Mantenimiento de la diversidad en pastizales invadidos: mecanismos asociados a la interacción entre disturbios, recursos y la disponibilidad de propágulos

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

Cecilia Denisse Molina
Lic. en Ciencias Ambientales - Universidad de Buenos Aires - 2015

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

FAUBA Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano

COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis
Pedro M. Tognetti
Ingeniero Agrónomo, Facultad de Agronomía UBA, Argentina.
Doctor en Ciencias Agropecuarias, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

Co-directora
Pamela Graff
Licenciada en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional del Sur
Doctora en Ciencias Agropecuarias, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

JURADO DE TESIS

Myriam Roxana Aragón
Licenciada en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de Tucumán,
Doctora en Ciencias Agropecuarias, Universidad de Buenos Aires

Eduardo Raúl Pucheta
Biólogo, Universidad Nacional de Córdoba
Doctor en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de Córdoba

Felipe Lezama
Licenciado en Ciencias Biológicas, Universidad de la República, Uruguay
Doctor en Ciencias Biológicas, Universidad de la República, Uruguay

Fecha de defensa: 13 de Junio de 2022

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, a mis directores. A Enrique por aceptarme como becaria, por su generosidad en compartir conocimientos y por transmitir su pasión por la ciencia. A Pedro por la paciencia, el acompañamiento, los viajes al campo. Por siempre apoyar e incentivar a nuevos desafíos y discutir las ideas. Por la buena onda y por sobre todas las cosas por el compromiso continuo. A Pame, por el acompañamiento, los largos días de campo. Por escuchar, enseñar y estar siempre abierta a las discusiones.

A Cele y Sofi. Por ser grandes compañeras, por formar un gran equipo. Gracias por las discusiones de papers y de presentaciones. Por aprender juntas de que el trabajo en equipo vale más y es más lindo que el meramente individual. Por los viajes al campo y las mil fotos de atardecer. Este proceso fue más lindo con ustedes.

A Laura por construir un hermoso grupo de trabajo. Por incentivar y promover las reuniones y discusiones. Por abrirnos las puertas de tu casa. Al resto del grupo de trabajo, a Marian por siempre la buena onda y predisposición en ayudar. A Tomi, Sergio, Xime, Marcos, Vicky y Vivi.

A los jurados, por su importante contribución para el mejoramiento de esta tesis.

A los compañeros del piso de becarixs, por los mates y charlas compartidas.

A la estancia “Las Chilcas”. A CONICET por financiar mi beca doctoral y a IFEVA por darme el lugar de trabajo. A UBACyT, ANPCyT y Neotropical Grassland Conservancy por el financiamiento que permitieron llevar a cabo los experimentos de esta tesis.

A lxs amigxs que me dio la facultad, al “Real Team”. Por los buenos momentos, viajes y alegrarse y compartir los logros de todxs. Y a mis amigas de la vida, por estar siempre presentes.

A mi familia: Gloria, Juan, Nadia, Abril y Naithan y a Gus, mi compañero de vida. Por acompañar siempre en todas mis iniciativas.

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.

Cecilia D. Molina

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

Molina CD, Tognetti PM, Graff P, Chaneton EJ. Mowing does not redress the negative effect of nutrient addition on alpha and beta diversity in a temperate grassland. *J Ecol*. 2021;00: 1–10. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13573 (Capítulo 3)

ÍNDICE GENERAL

1.CAPÍTULO 1 - INTRODUCCIÓN GENERAL 1

1.1 PROBLEMAS Y ANTECEDENTES 2
1.1.1 AMENAZAS PARA EL MANTENIMIENTO DE LA DIVERSIDAD DE PASTIZALES: NUTRIENTES Y CAMBIOS EN LOS REGÍMENES DE DISTURBIOS 2
1.1.2 Mecanismos asociados a la pérdida de especies por la adición de nutrientes 5
1.1.3. Escalas de estudio de la diversidad 7
1.1.4 Invasión de especies exóticas en pastizales templados 9
1.1.5 Restauración de la diversidad en pastizales 10
1.2 CONSECUENCIAS ECOLÓGICAS DE LA PÉRDIDA DE DIVERSIDAD EN PASTIZALES 13
1.3 OBJETIVOS E HIPÓTESIS 15
1.4. EL SISTEMA DE ESTUDIO 17
1.5. ORGANIZACIÓN DE LA TESIS 20

CAPÍTULO 2 - EFECTO DE LOS NUTRIENTES BAJO DIFERENTES TIPOS DE DISTURBIOS SOBRE LA ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES VEGETALES 22

2.1 INTRODUCCIÓN 23
2.2 MATERIALES Y MÉTODOS 31
2.2.1 Sitio de estudio 31
2.2.2 Diseño experimental 31
2.2.3 Mediciones de vegetación 32
2.2.4 Métricas utilizadas para describir a la comunidad 33
2.2.5 Variables ambientales: medición de la disponibilidad de luz 36
2.3 RESULTADOS 38
2.3.1. Riqueza y cobertura de especies bajo diferentes disturbios 38
2.3.2 Reordenamiento de especies en las curvas de rango abundancia en el tiempo 42
2.3.3 Efecto de la adición de nutrientes en las curvas de rango cobertura 44
2.3.4 Efecto de la adición de nutrientes en la diversidad beta bajo diferentes disturbios 48
2.3.5 Variables ambientales: disponibilidad de luz 50
2.4 DISCUSIÓN 52
2.4.1 Cambios en la diversidad alfa bajo diferentes escenarios de disturbios al canopeo 53
2.4.3 Cambios en la diversidad a escala espacial (beta) bajo diferentes disturbios al canopeo 57
2.5 CONCLUSIONES PARCIALES 59

3. CAPÍTULO 3 – INTERACCIÓN ENTRE LOS CORTES MECÁNICOS AL CANOPEO Y LA ADICIÓN DE NUTRIENTES SOBRE LA DIVERSIDAD 60

3.1 INTRODUCCIÓN 61
3.2 MATERIALES Y MÉTODOS 65

3.2.1 Sitio de Estudio *65*
3.2.2 Diseño experimental *65*
3.2.3 Recopilación de datos *67*
3.2.3 Métricas de la comunidad *68*
3.2.4 Análisis estadístico *68*
3.3 RESULTADOS 71
3.4 DISCUSIÓN 78
3.5 CONCLUSIONES PARCIALES 82

4. CAPÍTULO 4 - RESTAURACIÓN DE LA DIVERSIDAD MEDIANTE DISTURBIOS AL CANOPEO Y ADICIÓN DE PROPÁGULOS NATIVOS CON DIFERENTE FENOLOGÍA 83

4.1 INTRODUCCIÓN 84
4.2 MATERIALES Y MÉTODOS 90
4.2.1 Sitio de estudio *90*
4.2.2 Diseño experimental *90*
4.2.3 Análisis estadísticos *94*
4.3 RESULTADOS 99
4.3.1 ¿Cuál es la importancia relativa del tipo de disturbios al canopeo en promover la diversidad de pastos nativos invernales y estivales los cuales tienen diferente superposición fenológica con la especie invasora invernal? *99*
4.3.2 ¿Cómo la adición de semillas de pastos nativos con diferente grado de superposición con el pasto invasor promueve la restauración de la diversidad de pastos nativos, una vez superada la limitación de micrositios? *101*
4.3.3 ¿De qué manera el tipo de disturbio al canopeo y los efectos de la siembra de pastos nativos se reflejan en la estructura de la comunidad? *103*
4.3.4 Composición del banco de semillas *107*
4.4 DISCUSIÓN 108
4.4.1 ¿Cuál es la importancia relativa del tipo de disturbios al canopeo en promover la diversidad de pastos nativos invernales y estivales los cuales tienen diferente superposición fenológica con la especie invasora invernal? *109*
4.4.2 ¿Cómo la adición de semillas de pastos nativos con diferente grado de superposición con el pasto invasor promueve la restauración de la diversidad de pastos nativos, una vez superada la limitación de micrositios? *110*
4.4.3 ¿De qué manera el tipo de disturbio al canopeo y los efectos de la siembra de pastos nativos se reflejan en la estructura de la comunidad? *112*
4.5 CONCLUSIONES PARCIALES 115

5. CAPÍTULO 5 - DISCUSIÓN GENERAL 116

5.1. INTRODUCCIÓN Y SÍNTESIS DE RESULTADOS 117
5.2. APORTES NOVEDOSOS AL CONOCIMIENTO DE LA ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES VEGETALES 118
5.2.1 Patrones de cambio de las comunidades vegetales por la adición de nutrientes bajo condiciones contrastantes de disturbios *118*

5.2.2 Escalas de estudio de la diversidad *121*
5.2.3 Aportes sobre mecanismos asociados a la pérdida de especies por la adición de nutrientes *123*
5.2.4 Mecanismos asociados a la recuperación y mantenimiento de la diversidad en pastizales templados invadidos *125*
5.3 INTEGRACIÓN DE MECANISMOS INVOLUCRADOS EN EL MANTENIMIENTO DE LA DIVERSIDAD 127
5.4 IMPLICANCIAS PARA LA CONSERVACIÓN Y MANTENIMIENTO DE LA DIVERSIDAD EN PASTIZALES TEMPLADOS 130
5.5 PERSPECTIVAS FUTURAS 132
5.6 CONCLUSIONES FINALES 134

íNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1: Mapa de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Se puede observar en detalle la distribución de la Pampa Deprimida y la ubicación del sitio de estudio……...……..19
Figura 2.1: Diseño del experimento con un diseño en bloques de parcelas divididas, en el cual el factor fertilización (cuadrante gris) está anidado dentro del tratamiento de pastoreo (n = 6 bloques). Dentro de las clausuras el corte mecánico (remoción de biomasa) está anidado dentro de los tratamientos de fertilización……..……32
Figura 2.2: Riqueza (número de especies m^{-2}) para las parcelas intactas (a), cortadas (b) y bajo pastoreo doméstico (c) en los tratamientos control (círculos blancos) y fertilizados (cuadrados negros) a lo largo del tiempo. n=6. El tratamiento corte comenzó entre 2013 y 2014 (líneas punteadas). En el gráfico (d) se muestra el efecto de la fertilización en la riqueza de especies para el último año del experimento en interacción con los disturbios. Los valores representan la media ± EE. ……..…….39
Figura 2.3: Efecto de la fertilización (Fert) en la cobertura de especies dominantes (a) y cobertura de especies raras (b) para cada tipo de disturbio (Dist) en el último año del experimento. (n=6). Símbolos blancos representan las parcelas control y los negros las parcelas fertilizadas con NPK Los valores representan la media ± EE …….……40
Figura. 2.4: Relación entre la riqueza de especies y el índice de dominancia Berger Parker para los últimos años del experimento (los datos incluyen desde 2014-2018) para cada tipo de disturbio en condiciones sin fertilizar (Control) y fertilizadas (NPK). La correlación mediante r y el valor p se muestran dentro de cada gráfico……..……41
Figura 2.5: Reordenamiento de especies en el rango de cobertura causado por la fertilización según el tipo de disturbios: intacto (a), corte (b) y pastoreo (c). Símbolos blancos representan las parcelas control y los negros las parcelas fertilizadas con NPK. Los datos muestran la media ± EE. El tratamiento corte comenzó entre 2013 y 2014..……..…….....43
Figura 2.6: Rango de distribución de la abundancia de especies, estimado mediante la cobertura relativa de cada especie, para todos los disturbios: intacto (a), corte (b) pastoreo (c). En cada gráfico se observa la curva para las parcelas control (gris) y las fertilizadas con NPK (negro). El eje Y está graficado a escala logarítmica…….....45
Figura 2.7: Cambios en los atributos de las curvas de ranking de especies debido al aumento de los nutrientes: Diferencias en la equitatividad (a); Diferencia de especies (b) y Diferencia en el rango de especies (c) debido al aumento de los nutrientes para todos los disturbios. Las barras representas los valores medios y las barras de error el intervalo de confianza del 95%.....48
Figura 2.8: Diversidad *beta* (medido como la disimilitud "Bray-Curtis") para cada tipo de disturbio: intacto (a), corte (b) y pastoreo (c) en los tratamientos control (círculos blancos) y fertilizados (cuadrados negros) a lo largo del tiempo. El tratamiento corte comenzó entre 2013 y 2014 (líneas punteadas). En el gráfico (d) se muestra el efecto de la fertilización

sobre la diversidad *beta* para el último año del experimento en interacción con los disturbios. n=6. Los datos muestran la media ± EE. …….……49
Figura 2.9: Efecto de la fertilización en la disimilitud de especies dominantes (a) y disimilitud de especies raras (b) para cada tipo de disturbio en el último año del experimento. Los datos muestran la media ± EE…….……50
Figura 2.10: Proporción de radiación fotosintéticamente activa (pPAR) para cada tipo de disturbio: intacto (a), corte (b) y pastoreo (c) en los tratamientos control (círculos blancos) y fertilizados (cuadrados). En el gráfico (d) se muestra el efecto de la fertilización sobre la pPAR para el último año del experimento en interacción con los disturbios. n =6……51
Figura 3.1: El diseño experimental consistió en un diseño de bloques de parcelas divididas replicado en seis clausuras (bloques), con la parcela principal (25 m^{-2}) con la adición de los recursos limitantes del suelo y las sub-parcelas consideraron los tratamientos de corte. De los seis bloques, tres bloques contenían todo el rango de nutrientes (control-1n-2n-3n) y los otros tres solo los valores extremos (control y los 3 niveles: NPK)…….……..……..67
Figura 3.2: Cambios en la riqueza de especies (a) índice de Simpson inverso (b) y la diversidad *beta* (c) con el número creciente en nutrientes agregados (control, 1, 2, 3) para cuatro años de experimento. Las líneas son los valores medios predichos por el modelo y las áreas sombreadas el intervalo de confianza 95%. Los puntos son valores medidos para cada parcela. Las estadísticas del modelo y los valores p son presentado en el Cuadro 3.1.…….……..….73
Figura 3.3: Probabilidad de pérdida de especies con un número creciente de nutrientes agregados y el corte en función de abundancia inicial (IA). Las curvas indican la cantidad de nutrientes agregados y las áreas sombreadas indicaron el intervalo de confianza 95%. Los puntos son persistencia actual/pérdida de cada especie por parcela. Abundancia inicial (AI), número de nutrientes agregados (N) y Corte (C)……75
Figura 3.4: Figura. 3.4: Modelo de ecuaciones estructurales para explorar los efectos del número de nutrientes agregados, el corte y el tiempo sobre la diversidad *alfa* (estimado como la riqueza de especies) y la diversidad *beta*. …….……77
Figura 4.1: A) El diseño experimental consistió en un diseño de parcela divididas replicado en cinco clausuras (bloques) con el régimen de disturbio (intacto, corte selectivo o corte no selectivo) en la parcela principal (25m^2) y la adición de semillas en combinaciones de pastos nativos según su fenológicas: sin sembrar, siembra de solo pastos nativos de verano (+PNV), siembra de solo pastos de invierno (+PNI) y, siembra de ambos grupos (+PNI + PNV) en el nivel de sub-parcelas……..…….91
Figura. 4.2: Riqueza (a) y cobertura (c) de pastos nativos de invierno; riqueza (b) y cobertura (d) de los pastos nativos de verano según el régimen de disturbio (intacto, corte no selectivo y corte selectivo) a lo largo del tiempo. † P <0,1, * P <0,05, ** P <0,01, *** P <0,001. Los disturbios comenzaron durante 2017. Los datos muestran la media ±EE..……..……100
Figura 4.3: Riqueza (a) y cobertura de pastos nativos de invierno (c), riqueza (b) y cobertura (d) de pastos nativos de verano para el tratamiento de corte y siembra a lo largo del tiempo. La siembra incluye aquellas parcelas que tienen las semillas del grupo funcional foco agregadas sumado a las parcelas que tienen la combinación de pastos

nativos invernales y estivales (por ejemplo, para pastos nativos de invierno, la siembra incluye el promedio de las parcelas con solo siembra de invierno y las parcelas con siembra de pastos nativos de invierno + verano)……102
Figura 4.4: Riqueza de especies nativas (a), cobertura nativa total (b) riqueza total (c) y cobertura de festuca (d) según el régimen de disturbio (intacto, corte no selectivo y corte selectivo) y siembra (combinación de pastos nativos de invierno y verano) a lo largo del tiempo……104
Figura 5.1: Patrones de respuesta al enriquecimiento de nutrientes bajo condiciones contrastantes de disturbios. El aumento de los nutrientes del suelo genera un reordenamiento temporal de la comunidad que varía según el tipo de disturbio y la dominancia del sistema. Esto da como resultado final cambios en la equitatividad de las comunidades vegetales. A su vez, el enriquecimiento con nutrientes genera cambios en la riqueza a escala local (*alfa*) como la heterogeneidad espacial (*beta*) con un efecto diferencial según el tipo de disturbio. Un número diferente de símbolos significa mayor o menor impacto sobre cada atributo de la comunidad.....…..…121
Figura 5.2: Mecanismos asociados a la respuesta al enriquecimiento con nutrientes y disturbios en comunidades vegetales. El agregado de nutrientes aumenta la biomasa vegetal y disminuye la disponibilidad de luz, lo que reduce la diversidad. A su vez, existe un efecto directo negativo de la adición de nutrientes tanto sobre la diversidad generado por la disminución en la dimensión del nicho. En contraste, disturbios al canopeo reducen la acumulación biomasa (que a su vez reduce la diversidad), aumentan la disponibilidad de luz en los estratos más bajos del canopeo y generan entonces un aumento en la diversidad. Los disturbios también provocan un efecto positivo tanto a escala local como espacial independientemente del efecto sobre la biomasa. Esto último se debe a cambios en la estructura del canopeo por los rasgos de las especies o por cambios en otras condiciones abióticas además de la luz. Líneas rojas indican efectos negativos mientras que las verdes indican efectos positivos. ……..…….125
Figura 5.3: Modelo de filtros adaptado a Temperton y Hobss (2004) para mantener la diversidad en pastizales templados dominados. En primer lugar, el filtro abiótico considera el mejoramiento de las condiciones ambientales que favorecen el establecimiento de especies (por ejemplo, disponibilidad de luz). En segundo lugar, manipular el filtro de dispersión sembrando especies nativas o activación del banco de semillas. Por último, el filtro biótico considera las diferencias en fenología entre especies nativas y exóticas……..….129
Figura A1: Cambios en el tiempo según el rango (ranking) de cobertura en dos años consecutivos generado por agentes del cambio global (ej. adición de nutrientes). Los colores de los círculos representan especies diferentes……..152
Figura B1: Modelo de ecuaciones estructurales que muestra las relaciones esperadas hipotéticas basadas en la literatura relacionada con la discusión del efecto de los nutrientes en la diversidad…….……156
Figura B.2: Cambios en la proporción de PAR con el aumento del número de nutrientes agregados y tratamiento de corte a lo largo del tiempo. Las líneas sombreadas indican el intervalo de confianza (+/- 95%). Se graficaron los valores predichos por el modelo. Corte (C), número de nutrientes agregados (N) y tiempo (T). …….……160

íNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1: Ajuste de los modelos de curvas rango-abundancia. Se muestran los valores de AIC para cada modelo; valores de AIC menores indican mejor ajuste……..……..……..46
Cuadro 2.2: Cobertura relativa de las especies con mayor cobertura (Fig. 2) y sus características, para las parcelas control y fertilizadas bajo cada tratamiento de disturbio. Origen (OR): Exótica (E), Nativa (N). Grupo funcional (GF): Gramínea (G), Monocotiledónea (M), Leguminosa (L), Dicotiledónea (D). Forma de crecimiento: Matas (MT), Postrada (PS), Rastrera (RS), Arbustiva (AB), Roseta (RO), Foliosa Erecta (FE). Ciclo de vida: Perenne (P), Anual (A), Bianual (B)……...46
Cuadro 3.1: Resultados del modelo lineal mixto para los efectos del corte (C), el número de nutrientes agregados (N) y el tiempo (T) y sus interacciones en la riqueza, el índice de diversidad de Simpson^{-1} y la diversidad *beta*. Se muestran los grados de libertad del numerador (*gln*) y los grados de libertad del denominador (*gld*), el valor estimado (Valor est.) y los valores p…….....74
Cuadro 4.1: Especies nativas de pastos nativos de invierno y de verano sembrados durante 2018 y 2019. Potencial de germinación de GP en condiciones de laboratorio y semillas sembradas en el primer (2018) y segundo año (2019).…….……..……93
Cuadro 4.2: Caracterización de micrositios bajo distintos regímenes de disturbios (Intacto, No-selectivo, selectivo) ……..…….…….98
Cuadro 4.3: Resumen del análisis MANOVA y ANOVA de la composición de la comunidad vegetal por grupo funcional: festuca, otros pastos exóticos (OPE), dicotiledóneas exóticas (DE), pastos nativos de verano (PNV), pastos nativos de invierno (PNI), dicotiledóneas nativas (DN), y otras monocotiledóneas nativas (OMN) para el tratamiento de corte (selectivo vs. no selectivo) y la adición de semillas (sin sembrar, pastos nativos de invierno sembrados: + PNI, pastos nativos de verano: + PNV y combinadas: + PNI + PNI). MANOVA: gl numerador: 7; gl denominador: 26……..……..……..….106
Cuadro 4.4: Resumen del PERMANOVA donde se compara el tipo de corte (corte no selectivo vs. selectivo) y la siembra (disposición factorial de la adición de semillas: sin sembrar, +PNI, + PNV, +PNI + PNV). En esta tabla se incluyen los grados de libertad (gl), la suma de cuadrados (SC), R^2, el valor F y el valor p del modelo…….…….…….106
Cuadro 4.5: Densidad de semillas y riqueza de especies de semillas germinables para grupos funcionales de especies de plantas nativas y exóticas en áreas invadidas y no invadidas. Los grupos funcionales de especies fueron: festuca, otros pastos exóticos (OPE), dicotiledóneas exóticas (DE), pastos nativos de verano (PNV), pastos nativos de invierno (PNI), dicotiledóneas nativas (DN), y otras monocotiledóneas nativas (OMN)……..……107
Cuadro A.1: Cobertura relativa de todas las especies y sus características, para las parcelas control y fertilizadas bajo cada tratamiento de disturbio. ……...152

Cuadro A2: Cálculo del reordenamiento temporal para dos años consecutivos en las parcelas clausuradas-cortadas teniendo en cuenta las primeras 23 especies. En la tabla se muestra la cobertura en dos años consecutivos (2017 y 2018), la posición en el rango de especies y la diferencia entre la posición en el año 2017 y 2018……..…..155
Cuadro B1: Resultados del modelo lineal mixto y las pruebas post hoc según los efectos del corte (C), los nutrientes (N) y sus interacciones sobre la riqueza de especies y la diversidad *beta*. Se detallan los grados de libertad (g.l.) y los valores p.……..…157
Cuadro B2: Resultados del modelo lineal y las pruebas post hoc según los efectos de la adición combinada de nutrientes esenciales sobre las concentraciones en el suelo de N (Nitrógeno), P (Fósforo) y K (Potasio) de los nutrientes (N)……..158
Cuadro B3: Influencia de la abundancia inicial (AI), el número de nutrientes agregados (N) y el corte (C) sobre la probabilidad de pérdida de especies. Los valores estimados, el error estándar (EE), el valor Z y el valor p se obtuvieron a partir del modelo de regresión logística…….159
Cuadro B4: Resultados del modelo de ecuaciones estructurales (SEM) para los efectos directos e indirectos del número de nutrientes agregados (nutrientes) y el corte a lo largo del tiempo (años) en la riqueza y la diversidad beta. El modelo proporciona el error estándar, los grados de libertad (g.l.), el valor p y los valores estimados estandarizados (Estand. Est.)……..……...……..…161
Cuadro B5: Interpretaciones para las relaciones propuestas por el modelo a priori y las relaciones nuevas dadas por el modelo (mostradas con asteriscos)..……..…..162

Abreviaturas

EE…….……Error estándar
m…...…….Metros
m^2……..Metro cuadrado
g…..……..Gramos
g.l..……Grados de libertad
K…….Potasio
n…….Número de réplicas
N…….Nitrógeno
pPAR…….Proporción de Radiación Fotosintéticamente Activa
P……Fósforo
spp. ……..Especies

Resumen

La diversidad de los pastizales es amenazada por agentes del cambio global. Aumentos en la carga de nutrientes, exclusión a los regímenes de disturbios y la invasión por especies exóticas promueven la dominancia y reducen la diversidad vegetal. Contrariamente, disturbios que generen micrositios y reduzcan la dominancia, junto con la adición de propágulos, contrarrestarían esos efectos negativos. En esta tesis se estudiaron los mecanismos por los cuales la adición de nutrientes afecta la diversidad a diferentes escalas y bajo diferentes disturbios. Además, se estudió cómo diferentes disturbios y la fenología de especies nativas e invasoras promueven la restauración de plantas. Con dos experimentos a campo donde se manipularon los nutrientes disponibles (N-P-K) y diferentes tipos de disturbios se demostró que la reducción de la diversidad a diferentes escalas espaciales dependió del disturbio del sistema. En sitios dominados, la pérdida de diversidad se debió principalmente a la competencia por la luz. Cuando aumenta la luz debido a cortes mecánicos, la pérdida de diversidad fue consecuencia tanto del aumento de los nutrientes como de la competencia aérea generada por las especies beneficiadas por la fertilización. Bajo pastoreo doméstico el impacto negativo de los nutrientes no fue tan marcado debido, probablemente, a un efecto de compensación dado por el consumo de especies dominantes. Con un tercer experimento en un pastizal invadido se evaluó cómo los micrositios, generados por disturbios selectivos hacia una especie invasora, y la adición de especies nativas con diferentes nichos temporales conducen a la recuperación de la diversidad. Se demostró que la restauración de la diversidad de pastos nativos requiere considerar las diferencias fenológicas entre las especies nativas sembradas y las invasoras presentes junto con generar disturbios selectivos a la/s invasora/s. En conjunto, esta tesis reveló patrones y mecanismos operantes detrás la pérdida y recuperación de la diversidad en pastizales.

Palabras claves: competencia por luz, especies dominantes, diversidad, disturbios, fenología, nutrientes.

ABSTRACT

Grassland diversity is being threatened by drivers of global-change. Increasing nutrient input, regime disturbance exclusion and invasion by alien species promote dominance and reduce plant diversity. On the contrary, disturbances that generate microsites and eliminate the dominant plants and the addition of propagules would counteract these negative effects and increase plant diversity. The objective was to elucidate the mechanisms underlying the changes induced by the addition of soil nutrients in the diversity of grasslands at different scales and under different types of disturbance. Through field experiments, the available nutrients (N-P-K) were manipulated in interaction with different types of disturbances. The reduction of diversity at different spatial scales depended on the disturbance of the system. In sites dominated and excluded from disturbances, the loss of diversity is mainly due to competition for light. When the light increases due to mechanical disturbance, the loss of diversity is due to, both the increase in soil nutrients and the aerial competition generated by the species benefited by nutrient addition. Under domestic grazing, the negative impact of nutrients was not strong, probably due to a compensation effect generated by the consumption of dominant species. In addition, it was also examined if microsites, generated by selective disturbances focus on invader plants, and the addition of native species seeds with different phenology drive the recovery of diversity. The restoration of native grasses required considering the phenological differences between native sown and invaded present species as well as generating selective disturbances. These results allowed the disintegration of the patterns and mechanisms behind the loss and recovery of diversity in grasslands.

Keywords: diversity, disturbances, dominant species, light competition, phenology, nutrients.

1. CAPÍTULO 1 - Introducción general

1.1 Problemas y antecedentes

Las preguntas centrales en Ecología de comunidades han estado vinculadas con comprender los factores que controlan la diversidad vegetal (Tilman, 2000). Actualmente, estas preguntas se han orientado a vislumbrar cómo los agentes del cambio global, producto de la actividad antrópica, controlan la diversidad (Magurran et al. 2018; Smith et al. 2009). Entre ellos, agentes del cambio global como aumentos en la disponibilidad de nutrientes por la actividad humana (Stevens et al. 2004; Vitousek et al. 1997) y cambios en los regímenes de herbivoría, como la exclusión al pastoreo, pueden promover la dominancia de pocas especies y reducir la diversidad (Lunt et al. 2007). A su vez, pastizales alrededor del mundo están siendo vulnerables a la invasión por especies exóticas (Mack, 1989; Mack et al. 2000; Seabloom et al. 2003) y consecuentemente, están perdiendo especies (Levine et al. 2003; Pyšek et al. 2012; Vilà et al. 2011). En relación con ello, la ecología de comunidades permite estudiar los mecanismos por los cuales es posible recuperar la diversidad a través de remover la especie exótica e introducir propágulos de especies nativas (Funk et al. 2008; Palmer et al. 1997; Török et al. 2021; Young et al. 2005). Por lo tanto, en esta tesis propongo estudiar los patrones y mecanismos asociados a los cambios en la estructura de las comunidades vegetales inducidos por nutrientes, bajo situaciones contrastantes de disturbios al canopeo, en presencia de especies exóticas invasoras y analizar las limitantes para recuperar la diversidad de sistemas invadidos.

1.1.1 Amenazas para el mantenimiento de la diversidad de pastizales: Nutrientes y cambios en los regímenes de disturbios

Un patrón observado en pastizales de todo el mundo es la disminución de la diversidad vegetal como producto de aumentos en la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Borer et al. 2014; Crawley et al. 2005; Stevens et al. 2004). Este incremento de nutrientes es consecuencia de la fertilización debido a la intensificación del uso de la

tierra, así como también de deposiciones atmosféricas (Peñuelas et al. 2013) producto de la quema de combustibles fósiles generados por la actividad industrial (Steffen et al. 2015; Vitousek et al. 1997). Mayor disponibilidad de nutrientes en el suelo homogeneiza las comunidades vegetales, aumenta la dominancia (Hillebrand et al. 2008) y conduce a pérdida de especies (Clark & Tilman, 2008; Suding et al. 2005). Este fenómeno se ha reportado a diversas escalas espaciales (Zhang et al. 2019), y tiene graves consecuencias sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Isbell et al. 2011).

La pérdida de diversidad causada por el aumento de los nutrientes disponibles puede también ser consecuencia de la jerarquía competitiva dada por la abundancia relativa de cada especie (Suding et al. 2005; Yang et al. 2015). La adición de nutrientes conduce a que algunas especies se vean favorecidas a expensas de otras (Dickson & Gross, 2013; Janeček et al. 2013), y a su vez, que las especies "raras" sean más proclives a extinguirse (Clark & Tilman, 2008; Suding et al. 2005). Al mismo tiempo, la adición de nutrientes puede ocasionar un reordenamiento temporal de las especies dominantes a lo largo del tiempo, lo que podría conducir a cambios en la composición de la comunidad (Collins et al. 2008; Smith et al. 2009). Dado que algunas métricas son insensibles a estos cambios en orden de abundancia (ej. riqueza) (Collins et al. 2008; Magurran & Henderson, 2010), el estudio del reordenamiento de especies a lo largo del tiempo en la comunidad profundizaría el conocimiento ecológico actual acerca del impacto del incremento de los nutrientes en las comunidades vegetales a largo plazo.

Si bien han sido estudiados los patrones de disminución de la diversidad por la adición de nutrientes, poco se ha explorado acerca del impacto de los nutrientes bajo diferentes escenarios de disturbios (Borer et al. 2014; Wilfahrt et al. 2021; Yang et al. 2019). Los disturbios representan daños al canopeo, que reducen la biomasa en pie, generan mortalidad denso-independiente (sensu Grime 1979, Tilman 1988) y por ende

directa o indirectamente crean oportunidad para el establecimiento de nuevos individuos (Sousa 1984). En este sentido, los pastizales naturales templados evolucionaron bajo un régimen de disturbio al canopeo determinado por las cargas de herbívoros silvestres (Gibson, 2009; McNaughton et al. 1983). Sin embargo, en la actualidad, las poblaciones de estos herbívoros silvestres han disminuido (White et al. 2000), han sido relegadas hacia sitios marginales (Carro et al. 2019) y/o desplazadas por animales domésticos (Bakker et al. 2006). El manejo adecuado del pastoreo doméstico, entonces, podría modular el mantenimiento de la diversidad en pastizales semi-naturales ya que previene pulsos de dominancia (Mortensen et al. 2018), y consecuentemente provoca aumentos en la disponibilidad de luz, particularmente en sistemas muy productivos (Bakker et al. 2006; Lezama et al. 2014; Olff & Ritchie, 1998). En contraposición, la exclusión prolongada al pastoreo doméstico, puede intensificar los efectos negativos de los nutrientes, al promover la abundancia de especies dominantes, así como a especies no adaptadas al pastoreo (Lu et al. 2021; Wilfahrt et al. 2021). Por lo tanto, con el objetivo de mejorar la comprensión acerca de los efectos negativos de la adición de nutrientes, es necesario conocer su impacto bajo diversos escenarios de disturbios (ej. exclusión a herbivoría doméstica, pastoreo doméstico, cortes mecánicos).

La herbivoría doméstica y disturbios al canopeo no selectivos, como cortes mecánicos, pueden prevenir la perdida de especies, pero los mecanismos por los cuales actúan sobre la diversidad podrían ser diferentes entre ellos (Socher et al. 2012; Tälle et al. 2016). El pastoreo doméstico promueve la diversidad solo si las especies dominantes son palatables, ya que son más consumidas por los herbívoros y sufren la mayor pérdida de follaje (Collins et al. 1998; Hobbs & Huenneke, 1992; Milchunas et al. 1990), en contraposición al corte mecánico que remueve toda la biomasa del canopeo (Tälle et al. 2016). Al mismo tiempo, cuando se agregan nutrientes al suelo aumenta la calidad

nutricional de la comunidad vegetal, lo que genera una remoción gradual pero continua de la biomasa vegetal y mayor presión de pastoreo y tasa de consumo en los sitios fertilizados (Campana y Yahdjian, 2021; Tälle et al. 2016). Como consecuencia, en pastizales fertilizados se podría generan un efecto positivo mayor del pastoreo sobre la diversidad si los animales consumen preferentemente a las especies dominantes. Alternativamente, si aumenta la presión de consumo localmente por la adición de nutrientes, un incremento en la presión de pastoreo podría reducir la diversidad (Cingolani et al. 2005). Además, los herbívoros, contrariamente a cortes mecánicos, son también agentes de dispersión de semillas (Rook et al. 2004) y también pueden aumentar la heterogeneidad espacial (diversidad *beta*) si seleccionan parches más abundantes o de mayor calidad nutricional (Bailey y Provenza, 2008). Si bien se ha evaluado el efecto conjunto de la herbivoría y la adición de nutrientes sobre la biomasa de la comunidad (Borer et al. 2021, Campana y Yahdjian 2021) no se conocen las diferencias en los efectos de los distintos tipos disturbios en la diversidad en interacción con nutrientes. Explorar las diferencias entre tipos de disturbios al canopeo más profundamente permitiría mejorar la capacidad de predecir los cambios en la diversidad local y espacial de pastizales enriquecidos por nutrientes.

1.1.2 Mecanismos asociados a la pérdida de especies por la adición de nutrientes

Se han propuesto algunas teorías asociadas a la competencia aérea (luz) y subterránea por los recursos (DeMalach y Kadmon 2017; Harpole y Tilman 2007; Rajaniemi 2002) para explicar la disminución de la diversidad con el incremento de nutrientes. Por un lado, la *´teoría de competencia asimétrica´* por luz predice que la adición de nutrientes limitantes permite un incremento en la biomasa aérea y altura del canopeo lo que conduce a menor disponibilidad de luz en los estratos más bajos (Borer et

al. 2014; DeMalach et al. 2017; Hautier et al. 2009). Esto sugiere que el enriquecimiento de nutrientes provoca un cambio de competencia subterránea hacia aérea (Dickson y Gross, 2013) y aquellas plantas con una pequeña ventaja de altura pueden obtener una cantidad desproporcionada de luz y reducir la diversidad (Hautier et al. 2009). Por otro lado, la *´hipótesis de dimensión de nicho´* predice que una mayor diversidad de nichos permite una mayor diversidad de especies y entonces, que las especies coexisten porque tienen compromisos (*´trade-off´*) específicos para diferentes recursos limitantes (Tilman 1982). Las especies adaptadas a niveles bajos de un recurso en particular pierden su ventaja competitiva cuando ese recurso se hace sobreabundante dado que son competidores más pobres para otros recursos que se vuelven relativamente más limitantes (Harpole y Suding 2011; Tilman 1982). Por lo tanto, un número cada vez menor de factores limitantes, en este caso número de nutrientes del suelo, conduce a la "destrucción de nichos" (*Sensu* Harpole y Tilman 2007) y, en consecuencia, a la pérdida de especies (Harpole y Suding 2011; Harpole et al. 2016; Harpole y Tilman 2007). Si bien, experimentos globales han demostrado que ambos mecanismos actúan simultáneamente (Harpole y Suding 2011; Harpole et al. 2016; Harpole y Tilman 2007; Ren et al. 2010) no está del todo dilucidado si actúan de igual manera bajo diferentes escenarios de disturbios.

Disturbios al canopeo, que reduzcan la biomasa vegetal y alivien la competencia por luz, podrían revertir la pérdida de diversidad de pastizales generadas por el aumento en el número de nutrientes y su consecuente destrucción de nichos (Borer et al. 2014;. Yang et al. 2019). Así, podrían disminuir la biomasa y/o cobertura de aquellas especies que han sido beneficiadas por la disponibilidad de nutrientes (Borer et al. 2014; Huston 2004; Mortensen et al. 2018). De este modo, incrementan la diversidad por disminuir la dominancia de especies (Lepš 2014), aumentan la probabilidad de germinación de

semillas (Tilman y Pacala 1993), permiten el reclutamiento de nuevas especies subordinadas y/o raras (Wilsey y Martin 2015) y cambian la estructura del canopeo (Eek y Zobel 2001). Estos cambios en la estructura aérea de las comunidades vegetales permitirían una mejor separación de los mecanismos de competencia aéreos y subterráneos. Por lo tanto, es necesario evaluar si los efectos positivos de los disturbios al canopeo superan o contrarrestan el efecto de la destrucción de nichos generado por un incremento en el número de nutrientes del suelo (Hautier et al. 2018; Yang et al. 2019).

1.1.3. Escalas de estudio de la diversidad

El estudio de la diversidad vegetal a diversas escalas espaciales puede ayudar a comprender los mecanismos que subyacen los cambios en las comunidades en pastizales enriquecidos por nutrientes, bajo diferentes escenarios de disturbios al canopeo y en presencia de especies exóticas invasoras (ver apartado problema de invasiones 1.1.4). La diversidad *gamma* es la diversidad de especies a escala regional (Shmida y Wilson 1985; Whittaker 1972), mientras que la diversidad *alfa* es la diversidad de especies a escala local (estimada por ejemplo con la riqueza de especies, índice de Simpson, etc; Jost 2007) y la diversidad *beta* es la relación entre *alfa* y *gamma* (Jost 2007). Los niveles local y regional son relativos a la escala de estudio, para esta tesis, la escala local está definida como los valores promedio de los parches de medición (ver cap. 2, 3 y 4) y la escala regional como la suma de todos los parches de medición como una representación del potrero experimental (ver capítulo 3, métodos). La diversidad *beta* puede ser estimada de diferentes maneras. Tradicionalmente ha sido a través de modelos aditivos, es decir, *beta=gamma-alfa* (Gering et al. 2003) o modelos multiplicativos, es decir *beta=* gamma/alfa (Whittaker 1972, Gering et al. 2003). Asimismo, la diversidad *beta* puede conceptualizarse como la variación (similitudes o disimilitud) en la composición de

especies entre diferentes comunidades o parches (Anderson et al. 2006), de este modo fue definida en esta tesis (ver métodos, capítulo 2 y 3).

Diferentes mecanismos ecológicos pueden estar actuando a diferentes escalas y determinando la diversidad. A escala local (parche), modelos determinísticos basados en la habilidad competitiva de las especies postulan que la adición de nutrientes genera exclusión competitiva y las especies son suprimidas por las dominantes y/o invasoras lo que conduce a la disminución de la riqueza (Li et al. 2017; Tilman 1982; Tilman y Pacala 1993). Estos procesos de exclusión competitiva pueden ser interrumpidos por disturbios al canopeo (Huston 1999; Mortensen et al. 2018; Shmida y Wilson 1985). A su vez, procesos estocásticos, como la dispersión desde el "*pool*" de especies e inmigración de especies a nivel regional, influyen en el ensamble de la comunidad local y aumentan la diversidad (Foster y Dickson 2004; Zobel et al. 2000). En consecuencia, disturbios al canopeo (ej. herbivoría doméstica o cortes mecánicos, fuego, etc.) puede favorecer el establecimiento de especies si la diversidad regional no fue negativamente afectada por la adición de nutrientes (Zhang et al. 2019).

La disponibilidad de nutrientes del suelo modula también la diversidad *beta* (Eskelinen y Harrison 2015). Por ejemplo, la fertilización con nutrientes puede aumentar la diversidad *beta* (Chase 2010; Houseman et al. 2008; Inouye y Tilman 1995) o también reducirla en sistemas muy productivos (Houseman et al. 2008). Los nutrientes entonces, podrían potenciar procesos estocásticos y aumentar la disimilitud entre los parches (Chase 2010). En contraposición, el enriquecimiento de nutrientes reduciría también la importancia de la estocasticidad e impondría un filtro ambiental determinístico, a través de la selección de pocas especies dominantes con alta habilidad competitiva para captar la luz (Conradi et al. 2017). Al mismo tiempo, si la diversidad *beta* es reducida como consecuencia de la dominancia de algunas pocas especies en todos los parches (Conradi

et al. 2017), los disturbios podrían aumentarla al contrarrestar el efecto de la exclusión competitiva en las plantas (Chesson 2000; Collins 2000; Lepš 2014). Sin embargo, no está del todo explicado bajo qué condiciones el agregado de nutrientes modifica la diversidad *beta* (Avolio et al. 2015; Houseman et al. 2008). Por lo tanto, son necesarios experimentos que evalúen cómo tanto la presencia como la ausencia de los disturbios al canopeo modulan el impacto de aumentar los nutrientes del suelo tanto en la diversidad *alfa* y *beta* (Zhang et al. 2019) con el objetivo de discernir los mecanismos que subyacen esta interacción.

1.1.4 Invasión de especies exóticas en pastizales templados

Otro de los impactos antrópicos que limita el mantenimiento de la diversidad de pastizales templados es la introducción e invasión por especies exóticas (D'Antonio y Hobbie 2005; Pyšek et al. 2012). En particular, las especies forrajeras son en la actualidad una de las principales amenazas ya que suelen ser muy productivas, tolerantes a enfermedades y factores ambientales extremos como consecuencia de atravesar procesos de selección (Driscoll et al. 2014). Sumado a esto, el aumento de nutrientes del suelo podría aumentar la cobertura de especies exóticas (Seabloom et al. 2005) y favorecer procesos de invasión (Burke y Grime 1996; Davis et al. 2000). Asimismo, la exclusión a regímenes de disturbios, como el pastoreo doméstico (Lunt et al. 2007), podría favorecer a estas especies invasoras y esto se agravaría con una eutrofización del sistema (Lu et al. 2021). En conjunto, estos procesos promoverían a las especies invasoras y podrían reducir la diversidad de especies de la comunidad. Por este motivo, en pastizales donde coexisten especies nativas y exóticas invasoras es fundamental comprender los mecanismos de mantenimiento y recuperación de la diversidad bajo controles como el agregado de nutrientes y disturbios al canopeo.

1.1.5 Restauración de la diversidad en pastizales

La teoría ecológica de ensamble de comunidades tiene especial relevancia para la restauración porque describe y estudia los procesos que median el mantenimiento de la diversidad (Wainwright et al. 2018). Esta teoría propone marcos conceptuales para restaurar la diversidad, ya sea en comunidades invadidas por especies exóticas o en sistemas dominados por pocas especies debido a la adición de nutrientes o por cambios en los regímenes de disturbios. Esto resulta de particular importancia debido a que los pastizales han sufrido grandes transformaciones y se les ha prestado poca atención al estudio de su restauración (Török et al. 2021). Mediante la restauración ecológica, se busca retornar la composición, estructura y dinámica de una comunidad vegetal a un estado ecológico que esté dentro de algún límite aceptable en relación con un sistema menos alterado (Dee et al. 2016; Palmer et al. 1997).

Si bien diversas evidencias han reportado que la recuperación de la diversidad en pastizales invadidos parece estar limitada por la disponibilidad de semillas y micrositios (Foster y Tilman 2003; Seabloom et al. 2003; Tognetti y Chaneton 2012; Zobel et al. 2000), trabajos recientes han destacado la importancia de las diferencias fenológicas entre especies para la restauración (Bennett et al. 2019). Esto resulta de particular relevancia en pastizales templados en donde habitan especies de crecimiento invernal y estival, con una fenología marcada (Niu et al. 2008). Las plantas invasoras se benefician con nichos fenológicos vacantes y aquellas especies nativas con mayor superposición del nicho temporal con la invasora se verán más perjudicadas y reducirían su biomasa y potencial recuperación (Wilsey et al. 2011; Wolkovich y Cleland 2011). En contraposición, si las especies invasoras reducen los micrositios para el establecimiento de especies nativas, los disturbios al canopeo, que eliminan parte de la biomasa de la comunidad, podrían eliminar esta limitación (Eriksson y Ehrlén 1992; Long et al. 2014) y permitir el establecimiento

de propágulos de especies nativas (Hobbs y Huenneke 1992; Temperton y Hobbs 2004). Además, si estos disturbios son selectivos sobre la/s especie/s invasora (Bobbink et al. 1987) podrían aliviar la competencia para aquellas especies nativas con gran superposición de nicho temporal. Sin embargo, hasta el momento se desconoce si la limitación de propágulos de las especies nativas con diferente grado de superposición fenológica con la/s especie/s invasoras interactúa con el tipo de disturbio para recuperar la comunidad nativa.

Las diferencias fenológicas entre especies nativas y exóticas pueden facilitar las invasiones biológicas (Godoy y Levine 2014; Wolkovich y Cleland 2011) y recientes estudios reconocen este mecanismo como impulsor de la diversidad (Bennett et al. 2019). Especies exóticas invasoras con complementariedad en la estación de crecimiento, el momento de floración, etc., pueden causar un uso diferencial de los recursos en el tiempo y, entonces, promover la coexistencia de especies nativas y exóticas (Chesson et al. 2004; Fargione y Tilman 2005). Sin embargo, si la especie invasora tiene un rango amplio de actividad durante la estación de crecimiento, estas diferencias en su desempeño ("*fitness differences*", Chesson 2000), más que las diferencias en el nicho temporal les daría mayor ventaja a las especies nativas y pueden desplazarlas completivamente (Godoy y Levine 2014). Asimismo, la superposición de nichos temporales aumenta la competencia y reduce la diversidad local (Hooper y Dukes 2010; Wilsey et al. 2011). No obstante, este mismo mecanismo podría contribuir a la restauración de sistemas invadidos por especies exóticas (Wolkovich y Cleland 2011). Por ejemplo, en pastizales de Estados Unidos, la especie nativa *Elymus elymoides* se puede utilizar para controlar a la especie exótica anual *Bromus tectorum* por superposición fenológica (Booth et al. 2003). En consecuencia, la recuperación de las comunidades nativas en pastizales templados requerirían de la disponibilidad de propágulos con diferentes nichos fenológicos para asegurar la presencia

de especies nativas durante toda la estación de crecimiento: grupos fenológicos inverno-primaverales y estivales (Bennett et al. 2019; Wolkovich y Cleland 2011).

La adición de semillas puede simular los mecanismos de dispersión, contribuir al banco de semillas del suelo, y en algunos casos, restaurar la riqueza y diversidad de especies (Foster y Tilman 2003; Funk et al. 2008; Tognetti y Chaneton 2012; Wilsey y Polley 2003). Se ha evaluado que los micrositios liberados mediante disturbios al canopeo pueden ser ocupados por la adición de semillas (Hobbs y Huenneke 1992; Seabloom et al. 2003), pero poco se sabe acerca de la importancia en las diferencias fenológicas de las especies agregadas como moduladores de la recuperación de la comunidad nativa (Tognetti y Chaneton 2012). Por ejemplo, en pastizales de la Pampa Interior, la adición de semillas de pastos nativos incrementó la riqueza en parches invadidos por pastos exóticos que fueron removidos, pero no fue suficiente cuando las especies sembradas se superponían con la especie invasora (Tognetti y Chaneton 2012). Entonces, incluso cuando especies nativas son sembradas, la superposición de nichos temporales, parece seguir afectando el potencial de uso de recursos complementarios entre especies nativas y exóticas invasoras (Tognetti y Chaneton 2012; Wilsey et al. 2009). En cambio, la reintroducción de especies nativas con baja superposición fenológica podría promover la coexistencia entre especies nativas e invasoras (Hulvey y Aigner 2014). Por lo tanto, esto sugiere que se requiere un mayor conocimiento acerca de alternativas que aumenten los grupos fenológicos nativos para promover la coexistencia y la diversidad total de la comunidad (Halassy et al. 2016; MacDougall et al. 2009).

Tanto el banco de semillas como el agregado de propágulos (ej. semillas) pueden permitir mantener la diversidad en el tiempo y en el espacio (Chesson 2000; Zobel et al. 2000). La persistencia del banco de semillas en el suelo tiene una clara relevancia en el mantenimiento de la diversidad de especies (Kalamees y Zobel, 2002; Kiss et al. 2018;

Török et al. 2018) dado que promueve la coexistencia en el tiempo entre potenciales competidores ("*storage effect*") (Chesson 2000). La invasión de especies exóticas puede alterar sustancialmente la composición del banco de semillas (Ferreras et al. 2015; Gioria y Pyšek 2015) y reducir la diversidad (Gioria et al. 2014). Sin embargo, cuando el banco de semillas no es fuertemente afectado por la invasión de especies exóticas, la remoción de ellas, permitiría el establecimiento de especies nativas desde el banco (Kiss et al. 2018). En consecuencia, conocer la estructura del banco de semillas del suelo puede ayudar a revelar la resiliencia de los ecosistemas invadidos, el potencial de recuperación de las especies nativas y el tipo de estrategia más eficiente para la restauración de la diversidad (Gioria y Pyšek 2015; Marchante et al. 2011).

1.2 Consecuencias ecológicas de la pérdida de diversidad en pastizales

La biodiversidad de los ecosistemas terrestres está declinando rápidamente como consecuencia de la actividad antrópica (M.E.A. 2005). Al menos el 25 % de los organismos vivos se encuentra bajo alguna categoría amenazada (IPBES 2019) y el ~73% de la superficie terrestre se ha destinado a usos antrópicos (Foley et al. 2005). El mantenimiento de la diversidad biológica es fundamental para el funcionamiento de los ecosistemas (Hooper et al. 2012; Zavaleta et al. 2010) y los servicios que proveen para el bienestar de la población humana (Cardinale et al. 2012; Díaz et al. 2006). Dentro de los ecosistemas terrestres, los pastizales, los cuales cubren alrededor de un tercio de la superficie terrestre (Lemaire et al. 2011), han sido reconocidos como importantes sitios de alta diversidad para conservar (Bengtsson et al. 2019; Habel et al. 2013).

En particular, los pastizales templados son uno de los biomas que han sido más modificados a lo largo del mundo (Baldi y Paruelo 2008; Mack 1989; Soriano et al. 1992) y están siendo afectados por la interacción de diversos impulsores del cambio global

(Komatsu et al. 2019; Smith et al. 2009). Históricamente, fueron convertidos para el uso agrícola-ganadero y la urbanización; con ello han perdido gran parte de su biodiversidad y se han fragmentado durante el último siglo (Ceballos et al. 2010). Ocupan el 8% de la superficie de la tierra y brindan múltiples servicios ecosistémicos (Bengtsson et al. 2019; Sala y Paruelo 1997), sin embargo, son los ecosistemas menos conservados del mundo (Hoekstra et al. 2005). Por este motivo, comprender los mecanismos y predecir los cambios que impulsan la pérdida de diversidad a múltiples escalas es fundamental no solo para profundizar en el conocimiento ecológico teórico, sino también para la conservación y su manejo (Smith et al. 2009).

1.3 Objetivos e hipótesis

El objetivo general de esta tesis fue evaluar los cambios en la diversidad de especies vegetales inducidos por la adición de nutrientes del suelo en pastizales bajo diferentes tipos de disturbios al canopeo y dilucidar los mecanismos involucrados en pastizales con presencia de especies nativas y exóticas invasoras.

Objetivos específicos e hipótesis asociadas:

Objetivo 1: Evaluar los cambios en la estructura de las comunidades de pastizal generados por aumentos de los nutrientes del suelo bajo diferentes escenarios de disturbios al canopeo (clausuras intactas, clausura con cortes mecánicos y pastoreo por herbivoría doméstica) y a diferentes escalas espaciales.

Objetivo 2: Determinar cuáles son los mecanismos que conducen la pérdida de diversidad generada por el incremento en un número creciente de nutrientes en comunidades excluidas a la herbivoría doméstica, dominadas por una especie exótica invasora (*Schedonorus arundinaceus*) y bajo disturbios no selectivos al canopeo (cortes mecánicos).

Objetivo 3: Evaluar si la disponibilidad de micrositios, generado por disturbios no selectivos o selectivos sobre la especie invasora, y la adición de propágulos de gramíneas nativas -con diferentes grados de superposición fenológica con la especie invasora- permite la recuperación de la diversidad de pastizales invadidos.

El objetivo 1 se abordará en el capítulo 2 con la siguiente hipótesis asociada:

Hipótesis 1.1: El enriquecimiento con nutrientes reduce la diversidad *alfa* y *beta* debido al aumento de unas pocas especies dominantes en todos los parches y a la extinción local de especies raras, sin embargo, este efecto puede ser contrarrestado en la medida que el disturbio al canopeo disminuye la abundancia de las dominantes.

El objetivo 2 se abordará en el capítulo 3 con las siguientes hipótesis asociadas:

Hipótesis 2.1: La diversidad *alfa* y la diversidad *beta* disminuyen debido al incremento en la dominancia con la adición de nutrientes del suelo a lo largo del tiempo debido tanto a la competencia aérea (ej. por disponibilidad de luz) como a la reducción de nicho generada por la adición de un número creciente de nutrientes limitantes.

Hipótesis 2.2: Cortes frecuentes al canopeo, al reducir la dominancia, permiten que especies raras/subordinadas se establezcan en pastizales donde se ha enriquecido con un número creciente de nutrientes y entonces aumentan la diversidad *alfa* y *beta*.

Hipótesis 2.3: Los cortes frecuentes al canopeo aumentan la diversidad al incrementar la disponibilidad de luz en la medida que contrarrestan el efecto negativo de la reducción de nicho generada por un número creciente de nutrientes.

El objetivo 3 se abordará en el capítulo 4 con la siguiente hipótesis asociada:

Hipótesis 3.1: Los disturbios al canopeo reducen la biomasa de la comunidad lo que redunda en liberación de micrositios que son mayormente aprovechado por las especies disponibles a partir de semillas del banco del suelo o sembradas. Si los disturbios son selectivos, enfocados en la especie invasora (pasto exótico invernal), se genera mayor disponibilidad de micrositios y mejores condiciones micro-ambientales para el establecimiento de especies que coinciden fenológicamente con la especie disturbada, comparado con disturbios mecánicos no selectivos.

1.4. El sistema de estudio

Los pastizales naturales de la Pampa Deprimida (90.000 km^2, Soriano et al. 1992; Fig. 1.1) son un caso interesante para estudiar los efectos de la interacción entre la disponibilidad de recursos, disturbios y los mecanismos de restauración de pastizales invadidos por especies exóticas. Aquí, los tipos de vegetación más característicos son praderas mesofíticas húmedas (Perelman et al. 2001), conformadas por la combinación de especies de metabolismo fotosintético C3 y C4, con fenologías invernales y estivales respectivamente, mayormente perennes, y son las que determinan los patrones de estacionalidad de la producción primaria (Semmartin et al. 2007). Estos pastizales son hábitats de anidación de numerosas aves y pequeños roedores (Comparatore et al. 1996), lo cual lo convierten en un sitio de importancia para mantener y conservar la diversidad de las comunidades vegetales (Bilenca y Miñarro 2005). La precipitación media anual es de ~ 950 mm y la temperatura media es de 16 ° C. Los suelos dominantes son Natracuol típico (Lavado y Taboada 1987) con limitada infiltración de agua. Esta región presenta suelos deficientes en fósforo (P) y aunque no es deficiente en nitrógeno (N) este no está siempre disponible para las plantas (García et al. 2002; Rubio et al. 2005). La región se ve afectada por inundaciones periódicas durante el invierno y la primavera (Insausti et al. 1999).

La región pampeana ha sido profundamente modificada por la actividad agrícola-ganadera (Baldi y Paruelo 2008) a escala regional. En particular, en la Pampa Deprimida uno de los principales cambios se ha debido a la introducción de herbívoros domésticos (Soriano et al. 1992), lo cual data de 1573, pero es cerca de 1880 cuando se empezaron a registrar cambios en la estructura de la vegetación por este fenómeno (Soriano et al. 1992). A pesar de que en las últimas décadas la región Pampeana sufrió una gran expansión agrícola, en la Pampa Deprimida continúa teniendo una fuerte impronta la

ganadería extensiva (Baldi y Paruelo 2008). Esta historia de pastoreo doméstico ha modificado la estructura y el funcionamiento de los estos pastizales (Paruelo et al. 2010; Rusch et al. 1997; Chaneton et al. 1988; Rusch y Oesterheld 1997, Sala et al. 1986). Uno de los efectos más evidentes del pastoreo continuo es el incremento de la diversidad *alfa* de las comunidades vegetales, las que incluyen un gran número de especies raras (Chaneton et al. 2005; Chaneton y Facelli 1991). Esto está asociado principalmente a un incremento en la diversidad de dicotiledóneas exóticas y a especies exóticas inverno-primaverales, que contribuyen alrededor del 25% de la riqueza total (Perelman et al. 2001; Perelman et al. 2007). Al mismo tiempo, el pastoreo reduce la heterogeneidad espacial de la vegetación (diversidad *beta*) a escala de comunidad y de paisaje, al reducir la abundancia de las especies de pastos altos dominantes (Chaneton et al. 2002; Lezama et al. 2014). Además, existen evidencias que las especies invernales (mayormente C3) son susceptibles al pastoreo continuo (Rusch et al. 1997) y que la reducción del grupo funcional dominante de pastos nativos C4, promueve la invasión por especies exóticas, mientras que la pérdida de dicotiledóneas nativas no tiene efectos evidentes (Longo et al., 2013). A pesar de que han sufrido estos cambios, aún conserva un gran porcentaje de la diversidad nativa (León et al. 1984; Soriano et al. 1992) y representan sitios de alto valor de conservación de la biodiversidad (Bilenca y Miñarro 2005).

Figura 1.1: Mapa de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Se puede observar en detalle la distribución de la Pampa Deprimida y la ubicación del sitio de estudio.

Existen pocos estudios que hayan evaluado el efecto de la fertilización sobre la diversidad de los pastizales de la Pampa Deprimida. No obstante, se ha observado cierta pérdida de la diversidad local y cambio en la composición de especies (Ginzo et al. 1982, 1986). Algunas especies nativas de estos pastizales incrementan su densidad (ej. *Sporobolus indicus*; *Setaria parviflora*, García et al. 2002), otras la reducen (ej. *Bothriochloa laguroides*, Collantes et al. 1998), mientras que algunas no cambian su productividad (*Danthonia montevidensis*; *Nassella neesiana*, Rubio 1995) debido al agregado de nutrientes. Si bien tanto la fertilización fosforada como nitrogenada son prácticas poco adoptadas en los pastizales de la región pampeana (García et al. 2002), su promoción podría estar en aumento (Bazzigalupi y Bertín 2014), incluso se observaron y proyectan deposiciones atmosféricas en esta zona (Peñuelas et al. 2013) y poco se conoce la interacción con otros controles de la diversidad. Por este motivo, estudiar la interacción entre la fertilización y diferentes escenarios de disturbios al canopeo (clausuras intactas sin disturbar, clausuras con cortes mecánicos y bajo pastoreo doméstico) como controles de la diversidad a diferentes escalas espaciales podría contribuir a la generación de información novedosa para comprender tanto procesos ecológicos como herramientas para el manejo de pastizales.

Actualmente, una de las mayores amenazas ecológicas de los pastizales pampeanos es la creciente expansión de la gramínea exótica *Schedonorus arundinaceus* (festuca), especie introducida a partir de la década del ´50 para mejorar el forraje (Agnusdei et al. 2001). Esta especie invernal es altamente productiva (Anderson 1982) y está adaptada a las condiciones ambientales de la región (Scheneiter et al. 2016). En condiciones controladas aumenta su biomasa con la adición de nutrientes, aunque es relativamente sensible a la alta frecuencia de cortes mecánicos (Rodríguez et al. 2007). Sin embargo, poco se conoce acerca de los mecanismos por los cuales manipular los pastizales invadidos por esta exótica forrajera, podría recuperar la diversidad de pastos nativos.

1.5. Organización de la tesis

Para poner a prueba las hipótesis planteadas, se realizaron experimentos manipulativos a campo para identificar los patrones y mecanismos asociados a la pérdida de especies por la adición de nutrientes al suelo bajo condiciones contrastantes de disturbios y para evaluar los mecanismos que subyacen la recuperación de la diversidad en sistemas dominados e invadidos por la especie exótica *Schedonorus arundinaceus*. De este modo, 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 analizaron los patrones de cambio de la diversidad florística dada por el aumento de nutrientes bajo condiciones contrastantes de disturbios (clausuras intactas sin disturbar, clausuras con cortes mecánicos y bajo pastoreo doméstico) a distintas escalas espaciales. Además, se estudiaron atributos de las comunidades vegetales a escala local poco explorados hasta el momento (ej. reordenamiento temporal de especies en las curvas de rango abundancia), que podrían entrever mecanismos que afecten el funcionamiento de los ecosistemas. En el capítulo 3 se evaluaron los mecanismos que modulan la pérdida de

diversidad por la adición de nutrientes. Aquí, se estudió bajo qué condiciones de disturbios al canopeo (clausuras intactas y cortes mecánicos) la pérdida de diversidad está explicada por la competencia aérea -*´teoría de competencia asimétrica´*- o por la *´hipótesis de dimensión de nicho´*. En el capítulo 4 se estudió la interacción entre disturbios selectivos hacia una especie invasora y disturbios no selectivos y la adición de propágulos nativos con diferente fenología como moduladores de la recuperación de la diversidad nativa en sistemas invadidos. Por último, el capítulo 5 corresponde a la discusión general de la tesis. Allí se propone una síntesis integradora del trabajo y se destacan los aportes novedosos de los resultados encontrados en el contexto de los marcos teóricos utilizados. Además, se discuten las implicancias de estos resultados para la conservación, restauración y el manejo de pastizales.

CAPÍTULO 2 - Efecto de los nutrientes bajo diferentes tipos de disturbios sobre la estructura de las comunidades vegetales

2.1 Introducción

Diversos atributos de las comunidades vegetales se ven afectados por actividades antrópicas tales como el aumento de los nutrientes en el suelo (Stevens et al. 2004) y los cambios en los regímenes de disturbios (Jones et al. 2017; Lunt et al. 2007; Smith et al. 2009). Aumentos de la disponibilidad de nutrientes reducen la diversidad *alfa* (Stevens et al. 2004; Vitousek et al. 1997) y afectan también la diversidad *beta* (Eskelinen y Harrison 2015). A su vez, modificaciones en los regímenes de herbivoría, como la exclusión al pastoreo en sistemas muy productivos (Lunt et al. 2007), permiten que las especies dominantes monopolicen los recursos y reduzcan la diversidad, lo cual se exacerbaría con la adición de nutrientes (Lu et al. 2021). En contraposición, disturbios al canopeo podrían contrarrestar los efectos negativos de la fertilización y aumentar la diversidad (Borer et al. 2014). Pocos estudios han evaluado los cambios en la riqueza de especies debido a esta interacción nutrientes-disturbios al canopeo (ej. herbivoría y cortes mecánicos) (Borer et al. 2014; Yang et al. 2019), y mucho menos se conoce sobre el impacto sobre otros atributos de las comunidades como cambios en las especies dominantes y raras (Suding et al. 2005; Yang et al. 2015), equitatividad o forma de las curvas de rango abundancia. Incluso, la adición de nutrientes afectaría la dinámica temporal de las comunidades a través de un reordenamiento de especies en su posición dentro del ranking (rango) de abundancia a lo largo del tiempo (reordenamiento de especies temporal: *Mean Rank Shift*; Hallet et al. 2016; Avolio et al. 2019; Avolio et al. 2014), un aspecto hasta el momento no explorado en interacción con disturbios al canopeo. Un estudio exhaustivo de cambios en los atributos de las comunidades a diferentes escalas espaciales (Avolio et al. 2015; Hallett et al. 2016) profundizaría nuestra comprensión de los patrones y procesos ecológicos generados por el aumento de nutrientes bajo diferentes escenarios de disturbios.

Se han reportado disminuciones en la diversidad vegetal local debido a la adición crónica de nutrientes, lo cual podría ser consecuencia de cambios en la relación dominantes/raras (Clark y Tilman 2008; Suding et al. 2005). En general, con la adición crónica de nutrientes las especies competitivamente dominantes, de crecimiento rápido y mayor altura, se ven desproporcionadamente beneficiadas a expensas de otras (Dickson y Gross 2013; Janeček et al. 2013; Suding et al. 2005). Esto incrementa la extinción a escala local de la especies raras, lo que disminuye la equitatividad (Gruner et al. 2008; Hillebrand et al. 2007) y consecuentemente produce un cambio en la forma de las curvas de rango abundancia (Avolio et al. 2019; Avolio et al. 2015; Collins et al. 2008; Wilson 1991). Esto resulta en comunidades menos diversas con curvas de rango-abundancia con mayor pendiente (ej. modelos Zifp, Mandelbrot; Wilson 1991), lo que indicaría que hay pocas especies dominando la comunidad y hay presentes un conjunto muy pequeño de especies con poca abundancia (Wilson 1991). En contraposición, comunidades sin fertilizar tenderían a mostrar curvas de rango abundancia con menor pendiente, más equitativas, más diversas sin un grupo dominante determinado (ej. log-normal, Wilson 1991). Esto último sugeriría que los nichos disponibles dentro de la comunidad tienen igual probabilidad de ser ocupados por cualquier especie (Magurran 2004; Wilson 1991). Estudiar los cambios en el orden jerárquico de las especies (ej. *ranking* de abundancia de una comunidad), originados por el aumento de los nutrientes, es un aspecto poco explorado en la ecología de comunidades, donde el foco se ha puesto principalmente en estudiar los cambios en la riqueza y/o dominancia (Avolio et al. 2014).

Otros atributos que han empezado a cobrar relevancia están asociados con los cambios en la dinámica temporal de las comunidades vegetales con la adición de nutrientes (Collins et al. 2008). La razón de ello radica en que algunos índices de diversidad (ej. riqueza de especies) o incluso las curvas de rango abundancia muestran un

resultado ´instantáneo´ y no reflejan la dinámica de la comunidad en el tiempo (Collins et al. 2008). Según Smith et al. (2009), la adición de nutrientes a lo largo del tiempo puede promover cambios en la posición en el rango de una especie dentro de una comunidad lo que resulta en un reordenamiento temporal (Figura 1: Apéndice A). Esto es particularmente importante si las especies dominantes podrían cambiar de posición dentro del *ranking* (rango) de abundancias de especies a lo largo del tiempo (reordenamiento de especies temporal:´mean rank shift´; Hallet et al. 2016, Collins et al. 2008), sin que se generen cambios en la riqueza (Avolio et al. 2019; Avolio et al. 2014). Por ejemplo, en pastizales naturales de Norteamérica se ha encontrado que algunos grupos funcionales cambiaron el orden jerárquico dentro de las curvas: dicotiledóneas no fijadoras de nitrógeno se volvieron más dominantes a lo largo del tiempo, mientras que gramíneas C4 fueron desplazadas a posiciones más subordinadas con el agregado de nutrientes pero no cambió la riqueza (Avolio et al. 2014). Las consecuencias de estos reordenamientos se podrían traducir en un aumento o disminución de la productividad primaria neta aérea (PPNA), lo que dependería del grupo funcional que comienza a ser dominante, o incluso alterar las interacciones bióticas dentro de la comunidad, por ejemplo, a través de una reducción de las micorrizas del suelo como resultado de la fertilización (Avolio et al. 2014). Estos atributos de las comunidades vegetales a escala local han sido poco estudiados y pueden entrever mecanismos que afecten el funcionamiento de los ecosistemas (Jones et al. 2017).

Además, se ha reportado que la adición de nutrientes puede tanto aumentar como reducir la diversidad *beta*, con efectos diferenciales según la productividad del sistema (Chalcraft et al. 2008; Lezama et al. 2014). En ambientes poco productivos, los nutrientes podrían potenciar procesos estocásticos y los efectos de prioridad en la comunidad, lo que aumentaría la disimilitud florística entre parches (Anderson et al. 2011; Chalcraft et al.

2008; Chase et al. 2000). De esta manera aumentaría la variabilidad espacial y la diversidad *beta* (Koerner et al. 2016). Sin embargo, en ambientes productivos, la adición de nutrientes reduciría la importancia de la estocasticidad ambiental e impone un filtro determinístico, entonces se favorecerían aquellas especies con mejor habilidad competitiva (ej. dominantes), lo que redundaría en una homogenización de la biota con menor diversidad *beta* (Chalcraft et al. 2008; Conradi et al. 2017). Esto indica la necesidad de estudiar patrones observados de la diversidad *beta* con la adición de nutrientes para vislumbrar algunos de los mecanismos detrás de estos cambios.

Los disturbios al canopeo modulan la estructura de la comunidad (Collins 2000; Mortensen et al. 2018) y podrían modificar la dirección de los cambios generados por los nutrientes (Borer et al. 2014; Yang et al. 2019). Disturbios al canopeo, tales como cortes mecánicos o pastoreo doméstico, reducirían la abundancia/cobertura de las especies más dominantes (Lepš 2014; Mortensen et al. 2018) y entonces la ventaja competitiva de las dominantes sobre las raras o subordinadas podría desaparecer (Hautier et al. 2018). De este modo, se esperaría un aumento en la riqueza a escala local (Borer et al., 2014; Yang et al. 2019) y en la equitatividad (Hillebrand et al. 2008), lo que generaría una reducción en la pendiente de las curvas de rango abundancia. Sin embargo, el impacto negativo de la adición de nutrientes podría ser contrarrestado diferencialmente según el tipo y características de disturbio al canopeo.

Los mecanismos por los cuales los disturbios modifican el impacto negativo de la adición de nutrientes sobre la diversidad *alfa* podrían diferir entre cortes mecánicos y la herbivoría por pastoreo (Socher et al. 2012; Tälle et al. 2016). En sistemas productivos, el pastoeo doméstico, a diferencia de los cortes mecánicos, previenen la exclusión competitiva por consumir a las especies más dominantes (Hillebrand et al. 2007; Lezama et al. 2014) y aumenta la disponibilidad de luz para el establecimiento de especies

subordinadas. Esto sucede particularmente si las especies dominantes son palatables y entonces son las que sufren la mayor frecuencia e intensidad de defoliación (Lunt et al. 2007). Este proceso podría exacerbarse con la adición de nutrientes dado que se ha observado que la fertilización aumenta la calidad nutricional de la comunidad vegetal y genera mayor presión de pastoreo en los sitios fertilizados, con mayor tasa de consumo (Campana y Yahdjian 2021). Asimismo, si los nutrientes generan un reordenamiento temporal que favorece a pocas especies dominantes a lo largo del tiempo (Collins et al. 2008; Smith et al. 2009), se espera que los disturbios al canopeo, en particular si afectan más a las especies dominantes, interrumpan el reordenamiento temporal e impidan que las especies dominantes se vuelvan aún más dominantes. En consecuencia, se generaría un efecto positivo sobre la diversidad *alfa* y sobre la equitatividad mayor del pastoreo, comparado con cortes en pocos momentos durante la temporada de crecimiento, debido a una remoción gradual, pero continua de la biomasa vegetal favorecida por el incremento de nutrientes (Campana y Yahdjian 2021; Tälle et al. 2016). No obstante, hace falta indagar cómo la adición de nutrientes, bajo diferentes disturbios, determinan la estructura de la comunidad.

Diferentes tipos de disturbios al canopeo podrían modular diferencialmente la diversidad *beta* en comunidades enriquecidas con nutrientes. Si la diversidad *beta* es reducida como consecuencia de la dominancia de algunas pocas especies favorecidas por los nutrientes en todos los parches (Conradi et al. 2017), los disturbios que las afecten (Lepš 2014) podrían compensar el este efecto negativo de la fertilización. Por ejemplo, el pastoreo pueden aumentar la diversidad *beta* si los animales seleccionan parches con especies más abundantes (dominantes) o de mayor calidad nutricional (Bailey y Provenza 2008), pero no está del todo claro el efecto del corte mecanismo sobre la diversidad *beta*. Esto sugiere que es necesario discernir cómo los diferentes tipos de disturbios y la adición

de nutrientes (fertilización) modulan los cambios en la diversidad *alfa* y *beta* de pastizales templados.

El objetivo de este capítulo fue evaluar los cambios en la estructura de las comunidades de pastizal generados por aumentos de los nutrientes del suelo bajo diferentes escenarios de disturbios al canopeo (clausuras intactas, clausura con cortes mecánicos y pastoreo por herbivoría doméstica) y a diferentes escalas espaciales.

En particular, se comparó el efecto de los nutrientes en pastizales clausurados al pastoreo sin disturbar (intactos) por más de 10 años (ver metodología); bajo cortes mecánicos frecuentes en sitios excluidos al pastoreo; y bajo pastoreo doméstico con una carga de 0,5-1 EV ha^{-1} (Campana 2020). Estas clausuras al pastoreo tienen altos niveles de dominancia de *Schedonorus arundinaceus* (Campana 2020; Molina et al. 2021; Tognetti et al. en prep.). Si bien se sabe que el agregado de nutrientes reduce la diversidad, ¿cuál es el impacto de los nutrientes en la diversidad *alfa* y *beta* bajo escenarios contrastantes de disturbios al canopeo?, ¿Cuán importantes son los cambios en la abundancia y riqueza de las especies dominantes y raras para explicar el efecto diferencial de los disturbios y los nutrientes?, ¿De qué manera el aumento de nutrientes conduce a cambios en los *rankings* de especies bajo condiciones contrastantes de disturbios?

Este capítulo plantea las siguientes hipótesis y predicciones de trabajo:

Hipótesis 1.1: El enriquecimiento con nutrientes reduce la diversidad *alfa* y *beta* debido al aumento de unas pocas especies dominantes en todos los parches y a la extinción local de especies raras, sin embargo, este efecto puede ser contrarrestado en la medida que el disturbio al canopeo disminuye la abundancia de las dominantes.

Predicción 1.1: La cobertura de especies dominantes aumentará con la adición de nutrientes en sistemas excluidos a la herbivoría doméstica. Bajo el supuesto que el pastoreo genera una mayor presión sobre los sitios fertilizados debido al consumo

continuo y preferencial de estos parches, el pastoreo contrarrestará el incremento de las dominantes en mayor medida que los cortes mecánicos. Además, la equitatividad en las curvas de rango-abundancia será también mayor bajo pastoreo doméstico que con cortes mecánicos cuando se agregan nutrientes al suelo.

Predicción 1.2: La diversidad *alfa* (estimada como la riqueza de especies) disminuirá con el aumento de los nutrientes como consecuencia de un incremento en la dominancia, particularmente bajo parcelas excluidas de disturbios al canopeo y dominadas con una especie invasora. Este efecto será contrarrestado en mayor medida sobre las parcelas sometidas a pastoreo doméstico que bajo parcelas excluidas al pastoreo doméstico, dominadas con una especie invasora, y bajo cortes mecánicos (ver supuestos predicción 1.1)

Predicción 1.3: La adición de nutrientes generará un reordenamiento de especies dominantes en el tiempo, bajo el supuesto que algunas especies se ven más beneficiadas que otras con los nutrientes y las especies dominantes cambian de posición dentro del rango de abundancias a lo largo del tiempo. Por lo tanto, este reordenamiento será mayor cuando el sistema está sometido a cortes mecánicos que bajo pastoreo cuando se agregan nutrientes al suelo (ver predicción 1.1).

Predicción 1.4: La adición de nutrientes reducirá la diversidad *beta* en sistemas bajo exclusión a herbivoría doméstica. Este efecto negativo de los nutrientes será contrarrestado si las dominantes, favorecidas por los nutrientes, son afectadas por los disturbios al canopeo y las especies raras se establezcan diferencialmente entre parches. Se espera entonces, contrarrestar más el efecto negativo de los nutrientes en sistemas bajo pastoreo doméstico que bajo cortes mecánicos (ver supuestos predicción 1.1).

Predicción 1.5: Se espera una mayor similitud de las especies dominantes con el enriquecimiento de nutrientes en parcelas bajo cortes mecánicos que bajo pastoreo doméstico (ver supuestos predicción 1.1)

2.2 Materiales y métodos

2.2.1 Sitio de estudio

El sitio de estudio fue descripto en el capítulo 1 (Introducción general).

2.2.2 Diseño experimental

Se utilizó un experimento de mediano plazo donde se manipularon los escenarios de disturbio al canopeo y la adición de nutrientes del suelo. En 2012, se establecieron parcelas experimentales de 5x5m en clausuras de 25 x 50 m^2 previamente instaladas en 2004 y en los sitios pastoreados aledaños. Cada bloque (n=6) constó de una clausura de 25 x 50 m^2 y un área adyacente expuesta al régimen de pastoreo local y localizados a unos 100m entre sí. En 2012 se establecieron dos parcelas (5 x 5 m cada una, Fig. 2.1) en cada clausura y sitio pastoreado aledaño donde se asignó al azar uno de los niveles del factor fertilización: con agregado de 10g m^{-2} $año^{-1}$ de N, P y K (NPK) o sin agregado de fertilizantes ("control"). Estas dosis representan un aumento del 58% para el N y del 629% para el P en relación a sus tasas anuales de mineralización en el pastizal (Campana 2020). En 2014, dentro de las clausuras al pastoreo, se asignó al azar el tratamiento corte y el testigo sin cortar (de aquí en adelante "intacto") en un cuadrante 2,5 x 2,5 m en cada parcela (Fig. 2.1). Los disturbios mecánicos consistieron en el corte a 5 cm del suelo y subsecuente remoción de la biomasa aérea. Si bien alta, la tasa de adición de nutrientes asegura minimizar la co-limitación (Harpole y Tilman 2007). Los nutrientes fueron aplicados en formulaciones granuladas de urea (N), superfosfato triple (P) y sulfato de potasio (K) disponibles comercialmente. Tanto el corte mecánico como la adición de nutrientes fueron aplicados en tres fechas cada año (principios de primavera, verano y otoño). Dentro de cada sub-parcela fue asignado al azar el cuadrante permanente de medición de censos de vegetación (1x1m) (Fig. 2.1). El experimento se ajusta a un diseño en bloques con parcelas divididas donde la fertilización (2 niveles: "control" y fertilizado

con NPK) está anidado dentro del tratamiento de pastoreo (2 niveles: exclusión al pastoreo y pastoreo doméstico, n = 6 bloques; Fig. 2.1). A su vez, el factor corte está anidado dentro del factor fertilización (Fig. 2.1).

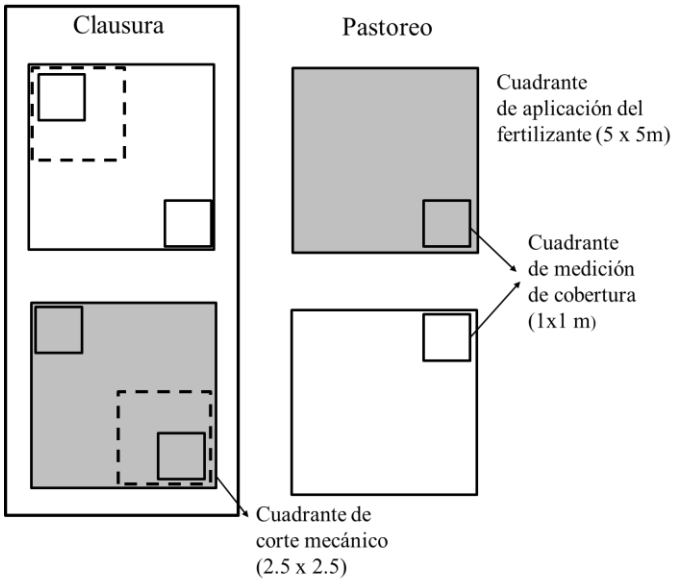

Figura 2.1: Diseño del experimento con un diseño en bloques de parcelas divididas, en el cual el factor fertilización (cuadrante gris) está anidado dentro del tratamiento de pastoreo (n=6 bloques). Dentro de las clausuras se encuentran las parcelas "intactas" sin cortar y el tratamiento de corte mecánico (remoción de biomasa). El corte mecánico está anidado dentro de los tratamientos de fertilización (cuadrante con líneas punteadas). Cada parcela es de 25 m^2 y las sub-parcelas de 2.5 x 2.5 m. Dentro de cada sub-parcela fue asignado al azar el cuadrante permanente de medición de censos de vegetación (1x1m).

2.2.3 Mediciones de vegetación

En cada cuadrante permanente de medición se estimó la cobertura aérea por especie. La estimación visual de cobertura se realizó usando el método de Daubenmire (1959) que utiliza una escala relativa con incrementos del 5%. Las fechas de medición fueron para cada año a fines de noviembre y principios de marzo, las cuales corresponden a los momentos de máxima actividad de las especies con fenología invierno-primaveral y fenología estival (Semmartin et al. 2007). Además, se registró la cobertura de material senescente (broza), suelo desnudo, deyecciones animales y hormigueros.

2.2.4 Métricas utilizadas para describir a la comunidad

La diversidad a escala local, *alfa*, fue calculada como el total especies a escala parcela de muestreo ($1m^2$) (Riqueza, Magurran 1988). Además, se utilizaron curvas de rango-abundancia (Magurran 1988; Wilson 1991) para distinguir los efectos de la adición de nutrientes sobre la estructura de la comunidad.

Para evaluar si las especies cambian diferencialmente con los disturbios de acuerdo a su jerarquía competitiva con el agregado de nutrientes, cada especie fue clasificada como dominante, subordinada o rara (Avolio et al. 2019; Grime 1998). La clasificación se realizó tomando los datos de los últimos 3 años de cada situación de disturbio y se realizó para cada escenario de disturbio en particular dado que la composición de especies es muy distinta entre ellos. Se calculó la abundancia relativa de cada especie promediando los 3 años y sin separar las parcelas fertilizadas de los controles. Esto permitió tener una aproximación global a la jerarquía de dominancias del sistema. En segundo lugar, para ese mismo conjunto de datos se calculó la frecuencia relativa. Finalmente, se multiplicó la frecuencia relativa y la abundancia de cada especie. Especies con valores > 1 fueron clasificada como dominantes, subordinadas entre 1-0.1 y raras menores a 0.1, siguiendo una aproximación similar a la de Avolio et al. (2019). Sobre la base de esta clasificación, se calcularon las curvas de rango-abundancia/cobertura sólo del último año del experimento, ya que refleja el efecto acumulado de los nutrientes sobre la jerarquía de las especies.

Además, se calculó el índice de Berger-Parker como estimación de la dominancia. Este índice se calcula a partir de la siguiente fórmula:

$$D = \frac{N_{max}}{\mathrm{N}}$$

Donde N_{max} es la cobertura relativa de la especie más dominante, mientras que N es el número total de especies dentro de esa comunidad. Cuanto más se acerca a 1 significa que mayor es la dominancia y menor la diversidad (Magurran 1988).

Cambios en las curvas de ranking-abundancia:

Con el propósito de determinar los cambios en las curvas de rango-abundancia de especies durante el último año del experimento se calcularon los siguientes índices propuestos por Avolio et al. (2019):

-Diferencias en la equitatividad (E.D., *evenness difference*): indica la diferencia en la equitatividad (*evenness*), medido con el índice Evar (Smith y Wilson 1996), entre las muestras con distintos tratamientos (Control vs. NPK) para cada disturbio (i.e. intacto, corte, pastoreo). Se calcula a partir de la siguiente ecuación:

$E.D. = E_{NPK} - E_{Control}$;

Este índice E.D. [Diferencias en la equitatividad] toma valores desde -1 y 1. Valores negativos indican disminución en la equitatividad con la fertilización y valores positivos mayor equitatividad con la fertilización NPK.

-Diferencia en el rango de especies de las curvas de rango-abundancia (*RD*, *Rank difference)*: calcula la diferencia entre tratamientos (Control vs. NPK) en la posición en el rango de cada especie entre tratamientos. Se calcula a partir de la siguiente ecuación:

$$\mu RD = \frac{\sum_i^N (|R_{i,NPK} - R_{i,Control}|)}{S\ total}$$

$$RD = \frac{\mu RD}{S\ total}$$

donde R_i, NPK es el rango de la especie R_i en el tratamiento NPK; Ri, Control es el rango de las especies R_i en el tratamiento control sin fertilizar y S total es el número total de especies no compartidas en ambas réplicas. Los valores de RD pueden estar entre 0 y 0.5; 0.5 indica el cambio máximo de rango permitidos en la comunidad.

-Diferencia de especies (Sp. D., *Species difference)*: indica el número de especies que son diferentes entre los tratamientos dividido por el número total de especies en ambos tratamientos (Control vs. NPK). Es una medida de distancia florística entre tratamientos, y se calcula como:

$$\text{Sp. D.} = 2 \cdot \frac{\min(b; c)}{a + b + c}$$

donde **a** es el número total de especies compartidas en ambos tratamientos (Control vs. NPK), **b** es el número de especies que son exclusivas de la primera comunidad, y **c** es el número de especies que son exclusivos de la segunda comunidad

-Cambio temporal de ranking (MRS, *Mean Rank Shift*): Permite evaluar si existe un reordenamiento temporal de especies en el rango de abundancia con los tratamientos (Avolio et al., 2015). Se calcula como la diferencia promedio en los rankings de especies entre períodos de tiempo consecutivos, entre especies que están presentes en toda la serie de tiempo según la siguiente ecuación:

$$\text{MRS} = \sum_{i=1}^{N} (|R_{i,t+1} - R_{i,t}|)/N$$

donde N es el número de especies en común en ambos puntos de tiempo, t es el punto de tiempo, R_i, t es el rango relativo de las especies i en el tiempo t (ver también Apéndice A: Fig. A1). Valores altos del índice indica mayor reordenamiento de especies en el tiempo.

La diversidad *beta* para cada parcela se calculó como la disimilitud florística con todas las otras parcelas del mismo tratamiento en cada año (disimilitud medidas por Bray-Curtis; Oksanen et al. 2015). Para cada año se creó una matriz de disimilitud, a través de las distancias de Bray-Curtis, de la composición de especies de cada réplica de un tratamiento comparando con todas las demás réplicas de ese tratamiento (n = 6 réplicas por tratamiento; por lo tanto, cada parcela tuvo 5 comparaciones). Luego, la disimilitud

de una parcela se calculó como el promedio de la disimilitud entre esas cinco comparaciones, entonces, la diversidad *beta* se calculó como la disimilitud media de las 6 parcelas dentro de un tratamiento. El mismo procedimiento fue llevado a cabo para calcular la disimilitud para el último año de las especies clasificadas como dominantes y raras.

2.2.5 Variables ambientales: medición de la disponibilidad de luz

Con el objetivo de estimar los cambios en las variables ambientales que podrían mediar los cambios en la diversidad se midió la disponibilidad de luz para las plantas (pPAR). La radiación fotosintéticamente activa (PAR, μmol m2 s1) se midió por encima y por debajo de la vegetación al mediodía (11:00 y 14:00) en días soleados utilizando un ceptómetro de 1 m de largo (Cavadevices, Buenos Aires, Argentina). La proporción de PAR que llega al suelo (pPAR) se calculó como la relación de PAR por debajo/por encima. Se usó el valor mínimo de los dos momentos de medición con el objetivo de generar una mejor estimación de la limitación de luz.

Tanto para la evaluar la diversidad *alfa* (riqueza) como la diversidad *beta* (disimilitud) y la proporción de PAR para cada escenario de disturbio en el tiempo se utilizaron modelos lineales mixtos para datos jerárquicos (Zuur et al. 2009). La fertilización y el tiempo, variables explicativas de interés, fueron modelados como factores fijos mientras que los bloques fueron modelados como factores aleatorios (*random=1|Bloque/plot*) con las parcelas anidadas dentro de los bloques para considerar las medidas repetidas. Para determinar si los cambios inducidos por la fertilización dependieron del tipo de disturbio, para el último año, se analizó la riqueza y la diversidad *beta* en función de estos factores. De este modo, la fertilización, el tiempo y los disturbios fueron modelados como factores fijos, con la estructura de anidamiento correspondiente al diseño experimental (*random = 1|Bloque/Exclusión/Fertilización/Corte*). Luego, para

determinar si los cambios en cobertura de especies dominantes y raras dependían del tipo de disturbio y la adición de nutrientes se analizaron siguiendo una estructura de anidamiento igual que para la riqueza durante el último año del experimento. Además, se graficó y calculó la correlación, mediante el índice de correlación de Pearson, entre la riqueza y el índice de dominancia de Berger Parker.

Para el último año se graficaron las curvas de rango (*´ranking´*) abundancia/cobertura para cada tipo de disturbio para el tratamiento control y fertilizado y se ajustaron los modelos según Wilson (1991). Los modelos incluyen series Geometric, log-normal, Zipf y Mandelbrot. Para determinar qué modelo ajusta mejor se calculó el AIC de cada curva con cada modelo a partir del paquete de R *´Vegan´* (Oksanen et al. 2015).

Para evaluar si el tratamiento de fertilización cambió los atributos de las curvas (ej. Diferencias en la equitatividad, Diferencia de especies) se analizó para el último año, usando la fertilización y el disturbio como factores fijos, siguiendo la estructura de anidamiento explicada anteriormente para la riqueza.

Para determinar si el reordenamiento de especies dentro de las curvas de rango abundancia -usando el índice MRS- cambiaron a lo largo del año se analizó cada escenario de disturbio. Se modelaron los factores de interés como fijos, fertilización y el tiempo, y los bloques como factores aleatorios (random=1|*Bloque*/*plot*). En todos los casos, cuando fue necesario, se modelaron las varianzas (VarIdent; Zuur et al. 2009) y/o se usaron medidas de auto-correlación temporal (CAR; Zuur et al. 2009).

2.3 Resultados

2.3.1. Riqueza y cobertura de especies bajo diferentes disturbios

La fertilización disminuyó la riqueza de especies de plantas bajo los tres escenarios de disturbios (intacto, corte mecánico y pastoreo; Fig. 2.2). En las parcelas intactas (clausuras sin disturbar) la riqueza se redujo a una tasa de 2 spp.m^{-2} por un efecto del tiempo; mientras que la fertilización redujo la riqueza, en promedio para todos los años, en 6 spp.m^{-2} respecto del control sin fertilizar (Fig. 2.2a). Por otra parte, en las clausuras sometidas a cortes mecánicos, la riqueza aumentó a una tasa de ~2 spp.m^{-2}. $año^{-1}$, mientras que con la fertilización la riqueza disminuyó a una tasa de 2 spp.m^{-2}. $año^{-1}$ ($p<0.05$; Fig. 2.2b). Finalmente, en los sitios pastoreados se observó gran variación interanual en la riqueza de especies, pero con una tendencia de incremento a una tasa de ~1 spp. m^{-2} $año^{-1}$ ($p<0.05$; Fig. 2.2c). Sin embargo, la fertilización en las parcelas pastoreadas disminuyó la riqueza, en promedio durante todos los años, en ~5 spp. m^{-2} respecto del control ($p<0.05$; Fig. 2.2c).

En el último año, el efecto acumulado de la fertilización sobre la riqueza dependió del tipo de disturbio ($p<0.05$, Fig. 2.2d). El efecto fue más marcado en los sitios clausurados-cortados, con una disminución del 45% de la riqueza en parcelas fertilizadas (22 spp.m^{-2} en el control vs. 13 spp. m^{-2} en los sitios fertilizados, Fig. 2.2 d). En cambio, la fertilización redujo la riqueza en un 33% en las clausuras-intactas y un 14% en las pastoreadas (Figura 2.2d). Si bien el porcentaje de disminución fue alto en las clausuras-intactas, los valores de riqueza fueron muy bajos (5spp. m^{-2} en las parcelas control vs. 4 spp. m^{-2} en las parcelas fertilizadas).

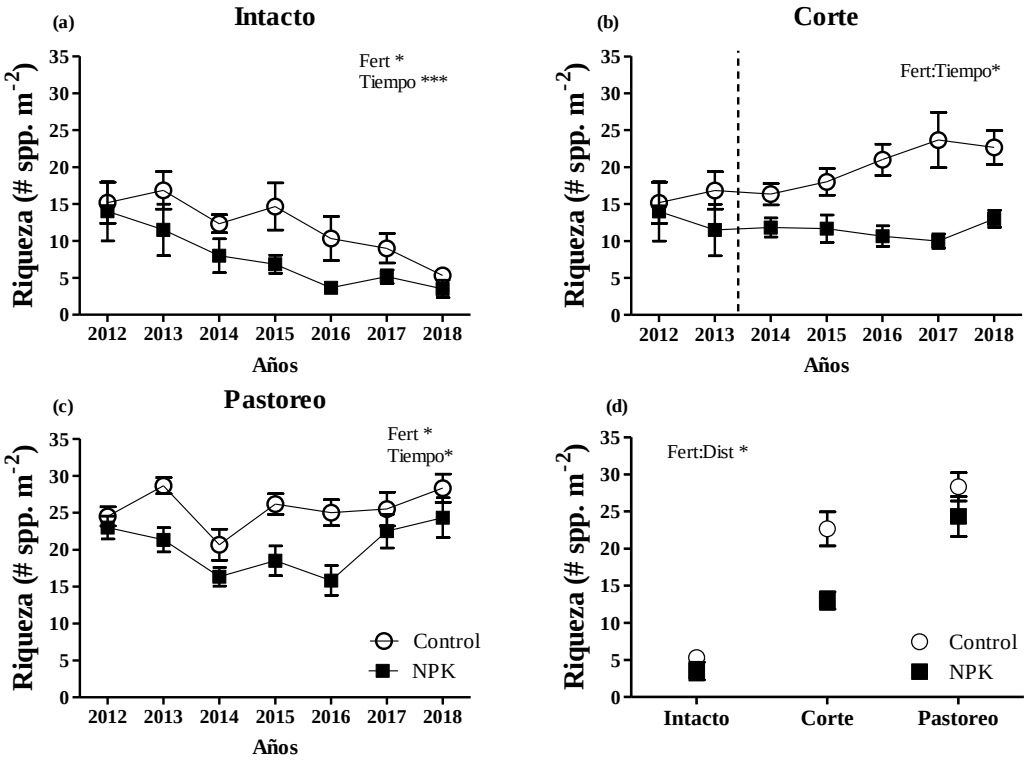

Figura 2.2: Riqueza (número de especies m^{-2}) para las clausuras-intactas (a), clausuras-cortadas (b) y bajo pastoreo doméstico (c) en los tratamientos control sin fertilizar (círculos blancos) y fertilizados (cuadrados negros) a lo largo del tiempo. El tratamiento corte comenzó entre 2013 y 2014 (líneas punteadas). En el gráfico (d) se muestra el efecto de la fertilización en la riqueza de especies para el último año del experimento en interacción con los disturbios. Los valores representan la media ± EE, n=6. n.s. =P>0.1, †P < 0.1, *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001.

El efecto del disturbio sobre las especies dominantes varió con el agregado de nutrientes (Fertilización x Disturbio p=0.06, Fig. 2.3a). La cobertura de especies dominantes incrementó un 38% con el agregado de nutrientes en las parcelas clausuradas-cortadas (Fig. 2.3a). En cambio, el disturbio aumentó la cobertura de especies raras (p <0.01; Fig. 2.3b), aunque la fertilización presentó un leve patrón de disminución de cobertura en los parches cortados.

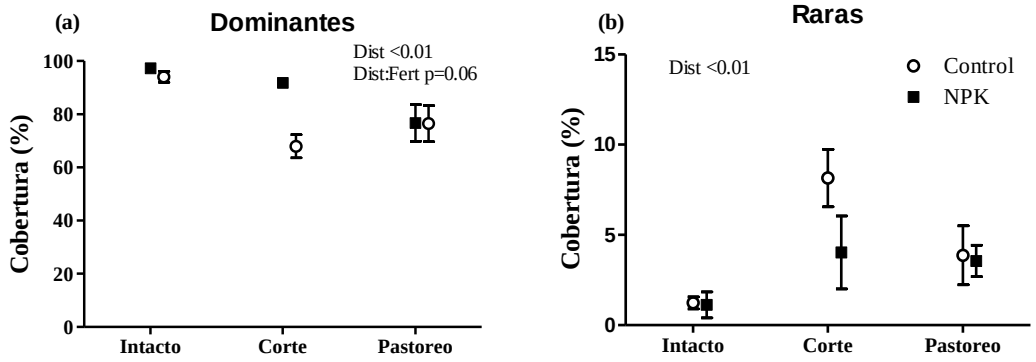

Figura 2.3: Efecto de la fertilización (Fert) en la cobertura de especies dominantes (a) y cobertura de especies raras (b) para cada tipo de disturbio (Dist) en el último año del experimento. (n=6). Símbolos blancos representan las parcelas control (sin fertilizar) y los negros las parcelas fertilizadas con NPK. Los valores representan la media ± EE, n=6. n.s. =P>0.1, †P < 0.1, *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001. Nótese las diferencias en los valores de los ejes.

Bajo todos los tipos de disturbios la riqueza se asoció negativamente con el aumento de la dominancia, particularmente cuando las parcelas fueron fertilizadas (Fig. 2.4). En las clausuras intactas la riqueza mostró una correlación negativa ($r = -0.87$; $p<0.001$) con el aumento de la dominancia, tanto en las parcelas control sin fertilizar como en las fertilizadas, sin embargo, en estas últimas el rango de dominancia fue mayor (Berger Parker entre 0.5-1). En las clausuras cortadas la riqueza también disminuyó con el aumento de la dominancia, pero con una correlación más fuerte ($r =-0.65$) cuando se fertilizó. Además, los valores alcanzados de dominancia son más altos (~0.9) y los de riqueza más bajos en las clausuras cortadas y fertilizadas. En las parcelas pastoreadas sin fertilizar no se encontró una relación entre la riqueza y la dominancia ($p = 0.9$), en cambio, sí se observó una disminución de la riqueza con el aumento de la dominancia en las parcelas fertilizadas ($r = -0.57$; $p<0.01$).

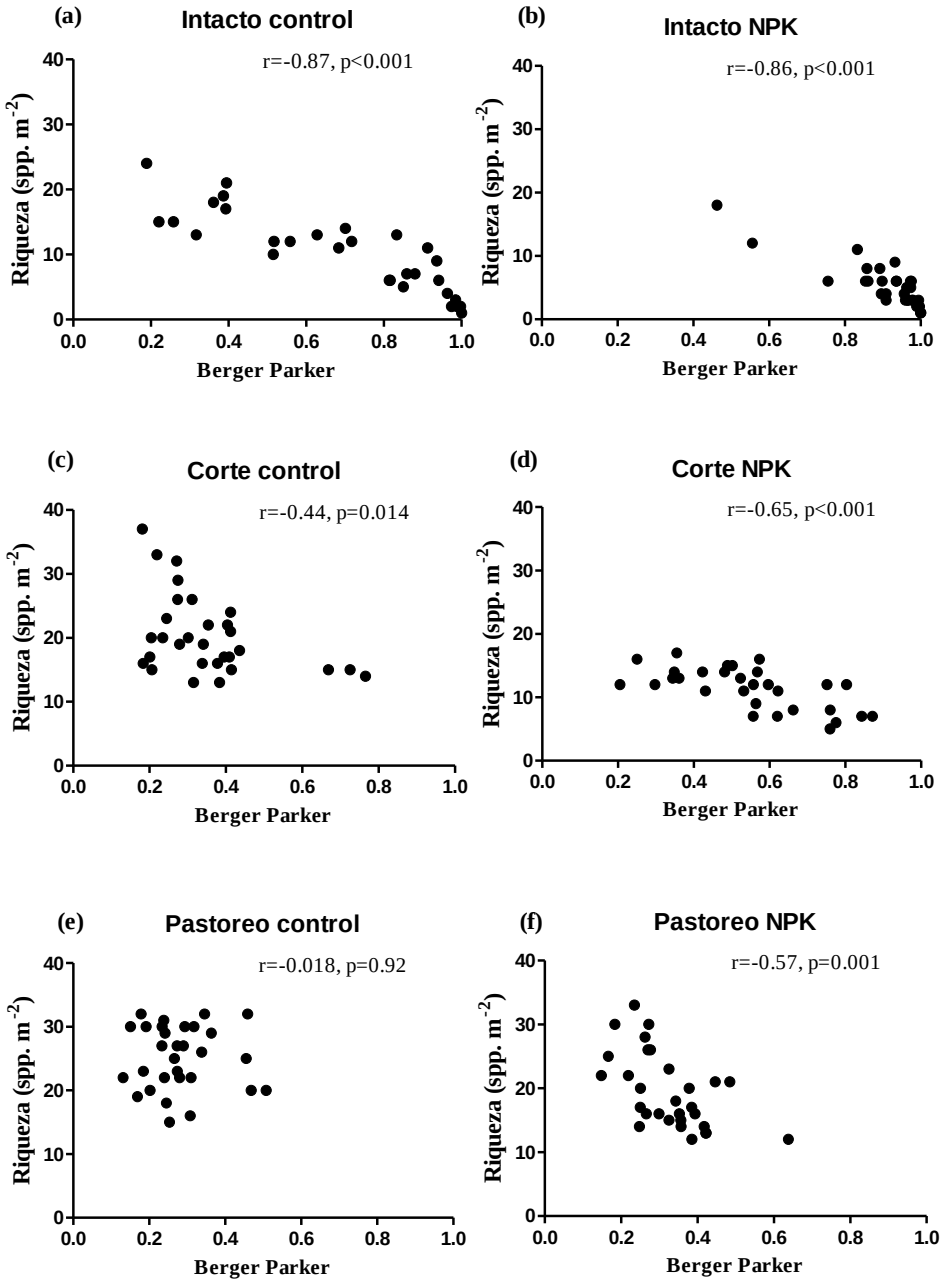

Figura. 2.4: Relación entre la riqueza de especies y el índice de dominancia Berger Parker para los últimos años del experimento (los datos incluyen desde 2014-2018) para cada escenario de disturbio (clausuras intactas, clausuras cortadas y bajo pastoreo doméstico) en condiciones sin fertilizar (Control) y fertilizadas (NPK). La correlación mediante r y el valor p se muestran dentro de cada gráfico.

2.3.2 Reordenamiento de especies en las curvas de rango abundancia en el tiempo

La fertilización redujo el reordenamiento temporal en las clausuras al pastoreo (en las parcelas intactas y cortadas; Fig. 2.5). Además, en las clausuras intactas se redujo el reordenamiento en el tiempo más allá de la fertilización ($p<0.001$; Fig. 2.5a) y se encontró un efecto negativo marginal de la fertilización (Fig. 2.5a). En las clausuras cortadas la fertilización disminuyó el reordenamiento de especies con respecto al control sin fertilizar y esto se incrementó en el tiempo (Fig. 2.5b). En los sitios pastoreados el reordenamiento fue mayor que en las clausuras (valores de *Mean Rank Shift* de 3 vs. 1) aunque no se evidenció efecto de los nutrientes (Fig. 2.5c).

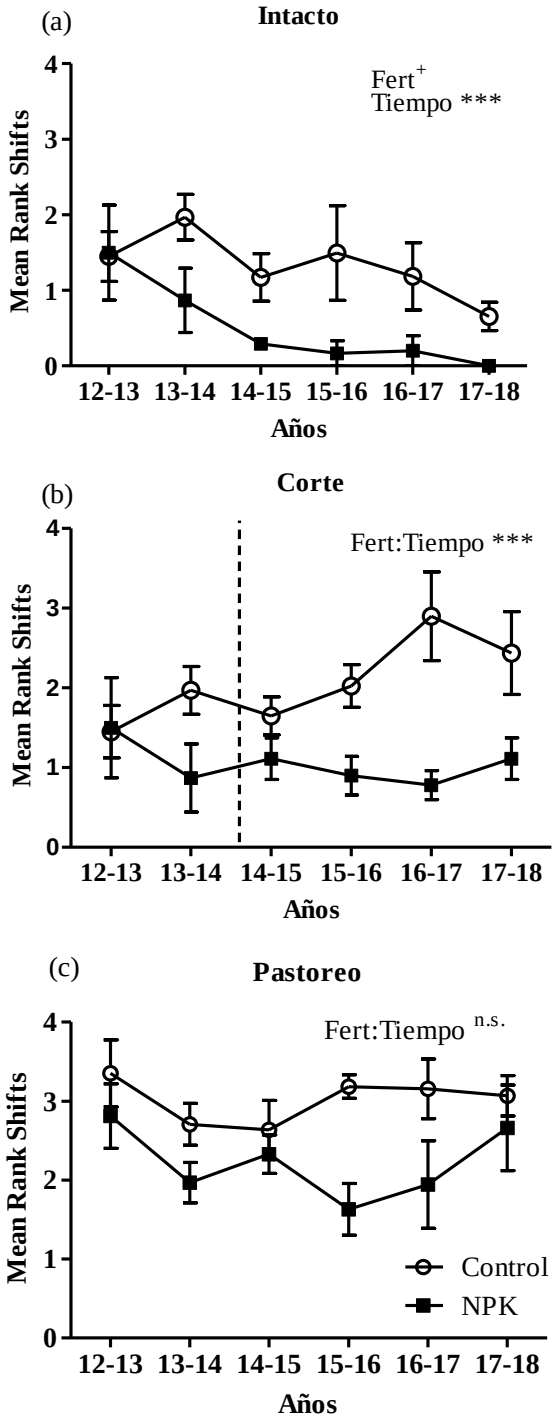

Figura 2.5: Reordenamiento de especies temporal en la posición en el ranking (rango) de cobertura causado por la fertilización según el tipo de disturbios: clausuras-intactas (a), clausuras-cortadas (b) y bajo pastoreo doméstico (c). Símbolos blancos representan las parcelas control (sin fertilizar) y los negros las parcelas fertilizadas con NPK. Los datos muestran la media ± EE, n =6. El tratamiento corte comenzó entre 2013 y 2014. n.s. =P>0.1, †P < 0.1, *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001.

2.3.3 Efecto de la adición de nutrientes en las curvas de rango cobertura

Las curvas de rango abundancia reflejaron más diferencias entre los distintos disturbios que con la adición de nutrientes (Fig. 2.6). En las clausuras intactas, las curvas de rango abundancia tuvieron mayor pendiente que las clausuras-cortadas y las parcelas pastoreadas y ajustaron a una función Zifp (Cuadro 1) (Wilson 1991). Además, en estas parcelas clausuradas intactas domina particularmente *Schedonorus arundinaceus* (festuca) con ~95% de cobertura relativa (Cuadro 2).

En paralelo, las clausuras cortadas presentaron menor pendiente que las clausuras intactas, y en particular las parcelas cortadas y control (sin fertilizar) ajustaron un modelo Mandelbrot (Cuadro 1), mientras que las cortadas y fertilizadas ajustaron un modelo Zipf (Cuadro 1). En ambos casos co-dominaron *Schedonorus arundinaceus* y *Paspalum dilatatum*, y fue la cobertura de la primera mayor en las clausuras cortadas y fertilizadas (Cuadro 2).

Por su parte, las parcelas pastoreadas son las que menor pendiente tuvieron y en las que el rango de especies es mayor dentro de los tres tipos de disturbios (55 especies). Tanto las parcelas pastoreadas control (sin fertilizar) como las fertilizadas ajustaron un modelo log-normal (Cuadro 1). En ellas co-dominanaron *Stenotaphrum secundatum* y *Lotus glaber* (Cuadro 2), y se observó mayor cantidad de especies a lo largo del rango (~50, Fig. 2.6c)

Entre los atributos evaluados sobre los cambios en las curvas de rango-abundancia se observó en general menor equitatividad con el agregado de nutrientes (Fig. 2.7). Los cambios en la equitatividad (diferencia entre control y fertilizado) bajo todos los disturbios fueron menores a cero, pero significativamente distinta de cero en las parcelas cortadas (Fig. 2.7a). Esto indica que la fertilización disminuyó la equitatividad en general, pero más marcadamente bajo cortes mecánicos. Al mismo tiempo, la fertilización

incrementó las diferencias en el número de especies (es decir, la distancia florística) y las diferencias en la posición dentro del el rango de especies (medido como la diferencia en la posición en el rango de cada especie; Fig. 2.7b, c), donde las mayores diferencias se observaron en las clausuras cortadas y pastoreados respecto al intacto sin disturbar.

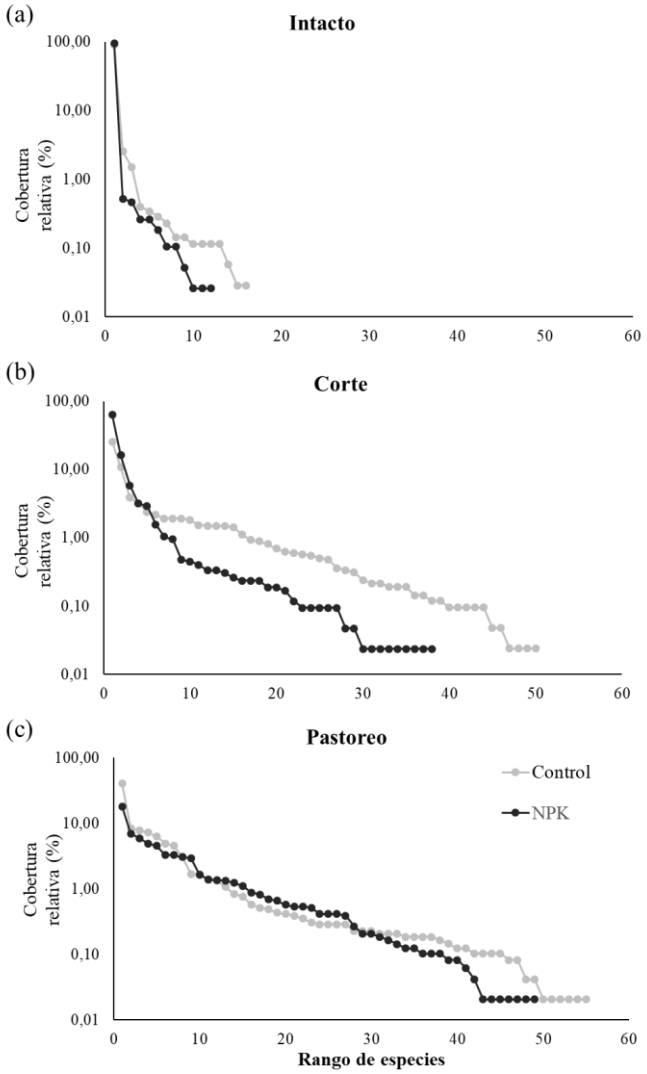

Figura 2.6: Rango de distribución de la abundancia de especies, estimado mediante la cobertura relativa de cada especie, para todos los disturbios: clausuras-intactas (a), clausuras-cortadas (b) y bajo pastoreo doméstico (c). En cada gráfico se observa la curva para las parcelas control (gris) y las fertilizadas con NPK (negro). El eje Y está graficado a escala logarítmica.

Cuadro 2.1: Ajuste de los modelos de curvas rango-abundancia. Se muestran los valores de AIC para cada modelo; valores de AIC menores indican mejor ajuste.

	Intacto		Corte		Pastoreo	
	Control	NPK	Control	NPK	Control	NPK
Null	25162,19	24703,85	8668,1	20337,4	11417,59	7710,97
Geometric (Preemption)	3824,21	-	4262,33	4873,9	4530,14	2526,8
Lognormal	1110,27	927,55	1688,39	487,24	**967,87**	**555,2**
Zipf	**724,94**	**695,75**	1918,31	**265,45**	1305,68	1229,18
Mandelbrot	726,94	697,75	**1461,1**	267,45	1226,07	760,53

Cuadro 2.2: Cobertura relativa de las especies con mayor cobertura y sus características, para las parcelas control y fertilizadas bajo cada tratamiento de disturbio. Origen (OR): Exótica (E), Nativa (N). Grupo funcional (GF): Gramínea (G), Monocotiledónea (M), Leguminosa (L), Dicotiledónea (D). Forma de crecimiento: Matas (MT), Postrada (PS), Rastrera (RS), Arbustiva (AB), Roseta (RO), Foliosa Erecta (FE). Ciclo de vida: Perenne (P), Anual (A), Bianual (B).

Clausurado-Intacto											
Control						NPK					
TAXA	OR	GF	FC	CV	Cob.	TAXA	OR	GF	FC	CV	Cob.
Festuca_arundinacea	E	G	MT	P	93,81	*Festuca arundinacea*	E	G	MT	P	97,96
Paspalum dilatatum	N	G	MT	P	2,56	*Lotus glaber*	E	L	RS	P	0,52
Leersia hexandra	N	G	PS	P	1,5	*Ambrosia tenuifolia*	N	D	AB	P	0,47
Paspalidium paludivagum	N	G	MT	P	0,4	*Lythrum hyssopifolia*	E	D	FE	A	0,26
Carex sp.	N	M	MT	P	0,35	*Senecio selloi*	N	D	AB	P	0,26
Lotus glaber	E	L	RS	P	0,29	*Paspalidium paludivagum*	N	G	MT	P	0,18
Panicum sabulorum	N	G	MT	P	0,23	*Cyperus reflexus*	N	M	MT	P	0,1
Ambrosia tenuifolia	N	D	AB	P	0,14	*Cirsium vulgare*	E	D	RO	B	0,1
Nothoscordum inodorum	N	M	MT	P	0,14	*Nothoscordum inodorum*	N	M	MT	P	0,05

Continuación Cuadro 2.2:

Clausurado-Corte												
Control						NPK						
TAXA	OR	GF	FC	CV	Cob.	TAXA	OR	GF	FC	CV	Cob.
Paspalum dilatatum	N	G	MT	P	25,79	*Festuca rundinacea*	E	G	MT	P	63,75
Festuca arundinacea	E	G	MT	P	25,56	*Paspalum dilatatum*	N	G	MT	P	16,06
Paspalidium paludivagum	N	G	MT	P	10,84	*Paspalidium paludivagum*	N	G	MT	P	5,86
Lotus glaber	E	L	RS	P	3,87	*Lotus glaber*	E	L	RS	P	3,16
Ambrosia tenuifolia	N	D	AB	P	3,2	*Ambrosia tenuifolia*	N	D	AB	P	2,93
Panicum berguii	N	G	MT	P	2,39	*Leersia hexandra*	N	G	PS	P	1,56
Panicum sabulorum	N	G	MT	P	2,17	*Cyperus reflexus*	N	M	MT	P	1,04
Paspalum vaginatum	N	G	PS	P	1,91	*Cynodon dactylon*	E	G	PS	P	0,94
Gaudinia fragilis	E	G	MT	A	1,91	*Asclepias mellodora*	N	D	AB	P	0,47
Pastoreo												
Control						NPK						
TAXA	OR	GF	FC	CV	Cob.	TAXA	OR	GF	FC	CV	Cob.
Stenotaphrum secundatum	N	G	PS	P	40,81	*Stenotaphrum secundatum*	N	G	PS	P	29,77
Lotus glaber	E	L	RS	P	8,45	*Lotus glaber*	E	L	RS	P	18,17
Gaudinia fragilis	E	G	MT	A	7,83	*Gaudinia fragilis*	E	G	MT	A	6,99
Paspalidium paludivagum	N	G	MT	P	7,19	*Mentha pulegium*	E	D	RS	P	5,9
Lolium multiflorum	E	G	MT	A	6,39	*Lolium multiflorum*	E	G	MT	A	4,93
Eleocharis viridans	N	M	MT	P	4,95	*Paspalidium paludivagum*	N	G	MT	P	4,54
Festuca arundinacea	E	G	MT	P	4,53	*Eleocharis viridans*	N	M	MT	P	3,33
Cynodon dactylon	E	G	PS	P	3,09	*Trifolium repens*	E	L	RS	P	3,29
Setaria parviflora	N	G	MT	P	1,69	*Festuca arundinacea*	E	G	MT	P	3,04

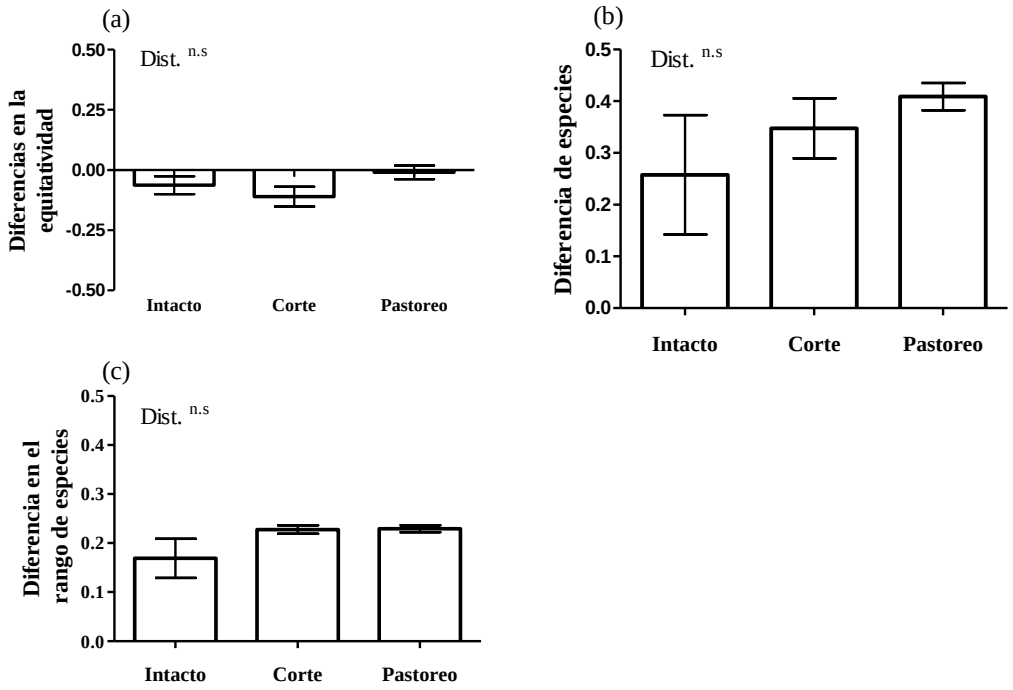

Figura 2.7: Cambios en los atributos de las curvas de ranking de especies debido al aumento de los nutrientes: Diferencias en la equitatividad (a); Diferencia de especies (b) y Diferencia en el rango de especies (c) debido al aumento de los nutrientes para todos los disturbios. Las barras representas los valores medios y las barras de error el intervalo de confianza del 95%. n.s. =P>0.1, †P < 0.1, *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001

2.3.4 Efecto de la adición de nutrientes en la diversidad *beta* bajo diferentes disturbios

El agregado de nutrientes redujo la diversidad *beta* en clausuras intactas y las cortadas, pero la aumentó bajo pastoreo doméstico (Fig. 2.8). En las clausuras intactas se redujo la disimilitud entre parches y se homogeneizó la comunidad a lo largo del tiempo. La fertilización generó un 44% de reducción en la disimilitud (Fig. 2.8a). En las parcelas cortadas, si bien la fertilización incrementó la disimilitud en los primeros años, hubo menor diversidad *beta* en las parcelas fertilizadas en los últimos años cuando se aplicaron cortes mecánicos (Fig. 2.8b). Finalmente, en las parcelas pastoreadas hubo un incremento de la disimilitud del 6% a lo largo del tiempo con el agregado de nutrientes (Fig. 2.8c).

En el último año, los cambios en la diversidad *beta* con la fertilización difirieron entre tipos de disturbio ($p<0.01$; Fig. 2.8). En las clausuras intactas la fertilización redujo

la disimilitud un ~58% y en las cortadas un ~41%. En cambio, en los sitios pastoreados la fertilización aumentó un ~21% la disimilitud florística.

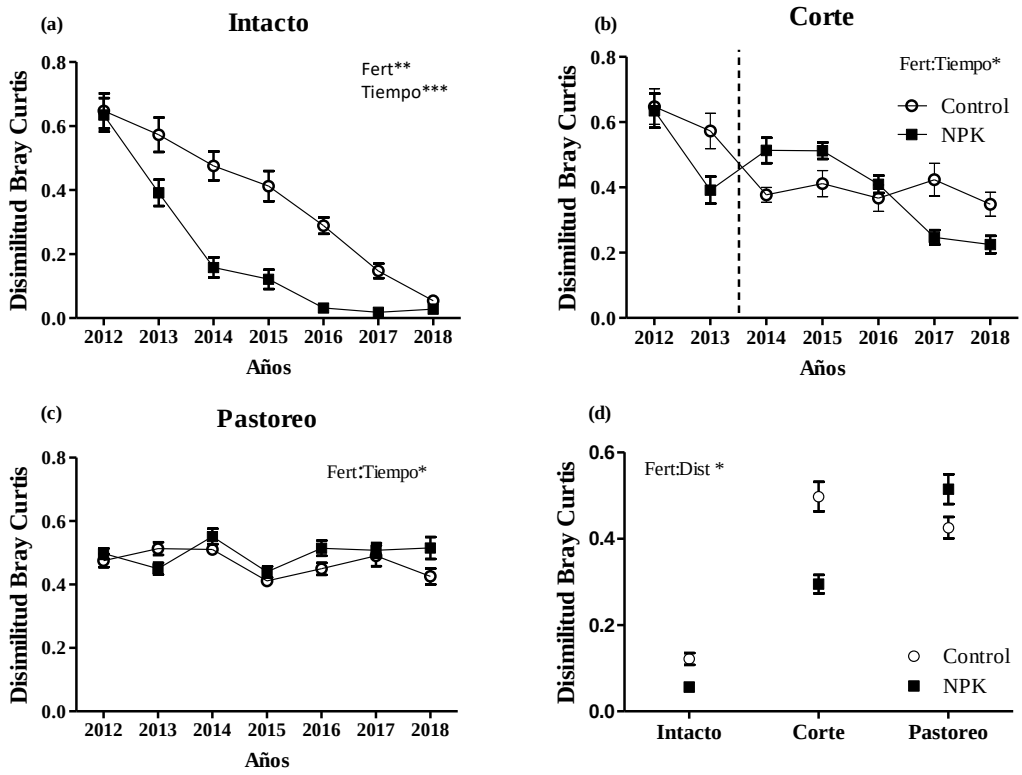

Figura 2.8: Diversidad *beta* (medido como la disimilitud "Bray-Curtis") para cada tipo de disturbio: clausuras-intactas (a), clausuras-cortadas (b) y bajo pastoreo doméstico (c) en los tratamientos control sin fertilizar (círculos blancos) y fertilizados (cuadrados negros) a lo largo del tiempo. El tratamiento corte comenzó entre 2013 y 2014 (líneas punteadas). En el gráfico (d) se muestra el efecto de la fertilización sobre la diversidad *beta* para el último año del experimento en interacción con los disturbios. Los datos muestran la media ± EE, n=6. El tratamiento corte comenzó entre 2013 y 2014. n.s. =P>0.1, †P < 0.1, *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001

El efecto de los nutrientes en la disimilitud de las especies dominantes y raras varió según el tipo de disturbio (Fig. 2.9). Para las especies dominantes la fertilización decreció la disimilitud un 30% en las parcelas con cortes mecánicos, mientras que aumentó la disimilitud un 46% en las parcelas pastoreadas (Fig. 2.9a). En el caso de las especies raras, se observó un aumento del 12% de la disimilitud en los sitios clausurados y con cortes mecánicos (Fig. 2.9b).

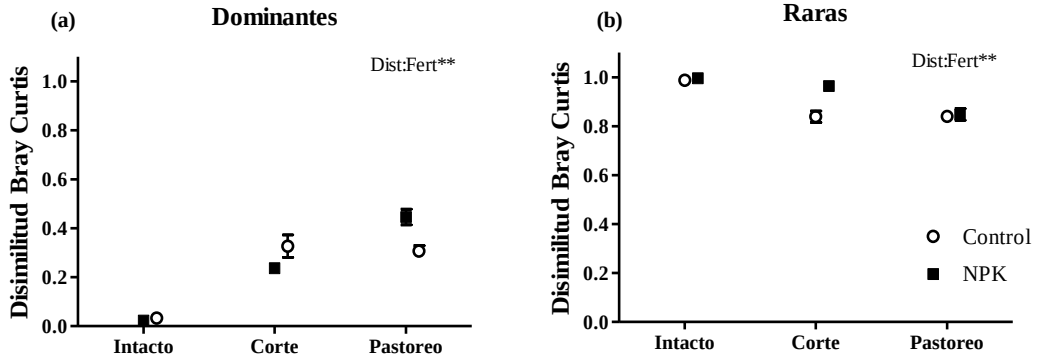

Figura 2.9: Efecto de la fertilización en la disimilitud de especies dominantes (a) y disimilitud de especies raras (b) para cada tipo de disturbio en el último año del experimento. Los datos muestran la media ± EE, n =6. n.s. =P>0.1, †P < 0.1, *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001.

2.3.5 Variables ambientales: disponibilidad de luz

La proporción de luz fotosintéticamente activa (pPAR) que alcanzó la superficie del suelo varió dependiendo del tipo de disturbio (Fig. 2.10). Las parcelas intactas (clausuras sin cortar) fueron las que tuvieron menor pPAR, con valores cercanos al 15%, y la fertilización lo disminuyó marginalmente en un 3% (Fig. 2.10a). Por su parte, en las clausuras cortadas aumentó la pPAR con valores cercanos al 50% en parcelas control (ver cap. 3), pero la fertilización la redujo en un 34%. En los sitios pastoreados no hubo un efecto significativo sobre pPAR con de la fertilización, pero sí una variación interanual. En el último año, el corte tuvo un 20% y el pastoreo un 50% más de pPAR respecto de las clausuras intactas (sin disturbar). En las parcelas cortadas la fertilización redujo un ~19% la pPAR.

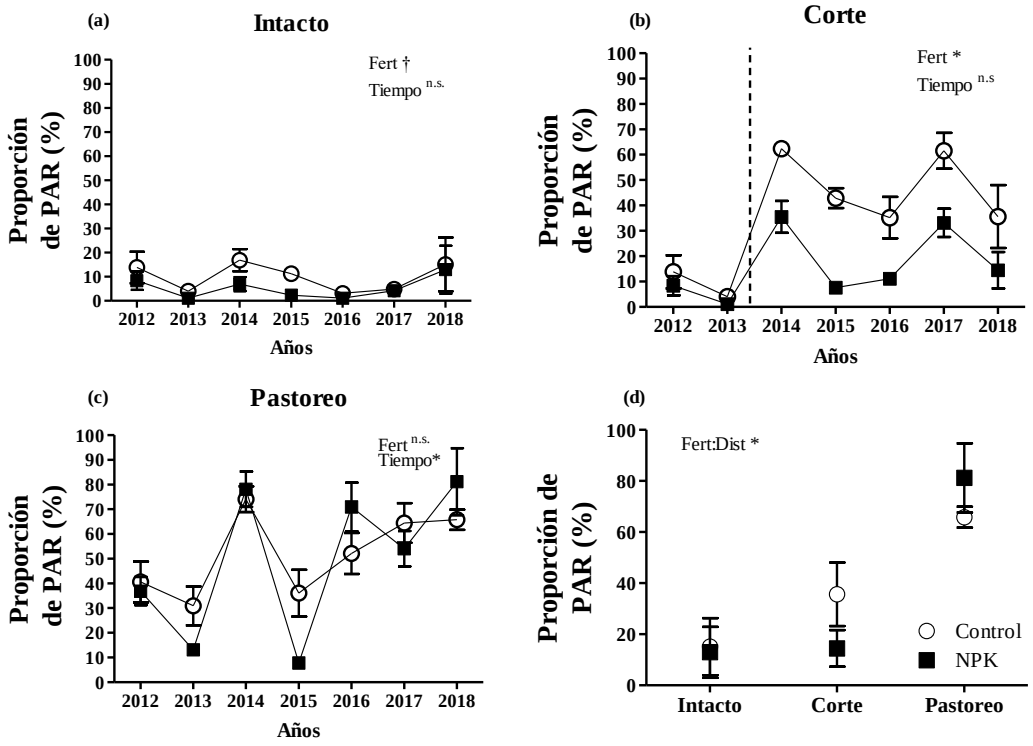

Figura 2.10: Proporción de radiación fotosintéticamente activa (pPAR) para cada tipo de disturbio: clausuras-intactas (a), clausuras-cortadas (b) y bajo pastoreo doméstico (c) en los tratamientos control sin fertilizar (círculos blancos) y fertilizados (cuadrados). En el gráfico (d) se muestra el efecto de la fertilización sobre la pPAR para el último año del experimento en interacción con los disturbios. Los datos muestran la media ± EE, n =6. El tratamiento corte comenzó entre 2013 y 2014. n.s. =P>0.1, †P < 0.1, *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001.

2.4 Discusión

En este capítulo se estudiaron los patrones de cambio en los atributos de las comunidades vegetales generadas por el incremento de nutrientes y la remoción de biomasa generada por disturbios al canopeo. Se encontró que, el efecto de la fertilización sobre la diversidad *alfa y* la diversidad *beta* dependen de la condición de disturbio al canopeo al que la comunidad está sometida. Además, se sugiere que los cambios generados por la adición de nutrientes podrían estar mediados principalmente por la cobertura de pocas especies dominantes y la condicional inicial de dominancia. Cambios en la cobertura de dominantes podrían ser el resultado final de la disminución en el reordenamiento temporal dentro de la posición en el rango de cobertura de las especies. Es decir, que unas pocas especies aumentan su dominancia en el tiempo e impiden que otras cambien de posición año a año en el rango de abundancia. Particularmente en las clausuras-intactas dominadas por festuca alta, año a año, el aumento de la cobertura de esta especie invasora dominante impide el establecimiento de otras, esto se intensifica con la fertilización y en consecuencia reduce la equitatividad. Por su parte, en los sitios cortados este efecto negativo sobre la equitatividad se observó al fertilizar y no fue evidenciado bajo pastoreo doméstico. En conjunto, los resultados de este capítulo apoyan la hipótesis de que el efecto negativo de la adición de nutrientes en la estructura de las comunidades vegetales puede disminuir con los disturbios al canopeo sólo cuando hay un impacto sobre las especies dominantes.

2.4.1 Cambios en la diversidad *alfa* bajo diferentes escenarios de disturbios al canopeo

La disminución en la riqueza de especies generada por la adición crónica de nutrientes (fertilización con NPK) varió según el escenario de disturbio (Fig. 2.2), caracterizado por valores contrastantes de riqueza inicial. En los sitios con valores más bajos de riqueza, -parcelas clausuradas-intactas-, la reducción de la riqueza se debió principalmente a un efecto del tiempo de ausencia de disturbios (tiempo $P < 0.001$; Fig. 2.2a); mientras que, en las parcelas clausuradas-cortadas, con valores intermedios de riqueza inicial, la fertilización disminuyó fuertemente la riqueza en el tiempo (Fig. 2.2b). Esto se debió a que los nutrientes indirectamente causaron una disminución en la luz por cambios en la cobertura y biomasa de especies (ver capítulo 3; Fig. 2.9). De este modo, en las parcelas clausuradas-cortadas, donde el aumento en la disponibilidad de luz que promovería el establecimiento de especies por mayor micrositios disponibles (Fig. 2.2b, 2000; Smith et al. 2018), la fertilización redujo la riqueza (Fig. 2.2b, ver capítulo 3). Esto sucedió en forma paralela con el aumento de las especies dominantes (Gough et al. 2000; Hillebrand et al. 2007), beneficiadas por la adición de nutrientes (Fig. 2.4; 2.3). Por su parte, el efecto de los nutrientes fue leve en las parcelas pastoreadas (Fig. 2.2d), donde la riqueza inicial fue mayor. En este caso, el impacto negativo de la fertilización sobre la riqueza y las especies dominantes no fue evidenciado. Esto último podría señalar una compensación de los efectos del pastoreo (ver también Borer et al. 2014) por consumo preferencial sobre las especies dominantes (Hillebrand et al. 2007).

La ventaja competitiva de las especies dominantes sobre las especies raras en sistemas enriquecidos con nutrientes podría desaparecer en sitios con frecuentes disturbios al canopeo (Hautier et al. 2019). Aquí se encontró que la fertilización sólo promueve la dominancia bajo cortes mecánicos al canopeo-clausuras cortadas- (Fig. 2.3).

En sitios excluidos de herbivoría doméstica y sin disturbios al canopeo, -clausuras-intactas-, la reducción en la riqueza está estrechamente vinculada al aumento de la dominancia (| r | > 0.8; Fig. 2.4.a), lo que se relaciona con el incremento en la cobertura del pasto invasor *S. arundinaceus* (festuca; Cuadro 2.2; ver también capítulo 4). En las parcelas clausuradas y cortadas hubo una mayor disminución relativa de la riqueza (Fig. 2.2b) y de la equitatividad con la adición de nutrientes (Fig. 2.6, cuadro 1; Fig. 2.7). Además, la fertilización presentó un leve patrón de disminución de cobertura de especies raras, pero de grupos funcionales muy diferentes (Cuadro 2.2; Apéndice: Cuadro A1), lo que podría sugerir procesos estocásticos, basados en la abundancia (Suding et al. 2005; Yang et al. 2015). Asimismo, estudios previos han encontrado que la adición de nutrientes favorece más a las especies exóticas invasoras que a las especies nativas (Seabloom et al. 2015) y en estas clausuras invadidas, a pesar de que el corte aumenta la diversidad, la adición de nutrientes favoreció a festuca (Cuadro 2.2; Apéndice. Cuadro A1). Además, antecedentes en esta región han encontrado que esta especie podría ser beneficiada con la fertilización (Grecco 2001; Bazzigalupi y Bertín 2014), y algunas especies nativas perjudicadas (Collantes 1998), lo que apoyaría los resultados encontrados de pérdida de especies en las clausuras. Por su parte, bajo pastoreo, a pesar de que también se encuentran presentes especies dominantes potencialmente invasoras (ej. *Lotus tenuis*; Longo et al. 2013) no hubo cambios en la equitatividad ni en la cobertura de especies dominantes, pero si una disminución de la riqueza con el aumento en la dominancia en los sitios fertilizados (Fig. 2.4e, f). En síntesis, en sistemas muy dominados y en presencia de una especie exótica invasora (ver capítulo 3 y 4), la riqueza y equitatividad es reducida con la adición de nutrientes a pesar de los disturbios al canopeo.

Los cambios observados en la equitatividad pueden ser consecuencia del reordenamiento temporal de la comunidad por cambios en la posición de las especies en

las curvas de rango-abundancia/cobertura (Collins et al. 2008; Smith et al. 2009). La fertilización con NPK redujo el reordenamiento de especies en clausuras intactas y en las clausuras cortadas y si bien no tuvo un impacto en el pastoreo, en este caso se observaron los valores más altos (Fig. 2.4). Este mayor recambio temporal en pastoreo indica que muchas especies cambian de posición en el rango de abundancia año a año a pesar de la fertilización. Esto sugeriría que el pastoreo, al seleccionar aquellas especies promovidas por los nutrientes, contrarrestaría el efecto de la dominancia y permitiría que se reordenen las especies en el tiempo, es decir, cambien en la posición año a año dentro del rango de abundancia. Por su parte, bajo cortes mecánicos (ver también Apéndice: Cuadro A2) y sin nutrientes agregados (control) el reordenamiento respondería a la reducción de la dominancia de festuca (Cuadro 2.2; Graff et al. en preparación) y al aumento en la abundancia de otras especies (ej. *Paspalum dilatatum*, *Paspalidium paludivagum, Panicum sp. Lotus glaber, etc.*, ver Apéndice: cuadro A1). Estos recambios temporales redundarían en una curva de rango-cobertura final más equitativa (Modelo *Mandelbrot:* Cuadro 2.1; Wilson 1991). Sin embargo, en las clausuras-cortadas la fertilización benefició más a festuca, lo que limitaría el cambio de posición en el tiempo dentro del rango de otras especies y por ende se generó una curva de rango-cobertura en el último año menos equitativa (Modelo *Zipf vs. Mandelbrot;* Fig. 2.4b). Este cambio de ajuste de los modelos de las curvas sugiere una jerarquía diferencial en la utilización de los recursos, donde la especie que los aprovecha primero reduce la oportunidad de uso de las otras (ej. mediante efectos de prioridad, Weidlich et al. 2020; Wilson 1991) y por ende en el tiempo habría menor reordenamiento de especies. Estos resultados contribuyen al modelo de Smith et al. (2009) en el que se propone que la adición de nutrientes genera mayor reordenamiento temporal en las curvas de rango abundancia (ver Apéndice: A1),

pero en el que se debe contemplar la dominancia inicial del sistema por especies invasora no aumentan el reordenamiento de especies con la fertilización.

Los cambios observados en los atributos de las comunidades dependientes de los escenarios de disturbios al canopeo podrían, además, deberse a efectos de selección y dispersión propias del pastoreo (Adler et al. 2001; Bakker et al. 2006). En sitios productivos, los herbívoros aumentan la diversidad (Hillebrand et al. 2007) por un mayor consumo de especies dominantes (Bakker et al. 2006; Lezama et al. 2014). Esto último alivia la competencia por luz (Olff y Ritchie, 1998), reduce los pulsos de dominancia (Mortensen et al. 2018) y aumenta la equitatividad (Hillebrand et al. 2007). El pastoreo puede seleccionar parches fertilizados (Campana y Yahdjian, 2021; Tälle et al. 2016), por lo que se generaría una compensación del impacto negativo de los nutrientes a través de un mayor consumo de biomasa. Aquí, se encontró que, la disponibilidad de luz que llega los estratos inferiores del canopeo (pPAR) fue mayor bajo pastoreo doméstico que bajo cortes, pero que la adición de nutrientes sólo redujo la pPAR en sitios cortados (Fig. 2.10d). Esto sugiere que el pastoreo consumiría mayormente a las especies dominantes más palatables, probablemente beneficiadas por el agregado de nutrientes (ej. *Louts glaber*, ver cuadro 2.2), y compensaría reducciones en la disponibilidad de pPAR y consecuentemente en la diversidad (Lunt et al. 2007). El mayor consumo en sitios fertilizados pudo entonces revertir parcialmente el efecto negativo de la adición de nutrientes sobre la riqueza (Fig. 2.2c) y la equitatividad (Fig. 2.6b; Fig. 2.7a). En cambio, bajo cortes mecánicos, donde no hubo consumo diferencial ya que el disturbio es homogéneo entre parches, no se observó ese patrón. En conjunto, estos resultados sugieren que el efecto diferencial de los nutrientes sobre las parcelas bajo pastoreo doméstico y las parcelas con cortes mecánicos podría depender de la selectividad de disturbio.

Además, resulta sustancial estudiar el efecto del pastoreo más allá de los cambios en la dominancia de especies. Por ejemplo, existe evidencia que el pastoreo genera nuevos micrositios mediante el pisoteo y promueve la germinación (Oesterheld y Sala 1990), lo que generaría oportunidad para el establecimiento de nuevas especies. Esto agregaría nuevas facetas sobre la idea de una compensación en la pérdida de diversidad generada por fertilización. Los patrones encontrados resaltan la importancia de evaluar la selectividad de los disturbios para discernir mecanismos del mantenimiento de la diversidad y considerar la identidad y/o rasgos de las especies consumidas por el ganado con el incremento de nutrientes.

2.4.3 Cambios en la diversidad a escala espacial (*beta*) bajo diferentes disturbios al canopeo

El agregado de nutrientes puede modificar la diversidad *beta* (Eskelinen y Harrison 2015), pero con un efecto diferencial según el disturbio al canopeo del sistema. Las clausuras al pastoreo y la fertilización homogeneizaron la composición florística de la comunidad entre parches (Fig. 2.7a), probablemente debido que la falta de disturbios favoreció procesos determinísticos de exclusión en favor de la especie invasora festuca (ver cap. 3 y cap. 4) y redundó en su dominancia en todos los parches (Fig. 2.3a, Cuadro 2.2). Por su parte, los cortes mecánicos, al interrumpir los procesos de exclusión competitiva (Hautier et al. 2018; Huston 1999; Shmida y Wilson 1985), aumentaron la diversidad *beta* a lo largo del tiempo. Sin embargo, ese efecto positivo se redujo cuando se agregaron nutrientes al suelo lo que indica que los cortes mecánicos no redujeron el efecto negativo de los nutrientes (ver capítulo 3) ya que se favorece el crecimiento y la dominancia de una especie que homogeniza la comunidad. A su vez, el pastoreo doméstico promovió la heterogeneidad de la comunidad cuando los nutrientes fueron agregados al suelo (Fig. 2.7c). Si bien estudios previos han encontrado que el aumento o

disminución de la diversidad *beta* depende de la productividad del sistema (Houseman et al. 2008), los resultados aquí discutidos indican que además depende del tipo de disturbio al que está sometida la comunidad y de su dominancia inicial.

El pastoreo doméstico y los cortes mecánicos no afectaron en igual dirección la diversidad *beta* y la disimilitud de las especies dominantes cuando se agregaron nutrientes. Si bien sitios productivos pueden homogeneizarse producto de la selectividad del ganado sobre las especies más dominantes (Klimek et al. 2008), aquí se encontró que la fertilización bajo pastoreo doméstico aumentó la disimilitud de las especies dominantes (Fig. 2.8b). Esto sugiere que la heterogeneidad espacial podría verse exacerbada por sobrepastoreo de parches ricos en nutrientes (Chaneton et al. 2005) con una disminución en las especies dominantes (Fig. 5c; ver también Mortensen et al. 2018) y un consecuente incremento sobre la diversidad *beta*. Asimismo, procesos estocásticos, como la dispersión de especies (Chase 2007, 2010), podrían afectar heterogeneidad dado que los herbívoros elegirían los parches enriquecidos por fertilización (Campana y Yahdjian 2021; Semmartin y Oesterheld, 2001) y podrían transportar propágulos a través de las heces (Rook et al. 2004; Vignolio y Fernández 2010). En paralelo, en sitios con cortes mecánicos, la fertilización aumentó la cobertura de dominantes (Fig. 2.3a) y decreció su disimilitud (Fig. 2.8b), lo que sugiere que la fuerte exclusión competitiva se magnifica cuando se fertiliza y se homogeneiza la comunidad. En contraposición, la disimilitud de especies raras incrementó con los nutrientes lo que sugiere que procesos estocásticos de colonización y extinción (Foster y Dickson 2004; Loreau y Mouquet 1999; Zobel et al. 2000) jugarían un rol clave en determinar la homogeneidad de este grupo.

2.5 Conclusiones parciales

Si bien la adición de nutrientes en pastizales favorece las especies competitivamente dominantes y disminuye la diversidad (Hautier et al. 2009; Stevens et al. 2004; Tilman y Pacala 1993), se desconocía de qué manera la adición de nutrientes modula los atributos de las comunidades relacionados a la diversidad bajo diversos escenarios de disturbios al canopeo (Borer et al. 2014; Yang et al. 2015; Yang et al. 2019). Los resultados de este capítulo sugieren que la disminución de la diversidad *alfa* y *beta* por la adición de nutrientes se relacionarían con aumentos en la dominancia de algunas pocas especies. Diferentes escenarios de disturbios al canopeo están vinculados, además, con distintas dominancias iniciales del sistema y esto determinaría la dinámica temporal. Comunidades con baja riqueza inicial, invadidas y por ende con mucha dominancia, tienden a reducir el reordenamiento temporal de especies y esto se intensifica con la fertilización. En cambio, en comunidades muy dominadas, pero bajo disturbios no selectivos al canopeo, el reordenamiento temporal de especies sólo disminuye cuando se fertiliza. Por su parte, en comunidades con baja dominancia inicial y alta riqueza, bajo pastoreo doméstico, el reordenamiento de especies es alto a pesar de que se fertilice. En este capítulo se destaca entonces la importancia de estudiar las dinámicas temporales de las comunidades para una mayor comprensión de los efectos de la fertilización y entonces poder mejorar las predicciones en un contexto global de aumentos en la disponibilidad de nutrientes. Asimismo, en el próximo capítulo se profundizará en la comprensión de los mecanismos que conducen a la reducción de la diversidad vegetal y se estudiará entonces, la importancia de la "*destrucción de nicho"* generada por un incremento en un número creciente de nutrientes limitantes del suelo y la "*competencia por luz"*.

3. Capítulo 3 – Interacción entre los cortes mecánicos al canopeo y la adición de nutrientes sobre la diversidad

3.1 Introducción

La diversidad vegetal de los pastizales se ve afectada por la combinación de agentes del cambio global, incluidos el cambio climático, la invasión de especies exóticas y el cambios en el uso de la tierra, que alteran localmente los regímenes de disturbios y la tasa de incremento de nutrientes (Komatsu et al. 2019). La aplicación generalizada de fertilizantes, sumado a la actividad ganadera y la deposición atmosférica (Peñuelas et al. 2013), han aumentado la disponibilidad de nutrientes del suelo, y representan una de las principales amenazas para el mantenimiento de la diversidad de especies vegetales (Sala et al. 2000; Stevens et al. 2004; Tilman y Pacala 1993). La pérdida de especies generada por la adición de nutrientes generalmente está asociada a un aumento en la biomasa de especies dominantes (Koerner et al. 2018), muchas veces exóticas (Seabloom et al. 2015) y/o invasoras, lo que determina un incremento en la competencia asimétrica por luz: *"hipótesis de competencia asimétrica"* (DeMalach y Kadmon 2017; Hautier et al. 2009). Además, a pesar de la competencia por luz, la competencia subterránea también puede impulsar la pérdida de especies (Harpole y Suding 2011; Harpole et al. 2016; Harpole y Tilman 2007). Si las especies tienen compromisos (*"trade-off"*) en el aprovechamiento de diferentes recursos limitantes del suelo (ej. nutrientes), un número decreciente de estos recursos a través de la fertilización podría conducir a la "*destrucción de nicho*" con su consecuente pérdida de especies (Harpole y Tilman 2007; Tilman 1982). En paralelo, los disturbios reducen la biomasa del canopeo y por lo tanto, de manera indirecta la competencia por luz (Collins et al. 1998). Estos cambios influyen en la heterogeneidad espacial y la estructura de la vegetación (Adler et al. 2001; Eskelinen y Harrison 2015), con consecuencias sobre la diversidad *alfa* (Borer et al. 2014) y *beta* (Chalcraft et al. 2008). Si bien para probar estas ideas algunos estudios han manipulado el número de nutrientes agregados del suelo (ver Harpole et al. 2016; Harpole y Tilman 2007), no lo

han hecho en interacción con disturbios al canopeo como moduladores de la disponibilidad de luz. Por lo tanto, estudios que contemplen la reducción en la "*dimensión del nicho"* como regulador directo de la pérdida de diversidad y los cortes al canopeo como moduladores indirectos de la "*competencia por luz"* ayudaría a comprender los mecanismos involucrados en la pérdida de diversidad vegetal *alfa* y *beta* en pastizales templados.

Disturbios al canopeo, como los cortes mecánicos, podrían revertir la pérdida de diversidad generada por la destrucción de nicho debida al enriquecimiento de un número limitante de nutrientes , ya que aliviarían la competencia por luz (Borer et al. 2014; Yang et al. 2015). Además del aumento en la disponibilidad de luz, los disturbios al canopeo pueden aumentar la diversidad al disminuir la dominancia de especies (capítulo 2; Lepš, 2014), permitir la germinación de semillas (Tilman y Pacala 1993) y promover el restablecimiento de especies raras (Wilsey y Martin 2015) y cambios en la estructura del canopeo (Eek y Zobel 2001). En este sentido, los disturbios al canopeo pueden permitir el establecimiento de especies en la medida de que la diversidad *gamma* (*pool* regional) no se haya reducido como consecuencia de la adición de nutrientes (Zhang et al. 2019). El efecto de la adición de nutrientes en la pérdida de especies puede depender de su abundancia (Avolio et al. 2014), donde las especies dominantes y/o exóticas invasoras son favorecidas y las especies raras se ven perjudicadas (ver capítulo 2; Suding et al. 2005; Yang et al. 2015). Si bien en el capítulo 2 se encontró que el efecto negativo del agregado de nutrientes al suelo dependen de la condición de disturbio del sistema, mediado por las especies dominantes, es necesario evaluar si los efectos positivos de disturbios al canopeo superan el efecto de la *destrucción de nichos* generado por la reducción del número de nutrientes limitantes (Hautier et al. 2018; Yang et al. 2019).

Los efectos de la destrucción de nicho generados por la adición de un número creciente de nutrientes se han estudiado generalmente sobre la diversidad *alfa* (Harpole y Tilman 2007), poco sobre la diversidad *beta* (Chalcraft et al. 2008; Harpole et al. 2016) y mucho menos en interacción con disturbios al canopeo. La adición de nutrientes puede aumentar (Chalcraft et al. 2008; Chase 2010; Houseman et al. 2008; Koerner et al. 2016) o disminuir la diversidad *beta* (Chalcraft et al. 2008). Un aumento de la diversidad *beta* con nutrientes se ha atribuido a un mayor efecto de estocasticidad en la comunidad, ya que diferentes especies pueden dispersarse y dominar en cada parche (Chase 2010; Steiner y Leibold 2004). Por el contrario, el efecto negativo del enriquecimiento de nutrientes sobre la diversidad *beta* se ha explicado por la homogeneización biótica, en la que -pocas especies- se adaptan a los niveles de nutrientes, y dominan las comunidades locales (Chalcraft et al. 2008; O'Connor et al. 2015). Los disturbios pueden afectar a la diversidad *beta* en función de su efecto en las interacciones competitivas entre especies dominantes y subordinadas (Chase 2003), incluso en presencia de especies dominantes e invasoras (Seabloom et al. 2003). En este sentido, experimentos que contemplen la adición de un número creciente de nutrientes y disturbios al canopeo bajo situaciones de invasión, podrían ayudar a comprender los mecanismos que inciden al aumentar el número de nutrientes en el suelo en la diversidad *alfa* y *beta.*

El objetivo de este capítulo fue determinar cuáles son los mecanismos que conducen la pérdida de diversidad generada por el incremento en un número creciente de nutrientes en comunidades excluidas a la herbivoría doméstica, dominadas por una especie exótica invasora (*Schedonorus arundinaceus*) y bajo disturbios no selectivos al canopeo (cortes mecánicos).

En este capítulo se evaluaron las siguientes hipótesis:

Hipótesis 2.1: La diversidad *alfa* y la diversidad *beta* disminuyen debido al incremento en la dominancia con la adición de nutrientes del suelo a lo largo del tiempo debido tanto a la *competencia aérea* (ej. por disponibilidad de luz) como a la *reducción de nicho* generada por la adición de un número creciente de nutrientes limitantes.

Hipótesis 2.2: Cortes frecuentes al canopeo, al reducir la dominancia, permiten que especies raras/subordinadas se establezcan en pastizales donde se ha enriquecido con un número creciente de nutrientes y entonces aumentan la diversidad *alfa* y *beta*.

Hipótesis 2.3: Los cortes frecuentes al canopeo aumentan la diversidad al incrementar la disponibilidad de luz en la medida que contrarrestan el efecto negativo de la reducción de nicho generada por un número creciente de nutrientes.

3.2 Materiales y métodos

3.2.1 Sitio de Estudio

Ver Introducción general (capítulo 1).

3.2.2 Diseño experimental

En 2012, se estableció un experimento de largo plazo de adición de nutrientes en seis áreas excluidas al pastoreo donde se incorporó el tratamiento de corte mecánico, iniciado en 2014 (ver capítulo 2). El experimento tuvo un diseño de parcela divididas, replicado en 6 bloques, con los tratamientos de adición de recursos limitantes de suelo en el nivel de parcela principal y cortes mecánicos frecuentes al canopeo en el nivel de sub-parcela (Fig. 3.1). Los bloques consistieron en 6 áreas alambradas de 20 × 25 m^2 separados por ~ 100 m entre sí, los cuales fueron establecieron en 2004, como parte de un experimento a largo plazo de la exclusión del ganado (ver también capítulo 2, Longo et al. 2013). Dentro de cada bloque se establecieron 8 parcelas de 25m^2, las cuales fueron fertilizadas con distintos nutrientes. Para representar un mínimo de nutrientes esenciales agregados se generó un arreglo factorial de nitrógeno [N], fósforo [P] y potasio [K + micronutrientes, de aquí en adelante K] que se asignó aleatoriamente a cada una de las ocho parcelas de 25 m^2 (Harpole y Tilman 2007). La adición de nutrientes siguió un esquema de número creciente de recursos limitantes (en adelante, número de nutrientes agregados), con cero nutrientes agregados (tratamiento “control”, 1 parcela/bloque), un nutriente agregado (N, P o K; 3 parcelas /bloque), dos nutrientes añadidos (NP, NK o PK; tres parcelas / bloque) y tres nutrientes añadidos (NPK; 1 parcela/bloque). Cada nutriente fue agregado a una tasa de $10 g^{-2}$ $año^{-1}$ para asegurar un aumento sustancial de la disponibilidad de nutrientes y eliminar las posibles limitaciones (Fay et al. 2015). Los nutrientes se dividieron y se aplicaron equitativamente tres veces al año (1/3 al comienzo de primavera, 1/3 a principios de verano y 1/3 a principios de otoño). Los nutrientes se aplicaron en gránulos de urea (N) disponibles comercialmente, triple superfosfato (P) y

sulfato de potasio (K; Borer et al. 2014). De los 6 bloques, 3 bloques contenían todo el rango de nutrientes (0–1–2–3) y los otros 3 solo contenían los valores extremos (0 y 3). Para los análisis estadísticos se incorporaron todos los bloques para aumentar la potencia. Dentro de cada parcela de 25m^2 se seleccionaron 2 sub-parcelas de (2,5 × 2,5 m) a las cuales se asignaron los tratamientos de corte al canopeo. Los tratamientos de "cortes" implicaron cortes mecánicos del canopeo vegetal a una altura <5 cm y remoción de la biomasa aérea cortada en toda la sub-parcela. El tratamiento "intacto" no recibió ningún disturbio (ver capítulo 2). La sub-parcela "cortada" fue asignada de modo que quedara ubicada de manera opuesta a la "intacta" para asegurar menos contacto y por lo tanto más independencia entre los tratamientos de corte (ver también capítulo 2, Fig.3.1). Los cortes se aplicaron tres veces al año al principio de primavera, verano y otoño (es decir, septiembre, diciembre y abril respectivamente).

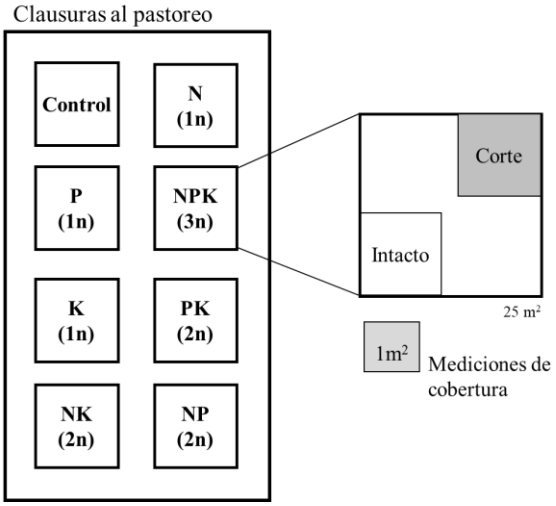

Figura 3.1: El diseño experimental consistió en un diseño de bloques de parcelas divididas replicado en seis clausuras (bloques), con la parcela principal ($25m^2$) con la adición de los recursos limitantes del suelo y las sub-parcelas consideraron los tratamientos de corte. De los seis bloques, tres bloques contenían todo el rango de nutrientes (control-1n-2n-3n) y los otros 3 solo los valores extremos (tratamiento "control" sin fertilizar, y los 3 niveles en conjunto: NPK). Las parcelas sin disturbios al canopeo se denominan "intactas y aquellas bajo cortes mecánicos se denominan "corte".

3.2.3 Recopilación de datos

Cada año, entre 2014 y 2017, se midió la vegetación a finales de primavera (noviembre) y finales del verano (marzo) con el fin de evaluar el efecto de la adición de nutrientes y los cortes mecánicos sobre la diversidad. Se estimó visualmente la cobertura de cada especie en las parcelas permanentes de 1×1 m^2 utilizando el método Daubenmire modificado (ver también capítulo 2, Daubenmire 1959). En todos los análisis se utilizó el valor de cobertura máximo registrado para cada especie a finales de la primavera o el verano para representar con precisión el desempeño de las especies en todo el año, y así considerar adecuadamente las especies de estación fría y cálida (Perelman et al. 2001).

Se midió la biomasa de plantas en el pico de crecimiento y la disponibilidad de luz simultáneamente con mediciones de cobertura vegetal (es decir, noviembre-marzo). La biomasa aérea de plantas viva y muerta en pie se cosechó anualmente durante el pico de biomasa (principios de marzo; Sala et al. 1981), dentro de dos marcos de $0,2 \times 0,5$ m^2, ubicados aleatoriamente en sub-parcelas cortadas e intactas, evitando el área utilizada

para la estimación de la cobertura vegetal. Las muestras se secaron a 60° C durante 72h. y se pesó con una precisión de 0,01 g. La radiación Fotosintéticamente activa (PAR, µmol $m^{-2}s^{-1}$) se midió por encima y por debajo de la vegetación al mediodía (11:00 y 14:00) en días soleados utilizando un 1 m ceptómetro largo (Cavadevices). La proporción de PAR que llega al suelo (pPAR) se calculó como la relación de PAR por debajo/por encima. Aquí se utilizó el valor mínimo de dos lecturas para tener en cuenta la limitación de luz.

3.2.3 Métricas de la comunidad

Se evaluaron la diversidad *alfa* y la diversidad *beta*. La diversidad *alfa* se calculó como el número de especies vegetales (riqueza, Magurran 2004; Jost et al. 2007), y a través del índice de Simpson inverso para evaluar la importancia a la dominancia ($D = \frac{1}{\sum_{i=1}^{S} p_i^2}$, Jost et al. 2010). Valores de índice de Simpson altos indican una gran diversidad. La diversidad *beta* para cada parcela se calculó como la media de la disimilitud florística con replicación del mismo tratamiento (Paquete R "Vegan", diferencia de Bray-Curtis; Oksanen et al. 2015, ver más detalles en el capítulo 2). Además, se calculó la diversidad regional (diversidad *gamma*), la cual se calculó como el total de especies por parcela y años en cada bloque (es decir, lista de especies para parcelas control, Control-NPK, intacto-Control e intacto-NPK).

3.2.4 Análisis estadístico

Todos los análisis se realizaron con el programa R (R Core Team 2019). En primer lugar, para evaluar el efecto del número de nutrientes agregados y los cortes mecánicos en la diversidad *alfa* (estimados como riqueza e índice de $Simpson^{-1}$) y la diversidad *beta* se utilizaron modelos de efectos mixtos (paquete de R "nlme", función lme, Pinheiro et al. 2018). Por su parte, la pPAR se evaluó mediante modelos de efectos lineales generalizados (paquete de R "MASS", función 'glmmPQL', link="logit", Riplley et al.

2018) con distribución logística. En todos los casos, se modelaron las variables de respuesta en función del número de nutrientes agregados, corte y tiempo como efectos fijos. Para la estructura de efectos aleatorios se asumió que había de 1 a 3 parcelas dentro de cada bloque que representa el mismo nivel de nutrientes (Fig. 3.1), por lo tanto, las sub-parcelas (C) fueron anidadas dentro de las parcelas, el número de nutrientes añadidos (N) se anidó dentro de las parcelas y la cantidad de nutrientes añadidos agregados dentro de los bloques (ej. aleatorio = ~ 1 | Bloque / N / parcela / C). Se modeló la varianza (usando la función VarIdent) y/o las estructuras de correlación temporal (ej. *auto-regressive moving average,* ´ARMA´). Luego se usaron Criterios de información de Akaike (AIC) siguiendo a Zuur et al. (2009) para elegir los mejores modelos. Además, para evaluar si estos cambios se originaron por la identidad o la cantidad de nutrientes agregados, se modelaron las variables de diversidad en función de los tratamientos de nutrientes con ocho niveles (es decir, Control, N, P, K, NK, NP, PK y NPK) y el corte. Aquí, para estimar el efecto global de los nutrientes sobre la diversidad, los años se consideraron como un factor aleatorio anidado dentro de las parcelas el cual incluyó una estructura de correlación temporal (ARMA; Zuur et al. 2009).

En segundo lugar, se evaluó si la probabilidad de pérdida de especies dependió del número de nutrientes agregados y de la abundancia inicial de especies (Suding et al. 2005; Avolio et al. 2014). Aquí, se usaron modelos lineales mixtos generalizados (función glmer en paquete ‘lme4’, Bates et al. 2014) con presencia-ausencia de especies como variable respuesta asumiendo una distribución binomial. La abundancia inicial (en este caso, cobertura inicial de especies), número de nutrientes agregados y cortes mecánicos fueron modelados como variables explicativas de efectos fijos. Se consideró que una especie se perdió si estaba presente inicialmente pero ausente después de 4 años de

tratamiento en el misma parcela (Avolio et al. 2014). Por lo tanto, no se consideraron las especies ganadas durante los años del experimento.

Finalmente, para identificar cómo los efectos directos e indirectos del número de nutrientes agregados y el corte a lo largo del tiempo influyen en la riqueza y disimilitud espacial (diversidad *beta*) se utilizaron modelos de ecuaciones estructurales (SEM, (Grace 2006; función *sem.fit* en paquete 'piecewiseSEM', Lefcheck 2016). Esta técnica permitió incluir la biomasa (transformada logarítmicamente) y la luz (pPAR) como variables respuestas y predictoras de la diversidad vegetal, y facilitaron la identificación de efectos directos e indirectos (Lefcheck 2016). Sobre la base de la literatura, se comenzó con un modelo conceptual de referencia (Apéndice: Fig. B1). Durante este proceso, nuevas interacciones (vías) no incluidas en la inicial se incluyeron al modelo inicial para mejorar el ajuste del modelo. El SEM final fue seleccionado a través del modelo que tenía el valor de Fishers-C más alto con mayor Fishers-C y el AIC más bajo (Shipley 2013). Se calculó la pseudo- R^2 para cada variable respuesta (Lefcheck 2016).

3.3 Resultados

El incremento en el número de nutrientes agregados redujo la riqueza de especies a lo largo del tiempo dependiendo del tratamiento de corte (Número de nutrientes agregados (N) × Corte (C) × Tiempo (T): p <0,001; Fig. 3.2a, b; Cuadro 3.1). Para todas las condiciones la riqueza disminuyó, en promedio, en ~ 10% con cada nutriente agregado. En las parcelas clausuradas-intactas (sin cortar) la riqueza disminuyó de 14 spp. a 7 spp. cuando se agregaron tres nutrientes en el primer año, y de 8 spp. a 5 spp. en el cuarto año lo que sugiere un efecto de interactivo del tiempo (ver panel izquierdo en la Fig. 3.2a). Asimismo, se puede observar que, durante el primer año de tratamiento, el corte aumentó la riqueza en parcelas sin la adición de nutrientes (parcelas "cortadas-control") en un 26%, y este efecto aumentó con el tiempo (C × T: p <0,001; ver panel derecho de Fig. 3.2a, b; Cuadro 3.1). Además, la adición de nutrientes tuvo un efecto negativo sobre la riqueza y esto se profundizó con el tiempo en las parcelas cortadas (Fig. 3.2a, b; Cuadro 3.1). Por ejemplo, la riqueza disminuyó de 18 a 13 spp. cuando se agregaron tres nutrientes en el primer año, y de 23 a 11 especies en el último año del tratamiento (ver el panel de la izquierda en la Fig. 3.2a). Además, cuando el efecto de los nutrientes fue evaluado según la identidad (predictor categórico), diferencias en la riqueza fueron evidentes solo entre los controles y las parcelas con adición de NPK (Apéndice B: Cuadro B1). Asimismo, la adición de nutrientes sólo incrementó el Fósforo disponible en el suelo (P; Apéndice: Cuadro B2).

El índice de diversidad de Simpson inverso también respondió al corte y al número de nutrientes agregados a lo largo del tiempo (Cuadro 3.1; Fig. 3.2b). El corte aumentó la diversidad en un 39% en el primer año sin adición de nutrientes (Fig. 3.2b). El efecto positivo de los cortes persistió a lo largo del tiempo, pero fue contrarrestado por la adición de nutrientes. Por lo tanto, la adición de nutrientes redujo la diversidad incluso en parcelas

cortadas (Fig. 3.2b; Cuadro 3.1) y, a diferencia de la riqueza, la diversidad disminuyó a lo largo de los años tanto en las parcelas cortadas como en las intactas (Fig. 3.2b), lo que sugiere una pérdida de especies raras. Para las parcelas cortadas en el cuarto año del experimento, la diversidad se redujo en un 17% cuando un nutriente fue agregado, en un 34% con dos nutrientes y en un 51% cuando tres nutrientes se agregaron (Fig. 3.2b).

El aumento en el número de nutrientes agregados redujo la diversidad *beta* (medido a través del índice de disimilitud de Bray-Curtis) a lo largo del tiempo, pero esto dependió del efecto del corte (Fig. 3.2c; Cuadro 3.1). La diversidad *beta* disminuyó a lo largo del tiempo en las parcelas intactas (ver panel izquierdo en Fig. 3.2c), mientras que el número de nutrientes agregados aumentó la diversidad *beta* en las parcelas cortadas (panel derecho en la Fig. 3.2c). El aumento en el número de nutrientes agregados generó una reducción en la diversidad *beta* a medida que pasa el tiempo (Fig. 3.2c), lo que resultó en una disminución del 8% en la diversidad *beta* con cada nutriente agregado durante el último año experimental (Fig. 3.2c). Cuando se evaluaron los cambios en la diversidad *beta* por identidad del nutriente, se encontró una interacción entre la identidad de los nutrientes y el tratamiento de corte (Apéndice: Cuadro B1), mediante el cual se evidenció que el conjunto de las parcelas cortadas y los controles intactos difirieron de las parcelas intactas fertilizadas (Apéndice: Cuadro B1).

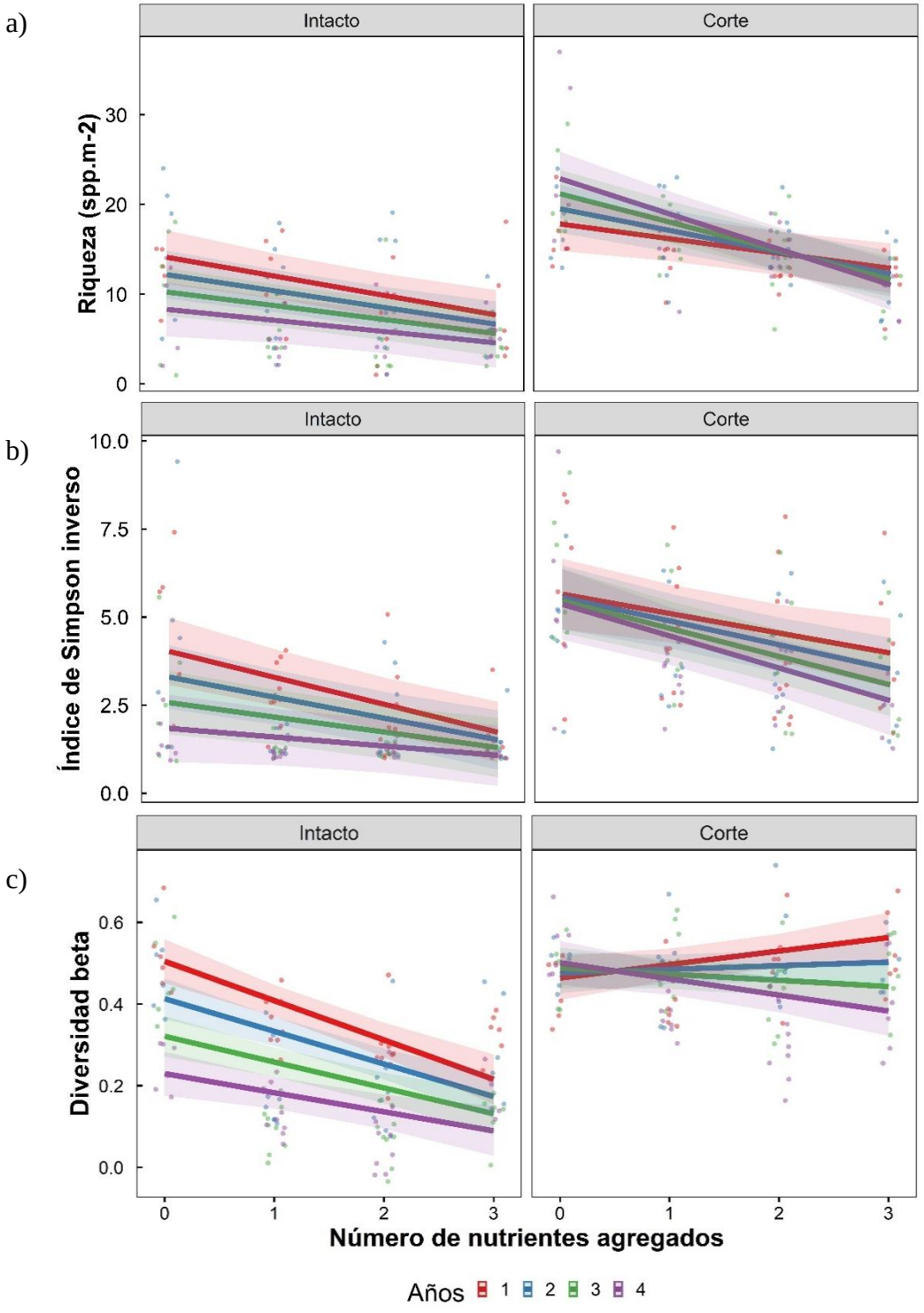

Figura 3.2: Cambios en la diversidad *alfa*: riqueza de especies (a) índice de Simpson inverso (b) y la diversidad *beta* (c) con el número creciente en nutrientes agregados (control, 1, 2, 3) para cuatro años de experimento. Las líneas son los valores medios predichos por el modelo y las áreas sombreadas el intervalo de confianza 95%. Los puntos son valores medidos para cada parcela. Las estadísticas del modelo y los valores p son presentado en el Cuadro 3.1.

Cuadro 3.1: Resultados del modelo lineal mixto para los efectos del corte (C), el número de nutrientes agregados (N) y el tiempo (T) y sus interacciones en la riqueza, el índice de diversidad de Simpson^{-1} y la diversidad beta. Se muestran los grados de libertad del numerador (*gln*) y los grados de libertad del denominador (*gld*), el valor estimado (Valor est.) y los valores p.

		Riqueza		Simpson^{-1}		Diversidad beta	
	gln, gld	Valor est.	valor p	Valor est.	valor p	Valor est.	valor p
Intercepto	1, 176	**16.105**	**<0.001**	**4.830**	**<0.001**	**0.597**	**<0.001**
C	1, 28	0.053	0.900	0.919	0.146	**-0.124**	**<0.001**
N	1, 11	**-2.464**	**<0.010**	-0.961	**<0.001**	**-0.148**	**<0.001**
C x N	1, 28	1.575	0.130	0.521	0.120	**0.183**	**<0.001**
T	1, 176	**-1.961**	**<0.001**	**-0.764**	**<0.001**	**-0.091**	**<0.001**
C x T	1, 176	**3.644**	**<0.001**	**0.667**	**<0.001**	**0.020**	**<0.001**
N x T	1, 176	0.308	0.225	**0.182**	**<0.001**	**0.104**	**<0.001**
C x N x T	1, 176	**-1.075**	**<0.010**	**-0.300**	**0.010**	**-0.045**	**<0.001**

Los efectos significativos (p <0,05) se muestran en negrita

El corte redujo la probabilidad de pérdida de especies (Fig. 3.3; Apéndice: Cuadro B3), mientras que el número de nutrientes agregados aumentó esta probabilidad, pero dependiendo de la abundancia inicial de especies (Abundancia inicial (AI) × N: $p = 0,05$; $p = 0,003$ después de excluir la interacción triple no significativa; Fig. 3.3; Apéndice: Cuadro B3). En consecuencia, especies con baja abundancia inicial tuvieron más probabilidades de perderse con cada nutriente agregado independientemente del corte (IA × C $p < 0.01$, Fig.3.3; Apéndice: Cuadro B3). Especies con abundancias iniciales inferiores al 15% tuvieron más probabilidades de desaparecer en parcelas intactas que en las cortadas (Fig. 3.3). Por el contrario, la probabilidad de pérdida disminuyó para especies abundantes en parcelas cortadas (Fig. 3.3; Apéndice: Cuadro B3).

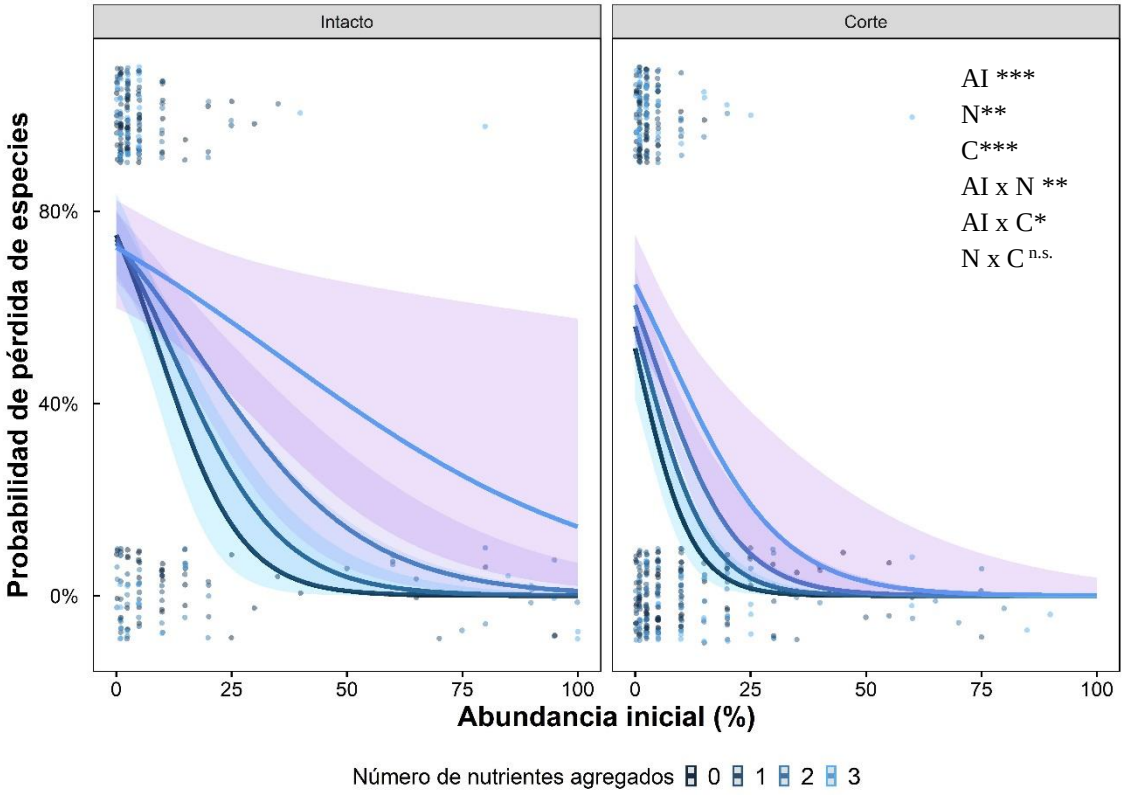

Figura 3.3: Probabilidad de pérdida de especies con un número creciente de nutrientes agregados y el corte en función de abundancia inicial (IA). Las curvas indican la cantidad de nutrientes agregados y las áreas sombreadas indicaron el intervalo de confianza 95%. Los puntos son persistencia actual/pérdida de cada especie por parcela, asumiendo una distribución binomial. Abundancia inicial (AI), número de nutrientes agregados (N) y Corte (C). n.s. = p> 0,1, * p <0,05, ** p <0,01, *** p <0,001.

El número de nutrientes agregados y el corte afectaron la diversidad *alfa* (estimada como riqueza vegetal) en sentido contrario (modelo SEM, Fig. 3.4; Apéndice: Cuadro B4). El incremento en el número de nutrientes tuvo un efecto negativo directo sobre la riqueza y sobre la disponibilidad de luz y esto último redundó en un impacto negativo sobre la riqueza de especies (modelo SEM, Fig. 3.4; Apéndice: Cuadro B4). Además, el número de nutrientes aumentó la biomasa vegetal (modelo SEM, Fig. 3.4; Apéndice: Cuadro B4). Por el contrario, el corte aumentó la disponibilidad de luz y redujo la biomasa (Fig. 3.4). A su vez, la diversidad *gamma* y la pPAR favorecieron la riqueza (modelo SEM, Fig. 3.4, Apéndice: Cuadro B4). Si bien el corte se asoció positivamente con la diversidad *beta*, el número de nutrientes agregados y la pPAR se asociaron negativamente

con ella (Fig. 3.4; Apéndice: Cuadro B4). El tiempo se correlacionó de manera positiva con la biomasa y negativa tanto con la diversidad *alfa* como con la *beta* (Fig. 3.4; Apéndice: Cuadro B4). Además, la biomasa se vio afectada negativamente por el corte a lo largo del tiempo (Fig. 3.4; Apéndice: Cuadro B4). La biomasa y la pPAR fueron correlacionados negativamente (Fig. 3.4; Apéndice: Cuadro B4). Los cortes aumentaron la pPAR en un 269% en las parcelas control durante el primer año (Apéndice: Fig. B2). En las parcelas intactas sin fertilizar (control), la pPAR disminuyó en un 68% desde el primero al último año experimental (Apéndice: Fig. B2). En promedio, cada nutriente del suelo agregado redujo la pPAR en un 40%, independientemente del corte (N: $p<0.05$; Apéndice: Fig. B2).

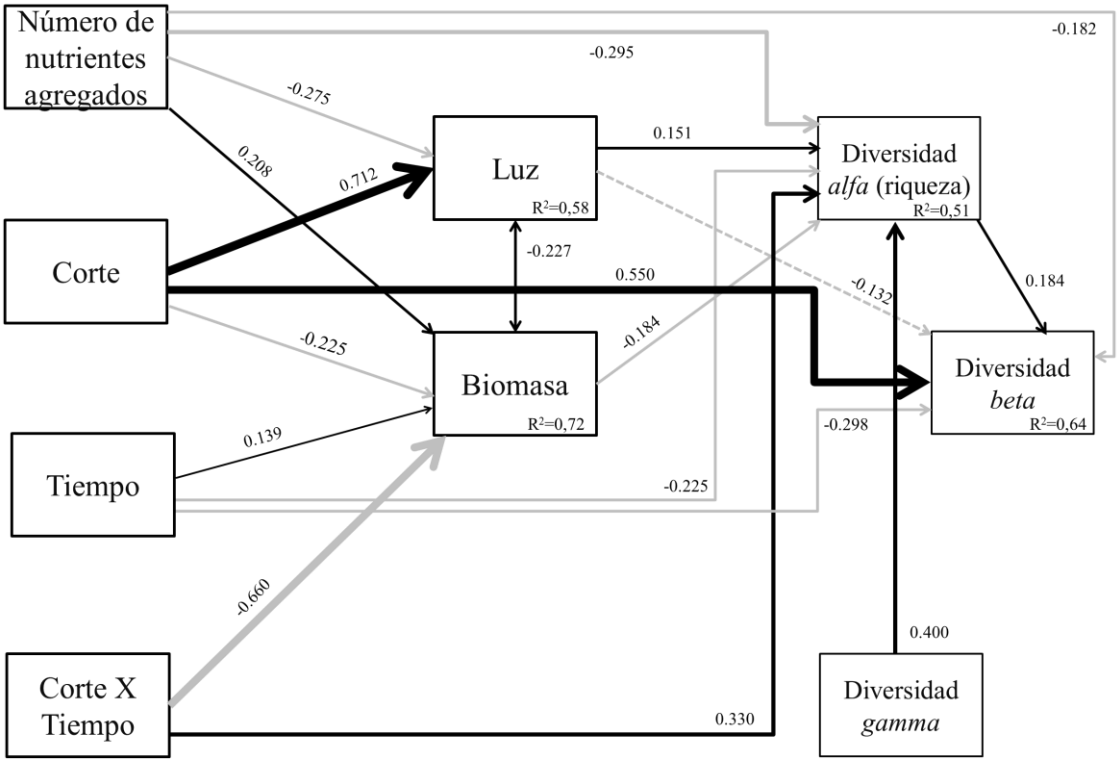

Figura. 3.4: Modelo de ecuaciones estructurales para explorar los efectos del número de nutrientes agregados, el corte y el tiempo sobre la diversidad *alfa* (estimado como la riqueza de especies) y la diversidad *beta*. Las flechas representan relaciones unidireccionales significativas entre variables. Flechas negras y grises denotan relaciones positivas y negativas respectivamente. Las flechas discontinuas denotan una relación cuadrática. Los grosores de las flechas representan la magnitud de los coeficientes de regresión estandarizados. Los R^2 marginales se muestran en cada caja y los valores estandarizado estimado en cada flecha. Modelo estadístico: C de Fisher = 16.164 con 12 grados de libertad y valor p= 0,184. Relaciones no significativas (p> 0,05) fueron omitidas para mejor claridad del modelo.

3.4 Discusión

En este capítulo se encontró que los disturbios al canopeo aumentan la diversidad *alfa* y *beta* en sitios con alta dominancia, pero no pudieron contrarrestar completamente los efectos negativos de la destrucción de nicho generada por la adición de nutrientes. La disminución en la limitación de nutrientes del suelo generó una fuerte pérdida de diversidad vegetal a pesar de la reducción de la biomasa y aumento en la disponibilidad de la luz causada por el corte (Fig. 3.2 y 3.4). El efecto negativo de la adición de nutrientes aumentó con el tiempo, tanto para la diversidad *alfa* y *beta* (Fig. 3.2), lo que redujo la cobertura especies raras y subordinadas y promovió la dominancia en todos los parches (Fig. 3.2 y 3.3). Estos cambios fueron el resultado del número de nutrientes agregados más que de su identidad (Apéndice: Cuadro B1; Harpole y Suding 2011). En conjunto, estos resultados sugieren que la competencia por los recursos subterráneos, impulsado por la adición de nutrientes, podría desempeñar un papel sustancial en la pérdida de especies bajo disturbios crónicos, más allá de la de la competencia por luz.

Se ha postulado que los disturbios pueden mitigar los efectos negativos de la adición creciente de nutrientes en la pérdida de especies, principalmente debido a un aumento en la disponibilidad de luz (Borer et al. 2014; Yang et al. 2015). Aquí, se encontró que la disponibilidad de la luz, estimulada por el corte, aumentó de forma significativa la riqueza vegetal de 9 a 24 especies durante el último año del experimento cuando no se añadieron nutrientes, debido probablemente a aumento de especies subordinadas o raras. Sin embargo, tanto la riqueza como el índice Simpson inverso disminuyeron a medida que aumentó el número de nutrientes agregados (Fig. 3.2 y 3.4; Apéndice: Fig. B2). La adición de nutrientes generó un incremento particularmente en las concentraciones de Fósforo en el suelo (Apéndice: Cuadro B2), pero también de nitrógeno y fósforo en la biomasa viva (Campana y Yahdjian 2021), lo que sugiere competencia

subterránea por estos recursos. Además, este efecto negativo de la adición de un número creciente de nutrientes sobre la riqueza se intensificó con el tiempo en las parcelas cortadas, pero no para parcelas intactas (C × T × N: p <0.01; Fig. 3.2a). Por lo tanto, la pérdida de especies se explica tanto por la reducción en la disponibilidad de luz y en la reducción de la *dimensión el nicho* generada por los nutrientes (Fig. 3.4). Sin embargo, la magnitud relativa de estos mecanismos interdependientes cambió a lo largo tiempo con condiciones contrastantes originadas por los disturbios.

Mejorar la comprensión de la pérdida de diversidad debido al efecto de la adición de nutrientes requiere considerar la jerarquía de dominancia (capítulo 2; Hautier et al. 2018; Yang et al. 2015). En pastizales productivos, es esperable que las especies raras se pierdan con adición de nutrientes (Clark y Tilman 2008), principalmente porque los nutrientes refuerzan la jerarquía competitiva de las especies dominantes (Farrer y Suding 2016; Suding et al. 2005). En línea con esto, se encontró que a medida que aumentaba el número de nutrientes agregados, la pérdida de especies raras y subordinadas fue mayor que la de las dominantes (Fig. 3.3, AI x N p= 0.003, Apéndice: Cuadro B3). Por ejemplo, en las parcelas cortadas si la abundancia inicial de las especies es ~25 %, la probabilidad de pérdida de especies es casi nula (cercana a “0”) cuando no se agregan nutrientes (Fig. 3.3, panel derecho). En cambio, si se agregan 3 nutrientes la probabilidad de pérdida es ~ 20% (Fig. 3.3, panel derecho). A pesar de que los cortes mecánicos aumentaron la riqueza al promover especies (Fig. 3.2a y 3.3), no pudieron revertir completamente la caía en la riqueza generada por el aumento en el número de nutrientes agregados (Fig. 3.2a). En concordancia, la dominancia - expresada como índice de Simpson inverso- se incrementó con los nutrientes independientemente del tratamiento de corte, pero su incremento fue más pronunciado año tras año en las parcelas cortadas (triple interacción Cuadro 3.1 y en la Fig. 3.2b). Cabe mencionar que este sitio es también afectado por inundaciones

estacionales, que no influirían sobre la abundancia relativa de las especies (Chaneton y Facelli 1991). Por lo tanto, los resultados sugieren que los cortes mecánicos, o eventualmente grandes inundaciones (Chaneton y Facelli 1991), no pueden reducir la ventaja competitiva de las especies dominantes. Como resultado, a pesar de ser favorecidas por los cortes mecánicos, las especies raras fueron las más sensibles a perderse con el enriquecimiento de nutrientes.

La importancia relativa del número de nutrientes agregados en la pérdida de diversidad parecería depender de la riqueza inicial (Harpole et al. 2016). La riqueza inicial puede estar relacionada con el régimen de disturbios (capítulo 2). Por ejemplo, la exclusión del pastoreo prolongada, podría haber favorecido la dominancia de unas pocas especies y, en consecuencia, reducido la diversidad debido a la competencia por luz (Li et al. 2017; Lunt et al. 2007). Luego de más de 10 años de exclusión al pastoreo, festuca domina en este sistema (Tognetti et al. en prep.), con fuertes reducciones en la disponibilidad de luz (Apéndice: Fig. B2). El efecto directo negativo del tiempo sobre la diversidad *alfa* y *beta* (Fig. 3.4; Apéndice: Cuadro B5) sugiere entonces que el tiempo de exclusión puede promover la invasión y la dominancia (Tognetti et al. en prep.). A pesar de que los cortes mecánicos aumentaron la luz y la equitatividad, se siguieron perdiendo especies con la adición de nutrientes a lo largo del tiempo (Fig. 3.2; Cuadro 3.1). En conjunto, estos resultados sugieren que la pérdida de especies puede explicarse mejor por la limitación de la luz en condiciones de fuerte dominancia (Hautier et al. 2018), y por la reducción en las dimensiones de nicho (Harpole et al. 2016) bajo comunidades equitativas.

El efecto negativo del aumento en el número de nutrientes agregados se intensificó para la diversidad *beta* a lo largo del tiempo, a pesar del efecto positivo del corte (Fig. 3.2c). En concordancia con Zhang et al. (2019), estas comunidades fueron más

homogéneas en parcelas intactas y fertilizadas con NPK (Fig. 3.2c). La diversidad *beta* aumentó con el aumento de nutrientes en las parcelas cortadas, y se promovió la heterogeneidad entre los distintos parches durante los primeros 2 años de experimento (Fig. 3.2c, ver Chase 2003). Resultados similares fueron encontrados por Houseman et al. (2008), pero en comunidades fertilizadas solo con Nitrógeno. Con el paso del tiempo, la diversidad *beta* también se redujo por el enriquecimiento de nutrientes en parcelas cortadas (Fig. 3.2c). Esto sugiere que la baja diversidad inicial, probablemente debido a la alta dominancia de festuca, podría haber reforzado la homogeneización (Fig. 3.2c, ver Koerner et al. 2016). Aunque los disturbios promovieron la divergencia inicial (Houseman et al. 2008), los nutrientes condujeron a las comunidades a estar dominadas por las mismas pocas especies en la mayoría de las parcelas (Fig. 3.2c, ver Chase 2010). Se encontró, además, una relación cuadrática entre la diversidad *beta* y la disponibilidad de luz, lo que sugiere que, con pocos niveles de luz, pocas especies dominan en todos los parches. A niveles de luz más altos, en donde la riqueza es mayor, la composición de las comunidades fue similar entre sí (Fig. 3.4; Apéndice: Cuadro B5). Estos resultados contribuyen a la comprensión de los cambios en la diversidad *beta* con el aumento del número de nutrientes agregados (Chalcraft et al. 2008; Zhang et al. 2019), y también enfatizan que en pastizales muy dominados, los cortes mecánicos son un importante modulador de la diversidad a esta escala (Fig. 3.4).

Más allá del efecto negativo de los nutrientes, los cortes mecánicos aumentaron la diversidad *beta* y la diversidad *alfa* (estimado como riqueza), independientemente de su efecto sobre la luz y la biomasa (Fig. 3.4; Apéndice: Cuadro B4, B5). Los cortes podrían aumentar el establecimiento de plántulas de especies por aumentar la disponibilidad de luz (Williams et al. 2007). Por lo tanto, si el corte permite el establecimiento de diferentes especies en cada parche, podría aumentar la diversidad *beta*

(Fig. 3.4). Con el objetivo de comprender mejor estos mecanismos, hace falta investigar el efecto positivo de los cortes en la riqueza de especies a través de cambios la estructura del canopeo (Eek y Zobel 2001), rasgos de la comunidad (Li et al. 2015) y cambios en otras condiciones ambientales (por ejemplo, la humedad del suelo; ver Gibson et al. 2011). Además, podrían considerarse factores no determinísticos que promueven el establecimiento de especies desde el *pool* regional (efecto *gamma* en la Fig. 3.4) (Tilman, 2004). Evaluar estos factores determinísticos y no determinísticos podrían permitir discernir algunos de los mecanismos alternativos que modulan el efecto de diferentes disturbios en la diversidad vegetal cuando se agregan nutrientes.

3.5 Conclusiones parciales

En este capítulo se ha presentado una comprensión integral de la interacción entre el aumento en el número de nutrientes agregados y los disturbios al canopeo en la pérdida de diversidad a diferentes escalas. La intensificación de usos múltiples de la tierra asociada con actividades humanas impulsa la pérdida de especies y la homogeneización biótica (Gossner et al. 2016). Aquí, se encontró que una baja frecuencia de disturbios parece aumentar las especies a escala local, pero al contrario de las hipótesis propuestas, no fue suficiente para contrarrestar la pérdida de especies cuando se agregaron nutrientes. Además, se demostró que los disturbios al canopeo permiten un fuerte aumento en la diversidad *beta*, pero la adición de nutrientes promueve la homogeneización en el tiempo. Bajo este escenario, los resultados del capítulo sugieren que es necesario centrarse en la intervención y el manejo de pastizales eutrofizados para su conservación (Kleijn et al. 2009). Por lo tanto, aunque los disturbios pueden favorecer la diversidad de especies, la adición de nutrientes genera homogeneización biológica, lo que amenaza la capacidad de los pastizales para proporcionar servicios ecosistémicos a diferentes escalas espaciales.

4. CAPÍTULO 4 - Restauración de la diversidad mediante disturbios al canopeo y adición de propágulos nativos con diferente fenología

4.1 Introducción

Un problema crítico en los pastizales templados es el impacto negativo que tienen las especies invasoras en la diversidad y el funcionamiento de este ecosistema (Mack 1989; Vilà et al. 2011). En estos pastizales naturales, donde las comunidades están conformadas por una variedad de especies nativas con fenologías invernales y estivales (Niu et al. 2008), los objetivos de la restauración no son sólo eliminar o reducir las poblaciones de especies invasoras, sino también recuperar la diversidad de ambos grupos fenológicos a condiciones históricas previas a la invasión. Si bien se ha estudiado ampliamente que la diversidad en los sitios invadidos está restringida por la disponibilidad de propágulos y micrositios (Foster y Tilman 2003; Seabloom et al. 2003; Stein et al. 2008), trabajos recientes han evaluado la importancia de considerar las diferencias fenológicas entre especies con el fin de promover la recuperación de la diversidad nativa (Bennett et al. 2019). Según el grado de superposición de nichos fenológicos (Wilsey et al. 2011; Wolkovich y Cleland, 2011), las especies invasoras pueden limitar de manera diferencial el reclutamiento de especies nativas. En consecuencia, aquellas especies que se vean más perjudicadas por la superposición del nicho temporal con la invasora, podrían ver afectada su producción de semillas y por ende, su recuperación potencial (Wilsey et al. 2011; Wolkovich y Cleland 2011). En contraposición, si las especies invasoras reducen los micrositios para el establecimiento de especies nativas, disturbios al canopeo podrían eliminar esta limitación (Eriksson y Ehrlén 1992; Long et al. 2014). Asimismo, la selectividad de los disturbios generaría diferentes tipos de micrositios para el restablecimiento, y los disturbios selectivos dirigidos hacia las especies exóticas invasoras brindarían una mejor oportunidad para la recuperación de comunidades nativas (Lepš 2014). Si bien la selectividad de los disturbios y la superposición fenológica de especies nativas y exóticas invasoras se han estudiado

por separado (Wilsey et al. 2011; Wolkovich y Cleland 2011), se desconoce si la recuperar la diversidad depende de superar la limitación de semillas nativas con fenología invernal y estival en interacción con diferentes tipos de disturbio.

Considerar la fenología entre las especies nativas y las exóticas invasoras puede ayudar a comprender los mecanismos de invasión (Wolkovich y Cleland 2011), pero también podría ser útil para estrategias de restauración (Bennett et al. 2019). En los pastizales templados, las especies con fenología invernal vegetan durante el invierno y tienen su pico máximo de crecimiento durante la primavera, mientras que las especies con fenología estival vegetal durante la primavera su máximo crecimiento se da en el verano (Niu et al. 2008). En muchos de estos pastizales las especies exóticas de estación fría han logrado establecerse (Bennett et al. 2019). La teoría indica que podrían haberse establecido debido a nichos vacantes (es decir, inicialmente las poblaciones de especies nativas invernales estaban disminuidas o poco representadas) y/o debido a ventajas por efectos prioritarios en la estación (se establecen primero que otras especies nativas) (Wolkovich y Cleland 2014). Si bien se sabe que, la superposición fenológica puede favorecer competitivamente a las especies invasoras por sobre las nativas (Wolkovich y Cleland 2011), el manejo activo a través de disturbios al canopeo y la siembra podría generar oportunidad para promover la coexistencia entre especies nativas e invasoras (Hulvey y Aigner 2014). Además, la reintroducción del grupo funcional nativo con una baja superposición fenológica con la invasora, podría promover la recuperación de este grupo nativo (Hulvey y Aigner 2014; Coon et al. 2021). Por lo tanto, la restauración de la diversidad puede depender de que los micrositios disponibles sean ocupados por especies nativas de estación invernal y/o estival que desplacen y/o coexistan con las exóticas invasoras a lo largo de toda la temporada de crecimiento (Bennett et al. 2019).

El reclutamiento de especies nativas de invierno y verano puede aumentar con disturbios al canopeo, como cortes mecánicos, que liberen micrositios (Hobbs y Huenneke 1992; Seabloom et al. 2003; Temperton y Hobbs 2004). Esto implica la generación de espacio físico, una mejora en las condiciones micro-ambientales para el establecimiento (ej. disponibilidad de luz y/o la humedad del suelo) y la reducción de la competencia por recursos (Eriksson y Ehrlén, 1992; Long et al. 2014). Además, las características del micrositio pueden variar según el tipo de corte y su selectividad. Cortes mecánicos selectivos reducen solo la biomasa de las especies invasoras y liberan micrositios sin afectar negativamente la biomasa de las especies nativas residentes ni su establecimiento (Simmons et al. 2007; Lepš 2014). Se espera entonces, que los cortes mecánicos selectivos alivien especialmente la competencia de aquellas especies nativas que tienen una gran superposición de nichos con las especies invasoras residentes. Además, los cortes no selectivos también pueden afectar negativamente a las especies nativas y además su recuperación podría verse reducida si los nuevos micrositios son colonizados por especies exóticas invasoras (Hobbs y Huenneke 1992; Seabloom et al. 2003). Por lo tanto, la diversidad de especies nativas podría aumentar más con cortes mecánicos selectivos sobre la invasora porque se reduce el estrés ocasionado por la defoliación y pérdida de biomasa frecuente. El efecto acumulado de los cortes mecánicos frecuentes puede reducir fuertemente la abundancia de las especies invasoras dominantes (Lepš 2014), cambiar la composición de los diferentes grupos funcionales de plantas (Longo et al. 2013) y aumentar la diversidad de la comunidad a lo largo del tiempo. Comprender cómo el tipo de disturbio a canopeo interactúa con la superposición fenológica entre especies nativas y exóticas puede revelar los mecanismos detrás del mantenimiento o la recuperación de la diversidad en los pastizales invadidos.

Además de los disturbios al canopeo, un banco de semillas de suelo nativo rico en especies nativas podría favorecer la restauración pasiva en las comunidades invadidas (Bakker y Berendse 1999; Kalamees y Zobel 2002; Pärtel et al. 1998). De ser así, cortes mecánicos podrían activar el banco ya que mejoran las condiciones para la germinación al aumentar el suelo desnudo y disminuyen la competencia de luz que impide el establecimiento de plántulas (Fourie 2008; Klaus et al. 2018). Sin embargo, la competencia en un mismo nicho temporal entre especies nativas y exóticas invasoras puede conducir a una reducción en la producción de semillas que contribuyen al banco de semillas del suelo y limitar su recuperación potencial (Ferreras et al. 2015; Gioria et al. 2019). En este caso, cortes mecánicos al canopeo no serían suficientes para recuperar la comunidad nativa (Hallett et al. 2017) y la siembra sería necesaria para restaurar la comunidad (Zamin et al. 2018). En consecuencia, conocer la estructura del banco de semillas del suelo puede ayudar a revelar la resiliencia de los ecosistemas invadidos y el potencial de recuperación de las especies nativas (Gioria y Pyšek 2015; Marchante et al. 2011).

Los pastizales pampeanos albergan una rica diversidad de especies, y un grupo muy variado de pastos con fenología invernal y estival (Perelman et al. 2001). El ganado ha reducido drásticamente la abundancia de pastos nativos de invierno, que fueron reemplazados por una amplia variedad de dicotiledóneas y unos pocos pastos invernales exóticos (Rusch et al. 1997), que en total representan un 25% de la riqueza total (Chaneton et al. 2002; Perelman et al. 2001). Entre ellas, una especie exótica muy problemática es el pasto invernal forrajero perenne *Schedonorus arundinaceus* (festuca, ver Cap. 2 y 3). Festuca alcanza su punto máximo de crecimiento en primavera (Scheneiter y Améndola 2012), pero vegeta todo el año, por lo que limitaría la recuperación principalmente de las especies nativas invernales pero también de las estivales (Tognetti y Chaneton 2012).

Incluir diferencias en la fenología de las especies y su interacción con distintos tipos de cortes al canopeo permitiría vislumbrar los mecanismos detrás de la recuperación de las comunidades nativas en los pastizales templados.

El objetivo de este capítulo fue evaluar si la disponibilidad de micrositios, generado por disturbios (cortes mecánicos) no selectivos o selectivos sobre la especie invasora, y la adición de propágulos de gramíneas nativas -con diferentes grados de superposición fenológica con la especie invasora- permite la recuperación de la diversidad de pastizales invadidos. Las preguntas que guiaron este capítulo fueron las siguientes: ¿Cuál es la importancia relativa del tipo de disturbios al canopeo en promover la diversidad de pastos nativos invernales y estivales los cuales tienen diferente superposición fenológica con la especie invasora invernal? ¿Cómo la adición de semillas de pastos nativos con diferente grado de superposición con el pasto invasor promueve la restauración de la diversidad de pastos nativos, una vez superada la limitación de micrositios? ¿De qué manera el tipo de disturbio al canopeo y los efectos de la siembra de pastos nativos se reflejan en la estructura de la comunidad?

La hipótesis y predicciones que guiaron este capítulo fueron las siguiente:

Hipótesis 3.1: Los disturbios al canopeo reducen la biomasa de la comunidad lo que redunda en liberación de micrositios que son mayormente aprovechado por las especies disponibles a partir de semillas del banco del suelo o sembradas. Si los disturbios son selectivos, enfocados en la especie invasora (pasto exótico invernal), se genera mayor disponibilidad de micrositios y mejores condiciones micro-ambientales para el establecimiento de especies que coinciden fenológicamente con la especie disturbada, comparado con disturbios mecánicos no selectivos.

Predicción 3.1: La riqueza y cobertura de los pastos nativos de invierno incrementará con los disturbios selectivos sobre la especie invasora dominante más que con los no selectivos.

Predicción 3.2: La siembra aumentará la riqueza y cobertura de pastos nativos de invierno (que se han perdido en el sistema) y este efecto se intensificará con los cortes selectivos.

Predicción 3.3 Los pastos nativos de verano aumentarán con los disturbios debido a la presencia de propágulos remanentes en el suelo más que como consecuencia de la siembra.

Predicción 3.4: El corte selectivo incrementará más la riqueza y cobertura total de especies nativas que el corte no selectivo y este efecto se verá intensificado con la adición de semillas.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Sitio de estudio

Este estudio fue llevado a cabo en clausuras al pastoreo doméstico (ver descripción del sitio de estudio capítulo 1). Estas clausuras al pastoreo doméstico están dominadas por festuca, ~ 80% de cobertura basal y soportan una riqueza de ~3 spp. m^{-2} (ver capítulos 2 y 3). La riqueza florística alrededor de las clausuras es cercana a 94 especies. Los géneros de pastos nativos estivales incluyen *Paspalum, Bothriochloa, Panicum, Distichlis* (matas altas, ver también Cuadro 2.2) *Stenotaphrum (postrada),* y los de invierno a *Piptochaetium, Briza, Melica, Bromus y Danthona (matas altas)* (Soriano et al. 1992).

4.2.2 Diseño experimental

Estudio 1: Tipo de disturbio y adición de semillas de pastos nativos de verano e invierno

En octubre de 2017 se estableció un experimento manipulativo a campo en 5 clausuras al pastoreo (bloques) invadidas con festuca. Este experimento consistió en un diseño de parcelas divididas en bloques, con el régimen de disturbio (tres niveles: sin cortar, corte selectivo de festuca o corte no selectivo) en el nivel de parcela principal, y los tratamientos de adición de semillas en el nivel de sub-parcela (Fig. 4.1). En cada bloque se asignaron al azar los tratamientos de corte en parcelas de 25 m^2. El tratamiento "corte selectivo" consistió en el corte, con una tijera de césped y a nivel del suelo, de la biomasa de todas las plantas de festuca, dejando intactas a las demás especies. Por su parte, el tratamiento "corte no selectivo" consistió en un corte mecánico de toda la parcela hasta una altura de ~5cm, realizado con una cortadora de césped. Ambos tipos de tratamientos de corte se realizaron aproximadamente tres veces al año desde 2018 y la biomasa cortada se retiró de las parcelas. Dentro de cada parcela, se asignaron al azar los tratamientos de siembra en sub-parcelas de 1 m^2. Mientras que en las parcelas sin cortar ("intactas") se asignaron solo dos sub-parcelas, una sin sembrar y otra con la siembra de

pastos nativos de verano + invierno en conjunto, en las parcelas cortadas se asignaron 4 sub-parcelas al azar con los siguientes tratamientos de adición de semillas: sin sembrar, solo siembra de pastos nativos de verano (+PNV), solo siembra de pastos de invierno (+PNI) y siembra de ambos grupos (+PNV+ PNI) (Fig. 4.1).

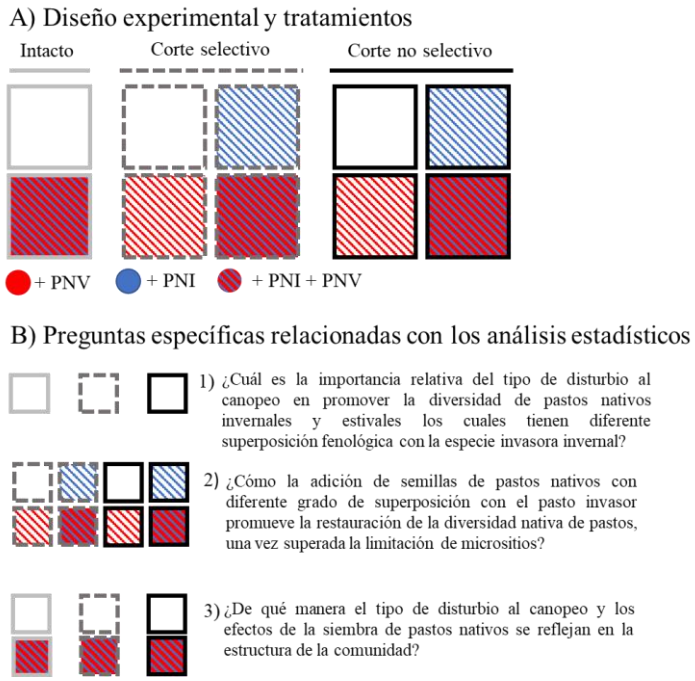

Figura 4.1: A) El diseño experimental consistió en un diseño de parcela divididas replicado en cinco clausuras (bloques) con el régimen de disturbio (intacto, corte selectivo o corte no selectivo) en la parcela principal (25m^2) y la adición de semillas en combinaciones de pastos nativos según su fenología: sin sembrar, siembra de sólo pastos nativos de verano (+PNV), siembra de sólo pastos de invierno (+PNI) y, siembra de ambos grupos (+PNI + PNV) en el nivel de sub-parcelas.

Durante marzo de 2018 y 2019 se sembraron los pastos nativos de invierno mientras que los pastos nativos de verano en septiembre de 2018 y 2019. Se sembraron 6 especies de pastos nativos de invierno y 9 de verano, los cuales son representativos de la flora local (Burkart 1990; Cuadro 4.1). Las semillas sembradas fueron recolectadas en áreas pastoreadas con baja carga animal y caminos secundarios cerca del sitio de estudio y luego fueron mantenidas en lugares secos y almacenadas a 5 ° C hasta que se sembraron. También, se produjeron plantas madre de estas especies en el campo experimental del IFEVA, en la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires para asegurar la producción de semillas y reducir la cosecha de la población natural. Para la siembra,

las semillas se mezclaron con 100 g de arena esterilizada y se distribuyeron manualmente en cada parcela. Además, para evaluar el potencial de germinación de las especies, se llevaron a cabo pruebas de germinación colocando ~ 10-20 semillas en placas de Petri en cámaras de germinación y se contabilizó el número de semillas germinadas (Cuadro 4.1).

Cuadro 4.1: Especies nativas de pastos nativos de invierno y de verano sembrados durante 2018 y 2019. Potencial de germinación (PG) en condiciones de laboratorio y semillas sembradas en el primer (2018) y segundo año (2019). (-) especies no sembradas este año. N/A: falta de evaluación del potencial de germinación de *Setaria parvifolia*.

Pastos de invierno (6 spp.)	PG (%)	2018 (Semillas.m^{-2})	2019 (Semillas.m^{-2})
Briza subaristata	78	2000	21000
Bromus brachyanthera	69	300	100
Danthonia montevidensis	25	500	200
Melica brasiliana	32	-	100
Piptochaetium montevidense	30	1000	500
Chaetotropis elongata	2	2000	1000
Total de pastos nativos de invierno		5800	22900
Pastos de verano (9 spp.)			
Panicum milioides	43	1000	2000
Panicum bergii	23	200	1000
Stenotaphrum secundatum	11	100	800
Sporobolus indicus	11	500	500
Sporobolus indicus	11	500	500
Bothriochloa laguroides	10	600	300
Paspalum dilatatum	10	500	-
Bothriochloa laguroides	10	100	-
Setaria parvifolia	N/A	600	-
Total de pastos nativos de verano		3600	4600

Se midió la cobertura de especies de plantas en octubre de 2017 (pre-tratamiento), y en diciembre y marzo entre 2018-2020. El doble muestreo permite considerar los picos de crecimiento de los dos grupos de pastos nativos. La cobertura vegetal en las parcelas permanentes de 1 x 1 m^2 se estimó visualmente al 5% más cercano utilizando el método de Daubenmire modificado (Daubenmire 1959). La riqueza se calculó como el número de especies m^2, y cada especie se clasificó según su origen como nativa o exótica. En todos los análisis se utilizó el valor de cobertura promedio registrado para cada especie entre fines de la primavera y el verano.

Estudio 2: Banco de semillas del suelo

Para describir el banco de semillas del suelo en áreas invadidas y no invadidas por festuca, se utilizó una metodología que mide las plántulas emergidas (Thompson y Grime 1979). Esto se llevó a cabo durante dos momentos del año con el propósito de tener en cuenta las especies de verano e invierno. Entonces, en octubre de 2017 se recolectaron 6 muestras de suelo por bloque y, en abril de 2018 8 sub-muestras de suelo por bloque, tanto en las áreas invadidas (clausuradas al pastoreo) como no invadidas (pastoreadas). Las muestras de suelo se extrajeron utilizando un barreno para muestras de suelo con un diámetro interior de 5,5 cm y 8 cm de profundidad. Se separaron y descartaron estolones, rizomas y raíces. Una vez que se reconocieron las plántulas germinadas, se eliminaron para evitar la competencia. Para ambas fechas de muestreo, se monitoreó la germinación en invernadero durante un año. Se calculó la abundancia como el número de individuos germinados por especie a partir de las dos fechas de muestreo y se expresó como el número de ´semillas germinables´ por metro cuadrado. Las especies se clasificaron en pastos exóticas (PE) y dicotiledóneas exóticas (DE), pastos nativos de verano (PNV), pastos nativos de invierno (PNI), dicotiledóneas nativas (DN) y otras monocotiledóneas nativas (OMN) (Longo et al. 2013).

4.2.3 Análisis estadísticos

Se utilizaron modelos lineales mixtos para el análisis de la cobertura y la riqueza con el fin de evaluar el efecto de los disturbios y de la siembra de pastos nativos. En primer lugar, se evaluó el efecto del régimen de disturbio (intacto, corte no selectivo y corte selectivo; ver Fig. 4.1 pregunta 1) sobre la cobertura y la riqueza de especies de invierno y verano. El régimen de disturbio y el tiempo se modelaron como efectos fijos con las parcelas anidadas en los disturbios y los disturbios anidados en bloques como efectos aleatorios (es decir, efecto aleatorio = ~ 1 | *Bloque/disturbio*/*sub-parcelas*). Para

evaluar si estas variables eran diferentes entre tratamientos durante el último año del experimento, se utilizó la prueba HSD de Tukey.

En segundo lugar, para cuantificar cómo la eliminación de la limitación de semillas a lo largo del tiempo afectó a los pastos nativos, se usó un análisis con diseño factorial para la adición de semillas de pastos nativos por tipo de corte (es decir, Corte x PNI x PNIV, ver Fig. 4.1 pregunta 2). La adición de semillas de pastos nativos invernales y estivales y el tipo de corte se modelaron como efectos fijos, con parcelas anidadas en tipo de corte (selectivo vs. no selectivo) y bloques anidados dentro del corte para tener en cuenta las medidas repetidas (es decir, aleatorio = ~ 1 | *Bloque/corte/sub-parcelas*).

En tercer lugar, para evaluar el efecto del tratamiento en la comunidad (Fig. 4.1 pregunta 3) y la restauración de la diversidad, se llevaron a cabo 3 tipos de análisis: A) se evaluó si el régimen de disturbio (intacto, corte no selectivo y corte selectivo) y la adición de semillas de pastos nativos (sin / con PNV + PNI) afectaron la riqueza total y de especies nativas, a festuca y la cobertura de especies nativas a lo largo del tiempo. Este análisis siguió la misma estructura de anidamiento que el primer análisis de los pastos nativos (es decir, efecto aleatorio = ~ 1 | *Bloque/disturbios/sub-parcelas).* Luego, para el último año de experimento mediante la prueba HSD de Tukey para evaluar si estas variables fueron diferentes entre tratamientos. B) Se estudió si los grupos funcionales de las plantas cambiaron según la combinación de pastos nativos de estación invierno y verano sembrados y el tipo de corte (selectivo vs. no selectivo), mediante un análisis MANOVA (Fox et al. 2019; Paquete 'car' R), con festuca, otros pastos exóticos, dicotiledóneas exóticas, pastos nativos de verano, pastos nativos de invierno, otras monocotiledóneas nativas como variable de respuesta. C) Por último, se evaluó si la composición general de la comunidad cambió según la combinación de pastos nativos de invierno y verano sembrados y el tipo de corte utilizando un análisis de varianza basado en permutación

(PERMANOVA, Oksanen et al. 2015; Paquete ‘vegan’ R) con Bray- Similitud de Curtis basada en la abundancia de especies.

Finalmente, en el estudio 2, se evaluó el efecto de la exclusión al pastoreo a largo plazo y la consecuente invasión de festuca sobre la abundancia de semillas ´germinables´. Las especies se clasificaron en gramíneas exóticas (PE) y dicotiledóneas exóticas (DE), pastos nativos de verano (PNV), pastos nativos de invierno (PNI), dicotiledóneas exóticas (DE) y otras monocotiledóneas nativas (OMN) (Longo et al. 2013). Para evaluar las diferencias generales de los grupos funcionales en la composición del banco de semillas se aplicó un análisis de varianza basado en permutación (PERMANOVA, Oksanen et al. 2015, Paquete ‘vegan’ R). Además, se utilizaron modelos mixtos para determinar si el efecto de la invasión sobre la abundancia de semillas difería entre los grupos funcionales (es decir, interacción GF x invasión). La abundancia de especies se modeló en función de la invasión (áreas invadidas, clausuradas al pastoreo, vs. áreas no invadidas, pastoreadas) y las categorías de grupos funcionales como factores fijos, con los bloques como factores de efecto aleatorio (es decir, aleatorio = ~ 1 | Bloque/parcelas). Con base en este resultado, se analizó por separado la abundancia y riqueza de cada grupo funcional y festuca mediante análisis univariados con invasión como efectos fijos y bloque como efectos aleatorios.

Todos los análisis se realizaron en el programa R (R Core Team 2019). Cuando fue necesario se modeló la varianza (por ejemplo, mediante VarIdent) y/o se usó una estructura de correlación temporal (por ejemplo, autorregresivo condicional, CAR). Se usaron los criterios de información de Akaike (AIC) (Zuur et al. 2009) para elegir la mejor estructura de varianza y correlación de los modelos.

4.2.4 Descripción de los micrositios

En marzo de 2018 y de 2019 se caracterizaron los micrositios de cada parcela mediante cuatro variables: luz, humedad del suelo, broza y biomasa verde de festuca. La luz fue medida como la proporción de radiación fotosintéticamente activa (PAR, μmol m^2 s1) que llega a la superficie del suelo (11:00 and 14:00) en días soleados usando un ceptómetro de 1 m de largo (Cavadevices, Buenos Aires, Argentina) durante la temporada de crecimiento tardío (marzo). La humedad del suelo se midió como el contenido volumétrico de agua del suelo. Este contenido volumétrico de agua se obtuvo tres veces en cada parcela mediante reflectometría de dominio en el tiempo ("*time domain reflectometry"*; TDR). La cobertura de broza se estimó visualmente en cada parcela utilizando un método Daubenmire modificado (ver censos de vegetación). Por último, se evaluó la biomasa de festuca presente como posible indicador de los micrositios ocupados por esa especie en los cuales se impediría el reclutamiento de otras especies. Luego que se recolectó la biomasa en cada evento de corte, se clasificó la biomasa por especies en el corte no selectivo, mientras que toda la biomasa en el corte selectivo correspondió a festuca alta. Para los sitios intactos se evaluó la biomasa de la vegetación circundante para evitar perturbar las parcelas. La biomasa de festuca alta se secó a 60 ° C durante 48 horas y se pesó. Estas variables fueron analizadas mediante modelos de efectos mixtos con régimen de disturbio como variable fija y bloques como efectos aleatorios (Zuur 2009) (R package nlme, lme function, Pinheiro et al. 2018).

En relación con las parcelas intactas, la proporción de PAR aumentó 2,7 veces para el corte selectivo y 4,2 veces para el corte no selectivo (Cuadro 4.2). El contenido de agua del suelo fue similar entre los tres niveles de disturbio (Cuadro 4.2). Tanto la cobertura de broza como la biomasa de festuca fueron menores cuando se aplicaron disturbios, pero sin diferencias entre los dos tipos de corte (Cuadro 4.2).

Cuadro 4.2: Caracterización de micrositios bajo distintos regímenes de disturbios (Intacto, No-selectivo, selectivo).

	Intacto	No-selectivo	Selectivo
Proporción de PAR (%)	18,8 (±1,9) [a]	79,6 (±5,1) [c]	47,9 (±10,4) [b]
Contenido de agua en el suelo (%)	26,7 (±2,9) [a]	29,5 (±2,5) [a]	27,7 (±2,6) [a]
Cobertura de broza (%)	35,5 (±2.86) [a]	16,5(±0,85) [b]	14,1 (±1,25) [b]
Biomasa de festuca ($g.m^{-2}$)	951,5 (±121,9) [a]	65,1 (±13,8) [b]	50,42 (±3,7) [b]

Los valores representan medias ± SE (n = 5). Las letras representan diferencias significativas entre los regímenes de disturbio.

4.3 Resultados

4.3.1 ¿Cuál es la importancia relativa del tipo de disturbios al canopeo en promover la diversidad de pastos nativos invernales y estivales los cuales tienen diferente superposición fenológica con la especie invasora invernal?

En conjunto, ambos tipos de disturbios aumentaron pronunciadamente la riqueza y cobertura de pastos nativos de verano, pero sólo aumentaron marginalmente la riqueza de pastos nativos de invierno (Fig. 4.2). La riqueza de pastos nativos de invierno aumentó a una taza de 0.5 spp. año $^{-1}$ con el corte selectivo (Fig. 4.2a). Al final del experimento, las parcelas bajo corte selectivo sostuvieron en promedio aproximadamente 1 spp. m^{-2} de pastos nativos de invierno mientras que en las parcelas intactas no hubo especies de este grupo (Fig. 4.2a). La especie que se estableció principalmente, en las parcelas disturbados sin sembrar, fue *Bromus brachyanthera* (Fig. 4.2a). La cobertura de pastos nativos de invierno no cambió con los disturbios y fue en promedio menor al 1%.

Al mismo tiempo, la riqueza de pastos nativos de verano se incrementó con los disturbios en aproximadamente 2 spp. año^{-1} y su cobertura un 25%, pero sin diferir entre niveles de selectividad (Fig. 4.2 b, d). Después de tres años de iniciado el experimento, tanto para el corte selectivo como para el no selectivo, la riqueza de pastos nativos de verano fue cercana a 5 especies. Las especies más abundantes establecidas en estos tratamientos fueron *Panicum bergii*, *Panicum gouinii*, *Panicum milioides*, *Paspalum dilatatum, Paspalum vaginatum* y *Setaria parviflora*.

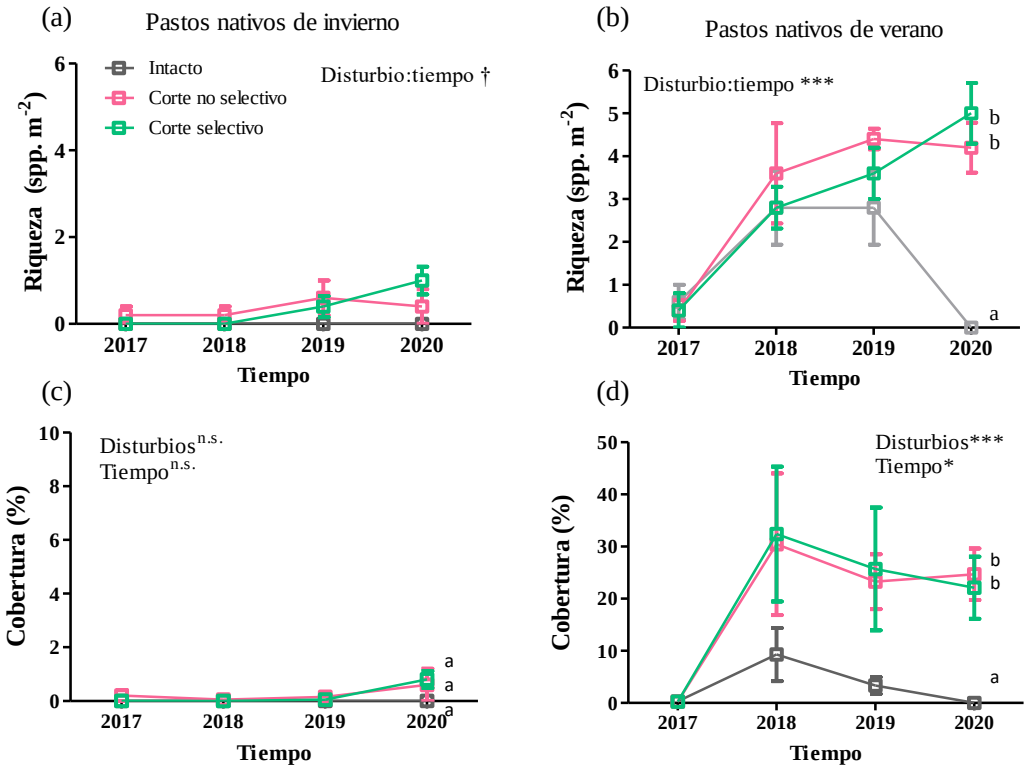

Figura. 4.2: Riqueza (a) y cobertura (c) de pastos nativos de invierno; riqueza (b) y cobertura (d) de los pastos nativos de verano según el régimen de disturbio (intacto, corte no selectivo y corte selectivo) a lo largo del tiempo. † P <0,1, * P <0,05, ** P <0,01, *** P <0,001. Los disturbios comenzaron durante 2017. Los datos muestran la media ± EE, (n=5). Las letras significan diferencias debidas a los disturbios durante el último año experimental. Nótese la diferencia en las escalas del eje Y para la cobertura.

4.3.2 ¿Cómo la adición de semillas de pastos nativos con diferente grado de superposición con el pasto invasor promueve la restauración de la diversidad de pastos nativos, una vez superada la limitación de micrositios?

El efecto de la siembra y el corte selectivo fue diferente para los pastos nativos de invierno y de verano (Fig. 4.3). La riqueza de los pastos nativos de invierno aumentó a una tasa de 1 spp. m^{-2}. $año^{-1}$ y su cobertura a una tasa de 1% $año^{-1}$ con la adición de semillas de ese grupo. El aumento de la riqueza fue más positivo con el corte selectivo, que incrementó en 0.5 spp. m^{-2} $año^{-1}$ la tasa de cambio en la riqueza de pastos nativos de invierno. Especies tales como *Briza subaristata, Bromus brachyanthera, Chaetotropis elongata, Danthonia montevidensis* y *Hordeum stenostachys* (especie no sembrada) se establecieron en las parcelas cortadas y sembradas.

En cambio, la siembra de pastos nativos de verano aumentó su riqueza a una tasa de aproximadamente 2 spp. m^{-2}. $año^{-1}$ en las parcelas bajo disturbios (Fig. 4.3b). Sin embargo, ni el tipo de disturbio ni la siembra afectaron la cobertura del grupo. Como consecuencia, después de 3 años, la cobertura de pastos nativos de verano fue cercana al 25% (Fig. 4.3d).

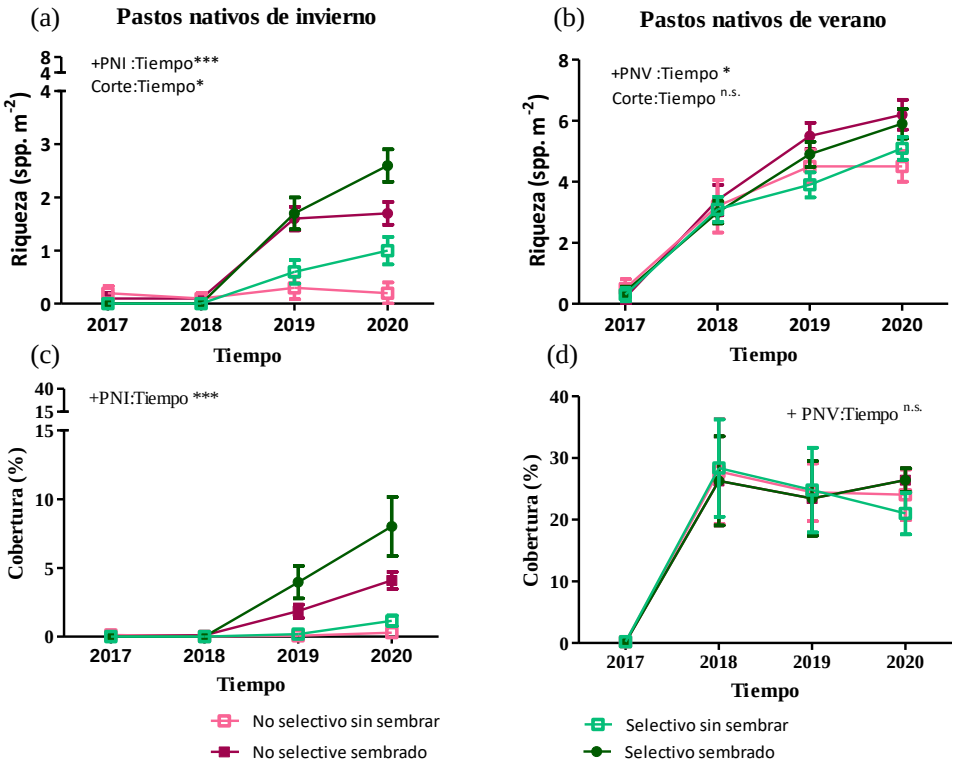

Figura 4.3: Riqueza (a) y cobertura de pastos nativos de invierno (c), riqueza (b) y cobertura (d) de pastos nativos de verano para el tratamiento de corte y siembra a lo largo del tiempo. La siembra incluye aquellas parcelas que tienen las semillas del grupo funcional foco agregadas sumado a las parcelas que tienen la combinación de pastos nativos invernales y estivales (por ejemplo, para pastos nativos de invierno, la siembra incluye el promedio de las parcelas con solo siembra de invierno y las parcelas con siembra de pastos nativos de invierno + verano). n.s. = P> 0,1, † P <0,1, * P <0,05, ** P <0,01, *** P <0,001. Los datos muestran la media ± EE, (n=10). Los disturbios comenzaron durante 2017 mientras que el tratamiento de siembra comenzó durante 2018 (2017 representa la condición inicial).

4.3.3 ¿De qué manera el tipo de disturbio al canopeo y los efectos de la siembra de pastos nativos se reflejan en la estructura de la comunidad?

El corte, más que la siembra de los dos grupos de pastos nativos, modificó la estructura de la comunidad con el tiempo (Fig. 4.4). La riqueza total aumentó en ~ 5 spp. año^{-1} con los disturbios más allá de su selectividad y del tratamiento de siembra. Este aumento se debió principalmente al aumento de la riqueza nativa total que incrementó~ 4 spp. año^{-1}, sin embargo, se establecieron algunas dicotiledóneas exóticas (ej. *Cirsium vulgare*, *Leontodon taraxacoides*) y pastos exóticos (ej. *Cynodon dactylon*, *Gaudinia fragilis*), pero que no superaron el 5% de la cobertura total. Además, los cortes aumentaron un 25% la cobertura de especies nativas (Fig. 4.4b) mientras que redujeron alrededor del 12% por año la cobertura de festuca (Fig. 4.4d). Hacia el último año, el disturbio aumentó la riqueza total de 2 a 21 spp. m^{-2} (Fig. 4.4c), y la de nativas de ~ 1 a 14 spp. m^{-2} (Fig. 4.4a, $p < 0{,}001$), sin grandes diferencias entre tipos de corte selectivo y no selectivo.

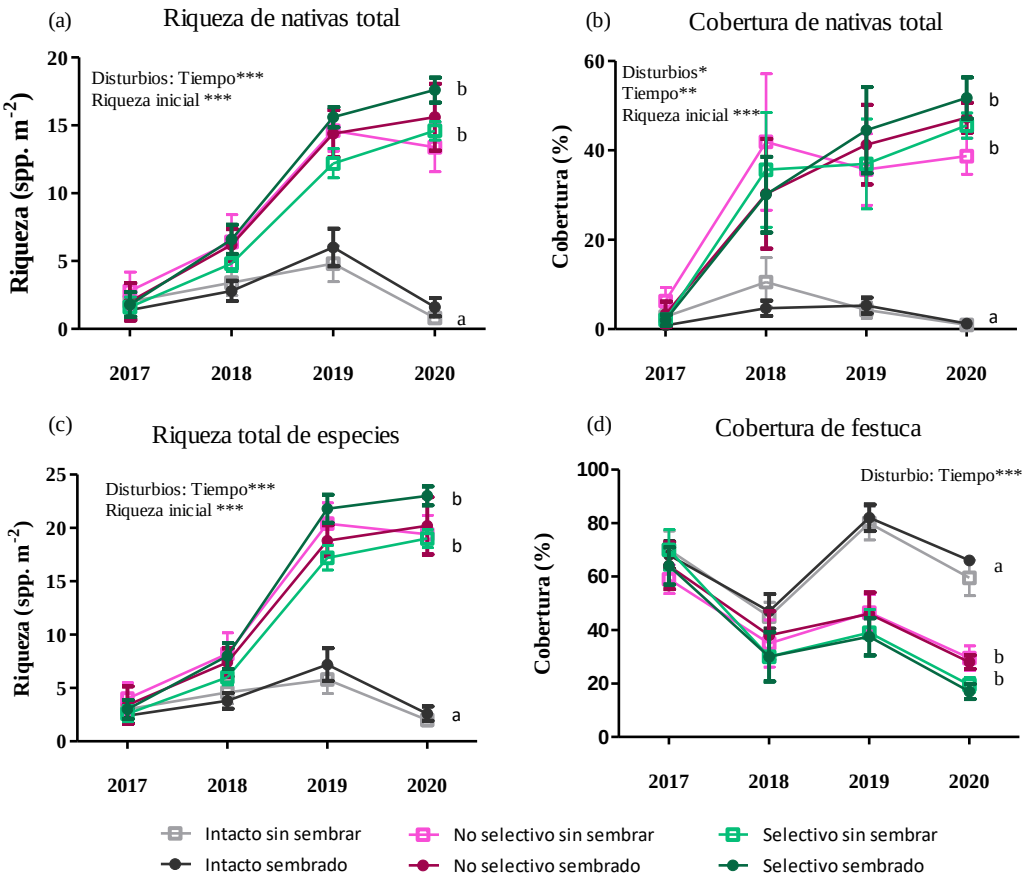

Figura 4.4: Riqueza de especies nativas (a), cobertura de nativas total (b) riqueza total (c) y cobertura de festuca (d) según el régimen de disturbio (intacto, corte no selectivo y corte selectivo) y siembra (combinación de pastos nativos de invierno y verano) a lo largo del tiempo. n.s. = P> 0,1, † P <0,1, * P <0,05, ** P <0,01, *** P <0,001. Los datos muestran la media ± EE, (n=10). Los disturbios comenzaron durante 2017 mientras que el tratamiento de siembra comenzó durante 2018 (2017 representa la condición inicial). Las letras significan diferencias debidas a los disturbios durante el último año experimental.

En conjunto, el corte selectivo y la siembra de pastos nativos de invierno cambiaron de forma independiente la composición de grupos funcionales de la comunidad (MANOVA; Cuadro 4.3). El cambio más fuerte fue el aumento en la cobertura de pastos nativos de invierno y de dicotiledóneas nativas, a expensas de una reducción de la cobertura en festuca (Cuadro 4.3). El corte selectivo y la siembra de pastos nativos de invierno incrementaron la abundancia de este grupo funcional (Cuadro 4.3). Por el contrario, los pastos nativos de verano no se vieron afectados por el tipo de corte (corte selectivo vs. no selectivo) o la siembra (Cuadro 4.3). Además, festuca disminuyó de ~ 30

a ~ 20%, y las dicotiledóneas nativas aumentaron de ~ 11% a ~ 17% (Cuadro 4.3) con corte selectivo.

El corte selectivo y la siembra de pastos nativos tuvieron efectos relativamente leves sobre la composición florística de las comunidades evaluada a través de la cobertura de especies (PERMANOVA; Cuadro 4.4). El tipo de corte generó cambios que explicaron cerca del 8% de la variación en la composición florística (Corte: F = 3,149; P <0,01) y la adición de semillas de pastos nativos de invierno explicó menos del 5% de la variación (P=0.09). Cerca del 80% de la variación en la composición no pudo ser explicada por los tratamientos.

Cuadro 4.3: Resumen del análisis MANOVA y ANOVA de la composición de la comunidad vegetal evaluado a través de la cobertura de cada grupo funcional: festuca, otros pastos exóticos (OPE), dicotiledóneas exóticas (DE), pastos nativos de verano (PNV), pastos nativos de invierno (PNI), dicotiledóneas nativas (DN), y otras monocotiledóneas nativas (OMN) para el tratamiento de corte (selectivo vs. no selectivo) y la adición de semillas (sin sembrar, pastos nativos de invierno sembrados: + PNI, pastos nativos de verano: + PNV y combinadas: + PNI + PNI). MANOVA: gl numerador: 7; gl denominador: 26.

		ANOVA						
	MANOVA	Festuca	OPE	DE	PNV	PNI	DN	OMN
	Pr(>F)	Pr(>F)	Pr(>F)	Pr(>F)	Pr(>F)	Pr(>F)	Pr(>F)	Pr(>F)
Corte	**0,017**	**0,001**	0,246	0,214	0,506	**0,056**	**0,025**	0,355
PNI sembrados	**0,021**	0,918	0,758	0,328	0,735	**<0,001**	0,810	0,973
PNV sembrados	0,567	0,472	0,190	0,232	0,345	0,757	0,511	0,427
Corte: PNI	0,825	0,261	0,265	0,797	0,810	0,210	0,361	0,703
Corte: PNV	0,656	0,186	0,565	0,965	0,804	0,544	0,405	0,492
PNI: PNV	0,810	0,680	0,611	0,645	0,856	0,789	0,438	0,878
Corte: PNI: PNV	0,821	0,412	0,942	0,827	0,918	0,942	0,791	0,543

Los resultados significativos (P <0.05) se muestran en negrita.

Cuadro 4.4: Resumen del PERMANOVA donde se compara el tipo de corte (corte no selectivo vs. selectivo) y la siembra (disposición factorial de la adición de semillas: sin sembrar, +PNI, + PNV, +PNI + PNV) evaluada a través de la cobertura de cada grupo. En esta tabla se incluyen los grados de libertad (gl), la suma de cuadrados (SC), R^2, el valor F y el valor p del modelo.

	gl	SC	R^2	F	Pr(>F)
Corte	**1**	**0,376**	**0,079**	**3,149**	**0,002**
PNI	**1**	**0,192**	**0,040**	**1,611**	**0,092**
PNV	1	0,105	0,022	0,882	0,545
Corte: PNI	1	0,070	0,015	0,584	0,845
Corte: PNV	1	0,081	0,017	0,677	0,769
PNI: PNV	1	0,048	0,010	0,406	0,968
Corte : PNI: PNV	1	0,058	0,012	0,489	0,919
Residual	32	3,819	0,804		
Total	39	4,749	1,000		

Se indican en negrita los P<0.1

4.3.4 Composición del banco de semillas

La composición de grupos funcionales del banco de semillas del suelo fue similar entre las áreas invadidas y no invadidas con festuca (Cuadro 4.5; PERMANOVA: $F_{1,10}$=2,18; P=0,139). Mientras que en ambos sitios sostuvieron una abundancia y riqueza similar tanto de pastos nativos de invierno y verano (Cuadro 4.5), los pastos nativos de invierno fueron los menos abundantes y con menor riqueza de todos los grupos (Cuadro 4.5; invasión x grupo funcional: P<0.001). Si bien la riqueza y abundancia de pastos exóticos fue similar entre las áreas invadidas y no invadidas, la densidad de semillas de festuca fue diez veces mayor en las áreas invadidas (586.26 ± 241.08vs 40.09 ± 41.08 plántulas.m^{-2}, respectivamente). Finalmente, la densidad de las dicotiledóneas nativas disminuyó en un 44% y las monocotiledóneas nativas aumentaron en un 31% en las áreas invadidas con festuca (ANOVA univariado; P<0.05, Cuadro a 4.5).

Cuadro 4.5: Densidad de semillas y riqueza de especies de semillas germinables para grupos funcionales de especies de plantas nativas y exóticas en áreas invadidas y no invadidas. Los grupos funcionales de especies fueron: festuca, otros pastos exóticos (OPE), dicotiledóneas exóticas (DE), pastos nativos de verano (PNV), pastos nativos de invierno (PNI), dicotiledóneas nativas (DN), y otras monocotiledóneas nativas (OMN). Los valores representan las medias y el error estándar de la media entre paréntesis (n=6). Los asteriscos denotan diferencias significativas (P <0.05) entre áreas invadidas y no invadidas para cada grupo funcional. NA: no aplica.

		festuca	OPE	DE	PNV	PNI	DN	OMN
Riqueza	No-invadido	NA	3 (0.4)	5 (0.7)	4 (0.2)	1 (0.6)	11 (0.7)	5 (0.2)
	Invadido	//	2 (0.4)	4 (0.4)	5 (0.4)	1 (0.2)	9 (0.8)	5 (0.3)
Densidad (plántulas. m^{-2})	No-invadido	40.09* (41.08)	1037 (257)	3186.86 (725.6)	646.39 (78.7)	45.1 (23.7)	2184.70* (168.7)	3076.6* (464.2)
	Invadido	586.26 (241.08)	691.49 (128.7)	2620.64 (601.5)	661.42 (77)	35.08 (15.72)	1212.61 (250.9)	4053.7 (546.3)

4.4 Discusión

En este capítulo se estudió cómo la disponibilidad de diferentes tipos de micrositios, generados mediante cortes selectivos y no selectivos, sumado a la siembra de pastos nativos con diferente grado de superposición fenológica con una especie invasora, modulan la recuperación de la diversidad en sitios invadidos. Se encontró que la riqueza y cobertura de los pastos nativos de verano aumentaron con los cortes frecuentes al canopeo, independientemente de la adición de propágulos. En cambio, los pastos nativos de invierno se establecieron únicamente una vez superada la limitación por propágulos y por cortes selectivos sobre la especie invasora. Además, los resultados indican que es factible aumentar la riqueza total de especies nativas si los parches invadidos se encuentran en una matriz de pastizal circundante diversa, con baja invasión y con un banco de semillas conservado. Sin embargo, es importante considerar la estación de crecimiento de las especies presentes si se pretende recuperar también la riqueza y abundancia de los distintos grupos funcionales asociados a la fenología de plantas. En conjunto, estos resultados sugieren que incorporar información fenológica de especies nativas-exóticas en interacción con disturbios selectivos mejoraría la comprensión de los mecanismos ecológicos para la restauración de la diversidad de pastizales templados.

4.4.1 ¿Cuál es la importancia relativa del tipo de disturbios al canopeo en promover la diversidad de pastos nativos invernales y estivales los cuales tienen diferente superposición fenológica con la especie invasora invernal?

La importancia relativa del tipo de disturbio dependió del grado de superposición fenológica con la especie invasora. A diferencia de los pastos nativos de invierno, los pastos nativos de verano, con menor superposición fenológica con la especie invasora invernal se vieron altamente favorecidos y aumentaron su abundancia y riqueza con los cortes, independientemente de la selectividad de estos últimos (Fig. 4.2). Los cortes no selectivos tuvieron un aumento mayor en la disponibilidad de luz (Cuadro 4.2) por lo que permitieron mayores micrositios, pero sin generar diferencias en el establecimiento de pastos nativos de verano (Fig. 4.2b, Fig. 4.3b, d). Si bien la invasión de festuca genera matas densas y suprime, independientemente de su forma de crecimiento, a los pastos nativos de verano (Fig. 4.4), los resultados muestran que la menor superposición beneficia la recuperación de la diversidad de este grupo cuando se aplican disturbios al canopeo, incluso bajo disturbios no selectivos que también pueden afectar su crecimiento. Probablemente, la gran plasticidad morfológica de algunos pastos de verano, asociada a mecanismos de escape a la defoliación (Sanderson 2015), permitiría a este grupo establecerse y producir semillas aun en situaciones de disturbios frecuentes. Tanto los pastos nativo invernales establecidos (ver sección resultados), como lo pastos nativos de verano tales como *Paspalum dilatatum*, *Paspalidium paludivagum* forman matas (ver formas de vida Cuadro 2.2), lo que indicaría que en este caso la fenología, más que la competencia debida a las formas de vida contribuiría a la recuperación de este grupo. En síntesis, si el método de control de la invasora también aumenta la disponibilidad de micrositios las diferencias fenológicas entre los pastos exóticos invernales y estivales permitirían restaurar parte de la riqueza de la comunidad.

4.4.2 ¿Cómo la adición de semillas de pastos nativos con diferente grado de superposición con el pasto invasor promueve la restauración de la diversidad de pastos nativos, una vez superada la limitación de micrositios?

Bajo disturbios al canopeo frecuentes, la siembra fue esencial para el establecimiento de pastos nativos invernales (Fig. 4.3a, c), mientras que tuvo un impacto leve en el establecimiento de pastos nativos de verano (Fig. 4.3 b). Esta limitación diferencial de propágulos se vio reflejada en la composición del banco de semillas, donde los pastos de verano estuvieron presentes en áreas invadidas y no-invadidas, y los pastos de invierno siempre fueron escasos (Cuadro 4.5). Esto podría deberse a que la producción de semillas de pastos nativos de invierno pudo haberse reducido por la competencia con pastos invasores de invierno como, festuca en las clausuras, o *Lolium multiflorum* en los sitios pastoreados (Longo et al. 2013). Además, procesos de más largo plazo como años de manejos de pastoreo continuo sumado a la susceptibilidad del grupo invernal a la herbivoría (Rusch et al. 1997) podrían también haber diezmado paulatinamente la producción de semillas de pastos invernales. Si bien no es claro el origen de la falta de propágulos, este capítulo demuestra que existe una limitación según grupos fenológicos y esta limitación es concordante con la alta superposición temporal de las especies nativas invernales con la invasora. Por este motivo, evaluar la limitación de semillas teniendo en cuenta la superposición fenologíca es fundamental porque este grupo puede ser afectado tanto en su crecimiento como en su reproducción lo que afectaría la entrada de propágulos al banco de semillas.

El corte selectivo sobre la especie invasora invernal promovió la riqueza de pastos nativos de invierno a lo largo del tiempo (Fig. 4.3a). Parches de pastizal sucesional invadidos por festuca redujeron la posibilidad del reclutamiento de pastos nativos de invierno (Tognetti y Chaneton 2012), lo que sugeriría que la superposición fenológica ha

sido considerada un control del reclutamiento de pastos nativos (Coon et al. 2021; Scheneiter y Améndola 2012). En este capítulo se encontró experimentalmente que además del efecto positivo de sembrar, el corte selectivo sobre la especie invasora invernal promovió la riqueza de pastos nativos de invierno a lo largo del tiempo (Fig. 4.3a). La teoría de "nicho vacante" en invasiones (Wolkovich y Cleland 2011) sugiere que plantas invasoras se benefician con nichos fenológicos vacantes, ya que usan recursos temporalmente no utilizados por otras especies. Los pastos nativos de invierno son escasos en este sistema (Cuadro 4.5), susceptibles al pastoreo doméstico (Rusch y Oesterheld 1997) y este nicho parece haber sido ocupado por especies exóticas mayormente invernales (Chaneton et al. 2002). En este escenario, el establecimiento de pastos nativos de invierno requiere liberar el nicho fenológico ocupado mediante el corte selectivo de la invasora y superar la limitación de propágulos mediante la siembra. De este modo, se reduce la posibilidad de que otros pastos exóticos se establezcan antes en esos sitios vacantes (*´efectos de prioridad´*; Weidlich et al. 2020). La cobertura de pastos invernales alcanzada con cortes selectivos y siembra sigue siendo menor que los niveles de referencia bajo pastoreo doméstico (ca. 7%; Fig. 4.3b), a pesar de que la abundancia de este grupo es naturalmente baja (~ 20% Facelli et al. 1989; Chaneton et al. 2002). Además, si bien los disturbios redujeron la cobertura de festuca (Fig. 4.4d), no fue completamente erradicada y es probable que siga ejerciendo competencia con las nativas de invierno. Esto podría explicarse debido al alto estado de avance de la invasión, por lo que sería propicio estudiar si este tipo de disturbios en estadios tempranos de invasión, cuando festuca no es dominante, tiene un efecto positivo mayor sobre los pastos nativos invernales. Estos resultados indican que son necesarios disturbios que afecten principalmente a la invasora, sumado al agregado de propágulos de pastos nativos invernales para una mayor recuperación de este grupo funcional.

4.4.3 ¿De qué manera el tipo de disturbio al canopeo y los efectos de la siembra de pastos nativos se reflejan en la estructura de la comunidad?

Los disturbios al canopeo, más allá de su selectividad sobre la especie invasora, fueron más importantes que la adición de semillas en determinar la estructura de la comunidad (Fig. 4.4a, c). Cortes frecuentes al canopeo disminuyeron la biomasa y la cobertura de la especie invasora festuca alta dominante en el sistema, modificaron las condiciones ambientales (Cuadro 4.2) y permitieron el establecimiento de especies (Fig. 4.2, 4.3, 4.4). Si bien, se esperaba un efecto positivo mayor con el corte selectivo de la especie invasora (Lepš 2014; Simmons et al. 2007), no se observó un incremento diferencial de la riqueza y cobertura de especies nativas entre tipos de corte (Fig. 4.4) (Simmons et al. 2007). Esto podría estar relacionado con las leves diferencias ambientales de los micrositios entre los tipos de corte (Cuadro 4.2). Por ejemplo, si bien la acumulación de broza reduce el establecimiento de plántulas (Loydi et al. 2013), el tipo de corte no generó diferencias que pudieran afectar el reclutamiento de especies (Cuadro 4.2). Además, aunque hubo más luz a nivel del suelo (pPAR) bajo cortes no selectivos, no se produjeron cambios ni en la humedad del suelo ni en la producción de biomasa. Otras facetas no observadas de la estructura del canopeo (Eek y Zobel 2001), podrían encubrir las diferencias en la disponibilidad lumínica. La tasa de rebrote de la biomasa de festuca fue elevada y recién durante el último año experimental el corte selectivo redujo su cobertura (Cuadro 4.3). Esto sugiere que existió un retraso temporal que podría ser debido a un efecto de crecimiento compensatorio a la defoliación (Oesterheld y McNaughton 1991) pero el efecto acumulado de los cortes no le permiten volver a rebrotar (“compensaciones” entre crecimiento y resistencia a la defoliación). En consecuencia, en parches de pastizal donde hay propágulos disponibles, la generación

constante de micrositios mediante cortes permitiría mantener una alta diversidad de la comunidad.

La diversidad de la comunidad, evaluada tanto mediante la riqueza de especies como en la composición de grupos funcionales, aumentó con los disturbios a partir del banco de semillas del suelo y la dispersión desde áreas no invadidas. Los cortes liberaron micrositios y permitieron el establecimiento de algunos grupos funcionales no sembrados, que probablemente contribuyan a un aumento de la riqueza tanto total como nativa (Cuadro 3, 5). Por ejemplo, al igual que otros trabajos (Hayes y Holl 2011). Mientras en algunos trabajos se encontró que los cortes al canopeo aumentan las dicotiledóneas exóticas (Hayes y Karen 2003), aquí se encontró un aumento de este grupo lo que sugiere que ha sido conservado dentro del banco de semillas del suelo, tal como se encontró en otros estudios (Hayes y Holl 2011). Esto sugeriría que a que a pesar de que el banco de suelo se enriqueció con especies invasoras, también se conserva una importante abundancia de grupos funcionales nativos (Cuadro 4.5). Además, es altamente probable que exista dispersión desde el paisaje circundante (Longo et al. 2013; Perelman et al., 2007), dado que los sitios invadidos están inmersos en una matriz pastoreada no invadida. El conocimiento de las características de los bancos de semillas del suelo en las comunidades invadidas es fundamental para evaluar el potencial de recuperación (Gioria y Pyšek 2015). Sin embargo, aquí se resalta además la importancia de estudiar la fenología dentro del banco para la recuperación de la diversidad durante toda la estación de crecimiento.

La teoría ecológica contribuye a la restauración al sugerir la existencia de tres filtros que debe atravesar una comunidad invadida para restablecer su composición de especies nativas (Funk et al. 2008; Temperton y Hobbs 2004). El primero incluye barreras a la dispersión que podrían ser removidas al sembrar y/o promover la activación del banco

de semillas (Funk 2021; Hulvey y Aigner 2014; Temperton y Hobbs 2004). El segundo contempla el ambiente abiótico y el tercero las interacciones bióticas (Funk et al. 2008; Temperton y Hobbs 2004). Estas limitaciones podrían ser superadas con prácticas que generen mayor disponibilidad de micrositios y reduzcan la competencia con la invasora (Hobbs y Cramer 2008). Para la recuperación de los distintos grupos de pastos nativos es necesario que se superen distintos filtros, pero esto depende de su fenología. En primer lugar, para los pastos nativos estivales se encontró que los cortes, independientemente de su tipo, fueron suficientes para superar el filtro abiótico y biótico. En segundo lugar, para recuperar los pastos nativos invernales, que comparten el nicho temporal con la invasora, se requirió la manipulación interactiva de distintos filtros. Es decir, fueron necesarios disturbios selectivos que generen micrositios (filtro abiótico) pero que además medien la competencia temporal con las especies nativas (filtro biótico), sumado a la necesidad de agregar recurrentemente semillas (filtro de dispersión). En síntesis, esto sugiere que incorporar información fenológica de especies nativas-exóticas dentro del filtro de biótico contribuye a mejorar las predicciones asociadas la restauración ecológica en pastizales templados.

4.5 Conclusiones parciales

Recuperar la diversidad de pastizales invadidos implica el re-ensamble de comunidades y eliminar o controlar a la especie invasora. Numerosos trabajos han señalado las limitaciones que existen en la disponibilidad de propágulos del banco de semillas de sitios invadidos para desencadenar un exitoso proceso de restauración espontánea (Kiss et al. 2018; Long et al. 2014; Török et al. 2018). Sin embargo, considerar también el nicho fenológico tanto de las especies invasoras como de las nativas puede mejorar no sólo la comprensión de los mecanismos que subyacen la restauración de comunidades invadidas, sino también a dirigir los esfuerzos de restauración (Hobbs y Cramer 2008). Los resultados de este capítulo sugieren que el grupo de especies con baja superposición fenológica con la invasora fue el que aumentó rápidamente con los disturbios al canopeo al modular principalmente al ambiente abiótico, más que con la reducción selectiva a la invasora. Este grupo es el más abundantes en los pastizales conservados (cobertura ~50% de pastos nativos con fenología estival, Chaneton et al. 2002), y aquí su aumento por los disturbios contribuyó, junto con otros grupos funcionales, al incremento en la riqueza total. Sin embargo, si el objetivo de restauración es recuperar las especies que coincidan temporalmente en su crecimiento con la especie invasora, esto requiere mayores esfuerzos (disponibilidad semillas y tecnología asociada a remover selectivamente a la especie invasora). Este conocimiento es crucial para llevar a cabo metas de la restauración donde se pretende restaurar tanto la diversidad como la composición total de grupos funcionales (Hobbs y Cramer 2008; Suding y Hobbs 2009).

5. Capítulo 5 - Discusión general

5.1. Introducción y síntesis de resultados

La ecología de comunidades ha ahondado en la comprensión de los patrones y procesos que determinan la diversidad de plantas (Tilman 2000). Los ecosistemas de pastizal han experimentado importantes cambios asociados a aumentos en la disponibilidad de nutrientes (Stevens et al. 2004; Vitousek et al. 1997) y en los regímenes de disturbios (Bakker et al. 2006; Lunt et al. 2007). Así también, los pastizales están experimentando una creciente invasión de especies exóticas (D'Antonio y Vitousek, 1992; Mack 1989; Seabloom et al. 2003) que reducen la diversidad de la comunidad (Levine et al. 2003), incrementan la disponibilidad propágulos de especies invasoras en el paisaje y empobrecen el banco de semillas del suelo (Gioria y Pyšek 2015). Debido al uso ganadero y a la introducción de especies forrajeras (Bazzigalupi y Bertín 2014) y a que conservan gran proporción de especies nativas (Perelman et al. 2007), los pastizales semi-naturales de la región Pampeana ofrecen una oportunidad para estudiar los impactos y los mecanismos asociados a estos cambios (capítulo 1).

En esta tesis se ha hecho un profundo análisis de los patrones y las vías de acción por las cuales los nutrientes y los disturbios al canopeo afectan el mantenimiento de la diversidad, así como también de los mecanismos que permiten recuperar la diversidad vegetal en una comunidad invadida. Se encontró que la adición de nutrientes genera un impacto negativo en la diversidad de las comunidades vegetales, tanto en la diversidad *alfa* (local) como en la *beta* (espacial), pero con un efecto diferencial según el disturbio al que esté sometido el sistema (capítulo 2). Además, la importancia relativa de la competencia por los recursos aéreos (luz) y subterráneos (nutrientes), que conduce a la pérdida de especies, puede cambiar bajo disturbios mecánicos en comunidades muy dominadas (capítulo 3). Por último, se encontró que, en comunidades invadidas, los

disturbios mecánicos pueden favorecer diferencialmente a las especies nativas según su superposición fenológica con las especies invasoras (capitulo 4).

5.2. Aportes novedosos al conocimiento de la estructura de las comunidades vegetales

5.2.1 Cambios en la estructura de las comunidades vegetales por la adición de nutrientes bajo condiciones contrastantes de disturbios

El efecto negativo de la adición de nutrientes sobre la diversidad vegetal ha sido ampliamente documentado (Clark y Tilman 2008; Stevens et al. 2004; Suding et al. 2005). Sin embargo, no estaba del todo esclarecido cómo la interacción con diferentes tipos de disturbios modula ese efecto. Aquí se encontró que la disminución en la riqueza debida al aumento de los nutrientes varió con el tipo de disturbio y estuvo asociado a los cambios en las especies dominantes en el sistema (capítulo 2). En las parcelas bajo exclusión a herbivoría doméstica no hubo un efecto pronunciado de la adición de nutrientes, explicado principalmente por la alta dominancia y la falta de disponibilidad de luz dada por la acumulación de biomasa (Cuadro B3; Fig. 5.1; Borer et al. 2014; Lunt et al. 2007). En cambio, bajo cortes mecánicos, en sitios excluidos al pastoreo doméstico, se observó el patrón de disminución de la riqueza y diversidad reportado en estudios previos (Suding et al. 2005; Yang et al. 2005; Clark 2008). Bajo este contexto, la cobertura de dominantes se incrementó con el agregado de nutrientes y disminuyeron las especies raras (capítulo 2, Fig. 2.6; capítulo 3; Molina et al. 2021), lo que condujo a una disminución de la riqueza (Fig. 5.1). Esto sugirió que, en condiciones de fuerte dominancia, la pérdida de especies se explica por la competencia por luz, mientras que, en comunidades más equitativas, bajo cortes mecánicos, se explica por la competencia por nutrientes (capítulo 3). Asimismo, sitios con pastoreo doméstico, donde la dominancia es aún más baja (Fig. 2.4) y la riqueza total es mayor en comparación a las clausuras (cortadas o intactas), la riqueza

disminuyó levemente con el aumento de nutrientes sin cambios en la cobertura de dominantes (capítulo 2, Fig. 2. 2., 2.5; 2.6; Fig. 5.1).

Los resultados encontrados apoyan la hipótesis 1 en la que se postuló que *el enriquecimiento con nutrientes reduce la diversidad alfa y beta debido al aumento de unas pocas especies dominantes en todos los parches y a la extinción local de especies raras, sin embargo, este efecto puede ser contrarrestado en la medida que el disturbio al canopeo disminuye la abundancia de las dominantes*. Esto se debe a que se encontró que los disturbios que afectan diferencialmente a las especies dominantes, favorecidas por los nutrientes, podrían contrarrestar el efecto negativo de la fertilización sobre la diversidad (Hillebrand et al. 2008; Tälle et al. 2016). Los herbívoros domésticos eligen a los parches fertilizados, debido a un incremento en la calidad nutricional de las plantas (Campana y Yahdjian 2021; Tälle et al. 2016), y si consumen preferencialmente a las especies dominantes (Bakker et al. 2006; Lezama et al. 2014), lo cual podría conducir a un incremento en la equitatividad (Hillebrand et al. 2007). Esto permite una compensación de efectos negativos, donde el mayor consumo en sitios fertilizados podría revertir parcialmente la disminución en la riqueza (capítulo 2, Fig. 2.2d; Borer et al. 2014; Hillebrand et al. 2007) y la equitatividad (capitulo 2, Fig. 2.6b; Fig. 2.7a) generado por el aumento de los nutrientes. En cambio, en clausuras dominadas por pocas especies, los cortes mecánicos no selectivos favorecen el incremento de la riqueza de especies (capítulo 2, Fig. 2.2d; capítulo 3, Fig. 3.1), pero la fertilización promueve la pérdida de especies raras, de riqueza y equitatividad (capítulo 2, Fig.2.6b; capítulo 3, Fig. 3.2; Fig. 5.1). Esto indica que el efecto positivo de los disturbios mecánicos no selectivos al canopeo, contrariamente a lo encontrado en estudios previos (Yang et al. 2019), no permiten contrarrestar el efecto negativo de la fertilización.

Otro de los resultados novedosos encontrado en esta tesis es que el aumento de los nutrientes disminuye el reordenamiento temporal de especies (*Mean Rank Shift*, MRS, Fig. 5.1). El modelo de respuesta jerárquica ("*the hierarchical-response framework*", Smith et al. 2009) postula que algunas especies se ven favorecidas a expensas de otras con el agregado de nutrientes, lo que genera un reordenamiento temporal de especies. Sin embargo, bajo exclusión a herbivoría e incluso bajo cortes mecánicos, el reordenamiento disminuyó con los nutrientes (Fig. 2.5). Valores bajos de reordenamiento de especies indican que, año a año, pocas especies son capaces de cambiar su posición dentro del rango de cobertura/abundancia (Collins et al. 2008; Magurran y Henderson 2010; Smith et al. 2009). Una posible explicación a estos patrones de disminución del reordenamiento temporal con los nutrientes estaría relacionada con la presencia de una especie exótica invasora (ej. festuca, *Schedonorus arundinaceus*, Cuadro 2.2) que es muy hábil capturando los recursos disponibles del suelo (Tognetti et al. en preparación) y que aumenta su cobertura año a año (Graff et al. en preparación; Fig. 2.2). Por lo tanto, al mantenerse festuca en posiciones altas del rango dentro de las curvas de dominancia y aumentar en el tiempo, no hay oportunidad de nicho para que otras especies cambien su posición jerárquica en la comunidad. Esto podría indicar la existencia de efectos de prioridad en el uso de los recursos (Fukami 2015) que podrían modular el reordenamiento. Estos resultados proponen que la alta dominancia del sistema, a pesar de los cortes mecánicos, impide el reordenamiento y promueve la dominancia de pocas especies, un aspecto no contemplado hasta el momento en el modelo "*the hierarchical-response framework*" (Smith et al. 2009).

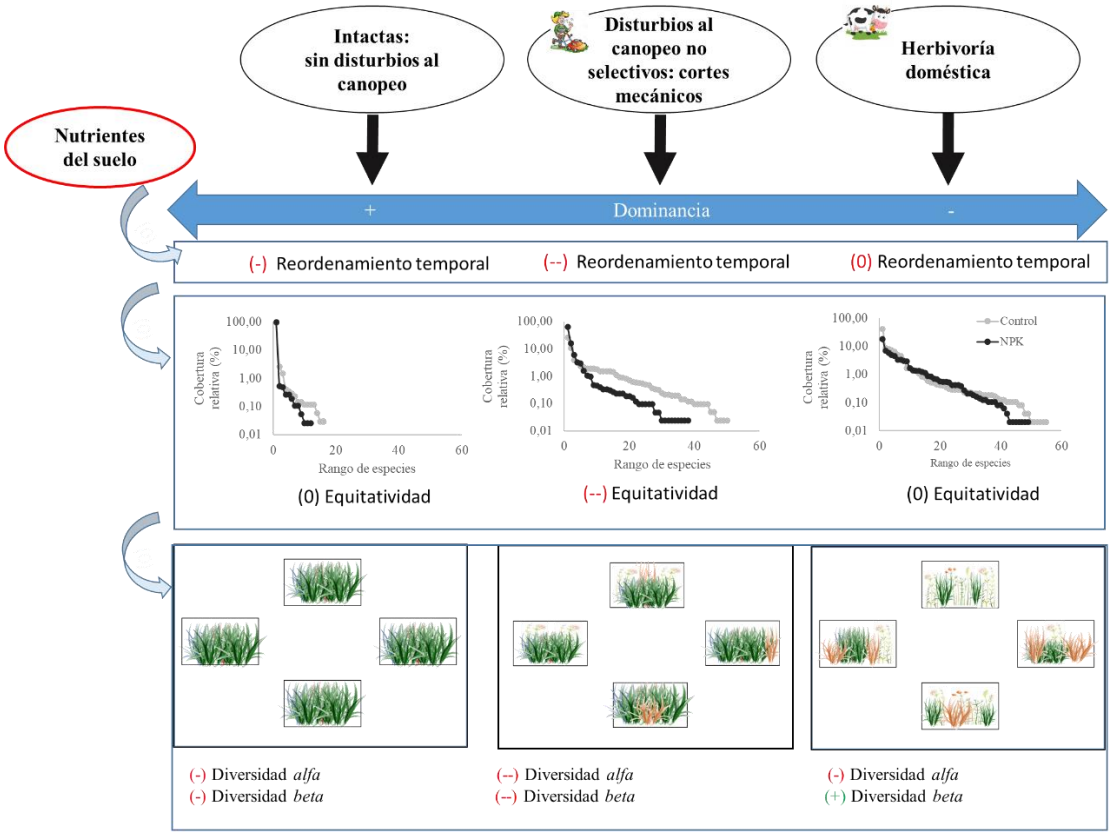

Figura 5.1: Patrones de respuesta al enriquecimiento de nutrientes bajo condiciones contrastantes de disturbios. El aumento de los nutrientes del suelo genera un reordenamiento temporal de la comunidad que varía según el tipo de disturbio y la dominancia del sistema. Esto da como resultado final cambios en la equitatividad de las comunidades vegetales. A su vez, el enriquecimiento con nutrientes genera cambios en la riqueza a escala local (*alfa*) como la heterogeneidad espacial (*beta*) con un efecto diferencial según el tipo de disturbio. Un número diferente de símbolos significa mayor o menor impacto sobre cada atributo de la comunidad.

5.2.2 Escalas de estudio de la diversidad

Comprender los determinantes de la diversidad de una comunidad es una pregunta central en Ecología pero que puede variar según la escala de observación (Crawley et al. 2005; Loreau 2000). En este sentido, el impacto de los nutrientes del suelo puede afectar tanto la diversidad a escala local (ej. *alfa*) como la heterogeneidad espacial (ej. *beta*), y es este último es un aspecto de las comunidades vegetales mucho menos estudiado (Houseman et al. 2008; Koerner et al. 2016). Aquí, se encontró que en parcelas clausuradas (excluidas al pastoreo vacuno) la fertilización homogeneiza la composición florística de la comunidad entre parches (es decir, disminuye la diversidad *beta*, Fig.

2.7a), probablemente debido a que la falta de disturbios favoreció procesos determinísticos de exclusión competitiva y alta dominancia de las mismas especies de pastos en todos los parches (Fig. 2.3a, Cuadro 2.2). Por su parte, bajo cortes mecánicos en clausuras y con el paso del tiempo, la diversidad *beta* también se redujo por los nutrientes (Fig. 3.2c). Aunque en estas clausuras dominadas por festuca, los cortes al canopeo interrumpieron los procesos de exclusión competitiva (Hautier et al. 2018; Huston 1999; Shmida y Wilson 1985) y promovieron inicialmente la divergencia entre parches (Fig. 3.2c; Houseman et al. 2008), los nutrientes condujeron, con el paso del tiempo, a comunidades dominadas por las mismas pocas especies en cada parche (Fig. 3.2c, ver Chase 2010). Finalmente, el pastoreo doméstico promovió la heterogeneidad de la comunidad cuando los nutrientes fueron agregados al suelo (Fig. 2.7c). Este patrón de aumento en la diversidad *beta* probablemente haya estado asociado a la disimilitud de las especies dominantes entre parches (Fig. 2.9a) dada por la respuesta diferencial de las especies a una mayor selección y consumo de los animales en parches con mayor calidad nutricional (Bakker et al. 2006; Campana y Yahdjian 2021). Además, en estos parches más frecuentados por los animales, podría aumentar la dispersión de semillas por endozoocoria (Rook et al. 2004) y promover procesos estocásticos (Chase 2007, 2010). Los resultados aquí discutidos aportan nuevas evidencias al impacto de los nutrientes en la diversidad *beta* (Eskelinen y Harrison 2015; Houseman et al. 2008; Koerner et al. 2016). Si bien se conocía que el efecto de los nutrientes podría depender de la productividad del sistema (Houseman et al. 2008) esta tesis demuestra que además depende del tipo de disturbio al que está sometida la comunidad y de su dominancia (Fig. 5.1).

5.2.3 Mecanismos asociados a la pérdida de especies por la adición de nutrientes

Si bien el patrón de disminución de especies con el aumento de los nutrientes del suelo ha sido ampliamente reportado (Borer et al. 2014; Crawley et al. 2005), los mecanismos potencialmente responsables de este patrón continúan actualmente en debate (DeMalach y Kadmon 2017; Harpole et al. 2016). La pérdida de diversidad por aumento en la disponibilidad de nutrientes ha sido asociada a aumentos en la biomasa aérea de algunas pocas especies (Gough et al. 2000; Grace et al. 2016; Suding et al. 2005) lo que conduce a menor disponibilidad de luz -"*teoría de competencia asimétrica*"- (Borer, et al. 2014; DeMalach et al. 2017; Hautier et al. 2009). Además, un número cada vez menor de factores limitantes (ej. nutrientes del suelo) genera la "*destrucción de nichos*" y, en consecuencia, la pérdida de especies (Harpole et al. 2016; Harpole y Suding 2011; Harpole y Tilman 2007). En esta tesis se encontró que la disminución de la limitación de los recursos del suelo, al agregar un número creciente de nutrientes al sistema, produjo una fuerte pérdida de diversidad *alfa* y *beta*. Los resultados aquí encontraron apoyan la hipótesis 2.1 que postuló que *la diversidad alfa y la diversidad beta disminuyen debido al incremento en la dominancia con la adición de un número creciente de nutrientes del suelo* y esto sucedió incluso cuando la disponibilidad luz dejó de ser un factor limitante debido a los cortes del canopeo. Por lo tanto, el efecto negativo de los nutrientes sobre la diversidad persiste independientemente de la competencia por luz (capítulo 3, Fig. 3.3). En cambio, en aquellas situaciones donde la luz es altamente limitante (sitios excluidos a disturbios y dominados por pocas especies), el efecto de los nutrientes fue menor (capítulo 3, Fig. 3.3). Estos resultados indican que en las comunidades vegetales con alta dominancia, existe una mayor competencia asimétrica por la luz (Farrer y Suding 2016), que permite el declive general de las especies. Sin embargo, cuando la luz está disponible,

la disminución de las diferencias de nicho entre especies sería responsable de la pérdida de especies raras (capítulo 3).

El efecto de la adición de nutrientes sobre la diversidad y la pérdida de especies depende de la jerarquía de dominancia y entonces de la abundancia inicial de las especies (Avolio et al. 2014). La adición de nutrientes puede reducir la diversidad de plantas al favorecer a las especies competitivamente dominantes (Stevens et al. 2004) y la pérdida de especies raras (Suding et al. 2005; Yang et al. 2015). Por el contrario, la ventaja competitiva de las especies dominantes sobre las subordinadas podría desaparecer con disturbios al canopeo (Chesson 2000; Mortensen et al. 2018), pero esto sólo fue observado en los sitios bajo pastoreo doméstico, asociado probablemente a un consumo diferencial de las especies dominantes (Fig. 2.3; Hillebrand et al. 2007). Por su parte, en comunidades excluidas al pastoreo doméstico y bajo cortes mecánicos aumentó la probabilidad de que las especies raras se pierdan con la adición de nutrientes (Fig. 3.3; Clark y Tilman 2008) principalmente porque los nutrientes fortalecen la jerarquía competitiva de las especies dominantes (Farrer y Suding 2016; Suding et al. 2005, capítulo 2c). En concordancia con esto, aquí se encontró que a medida que aumenta el número de nutrientes agregados, la pérdida de especies raras y subordinadas fue más alta que la de las dominantes (Fig. 3.3). Aunque los cortes al canopeo promovieron el establecimiento de especies (Fig.3.2a y 3.3), no pudieron revertir completamente la pérdida de riqueza (Fig.3.2a). Esto contradice lo propuesto por la hipótesis 2.2 donde se propuso que *cortes frecuentes al canopeo, al reducir la dominancia, permiten que especies raras/subordinadas se establezcan en pastizales donde se ha enriquecido con un número creciente de nutrientes y entonces aumentan la diversidad alfa y beta*. Los resultados entonces aquí encontrados refuerzan la idea de que la pérdida de especies está asociada a una disminución de las especies raras y un aumento en las especies dominantes (Clark y Tilman 2008; Suding et al. 2005), pero

también demuestran que no todos los disturbios pueden revertir esta pérdida (Fig. 5.2, capítulo 2 y 3).

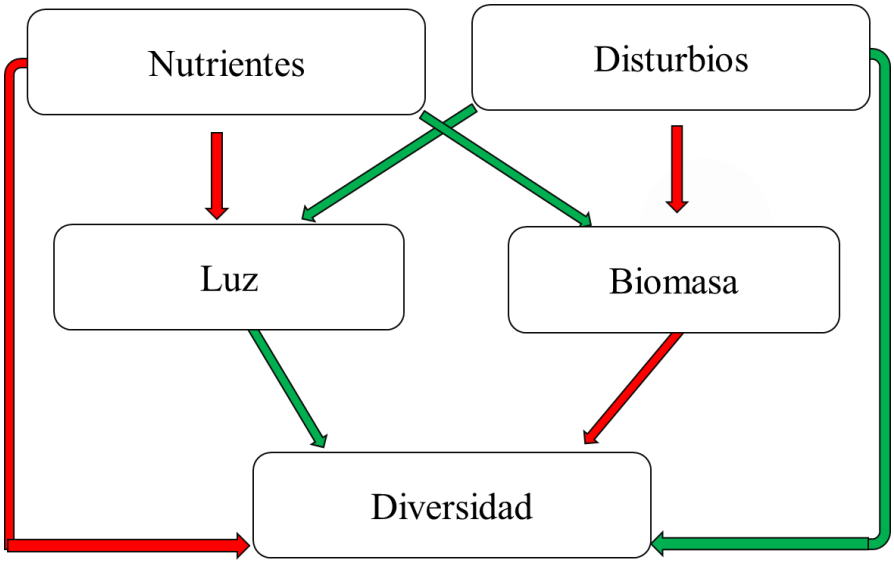

Figura 5.2: Mecanismos asociados a la respuesta al enriquecimiento con nutrientes y disturbios en comunidades vegetales. El agregado de nutrientes aumenta la biomasa vegetal y disminuye la disponibilidad de luz, lo que reduce la diversidad. A su vez, existe un efecto directo negativo de la adición de nutrientes tanto sobre la diversidad generado por la disminución en la dimensión del nicho. En contraste, disturbios al canopeo reducen la acumulación biomasa (que a su vez reduce la diversidad), aumentan la disponibilidad de luz en los estratos más bajos del canopeo y generan entonces un aumento en la diversidad. Los disturbios también provocan un efecto positivo tanto a escala local como espacial independientemente del efecto sobre la biomasa. Esto último se debe a cambios en la estructura del canopeo por los rasgos de las especies o por cambios en otras condiciones abióticas además de la luz. Líneas rojas indican efectos negativos mientras que las verdes indican efectos positivos.

5.2.4 Mecanismos asociados a la recuperación y mantenimiento de la diversidad en pastizales templados invadidos

La conservación de la diversidad en pastizales está siendo amenazada por a la invasión de especies exóticas, por lo que la ecología de comunidades se ha focalizado en comprender los mecanismos mediante los cuales es posible restaurar estas comunidades (Temperton y Hobbs 2004). Estudios previos demostraron que la diversidad en los sitios invadidos se ve limitada tanto por la disponibilidad propágulos como por micrositios (Foster y Tilman 2003; Seabloom et al. 2003; Stein et al. 2008). Aquí, se demostró que los disturbios al canopeo que generan micrositios pueden favorecer a las especies nativas de acuerdo al grado de superposición fenológica con la especie invasora (capítulo 4, Fig.

4.2). Los pastos nativos de verano, con menor superposición fenológica con la especie invasora invernal aumentaron en su abundancia y riqueza con cortes mecánicos al canopeo (capítulo 4, Fig. 4.4d). Paralelamente, disturbios centrados sobre la especie invasora invernal y la siembra de pastos nativos invernales promovieron la riqueza de este grupo a lo largo del tiempo (Fig. 4.3a). Esta evidencia apoya la hipótesis 3 en la que se planteó que *si los disturbios son selectivos, enfocados en la especie invasora (pasto exótico invernal), se genera mayor disponibilidad de micrositios y mejores condiciones micro-ambientales para el establecimiento de especies que coinciden fenológicamente con la especie disturbada, comparado con disturbios mecánicos no selectivos y esta liberación de micrositios son mayormente aprovechado por las especies disponibles a partir de semillas del banco del suelo o sembradas*. Sobre la base de estudios previos (Halassy et al. 2016; Hulvey y Aigner 2014), esta tesis contribuye al resaltar la importancia de las diferencias de nicho temporal entre nativas e invasoras para la recuperación de la diversidad.

En relación con los estados de restauración, esta tesis permitió identificar umbrales o barreras que limitan la recuperación de sistemas degradados por la invasión de especies exóticas (Suding y Hobbs 2009). Cuando el umbral abiótico (ej. disponibilidad de micrositios, regímenes de disturbios) se ha cruzado y la comunidad está dominada por pocas especies invasoras (Suding et al. 2004; Suding y Hobbs 2009), se requiere aplicar disturbios para conducir a un estado de la comunidad más diversa y menos degradada (Hobbs y Cramer 2008). En este caso, los disturbios fueron la principal barrera para la recuperación de la riqueza total cuando el banco de semillas de ciertos grupos florísticos no ha sido empobrecido (capítulo 4). Estos disturbios permitieron reestablecer una parte de la estructura de la comunidad (ej. riqueza total, riqueza y abundancia de pastos nativos invernales), pero no fueron suficientes para recuperar los

pastos invernales (capítulo 4). Esto último daría un indicio de que el umbral biótico relacionado con este grupo funcional también se ha cruzado con la invasión. En este caso, disturbios selectivos hacia la especie invasora sumado a la siembra de pastos nativos invernales permitirían cruzar los umbrales bióticos y abióticos respectivamente (Fig. 4.3) para establecer una comunidad más diversidad en términos de estructura y funcionamiento. Asimismo, los disturbios, no permiten la erradicación completa de la especie invasora (capitulo 4, Fig. 4.3), por lo que el estado de restauración de la comunidad implica la coexistencia de una especie invasora con las especies nativas recuperadas. Estos resultados suman evidencias a teorías de restauración ecológica en la que cruzar diversos umbrales permiten la recuperación de la diversidad total pero también generar nuevos estados deseables de la conservación que difieren en su composición con respecto a la inicial (ej. "*novel ecosystems*"; Hobbs et al. 2006).

5.3 Integración de mecanismos involucrados en el mantenimiento de la diversidad

Los resultados de esta tesis pueden enmarcarse en la teoría de ensamble de comunidades en el que se propone diferentes filtros por los que tienen que atravesar la comunidad para mantener la diversidad (Funk 2021; Funk et al. 2008; Temperton y Hobbs 2004). El primer filtro de dispersión plantea cuales son las especies disponibles para establecerse y está asociada al "*pool*" de especies, que también incluye al banco de semillas (Pearson et al. 2018; Funk et al. 2008; Temperton y Hobbs 2004). El segundo filtro describe las condiciones ambientales abióticas, como disponibilidad de luz, temperatura o niveles de nutrientes que restringen la posibilidad de las especies presentes para establecerse (Funk 2021; Funk et al. 2008). El tercer filtro está asociado a las interacciones bióticas, que determinan las especies que pueden coexistir (Funk 2021; Funk et al. 2008). Aquí se observó que, el aumento de los nutrientes del suelo impondría restricciones para superar tanto los filtros abióticos como bióticos (Funk 2021; Temperton

y Hobbs 2004) ya que debido a la destrucción de la dimensión de nichos aumenta la competencia e impiden el establecimiento de especies (Harpole et al. 2016; capítulo 2 y 3). Sin embargo, cuando los disturbios contrarrestan el efecto positivo de los nutrientes sobre las dominantes (Hillebrand et al. 2007, capítulo 2) e interrumpen procesos de exclusión competitiva al superar el filtro biótico y el ambiental por liberación de micrositios, nuevas especies pueden establecerse (Fig. 5.3). Aquí, se encontró que tanto cuando las comunidades son fertilizadas o cuando están dominadas el filtro abiótico, manipulado mediante disturbios, es el primero que debe atravesar la comunidad para aumentar la diversidad (Fig. 5.3). Además, cuando la comunidad está dominada por una especie con un crecimiento estacional determinado, superar el filtro abiótico y biótico, mediante disturbios que generen micrositios y reduzcan la competencia respectivamente, permitiría re-establecer especies con menor grado de superposición fenológica que la invasora (Fig. 5.3). Mientras tanto, disturbios selectivos hacia la especie invasora permitirían recuperar aquellas con mayor superposición temporal con la invasora. En síntesis, aquí se propone que incorporar disturbios selectivos que afecten a las especies competitivamente dominantes en el modelo de filtros mejoraría la comprensión de los mecanismos de mantenimiento de la diversidad (Fig. 5.3).

Además de tener que superar los filtros ambientales y bióticos, para que se reestablezcan especies es necesario que haya disponibilidad de propágulos en el banco de semillas o que sean agregados a través de la siembra (Fig. 5.3). Una de las mayores limitantes para la restauración en pastizales está asociada a la disponibilidad de propágulos en el paisaje (Kiss et al. 2018; Török et al. 2018, 2021). Se observó que en sitios invadidos con un banco rico en semillas o desde dispersión de una matriz de pastizal rica en propágulos, superar el filtro abiótico fue suficiente para restablecerse una parte de la comunidad dado que no había una limitación del filtro biótico (Fig. 5.3). Incluso, en

sitios pastoreados donde se agregan nutrientes e intensifica la competencia, las especies pueden reestablecerse debido probablemente a un banco de suelo rico en propágulos (capítulo 4, Cuadro 4.5). Sin embargo, cuando se cruza el umbral biótico de pérdida de especies (Suding y Hobbs 2009), los disturbios al canopeo no son suficientes para re-ensamblar las comunidades nativas y se requieren entradas externas a través de la siembra. Esto resalta la importancia, en pastizales donde coexisten tanto especies invernales como estivales como los pastizales templados, de considerar la disponibilidad de propágulos durante toda temporada de crecimiento (Fig. 5.3). Estos resultados adhieren con recientes propuestas las cuales indican que el resultado competitivo y la coexistencia entre especies depende de las interacciones entre filtros (Funk 2021). Además, suma nuevos aspectos al modelo de ensamble de comunidades en donde la manipulación del filtro biótico implica disturbar o remover las invasoras para liberar su nicho temporal de uso de los recursos (Fig. 5.3).

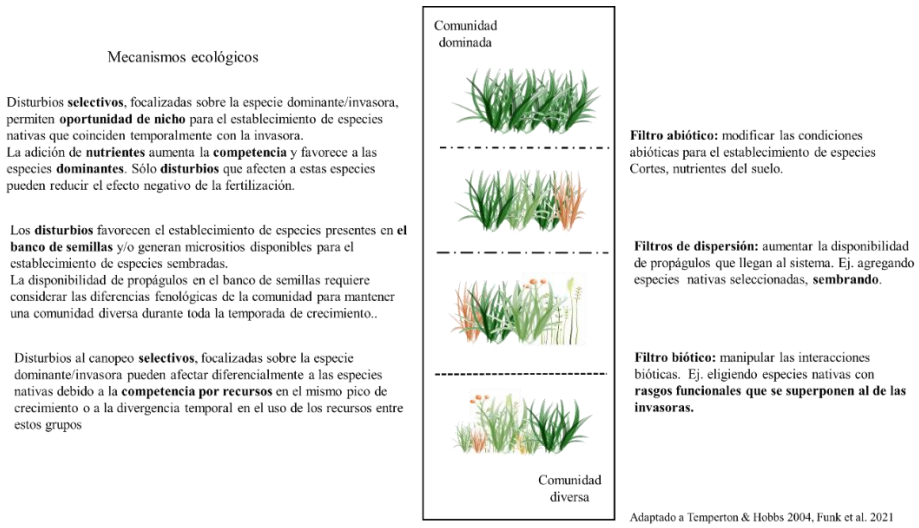

Figura 5.3: Modelo de filtros adaptado a Temperton y Hobss (2004) para mantener la diversidad en pastizales templados dominados. En primer lugar, el filtro abiótico considera el mejoramiento de las condiciones ambientales que favorecen el establecimiento de especies (por ejemplo, disponibilidad de luz). En segundo lugar, manipular el filtro de dispersión sembrando especies nativas o activación del banco de semillas. Por último, el filtro biótico considera las diferencias en fenología entre especies nativas y exóticas.

5.4 Implicancias para la conservación y mantenimiento de la diversidad en pastizales templados

Los resultados de esta tesis permitieron avanzar en el conocimiento actual sobre ecología de comunidades como también con implicancias para el manejo de pastizales Estos resultaos coinciden, en parte, con previos trabajos a nivel global que indican que la fertilización disminuye la diversidad vegetal (Clark y Tilman 2008; Stevens et al. 2004; Suding et al. 2005). Si bien en las áreas pastoreadas la magnitud de este efecto fue menor, se encontró en promedio una reducción en la diversidad a escala local en el tiempo. Los nutrientes incrementaron la disimilitud entre comunidades, lo que podría estar atribuido a mayor selección de parches relacionado con una mayor presión de consumo (Campana y Yahdjian 2021). En pastizales productivos con baja historia evolutiva de pastoreo doméstico (Cingolani et al. 2005; Rusch et al. 1997), esto podría redundar en mayor sobrepastoreo en áreas fértiles con deterioro en la estructura del canopeo. Además, el sobrepastoreo intensivo prolongado en el tiempo podría culminar en una pérdida de diversidad y favorecer dicotiledóneas exóticas (Chaneton et al. 2002), poco palatables, lo que reduciría la calidad forrajera del pastizal. Por lo tanto, la fertilización en el largo plazo generaría un estado de degradación que no favorecería objetivos de conservación ni de producción de pastizales.

Además, los resultados aquí encontrados resaltan la importancia de considerar las diferencias fenológicas entre especies nativas y exóticas invasoras para recuperar pastizales templados a nivel global. Aquí, se encontró que, disturbios selectivos y la siembra de pastos invernales parecerían ser las mejores estrategias para la restauración de pastos nativos invernales que se perdieron en el sistema y por lo tanto poder mantener la diversidad nativa durante toda la estación de crecimiento (capítulo 4). Sin embargo, dado que cortes selectivos manuales no serían un manejo viable a largo plazo, sería adecuado evaluar otros tipos de disturbios selectivos (ej. herbicidas, Adkins y Barnes 2013; Coon

et al. 2021). Además, la herbivoría doméstica no podría ser un manejo viable para poblaciones de festuca con alto nivel de infección del hongo endófito *Epichloë coenophiala* ya que le confiere toxicidad para ganado (Petigrosso et al. 2019; Gundel et al. 2009). Asimismo, este manejo requeriría de la siembra continua de semillas de pastos nativos invernales lo que necesitaría producción *ex situ* de estas especies para evitar mermar las pocas poblaciones silvestres del paisaje pampeano (Pedrini et al. 2020). De este modo, si bien estos resultados aportan un nuevo panorama para el mantenimiento de la diversidad en sistemas invadidos por una especie invernal, se requerían nuevos estudios que evalúen la efectividad de disturbios combinados (ver Nagy et al. 2020). Cortes mecánicos o herbicidas que reduzcan la biomasa de festuca y su toxicidad hacia el ganado sumado a la ganadería como disturbio selectivo a largo plazo podría ser una estrategia a evaluar en el futuro para poder mantener la diversidad de los pastizales invadidos.

Esta tesis también permite profundizar en el conocimiento ecológico de los pastizales de la Depresión del Salado. En primer lugar, soportando las evidencias previas que indican que la exclusión a la herbivoría doméstica reduce la diversidad, pero aumenta la dominancia de especies (Chaneton et al. 2002). Sin embargo, mientras históricamente la clausura promovió a las nativas (Sala et al. 1986; Chaneton et al. 2002), en la actualidad incrementa la dominancia de una exótica forrajera (festuca). Esto sugiere que un cambio en la composición de especies en la flora regional modifica el efecto que tiene una acción de manejo (Suding et al. 2004). Además, se encontró que la fertilización podría promover estas especies exóticas invasoras presentes en el paisaje (ej. festuca). Si bien previos estudios encontraron que en los pastizales de la Depresión del Salado la fertilización aumentaría la biomasa de algunas especies nativas (Ginzo 1983), en la actualidad y especialmente bajo clausuras, la fertilización favorece a festuca. Aunque en los sitios pastoreados la cobertura de festuca es muy baja (~5%), si se aplicara fertilización y se

dejaran descansos al pastoreo prolongados podrían favorecerse su expansión. Esto tiene peculiar importancia debido a que festuca es una especie muy utilizada en campos ganaderos (Scheneiter et al. 2016). Incluso existen experiencias de manejo donde la fertilización aumenta su productividad (Bazzigalupi y Bertín 2014) y podría entonces competir mejor con las especies residentes en la comunidad. En síntesis, los resultados presentados aquí ponen hincapié en considerar los efectos negativos sobre la conservación de pastizales que puede ocasionar la fertilización y la exclusión a la herbivoría doméstica en un escenario donde existen pastos forrajeros en el pool regional de especies.

5.5 Perspectivas futuras

Uno de los resultados más sobresalientes de esta tesis es que el efecto de la fertilización difiere entre tipos de disturbios, pero faltan dilucidar algunos posibles mecanismos subyacentes. Una posible hipótesis alterativa propuesta es que la diferencia en la selectividad podría generan un efecto diferencial de los disturbios (Cap. 2). El pastoreo vacuno elegiría los parches fertilizados y compensaría el efecto de la pérdida de especies. Experimentos con clausuras temporales o comunidades ensambladas con diferentes composiciones iniciales de especies ayudarían a determinar cuáles son las especies que se ven beneficiadas con la adición de nutrientes. Esto permitiría evaluar si aquellas especies que consume el ganado son las favorecidas por los nutrientes y entonces esclarecer si la selectividad es lo que determina un efecto de compensación de efectos.

Además, aquí se propone que el efecto diferencial de la adición de nutrientes está relacionado con la dominancia inicial del sistema. El tratamiento de cortes mecánicos se inició cuando el pastizal ya estaba muy dominado por festuca por lo que no fue posible contrarrestar el efecto negativo de la adición de nutrientes y fue donde mayor diferencia entre parcelas control y fertilizadas se encontraron. Una alternativa para esclarecer los

mecanismos operantes implicaría un experimento de fertilización pero que parta de comunidades con similar dominancia inicial y se generen distintos tipos de disturbios.

Finalmente, esta tesis encontró también que incorporar información fenológica al modelo de filtros para el ensamble de comunidades permitiría mejorar las predicciones acerca de la restauración de la diversidad vegetal. Los disturbios al canopeo permiten recuperar a las especies que no se superponen con la especie invasora invernal (pastos de verano) particularmente porque se libera la competencia. Para recuperar a las especies que se superponen fenológicamente con la invasora (pastos nativos de invierno) se requieren disturbios selectivos sumado a la adición de semillas. Si bien, esto permite entender la importancia de considerar la fenología entre nativas e invasoras, faltaría dilucidar si la falta de recuperación de especies invernales es netamente una consecuencia de la superposición fenológica o de que el banco de semillas estaba empobrecido con este grupo. En este sentido, futuros experimentos en condiciones controladas con disponibilidad de semillas de ambos grupos (verano e invierno) en mesocosmos y que manipulen los disturbios podrían potencialmente dilucidar estos mecanismos. Si bien no es claro el origen de la falta de propágulos, este capítulo demuestra que existe una limitación según grupos fenológicos concordantes con la invasora invernal para sostener la diversidad en pastizales templados.

5.6 Conclusiones finales

En conjunto, los resultados de esta tesis aportan evidencias sobre: (1) la importancia de distintos tipos de disturbios que modulan comunidades vegetales enriquecidas con nutrientes; (2) el rol de las jerarquías competitivas y el reordenamiento temporal de especies en los cambios en la diversidad con la adición de nutrientes; (3) los mecanismos (luz y dimensión de nicho) que median la pérdida de especies en pastizales con la adición de nutrientes, (4) la importancia de la fenología de las especies nativas y exóticas invasoras y los disturbios selectivos para restaurar comunidades invadidas. Estos resultados tienen implicancias teóricas y prácticas respectivamente para la ecología de comunidades y la restauración de especies en pastizales.

6. Bibliografía:

Adkins, J. K., & Barnes, T. G. (2013). Herbicide treatment and timing for controlling kentucky bluegrass (Poa pratensis) and tall fescue (Festuca arundinacea) in cool season grasslands of central Kentucky, USA. *Natural Areas Journal*, *33*(1). doi: 10.3375/043.033.0104

Adler, P., Raff, D., & Lauenroth, W. (2001). The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*, Vol. 128, pp. 465–479. doi: 10.1007/s004420100737

Agnusdei, MG; Colabelli, MR; Fernandez, R. (2001). Crecimiento estacional de forraje de pasturas y pastizales naturales para el sudeste bonaerense. *Boletin Tecnico*, Vol. 152, pp. 1–47.

Anderson, L. B. (1982). 'Grasslands roa' tall fescue (festuca arundinacea schreb.). *New Zealand Journal of Experimental Agriculture*. doi: 10.1080/03015521.1982.10427881

Anderson, M. J., Ellingsen, K. E., & McArdle, B. H. (2006). Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology letters*, *9*(6), 683-693.

Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., … Swenson, N. G. (2011). Navigating the multiple meanings of ?? diversity: A roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, *14*(1), 19–28. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x

Avolio, M. L., Carroll, I. T., Collins, S. L., Houseman, G. R., Hallett, L. M., Isbell, F., … Wilcox, K. R. (2019). A comprehensive approach to analyzing community dynamics using rank abundance curves. *Ecosphere*. doi: 10.1002/ecs2.2881

Avolio, M. L., Forrestel, E. J., Chang, C. C., La Pierre, K. J., Burghardt, K. T., & Smith, M. D. (2019). Demystifying dominant species. *New Phytologist*, Vol. 223. doi: 10.1111/nph.15789

Avolio, M. L., Koerner, S. E., La Pierre, K. J., Wilcox, K. R., Wilson, G. W. T., Smith, M. D., & Collins, S. L. (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*(6), 1649–1660. doi: 10.1111/1365-2745.12312

Avolio, M. L., La Pierre, K. J., Houseman, G. R., Koerner, S. E., Grman, E., Isbell, F., … Wilcox, K. R. (2015). A framework for quantifying the magnitude and variability of community responses to global change drivers. *Ecosphere*, *6*(12). doi: 10.1890/ES15-00317.1

Avolio, M. L., Pierre, K. J. La, Houseman, G. R., Koerner, S. E., Grman, E., Isbell, F., … Wilcox, K. R. (2015). A framework for quantifying the magnitude and variability of community responses to global change drivers. *Ecosphere*. doi: 10.1890/ES15-00317.1

Bailey, D. W., & Provenza, F. D. (2008). Mechanisms Determining Large-Herbivore Distribution. In *Resource Ecology* (pp. 7–28). doi: 10.1007/978-1-4020-6850-8_2

Bakker, E. S., Ritchie, M. E., Olff, H., Milchunas, D. G., & Knops, J. M. H. (2006). Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters*, *9*(7), 780–788. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00925.x

Bakker, J. P., & Berendse, F. (1999). Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 14, pp. 63–68. doi: 10.1016/S0169-5347(98)01544-4

Baldi, G., & Paruelo, J. M. (2008). Land-use and land cover dynamics in South American Temperate grasslands. *Ecology and Society*. doi: 10.5751/ES-02481-

130206
Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-7, http://CRAN.R-project.org/package=lme4. *R Package Version*.
Bazzigalupi, O., & Bertín, O. D. (2014). Fertilización nitrogenada en Festuca arundinacea Schreb. para producción de semilla con riego en el norte de Buenos Aires, Argentina. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, *40*(3).
Bengtsson, J., Bullock, J. M., Egoh, B., Everson, C., Everson, T., O'Connor, T., … Lindborg, R. (2019). Grasslands—more important for ecosystem services than you might think. *Ecosphere*, *10*(2). doi: 10.1002/ecs2.2582
Bennett, J., Smart, A., & Perkins, L. (2019). Using phenological niche separation to improve management in a Northern Glaciated Plains grassland. *Restoration Ecology*. doi: 10.1111/rec.12932
Bilenca, D., y Miñarro, F. (2004). Conservation strategy for the natural grasslands of Argentina, Uruguay and southern Brazil. *Sustainable Development*.
Bobbink, R., During, H. J., Schreurs, J., Wille, J., & Zielman, R. (1987). Effects of selective clipping and mowing time on species diversity in chalk grassland. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, *22*(4), 363–376. doi: 10.1007/BF02853233
Booth, M. S., Caldwell, M. M., & Stark, J. M. (2003). Overlapping resource use in three Great Basin species: Implications for community invasibility and vegetation dynamics. *Journal of Ecology*, *91*(1). doi: 10.1046/j.1365-2745.2003.00739.x
Borer, E. T., Seabloom, E. W., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., Lind, E. M., … Yang, L. H. (2014). Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. *Nature*, *508*. doi: 10.1038/nature13144
Borer, E. T., Seabloom, E. W., Mitchell, C. E., & Cronin, J. P. (2014). Multiple nutrients and herbivores interact to govern diversity, productivity, composition, and infection in a successional grassland. *Oikos*. doi: 10.1111/j.1600-0706.2013.00680.x
Buisson, E., Alvarado, S. T., Le Stradic, S., & Morellato, L. P. C. (2017). Plant phenological research enhances ecological restoration. *Restoration Ecology*. doi: 10.1111/rec.12471
Burke M. J, and Grime J.P (1996). An experimental study of plant community invasibility. Ecology 77 (3): 776-790.
Campana, S. (2020). Interacción entre los recursos y el pastoreo como controles de la estructura y la dinámica de pastizales naturales [Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires].
Campana, S., & Yahdjian, L. (2021). Plant quality and primary productivity modulate plant biomass responses to the joint effects of grazing and fertilization in a mesic grassland. *Applied Vegetation Science*, *24*(2). doi: 10.1111/avsc.12588
Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., … Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, Vol. 486. doi: 10.1038/nature11148
Carro, M. E., Casal, A., Coria, D., Fernández, G. J., & Beade, M. S. (2019). Short-term plant community response to grassland management intended to improve forage quality for the endangered Pampas deer. *Journal for Nature Conservation*, *50*. doi: 10.1016/j.jnc.2019.125716
Ceballos, G., Davidson, A., List, R., Pacheco, J., Manzano-Fischer, P., Santos-Barrera, G., & Cruzado, J. (2010). Rapid decline of a grassland system and its ecological and conservation implications. *PLoS ONE*, *5*(1). doi: 10.1371/journal.pone.0008562

Chalcraft, D. R., Cox, S. B., Clark, C., Cleland, E. E., Suding, K. N., Weiher, E., & Pennington, D. (2008). Scale-dependent responses of plant biodiversity to nitrogen enrichment. *Ecology*. doi: 10.1890/07-0971.1

Chaneton, E. J., Perelman, S. B., & León, R. J. C. (2005). Floristic heterogeneity of flooding Pampa grasslands: a multi-scale analysis. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology*, *139*(3), 245–254. doi: 10.1080/11263500500340714

Chaneton, E J, & Facelli, J. M. (1991). Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetation*, *93*(2), 143–155. doi: 10.1007/bf00033208

Chaneton, Enrique J, Facelli, J. M., & Leon, J. C. (1988). Floristic changes induced by flooding on grazed and ungrazed lowland grasslands in Argentina. *Journal Of Range Management*, *41*(November), 495–499. doi: 10.2307/3899525

Chaneton, Enrique J, Perelman, S. B., Omacini, M., & León, R. J. . (2002). Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate grasslands. *Biological Invasions*, *4*, 7–24. doi: 10.1023/A:1020536728448

Chase, J. M. (2003). Community assembly: When should history matter? *Oecologia*. doi: 10.1007/s00442-003-1311-7

Chase, J. M. (2007). Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(44), 17430–17434. doi: 10.1073/pnas.0704350104

Chase, J. M. (2010). Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science (New York, N.Y.)*, *328*(5984), 1388–1391. doi: 10.1126/science.1187820

Chase, J. M., Leibold, M. A., Downing, A. L., & Shurin, J. B. (2000). THE EFFECTS OF PRODUCTIVITY, HERBIVORY, AND PLANT SPECIES TURNOVER IN GRASSLAND FOOD WEBS. *Ecology*, *81*(9), 2485–2497.

Chesson, P. (2000). Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343

Chesson, P., Gebauer, R. L. E., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M. S. K., … Weltzin, J. F. (2004). Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia*, Vol. 141. doi: 10.1007/s00442-004-1551-1

Cingolani, A. M., Noy-Meir, I., & Díaz, S. (2005). Grazing effects on rangeland diversity: A synthesis of contemporary models. *Ecological Applications*, *15*(2), 757–773. doi: 10.1890/03-5272

Clark, C. M., & Tilman, D. (2008). Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature*, *451*(7179), 712–715. doi: 10.1038/nature06503

Collantes, M. B., Stoffella, S. L., Ginzo, H. D., & Kade, M. (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, 103.

Collins, S. L. (2000). Disturbance Frequency and Community Stability in Native Tallgrass Prairie. *Source: The American Naturalist*, *155*(3), 311–325. doi: 10.1086/303326

Collins, S. L., Knapp, A. K., Briggs, J. M., Blair, J. M., & Steinauer, E. M. (1998). Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. *Science*. doi: 10.1126/science.280.5364.745

Collins, S. L., Suding, K. N., Cleland, E. E., Batty, M., Pennings, S. C., Gross, K. L., …

Clark, C. M. (2008). Rank clocks and plant community dynamics. *Ecology*, *89*(12). doi: 10.1890/07-1646.1

Comparatore, V. M., Martínez, M. M., Vassallo, A. I., Barg, M., & Isacch, J. P. (1996). Abundancia y relaciones con el hábitat de aves y mamíferos en pastizales de Paspalum quadrifarium (paja colorada) manejadqs con fuego (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Interciencia*.

Conradi, T., Temperton, V. M., & Kollmann, J. (2017). Resource availability determines the importance of niche-based versus stochastic community assembly in grasslands. *Oikos*, *126*(8). doi: 10.1111/oik.03969

Coon, J. J., Lyon, N. J., Raynor, E. J., Debinski, D. M., Miller, J. R., & Schacht, W. H. (2021). Using Adaptive Management to Restore Grasslands Invaded by Tall Fescue (Schedonorus arundinaceus). *Rangeland Ecology and Management*, *76*. doi: 10.1016/j.rama.2021.02.001

Crawley, A. M. J., Johnston, A. E., Silvertown, J., Dodd, M., Mazancourt, C. De, Heard, M. S., … Edwards, G. R. (2005). Determinants of Species Richness in the Parks Grass Experiment. *The American Naturalist*, *165*(2), 179–192.

D'Antonio, C. M., & Vitousek, P. M. (1992). Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *23*(1). doi: 10.1146/annurev.es.23.110192.000431

D'Antonio, C. M. y Hobbie, S. E. (2005). Plant species effects on ecosystems processes: insights from invasive species. In: D. F. Sax, J. J. Stachowicz y S. D. Gaines (eds), Species nvasions: Insights into ecology, evolution, and biogeography. Sunderland, MA, Sinauer Ass, pp 65-84.

Davis, M. A., Grime, J. P., & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invasibility. Journal of Ecology, 88(3), 528–534

Daubenmire, R. (1959). A Canopy-Coverage Method of Vegetational Anaysis. *Northwest Science*.

Dee, J. R., Thomas, S. M., Thompson, S. D., & Palmer, M. W. (2016). Long-term late season mowing maintains diversity in southern US tallgrass prairie invaded by Bothriochloa ischaemum. *Applied Vegetation Science*. doi: 10.1111/avsc.12227

DeMalach, N., & Kadmon, R. (2017). Light competition explains diversity decline better than niche dimensionality. *Functional Ecology*. doi: 10.1111/1365-2435.12841

Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F. S., & Tilman, D. (2006). Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology*, Vol. 4. doi: 10.1371/journal.pbio.0040277

Dickson, T. L., & Gross, K. L. (2013). Plant community responses to long-term fertilization: Changes in functional group abundance drive changes in species richness. *Oecologia*, *173*(4), 1513–1520. doi: 10.1007/s00442-013-2722-8

Driscoll, D. A., Catford, J. A., Barney, J. N., Hulme, P. E., Inderjit, Martin, T. G., ... & Visser, V. (2014). New pasture plants intensify invasive species risk. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(46), 16622-16627.

Eek, L., & Zobel, K. (2001). Structure and diversity of a species-rich grassland community, treated with additional illumination, fertilization and mowing. *Ecography*. doi: 10.1034/j.1600-0587.2001.240206.x

Eriksson, O., & Ehrlén, J. (1992). Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia*. doi: 10.1007/BF00317624

Eskelinen, A., & Harrison, S. (2015). Erosion of beta diversity under interacting global change impacts in a semi-arid grassland. *Journal of Ecology*. doi: 10.1111/1365-2745.12360

Fargione, J. E., & Tilman, D. (2005). Diversity decreases invasion via both sampling

and complementarity effects. *Ecology Letters*, *8*(6). doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00753.x

Farrer, E. C., & Suding, K. N. (2016). Teasing apart plant community responses to N enrichment: the roles of resource limitation, competition and soil microbes. *Ecology Letters*, Vol. 19, pp. 1287–1296. doi: 10.1111/ele.12665

Fay, P. A., Prober, S. M., Harpole, W. S., Knops, J. M. H., Bakker, J. D., Borer, E. T., … Yang, L. H. (2015). Grassland productivity limited by multiple nutrients. *Nature Plants*. doi: 10.1038/nplants.2015.80

Ferreras, A. E., Giorgis, M. A., Tecco, P. A., Cabido, M. R., & Funes, G. (2015). Impact of Ligustrum lucidum on the soil seed bank in invaded subtropical seasonally dry woodlands (Córdoba, Argentina). *Biological Invasions*. doi: 10.1007/s10530-015-0977-1

Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., … Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, Vol. 309. doi: 10.1126/science.1111772

Foster, B. L., & Dickson, T. L. (2004). Grassland diversity and productivity: The interplay of resource availability and propagule pools. *Ecology*. doi: 10.1890/03-3165

Foster, B. L., & Tilman, D. (2003). Seed limitation and the regulation of community structure in oak savanna grassland. *Journal of Ecology*. doi: 10.1046/j.1365-2745.2003.00830.x

Fourie, S. (2008). Composition of the soil seed bank in alien-invaded grassy fynbos: Potential for recovery after clearing. *South African Journal of Botany*. doi: 10.1016/j.sajb.2008.01.172

Fukami, T. (2015). Historical Contingency in Community Assembly: Integrating Niches, Species Pools, and Priority Effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *46*. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110411-160340

Funk, J. L. (2021). Revising the trait-based filtering framework to include interacting filters: Lessons from grassland restoration. *Journal of Ecology*. doi: 10.1111/1365-2745.13763

Funk, J. L., Cleland, E. E., Suding, K. N., & Zavaleta, E. S. (2008). Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology and Evolution*. doi: 10.1016/j.tree.2008.07.013

Gering, J. C., Crist, T. O., & Veech, J. A. (2003). Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity. Conservation biology, 17(2), 488-499.

García, F., Micucci, F., Rubio, G., Ruffo, M., & Daverede, I. (2002). Fertilización de forrajes en la región pampeana. Una revisión de los avances en el manejo de la fertilización de pasturas, pastizales y verdeos. Instituto de la Potasa y el Fósforo. INFOPOS-Cono Sur.

Gibson, D. (2009). Grasses & grassland ecology. *Annals of Botany*.

Ginzo, H. D., M. B. Collantes & O.H. Caso. 1982. Fertilization of a native grassland in the Depresión del Río Salado, Province of Buenos Aires: Herbage dry matter accumulation and botanical composition. Journal of Range Management 35: 35-39.

Ginzo, H. D., M. B. Collantes & O. H. Caso. 1986. Fertilization of a halophytic grassland in Argentina: Herbage dry matter , botanical composition, and mineral content. Turrialba 36: 453-459.

Gioria, M., Jarošík, V., & Pyšek, P. (2014). Impact of invasions by alien plants on soil seed bank communities: Emerging patterns. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. doi: 10.1016/j.ppees.2014.03.003

Gioria, M., Le Roux, J. J., Hirsch, H., Moravcová, L., & Pyšek, P. (2019). Characteristics of the soil seed bank of invasive and non-invasive plants in their native and alien distribution range. *Biological Invasions*. doi: 10.1007/s10530-019-01978-y

Gioria, M., & Pyšek, P. (2015). The Legacy of Plant Invasions: Changes in the Soil Seed Bank of Invaded Plant Communities. *BioScience*. doi: 10.1093/biosci/biv165

Godoy, O., & Levine, J. M. (2014). Phenology effects on invasion success: Insights from coupling field experiments to coexistence theory. *Ecology*, *95*(3), 726–736. doi: 10.1890/13-1157.1

Gossner, M. M., Lewinsohn, T. M., Kahl, T., Grassein, F., Boch, S., Prati, D., … Allan, E. (2016). Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. *Nature*. doi: 10.1038/nature20575

Gough, L., Osenberg, C. W., Gross, K. L., & Collins, S. L. (2000). Fertilization effects on species density and primary productivity in herbaceous plant communities. *Oikos*. doi: 10.1034/j.1600-0706.2000.890302.x

Grace, J. B. (2006). Structural equation modeling and natural systems. In *Structural Equation Modeling and Natural Systems*. doi: 10.1017/CBO9780511617799

Grace, J. B., Borer, E. T., Adler, P. B., Harpole, W. S., Hautier, Y., Hillebrand, H., … Smith, M. D. (2016). Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. *Nature*, *529*(7586), 390–393. doi: 10.1038/nature16524

Grime, J. P., 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. Willey, Chichester. 222 pp.

Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, Vol. 86. doi: 10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x

Gruner, D. S., Smith, J. E., Seabloom, E. W., Sandin, S. A., Ngai, J. T., Hillebrand, H., … Bolker, B. M. (2008). A cross-system synthesis of consumer and nutrient resource control on producer biomass. *Ecology Letters*. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01192.x

Gundel, P. E., Garibaldi, L. A., Tognetti, P. M., Aragón, R., Ghersa, C. M., & Omacini, M. (2009). Imperfect vertical transmission of the endophyte neotyphodium in exotic grasses in grasslands of the flooding pampa. *Microbial Ecology*, *57*(4). doi: 10.1007/s00248-008-9447-y

Habel, J. C., Dengler, J., Janišová, M., Török, P., Wellstein, C., & Wiezik, M. (2013). European grassland ecosystems: Threatened hotspots of biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, Vol. 22. doi: 10.1007/s10531-013-0537-x

Halassy, M., Singh, A. N., Szabó, R., Szili-Kovács, T., Szitár, K., & Török, K. (2016). The application of a filter-based assembly model to develop best practices for Pannonian sand grassland restoration. *Journal of Applied Ecology*. doi: 10.1111/1365-2664.12618

Hallett, L. M., Chapple, D. E., Bickart, N., Cherbowsky, A., Fernandez, L., Ho, C. H., … Suding, K. N. (2017). Trait complementarity enhances native plant restoration in an invaded urban landscape. *Ecological Restoration*. doi: 10.3368/er.35.2.148

Hallett, L. M., Jones, S. K., MacDonald, A. A. M., Jones, M. B., Flynn, D. F. B., Ripplinger, J., … Collins, S. L. (2016). codyn: An r package of community dynamics metrics. *Methods in Ecology and Evolution*, *7*(10). doi: 10.1111/2041-210X.12569

Harpole, W. S., & Suding, K. N. (2011). A test of the niche dimension hypothesis in an arid annual grassland. *Oecologia*. doi: 10.1007/s00442-010-1808-9

Harpole, W. S., Sullivan, L. L., Lind, E. M., Firn, J., Adler, P. B., Borer, E. T., … Wragg, P. D. (2016). Addition of multiple limiting resources reduces grassland diversity. *Nature*. doi: 10.1038/nature19324

Harpole, W. S., & Tilman, D. (2007). Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature*, *446*(7137), 791–793. doi: 10.1038/nature05684

Hautier, Y., Niklaus, P. a, & Hector, A. (2009). Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*, *324*(5927), 636–638. doi: 10.1126/science.1169640

Hautier, Y., Vojtech, E., & Hector, A. (2018). The importance of competition for light depends on productivity and disturbance. *Ecology and Evolution*. doi: 10.1002/ece3.4403

Hayes, G. F., & Holl, K. D. (2011). Manipulating disturbance regimes and seeding to restore mesic Mediterranean grasslands. *Applied Vegetation Science*, *14*(3). doi: 10.1111/j.1654-109X.2011.01127.x

Hillebrand, H., Gruner, D. S., Borer, E. T., Bracken, M. E. S., Cleland, E. E., Elser, J. J., … Smith, J. E. (2007). Consumer versus resource control of producer diversity depends on ecosystem type and producer community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(26), 10904–10909. doi: 10.1073/pnas.0701918104

Hillebrand, Helmut, Bennett, D. M., & Cadotte, M. W. (2008). Consequences of dominance: A review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology*. doi: 10.1890/07-1053.1

Hillebrand, Helmut, Gruner, D. S., Borer, E. T., Bracken, M. E. S., Cleland, E. E., Elser, J. J., … Smith, J. E. (2007). Consumer versus resource control of producer diversity depends on ecosystem type and producer community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. doi: 10.1073/pnas.0701918104

Hobbs, R. J., Arico, S., Aronson, J., Baron, J. S., Bridgewater, P., Cramer, V. A., … Zobel, M. (2006). Novel ecosystems: Theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography*. doi: 10.1111/j.1466-822X.2006.00212.x

Hobbs, R. J., & Cramer, V. A. (2008). Restoration Ecology: Interventionist Approaches for Restoring and Maintaining Ecosystem Function in the Face of Rapid Environmental Change. *Annual Review of Environment and Resources*, *33*. doi: 10.1146/annurev.environ.33.020107.113631

Hobbs, R. J., & Huenneke, L. F. (1992). Disturbance, Diversity, and Invasion: Implications for Conservation. *Conservation Biology*, Vol. 6, pp. 324–337. doi: 10.1046/j.1523-1739.1992.06030324.x

Hoekstra, J. M., Boucher, T. M., Ricketts, T. H., & Roberts, C. (2005). Confronting a biome crisis: Global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters*, *8*(1), 23–29. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00686.x

Hooper, D. U., Adair, E. C., Cardinale, B. J., Byrnes, J. E. K., Hungate, B. A., Matulich, K. L., … O ’connor, M. I. (2012). A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*. doi: 10.1038/nature11118

Hooper, D. U., & Dukes, J. S. (2010). Functional composition controls invasion success in a California serpentine grassland. *Journal of Ecology*, *98*(4), 764–777. doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01673.x

Houseman, G. R., Mittelbach, G. G., Reynolds, H. L., & Gross, K. L. (2008). Perturbations alter community convergence, divergence, and formation of multiple community states. *Ecology*. doi: 10.1890/07-1228.1

Hulvey, K. B., & Aigner, P. A. (2014). Using filter-based community assembly models to improve restoration outcomes. *Journal of Applied Ecology*. doi: 10.1111/1365-2664.12275

Hunter, M. D., & Price, P. W. (1992). Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, Vol. 73, pp. 724–732. doi: 10.1086/282146

Huston, M. A. (1999). Local Processes and Regional Patterns: Appropriate Scales for Understanding Variation in the Diversity of Plants and Animals. *Oikos*, *86*(3), 393. doi: 10.2307/3546645

Huston, M. A. (2004). Management strategies for plant invasions: Manipulating productivity, disturbance, and competition. *Diversity and Distributions*, Vol. 10, pp. 167–178. doi: 10.1111/j.1366-9516.2004.00083.x

Inouye, R. S., & Tilman, D. (1995). Convergence and divergence of old-field vegetation after 11 yr of nitrogen addition. *Ecology*, *76*(6), 1872–1887. doi: 10.2307/1940720

Insausti, P., Chaneton, E. J., & Soriano, A. (1999). Flooding reverted grazing effects on plant community structure in mesocosms of lowland grassland. *OIKOS*, *84*, 266–276. doi: 10.2307/3546721

Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W. S., Reich, P. B., … Loreau, M. (2011). *High plant diversity is needed to maintain ecosystem services*. doi: 10.1038/nature10282

Janeček, Š., de Bello, F., Horník, J., Bartoš, M., Černý, T., Doležal, J., … Klimešová, J. (2013). Effects of land-use changes on plant functional and taxonomic diversity along a productivity gradient in wet meadows. *Journal of Vegetation Science*, *24*(5), 898–909. doi: 10.1111/jvs.12012

Jones, S. K., Ripplinger, J., & Collins, S. L. (2017). Species reordering, not changes in richness, drives long-term dynamics in grassland communities. *Ecology Letters*. doi: 10.1111/ele.12864

Jost, L., Devries, P., Walla, T., Greeney, H., Chao, A., & Ricotta, C. (2010). Partitioning diversity for conservation analyses. *Diversity and Distributions*. doi: 10.1111/j.1472-4642.2009.00626.x

Kalamees, R., & Zobel, M. (2002). The role of the seed bank in gap regeneration in a calcareous grassland community. *Ecology*. doi: 10.1890/0012-9658(2002)083[1017:TROTSB]2.0.CO;2

Kiss, R., Deák, B., Török, P., Tóthmérész, B., & Valkó, O. (2018). Grassland seed bank and community resilience in a changing climate. *Restoration Ecology*. doi: 10.1111/rec.12694

Klaus, V. H., Schäfer, D., Prati, D., Busch, V., Hamer, U., Hoever, C. J., … Hölzel, N. (2018). Effects of mowing, grazing and fertilization on soil seed banks in temperate grasslands in Central Europe. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. doi: 10.1016/j.agee.2017.11.008

Kleijn, D., Kohler, F., Báldi, A., Batáry, P., Concepción, E. D., Clough, Y., … Verhulst, J. (2012). On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. doi: 10.1098/rspb.2008.1509

Klimek, S., Marini, L., Hofmann, M., & Isselstein, J. (2008). Additive partitioning of plant diversity with respect to grassland management regime, fertilisation and abiotic factors. *Basic and Applied Ecology*. doi: 10.1016/j.baae.2007.11.005

Koerner, S. E., Avolio, M. L., La Pierre, K. J., Wilcox, K. R., Smith, M. D., & Collins, S. L. (2016). Nutrient additions cause divergence of tallgrass prairie plant communities resulting in loss of ecosystem stability. *Journal of Ecology*. doi:

10.1111/1365-2745.12610
Koerner, S. E., Smith, M. D., Burkepile, D. E., Hanan, N. P., Avolio, M. L., Collins, S. L., … Zelikova, T. J. (2018). Change in dominance determines herbivore effects on plant biodiversity. *Nature Ecology and Evolution*. doi: 10.1038/s41559-018-0696-y
Komatsu, K. J., Avolio, M. L., Lemoine, N. P., Isbell, F., Grman, E., Houseman, G. R., … Zhang, Y. (2019). Global change effects on plant communities are magnified by time and the number of global change factors imposed. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. doi: 10.1073/pnas.1819027116
Lavado, R. S., & Taboada, M. A. (1987). Soil salinization as an effect of grazing in a native grassland soil in the Flooding Pampa of Argentina. *Soil Use and Management*. doi: 10.1111/j.1475-2743.1987.tb00724.x
Lefcheck, J. S. (2016). piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*. doi: 10.1111/2041-210X.12512
Lemaire, G., Hodgson, J., & Chabbi, A. (2011). Grassland productivity and ecosystems services. In *Grassland Productivity and Ecosystems Services*. doi: 10.2989/10220119.2014.955878
Lenssen, J. P. M., Van De Steeg, H. M., & De Kroon, H. (2004). Does disturbance favour weak competitors? Mechanisms of changing plant abundance after flooding. *Journal of Vegetation Science*. doi: 10.1111/j.1654-1103.2004.tb02229.x
León, R. J. C., Rusch, G. M., & Oesterheld, M. (1984). Pastizales pampeanos - impacto agropecuario. *Phytocoenologia*, *12*(2–3). doi: 10.1127/phyto/12/1984/201
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*. doi: 10.1111/1365-2664.12255
Levine, J. M., Vilà, M., D'Antonio, C. M., Dukes, J. S., Grigulis, K., & Lavorel, S. (2003). Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. doi: 10.1098/rspb.2003.2327
Lezama, F., Baeza, S., Altesor, A., Cesa, A., Chaneton, E. J., & Paruelo, J. M. (2014). Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science*, *25*(1). doi: 10.1111/jvs.12053
Li, J., Zheng, Z., Xie, H., Zhao, N., & Gao, Y. (2017). Increased soil nutrition and decreased light intensity drive species loss after eight years grassland enclosures. *Scientific Reports*. doi: 10.1038/srep44525
Li, W., Cheng, J. M., Yu, K. L., Epstein, H. E., Guo, L., Jing, G. H., … Du, G. Z. (2015). Plant functional diversity can be independent of species diversity: Observations based on the impact of 4-yrs of nitrogen and phosphorus additions in an alpine meadow. *PLoS ONE*, *10*(8). doi: 10.1371/journal.pone.0136040
Long, Q., Foster, B. L., & Kindscher, K. (2014). Seed and microsite limitations mediate stochastic recruitment in a low-diversity prairie restoration. *Plant Ecology*. doi: 10.1007/s11258-014-0387-y
Longo, G., Seidler, T. G., Garibaldi, L. A., Tognetti, P. M., & Chaneton, E. J. (2013). Functional group dominance and identity effects influence the magnitude of grassland invasion. *Journal of Ecology*. doi: 10.1111/1365-2745.12128
Loreau, M. (2000). Are communities saturated? On the relationship between α, β and γ diversity. *Ecology Letters*, *3*(2). doi: 10.1046/j.1461-0248.2000.00127.x
Loreau, M., & Mouquet, N. (1999). Immigration and the maintenance of local species diversity. *American Naturalist*, *154*(4). doi: 10.1086/303252

Lu, P., Hao, T., Li, X., Wang, H., Zhai, X., Tian, Q., … Zhang, W. (2021). Ambient nitrogen deposition drives plant-diversity decline by nitrogen accumulation in a closed grassland ecosystem. *Journal of Applied Ecology*. doi: 10.1111/1365-2664.13858

Lunt, I. D., Eldridge, D. J., Morgan, J. W., & Witt, G. B. (2007). Turner review no. 13. A framework to predict the effects of livestock grazing and grazing exclusion on conservation values in natural ecosystems in Australia. *Australian Journal of Botany*. doi: 10.1071/BT06178

Lunt, I. D., Jansen, A., Binns, D. L., & Kenny, S. A. (2007). Long-term effects of exclusion of grazing stock on degraded herbaceous plant communities in a riparian Eucalyptus camaldulensis forest in south-eastern Australia. *Austral Ecology*, *32*(8), 937–949. doi: 10.1111/j.1442-9993.2007.01782.x

MacDougall, A. S., Gilbert, B., & Levine, J. M. (2009). Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology*, *97*(4). doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01514.x

Mack, R. N. (1989). Temperate grasslands vulnerable to plant invasions: characteristics and consequences. In *Biological Invasions: a Global Perspective*.

Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F. A., & Bazzaz6, F. A. (2000). Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control Issues in Ecology. *Source: Ecological Applications Ecological Applications Ecological Applications*, *10*(3), 689–710. Retrieved from http://www.jstor.org/stable/2641039

McGranahan, D. A., Engle, D. M., Fuhlendorf, S. D., Miller, J. R., & Debinski, D. M. (2012). An invasive cool-season grass complicates prescribed fire management in a native warm-season grassland. *Natural Areas Journal,* 32(2), 208-214.

Magurran, A. E. (1988). Ecological Diversity and Its Measurement. In *Ecological Diversity and Its Measurement*. doi: 10.1007/978-94-015-7358-0

Magurran, A. E. (2004). Measuring Biology Diversity. In *Blackwell Publishing*.

Magurran, A. E., Deacon, A. E., Moyes, F., Shimadzu, H., Dornelas, M., Phillip, D. A. T., & Ramnarine, I. W. (2018). Divergent biodiversity change within ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *115*(8). doi: 10.1073/pnas.1712594115

Magurran, A. E., & Henderson, P. A. (2010). Temporal turnover and the maintenance of diversity in ecological assemblages. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. doi: 10.1098/rstb.2010.0285

Marchante, H., Freitas, H., & Hoffmann, J. H. (2011). The potential role of seed banks in the recovery of dune ecosystems after removal of invasive plant species. *Applied Vegetation Science*. doi: 10.1111/j.1654-109X.2010.01099.x

McNaughton, S. J., Wallace, L. L., & Coughenour, M. B. (1983). Plant adaptation in an ecosystem context: effects of defoliation, nitrogen, and water on growth of an African C4 sedge. *Ecology*, *64*(2). doi: 10.2307/1937078

Milchunas, D. G., Lauenroth, W. K., Chapman, P. L., & Kazempour, M. K. (1990). Community attributes along a perturbation gradient in a shortgrass steppe. *Journal of Vegetation Science*, *1*(3). doi: 10.2307/3235714

Molina, C. D., Tognetti, P. M., Graff, P., & Chaneton, E. J. (2021). Mowing does not redress the negative effect of nutrient addition on alpha and beta diversity in a temperate grassland. *Journal of Ecology*, *109*(3). doi: 10.1111/1365-2745.13573

Mortensen, B., Danielson, B., Harpole, W. S., Alberti, J., Arnillas, C. A., Biederman, L., … Seabloom, E. W. (2018). Herbivores safeguard plant diversity by reducing variability in dominance. *Journal of Ecology*. doi: 10.1111/1365-2745.12821

Nagy, D. U., Rauschert, E. S. J., Henn, T., Cianfaglione, K., Stranczinger, S., & Pal, R.

W. (2020). The more we do, the less we gain? Balancing effort and efficacy in managing the Solidago gigantea invasion. *Weed Research*, *60*(3). doi: 10.1111/wre.12417

Niu, S., Liu, W., & Wan, S. (2008). Different growth responses of C3 and C4 grasses to seasonal water and nitrogen regimes and competition in a pot experiment. *Journal of Experimental Botany*. doi: 10.1093/jxb/ern051

O'Connor, N. E., Bracken, M. E. S., Crowe, T. P., & Donohue, I. (2015). Nutrient enrichment alters the consequences of species loss. *Journal of Ecology*. doi: 10.1111/1365-2745.12415

Oesterheld, M., & Sala, O. E. (1990). Effects of grazing on seedling establishment: the role of seed and safe-site availability. *Journal of Vegetation Science*, *1*(3). doi: 10.2307/3235711

Oesterheld, M., & McNaughton, S. J. (1991). Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. Oecologia, 85(3), 305-313.

Oksanen, J., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, R., … Wagner, H. (2015). Vegan: community ecology. *R Package Version 2.2-1*. doi: 10.1029/2006JF000545

Olff, H., & Ritchie, M. E. (1998). Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 13. doi: 10.1016/S0169-5347(98)01364-0

Palmer, M. A., Ambrose, R. F., & Poff, N. L. R. (1997). Ecological theory and community restoration ecology. *Restoration Ecology*. doi: 10.1046/j.1526-100X.1997.00543.x

Pärtel, M., Kalamees, R., Zobel, M., & Rosén, E. (1998). Restoration of species-rich limestone grassland communities from overgrown land: The importance of propagule availability. *Ecological Engineering*, *10*(3), 275–286. doi: 10.1016/S0925-8574(98)00014-7

Paruelo, J. M., Piñeiro, G., Baldi, G., Baeza, S., Lezama, F., Altesor, A., & Oesterheld, M. (2010). Carbon stocks and fluxes in rangelands of the Río de la plata basin. *Rangeland Ecology and Management*, *63*(1). doi: 10.2111/08-055.1

Pearson, D. E., Ortega, Y. K., Eren, Ö., & Hierro, J. L. (2018). Community Assembly Theory as a Framework for Biological Invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 33. doi: 10.1016/j.tree.2018.03.002

Pedrini, S., Gibson-Roy, P., Trivedi, C., Gálvez-Ramírez, C., Hardwick, K., Shaw, N., … Dixon, K. (2020). Collection and production of native seeds for ecological restoration. *Restoration Ecology*, *28*(S3). doi: 10.1111/rec.13190

Penuelas, J., Poulter, B., Sardans, J., Ciais, P., Van Der Velde, M., Bopp, L., ... & Janssens, I. A. (2013). Human-induced nitrogen–phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe. *Nature communications*, *4*(1), 1-10.

Perelman, S. B., León, R. J. C., & Oesterheld, M. (2001). Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology*, *89*(4), 562–577. doi: 10.1046/j.0022-0477.2001.00579.x

Perelman, Susana B., Chaneton, E. J., Batista, W. B., Burkart, S. E., & León, R. J. C. (2007). Habitat stress, species pool size and biotic resistance influence exotic plant richness in the Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology*. doi: 10.1111/j.1365-2745.2007.01255.x

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Authors, E., Heisterkamp, S., & Van Willigen, B. (2018). Package "nlme": Linear and nonlinear mixed effects models. *Version*.

Pyšek, P., Jarošík, V., Hulme, P. E., Pergl, J., Hejda, M., Schaffner, U., & Vilà, M.

(2012). A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: The interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology*. doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x

R Core Team. (2019). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*.

Rajaniemi, T. K. (2002). Why does fertilization reduce plant species diversity? Testing three competition-based hypotheses. *Journal of Ecology*. doi: 10.1046/j.1365-2745.2001.00662.x

Ren, Z., Li, Q., Chu, C., Zhao, L., Zhang, J., Dexiecuo Ai, … Wang, G. (2010). Effects of resource additions on species richness and ANPP in an alpine meadow community. *Journal of Plant Ecology*. doi: 10.1093/jpe/rtp034

Riplley, B., Venables, B., Bates, D. M., Firth, D., Hornik, K., & Gebhardt, A. (2018). Package "MASS". Support Functions and Datasets for Venables and Ripley's MASS. *Document Freely Available on the Internet at: Http://Www. r-Project. Org*. doi: ISBN 0-387-95457-0

Rodríguez, A. M., Jacobo, E. J., Scardaoni, P., & Deregibus, V. A. (2007). Effect of phosphate fertilization on flooding Pampa grasslands (Argentina). *Rangeland Ecology and Management*, *60*(5). doi: 10.2111/1551-5028(2007)60[471:EOPFOF]2.0.CO;2

Rook, A. J., Dumont, B., Isselstein, J., Osoro, K., WallisDeVries, M. F., Parente, G., & Mills, J. (2004). Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures - A review. *Biological Conservation*, Vol. 119. doi: 10.1016/j.biocon.2003.11.010

Rubio, G., Casasola, G., & Lavado, R. S. (1995). Adaptations and biomass production of two grasses in response to waterlogging and soil nutrient enrichment. Oecologia, 102(1), 102-105.

Rubio, G., Taboada, M. A., Lavado, R. S., Rimski-Korsakov, I. I. y Zubillaga, M. S. (1997). Acumulación de biomasa, nitrogeno y fosforo en un pastizal natural fertilizado de la pampa deprimida, argentina.

Rubio, G., García, F. O., & Micucci, F. G (2005). Fertilización de pasturas. En Fertilización de cultivos de granos y pasturas. diagnóstico y recomendación en la región pampeana, coor. Roberto Alvarez. Editorial Facultad de Agronomía. p.189-210

Rusch, G. M. & Oesterheld, M. (1997). Relationship between Productivity, and Species and Functional Group Diversity in Grazed and Non-Grazed Pampas Grassland. *Oikos*. doi: 10.2307/3545613

Sala, O., Deregibus, V. A., Schlichter, T., & Alippe, H. (1981). Productivity Dynamics of a Native Temperate Grassland in Argentina. *Journal of Range Management*. doi: 10.2307/3898453

Sala, O. E., Oesterheld, M., León, R. J. C., & Soriano, A. (1986). Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio*, *67*(1). doi: 10.1007/BF00040315

Sala, Osvaldo E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., … Wall, D. H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*. doi: 10.1126/science.287.5459.1770

Sala, Osvaldo E, & Paruelo, J. M. (1997). Ecosystem Services in Grasslands. *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*.

Sanderson, M. A. (2015). Cutting management of native warm-season perennial grasses: Morphological and physiological responses. In *Native Warm-Season*

Grasses: Research Trends and Issues. doi: 10.2135/cssaspecpub30.c9

Scheneiter, J. O., Kaufmann, I. I., Ferreyra, A. R., & Llorente, R. T. (2016). The herbage productivity of tall fescue in the Pampas region of Argentina is correlated to its ecological niche. *Grass and Forage Science*, *71*(3), 403–412. doi: 10.1111/gfs.12184

Scheneiter, O., & Améndola, C. (2012). Tiller demography in tall fescue (Festuca arundinacea) swards as influenced by nitrogen fertilization, sowing method and grazing management. *Grass and Forage Science*, *67*(3). doi: 10.1111/j.1365-2494.2012.00861.x

Seabloom, E. W., Harpole, W. S., Reichman, O. J., & Tilman, D. (2003). Invasion, competitive dominance, and resource use by exotic and native California grassland species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *100*(23), 13384–13389. doi: 10.1073/pnas.1835728100

Seabloom, Eric W., Borer, E. T., Boucher, V. L., Burton, R. S., Cottingham, K. L., Goldwasser, L., … Micheli, F. (2003). Competition, seed limitation, disturbance, and reestablishment of California native annual forbs. *Ecological Applications*, *13*(3), 575–592. doi: 10.1890/1051-0761(2003)013[0575:CSLDAR]2.0.CO;2

Seabloom, Eric W., Borer, E. T., Buckley, Y., Cleland, E. E., Davies, K., Firn, J., … Yang, L. (2013). Predicting invasion in grassland ecosystems: Is exotic dominance the real embarrassment of richness? *Global Change Biology*, *19*(12). doi: 10.1111/gcb.12370

Seabloom, Eric W, Harpole, W. S., Reichman, O. J., & Tilman, D. (2003). *Invasion, competitive dominance, and resource use by exotic and native California grassland species* (Vol. 100). Retrieved from www.pnas.orgcgidoi10.1073pnas.1835728100

Seabloom, E. W., Borer, E. T., Buckley, Y. M., Cleland, E. E., Davies, K. F., Firn, J., ... & Orrock, J. L. (2015). Plant species' origin predicts dominance and response to nutrient enrichment and herbivores in global grasslands. Nature Communications, 6, 7710. https://doi.org/10.1038/ncomms8710

Semmartin, M., & Oesterheld, M. (2001). Effects of grazing pattern and nitrogen availability on primary productivity. *Oecologia*, *126*(2), 225–230. doi: 10.1007/s004420000508

Semmartin, M., Oyarzabal, M., Loreti, J., & Oesterheld, M. (2007). Controls of primary productivity and nutrient cycling in a temperate grassland with year-round production. *Austral Ecology*. doi: 10.1111/j.1442-9993.2007.01706.x

Shipley, B. (2013). The AIC model selection method applied to path analytic models compared using a d-separation test. *Ecology*. doi: 10.1890/12-0976.1

Shmida, A., & Wilson, M. V. (1985). Biological Determinants of Species Diversity. *Journal of Biogeography*, *12*(1), 1. doi: 10.2307/2845026

Simmons, M. T., Windhager, S., Power, P., Lott, J., Lyons, R. K., & Schwope, C. (2007). Selective and non-selective control of invasive plants: The short-term effects of growing-season prescribed fire, herbicide, and mowing in two texas prairies. *Restoration Ecology*. doi: 10.1111/j.1526-100X.2007.00278.x

Smith, A. L., Barrett, R. L., & Milner, R. N. C. (2018). Annual mowing maintains plant diversity in threatened temperate grasslands. *Applied Vegetation Science*. doi: 10.1111/avsc.12365

Smith, B., & Wilson, J. B. (1996). A Consumer's Guide to Evenness Indices. *Oikos*, *76*(1). doi: 10.2307/3545749

Smith, M. D., Knapp, A. K., & Collins, S. L. (2009). A framework for assessing ecosystem dynamics in response to chronic resource alterations induced by global

change. *Ecology*, *90*(12), 3279–3289. doi: 10.1890/08-1815.1

Socher, S. A., Prati, D., Boch, S., Müller, J., Klaus, V. H., Hölzel, N., & Fischer, M. (2012). Direct and productivity-mediated indirect effects of fertilization, mowing and grazing on grassland species richness. *Journal of Ecology*, *100*(6), 1391–1399. doi: 10.1111/j.1365-2745.2012.02020.x

Soriano, A., León, R. J. C., Sala, O. E., Lavado, R. S., Deregibus, V. A., Cahuepé, M. A., … Lemcoff, J. . (1992). Río De La Plata Grasslands. In *Ecosystems Of The World 8a. Natural Grasslands. Introduction And Western Hemisphere* (pp. 367–407).

Sousa, W. P. (1984). The role of disturbance in natural communities. Annual review of ecology and systematics, 15(1), 353-391.

Steffen, W., Richardson, K., Rockström, J., Cornell, S. E., Fetzer, I., Bennett, E. M., … Sörlin, S. (2015). Planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet. *Science*. doi: 10.1126/science.1259855

Stein, C., Auge, H., Fischer, M., Weisser, W. W., & Prati, D. (2008). Dispersal and seed limitation affect diversity and productivity of montane grasslands. *Oikos*, *117*(10), 1469–1478. doi: 10.1111/j.0030-1299.2008.16766.x

Steiner, C. F., & Leibold, M. A. (2004). Cyclic assembly trajectories and scale-dependent productivity-diversity relationships. *Ecology*. doi: 10.1890/03-3010

Stevens, C. J., Dise, N. B., Mountford, J. O., & Gowing, D. J. (2004). Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. *Science (New York, N.Y.)*, *303*(5665), 1876–1879. doi: 10.1126/science.1094678

Suding, K. N., Collins, S. L., Gough, L., Clark, C., Cleland, E. E., Gross, K. L., … Pennings, S. (2005). Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*(12), 4387–4392. doi: 10.1073/pnas.0408648102

Suding, Katharine N., Gross, K. L., & Houseman, G. R. (2004). Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 19. doi: 10.1016/j.tree.2003.10.005

Suding, Katharine N., & Hobbs, R. J. (2009). Threshold models in restoration and conservation: a developing framework. *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 24. doi: 10.1016/j.tree.2008.11.012

Tälle, M., Deák, B., Poschlod, P., Valkó, O., Westerberg, L., & Milberg, P. (2016). Grazing vs. mowing: A meta-analysis of biodiversity benefits for grassland management. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, Vol. 222, pp. 200–212. doi: 10.1016/j.agee.2016.02.008

Temperton, V. M., & Hobbs, R. J. (2004). The search for ecological assembly rules and its relevance to restoration ecology. In *Assembly Rules and Restoration Ecology* (pp. 34–54).

Thompson, K., & Grime, J. P. (1979). Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, *67*(3), 893–921. doi: 10.2307/2259220

Tilman, D. (2004). Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *101*(30), 10854–10861. doi: 10.1073/pnas.0403458101

Tilman, D., & Pacala, S. (1993). The maintenance of species richness in plant communities. *Species Diversity in Ecological Communities*.

Tilman, D. (1982). Resource competition and community structure. *Monographs in Population Biology*, Vol. 17, pp. 1–296. doi: 10.7861/clinmedicine.14-3-000

Tilman, David. (2000). Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, Vol. 405. doi: 10.1038/35012217

Tilman, David, & Pacala, S. W. (1993). The maintenance of species richness in plant communities. In *Species Diversity in Ecological Communities* (pp. 13–25). doi: 10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x

Tilman, D. (1988). Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities Princeton. New Jersey: Princeton University Press, 26-28.Tognetti, P. M., & Chaneton, E. J. (2012). Invasive exotic grasses and seed arrival limit native species establishment in an old-field grassland succession. *Biological Invasions*, *14*(12), 2531–2544. doi: 10.1007/s10530-012-0249-2

Török, P., Brudvig, L. A., Kollmann, J., Price, J. N., & Tóthmérész, B. (2021). *The present and future of grassland restoration*. doi: 10.1111/rec.13378

Török, P., Helm, A., Kiehl, K., Buisson, E., & Valkó, O. (2018, June 1). Beyond the species pool: modification of species dispersal, establishment, and assembly by habitat restoration. *Restoration Ecology*, Vol. 26, pp. S65–S72. Blackwell Publishing Inc. doi: 10.1111/rec.12825

Vignolio, O. R., & Fernández, O. N. (2010). Cattle dung as vector of spreading seeds of exotic species in the Flooding Pampa grasslands (Buenos Aires, Argentina). *Annales Botanici Fennici*, *47*(1). doi: 10.5735/085.047.0102

Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., … Pyšek, P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x

Vitousek, P. M., Aber, J. D., Howarth, R. W., Likens, G. E., Matson, P. A., Schindler, D. W., … Tilman, D. G. (1997). Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications*, *7*(3), 737–750. doi: 10.1890/1051-0761(1997)007[0737:HAOTGN]2.0.CO;2

Wainwright, C. E., Staples, T. L., Charles, L. S., Flanagan, T. C., Lai, H. R., Loy, X., … Mayfield, M. M. (2018). Links between community ecology theory and ecological restoration are on the rise. *Journal of Applied Ecology*. doi: 10.1111/1365-2664.12975

Weidlich, E. W. A., Nelson, C. R., Maron, J. L., Callaway, R. M., Delory, B. M., & Temperton, V. M. (2020). *Priority effects and ecological restoration*. doi: 10.1111/rec.13317

White, R., Murray, S., & Rohweder, M. (2000). Pilot Analysis of Global Ecosystems: Grassland Ecosystems. In *World Resources Institute*. doi: 10.1021/es0032881

Whittaker, R. H. (1972). Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon*, *21*(2/3), 213. doi: 10.2307/1218190

Wilfahrt, P. A., Asmus, A. L., Seabloom, E. W., Henning, J. A., Adler, P., Arnillas, C. A., … Borer, E. T. (2021). Temporal rarity is a better predictor of local extinction risk than spatial rarity. *Ecology*. doi: 10.1002/ecy.3504

Williams, D. W., Jackson, L. L., & Smith, D. D. (2007). Effects of frequent mowing on survival and persistence of forbs seeded into a species-poor grassland. *Restoration Ecology*. doi: 10.1111/j.1526-100X.2006.00186.x

Wilsey, B. J., Daneshgar, P. P., & Polley, H. W. (2011). Biodiversity, phenology and temporal niche differences between native- and novel exotic-dominated grasslands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. doi: 10.1016/j.ppees.2011.07.002

Wilsey, B. J., & Martin, L. M. (2015). Top-down control of rare species abundances by native ungulates in a grassland restoration. *Restoration Ecology*. doi:

10.1111/rec.12197
Wilsey, B. J., & Polley, H. W. (2003). Effects of seed additions and grazing history on diversity and productivity of subhumid grasslands. *Ecology*, *84*(4), 920–931. doi: 10.1890/0012-9658(2003)084[0920:EOSAAG]2.0.CO;2
Wilsey, B. J., Teaschner, T. B., Daneshgar, P. P., Isbell, F. I., & Polley, H. W. (2009). Biodiversity maintenance mechanisms differ between native and novel exotic-dominated communities. *Ecology Letters*. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01298.x
Wilson, J. B. (1991). Methods for fitting dominance/diversity curves. *Journal of Vegetation Science*, *2*(1), 35–46. doi: 10.2307/3235896
Wolkovich, E. M., & Cleland, E. E. (2011). The phenology of plant invasions: A community ecology perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment*. doi: 10.1890/100033
Yang, G. J., Lü, X. T., Stevens, C. J., Zhang, G. M., Wang, H. Y., Wang, Z. W., … Han, X. G. (2019). Mowing mitigates the negative impacts of N addition on plant species diversity. *Oecologia*. doi: 10.1007/s00442-019-04353-9
Yang, Z., Hautier, Y., Borer, E. T., Zhang, C., & Du, G. (2015). Abundance- and functional-based mechanisms of plant diversity loss with fertilization in the presence and absence of herbivores. *Oecologia*. doi: 10.1007/s00442-015-3313-7
Young, T. P., Petersen, D. A., & Clary, J. J. (2005). The ecology of restoration: Historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters*. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00764.x
Zamin, T. J., Jolly, A., Sinclair, S., Morgan, J. W., & Moore, J. L. (2018). Enhancing plant diversity in a novel grassland using seed addition. *Journal of Applied Ecology*, *55*(1). doi: 10.1111/1365-2664.12963
Zavaleta, E. S., Pasari, J. R., Hulvey, K. B., & Tilman, G. D. (2010). Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(4), 1443–1446. doi: 10.1073/pnas.0906829107
Zhang, Y., Feng, J., Loreau, M., He, N., Han, X., & Jiang, L. (2019, April 1). Nitrogen addition does not reduce the role of spatial asynchrony in stabilising grassland communities. *Ecology Letters*, Vol. 22, pp. 563–571. Blackwell Publishing Ltd. doi: 10.1111/ele.13212
Zobel, M., Otsus, M., Liira, J., Moora, M., & Möls, T. (2000). Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability? *Ecology*. doi: 10.1890/0012-9658(2000)081[3274:ISSSRL]2.0.CO;2
Zobel, Martin. (1997). The relative role of species pools in determining plant species richness: An alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution*, *12*(7), 266–269. doi: 10.1016/S0169-5347(97)01096-3
Zuur, A., leno, E., Walker, N., & Saveliev, A. (2009). GLM and GAM for Count Data BT - Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. In *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. doi: 10.1007/978-0-387-87458-6

7. Apéndice A

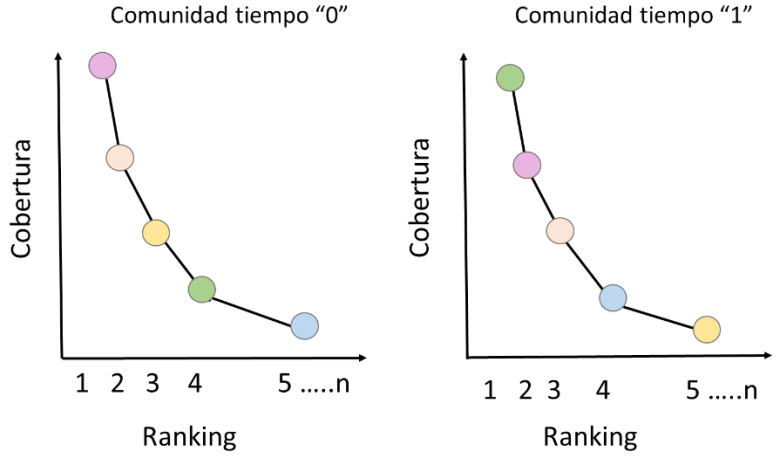

Figura A1: Cambios en el tiempo según el rango (ranking) de cobertura en dos años consecutivos generado por agentes del cambio global (ej. adición de nutrientes). Los colores de los círculos representan especies diferentes. En este caso el número de especies es el mismo de un año a otra (riqueza =5) pero sí se reordenaron en el tiempo, es decir, las especies cambiaron de posición dentro del ranking.

Cuadro A.1: Cobertura relativa de todas las especies y sus características, para las parcelas control y fertilizadas bajo cada tratamiento de disturbio. Origen (OR): Exótica (E), Nativa (N). Grupo funcional (GF): Gramínea (G), Monocotiledónea (M), Leguminosa (L), Dicotiledónea (D). Forma de crecimiento: Matas (MT), Postrada (PS), Rastrera (RS), Arbustiva (AB), Roseta (RO), Foliosa Erecta (FE). Ciclo de vida: Perenne (P), Anual (A), Bianual (B).

Intacto											
Control						NPK					
TAXA	OR	GF	FC	CV	Cob.	TAXA	OR	GF	FC	CV	Cob.
Festuca arundinacea	E	G	MT	P	93,81	*Festuca arundinacea*	E	G	MT	P	97,96
Paspalum dilatatum	N	G	MT	P	2,56	*Lotus glaber*	E	L	RS	P	0,52
Leersia hexandra	N	G	PS	P	1,5	*Ambrosia tenuifolia*	N	D	AB	P	0,47
Paspalidium paludivagum	N	G	MT	P	0,4	*Lythrum hyssopifolia*	E	D	FE	A	0,26
Carex sp.	N	M	MT	P	0,35	*Senecio selloi*	N	D	AB	P	0,26
Lotus glaber	E	L	RS	P	0,29	*Paspalidium paludivagum*	N	G	MT	P	0,18
Panicum sabulorum	N	G	MT	P	0,23	*Cyperus reflexus*	N	M	MT	P	0,1
Ambrosia tenuifolia	N	D	AB	P	0,14	*Cirsium vulgare*	E	D	RO	B	0,1
Nothoscordum inodorum	N	M	MT	P	0,14	*Nothoscordum inodorum*	N	M	MT	P	0,05
Hydrocotyle bonariensis	N	D	RS	P	0,12	*Carex sp.*	N	M	MT	P	0,03
Spilanthes stolonifera	N	D	RS	P	0,12	*Eleocharis viridans*	N	M	MT	P	0,03
Panicum milioides	N	G	MT	P	0,12	*Leontodon taraxacoides*	E	D	RO	P	0,03
Baccharis pingraea	N	D	FE	P	0,12						
Cypella herbertii	N	M	MT	P	0,06						
Carex phalaroides	N	M	PS	P	0,03						
Oxalis cordobensis	N	D	RS	P	0,03						
Corte											
Control						NPK					
TAXA	OR	GF	FC	CV	Cob.	TAXA	OR	GF	FC	CV	Cob.
Paspalum dilatatum	N	G	MT	P	25,79	*Festuca arundinacea*	E	G	MT	P	63,75
Festuca arundinacea	E	G	MT	P	25,56	*Paspalum dilatatum*	N	G	MT	P	16,06
Paspalidium paludivagum	N	G	MT	P	10,84	*Paspalidium paludivagum*	N	G	MT	P	5,86
Lotus glaber	E	L	RS	P	3,87	*Lotus glaber*	E	L	RS	P	3,16
Ambrosia tenuifolia	N	D	AB	P	3,2	*Ambrosia tenuifolia*	N	D	AB	P	2,93
Panicum berguii	N	G	MT	P	2,39	*Leersia hexandra*	N	G	PS	P	1,56
Panicum sabulorum	N	G	MT	P	2,17	*Cyperus reflexus*	N	M	MT	P	1,04
Paspalum vaginatum	N	G	PS	P	1,91	*Cynodon dactylon*	E	G	PS	P	0,94
Gaudinia fragilis	E	G	MT	A	1,91	*Asclepias mellodora*	N	D	AB	P	0,47
Setaria parviflora	N	G	MT	P	1,91	*Carex phalaroides*	N	M	PS	P	0,45

Continuación cuadro A.1

Eleocharis viridans	N	M	MT	P	1,82	*Cypella herbertii*	N	M	MT	P	0,4
Stenotaphrum secundatum	N	G	PS	P	1,53	*Eleocharis viridans*	N	M	MT	P	0,33
Leontodon taraxacoides	E	D	RO	P	1,5	*Phyla canescens*	N	D	RS	P	0,33
Panicum gouinii	N	G	MT	P	1,48	*Nothoscordum inodorum*	N	M	MT	P	0,31
Spilanthes stolonifera	N	D	RS	P	1,48	*Carex sp.*	N	M	MT	P	0,26
Hydrocotyle bonariensis	N	D	RS	P	1,43	*Trifolium repens*	E	L	RS	P	0,24
Carex sp.	N	M	MT	P	1,12	*Paspalum vaginatum*	N	G	PS	P	0,24
Leersia hexandra	N	G	PS	P	0,93	*Carex bonariensis*	N	M	MT	P	0,24
Cypella herbertii	N	M	MT	P	0,88	*Baccharis pingraea*	N	D	FE	P	0,19
Aster squamatus	N	D	AB	P	0,81	*Gaudinia fragilis*	E	G	MT	A	0,19
Plantago lanceolata	E	D	RO	P	0,69	*Lythrum hyssopifolia*	E	D	FE	A	0,17
Carex phalaroides	N	M	PS	P	0,62	*Lolium multiflorum*	E	G	MT	A	0,12
Panicum milioides	N	G	MT	P	0,6	*Cirsium vulgare*	E	D	RO	B	0,09
Bromus brachyanthera	N	G	MT	P	0,57	*Stenotaphrum secundatum*	N	G	PS	P	0,09
Polygala australis	N	D	HP	B	0,55	*Setaria parviflora*	N	G	MT	P	0,09
Nothoscordum inodorum	N	M	MT	P	0,5	*Vicia graminea*	N	L	FE	A	0,09
Phyla canescens	N	D	RS	P	0,48	*Bromus brachyanthera*	N	G	MT	P	0,09
Gamochaeta spicata	N	D	RO	P	0,36	*Trifurcia lauhe*	N	M	HP	P	0,05
Bothriochloa laguroides	N	G	MT	P	0,33	*Centaurium pulchellum*	E	D	FE	A	0,05
Lythrum hyssopifolia	E	D	FE	A	0,31	*Leontodon taraxacoides*	E	D	RO	P	0,02
Lolium multiflorum	E	G	MT	A	0,24	*Panicum sabulorum*	N	G	MT	P	0,02
Senecio selloi	N	D	AB	P	0,21	*Panicum gouinii*	N	G	MT	P	0,02
Gerardia communis	N	D	AB	P	0,21	*Dichondra microcalyx*	N	D	RS	P	0,02
Oxalis cordobensis	N	D	RS	P	0,19	*Apium leptophyllum*	N	D	HP	A	0,02
Linum usitatissimum	E	D	FE	A	0,19	*Juncus microcephalus*	N	M	MT	P	0,02
Danthonia montevidensis	N	G	MT	P	0,19	*Xanthium cavanillesii*	N	D	FE	A	0,02
Trifurcia lauhe	N	M	HP	P	0,14	*Pamphalea bupleurifolia*	N	D	FE	P	0,02
Centaurium pulchellum	E	D	FE	A	0,14						
Dichondra microcalyx	N	D	RS	P	0,12						
Sisyrinchium platense	N	M	PS	P	0,12						
Baccharis pingraea	N	D	FE	P	0,1						
Juncus microcephalus	N	M	MT	P	0,1						
Eryngium ebracteatum	N	D	FE	P	0,1						
Malvella leprosa	N	D	RS	P	0,1						
Polygonum sp.	E	D	HP	A	0,1						
Asclepias mellodora	N	D	AB	P	0,05						
Cirsium vulgare	E	D	RO	B	0,05						
Apium leptophyllum	N	D	HP	A	0,02						
Distichlis scoparia	N	G	PS	P	0,02						

Continuación cuadro A.1

Stemodia lanceolata	N	D	FE	P	0,02						
Eleocharis haumaniana	N	M	MT	P	0,02						
Pastoreo											
Control						NPK					
TAXA	OR	GF	FC	CV	Cob.	TAXA	OR	GF	FC	CV	Cob.
Stenotaphrum secundatum	N	G	PS	P	40,81	*Stenotaphrum secundatum*	N	G	PS	P	29,77
Lotus glaber	E	L	RS	P	8,45	*Lotus glaber*	E	L	RS	P	18,17
Gaudinia fragilis	E	G	MT	A	7,83	*Gaudinia fragilis*	E	G	MT	A	6,99
Paspalidium paludivagum	N	G	MT	P	7,19	*Mentha pulegium*	E	D	RS	P	5,9
Lolium multiflorum	E	G	MT	A	6,39	*Lolium multiflorum*	E	G	MT	A	4,93
Eleocharis viridans	N	M	MT	P	4,95	*Paspalidium paludivagum*	N	G	MT	P	4,54
Festuca arundinacea	E	G	MT	P	4,53	*Eleocharis viridans*	N	M	MT	P	3,33
Cynodon dactylon	E	G	PS	P	3,09	*Trifolium repens*	E	L	RS	P	3,29
Setaria parviflora	N	G	MT	P	1,69	*Festuca arundinacea*	E	G	MT	P	3,04
Panicum gouinii	N	G	MT	P	1,67	*Gamochaeta spicata*	N	D	RO	P	2,94
Leontodon taraxacoides	E	D	RO	P	1,36	*Paspalum vaginatum*	N	G	PS	P	1,64
Plantago lanceolata	E	D	RO	P	1,34	*Carex phalaroides*	N	M	PS	P	1,4
Phyla canescens	N	D	RS	P	1,07	*Panicum gouinii*	N	G	MT	P	1,36
Panicum milioides	N	G	MT	P	0,85	*Aster squamatus*	N	D	AB	P	1,34
Ambrosia tenuifolia	N	D	AB	P	0,76	*Cynodon dactylon*	E	G	PS	P	1,23
Paspalum vaginatum	N	G	PS	P	0,58	*Leersia hexandra*	N	G	PS	P	1,11
Cypella herbertii	N	M	MT	P	0,52	*Carex sp.*	N	M	MT	P	0,88
Paspalum dilatatum	N	G	MT	P	0,49	*Carex bonariensis*	N	M	MT	P	0,82
Leersia hexandra	N	G	PS	P	0,43	*Leontodon taraxacoides*	E	D	RO	P	0,7
Vulpia dertonensis	E	G	MT	A	0,41	*Sisyrinchium platense*	N	M	PS	P	0,66
Distichlis scoparia	N	G	PS	P	0,39	*Phyla canescens*	N	D	RS	P	0,58
Trifurcia lauhe	N	M	HP	P	0,35	*Plantago lanceolata*	E	D	RO	P	0,53
Bupleurum tenuissimum	E	D	FE	A	0,31	*Dichondra microcalyx*	N	D	RS	P	0,53
Carex sp.	N	M	MT	P	0,29	*Poa annua*	E	G	MT	A	0,51
Eryngium ebracteatum	N	D	FE	P	0,29	*Cypella herbertii*	N	M	MT	P	0,41
Eryngium echinatum	N	D	RS	P	0,29	*Distichlis scoparia*	N	G	PS	P	0,41

Cuadro A2: Ejemplificación del cálculo del reordenamiento temporal para dos años consecutivos en las parcelas clausuradas-cortadas teniendo en cuenta las primeras 15 especies. En la tabla se muestra la cobertura en dos años consecutivos (2017 y 2018), la posición en el rango de especies y la diferencia entre la posición en el año 2017 y 2018. La suma de las diferencias resulta en el cálculo del reordenamiento para las parcelas sin fertilizar (control) y las fertilizadas (NPK).

Corte-control					
	2017		2018		
TAXA	Cobertura	Posición	Cobertura	Posición	Diferencias
Festuca arundinacea	28,37	1	25,56	2	1
Paspalum dilatatum	21,35	2	25,79	1	1
Paspalidium paludivagum	15,42	3	10,84	3	0
Eleocharis viridans	6,43	4	1,82	11	7
Stenotaphrum secundatum	5,06	5	1,53	12	7
Ambrosia tenuifolia	3,34	6	3,20	5	1
Panicum sabulorum	2,22	7	2,17	7	0
Paspalum vaginatum	2,13	8	1,91	9	1
Gaudinia fragilis	1,91	9	1,91	8	1
Carex phalaroides	1,74	10	0,62	22	12
Panicum gouinii	1,35	11	1,48	14	3
Lotus glaber	1,18	12	3,87	4	8
Spilanthes stolonifera	1,01	13	1,48	15	2
Panicum berguii	0,70	14	2,39	6	8
Eryngium ebracteatum	0,65	15	0,10	42	27
Reordenamiento					5,2
Corte-NPK					
	2017		2018		
TAXA	Cobertura	Posición	Cobertura	Posición	Diferencia
Festuca arundinacea	63,93	1	63,75	1	0
Paspalum dilatatum	17,44	2	16,06	2	0
Paspalidium paludivagum	11,24	3	5,86	3	0
Paspalum vaginatum	1,28	4	0,24	17	13
Cyperus eragrostis	1,14	5	0,00		
Leersia hexandra	1,11	6	1,56	6	0
Ambrosia tenuifolia	0,74	7	2,93	5	2
Carex phalaroides	0,51	8	0,45	10	2
Baccharis pingraea	0,40	9	0,19	19	10
Cypella herbertii	0,40	10	0,40	11	1
Asclepias mellodora	0,31	11	0,47	9	2
Sporobolus indicus	0,29	12	0,00		
Phyla canescens	0,26	13	0,33	13	0
Carex bonariensis	0,14	14	0,24	16	2
Cynodon dactylon	0,11	15	0,94	8	7
Reordenamiento					3

8 Apéndice B

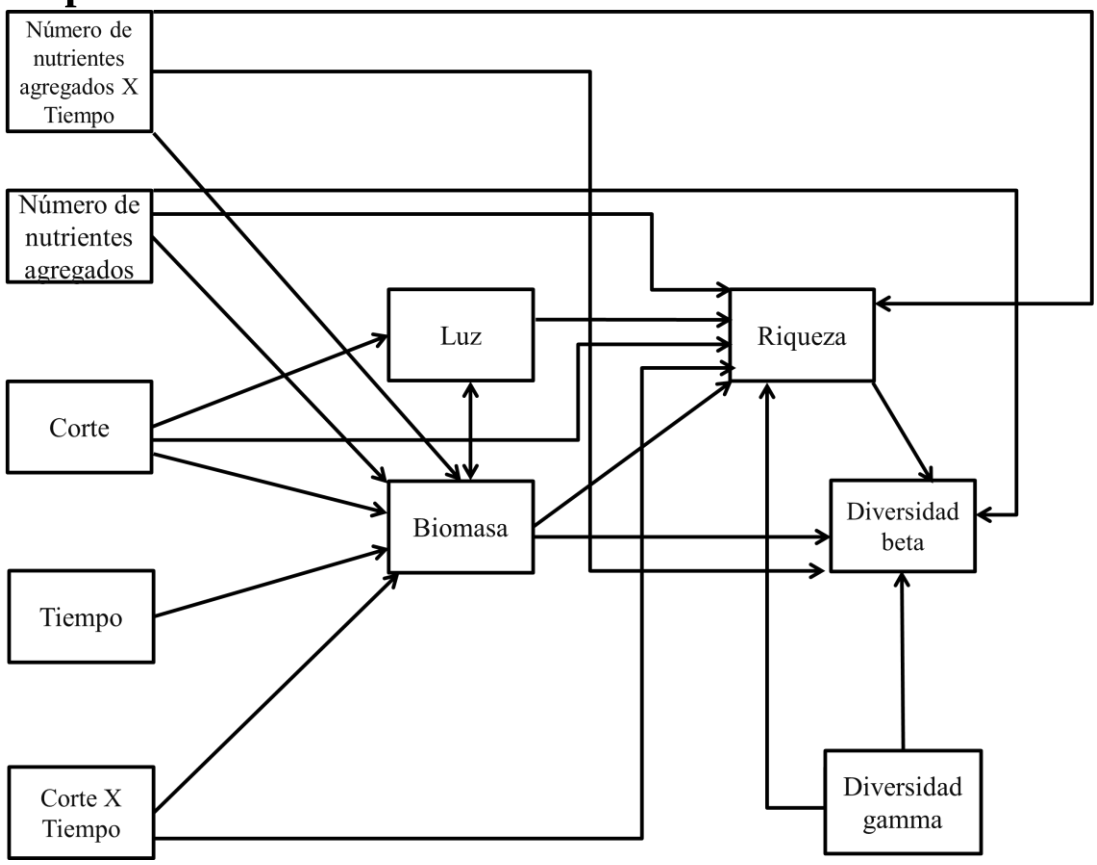

Figura B1: Modelo de ecuaciones estructurales que muestra las relaciones esperadas hipotéticas basadas en la literatura relacionada con la discusión del efecto de los nutrientes en la diversidad.

Cuadro B1: Resultados del modelo lineal mixto y las pruebas post hoc según los efectos del corte (C), los nutrientes (N) y sus interacciones sobre la diversidad *alfa* (estimado como riqueza de especies) y la diversidad *beta*. Se detallan los grados de libertad (g.l.) y los valores p.

		Diversidad *alfa* (riqueza)	Diversidad *beta*
	g.l.	valor p	valor p
Corte	1,22	<0.0001	0.034
Nutrientes	7,17	0.006	<0.0001
Corte x Nutrientes	1,22	0.153	<0.0001

Diversidad *alfa* (riqueza)			Diversidad *beta*		
Tratamiento	Media	Grupo	Tratamiento	Media	Grupo
Control	15,667	A	Corte:Control	0,489	A
K	14,108	AB	Corte:PK	0,478	A
PK	13,650	AB	Corte:NPK	0,476	A
N	13,400	AB	Corte:P	0,451	A
P	13,191	AB	Corte	0,448	A
NK	12,525	AB	Corte:NK	0,432	A
NP	10,775	AB	Corte:K	0,430	A
NPK	8,479	B	Corte:NP	0,425	A
			Intacto:Control	0,425	A
			Intacto:K	0,236	B
			Intacto:NPK	0,218	B
			Intacto:P	0,208	B
			Intacto:N	0,196	B
			Intacto:NK	0,184	B
			Intacto	0,155	B
			Intacto:NP	0,122	B

Cuadro B2: Resultados del modelo lineal y las pruebas post hoc según los efectos de la adición combinada de nutrientes esenciales sobre las concentraciones en el suelo de N (Nitrógeno), P (Fósforo) y K (Potasio) de los nutrientes (N). Los valores de concentraciones iniciales modelados como co-variables fueron del año "0" y los valores finales del año "3". En este caso se usaron los tratamientos como efectos fijos mientras que los bloques como aleatorios (random=~1|*Boques*/*plots*). Ver detalles en https://nutnet.org/methods. Se detallan los grados de libertad (g.l.) y los valores p.

		N (%)		P (ppm)		K (ppm)	
	g.l.	valor F	Valor p	valor F	valor p	valor F	valor p
(Intercepto)	1, 13	12,705	0,004	0,449	0,515	7,119	0,019
Tratamiento	7, 13	2,262	0,097	**5,902**	**0,003**	2,356	0,087
inicial	1, 13	2,517	0,137	0,482	0,500	2,648	0,128

Los resultados significativos (P <0.05) se muestran en negrita.

	N (%)	P (ppm)		K (ppm)
Tratamiento	Media	Media	Grupo	Media
Control	0,350	14,381	ABC	380,20
N	0,361	12,498	BC	347,68
P	0,340	31,282	AB	370,23
K	0,300	10,498	C	406,28
NK	0,345	12,271	BC	395,81
PK	0,327	32,608	A	393,69
NP	0,304	27,278	ABC	321,75
NPK	0,343	32,851	AB	400,70

Cuadro B3: Influencia de la abundancia inicial (AI), el número de nutrientes agregados (N) y el corte (C) sobre la probabilidad de pérdida de especies. Los valores estimados, el error estándar (EE), el valor Z y el valor p se obtuvieron a partir del modelo de regresión logística.

	Valor estimado	EE	Valor z	Pr(>|z|)
(Intercepto)	**1.100**	**0.272**	**4.043**	**< 0.001**
AI	**-0.114**	**0.026**	**-4.385**	**< 0.001**
N	-0.045	0.151	-0.296	0.767
C	**-1.041**	**0.305**	**-3.410**	**0.001**
AI: N	**0.029**	**0.010**	**2.925**	**0.003**
AI: C	**-0.055**	**0.024**	**-2.297**	**0.022**
N:C	0.227	0.173	1.314	0.189

Los resultados significativos (P <0.05) se muestran en negrita.

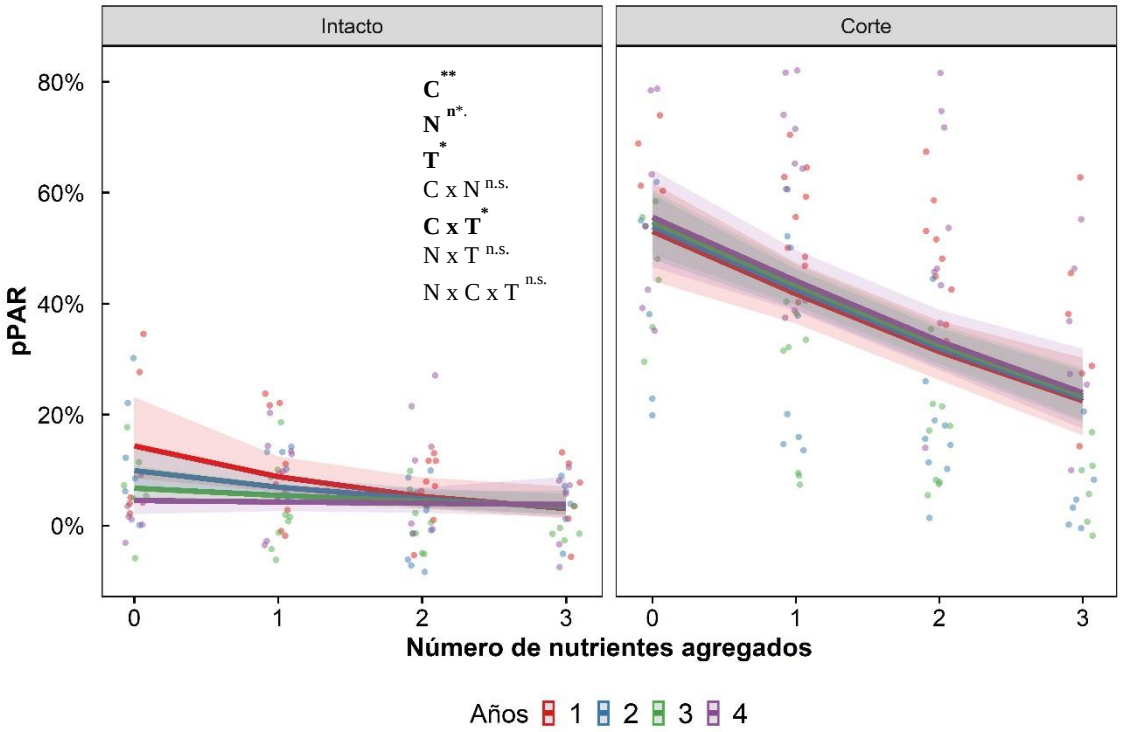

Figura B.2: Cambios en la proporción de PAR con el aumento del número de nutrientes agregados y tratamiento de corte a lo largo del tiempo. Las líneas sombreadas indican el intervalo de confianza (+/- 95%). Se graficaron los valores predichos por el modelo. Corte (C), número de nutrientes agregados (N) y tiempo (T). n.s. =P>0.1, †P < 0.1, *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001.

Cuadro B4: Resultados del modelo de ecuaciones estructurales (SEM) para los efectos directos e indirectos del número de nutrientes agregados (nutrientes) y el corte a lo largo del tiempo (años) en la riqueza y la diversidad *beta*. El modelo proporciona el error estándar, los grados de libertad (g.l.), el valor p y los valores estimados estandarizados (Estand. Est.)

Respuesta	Predictor	Error estándar	g.l	Valor P	Estand. est
log(Biomasa)	Corte	0.114	29	0.011	-0.225
log(Biomasa)	Años	0.029	178	0.003	0.139
log(Biomasa)	Nutrientes	0.025	11	0.000	0.208
log(Biomasa)	Corte:Años	0.041	178	0.000	-0.660
Luz	Corte	0.019	29	0.000	0.712
Luz	Nutrientes	0.009	11	0.000	-0.275
Riqueza	pPAR (Luz)	1.339	175	0.002	0.151
Riqueza	Nutrientes	0.354	11	0.000	-0.295
Riqueza	Años	0.264	175	0.000	-0.225
Riqueza	Corte	1.120	29	0.544	0.055
Riqueza	log(Biomasa)	0.582	175	0.005	-0.184
Riqueza	Gamma	0.055	175	0.000	0.400
Riqueza	Corte: Años	0.407	175	0.001	0.330
Diversidad *beta*	Riqueza	0.002	176	0.001	0.184
Diversidad *beta*	Nutrientes	0.011	11	0.023	-0.182
Diversidad *beta*	Años	0.005	176	0.000	-0.298
Diversidad *beta*	log(Biomass)	0.015	176	0.051	-0.122
Diversidad *beta*	$(pPAR)^{2}$ *	0.035	176	0.000	-0.256
Diversidad *beta*	Corte	0.024	29	0.000	0.550
log(Biomasa)	~~pPAR (Luz)	-	240	0.000	-0.227
$(pPAR)^{2}$	~~pPAR (Luz)		240	0.0000	0.713
log(Biomasa)	~~$(pPAR)^{2}$ *		240	0.0208	-0.132

* La proporción PAR (Luz) se modeló como una función cuadrática cuando se consideró como variable dependiente de la diversidad beta.

Cuadro B.5: Interpretaciones para las relaciones propuestas por el modelo a priori y las relaciones nuevas dadas por el modelo (mostradas con asteriscos).

Efecto	Interpretación
Número de nutrientes → Biomasa	Incremento en la adquisición de recursos del suelo.
Corte → Biomas	Efecto de la remoción de biomasa.
Tiempo → Biomas	Efecto de la exclusión de herbívoros y consecuente invasión de pastos exóticas
Corte: Tiempo → Biomas	Con el tiempo, las plantas no pueden compensar la eliminación de biomasa.
Número de nutrientes: Tiempo → Biomas	Con el tiempo aumenta el efecto positivo de los nutrientes sobre la biomasa.
Biomas ~~ Luz	Correlación: cuando aumenta la biomasa la luz disminuye.
Número de nutrientes → Luz *	Cambio en la estructura del canopeo (por ejemplo, el área foliar específica) conduce a la disminución de la disponibilidad de luz independientemente del efecto de la biomasa.
Corte → Luz	El cambio en la estructura del canopeo permite una mayor disponibilidad de luz independientemente del efecto de la biomasa.
Número de nutrientes → Riqueza	Hipótesis de dimensión de nicho.
Tiempo → Riqueza *	Efecto de la invasión de pastos.
Luz → Riqueza	Reducción de la competencia por luz.
Biomasa → Riqueza	Alta acumulación biomasa deprime la riqueza de especies por la competencia por recursos.
Corte → Riqueza	Efecto negativo de los cortes sobre las especies que no toleran disturbios o efectos positivos relacionados con cambios en la estructura del canopeo.
Corte: Tiempo → Riqueza	Con el tiempo, incrementa la posibilidad de que especies del pool regional se establezca después de os cortes.
Diversidad *gamma* → Riqueza	Un mayor número de especies en el *pool* regional aumenta las posibilidades de que colonicen y aumentan la diversidad local si la diversidad gamma no se vio afectada por los nutrientes o por la invasión.
Número de nutrientes: Tiempo → Riqueza	Se intensifica el efecto negativo de los nutrientes a lo largo del tiempo.
Número de nutrientes → Diversidad *beta*	Hipótesis de homogeneización biótica.
Riqueza → Diversidad *beta*	Más especies en el *pool* local permite que coexistan más especies en cada parche.
Biomass → Diversidad *beta*	Los sitios más productivos tienen más probabilidades de tener una especie diferente en cada parche o el aumento en la biomasa conduce a una mayor competencia y homogeneización de la comunidad.
Gamma → Diversidad *beta*	Un mayor número de especies en el pool regional aumenta las posibilidades de que colonicen y aumentan la diversidad beta.
Corte → Diversidad *beta* *	Los disturbios permiten la colonización de las nuevas especies diferentes en cada parche.
Número de nutrientes: Tiempo → Diversidad *beta*	Intensificación del efecto negativo de los nutrientes a lo largo del tiempo..
Tiempo → Diversidad *beta* *	Efecto de la invasión de pastos exóticos.

Continuación Cuadro B5:

Luz→ Diversidad *beta*	Con niveles de luz bajos, pocas especies dominan en todos los parches y con niveles de luz altos, el conjunto de especies es homogéneo en todos los parches.