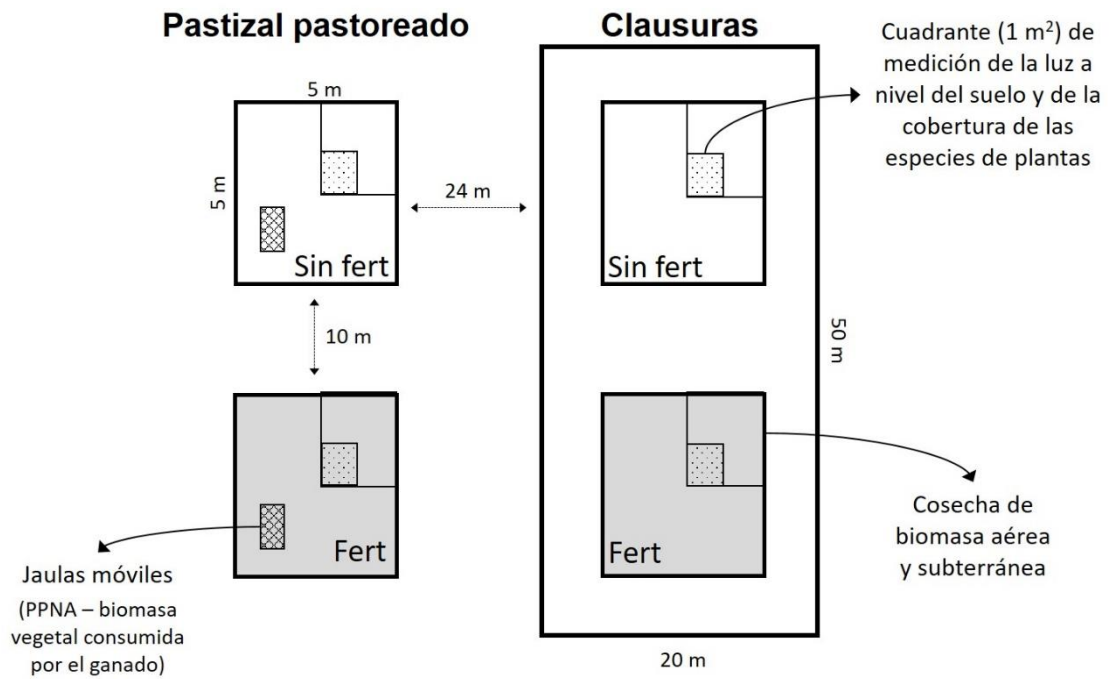


Figura A-2. Diagrama de uno de los seis bloques del diseño experimental donde se indican los sitios de medición dentro de las parcelas de las distintas variables de respuesta. La fertilización (Fert) consiste en la adición de $10 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ de NPK + micronutrientes, siguiendo el protocolo experimental de “Nutrient Network” (Borer et al. 2014a).

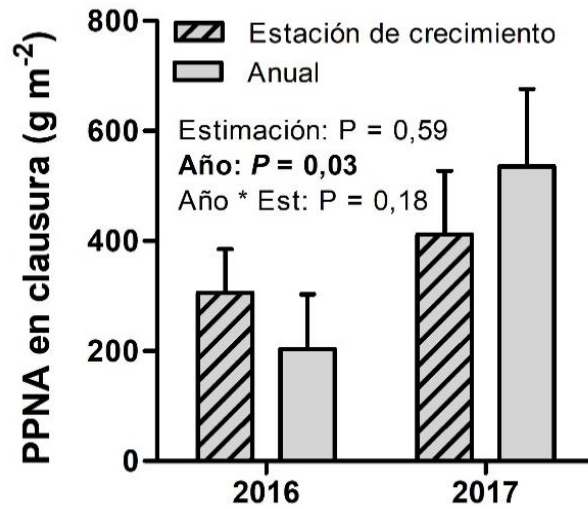


Figura A-3. Comparación de la PPNA dentro de las clausuras estimada con dos métodos de estimación diferentes: durante la estación de crecimiento (noviembre a marzo, barras rayadas) y anualmente (12 meses previos a la cosecha de biomasa de marzo, barras lisas). Las barras representan los valores medios \pm error estándar; $n=6$. Los métodos de estimación no difirieron entre sí. Sólo hubo un efecto estadísticamente significativo ($P < 0,05$) del año de muestreo, que se indica en negrita.

Cuadro A2. Resultados de los modelos de efectos mixtos del pastoreo (Past), la fertilización (Fert), los años de experimento y su interacción, sobre la biomasa aérea viva y muerta (g m^{-2}) a lo largo del tiempo (2014-2017). Los valores previos al comienzo de la fertilización (2013) de cada variable fueron utilizados como covariables en los análisis. Se indican los grados de libertad (g.l.: efecto; error) y los valores F y P (en negrita si $P < 0,05$ y en itálica si $P < 0,10$).

Variable	g.l.	Biomasa aérea viva		Biomasa aérea muerta	
		F	P	F	P
Pre-fertilización (2013)	1;9	14,27	0,004	40,38	<0,001
Pastoreo	1;5	50,59	<0,001	42,42	0,001
Fertilización	1;9	0,05	0,83	2,18	0,17
Past * Fert	1;9	3,76	<i>0,08</i>	0,003	0,96
Año	3;60	3,75	0,02	14,07	<0,001
Past * Año	3;60	2,09	0,11	2,71	<i>0,053</i>
Fert * Año	3;60	3,15	0,03	2,83	0,046
Past * Fert * Año	3;60	0,49	0,69	2,58	<i>0,06</i>

Cuadro A3. Resultados de los modelos de efectos mixtos del pastoreo (Past), la fertilización (Fert) y su interacción sobre la biomasa aérea viva y muerta (g m^{-2}), la PPNA durante la estación de crecimiento ($\text{g m}^{-2} \text{ec}^{-1}$) y el porcentaje de luz a nivel del suelo en el cuarto año experimental (2017). Se indican los grados de libertad (g.l.: efecto; error) y los valores F y P (en negrita si $P < 0,05$).

Variable	g.l.	Biomasa aérea viva (4° año)		Biomasa aérea muerta (4° año)		PPNA (4° año)		Luz a nivel del suelo (4° año)	
		F	P	F	P	F	P	F	P
Pastoreo	1;5	30,54	0,003	41,40	0,001	0,46	0,53	169,12	<0,001
Fertilización	1;9	1,34	0,27	0,03	0,86	1,23	0,29	5,74	0,04
Past * Fert	1;9	5,68	0,04	7,04	0,02	9,38	0,01	48,70	<0,001

Cuadro A4. Resultados de los modelos de efectos mixtos del pastoreo (Past), la fertilización (Fert), la profundidad (Prof) y su interacción, sobre la biomasa subterránea total, la biomasa de raíces, la biomasa de rizomas y bulbos (g m^{-2}) y la proporción de biomasa aérea:subterránea. Se indican los grados de libertad (g.l.: efecto; error) y los valores F y P (en negrita si $P < 0,05$ y en itálica si $P < 0,10$).

Variable	g.l.	Biomasa subterránea total		Biomasa de raíces		Biomasa de rizomas y bulbos		Proporción biomasa aérea:subterránea	
		F	<i>P</i>	F	<i>P</i>	F	<i>P</i>	F	<i>P</i>
Pastoreo	1;5	4,67	<i>0,08</i>	1,40	0,29	4,78	<i>0,08</i>	5,20	<i>0,07</i>
Fertilización	1;10	0,64	0,44	0,14	0,71	4,25	<i>0,07</i>	2,52	0,14
Past * Fert	1;10	1,35	0,27	1,03	0,33	1,43	0,26	1,46	0,25
Profundidad	1;20	231,48	<0,001	491,47	<0,001	92,39	<0,001		
Past * Prof	1;20	0,48	0,50	0,08	0,78	0,41	0,53		
Fert * Prof	1;20	0,21	0,66	0,07	0,79	0,004	0,95		
Past * Fert * Prof	1;20	0,13	0,72	0,83	0,37	0,87	0,36		

Cuadro A5. Resultados de los modelos de efectos mixtos de la fertilización sobre el consumo de biomasa por el ganado ($\text{g m}^{-2} \text{ec}^{-1}$) y la presión de pastoreo. Se indican los grados de libertad (g.l.: efecto; error) y los valores F y P (en negrita si $P < 0,05$).

Variable	g.l.	Consumo de biomasa por el ganado		Presión de pastoreo	
		F	P	F	P
Fertilización	1;5	48,01	0,001	45,63	0,001

Cuadro A6. Resultados de los modelos de efectos mixtos del pastoreo (Past), la fertilización (Fert) y su interacción, sobre la concentración (%) de N y P en los tejidos vegetales y la biomasa de gramínoideas, dicotiledóneas y leguminosas (g m^{-2}). Se indican los grados de libertad (g.l.: efecto; error) y los valores F y P (en negrita si $P < 0,05$).

Variable	g.l.	N (%)		P (%)		Biomasa de gramínoideas		Biomasa de dicotiledóneas		Biomasa de leguminosas	
		F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
Pastoreo	1;5	43,70	0,001	2,12	0,21	34,07	0,002	2,98	0,14	101,91	<0,001
Fertilización	1;10	9,72	0,011	378,94	<0,001	0,20	0,67	6,08	0,03	8,61	0,01
Past * Fert	1;10	3,81	0,08	0,081	0,78	3,93	0,08	9,14	0,01	17,99	0,002

8. Apéndice B

Cuadro B1. Riqueza, diversidad (e^H) y dominancia (Berger-Parker) de los grupos funcionales y especies de plantas. Los valores indican la media (2014-2018) \pm error estándar; n=6. En la última columna se indica el coeficiente de correlación de Pearson ($P < 0,001$).

Variables	Clausura	Clausura	Pastoreo	Pastoreo	Pearson
	Sin fertilizar	Fertilizado	Sin fertilizar	Fertilizado	
Riqueza grupos funcionales	4,50 \pm 0,60	3,47 \pm 0,53	5,97 \pm 0,07	5,87 \pm 0,14	0,82
Riqueza especies	12,63 \pm 2,59	7,03 \pm 2,16	25,03 \pm 1,91	18,90 \pm 2,06	
Diversidad grupos funcionales	2,66 \pm 0,48	1,67 \pm 0,35	4,21 \pm 0,22	4,10 \pm 0,24	0,89
Diversidad especies	5,31 \pm 1,62	2,40 \pm 1,02	12,03 \pm 1,40	8,37 \pm 1,16	
Dominancia grupos funcionales	0,67 \pm 0,09	0,86 \pm 0,07	0,46 \pm 0,04	0,42 \pm 0,04	0,96
Dominancia especies	0,60 \pm 0,11	0,84 \pm 0,08	0,26 \pm 0,04	0,31 \pm 0,04	

Cuadro B2. Resultados de los modelos de efectos mixtos de (a) la riqueza, (b) la diversidad (e^H) y (c) la dominancia (Berger-Parker) de grupos funcionales de plantas en función del pastoreo (Past), la fertilización (Fert), los años y su interacción. El intercepto hace referencia al pastizal sin pastoreo ni adición de nutrientes. Se reportan los valores estimados por el modelo, los grados de libertad (g.l.: efecto, error) y los valores F y P. Los efectos significativos ($P < 0,05$) están en negrita.

	a. Riqueza				b. Diversidad			
	Estim.	g.l.	F	P	Estim.	g.l.	F	P
Intercepto	5,60	1;92	538,85	<0,001	3,84	1;92	604,03	<0,001
Pastoreo	0,32	1;5	20,55	0,006	0,85	1;5	67,09	<0,001
Fertilización	-1,18	1;10	6,67	0,03	-1,19	1;10	6,37	0,03
Past * Fert	1,18	1;10	4,53	0,06	0,64	1;10	4,15	0,07
Año	-0,37	1;92	18,80	<0,001	-0,39	1;92	37,91	<0,001
Past * Año	0,38	1;92	18,80	<0,001	0,23	1;92	14,34	<0,001
Fert * Año	0,05	1;92	0,01	0,92	0,06	1;92	2,11	0,15
Past * Fert * Año	-0,08	1;92	0,28	0,60	0,08	1;92	0,32	0,57
	c. Dominancia							
	Estim.	g.l.	F	P				
Intercepto	0,47	1;92	574,02	<0,001				
Pastoreo	-0,09	1;5	45,37	0,001				
Fertilización	0,19	1;10	4,08	0,07				
Past * Fert	-0,12	1;10	10,11	0,01				
Año	0,07	1;92	29,58	<0,001				
Past * Año	-0,04	1;92	17,75	<0,001				
Fert * Año	-0,0003	1;92	1,93	0,17				
Past * Fert * Año	-0,04	1;92	1,86	0,18				

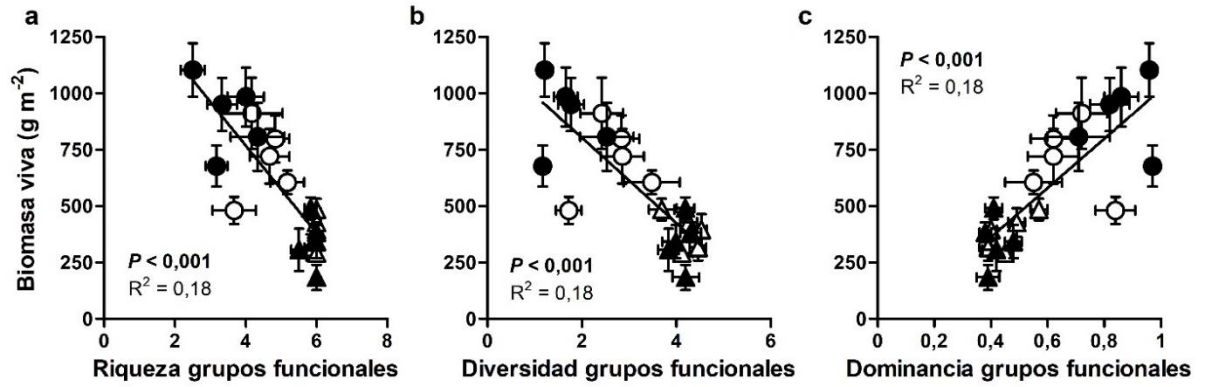


Figura B-1. Biomasa vegetal en función de (a) la riqueza, (b) diversidad (e^H) y (c) dominancia (Berger-Parker) de los grupos funcionales de plantas. Los círculos representan las clausuras y los triángulos el pastoreo, en color negro el tratamiento de fertilización y en blanco sin fertilizar. Cada punto representa el promedio de un tratamiento para un año determinado (2014-2018) \pm error estándar ($n = 6$). En cada panel se indican el valor P y el R^2 correspondiente a ese modelo.

Cuadro B3. Resultado del PERMANOVA de la cobertura relativa de los grupos funcionales y las especies de plantas en respuesta a la fertilización (Fert) y los años de tratamiento (2014-2018) para las parcelas de Pastoreo o Clausura, y en respuesta a los años de tratamiento para cada tratamiento. Se reportan los grados de libertad (g.l.: efecto, error) y los valores F, pseudo-R² y *P*. En negrita se indican los valores significativos ($P < 0,05$) y el mayor pseudo-R² de cada análisis.

Tratamiento	PERMANOVA	Grupos funcionales				Especies			
		g.l.	F	R ²	<i>P</i>	g.l.	F	R ²	<i>P</i>
Pastoreo	Fertilización	1;59	11,76	0,16	0,001	1;59	5,45	0,08	0,001
	Año	1;59	0,95	0,01	0,38	1;59	4,81	0,07	0,001
	Fert * Año	1;59	3,24	0,05	0,01	1;59	1,95	0,03	0,01
Clausura	Fertilización	1;59	14,60	0,17	0,001	1;59	10,21	0,13	0,001
	Año	1;59	12,66	0,15	0,001	1;59	9,09	0,12	0,001
	Fert * Año	1;59	0,24	0,002	0,74	1;59	0,96	0,01	0,30
Pastoreo - Control	Año	1;29	4,25	0,13	0,002	1;29	3,76	0,12	0,001
Pastoreo - Fert	Año	1;29	0,96	0,03	0,24	1;29	3,05	0,10	0,001
Clausura - Control	Año	1;29	5,57	0,17	0,001	1;29	4,40	0,14	0,001
Clausura - Fert	Año	1;29	8,24	0,23	0,001	1;29	6,91	0,20	0,001

Cuadro B4. Resultados de los modelos de efectos mixtos de los distintos grupos funcionales de plantas del pastizal en función del pastoreo (Past), la fertilización (Fert), los años y su interacción. El intercepto hace referencia al pastizal sin pastoreo ni adición de nutrientes. Se reportan los valores estimados por el modelo, los grados de libertad (g.l.: efecto, error) y los valores F y P. Los efectos significativos ($P < 0,05$) están en negrita.

	a. Gramíneas perennes C4				b. Gramíneas perennes C3			
	Estim.	g.l.	F	P	Estim.	g.l.	F	P
Intercepto	5,24	1;92	350,14	<0,001	39,23	1;92	259,42	<0,001
Pastoreo	0,71	1;5	50,15	0,001	-33,33	1;5	179,45	<0,001
Fertilización	-1,66	1;10	14,78	0,003	29,65	1;10	6,56	0,03
Past * Fert	2,46	1;10	2,59	0,14	-26,34	1;10	4,78	0,05
Año	-0,53	1;92	14,11	<0,001	8,50	1;92	12,66	0,001
Past * Año	0,75	1;92	12,07	<0,001	-7,92	1;92	28,06	<0,001
Fert * Año	0,01	1;92	2,69	0,10	-2,61	1;92	0,61	0,44
Past * Fert * Año	-0,50	1;92	2,98	0,09	2,28	1;92	0,79	0,37
	c. Gramíneas anuales C3				d. Monocotiledóneas			
	Estim.	g.l.	F	P	Estim.	g.l.	F	P
Intercepto	2,04	1;92	352,54	<0,001	1,70	1;92	109,01	<0,001
Pastoreo	0,87	1;5	270,94	<0,001	0,44	1;5	15,96	0,01
Fertilización	-0,94	1;10	5,69	0,04	-0,79	1;10	5,51	0,04
Past * Fert	2,58	1;10	14,60	0,003	0,78	1;10	1,36	0,27
Año	-0,41	1;92	1,60	0,21	-0,06	1;92	0,24	0,62
Past * Año	0,61	1;92	11,22	0,001	0,17	1;92	2,18	0,14
Fert * Año	0,17	1;92	0,05	0,82	-0,07	1;92	0,80	0,37
Past * Fert * Año	-0,27	1;92	0,87	0,35	-0,04	1;92	0,05	0,83
	e. Dicotiledóneas				f. Leguminosas			
	Estim.	g.l.	F	P	Estim.	g.l.	F	P
Intercepto	2,52	1;92	178,77	<0,001	1,27	1;92	179,73	<0,001
Pastoreo	0,70	1;5	10,15	0,02	0,89	1;5	58,41	<0,001
Fertilización	-1,16	1;10	14,19	0,004	-0,36	1;10	1,58	0,24
Past * Fert	-0,76	1;10	0,30	0,60	0,64	1;10	18,30	0,002
Año	-0,31	1;92	12,10	<0,001	-0,17	1;92	7,03	0,009
Past * Año	0,07	1;92	3,12	0,08	0,04	1;92	1,53	0,22
Fert * Año	0,16	1;92	8,36	0,005	-0,01	1;92	0,54	0,47
Past * Fert * Año	0,18	1;92	1,03	0,31	0,14	1;92	0,64	0,43

Cuadro B5. Riqueza, diversidad (e^H) y dominancia (Berger-Parker) de las especies de plantas y cobertura relativa de especies exóticas. Los valores indican la media \pm error estándar para cada tratamiento y año; n=6.

Tratamiento	Año	Riqueza de especies	Diversidad	Dominancia	Cobertura de exóticas	
Clausura	Control	2014	16,83 \pm 2,54	8,09 \pm 2,18	0,46 \pm 0,12	54,55 \pm 12,02
		2015	12,33 \pm 1,20	5,85 \pm 1,23	0,48 \pm 0,11	52,92 \pm 10,02
		2016	14,67 \pm 3,19	6,32 \pm 1,82	0,54 \pm 0,11	60,26 \pm 9,62
		2017	10,33 \pm 2,99	4,16 \pm 1,20	0,67 \pm 0,11	71,53 \pm 10,46
		2018	9,00 \pm 2,00	2,14 \pm 0,43	0,82 \pm 0,07	82,42 \pm 7,39
	Fertilizado	2014	11,50 \pm 3,48	4,95 \pm 1,86	0,65 \pm 0,13	75,31 \pm 9,92
		2015	8,00 \pm 2,29	2,53 \pm 0,70	0,80 \pm 0,07	80,59 \pm 6,95
		2016	6,83 \pm 1,22	2,03 \pm 0,47	0,85 \pm 0,06	86,57 \pm 6,05
		2017	3,67 \pm 0,56	1,27 \pm 0,07	0,95 \pm 0,01	96,36 \pm 0,79
		2018	5,17 \pm 0,91	1,20 \pm 0,05	0,97 \pm 0,01	96,68 \pm 0,84
Pastoreo	Control	2014	27,83 \pm 0,87	15,11 \pm 1,06	0,19 \pm 0,02	34,14 \pm 4,28
		2015	20,67 \pm 2,09	12,40 \pm 1,74	0,19 \pm 0,02	26,45 \pm 2,03
		2016	26,17 \pm 1,40	13,00 \pm 0,93	0,25 \pm 0,02	32,31 \pm 2,85
		2017	25,00 \pm 1,75	9,90 \pm 1,16	0,38 \pm 0,04	25,51 \pm 2,70
		2018	25,50 \pm 2,29	9,76 \pm 0,99	0,27 \pm 0,02	34,10 \pm 6,40
	Fertilizado	2014	21,33 \pm 1,63	10,21 \pm 0,92	0,24 \pm 0,03	43,31 \pm 2,48
		2015	16,33 \pm 1,28	8,83 \pm 1,23	0,31 \pm 0,04	34,94 \pm 5,21
		2016	18,50 \pm 2,03	7,63 \pm 1,05	0,33 \pm 0,03	62,68 \pm 2,85
		2017	15,83 \pm 2,02	6,87 \pm 1,48	0,35 \pm 0,07	53,73 \pm 8,00
		2018	22,50 \pm 2,28	8,32 \pm 0,91	0,31 \pm 0,02	45,97 \pm 4,89

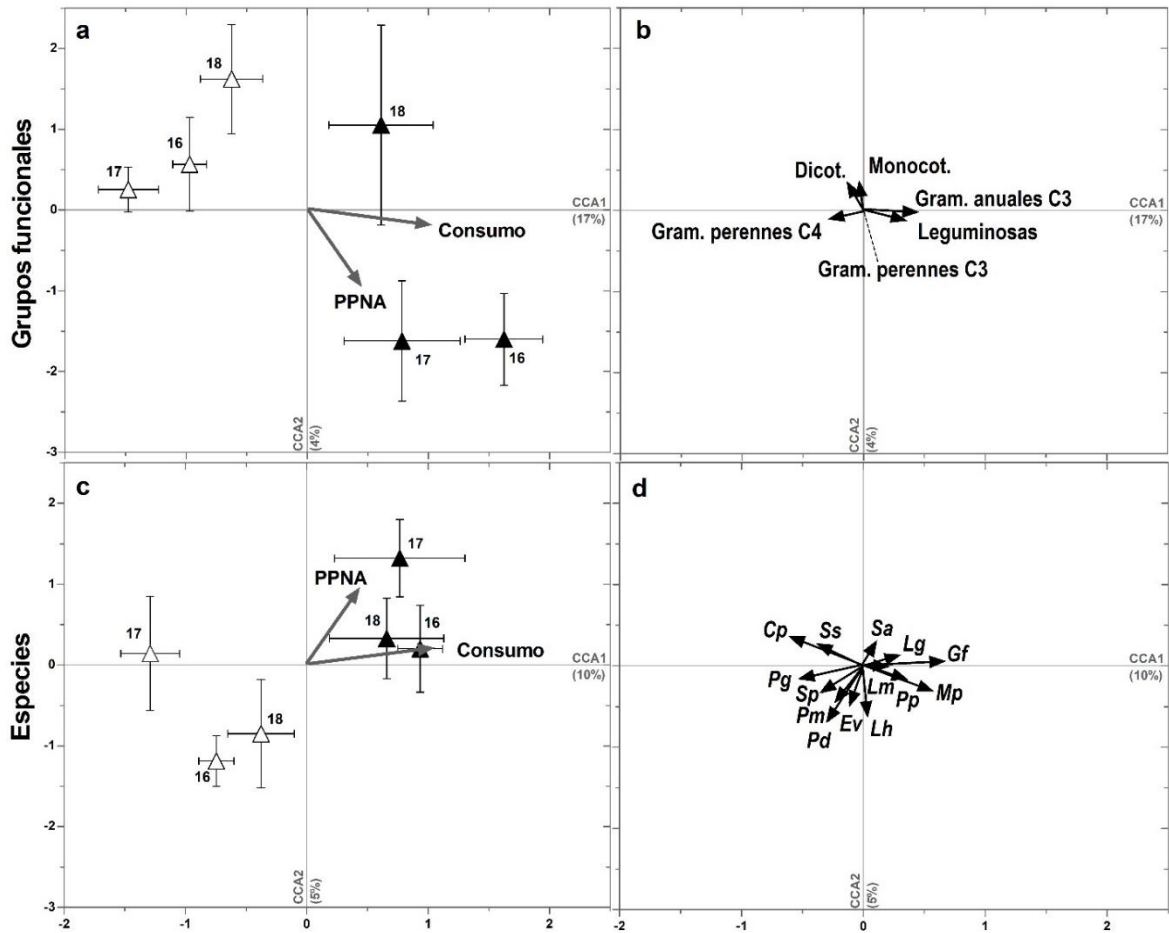


Figura B-2. Análisis de correspondencia canónico (CCA) en el que se evalúa la PPNA en el pastizal pastoreado y el consumo de biomasa vegetal por el ganado doméstico en función de los cambios en la composición de la comunidad vegetal considerando la cobertura de grupos funcionales (**a, b**) y de especies (**c, d**). En los paneles (**a**) y (**c**) cada punto representa el promedio de un tratamiento para un año determinado \pm error estándar (16-17-18 indican los años del 2016 al 2018, respectivamente; $n = 6$), en color negro el tratamiento de fertilización y en blanco sin fertilizar. Las flechas grises oscuro representan los vectores de la PPNA y el consumo (**a, c**). Las flechas negras indican los vectores de los grupos funcionales (**b**) y las especies dominantes (**d**): *Carex phalaroides* (Cp), *Eleocharis viridans* (Ev), *Gaudinia fragilis* (Gf), *Lotus glaber* (Lg), *Leersia hexandra* (Lh), *Lolium multiflorum* (Lm), *Mentha pulegium* (Mp), *Paspalum dilatatum* (Pd), *Panicum gounii* (Pg), *Panicum milioides* (Pm), *Paspalidium paludivagum* (Pp), *Schedonorus arundinaceae* (Sa), *Setaria parviflora* (Sp), *Stenotaphrum secundatum* (Ss). La línea punteada en el panel (**b**) indica el extremo del vector correspondiente a las gramíneas perennes C3: CCA1 = 0,006; CCA2 = -0,01.

9. Apéndice C

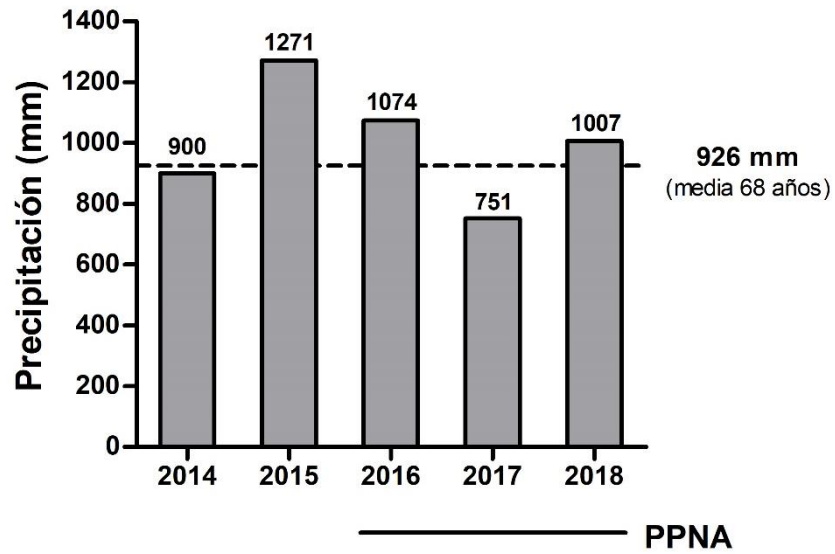


Figura C-1. Precipitación (mm) anual durante el experimento. Cada barra representa la precipitación acumulada durante los 12 meses previos al momento de medición en marzo del año calendario (i.e. 2014 muestra las precipitaciones acumuladas entre marzo 2013 y febrero 2014). Se indica arriba de cada barra el valor de precipitación correspondiente y con la línea punteada el valor promedio de precipitación en los últimos 68 años. La línea debajo del eje X indica los años en los que se estimó la PPNA del pastizal. La cobertura de especies se midió durante todos los años.

Cuadro C1. Mejores modelos para explicar la estabilidad de la PPNA obtenidos con la función *dredge* (paquete ‘MuMIn’) en función de la asincronía, diversidad y dominancia de los grupos funcionales (GFs) y las especies (Spp) de plantas del pastizal. Los términos cuadráticos se indican con ‘²’, ‘Int.’ hace referencia al intercepto y ‘g.l.’ a los grados de libertad del modelo. Se indica el AICc, la diferencia de AICc con el primer modelo (Δ AICc) y el peso relativo de cada modelo. Se reportan los estimadores estandarizados de las variables incluidas en cada modelo. Las filas resaltadas en gris indican los modelos con menor AICc y mayor peso.

Nº	Int.	Asincronía GFs	Asincronía Spp	Dominancia GFs	Dominancia Spp	Dominancia Spp ²	Diversidad GFs	Diversidad Spp	g.l.	AICc	Δ AICc	Peso
1	0,68				-0,41				5	54,60	0,00	0,093
2	0,23				-0,57	0,46			6	54,70	0,12	0,087
3	0,68						0,43		5	55,00	0,39	0,076
4	0,68							0,35	5	56,50	1,94	0,035
5	0,36					0,33	0,54		6	56,50	1,98	0,034
6	0,68	-0,17			-0,50				6	56,60	1,99	0,034
7	0,05				-1,11	0,65		-0,48	7	56,60	2,04	0,033
8	0,68			-0,37					5	56,70	2,12	0,032
9	0,68	-0,18					0,53		6	56,80	2,24	0,030
10	0,18	-0,17			-0,71	0,52			7	57,00	2,41	0,028
11	0,68			0,43	-0,83				6	57,30	2,76	0,023
12	0,68			0,64			1,06		6	57,40	2,84	0,022
13	0,26			-0,53		0,44			6	57,50	2,96	0,021
14	0,68								4	57,60	3,01	0,021

10. Apéndice D

Métodos utilizados en la comparación con el experimento global en pastizales

Con el objetivo de comparar los resultados obtenidos en esta tesis con los obtenidos en pastizales pastoreados por distintos tipos de herbívoros ($> 50 \text{ g animal}^{-1}$), se utilizaron datos de “The Nutrient Network” (NutNet; <http://www.nutnet.umn.edu/>). NutNet es una red global experimental colaborativa de la que forma parte “Las Chilcas”, el sitio experimental utilizado en esta tesis. Esta red, creada en 2007, utiliza un diseño experimental y un protocolo de medición común (descriptos previamente en el Capítulo 2), lo que facilita la comparación de los resultados obtenidos entre los sitios participantes distribuidos en pastizales de todo el planeta.

Para realizar la comparación se seleccionaron sitios que tuvieran al menos cuatro años de experimento en los que se haya manipulado la adición de nutrientes (parcelas con fertilización con $10 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ de NPK o parcelas “control” sin fertilizar) en combinación factorial con la presencia de herbívoros (parcelas en las que los herbívoros tienen acceso o parcelas clausuradas a los herbívoros). Se encontraron 43 sitios que reunían estas características, distribuidos en 12 países y cinco continentes (Apéndice D: Cuadro D1). En todos estos sitios experimentales se midió la biomasa aérea viva, pero sólo en 29 de ellos se midió también la disponibilidad de luz a nivel del suelo. De esta manera, se contó con más sitios que los incluidos en Borer et al. 2014b (13 y 11 sitios más para la biomasa y para la luz, respectivamente). Todos los sitios realizan el mismo protocolo de adición de nutrientes y de medición de la biomasa vegetal y de la luz disponible a nivel del suelo. Este protocolo corresponde a lo descrito en el Capítulo 2 (ver también Borer et al. 2014a).

La biomasa aérea viva se midió anualmente en el pico de la estación de crecimiento correspondiente a cada sitio. Se cortó toda la biomasa aérea viva en pie dentro de dos marcos rectangulares de $0,1 \times 1 \text{ m}$ localizados al azar dentro de cada parcela. Las muestras de biomasa se secaron a 60°C hasta peso constante y se pesaron ($0,01 \text{ g}$). En la misma fecha en que se cosechó la biomasa aérea también se midió la radiación fotosintéticamente activa (RFA, $\text{mmol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). La RFA se midió arriba del canopeo y a nivel del suelo en un cuadrante permanente de 1 m^2 delimitado dentro de cada parcela, utilizando un ceptómetro de 1 m de largo. Las mediciones se realizaron al mediodía (11 am – 2 pm) de días soleados. Luego se estimó el porcentaje de luz a nivel del suelo como la relación entre el RFA a nivel del suelo en relación con la RFA arriba del canopeo multiplicado por 100.

Se comparó la biomasa aérea viva y la luz a nivel del suelo en el cuarto año del experimento global con los resultados del cuarto año experimental del experimento en “Las Chilcas” (último año incluido en el Capítulo 2). Para ello se estimó el logaritmo natural de la relación de respuesta (LRR) de los efectos simples e interactivos de la herbivoría y la fertilización como:

$$\text{LRR}_F = (\ln X_{H0F1} + \ln X_{H1F1}) - (\ln X_{H0F0} + \ln X_{H1F0}) \quad (1)$$

$$\text{LRR}_H = (\ln X_{H1F0} + \ln X_{H1F1}) - (\ln X_{H0F0} + \ln X_{H0F1}) \quad (2)$$

$$\text{LRR}_{F \times H} = (\ln X_{H0F1} + \ln X_{H1F0}) - (\ln X_{H0F0} + \ln X_{H1F1}) \quad (3)$$

“F” y “H” hacen referencia al tratamiento de fertilización (0 para las parcelas sin fertilizar y 1 para las parcelas fertilizadas con NPK) y de herbivoría/pastoreo (0 para las clausuras y 1 para las parcelas con presencia de herbívoros), respectivamente. “X”

representa el valor medio de la biomasa viva o de la luz a nivel del suelo del tratamiento correspondiente en cada sitio. Para cada variable se estimó la media y el intervalo de confianza (IC 95%) determinar si eran significativamente diferentes de cero (Gurevitch et al. 2000).

Cuadro D1. Sitios de la red de experimentos “The Nutrient Network” incluidos en los análisis. Los sitios que midieron la luz a nivel del suelo se indican en la última columna con una cruz. TMA: temperatura media anual (°C); PMA: precipitación media anual (mm).

#	Código del sitio	País	Continente	Latitud	Longitud	TMA	PMA	Luz
1	azi.cn	China	Asia	33,670	101,870	2	667	X
2	bart.us	Estados Unidos	América	42,245	-99,652	8,7	597	X
3	bldr.us	Estados Unidos	América	39,972	-105,234	9,7	425	X
4	bnch.us	Estados Unidos	América	44,277	-121,968	5,5	1647	
5	bogong.au	Australia	Oceanía	-36,874	147,254	5,7	1592	X
6	burrawan.au	Australia	Oceanía	-27,735	151,140	18,4	683	X
7	cbgb.us	Estados Unidos	América	41,785	-93,385	9	855	X
8	cdcr.us	Estados Unidos	América	45,425	-93,212	6,3	750	
9	cdpt.us	Estados Unidos	América	41,200	-101,630	9,5	445	X
10	cereep.fr	Francia	Europa	48,280	2,660	11	642	
11	comp.pt	Portugal	Europa	38,000	-8,000	16,5	554	X
12	cowi.ca	Canadá	América	48,460	-123,380	9,8	764	X
13	elliott.us	Estados Unidos	América	32,875	-117,052	17,2	331	X
14	hall.us	Estados Unidos	América	36,872	-86,702	13,6	1282	X
15	hart.us	Estados Unidos	América	42,724	-119,498	7,4	272	X
16	hero.uk	Reino Unido	Europa	51,411	-0,639	9,9	692	
17	hopl.us	Estados Unidos	América	39,013	-123,060	12,3	1127	X
18	kbs.us	Estados Unidos	América	42,409	-85,391	8,7	913	X
19	kilp.fi	Finlandia	Europa	69,050	20,833	-4,1	551	X
20	kiny.au	Australia	Oceanía	-36,200	143,750	15,5	426	
21	koffler.ca	Canadá	América	44,024	-79,536	6,4	815	X
22	konz.us	Estados Unidos	América	39,071	-96,583	11,9	877	
23	look.us	Estados Unidos	América	44,205	-122,128	4,8	1898	
24	marc.ar	Argentina	América	-37,715	-57,425	13,9	838	X
25	mcla.us	Estados Unidos	América	38,864	-122,406	13,5	867	X
26	mtca.au	Australia	Oceanía	-31,782	117,611	17,3	330	
27	pape.de	Alemania	Europa	53,086	7,473	8,9	783	
28	ping.au	Australia	Oceanía	-32,496	116,973	16,2	483	X
29	rook.uk	Reino Unido	Europa	51,406	-0,644	9,8	706	
30	saana.fi	Finlandia	Europa	69,036	20,842	-3,1	508	X
31	sage.us	Estados Unidos	América	39,430	-120,240	5,7	882	X
32	saline.us	Estados Unidos	América	39,050	-99,100	11,8	607	
33	sava.us	Estados Unidos	América	33,344	-81,651	17,3	1194	
34	sereng.tz	Tanzania	África	-2,255	34,513	22,1	854	X
35	sgs.us	Estados Unidos	América	40,817	-104,767	8,4	365	X
36	shps.us	Estados Unidos	América	44,243	-112,198	5,5	262	
37	sier.us	Estados Unidos	América	39,236	-121,284	15,6	935	X
38	smith.us	Estados Unidos	América	48,207	-122,625	9,8	597	X
39	spin.us	Estados Unidos	América	38,136	-84,501	12,5	1140	X
40	trel.us	Estados Unidos	América	40,075	-88,829	11	982	X
41	unc.us	Estados Unidos	América	36,008	-79,020	14,6	1163	X
42	valm.ch	Suiza	Europa	46,631	10,372	0,3	1098	
43	yarra.au	Australia	Oceanía	-33,610	150,730	17,2	898	X