

# **Sensibilidad a la sequía de ecosistemas pastoriles a lo largo de un gradiente de aridez**

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

**Viviana Florencia Bondaruk**

Ingeniera Agrónoma – Universidad de Buenos Aires - 2017

Lugar de trabajo: Instituto de Investigaciones Fisiológicas y Ecológicas Vinculadas  
a la Agricultura (IFEVA-CONICET-UBA)

Cátedra de Ecología-Facultad de Agronomía-Universidad de Buenos Aires



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



# COMITÉ CONSEJERO

Directora de tesis

**Laura Yahdjian**

Lic. en Ciencias Biológicas (Universidad de Buenos Aires)

Doctora en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Co-director

**Roberto Fernández Aldúncin**

Ing. Agr. (Universidad de Buenos Aires)

M. Sc. (Universidad de Buenos Aires)

Ph.D. (Universidad de Duke, EE. UU.)

Consejero

**Gastón Oñatibia**

Ing. Agr. (Universidad de Buenos Aires)

M. Sc. (Universidad de Buenos Aires)

Dr. en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

# **JURADO DE TESIS**

JURADO

**Luis Marone**

Lic. en Biología (Universidad Nacional de La Plata)  
Dr. En Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de San Luis)

JURADO

**Mónica Bertiller**

Ing. Agr. (Universidad de Buenos Aires)  
Dra. en Ciencias Forestales (Universität Göttingen)

JURADO

**Peter Adler**

BA in Environmental Studies (Harvard College)  
PhD in Ecology (Colorado State University)

Fecha de defensa de la tesis: 5 de junio de 2023

*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.*

## Agradecimientos

A las personas que con paciencia cada uno con su manera, personalidad y expresión me dirigieron y formaron en este camino: Lau, Roberto y Gastón.

A todas las personas que me acompañaron y ayudaron en múltiples viajes al campo, compartiendo conmigo no sólo trabajo sino solidaridad, empatía y compañerismo.

A San Claudio con sus seres maravillosos que iluminaron mis viajes e hicieron que esos días allí sean sentidos como unas vacaciones, un especial agradecimiento a Sandra y sus comidas increíbles.

A mi familia: a mi papá por ayudarme a construir miles de cosas que me solucionaron o evitaron problemas, a mi mamá, por nunca dejar de creer en mí y a mi hermano por siempre bancarse con buen humor una hermana demasiado nerd.

A mis amigos y amigas que me escucharon tantas veces.

A los integrantes de Drought Net Argentina que tan generosa y desinteresadamente brindaron sus datos y su tiempo para debatir los resultados conmigo.

A la Facultad de Agronomía de la UBA y al IFEVA por ser después de tantos años mi segundo hogar.

Un agradecimiento especial para Hernán, mi compañero imprescindible y a Martín Aguiar que me instó a perderme en el bosque.

## **PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS**

Bondaruk, V. F., Oñatibia, G. R., Fernández, R. J., Agüero, W., Blanco, L., Bruschetti, M., Kröpfl, A., Loydi, A., Pascual, J., Peri, P., Peter, G., Quiroga, R. E., & Yahdjian, L. (2022). Forage provision is more affected by droughts in arid and semi-arid than in mesic rangelands. *Journal of Applied Ecology*, 59 (9) 2404-2418. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14243>

Bondaruk, V.F., Oñatibia, G.R., Wilcox, K.R. & Yahdjian, L. (2022) Standardized indices to estimate sensitivity to drought across ecosystems. *Applied Vegetation Science*, 25, e12674. <https://doi.org/10.1111/avsc.12674>

## Índice general

Índice general .....	VI
ÍNDICE DE CUADROS.....	IX
ÍNDICE DE FIGURAS.....	X
Abreviaturas.....	XIV
Resumen.....	XVI
Sensibilidad a la sequía de ecosistemas pastoriles a lo largo de un gradiente de aridez.....	XVI
Abstract .....	XVIII
Sensitivity to drought of rangelands across an aridity gradient.....	XVIII
Capítulo 1.....	1
Introducción general.....	1
1.1 Antecedentes y planteo del problema: .....	2
1.1.1 El impacto de las sequías en ecosistemas naturales.....	2
1.1.2 Sensibilidad a la sequía: un indicador de la capacidad de respuesta de los ecosistemas.....	5
1.1.3 La importancia de estudiar ecosistemas pastoriles a lo largo de un gradiente ambiental.....	7
1.1.4 Factores abióticos y bióticos que determinan la sensibilidad a la sequía de los ecosistemas pastoriles.....	8
1.1.5 Cambios en la respuesta del forraje de acuerdo con la disponibilidad de recursos .....	10
1.2: Objetivos, hipótesis y estructura de la tesis .....	13
Capítulo 2.....	16
Índices estandarizados para estimar la sensibilidad a la sequía en los ecosistemas .....	16
2.1 Introducción .....	17
2.2 Métodos .....	20
2.2.1 Índices de sensibilidad a la sequía.....	20
2.2.2 Nuevo índice de sensibilidad a la sequía .....	21
2.2.3 Simulaciones para índices relativos y absolutos .....	22
2.2.4 Aplicación de índices relativos y absolutos con datos empíricos globales .....	23
2.3 Resultados .....	24
2.3.1 Simulaciones .....	24
2.3.3 Aplicación de índices relativos y absolutos con datos empíricos globales .....	28
2.4 Discusión .....	30
2.4.1 Simulaciones .....	30

2.4.2 Aplicación de índices relativos y absolutos con datos empíricos globales .....	33
2.5 Conclusiones.....	35
Capítulo 3.....	36
Controles bióticos y abióticos de la sensibilidad de la producción forrajera frente a la sequía en ecosistemas pastoriles argentinos .....	36
3.1 Introducción .....	37
3.2 Metodología:.....	44
3.2.1 Sitios de estudio ubicados en un gradiente ambiental.....	44
3.2.2 Diseño experimental .....	45
3.2.2 Recopilación de datos .....	48
3.2.3 Análisis estadístico.....	52
3.3 Resultados .....	54
3.4 Discusión .....	60
3.4.1 Factores climáticos como principales controles de la sensibilidad a la sequía....	61
3.4.1 Importancia de otros factores como controles de la sensibilidad forrajera a la sequía.....	63
Capítulo 4.....	66
Cambios en la provisión forrajera inducidos por sequías en ecosistemas pastoriles a lo largo de un gradiente de aridez .....	66
4.1 Introducción.....	67
4.2 Metodología .....	71
4.2.4 Análisis de los datos .....	72
4.3 Resultados .....	73
4.3.1 Productividad forrajera a lo largo del gradiente de aridez.....	73
4.3.2 Sensibilidad a la sequía de la productividad forrajera después de tres años de sequía.....	73
4.3.3 Impacto de la sequía en la productividad del forraje a lo largo del tiempo .....	77
4.4 Discusión .....	79
4.4.1 Impactos de la sequía en el forraje: diferencias en la sensibilidad.....	81
4.4.3 Impacto de la sequía en el forraje a lo largo del tiempo.....	84
4.5. Conclusiones .....	85
Capítulo 5.....	87
Efectos de cambios en la disponibilidad hídrica y de nutrientes sobre la productividad forrajera .....	87
5.1 Introducción .....	88
5.2 Metodología .....	94
5.2.1 Sitios de estudio.....	94
5.2.2 Experimento 1: Sequía y Riego .....	96

5.2.3 Experimento 2: Agregado de nutrientes con y sin limitación hídrica .....	98
5.2.4 Variables de respuesta .....	99
5.2.5 Análisis de datos.....	99
5.3 Resultados .....	100
5.3.1 Respuesta de la producción forrajera a reducciones y aumentos en la disponibilidad hídrica .....	100
5.3.2 Respuesta de la producción forrajera al agregado de nutrientes en condiciones de sequía y normales .....	102
5.3.3 Respuesta de las distintas formas de vida y la diversidad a cambios en la disponibilidad de agua y al agregado de nutrientes.....	103
5.4 Discusión .....	104
5.4.1 Respuesta asimétrica del forraje a cambios en la disponibilidad de agua.....	105
5.4.2 Alta sensibilidad del forraje de los ecosistemas pastoriles al agregado de nutrientes .....	109
5.4.3 Respuesta de los factores bióticos a cambios en la disponibilidad de agua y nutrientes .....	110
5.5 Consideraciones finales .....	111
Capítulo 6.....	113
Discusión general .....	113
6.1 Síntesis de los principales resultados de esta tesis.....	115
6.2 Discusión de los principales mensajes generales: .....	118
6.2.1 La sensibilidad de un ecosistema a la sequía depende de la porción de la productividad evaluada .....	118
6.2.2 La importancia de analizar ecosistemas pastoriles en un gradiente de aridez a escala regional.....	121
6.2.3 Cambios de la vegetación ante aumentos en la cantidad de lluvias y nutrientes: no sólo las sequías generan respuestas .....	124
6.3 Nuevos interrogantes planteados a partir de esta tesis y propuestas futuras .....	128
Bibliografía .....	132

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1: Caracterización de los tres sitios hipotéticos sometidos a sequía extrema experimental. La precipitación media anual ( $PPT_M$ ) se expresa en milímetros, la productividad aérea media ( $PPNA_M$ ) en $g\ m^{-2}\ año^{-1}$ y la eficiencia de uso de la precipitación media ( $EUP_M$ ) en $g\ m^{-2}\ mm^{-1}$ .....	23
Cuadro 2.2: Resumen de las características y principales conclusiones sobre su aplicabilidad de los tres índices (Relación Absoluta, Relación Porcentual y Relativo a la Media,) para evaluar la sensibilidad a la sequía.....	33
Cuadro 3.1: Factores de control determinantes de la respuesta de la productividad forrajera a la sequía según categorías climática, edáfica y biótica de acuerdo con la bibliografía. Se muestra la relación que tiene cada factor con la sensibilidad (+ o -) y su importancia relativa como determinante de cambios (cantidad de signos positivos o negativos).....	41
Cuadro 3.2: Sitios de estudio ordenados en función de la precipitación media anual y el índice de aridez. Se muestran los nombres, ubicación geográfica, características climáticas (precipitación media anual en mm- $PPT_M$ -, temperatura media anual en °C – TMA-, índices de aridez estimado como el cociente entre precipitación media anual y evapotranspiración potencial – ETP-; edáficas (% de arena, Carbono y Nitrógeno orgánico del suelo) y la estructura de la vegetación (Riqueza específica, Índice de dominancia y el % de cobertura relativa de pastos). Las series de largo plazo para $PPT_M$ y TMA consideradas en el tiempo van desde 1980 hasta la actualidad; los datos de ETP fueron proporcionados por la base de datos <i>WorldClim</i> desde 1970 hasta el presente.....	48
Cuadro 3.3: Modelos de regresión múltiple de cada año experimental para el conjunto de los nueve sitios analizados considerando la sensibilidad forrajera absoluta y relativa. En cada año se detalla el mejor modelo significativo (el año donde no se obtuvieron modelos significativos se detalla con <i>nd</i> ) con sus correspondientes variables predictoras seleccionadas para la sensibilidad forrajera a la sequía con los índices relativo y absoluto. Los factores de control son: índice de aridez (IA), cobertura relativa de pastos (CP), % de arena en el suelo (AR), riqueza de la comunidad vegetal (RIQ), índice de dominancia de Berger-Parker (BP) y precipitación media anual ( $PPT_M$ ). Se detallan además los estimadores de las pendientes estandarizadas de cada variable predictora con el correspondiente signo, los coeficientes de determinación ( $R^2$ ) y el valor de Akaike Information Criterion (AIC) de cada modelo.....	56
Cuadro 3.4: Modelos de regresión múltiple de cada año experimental para el conjunto de los nueve sitios analizados para sensibilidad de la productividad primaria neta aérea (PPNA) estimada con los índices relativo y absoluto. En cada año se detalla el mejor modelo significativo (los años donde no se obtuvieron modelos significativos ni ninguna variable significativa se detallan con <i>nd</i> ) con sus correspondientes variables predictoras seleccionadas: índice de aridez (IA), cobertura relativa de pastos (CP), % de arena en el suelo (AR) y temperatura media anual (TMA). Se detallan además los estimadores de las pendientes estandarizadas de cada variable predictora con su correspondiente signo, los coeficientes de determinación ( $R^2$ ) y el valor del Akaike Information Criterion (AIC) de cada modelo.....	57
Cuadro 5.1: Características climáticas y de la vegetación de los sitios de estudio donde se llevaron a cabo los experimentos de variabilidad en la disponibilidad de agua y de nutrientes. Índice de aridez: cociente entre precipitación media anual y	

evapotranspiración potencial (Le Houérou, 1996). La productividad forrajera media: sumatoria de la productividad de las especies forrajeras. Se detallan los tratamientos aplicados en cada sitio..... 96

## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 2.1: Sensibilidad a la sequía de tres sitios hipotéticos (I, II y III) estimada con tres índices de sensibilidad: (a,d) Relación Absoluta (RA;  $\text{g m}^{-2} \text{mm}^{-1}$ ), (b,e) Relación Porcentual (RP; sin unidades) y (c ,f) Relativo a la Media (RM; sin unidades) para dos situaciones de disminución relativa de la PPNA debido a eventos de sequía extrema: -50% (paneles superiores; a, b, c) y -30% (paneles inferiores; d, e, f) en diferentes escenarios de precipitación anual ( $\text{mm año}^{-1}$ ). Los sitios tienen diferente eficiencia en el uso de la precipitación (Sitio I  $\text{EUP}_M=0.4 \text{ g m}^{-2} \text{mm}^{-1}$ ; Sitio II  $\text{EUP}_M=0.8 \text{ g m}^{-2} \text{mm}^{-1}$ ; Sitio III  $\text{EUP}_M= 1.2 \text{ g m}^{-2} \text{mm}^{-1}$ ) pero igual precipitación media anual ( $\text{PPT}_M = 1000 \text{ mm año}^{-1}$ ). Los escenarios de precipitación simulada representados en el eje X fueron un escenario de precipitación promedio ( $1000 \text{ mm año}^{-1}$ ), cinco escenarios secos (-10%; -20%; -30%; -40% y -50% por debajo del valor de precipitación promedio) y cinco escenarios húmedos (+10%; +20%; +30%; +40% y +50% por encima del valor medio de precipitación). ..... 27
- Figura 2.2: Sensibilidad a la sequía de tres sitios hipotéticos (I, II y III) estimada por tres índices de sensibilidad: Relación Absoluta (RA;  $\text{g m}^{-2} \text{mm}^{-1}$ ), (b,e) Relación Porcentual (RP; sin unidades) y (c ,f) Relativo a la Media (RM; sin unidades) para dos situaciones de disminución absoluta de PPNA debido a eventos de sequía extrema:  $-300 \text{ g m}^{-2} \text{año}^{-1}$  (paneles superiores; a, b, c) y  $-150 \text{ g m}^{-2} \text{año}^{-1}$  (paneles inferiores; d, e, f) en diferentes escenarios de precipitación anual ( $\text{mm año}^{-1}$ ). Los sitios tienen diferente eficiencia en el uso de la precipitación (Sitio I  $\text{EUP}_M=0.4 \text{ g m}^{-2} \text{mm}^{-1}$ ; Sitio II  $\text{EUP}_M=0.8 \text{ g m}^{-2} \text{mm}^{-1}$ ; Sitio III  $\text{EUP}_M= 1.2 \text{ g m}^{-2} \text{mm}^{-1}$ ) pero igual precipitación media anual ( $\text{PPT}_M = 1000 \text{ mm año}^{-1}$ ). Los escenarios de precipitación simulada representados en el eje X fueron un escenario de precipitación promedio ( $1000 \text{ mm año}^{-1}$ ), cinco escenarios secos (-10%; -20%; -30%; -40% y -50% por debajo del valor de precipitación promedio) y cinco escenarios húmedos (+10%; +20%; +30%; +40% y +50% por encima del valor medio de precipitación). ..... 28
- Figura 2.3: Sensibilidad absoluta (a) y relativa (b y c) a sequías experimentales severas a lo largo de un gradiente de precipitación media anual (que abarca de 163 a  $1632 \text{ mm año}^{-1}$ ). La sensibilidad absoluta evaluada con el índice Relación Absoluta no mostró una relación significativa al  $\alpha= 0.05$ . Las sensibilidades relativas (evaluadas con el índice Relación Porcentual y Relativo a la Media) mostraron una relación lineal significativa con la precipitación media anual. Las líneas discontinuas indican los intervalos de confianza..... 29
- Figura 3.1: Sitios de estudio de esta tesis que se extienden a lo largo del gradiente de aridez natural en Argentina, América del Sur (mapa). Las fotos muestran la simulación de sequía experimental en los ecosistemas pastoriles con los interceptores de precipitación en seis sitios representativos del gradiente. En total hay nueve sitios experimentales..... 47
- Figura 3.2: Parcelas experimentales del tratamiento Sequía con el interceptor de precipitación y sus dimensiones (Foto: extremo más alto 1.60 m, ancho lateral y de

frente 3 m y extremo más bajo 1.20 m) en uno de los sitios de estudio en el extremo húmedo del gradiente (Ea. San Claudio, Pcia. De Bs. As., Argentina). ..... 52

Figura 3.3: Relación de la sensibilidad forrajera con el índice relativo en función de los controles seleccionados (Índice de aridez, menor valor implica más aridez) y índice de dominancia de Berger-Parker en el modelo de regresión múltiple para el primer año de sequía experimental incluyendo los nueve sitios de estudio. El mayor tamaño de los puntos indica mayor cercanía al inicio de los ejes de aridez y se muestran los datos de todas las réplicas para cada sitio. Los planos muestran los modelos de regresión lineal para las variables predictoras. Ningún factor mostró un efecto significativo con la sensibilidad absoluta; por ende, no se grafica este índice. .... 58

Figura 3.4: Relación de los controles seleccionados para la sensibilidad relativa con aridez (mayor aridez con menor valor de índice) en el modelo de regresión múltiple significativos para el segundo año de sequía experimental incluyendo los nueve sitios de estudio..... 59

Figura 3.5: Relaciones de los controles seleccionados para la sensibilidad absoluta (a) y relativa (b) con los controles abiótico climático del índice aridez (IA; más aridez, menor valor de índice) y biótico cobertura de pastos (CP) en los modelos de regresión múltiple significativos para el tercer año de sequía experimental incluyendo los nueve sitios de estudio. El mayor tamaño de los puntos indica mayor cercanía al inicio de los ejes de aridez y se muestran los datos de todas las réplicas para cada sitio. Los planos muestran los modelos de regresión lineal para las variables predictoras..... 59

Figura 3.6: Relaciones de los controles seleccionados para la sensibilidad relativa con el control climático de la Precipitación media anual ( $PPT_M$ ;  $mm\ año^{-1}$ ) y biótico de Riqueza en los modelos de regresión múltiple significativos para el cuarto año de sequía experimental incluyendo los nueve sitios de estudio. El mayor tamaño de los puntos indica mayor cercanía al inicio del eje de aridez y precipitación. Los planos muestran los modelos de regresión lineal para las variables predictoras. .... 60

Figura 4.1: Productividad de forraje promedio de 4 años (en  $g\ m^{-2}\ año^{-1} \pm SE$ ) para parcelas Control en nueve ecosistemas pastoriles distribuidos en un gradiente de aridez (Índice de aridez = Precipitación media anual/Evapotranspiración potencial) en Argentina. Recuadro superior: Proporción de la productividad primaria neta aérea media que representa la productividad forrajera a lo largo del gradiente de aridez. Las significancias estadísticas se indican con la nomenclatura estadística estándar (donde  $***p < 0.001$  y  $**p < 0.01$ ). .... 74

Figura 4.2: Sensibilidad absoluta (a) y relativa (b) a la sequía de la productividad de forraje de ecosistemas pastoriles ubicados a lo largo de un gradiente de aridez en Argentina, después de tres años de sequía. Los cálculos de sensibilidad se realizaron con las Ecuaciones 3.1 y 3.2, descriptas en el Capítulo 3, correspondientes al tercer año experimental. En cada panel se indican las ecuaciones: lineal (a) y cuadrática (b) junto con el  $R^2$  y la significancia estadística del modelo ( $***p < 0.001$ ). .... 75

Figura 4.3: Productividad de forraje en  $g\ m^{-2}\ año^{-1}$  (Media  $\pm$  EE) de los nueve ecosistemas pastoriles para el año de pre-tratamiento (Tiempo 0) y después de tres años experimentales (Tiempo 3) en parcelas con sequia (S) y parcelas control (C). El tratamiento de Sequía está graficado en barras rojas y el Control en barras azules y los valores para el Tiempo 0 en barras grises, y son promedios entre

tratamientos para el tiempo cero. Las barras rayadas representan la productividad de las especies forrajeras dominantes y las verdes la productividad de las especies reemplazantes, en el caso que ocurra dicho reemplazo. Las diferencias significativas se indican con la nomenclatura estadística estándar (\*\*\*)  $p < 0.001$ ; \*  $p < 0.05$ ). En el sitio húmedo San Claudio solo hay datos hasta el segundo año. .... 77

Figura 4.4: Cambio en la productividad del Forraje ( $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$ ) para cada sitio de estudio, desde el año previo al inicio del experimento (Tiempo 0) hasta el último año de análisis (Tiempo 3). El tratamiento Sequía se representa en rojo y el Control en azul. Los puntos indican valores medios ( $\pm \text{EE}$ ). En cada panel se detalla información relevante de los sitios: la precipitación media anual ( $\text{PPT}_M$ ,  $\text{mm año}^{-1}$ ), el índice de aridez (IA, sin unidades) y la productividad media de forraje ( $\text{PF}_M$ ,  $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$ ). Las diferencias significativas entre tratamientos se indican como \*\*\*)  $p < 0.001$ ; \*  $p < 0.05$ ..... 78

Figura 4.5: Tamaño del efecto temporal de los tratamientos sobre la productividad de forraje en parcelas control (azul) y sequía (rojo) entre el tiempo 3 y el tiempo 0 (pretratamiento) a lo largo de un gradiente de aridez en Argentina. El tamaño de efecto temporal se estimó como el logaritmo natural de la tasa de la PF en el Tiempo 3 y el Tiempo 0, pretratamiento, parcelas experimentales. Los puntos indican valores medios ( $\pm \text{IC}$ ) para  $n=3$ ..... 79

Figura 5.1: Modelo conceptual de cambios en la respuesta de la producción forrajera ante cambios en la disponibilidad de recursos modulados por el control biótico hipotetizados en este estudio. *Izquierda:* (1) Los sitios áridos exhiben asimetría en la respuesta de la productividad forrajera al agua ya que son más impactados por las sequías (indicado con símbolo negativo y flecha más gruesa) que beneficiados por la mayor oferta hídrica (indicado con símbolo positivo y flecha más gruesa) porque las especies forrajeras (mayormente pastos perennes) no toleran déficits hídricos por largos períodos y por restricciones de la estructura vegetativa responden poco a los aumentos en las precipitaciones. *Derecha:* (1) Los ecosistemas pastoriles húmedos, a diferencia de los áridos, poseen una respuesta forrajera al cambio en la disponibilidad del agua muy baja (manifiestan insensibilidad) y de manera simétrica (las caídas e incrementos de la productividad forrajera son similares, ante incrementos o reducciones en la disponibilidad de agua de igual magnitud) por que el crecimiento vegetal esta principalmente determinado por la disponibilidad de nutrientes y no por agua. (2) La combinación de sequía y agregado de nutrientes va a generar una reducción indirecta (línea punteada) en la producción forrajera porque la restricción hídrica disminuye la absorción de nutrientes por la vegetación. (3) La respuesta de la comunidad vegetal a través de cambios en la diversidad y la composición de formas de vida ante cambios en los recursos va a controlar el efecto sobre la producción forrajera de cada ecosistema, dado que, por ejemplo, las herbáceas responden más al agua y nutrientes que las leñosas. Los números entre paréntesis indican las hipótesis específicas (1 a 3). El grosor de las flechas indica la importancia del efecto (más grueso, más importante) y las líneas discontinuas son relaciones indirectas, mientras que las continuas son directas..... 94

Cuadro 5.1: Características climáticas y de la vegetación de los sitios de estudio donde se llevaron a cabo los experimentos de variabilidad en la disponibilidad de agua y de nutrientes. Índice de aridez: cociente entre precipitación media anual y evapotranspiración potencial (Le Houérou, 1996). La productividad forrajera

- media: sumatoria de la productividad de las especies forrajeras. Se detallan los tratamientos aplicados en cada sitio..... 96
- Figura 5.2: Variación de la precipitación anual a lo largo de los años experimentales en los sitios áridos (a y b) y húmedo (c). La lluvia ambiente de cada año corresponde a la línea en color azul (tratamiento Control). Los tratamientos de sequía (línea roja) y riego (línea negra) se corresponden con una reducción y un agregado del 50% de la lluvia ambiente de cada año respectivamente para simular una baja y una alta oferta hídrica en cada sitio. La línea punteada muestra la precipitación media anual de cada sitio. Notar la diferente escala en el eje vertical de los tres paneles. .... 97
- Figura 5.3: Representación esquemática del diseño experimental integrado con tratamiento de intercepción de la precipitación e irrigación activa (mediante utilización de bombas eléctricas alimentadas a energía solar) para ecosistema húmedo. Los ecosistemas áridos siguen el mismo diseño sin la utilización de bombas, baterías ni paneles solares utilizando métodos pasivos de riego. Adaptado de Gherardi y Sala (2013)..... 97
- Figura 5.4: Biomasa forrajera ( $\text{g m}^{-2}$ ) previo al experimento y luego de 4 años experimentales para tres tratamientos de disponibilidad de agua: Control (azul), Riego (negro) y Sequía (rojo). Letras distintas indican diferencias significativas con relación al tratamiento Control y la significancia está indicada con asteriscos (\*\*p < 0.001 y \*p < 0.05)..... 101
- Figura 5.5: Cambio en la biomasa forrajera en función del cambio en la oferta hídrica según el tratamiento (Riego +50% y Sequía -50%) y relativizado al cambio de la lluvia de cada año en relación con la media del sitio (a y b = áridos; c = húmedo). El cambio en la BF se calcula a través de la diferencia entre la BF en la parcela tratada y las controles (Riego en símbolos negros y Sequía rojos), relativizando por la BF media (estimada en base a los años experimentales de las parcelas Control). La estimación del cambio en la precipitación es idéntica al cálculo usado para el cambio en la BF. Porcentajes por encima de la línea punteada del cero indican aumentos de la BF y por debajo caídas debidos a los tratamientos. Cada uno de los puntos indica los años experimentales del primer al cuarto año (Año 1 = cuadrado lleno; Año 2 = triángulo lleno; Año 3 = círculo vacío; Año 4 = círculo lleno). .... 101
- Figura 5.6: Biomasa forrajera ( $\text{g m}^{-2}$ ) a lo largo de los años experimentales (pre-tratamiento y al tercer año) para los tratamientos agregado de Nutrientes (en violeta), Control (en azul) Sequía (rojo) y Nutrientes x Sequía (verde) para el sitio árido (a) y los húmedos (b y c). Las diferencias significativas de cada tratamiento relativo al Control están indicadas con letras distintas y asteriscos según la significancia (\*\*p < 0.001, \*p < 0.01 y con un punto para diferencias marginalmente significativas). Notar el cambio de escala en eje Y entre el primer panel y los otros dos..... 103
- Figura 5.7: Biomasa viva aérea ( $\text{g m}^{-2}$ ) de las distintas formas de vida comparando el tratamiento Control con los tratamientos Sequía, Riego, Nutrientes y Nutrientes con sequía (NxS). Las formas de vida analizadas son hierbas anuales (barras azules), dicotiledóneas (barras naranjas), sub-arbustos (barras amarillas), pastos (barras magenta) y leñosas (barras verdes). Las diferencias significativas que produjo cada tratamiento relativo al Control están indicadas con letras distintas y la significancia con asteriscos (\*\*p < 0.001, \*p < 0.05 y puntos para diferencias

marginales). Sólo se incluyeron los sitios áridos porque son los que poseen más de una categoría dominante (ver Cuadro 5.1).....	104
Figura 6.1: Diagrama conceptual basado en los resultados de esta tesis que describe la variabilidad en la sensibilidad a la sequía de la producción forrajera (línea llena) y de la productividad primaria neta aérea (PPNA; línea discontinua) en función de la disponibilidad hídrica. La proporción de forraje disminuye desde ecosistemas pastoriles áridos (con una proporción forrajera de 40-50% relativa a la PPNA) hacia ecosistemas pastoriles semiáridos (60-70%) y húmedos (80-90%). Por otro lado, la sensibilidad de la productividad forrajera y total disminuyen hacia el extremo húmedo, pero como la productividad forrajera es más sensible las diferencias entre ambas son máximas en el extremo árido.....	121
Figura 6.2: Esquema conceptual en base a las respuestas encontradas en los experimentos presentados en el Capítulo 5. ....	127
Figura 6.3: Esquema conceptual en base a los efectos de los tratamientos a lo largo del tiempo y las respuestas encontradas en los experimentos de agua y nutrientes llevados a cabo en esta tesis que se describen en detalle en el Capítulo 5.....	128

## Abreviaturas

AIC: Criterio de Información de Akaike

AR: % de arena de un suelo en un sitio dado

BA: Biomasa viva aérea ( $\text{g m}^{-2}$ )

BF: Biomasa forrajera ( $\text{g m}^{-2}$ )

CP: Cobertura de pastos (%)

D: índice de Simpson

ETP: Evapotranspiración potencial de un sitio dado ( $\text{mm año}^{-1}$ )

EUP: Eficiencia en el uso de la precipitación ( $\text{g m}^{-2} \text{mm}^{-1}$ )

EUPM: Eficiencia en el uso de la precipitación media ( $\text{g m}^{-2} \text{mm}^{-1}$ )

H: índice de diversidad de Shannon-Weaver

IA: índice de aridez

PF: Productividad forrajera ( $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$ )

PFM: Productividad forrajera media ( $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$ )

PFc: Productividad forrajera control ( $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$ )

PFs: Productividad forrajera sequía ( $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$ )

PF<sub>T0-3</sub>: Productividad forrajera desde el año cero al año tres de tratamiento ( $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$ )

PPNA: Productividad primaria neta aérea ( $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$ )

PPNA<sub>ESP</sub>: Productividad primaria neta aérea de cada especie de análisis ( $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$ )

PPNA<sub>M</sub>: Productividad primaria neta aérea media ( $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$ )

PPT: Precipitación ( $\text{mm año}^{-1}$ )

PPT<sub>M</sub>: Precipitación media anual ( $\text{mm año}^{-1}$ )

PPTc: Precipitación control ( $\text{mm año}^{-1}$ )

PPTs: Precipitación sequía ( $\text{mm año}^{-1}$ )

NPK-D: Red internacional de Nutrientes cruzado con sequía

R<sup>2</sup>: Coeficiente estadístico de determinación

RA: índice Relación Absoluta

RM: índice Relativo a la Media

RP: índice Relación Porcentual

SA: Sensibilidad Absoluta

SPEI: índice estandarizado de evapotranspiración y precipitación

SR: Sensibilidad Relativa

UV: ultravioleta

TMA: Temperatura media anual (°C)

## Resumen

### **Sensibilidad a la sequía de ecosistemas pastoriles a lo largo de un gradiente de aridez**

Los pronósticos de cambios en el clima predicen alteraciones en las precipitaciones, la temperatura y la frecuencia e intensidad de eventos extremos como sequías e inundaciones. Las sequías suelen reducir la provisión de servicios ecosistémicos de los pastizales naturales tales como la oferta de forraje para el ganado, el almacenamiento de carbono y el mantenimiento de la diversidad, con implicancias para la producción ganadera y el bienestar humano. Sin embargo, aún está poco claro qué ecosistemas son más vulnerables y cuáles son las características que determinan la sensibilidad a la sequía de los pastizales naturales. El objetivo de esta tesis fue comparar la sensibilidad de la producción de forraje frente a varios años consecutivos de sequías en ecosistemas pastoriles ubicados en un gradiente de aridez en Argentina y entender sus causas. De manera experimental, se impuso sequía extrema durante cuatro años, mediante la exclusión del 40 - 60% de las precipitaciones, en nueve sitios de pastizales en Argentina y se evaluó la sensibilidad utilizando distintos índices, uno de ellos desarrollado en el marco de esta Tesis. Los sitios comprendían un rango de precipitación media anual desde 170 a 1000 mm año<sup>-1</sup>, desde la estepa Patagónica hasta los pastizales pampeanos. Además, se describió la respuesta del forraje ante aumentos en la disponibilidad de agua y de nutrientes en cinco de esos sitios para evaluar la simetría en la respuesta ante aumentos y déficit de recursos. Luego de cuatro años de tratamientos, los sitios áridos y semiáridos manifestaron la mayor sensibilidad, con disminuciones de la productividad forrajera de 48 y 50%, respectivamente. En cambio, la productividad forrajera en los sitios del extremo húmedo se mostró insensible ante sequías de similar magnitud y duración. Se determinó que los principales controles de la sensibilidad fueron la aridez y la diversidad biológica de las comunidades vegetales. Por último, se encontró que tanto sitios áridos como húmedos responden de manera significativa al agregado de nutrientes y agua,

pero sólo los sitios áridos mostraron una respuesta significativa a la ocurrencia de años húmedos sucesivos. Esta tesis permite mejorar el conocimiento sobre la sensibilidad a la sequía de ecosistemas pastoriles ubicados en un gradiente de aridez, aportando nuevos elementos para desarrollar estrategias de manejo que preserven el recurso forrajero amenazado por el cambio climático y la intensificación de la ganadería.

Palabras clave: cambio climático, pastizal, producción forrajera, provisión de servicios ecosistémicos, ganadería, índices de sensibilidad a la sequía

## **Abstract**

### **Sensitivity to drought of rangelands across an aridity gradient**

Future climate changes are predicted with alterations in rainfall, temperature and the frequency and intensity of droughts. Droughts can reduce the provision of ecosystem services such as fodder, carbon storage and maintenance of diversity, with implications for livestock production and human well-being. However, it is still unclear which are the main factors that determine the sensitivity to drought of rangeland ecosystems and their manifested responses. The objective of this thesis was to compare the sensitivity of forage against several consecutive years of drought in rangelands located in an aridity gradient in Argentina using different indices. Experimentally, sensitivity to drought was evaluated for four years at nine sites. In addition, was assessed how the forage responded to changes in the availability of water and nutrients in five of these sites. After four years of experimental drought, the arid and semi-arid sites showed the greatest sensitivity, with decreases of 48 and 50% in forage productivity, respectively. In contrast, after droughts of a similar magnitude, the sites in the humid extreme were insensitive. The main factors that control sensitivity were determined to be climatic factors and diversity. Finally, it was found that both arid and humid sites respond significantly to the addition of nutrients, and only arid sites showed a significant response to the occurrence of successive wet years. This thesis allowed to improve knowledge about the sensitivity of rangelands located in an aridity gradient, providing new elements to develop management strategies for the preservation and use of forage resources of these ecosystems threatened by climate change.

Keywords: climate change, grasslands, forage production, ecosystem services provision, aridity gradient, livestock production, sensitivity drought indices

# **Capítulo 1**

## **Introducción general**

## **1.1 Antecedentes y planteo del problema:**

### **1.1.1 El impacto de las sequías en ecosistemas naturales**

El cambio global actualmente afecta los ecosistemas terrestres e involucra alteraciones en factores climáticos, los regímenes de disturbio y cambios en la biodiversidad (Steffen et al., 2015). Los principales cambios climáticos como la mayor variabilidad en las precipitaciones y aumentos de temperatura generan cambios significativos en el funcionamiento de ecosistemas terrestres (IPCC, 2021). La intensificación del ciclo hidrológico global determina modificaciones en los patrones de precipitación intra e interanual (Wilcox et al., 2015) y aumenta la frecuencia de años extremadamente secos y húmedos con consecuentes sequías e inundaciones (Hsu y Adler, 2014; Knapp et al., 2015; Ciais, et al., 2017). Sin embargo, los sistemas biológicos responden de forma diferente a estos cambios hidrológicos, siendo algunos muy vulnerables y otros muy resistentes a los mismos eventos (Frank et al., 2015). Dado que el cambio global se intensificará en las próximas décadas, es importante conocer las características de los ecosistemas que determinan su sensibilidad, para incrementar la capacidad de predicción y alertar a la ciudadanía sobre los efectos y alcances (Bellard et al., 2012).

La sequía, definida como una ausencia prolongada o marcada deficiencia de precipitación (IPCC, 2021), genera cambios en el funcionamiento de los ecosistemas, generalmente disminuyendo la productividad primaria neta aérea (PPNA; Hoover y Rogers, 2016; Huxman et al., 2004). Esta definición meteorológica de las sequías se asocia también con intervalos cada vez más largos entre eventos de precipitación combinados con temperaturas más cálidas, lo cual genera alteraciones en el movimiento de agua en el suelo y modifica su dinámica (Yu y D'Odorico, 2014). Los cambios hidrológicos pueden afectar la absorción de agua por la vegetación (Yu y D'Odorico, 2014), generar incrementos en la mortalidad de las

plantas o pérdidas en la cobertura y, por lo tanto, disminuir la PPNA (Niu et al., 2014). El estudio de los fenómenos de sequía es importante para comprender el impacto en escenarios ambientales actuales y futuros (Wang et al., 2018).

Las pérdidas económicas, sociales y ambientales que están asociadas a fenómenos de sequía son causa de gran preocupación tanto a nivel internacional como nacional (Reichstein et al., 2013). Las disminuciones en las precipitaciones tienen gran impacto en las actividades antrópicas (Saurral et al., 2017), incluyendo las actividades productivas de índole agropecuario como la ganadería. Las previsiones para el siglo veintiuno apuntan, principalmente, a un incremento en el riesgo de eventos de sequía que varía entre continentes (IPCC, 2021). Dentro de Sudamérica, se espera una gran variabilidad de la severidad de estos eventos entre regiones, de acuerdo con la estacionalidad en que ocurren las disminuciones en precipitaciones y de la variabilidad interanual de las lluvias (Núñez et al., 2009; Dai, 2011). Particularmente, en Argentina, durante las últimas décadas ocurrieron largos y severos eventos de sequía (Botana et al. 2011). Por ejemplo, en el año 1997, casi un 70% de la provincia de Buenos Aires, una región con ecosistemas pastoriles ganaderos de alto nivel productivo se vio afectada por reducciones en las precipitaciones. En 2008 las precipitaciones se redujeron entre un 40 a 60% de la precipitación media de la región pampeana y se declaró el “Desastre Agropecuario Nacional” debido a la extensa área afectada, las reducciones en las cosechas agrícolas, la mortandad de miles de cabezas de ganado debido a la escasez de forraje y la consecuente generación de severas pérdidas económicas (Scarpati et al., 2016). Para algunas zonas áridas del país se pronostican incrementos en la ocurrencia de sequías (IPCC, 2021), y también para los ecosistemas pastoriles de la región pampeana, aunque de menor duración y severidad (Scarpati et al., 2016). Sumada a esta variabilidad en la intensidad de las sequías, las áreas de nuestro país afectadas difieren en cómo son impactadas y en su capacidad de respuesta. Todavía no

contamos con la información necesaria para entender qué ecosistemas son los más vulnerables y qué factores determinan la sensibilidad diferencial a las sequías de los ecosistemas pastoriles de Argentina.

Algunos trabajos analizaron las proyecciones y alcances de los cambios en las precipitaciones en Sudamérica (Vera et al., 2006), alertando sobre la ocurrencia de sequías extremas (Marengo & Espinoza, 2016). El impacto de las sequías sobre ecosistemas naturales depende fundamentalmente de las características de las especies vegetales de las comunidades, lo cual incluye sus sensibilidades a cambios en diferentes atributos climáticos (Knapp & Smith, 2001). Es decir, cómo se afecte el ecosistema que está experimentado el fenómeno va a estar determinado por que especies están presentes, sus características idiosincráticas y cuáles son sus rasgos funcionales (Ruppert et al., 2012). Sin embargo, la tasa de ocurrencia de los cambios climáticos en la actualidad excede los límites posibles de los procesos de adaptación (Stringer et al., 2009). En general, se espera que las zonas áridas y semiáridas se vean muy expuestas y sean las más vulnerables a disminuciones en las precipitaciones debido a la baja diversidad funcional y/o la identidad de las especies presentes que influyen en la sensibilidad del ecosistema (Dai, 2011; Knapp et al., 2015).

El deterioro ambiental de ecosistemas naturales también está asociado a otras consecuencias de la actividad humana tales como transformaciones en los ciclos biogeoquímicos, la pérdida de biodiversidad y las invasiones biológicas (Sala et al., 2000; Vitousek et al., 1997), que se suman a los cambios en el clima (Flombaum et al., 2017). Las actividades antrópicas asociadas a actividades industriales, prácticas agropecuarias como la fertilización y procesos como las deposiciones atmosféricas han aumentado los ingresos de nitrógeno y otros nutrientes a los ecosistemas (Fay et al., 2015). Estos aumentos pueden afectar los ciclos de todos los nutrientes y el balance de carbono de los ecosistemas (Borer et al., 2014). Debido al cambio climático y al incremento de la disponibilidad de nutrientes

(Steffen et al., 2015), el futuro funcionamiento y la provisión de servicios de los ecosistemas como la productividad forrajera y el mantenimiento de la biodiversidad se están viendo cada vez más comprometidos (Smith et al., 2015). Conocer los efectos de los cambios en disponibilidad de recursos sobre los ecosistemas naturales es clave para entender y predecir los cambios en la capacidad de la naturaleza para proveer servicios, que tienen un rol central en el desarrollo y el bienestar social (Costanza, 2000; Costanza et al., 1998, 2014).

### **1.1.2 Sensibilidad a la sequía: un indicador de la capacidad de respuesta de los ecosistemas**

A pesar de la escala global de los cambios climáticos, los ecosistemas muestran distinta respuesta o sensibilidad a eventos extremos como las sequías, cuyas consecuencias no son las mismas en distintas regiones y tipos de ecosistemas (Schwalm et al., 2017). La sensibilidad describe el grado en el que se ven afectados atributos funcionales y estructurales ante un cambio en el ambiente abiótico, mostrando distintas tasas que describen la magnitud y naturaleza del cambio e indican la capacidad de respuesta de los ecosistemas (Wilcox et al., 2017). La sensibilidad puede analizarse a través de la variación en cualquier atributo, tal como la PPNA, en función de un cambio en el factor determinante (o *driver*), y describirse utilizando diversos índices (Isbell et al., 2017; Smith et al., 2017). Así, por ejemplo, la sensibilidad a la sequía de la productividad forrajera describe el cambio en esta variable del funcionamiento en relación con la disminución en la precipitación, y es el cambio relativo a la magnitud que se reducen las precipitaciones (Bondaruk et al., 2022; Smith et al., 2017; Wilcox et al., 2017). La sensibilidad ante fluctuaciones ambientales suele estar relacionada con la intensidad del cambio ambiental (Flombaum et al., 2017). Por eso, es importante evaluar los cambios en forma relativa ante un cambio ambiental o *driver* (Smith et al. 2017). Por ello, los índices para caracterizar la sensibilidad a la sequía cuantifican los cambios en la PPNA producidos entre un año determinado y un año seco, o si se trata de un experimento,

cuantifican el cambio entre las parcelas control y aquellas en las que se impuso una sequía en función de la reducción de lluvia experimental. Entonces, valores altos refieren a situaciones donde la PPNA bajo sequía es muy baja en relación con los valores de la situación sin sequía (sitio muy sensible y afectado) y cuando los valores del índice son bajos, significa que hay poca variación con la sequía (sitio poco sensible y muy resistente a la falta de agua). Estudiar índices que consideren las condiciones medias del sitio para determinar la variabilidad a la sequía aportaría información para comparar entre ecosistemas.

Los experimentos a campo que manipulan la precipitación para simular sequías sirven como herramientas para comprender los mecanismos causales de los procesos ecológicos como respuesta ante estos eventos (Kreyling et al., 2017). Los estudios de síntesis realizados a través de la comparación de experimentos de sequía y observación de los efectos de eventos naturales revelaron diferencias en la respuesta de las comunidades vegetales ante cambios en el régimen de lluvias (Wu et al., 2011). Sin embargo, en las comparaciones hechas con metaanálisis se han incluido eventos de sequía de diferente intensidad y duración, analizando distintas variables respuesta, la manera de estimación y las escalas espaciales y temporales. Por lo que no se puede inferir si la respuesta diferencial de los ecosistemas es producto de alguna característica del sistema biológico o consecuencia de la intensidad variable del evento meteorológico. Los trabajos de síntesis no permiten discernir los mecanismos que explican esa sensibilidad diferencial (Knapp et al., 2015; Seddon et al. 2016). La ejecución de experimentos comparables para evaluar las diferentes respuestas a la sequía y la alteración que se genera en el funcionamiento de sistemas naturales contrastantes es una alternativa para comprender los mecanismos del impacto en la vegetación y en la provisión de servicios (Borer et al., 2014).

### **1.1.3 La importancia de estudiar ecosistemas pastoriles a lo largo de un gradiente ambiental**

Los ecosistemas pastoriles incluyen estepas arbustivas, herbáceas y mixtas, pastizales y contemplan un área extensa en la biósfera, entre el 25 a 40% de la superficie terrestre, con gran variabilidad en los tipos de suelo, estructura del paisaje y tipos de uso de los recursos, entre otros (Derner & Augustine, 2016). Estas tierras de pastoreo son extensamente explotadas a nivel mundial para diversas actividades productivas principalmente por herbívoros domésticos, por lo que el desarrollo de estrategias de manejo es clave para permitir su utilización sostenible, promover la conservación de los servicios ecosistémicos y reducir su deterioro (Peri et al., 2021). El régimen de precipitaciones es un determinante importante del funcionamiento de estos ecosistemas ya que en el amplio rango de precipitación media anual que abarcan (de 100 hasta 1000 mm año<sup>-1</sup>), el crecimiento de las plantas está principalmente controlado por la disponibilidad de agua (Sala et al., 1988). Por lo tanto, la disminución de las lluvias puede tener consecuencias importantes en la PPNA y en todos los demás niveles tróficos (Heisler-White et al., 2008; Le Houérou, 1996; Sala et al., 1988). Conocer los efectos de cambios en el régimen de precipitaciones y de la mayor ocurrencia de sequías en ecosistemas pastoriles tiene implicancias importantes en su funcionamiento dado que sustentan muchas actividades socio económicas. Siendo la de mayor importancia la producción ganadera, sobre la cual el impacto de una sequía puede tener severas consecuencias en términos productivos, económicos y sociales (Gherardi y Sala, 2015; Hsu et al., 2012; Kinugasa et al., 2012; Knapp & Smith, 2001; Knapp et al., 2015; Milchunas y Lauenroth, 1993).

Los gradientes ambientales han sido utilizados ampliamente para inferir procesos que controlan la estructura y el funcionamiento ecosistémico (Vitousek y Matson, 1991). Por ejemplo, al observar la variabilidad de la vegetación desde sitios muy áridos a sitios húmedos, se encuentran cambios en la estructura, la cobertura, las formas de vida presentes

y la biomasa total (Bertiller et al., 2006). Estudiar ecosistemas a través de un gradiente de aridez permite hacer inferencias de procesos temporales estudiando los cambios en el espacio. En particular, gradientes que abarcan sitios de significativa importancia como áridos y semiáridos que dan cuenta a nivel global de un 45% de la superficie terrestre (Poulter et al., 2014) y en Argentina casi del 75% de su territorio (Fernández y Busso, 1999). Además, al incluir un gradiente que incorpora un extremo más húmedo, se tienen en cuenta ecosistemas de gran importancia productiva y económica. Los ecosistemas pastoriles que sustentan ganadería se extienden a lo largo de gradientes de aridez y aportan principalmente el servicio ecosistémico de productividad forrajera (Yahdjian et al., 2015). Sin embargo, la cantidad de forraje, su calidad y la proporción de especies consideradas forrajeras varía con el grado de aridez y la productividad de cada sistema. La productividad forrajera puede variar sustancialmente de la productividad total, dependiendo de la composición específica de las comunidades (Coughenour, 1985; Golluscio et al., 2009). Donde, para conocer la provisión de forraje de un ecosistema pastoril es necesario complementar ecología de ecosistemas y ecología de comunidades (frecuentemente abordadas por separado). Determinar los cambios asociados en el funcionamiento y la provisión forrajera de los ecosistemas pastoriles debido a las sequías permite conocer la capacidad de respuesta productiva y su sensibilidad a estos eventos climáticos. Este conocimiento va a permitir además identificar aquellos ecosistemas pastoriles más sensibles para anticipar y pronosticar la oferta de alimento para el ganado ante distintos escenarios de cambio climático.

#### **1.1.4 Factores abióticos y bióticos que determinan la sensibilidad a la sequía de los ecosistemas pastoriles**

Las diferencias en la sensibilidad a la sequía entre ecosistemas pueden estar asociadas con el régimen histórico de precipitación, su variabilidad interanual, la estacionalidad y/o la frecuencia y el tamaño de eventos de lluvia y su correspondiente aprovechamiento por parte

de las plantas a través de atributos de la comunidad vegetal (Magliano et al., 2015). Los factores abióticos como la aridez, la precipitación, la temperatura y la disponibilidad de nutrientes minerales, entre otros, regulan los cambios en la vegetación y limitan la respuesta ante una sequía (Fay et al., 2015; Milchunas y Lauenroth, 1993; Sala et al., 1988; Yahdjian y Sala, 2006). En varios trabajos se evaluó la respuesta en el funcionamiento del ecosistema ante cambios en la lluvia, analizando la eficiencia en el uso de la precipitación de la vegetación como aproximación para describir la sensibilidad del sistema (Bai et al., 2008; Le Houerou et al., 1988). Utilizando esta medida integradora, se determinó que los ecosistemas áridos son más sensibles (tienen pendientes mayores en la relación precipitación- productividad) que los sistemas húmedos (Huxman, et al., 2004; Maurer et al., 2020; Sala et al., 2012). Sin embargo, otros trabajos muestran que al evaluar la respuesta de la PPNA ante cambios en la precipitación los más sensibles son los semiáridos (Hsu et al., 2012; Paruelo et al., 1999). A su vez, la sensibilidad a sequías también está inversamente relacionada con la precipitación media anual y por ende con la PPNA media del sitio (Wilcox et al., 2015). Determinar cómo cambia la sensibilidad de la vegetación ante cambios en las precipitaciones no sólo va a permitir indicar los ecosistemas más vulnerables, sino también encontrar los factores que generan las diferencias entre ecosistemas.

Los atributos bióticos de las comunidades vegetales que modulan la relación con la PPNA, como la diversidad (por ejemplo, a través de la cantidad de especies y de grupos funcionales), pueden explicar también la sensibilidad a la sequía de los ecosistemas pastoriles, siendo generalmente mayor la estabilidad en comunidades más diversas (Vogel et al., 2012a). A mayor diversidad, suele haber una mayor complementariedad de nichos entre las especies y así el sistema puede mostrar múltiples respuestas específicas ante perturbaciones extremas, lo que permite una mayor estabilidad funcional (Isbell et al., 2009; Yachi y Loreau, 1999). En ecosistemas pastoriles de Estados Unidos, se comprobó que las

comunidades vegetales más diversas eran más resistentes a la sequía (su productividad durante la sequía se alejaba menos de la media) que comunidades más empobrecidas en especies (Tilman et al., 1996). Otros experimentos donde se ha manipulado la riqueza de especies en ecosistemas pastoriles mostraron que la diversidad afecta la resistencia a la variabilidad climática (de Mazancourt et al., 2013). Otro factor importante que modula la respuesta es la presencia de formas de vida clave (como pastos y arbustos), la importancia que tienen éstas en términos de dominancia y cómo es su respuesta a la sequía. Por ejemplo, la forma de vida de arbustos en una estepa será menos sensible a eventos de sequía que los pastos (Gherardi y Sala, 2015). Entonces, la respuesta de la comunidad vegetal ante sequías va a estar asociada a cuán sensible es y qué tasa de crecimiento tiene la especie funcionalmente dominante (Smith y Knapp, 2003). Es decir, la diversidad funcional o el rango de rasgos funcionales de las especies presentes en una comunidad es más determinante del funcionamiento ecosistémico que la riqueza específica (Díaz y Cabido, 2001). De hecho, lo más determinante son los rasgos funcionales de las especies dominantes, ya que son los que están más fuertemente asociados con la resistencia del sistema ante distintos disturbios (MacGillivray et al. 1995). Sin embargo, aún se desconocen los mecanismos asociados con la estructura y composición de especies vegetales, su grado de abundancia relativa y sus rasgos que modifican la sensibilidad de la productividad forrajera de ecosistemas pastoriles que se ubican a lo largo de gradientes de aridez.

### **1.1.5 Cambios en la respuesta del forraje de acuerdo con la disponibilidad de recursos**

Los aumentos en la disponibilidad de recursos como nutrientes o agua permiten incrementar la productividad de los ecosistemas (Fay et al., 2015). Sin embargo, la respuesta puede ser variable según las especies presentes y las tolerancias a limitaciones de agua o nutrientes que ellas tengan (Van Ruijven y Berendse, 2010). A su vez, la respuesta va a estar

determinada por la interacción entre distintos tipos de recursos (Huxman et al., 2004; Wilcox et al., 2015).

Determinar cómo es la sensibilidad ante aumentos o disminuciones en la disponibilidad de agua o nutrientes, y el consecuente impacto en la oferta de forraje, es interesante ya que la respuesta de la comunidad vegetal ante mayor o menor oferta de recursos puede ser asimétrica (Wilcox et al., 2017). Por ejemplo, la sensibilidad ante un exceso de lluvia o una sequía pueden ser muy distintas. Se ha documentado falta de respuesta de la comunidad vegetal a incrementos en la disponibilidad de agua debido a que la ocurrencia de limitaciones hídricas previas impide que la cantidad y el momento de un determinado pulso de lluvia pueda ser aprovechado por las plantas, ya que podrían carecer de las estructuras necesarias para la utilización de dicho recurso (Fernández, 2007; Paruelo et al., 1999). Esto implica que, en años húmedos con alta disponibilidad de recursos, la estructura y la composición de la comunidad vegetal pueden actuar como una restricción, impidiendo un crecimiento de las plantas acorde a ese pulso de agua (Yahdjian y Sala, 2006). Una comunidad vegetal con baja diversidad de grupos funcionales y especies, o baja densidad de meristemas de renuevo, no permite un aprovechamiento eficiente de una oferta hídrica adicional, generando desfases entre la oferta de recursos y la respuesta inmediata posterior de la vegetación (Paruelo et al., 1999; Reichmann et al., 2013; Tilman et al., 1996; Yahdjian y Sala, 2006).

Otro aspecto que puede generar variabilidad en la respuesta del forraje a cambios en las precipitaciones es la disponibilidad de nutrientes en el suelo y su interacción con la disponibilidad de agua (Hooper y Johnson, 1999; Yang et al., 2011a). Está comprobado que, en ecosistemas áridos y semiáridos, los pulsos de lluvia tienen consecuencias significativas sobre el ciclado de los nutrientes (Austin et al., 2004; Yahdjian y Sala, 2010). Dado que nutrientes tales como el nitrógeno y el fósforo son esenciales para muchos procesos biológicos, la falta de respuesta a la lluvia en años húmedos también podría estar mediada

por limitaciones en la disponibilidad de estos elementos esenciales para las plantas (Fay et al. 2015). Los ecosistemas pueden responder diferente según el efecto que tenga la interacción entre la disponibilidad hídrica y la de nutrientes, y según su ubicación a lo largo del gradiente de aridez. Sin embargo, no está totalmente dilucidado cómo será el impacto de dicha interacción, y conocer cómo varía el forraje ante baja o alta oferta hídrica (año seco o húmedo), y bajo diferente disponibilidad de nutrientes permitirá caracterizar mejor la respuesta de los ecosistemas ante el cambio global (Wilcox et al. 2017).

Dilucidar los determinantes de la sensibilidad del forraje a la sequía en ecosistemas pastoriles requiere analizar los cambios en la vegetación entre años distintos y en diferentes sitios. Sin embargo, al estudiar la sensibilidad a la sequía a lo largo del tiempo en gradientes ambientales, es complejo hacer una comparación ya que no todos los ecosistemas experimentan sequías de igual intensidad. Para poder tener condiciones comparables, es necesario establecer experimentos manipulativos. A su vez, es necesario conformar redes coordinadas de experimentos que simulen sequías utilizando un protocolo común (Knapp et al., 2017; Yahdjian et al., 2021) para comparar la respuesta de distintos ecosistemas. Estas redes de experimentos coordinados se utilizan para entender las consecuencias del cambio global ya que permiten simular situaciones comparables en cada sitio y evitar efectos confundidos, abarcando gradientes ambientales (Borer et al., 2014; Fraser et al., 2013; Smith et al., 2017). Este trabajo aprovechó una red internacional conformada para estudiar la sensibilidad a la sequía extrema (definida como disminución en la precipitación con una probabilidad de ocurrencia de 1 en 100 años) de los ecosistemas terrestres, la Drought-Net (<http://wp.natsci.colostate.edu/droughtnet/>; Knapp et al., 2017). En Argentina, esta red incluye nueve sitios y abarca ecosistemas que cubren un rango amplio de precipitación media anual (150-1000 mm año<sup>-1</sup>), distintos suelos y vegetación. Asociado a esta red y a la red de nutrientes, The Nutrient Network, se ha puesto en funcionamiento la red internacional NPK-

D que combina el estudio de los efectos de eventos de sequía con el agregado de nutrientes, y permite profundizar en las interacciones entre lluvia y nutrientes en ecosistemas pastoriles (<http://www.bayceer.uni-bayreuth.de/npkd/index.php?lang=en>).

## **1.2: Objetivos, hipótesis y estructura de la tesis**

Esta tesis comprende la investigación del efecto de sequías experimentales sobre la provisión de forraje de ecosistemas pastoriles ubicados en un gradiente de aridez en Argentina. Pretende determinar qué ecosistemas del gradiente son más sensibles a la sequía y cuáles son los factores que explican dicha sensibilidad. Por otro lado, también se propuso evaluar los efectos del agregado de agua, además de su reducción, los tipos de respuestas y su naturaleza y cómo es la interacción de las sequías con la disponibilidad de nutrientes en la oferta de forraje de los ecosistemas pastoriles.

Si bien se han realizado investigaciones para estudiar la respuesta a la sequía en distintos sitios de la estepa patagónica (Yahdjian y Sala, 2006) aún no hay información sobre la dinámica de la provisión de forraje de estos sistemas y de cómo podrían responder otras regiones del país a la sequía, como los ecosistemas pastoriles pampeanos o los arbustales de la región fitogeográfica de Monte. El gradiente objeto de estudio de esta tesis abarca ecosistemas pastoriles desde estepas en Patagonia a la Región Pampeana, todos de gran importancia en las actividades productivas en Argentina (Cid et al., 2011) principalmente, la producción ganadera extensiva (Baldi et al., 2016).

Los objetivos particulares de la tesis fueron:

1. Estudiar la sensibilidad a la sequía de ecosistemas naturales a través de distintas aproximaciones, usando índices de sensibilidad relativos y absolutos.
2. Analizar factores bióticos y abióticos de los ecosistemas que explican la variabilidad en la sensibilidad de la productividad forrajera ante sequías de similar severidad.

3. Determinar los cambios en la productividad forrajera ante sequías en ecosistemas pastoriles ubicados a lo largo de un gradiente de aridez y evaluar la sensibilidad del componente forrajero.
4. Evaluar el efecto directo e interactivo de cambios en la disponibilidad de distintos recursos del suelo (agua y nutrientes) en el funcionamiento y la estructura de ecosistemas pastoriles.

Las hipótesis que se pusieron a prueba son las siguientes:

**Hipótesis asociada al objetivo 1:** El uso de índices relativos y absolutos para evaluar sensibilidad a la sequía es complementario y permite distinguir entre ecosistemas contrastantes en su productividad y entre distintos años climáticos.

**Hipótesis asociada al objetivo 2:** La sensibilidad de la productividad forrajera a la sequía está determinada principalmente por el clima y los factores edáficos (característicos de cada ecosistema) y en segundo lugar por las características de las comunidades vegetales, ya que las especies de plantas y su interacción en distintas condiciones ambientales determinan la respuesta de la productividad forrajera a cambios en la disponibilidad de agua.

**Hipótesis asociada al objetivo 3:** La respuesta de la productividad forrajera a la sequía disminuye a lo largo de un gradiente de aridez, siendo los ecosistemas más húmedos los de menor sensibilidad debido a su mayor productividad y menor dependencia de la disponibilidad hídrica.

**Hipótesis asociada al objetivo 4:** Los ecosistemas pastoriles difieren en la respuesta a la disponibilidad de recursos, siendo los áridos los que tienen una mayor sensibilidad de la producción forrajera a cambios en la oferta hídrica por estar más altamente restringidos por disponibilidad de agua que los húmedos, los que a su vez están más limitados por nutrientes que por agua.

La tesis está comprendida por una introducción general (Capítulo 1), cuatro capítulos de resultados (Capítulos 2-5) y un capítulo de discusión general (Capítulo 6). En los capítulos de resultados (i) se evaluaron distintas aproximaciones de estimación de la sensibilidad y se pusieron a prueba estas métricas considerando datos reales aplicados a manipulaciones experimentales de la lluvia en gradientes de precipitación a nivel mundial (Capítulo 2); (ii) se determinó la importancia de factores bióticos y abióticos de los ecosistemas como controles de la sensibilidad a la sequía de la productividad forrajera (Capítulo 3); (iii) se analizó el impacto de sequías extremas de varios años consecutivos en la productividad forrajera de ecosistemas pastoriles áridos, semiáridos y húmedos (Capítulo 4); y (iv) se evaluó el efecto en la productividad forrajera de cambios en la disponibilidad de agua y nutrientes en sitios áridos y húmedos (Capítulo 5). Por último, en el capítulo de discusión general se discuten en forma integral los resultados de los capítulos previos a la luz de los objetivos y la información presentada en esta introducción general, y se plantean nuevas líneas de investigación a la luz del avance en el conocimiento (Capítulo 6).

## Capítulo 2

### **Índices estandarizados para estimar la sensibilidad a la sequía en los ecosistemas**

Bondaruk, V.F., Oñatibia, G.R., Wilcox, K.R. & Yahdjian, L. (2022) Standardized indices to estimate sensitivity to drought across ecosystems. *Applied Vegetation Science*, 25, e12674. <https://doi.org/10.1111/avsc.12674>

## 2.1 Introducción

Las sequías están teniendo impactos globales crecientes y considerables en la dinámica del ciclo del carbono, con consecuencias para la composición de las comunidades vegetales, la productividad primaria y la provisión de servicios ecosistémicos, especialmente en ambientes áridos (Bradford et al., 2020; Dai, 2012). Los ecosistemas terrestres difieren en su variabilidad inter e intra-anual de las precipitaciones y muestran diferente sensibilidad en el funcionamiento frente a las sequías (es decir, exhiben diferente magnitud de respuesta al cambio en la cantidad de precipitaciones; Wilcox et al., 2017; Smith et al., 2017). Por ejemplo, la productividad primaria en ciertos ecosistemas es relativamente insensible a la disminución de las precipitaciones, mientras que se reduce considerablemente en otros cuando las sequías son de intensidad similar (Knapp et al., 2015). Además, los cambios en la estacionalidad de las precipitaciones tienen diferentes efectos sobre la productividad primaria, dependiendo del momento del año en el que se concentran las lluvias (Zeppel et al., 2014). Para cuantificar los efectos de las sequías se han utilizado diversos enfoques, y el proceso de estimación de la sensibilidad de los ecosistemas a ellas ha sido un tema de debate en ecología durante muchos años (Sutherland et al., 2013). En la actualidad, no existe un índice único para estimar los impactos de la sequía en los ecosistemas que sea universalmente aceptado por la comunidad científica (ver Smith et al., 2017 para una revisión de varias métricas). Por lo tanto, una comprensión integral de diferentes índices utilizados para estimar la sensibilidad a la sequía, y los sesgos que cada uno presenta, es fundamental para permitir comparaciones frente a los cambios previstos en los regímenes de precipitaciones.

Los experimentos de manipulación de las precipitaciones son los más extendidos para simular sequías y estudiar los cambios asociados en las comunidades vegetales (Knapp et al., 2017). Las sequías experimentales generalmente se inducen a través de interceptores

pasivos de lluvia que interceptan un porcentaje de la precipitación, y luego se comparan las respuestas con una parcela adyacente que recibe las precipitaciones ambientales (parcela control, Kreyling et al., 2017; Yahdjian y Sala, 2002). Los experimentos de manipulación en múltiples sitios son ideales para evaluar las respuestas a la alteración de las precipitaciones y las sequías extremas a escala regional a global (Hoover et al., 2018; Yahdjian et al., 2021) Sin embargo, las comparaciones a lo largo de diferentes años, entre ecosistemas contrastantes y con sequías de distinta intensidad se vuelven muy complejas y requieren evaluaciones detalladas (Matos et al., 2020). Por ejemplo, los ecosistemas que difieren en su eficiencia en el uso de la precipitación (EUP, es decir la cantidad de precipitación utilizada para producir una unidad de productividad vegetal; Verón et al., 2005) pueden exhibir distintos patrones de sensibilidad según se la describa por índices relativos o absolutos. Ecosistemas que tienen desacopladas las precipitaciones y la estación de crecimiento de la vegetación podrían mostrar valores bajos de EUP. En estos sitios, una sequía experimental tendría menos impacto que en aquellos con alto EUP y cuya precipitación se produce predominantemente durante los períodos en los que las plantas están activas.

La eficiencia media del uso de la precipitación ( $EUP_M$ ) es un atributo importante del ecosistema que determina la magnitud de la respuesta a los cambios en la precipitación (Huxman et al., 2004) y puede ser un determinante crítico de las respuestas del ecosistema a la sequía a considerarse en las métricas de sensibilidad (Zhang et al., 2021).  $EUP_M$  indica el crecimiento promedio de las plantas por unidad de lluvia promedio en un ecosistema, lo que refleja los requisitos intrínsecos de agua de la comunidad vegetal. Este atributo varía entre sitios dependiendo de sus características como la precipitación media anual, la estacionalidad, la composición de la vegetación, la temperatura media anual, los atributos del suelo y la pendiente (Vermeire et al., 2009; Verón et al., 2005; Yang et al., 2010). No obstante, los patrones de sensibilidad a la sequía utilizando diferentes índices en ecosistemas

con marcadas diferencias en la  $EUP_M$  aún no se han explorado a fondo.

Las conclusiones obtenidas sobre las respuestas diferenciales de los ecosistemas a las sequías pueden depender en gran medida de la aproximación utilizada y del índice de sensibilidad específico aplicado. Por ejemplo, la comparación entre los efectos de experimentos independientes de manipulación de la precipitación a través de la tasa de respuesta comúnmente utilizada en los metaanálisis (es decir, el cociente entre la variable medida en los tratamientos manipulativos y la condición control; Hedges et al., 1999) pueden dilucidar la respuesta a la sequía, pero no tienen en cuenta la magnitud de la reducción en la cantidad de precipitación (Flombaum et al., 2017). Por el contrario, los índices de sensibilidad que consideran la cantidad de cambio en un determinado atributo del ecosistema en relación con el cambio de un determinante específico permiten comparaciones estandarizadas entre los eventos de sequía. Además, los índices de sensibilidad pueden mejorar la vinculación con los mecanismos que explican la variabilidad en la sensibilidad en un rango que va desde ecosistemas áridos hasta húmedos (Smith et al., 2017). Sin embargo, aún es necesario realizar una evaluación adicional, ya que los índices de uso común evalúan la sensibilidad entre ecosistemas con  $EUP_M$  contrastantes sin considerar explícitamente esta variable como un determinante de la variabilidad en las respuestas a las sequías. Por lo tanto, incorporar índices de sensibilidad a la sequía que están estandarizados por  $EUP_M$ , que da cuenta no sólo de la variabilidad interanual de la precipitación sino también de la estacionalidad, es una forma de explicar parte de la variación en la sensibilidad entre diferentes ecosistemas (Vermeire et al., 2009).

El objetivo de este estudio fue comparar la sensibilidad a la sequía evaluada a través de tres índices diferentes. Dos de estos índices, la Relación Porcentual y la Relación Absoluta (*sensu* Smith et al., 2017), se usan comúnmente para estimar la sensibilidad del ecosistema a las sequías experimentales. El tercero, el índice Relativo a la Media, es un índice nuevo,

desarrollado originalmente en este estudio, que estandariza la sensibilidad a la sequía por la  $EUP_M$  del ecosistema. En este capítulo se presenta este nuevo índice y se comparan los resultados obtenidos a partir de él con los dos índices anteriores, usando datos simulados en varios escenarios de cambio de precipitación. Finalmente, se aplican estos índices a situaciones reales usando datos ya publicados de experimentos previos de sequía para evaluar diferentes aspectos de la sensibilidad a la sequía en ecosistemas distribuidos a lo largo de un amplio gradiente de precipitación media anual.

## **2.2 Métodos**

### **2.2.1 Índices de sensibilidad a la sequía**

Se evaluaron tres índices para estimar la sensibilidad de los ecosistemas a la sequía. Los tres índices consideran los cambios en la productividad primaria neta aérea (PPNA) relacionados con los cambios en la precipitación (PPT) generados por las sequías. Aunque existen varios índices para evaluar las respuestas de la comunidad vegetal y del ecosistema a la sequía (Byrne et al., 2013; Smith et al., 2017; Wilcox et al., 2017), seleccionamos dos índices de sensibilidad que tienen en cuenta justamente los cambios en el factor de control o *driver* (es decir, PPT) y proponemos uno nuevo. Los índices son: (i) un índice absoluto, la Relación Absoluta (RA, Ecuación 2.1), (ii) un índice relativo, la Relación Porcentual (RP, Ecuación 2.2; Smith et al., 2017) y (iii) un índice que se desarrolla aquí, el Relativo a la Media (RM, Ecuación 2.3; ver siguiente sección). RA es el cociente entre el cambio absoluto en la PPNA entre las parcelas de control y sequía en función del cambio en PPT entre esas parcelas (Ecuación 2.1). RP es un índice con los mismos componentes que RA, pero el cambio en la PPNA está estandarizado por el valor de PPNA de las parcelas control y el cambio en la PPT está también estandarizado por el valor de PPT en las parcelas control (Ecuación 2.2). Por esta razón, RP es un índice relativo.

$$RA = \frac{PPNA_C - PPNA_S}{PPT_C - PPT_S} \quad (2.1)$$

$$RP = \frac{(PPNA_C - PPNA_S)/PPNA_C}{(PPT_C - PPT_S)/PPT_C} \quad (2.2)$$

Donde:  $PPNA_C$  (puede expresarse, por ejemplo, en  $g\ m^{-2}\ año^{-1}$ ) es la productividad primaria neta aérea en las parcelas control;  $PPNA_S$  es el valor en parcelas bajo tratamiento de sequía;  $PPT_C$  (puede expresarse, por ejemplo, en  $mm\ año^{-1}$ ) es la precipitación ambiental anual recibida en las parcelas control; y  $PPT_S$  es la cantidad de precipitación anual en las parcelas de sequía, que reciben una proporción reducida de la precipitación natural después de ser interceptada por interceptores de lluvia.

### 2.2.2 Nuevo índice de sensibilidad a la sequía

En este estudio se desarrolló el índice Relativo a la Media (RM) para evaluar los cambios en la PPNA impuestos por la sequía experimental, estandarizados por la PPNA media del sitio ( $PPNA_M$ ). En forma similar, los cambios en la PPT se estandarizan por la precipitación media anual ( $PPT_M$ ). En otras palabras, este índice es similar a RA, pero estandarizado por la eficiencia de uso de la precipitación media del sitio ( $EUP_M = PPNA_M / PPT_M$ ) (Ecuación 2.3):

$$RM = \frac{(PPNA_C - PPNA_S)/PPNA_M}{(PPT_C - PPT_S)/PPT_M} \sim \frac{RA}{EUP_M} \quad (2.3)$$

Donde:  $PPNA_C$  y  $PPNA_S$ , corresponden a las PPNA de las parcelas control y sequía, respectivamente, y  $PPT_C$  y  $PPT_S$  a la precipitación anual recibida en esas mismas parcelas;  $PPNA_M$  se refiere al valor medio de largo plazo de PPNA del sitio, calculado usando la serie temporal más larga disponible; y  $PPT_M$  es la precipitación media anual de largo plazo del sitio.

### 2.2.3 Simulaciones para índices relativos y absolutos

Para evaluar el desempeño de los índices, se simuló la respuesta a la sequía para tres sitios hipotéticos que tienen la misma  $PPT_M$  (1000 mm) pero diferente  $PPNA_M$  y, por lo tanto, tienen  $EUP_M$  contrastantes (Cuadro 2.1). En la simulación, la  $PPT_M$  se fijó para hacer comparaciones estandarizadas entre sitios y para determinar el peso de  $EUP_M$  en la variabilidad de las estimaciones de sensibilidad. Para hacer comparaciones entre índices y sitios cuando se experimenta la misma reducción consecuente de la sequía en términos relativos y absolutos, se simularon cuatro escenarios de cambio de PPNA ante una reducción del 50% de la precipitación anual: disminuciones relativas de PPNA del 30% y 50% (Figura 2.1) y disminuciones absolutas de PPNA de 150 y 300  $g\ m^{-2}\ año^{-1}$  (Figura 2.2). La comparación con la reducción relativa fija de la PPNA a lo largo de todos los sitios (en %) permite determinar el mismo impacto en la PPNA, independientemente de cuántos gramos por unidad de biomasa área se pierdan. Alternativamente, fijar las disminuciones absolutas de PPNA (en  $g\ m^{-2}\ año^{-1}$ ) permite estimar una pérdida específica de PPNA que puede tener un impacto relativo muy diferente en un sitio de  $EUP_M$  bajo en comparación con un sitio de  $EUP_M$  alto. Además, para evaluar las respuestas a la sequía experimental durante los años húmedos, promedio y secos, calculamos la sensibilidad a la sequía en 11 escenarios de precipitación simulada: cinco escenarios secos (-50 %, -40 %, -30 %, -20 % y -10% relativo a la precipitación media); cinco escenarios húmedos (+50%, +40%, +30%, +20% y +10% por encima de la precipitación media) y un escenario de precipitación equivalente a la media del sitio (año promedio). Aplicamos la reducción de PPT y las disminuciones de PPNA descritas anteriormente (Figuras 2.1 y 2.2) a cada uno de estos 11 escenarios de precipitación anual.

Cuadro 2.1: Caracterización de los tres sitios hipotéticos sometidos a sequía extrema experimental. La precipitación media anual ( $PPT_M$ ) se expresa en milímetros, la productividad aérea media ( $PPNA_M$ ) en  $g\ m^{-2}\ año^{-1}$  y la eficiencia de uso de la precipitación media ( $EUP_M$ ) en  $g\ m^{-2}\ mm^{-1}$ .

Sitio	$PPT_M$ (mm año <sup>-1</sup> )	$PPNA_M$ (g m <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )	$EUP_M$ (g m <sup>-2</sup> mm <sup>-1</sup> )
I	1000	400	0.4
II	1000	800	0.8
III	1000	1100	1.1

#### 2.2.4 Aplicación de índices relativos y absolutos con datos empíricos globales

Para reforzar los resultados de la simulación y evaluar los patrones obtenidos por índices relativos y absolutos en situaciones reales, se realizó una selección de sitios y datos de los resultados publicados por Wilcox et al. (2017) que informan los impactos de las sequías experimentales en la PPNA en varios ecosistemas pastoriles de todo el mundo.

Se seleccionaron pastizales ( $n = 32$ ), que tienen diferentes características climáticas y de vegetación (Apéndice 1; Cuadro A 2.1), todos sujetos a sequías extremas a través de experimentos de manipulación acampo que redujeron la precipitación ambiental en un 50%–100%. Estas sequías experimentales se impusieron en parcelas de vegetación con el objetivo de evaluar los impactos de la sequía en la PPNA (Wilcox et al. 2017).

Para determinar cómo varió la sensibilidad a la sequía entre los sitios, se aplicaron índices de sensibilidad relativa y absoluta en los sitios seleccionados y se describió, a través de modelos de regresión lineal, la relación entre la sensibilidad absoluta y relativa y la  $PPT_M$  de los sitios seleccionados, que se extendió desde 163 a 1632 mm año<sup>-1</sup>. Se usaron los tres índices descritos anteriormente (Ecuaciones 2.1 a 2.3) con los datos de precipitación y PPNA para los tratamientos de sequía y control en cada sitio sintetizados en Wilcox et al. (2017) (para más detalles, consultar el Apéndice 1). Además, para evaluar cómo cambiaron las tres estimaciones de sensibilidad entre sitios con diferentes  $EUP_M$ , se compiló un

subconjunto de pares de sitios que cumplieran con los criterios de tener  $PPT_M$  similar, pero  $EUP_M$  contrastante (Apéndice 1, Cuadro A 2.1 sitios resaltados en negrita).

## 2.3 Resultados

### 2.3.1 Simulaciones

Las simulaciones mostraron que el comportamiento de los tres índices de sensibilidad a la sequía analizados fue sustancialmente distinto (Figuras 2.1 y 2.2). En términos generales, todos los índices cambiaron con el porcentaje de disminución de PPNA, exhibiendo mayor sensibilidad cuando la reducción de PPNA fue más severa (Figura 2.1 paneles superiores vs. paneles inferiores) y cuando el cambio absoluto en PPNA fue mayor (Figura 2.2 paneles superiores vs. paneles inferiores).

Al comparar ecosistemas que difieren en su  $EUP_M$ , el índice RA mostró una fuerte diferencia en la sensibilidad absoluta entre sitios que presentan una reducción porcentual de PPNA similar. Es decir, que mostró diferente sensibilidad a la sequía según la  $EUP_M$ , siendo menor la sensibilidad en el sitio de baja  $EUP_M$  que en los sitios de alta  $EUP_M$  (Figura 2.1a y 2.1d), a pesar de que las reducciones de PPNA fueron proporcionalmente iguales (50% en la Figura 2.1a y 30% en la Figura 2.1d). A su vez, el RA mostró una sensibilidad absoluta similar entre sitios que presentan una reducción porcentual de PPNA sustancialmente diferente (Cuadro 2.1). Sin embargo, no mostró diferencias entre los sitios bajo las reducciones absolutas de PPNA, a pesar de que los cambios absolutos representan diferentes reducciones relativas de PPNA (Figuras 2.2a y 2.2d). Bajo los distintos escenarios climáticos el RA mostró un patrón con sensibilidad creciente en escenarios secos y sensibilidad decreciente en escenarios húmedos (Figuras 2.1a, 2.1d, 2.2a y 2.2d).

El índice RP permaneció invariable entre sitios con diferente  $EUP_M$  cuando la disminución relativa de PPNA fue similar. Sin embargo, con disminuciones absolutas fijas de PPNA ( $-300$  y  $-150 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ), exhibió diferencias entre los sitios con  $EUP_M$

contrastantes (Figuras 2.1b, 2.1e, 2.2b y 2.2e). Contrariamente a lo descrito por el índice RA, la sensibilidad estimada con el índice RP se mantuvo sin cambios entre escenarios de precipitación para una determinada disminución relativa y absoluta de PPNA (Figuras 2.1b, 2.1e, 2.2b y 2.2b).

Finalmente, la sensibilidad a la sequía estimada por el nuevo índice RM no cambió entre sitios con diferentes  $EUP_M$  para una misma disminución relativa de la PPNA (Figura 2.1c y 2.1f), aunque si cambió según la  $EUP_M$  para determinada reducción absoluta en la PPNA (Figura 2.2c y 2.2f). De modo similar al índice RA, RM cambió bajo escenarios húmedos y secos. En todos los sitios, a pesar de las disminuciones relativas o absolutas de la PPNA, durante los escenarios secos el índice RM exhibió una alta sensibilidad a la sequía (por encima de uno) porque la PPNA se redujo severamente, incluso cuando la diferencia absoluta en la precipitación entre los tratamientos control y sequía fue pequeña (Figuras 2.1c y 2.2c). En contraste, en escenarios húmedos, los tratamientos simulados tuvieron mayores diferencias de precipitación absoluta, y, por lo tanto, en todas las disminuciones hipotéticas de PPNA, RM mostró valores de sensibilidad más bajos que para escenarios secos (Figuras 2.1c, 2.1f, 2.2c y 2.2f).

En particular, si se analiza la simulación del escenario más seco, el Sitio I con una  $EUP_M$  de 0.4 mostró un valor RA bajo ( $0.8 \text{ g m}^{-2} \text{ mm}^{-1}$ ), el Sitio II con  $EUP_M = 0.8$  mostró un valor RA intermedio ( $1.6 \text{ g m}^{-2} \text{ mm}^{-1}$ ), y el Sitio III con  $EUP_M = 1.1$  exhibió el RA más alto ( $2.2 \text{ g m}^{-2} \text{ mm}^{-1}$ ), a pesar de que los tres sitios sufrieron la misma disminución relativa (-50%) en la PPNA (Figura 2.1a). A su vez, si se considera, por ejemplo, que en un año promedio los tres sitios tenían la misma sensibilidad absoluta (p. ej.  $0.4 \text{ g m}^{-2} \text{ mm}^{-1}$ ), la PPNA habría decrecido diferencialmente de acuerdo con el  $EUP_M$  de cada uno sitio para lograr esa sensibilidad absoluta (Cuadro 2.1). Es decir, en el Sitio I, un índice de sensibilidad de  $0.4 \text{ g m}^{-2} \text{ mm}^{-1}$  representó una reducción de PPNA del 50 % (alta

sensibilidad), mientras que los Sitios II y III sufrieron solo una reducción de PPNA de 25 % y 20 % respectivamente (baja sensibilidad). Si todos los sitios exhibiesen la misma sensibilidad absoluta (es decir,  $0.4 \text{ g m}^{-2} \text{ mm}^{-1}$ ) pero la disminución de PPNA difiere (Sitio I: -50%, Sitio II: -25% y Sitio III: -20%), los valores de RM mostrarían una sensibilidad diferencial:  $\text{RM Sitio I} = 2$ ,  $\text{RM Sitio II} = 0.5$  y  $\text{RM Sitio III} = 0.4$ . Por lo tanto, la misma sensibilidad absoluta puede representar cambios funcionales extremadamente diferentes (a través de diferentes porcentajes de reducción de PPNA) dependiendo de la  $\text{EUP}_M$ . De lo contrario, si los tres sitios experimentan disminuciones absolutas de PPNA iguales, el índice RA reportará la misma sensibilidad a pesar de que los sitios difieran en sus  $\text{EUP}_M$  y que la disminución relativa de PPNA sea distinta, mientras que los índices relativos (RM y RP) exhibirán diferencias en sensibilidad de acuerdo con las reducciones relativas de PPNA de los sitios (Figura 2.2).

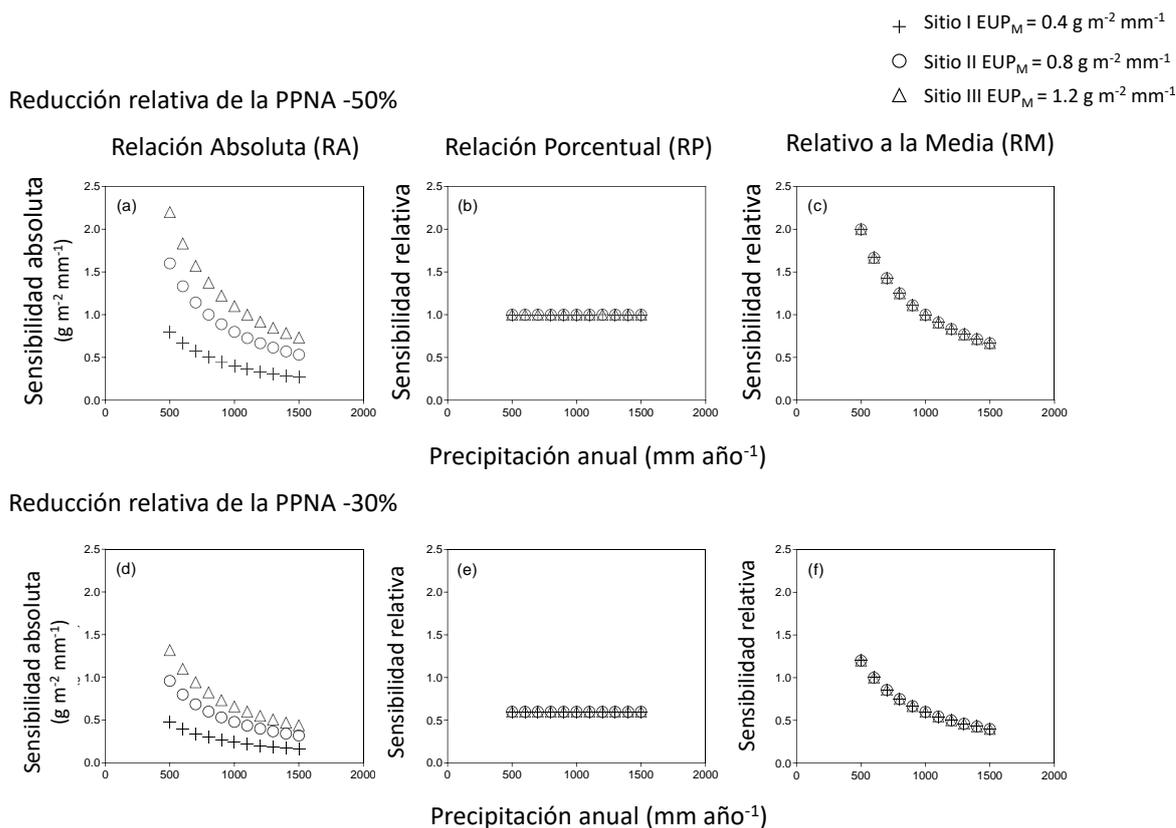


Figura 2.1: Sensibilidad a la sequía de tres sitios hipotéticos (I, II y III) estimada con tres índices de sensibilidad: (a,d) Relación Absoluta (RA;  $\text{g m}^{-2} \text{ mm}^{-1}$ ), (b,e) Relación Porcentual (RP; sin unidades) y (c ,f) Relativo a la Media (RM; sin unidades) para dos situaciones de disminución relativa de la PPNA debido a eventos de sequía extrema: -50% (paneles superiores; a, b, c) y -30% (paneles inferiores; d, e, f) en diferentes escenarios de precipitación anual ( $\text{mm año}^{-1}$ ). Los sitios tienen diferente eficiencia en el uso de la precipitación (Sitio I  $EUP_M=0.4 \text{ g m}^{-2} \text{ mm}^{-1}$ ; Sitio II  $EUP_M=0.8 \text{ g m}^{-2} \text{ mm}^{-1}$ ; Sitio III  $EUP_M=1.2 \text{ g m}^{-2} \text{ mm}^{-1}$ ) pero igual precipitación media anual ( $PPT_M = 1000 \text{ mm año}^{-1}$ ). Los escenarios de precipitación simulada representados en el eje X fueron un escenario de precipitación promedio ( $1000 \text{ mm año}^{-1}$ ), cinco escenarios secos (-10%; -20%; -30%; -40% y -50% por debajo del valor de precipitación promedio) y cinco escenarios húmedos (+10%; +20%; +30%; +40% y +50% por encima del valor medio de precipitación).

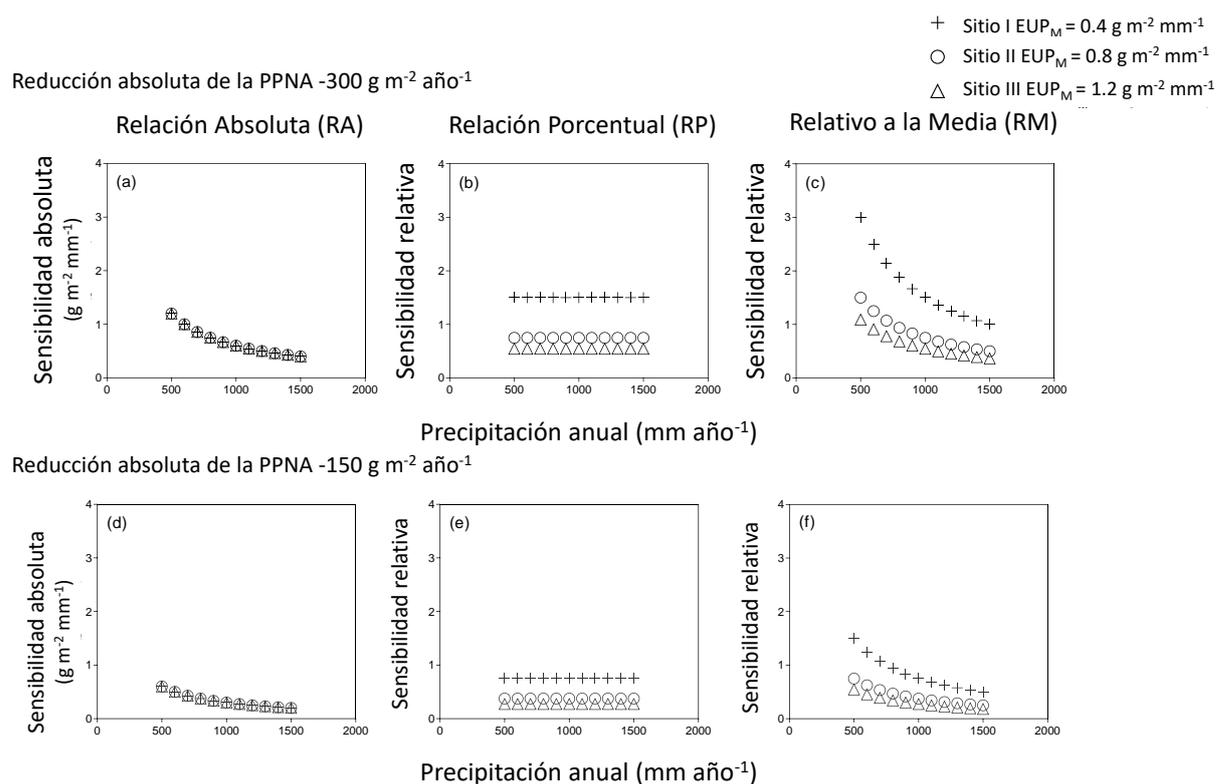


Figura 2.2: Sensibilidad a la sequía de tres sitios hipotéticos (I, II y III) estimada por tres índices de sensibilidad: Relación Absoluta (RA;  $\text{g m}^{-2} \text{ mm}^{-1}$ ), (b,e) Relación Porcentual (RP; sin unidades) y (c, f) Relativo a la Media (RM; sin unidades) para dos situaciones de disminución absoluta de PPNA debido a eventos de sequía extrema:  $-300 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  (paneles superiores; a, b, c) y  $-150 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  (paneles inferiores; d, e, f) en diferentes escenarios de precipitación anual ( $\text{mm año}^{-1}$ ). Los sitios tienen diferente eficiencia en el uso de la precipitación (Sitio I  $EUP_M = 0.4 \text{ g m}^{-2} \text{ mm}^{-1}$ ; Sitio II  $EUP_M = 0.8 \text{ g m}^{-2} \text{ mm}^{-1}$ ; Sitio III  $EUP_M = 1.2 \text{ g m}^{-2} \text{ mm}^{-1}$ ) pero igual precipitación media anual ( $PPT_M = 1000 \text{ mm año}^{-1}$ ). Los escenarios de precipitación simulada representados en el eje X fueron un escenario de precipitación promedio ( $1000 \text{ mm año}^{-1}$ ), cinco escenarios secos ( $-10\%$ ;  $-20\%$ ;  $-30\%$ ;  $-40\%$  y  $-50\%$  por debajo del valor de precipitación promedio) y cinco escenarios húmedos ( $+10\%$ ;  $+20\%$ ;  $+30\%$ ;  $+40\%$  y  $+50\%$  por encima del valor medio de precipitación).

### 2.3.3 Aplicación de índices relativos y absolutos con datos empíricos globales

La sensibilidad absoluta a la sequía estimada a través del índice RA no mostró una relación significativa en función de la precipitación media anual ( $PPT_M$ ) de sitios ubicados a lo largo de un amplio gradiente de precipitaciones ( $163$  a  $1632 \text{ mm año}^{-1}$ ) (Figura 2.3a). Por el contrario, se encontró una relación lineal negativa ( $p < 0.05$ ) entre la sensibilidad relativa y la  $PPT_M$ , tanto para el índice RP como para el RM (Figura 2.3b y 2.3c). El patrón negativo observado en RP y RM con el aumento de  $PPT_M$  indica que los sitios ubicados en

el extremo árido exhibieron una mayor sensibilidad relativa a las sequías que los sitios húmedos (Figura 2.3b y 2.3c). El sitio más sensible fue un ecosistema árido donde la  $PPT_M$  es de 245 mm año<sup>-1</sup>, mientras que la sensibilidad relativa más baja la mostró un sitio húmedo donde la precipitación anual tiene una media de 914 mm año<sup>-1</sup> (Cuadro A 2.1). Las estimaciones de sensibilidad absoluta y relativa coincidieron en el sitio húmedo menos sensible, pero difirieron en el sitio más sensible, ya que el sitio con mayor sensibilidad a la sequía estimado con el índice absoluto fue un sitio semiárido ( $PPT_M = 518$  mm año<sup>-1</sup>; Cuadro A 2.1, Figura 2.3a). Con respecto a la comparación de pares de sitios con  $EUP_M$  contrastantes, encontramos patrones de sensibilidad a la sequía relativa y absoluta que siguieron los patrones observados en las simulaciones (Figura A 2.1).

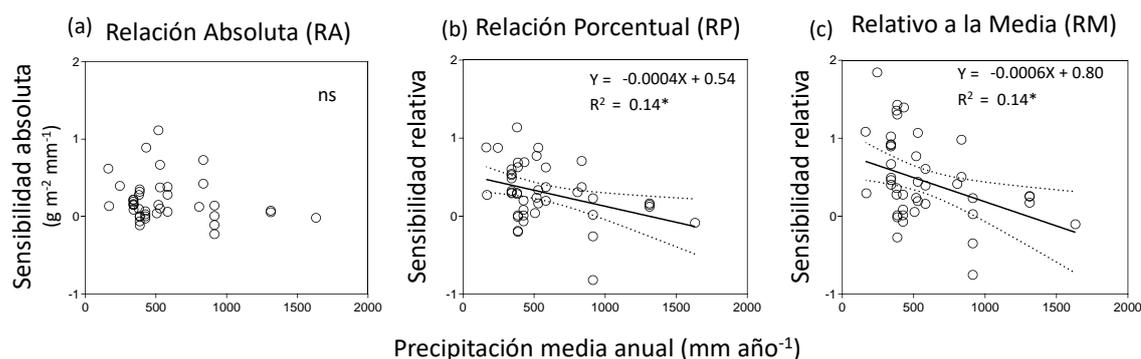


Figura 2.3: Sensibilidad absoluta (a) y relativa (b y c) a sequías experimentales severas a lo largo de un gradiente de precipitación media anual (que abarca de 163 a 1632 mm año<sup>-1</sup>). La sensibilidad absoluta evaluada con el índice Relación Absoluta no mostró una relación significativa al  $\alpha = 0.05$ . Las sensibilidades relativas (evaluadas con el índice Relación Porcentual y Relativo a la Media) mostraron una relación lineal significativa con la precipitación media anual. Las líneas discontinuas indican los intervalos de confianza.

La sensibilidad relativa estimada en los sitios seleccionados mostró que los sitios que experimentaron grandes disminuciones relativas en PPNA exhibieron valores de sensibilidad altos (Figura A 2.1). Por el contrario, el índice RA mostró valores bajos en los sitios de baja  $EUP_M$  (Figura A 2.1, ver S y T) aunque la disminución de PPNA fue mayor en comparación con sitios de alta  $EUP_M$  (Figura A 2.1, ver BII y C). Estos reafirman los

resultados de las simulaciones, ya que el índice RA mostró valores más altos en sitios con  $EUP_M$  alto que en sitios con  $EUP_M$  bajo, independientemente de que la reducción relativa de PPNA fuera mayor en estos últimos.

## **2.4 Discusión**

### **2.4.1 Simulaciones**

Los resultados destacan que estimar la sensibilidad a la sequía a través de enfoques relativos y absolutos dista de ser redundante, ya que se complementan para informar cómo los ecosistemas responden a la sequía, aumentando la solidez de las inferencias (Cuadro 2.2). Por un lado, los patrones que surgieron de las simulaciones de respuestas a sequía con  $EUP$  contrastantes indicaron que los enfoques relativos (RM y RP) son herramientas adecuadas para comparar respuestas proporcionales entre sitios mediante la estandarización de sus respuestas según las características de cada sitio. La respuesta a la sequía puede diferir según la productividad a largo plazo de los ecosistemas y en función de los regímenes de precipitación, pero el uso de índices de sensibilidad estandarizados permitirá considerar estas variables. Sin embargo, solo RM exhibió variabilidad entre los escenarios de precipitación anual. Por otro lado, la información arrojada por el índice RA (sensibilidad absoluta) cuantifica el impacto directo de la sequía en el funcionamiento del ecosistema, indicando cuántos gramos por metro cuadrado de PPNA se pierden por cada milímetro de precipitación menos recibida durante el año seco (Smith et al., 2017; Wilcox et al., 2017). RA mostró consistentemente una mayor sensibilidad en sitios con mayor  $EUP_M$  incluso si el ecosistema experimentó la misma pérdida relativa de PPNA (por ejemplo,  $-50\%$  o  $-30\%$ ) con la misma intensidad de sequía (Figura 2.1a). Por lo tanto, al comparar entre sitios, RA describió sitios con baja  $EUP_M$  como menos sensibles cuando estaban

experimentando una reducción del 50% en su productividad, lo que contribuye a una mejor comprensión del funcionamiento de los ecosistemas (Lai et al., 2018; Xu et al., 2019).

El índice RA aislado podría no ser la mejor alternativa para las comparaciones entre ecosistemas con  $EUP_M$  contrastantes (por ejemplo, Sitio I vs. Sitio III; Cuadro 2.1, Figura 2.1). Esto se debe a que enmascaró el impacto de la sequía en sitios con baja  $EUP_M$ , cuando experimentan una alta disminución relativa de PPNA. El índice RM aquí propuesto, dado que estandariza por la  $EUP_M$  engloba las principales características de cada ecosistema (Verón et al., 2005; Yang et al., 2010). Entonces, permite cuantificar disminuciones relativas contrastantes de PPNA, que pueden tener enormes consecuencias para el funcionamiento de los ecosistemas en escenarios de alta variabilidad interanual de la precipitación. No obstante, el índice RA es especialmente útil para describir la sensibilidad absoluta a la sequía, para analizar la sensibilidad a lo largo del tiempo o para comparar ecosistemas con  $EUP_M$  similares.

Con respecto a la variabilidad en los escenarios de precipitación interanual, las diferencias de la lluvia en un año dado con respecto a la media de largo plazo (por encima o por debajo) puede modificar los impactos de la sequía inducida en los ecosistemas (Marengo & Espinoza, 2016; Matos et al., 2020). Por lo tanto, cuantificar los cambios en la sensibilidad a la sequía considerando explícitamente el escenario de precipitación (años secos, promedio o húmedos) es útil para comprender las consecuencias ecológicas que pueden inducir las anomalías en la precipitación (ver Hoover et al., 2018). Por ejemplo, los efectos de sequías experimentales simuladas pueden acentuarse durante escenarios más secos (Herrmann et al., 2016). Por lo tanto, se necesitan índices como RM y RA que dan cuenta de los efectos de los años secos, promedio o húmedos. El índice RP no considera la reducción efectiva de la precipitación en diferentes escenarios de precipitación (Figura 2.1b y 2.1e), lo que puede limitar la información obtenida cuando se utiliza para analizar la

sensibilidad a la sequía en condiciones de alta variabilidad interanual de la precipitación. Por el contrario, el índice relativo RM presentado aquí y el índice absoluto RA sí consideran la variabilidad de la precipitación entre diferentes años. Si bien los valores de sensibilidad evaluados con ambos índices relativos convergerán si las sequías se integran en el largo plazo, para años específicos con anomalías, una combinación de RA y RM captura mejor estas señales de variabilidad en las precipitaciones. Esto fortalece su uso en enfoques complementarios a las evaluaciones de sensibilidad a sequía (Figura 2.1).

Cuadro 2.2: Resumen de las características y principales conclusiones sobre su aplicabilidad de los tres índices (Relación Absoluta, Relación Porcentual y Relativo a la Media,) para evaluar la sensibilidad a la sequía.

Características	Relación Absoluta	Relación Porcentual	Relativo a la Media
Rango	$-\infty$ a $+\infty$	$-\infty$ a $+\infty$	$-\infty$ a $+\infty$
Unidades	$\text{g m}^{-2} \text{mm}^{-1}$	Adimensional	Adimensional
Aproximación	Absoluto	Relativo	Relativo
Eficiencia en el uso de la precipitación (EUP <sub>M</sub> )	Cambia con diferentes eficiencias de uso de la precipitación cuando los sitios experimentan una reducción relativa similar en el funcionamiento después de la sequía.	No cambia la sensibilidad reportada debido a la eficiencia en el uso de la precipitación; permite comparar entre sitios con eficiencias contrastantes.	Considera diferentes eficiencias de uso de la precipitación por estandarización en el cálculo; permite comparar entre sitios con eficiencias contrastantes.
Variabilidad de precipitación interanual	Sensible a la precipitación anual, lo que resulta en cambios en la sensibilidad estimada en años promedio, húmedos o secos	Exhibe insensibilidad con la precipitación anual	Sensible a la precipitación anual, lo que resulta en cambios en la sensibilidad estimada en años promedio, húmedos o secos
Aptitud	Informa el cambio absoluto en una determinada función de un ecosistema. Análisis de sensibilidad a la sequía en diferentes años. Los sitios que tienen respuestas absolutas similares a la sequía tendrán estimaciones de sensibilidad similares.	Comparación entre ecosistemas contrastantes de modo que los sitios que tienen respuestas a la sequía proporcionales similares tendrán estimaciones de sensibilidad similares	Comparación entre ecosistemas contrastantes. Análisis de sensibilidad a la sequía en diferentes años. Evaluación de la sensibilidad y la diferencia con los valores de largo plazo de la comunidad vegetal y el funcionamiento de los ecosistemas en años secos.

#### 2.4.2 Aplicación de índices relativos y absolutos con datos empíricos globales

Los índices relativos usados para evaluar cómo cambia la sensibilidad a lo largo de gradientes de PPT<sub>M</sub> estimados a partir de datos empíricos mostraron una relación negativa significativa. Este patrón no fue evidente para el índice absoluto. El patrón observado ilustra la relevancia de los índices relativos para evaluar la sensibilidad a sequías experimentales a través de gradientes ambientales, especialmente bajo escenarios de alta variabilidad

interanual.

En un metaanálisis global reciente, Wilcox y colaboradores (2017) mostraron que no hubo una relación significativa entre la sensibilidad a la sequía estimada con el índice RA y la precipitación anual. Se puede inferir que la ausencia de un patrón entre la sensibilidad absoluta y  $PPT_M$  (Figura 2.3a) puede deberse en parte a la variación en la  $EUP_M$  entre los diferentes sitios, ya que este aspecto influye en el índice absoluto. Por lo tanto, la sensibilidad relativa de la PPNA a la sequía puede estar más fuertemente ligada a la  $PPT_M$  que a la sensibilidad absoluta. El patrón de la sensibilidad relativa observado con los datos empíricos refuerza conclusiones previas sobre la sensibilidad relativa de las condiciones áridas y semiáridas sobre las húmedas (Knapp et al., 2015), ya que mostró que la sensibilidad disminuye hacia el extremo húmedo del gradiente.

Finalmente, la comparación usando pares de sitios con  $EUP_M$  contrastante mostró consistencia con los resultados de nuestra simulación donde la estimación de la sensibilidad a las sequías varió según el índice aplicado y la  $EUP_M$  de los sitios. Mientras que el índice RA identificó sitios con  $EUP_M$  alta como altamente sensibles a pesar de la reducción en PPNA que experimentaron, evaluar la sensibilidad relativa con los índices estandarizados por  $EUP_M$  complementa esta información. Por otro lado, usar solo índices relativos puede no ser deseable si el objetivo también es conocer la respuesta absoluta a la sequía y la influencia que la  $EUP_M$  puede tener en dicha sensibilidad. Por lo tanto, se enfatiza que la incorporación de un índice estandarizado por  $EUP_M$  junto con otros índices proporciona información adicional que es importante para interpretar las respuestas del ecosistema a la alteración de la precipitación. Además, otros factores como la temperatura media anual y la fertilidad del suelo pueden influir en la respuesta a la sequía de maneras que no son capturadas por la  $EUP_M$ .

## 2.5 Conclusiones

Estimar cómo cambia la sensibilidad a la sequía entre los ecosistemas es crucial para anticipar los impactos futuros de los eventos extremos y para evaluar qué ecosistemas estarán seriamente amenazados ante los cambios climáticos. La aplicación de una evaluación complementaria a través de un enfoque que incluye índices relativos y absolutos, incluido el nuevo índice RM aquí propuesto, proporciona una comparación y evaluación más integral de la vulnerabilidad de los sistemas frente a la creciente variabilidad interanual de las precipitaciones. La incorporación del índice RM junto con el índice RA permite la evaluación de la magnitud del cambio en la función del ecosistema, como la productividad primaria, así como las comparaciones entre ecosistemas con grandes diferencias en sus regímenes de precipitación. El índice RM, al estar estandarizado por la  $EUP_M$ , es útil para comparar las respuestas relativas a los tratamientos de sequía en los ecosistemas en años húmedos vs. años secos, mientras que corrige las posibles variaciones en la sensibilidad que pueden deberse a la  $EUP_M$ . Esto permite evaluar el efecto de otros determinantes bióticos y abióticos sobre la sensibilidad, independientemente de la  $EUP_M$ . Alternativamente, RA informa directamente el cambio absoluto funcional por unidad de cambio en la precipitación (es decir, la relación funcional directa, en gramos de biomasa por unidad de área y tiempo que se reducen por cada milímetro precipitación después de un período de sequía). Por lo tanto, el uso conjunto de ambos tipos de índices para estimar la sensibilidad a las sequías experimentales brinda una forma cuantitativa y comparable de caracterizar los efectos del cambio global en los ecosistemas terrestres. Este enfoque conjunto permitirá mejores evaluaciones de cómo los sistemas ecológicos responderán a la creciente variabilidad de las precipitaciones interanuales y ayudará a dilucidar los mecanismos que determinan los cambios en los ecosistemas durante las sequías, un componente del cambio climático global cada vez más relevante

## **Capítulo 3**

### **Controles bióticos y abióticos de la sensibilidad de la producción forrajera frente a la sequía en ecosistemas pastoriles argentinos**

### 3.1 Introducción

Las sequías son un componente del cambio climático que afecta la composición, la diversidad y el funcionamiento de las comunidades vegetales (Knapp et al., 2002). La respuesta ecosistémica a cada evento de sequía y a la duración de la misma estará determinada por la sensibilidad a la sequía, definida como la capacidad de respuesta conjunta de las especies presentes en las comunidades vegetales a dicho evento (Zang et al., 2020). La ausencia de efectos negativos en el ecosistema o su falta de respuesta puede asociarse con la insensibilidad o la resistencia a la sequía, un componente de la estabilidad. Por ejemplo, se ha vinculado comunidades vegetales muy diversas con alta resistencia o baja sensibilidad a la sequía (Isbell et al., 2017). Así como se relaciona con la diversidad vegetal, existen otros factores de carácter biótico y/o abiótico que determinan la sensibilidad del ecosistema a las perturbaciones ocasionadas por las sequías y, por ende, controlan su grado de impacto. Por ejemplo, se ha documentado que las condiciones climáticas medias de precipitación, temperatura y aridez, la textura de suelo y la productividad de las comunidades vegetales determinan diferencias en el impacto de las sequías en los ecosistemas pastoriles ubicados en gradientes ambientales (Anderegg et al., 2018; Fernandez-Illescas et al., 2001; Konings et al., 2017). También, según la duración (p. ej.  $\leq 1$  año; 2-3 años;  $\geq 4$  años) será diferente el impacto por la acumulación de efectos negativos y será mayor la probabilidad de traspasar umbrales de degradación, la que será mayor a mayor duración de la sequía (Gao et al., 2019). Los estudios de gradientes ambientales en los que varían las condiciones bióticas y abióticas permiten estudiar los principales factores que determinan que algunos ecosistemas sean más impactados por las sequías que otros, y relacionarlos con cambios en la sensibilidad (Jung et al., 2020). Evaluar la incidencia de factores bióticos y abióticos actuando de manera conjunta como controles de la variabilidad en la sensibilidad a la sequía

permite predecir la magnitud y el tipo de respuesta de los ecosistemas ante la ocurrencia de sequías (Winkler et al., 2019).

Evaluaciones a escala global, regional y local sugieren que, en todos los ecosistemas, los cambios en la productividad primaria neta aérea (PPNA) están fuertemente asociados con la variabilidad interanual de la precipitación (Ponce-Campos et al., 2013; Sala et al., 2012). Es decir, el clima y particularmente la disponibilidad hídrica son determinantes de la variabilidad de la PPNA y la sensibilidad (Huxman et al., 2004). Los ecosistemas pastoriles pueden presentar diferente sensibilidad a reducciones de las precipitaciones según su nivel de aridez, y de esta manera condicionar su oferta forrajera durante años secos. Los ecosistemas húmedos podrían ser menos sensibles que los áridos y semiáridos a las fluctuaciones de la precipitación a lo largo de los años (Biederman et al., 2017; Huxman et al., 2004; Paruelo et al., 1999). Esto se debe a que la PPNA de los ecosistemas pastoriles húmedos está menos limitada por agua, y se vería más restringida por disponibilidad de nutrientes en el suelo o la luz. Además, de la disponibilidad hídrica, estudios anteriores han proporcionado evidencia de que el tipo de vegetación (Wilcox et al., 2015; Xu et al., 2013) y las características del suelo (Rehseh et al., 2017; Ruppert et al., 2012) pueden determinar la sensibilidad de los ecosistemas a cambios en las precipitaciones. Determinar la importancia relativa de los controles preponderantes de la sensibilidad a la sequía en ecosistemas pastoriles distribuidos a lo largo de gradientes ambientales es clave para comprender qué nivel de afectación tendrá la oferta forrajera como consecuencia de este creciente fenómeno de cambio global.

Los ecosistemas pastoriles de Sudamérica son importantes reservorios de biodiversidad y proveen recursos forrajeros, pero la cantidad y estabilidad de este servicio ecosistémico estará cada vez más comprometida por sequías en el futuro (Gibson et al., 2009). En particular en Argentina, los ecosistemas pastoriles cubren una superficie aproximada de 156

millones de hectáreas (casi dos tercios del país) y abarcan desde estepas arbustivas, estepas gramíneas, mallines en las regiones Patagonia y Monte hasta praderas en la región pampeana (Anderson et al., 2011). Estos ecosistemas contribuyen en una importante proporción a la ganadería extensiva (dominada principalmente por ganado bovino y ovino) y poseen una destacada relevancia para las actividades socioeconómicas del país (Blanco et al., 2019; Easdale y Aguiar, 2012; Iermanó y Sarandón, 2015). Los eventos de sequía, cuya incidencia es variable entre regiones, actualmente tienen un mayor grado de importancia en las regiones áridas que las más húmedas (Scarpati y Capriolo, 2016). Se pronostica que, en áreas con alta aridez, la probabilidad de ocurrencia de períodos secos es alta (Yahdjian y Sala, 2008). Además de la productividad forrajera, se pueden ver impactadas en gran magnitud especies vegetales clave, incluyendo aquellas que inciden directa o indirectamente en la provisión de forraje (Winkler et al., 2019). Analizar la respuesta de la vegetación forrajera a la sequía en ecosistemas pastoriles que difieren en sus características bióticas (por ejemplo, en la diversidad vegetal, en la composición de grupos funcionales y en la identidad de las especies vegetales dominantes) y abióticas (como climáticas y de suelo) puede contribuir a conocer la importancia relativa de dichos factores, elucidar los principales mecanismos, identificar los ecosistemas más vulnerables y predecir las consecuencias sobre la sustentabilidad ganadera.

Los objetivos del estudio desarrollado en este capítulo son: (1) analizar la importancia relativa de los factores climáticos (precipitación media anual, temperatura y condiciones de aridez), edáficos (textura y contenido de nutrientes en el suelo) y bióticos (diversidad, cobertura relativa de pastos y dominancia de especies vegetales) que determinan la sensibilidad a la sequía de la PPNA total y forrajera de ecosistemas pastoriles argentinos ubicados a lo largo de un gradiente de aridez; y (2) evaluar cambios en los controles

determinantes de la sensibilidad a las sequías frente a eventos de distinta duración ( $\leq 1$  año; 2-3 años;  $\geq 4$  años).

La hipótesis principal que se puso a prueba es que la sensibilidad a la sequía está determinada primeramente por el clima y los factores edáficos relacionados con la disponibilidad hídrica para las plantas (característicos de cada ecosistema), y en segundo lugar por los factores bióticos, como la diversidad o la identidad y abundancia de las formas de vida presente. Las especies vegetales y la manera en que se vean impactadas determinarán la respuesta de la productividad forrajera a cambios en la disponibilidad de agua. En relación con el tiempo de acumulación de sequías, se hipotetizó que la influencia de los controles va a ser diferente según la duración del evento de sequía. A medida que se prolongan las sequías, se espera que se modifiquen los controles de la sensibilidad ya que se van desencadenando distintas respuestas en la composición florística y en la dominancia de especies ante la acumulación de años secos con consecuentes cambios en la productividad del sistema. Por ende, a medida que pasa el tiempo, van a cobrar mayor importancia relativa las características de la comunidad vegetal en comparación con los factores de clima y suelo. En el Cuadro 3.1. se detallan los mecanismos explicativos detrás de cada factor de control determinante de la respuesta de la productividad forrajera a la sequía, extraído de una exhaustiva revisión bibliográfica en la temática.

Cuadro 3.1: Factores de control determinantes de la respuesta de la productividad forrajera a la sequía según categorías climática, edáfica y biótica de acuerdo con la bibliografía. Se muestra la relación que tiene cada factor con la sensibilidad (+ o -) y su importancia relativa como determinante de cambios (cantidad de signos positivos o negativos).

Factor de control	Relación e importancia relativa	Mecanismos explicativos	Fuentes
<b>Climáticos</b>			
Disponibilidad hídrica	Negativa (- - -)	1) Los ecosistemas de baja condición de aridez o alta precipitación media anual poseen una baja probabilidad de padecer un impacto severo por una sequía o estrés hídrico en comparación con ecosistemas áridos y semiáridos que naturalmente están restringidos por agua y en los que una sequía va a acentuar dicha limitación, exhibiendo mayor sensibilidad.	(Maurer et al., 2020; Paruelo et al., 1999; Vogel et al., 2012b)
		2) Los ecosistemas húmedos, con alta disponibilidad hídrica, son menos sensibles a la sequía que los áridos o semiáridos porque su vegetación forrajera está más restringida por la disponibilidad de recursos, como nutrientes en el suelo o luz (limitante debido a la alta cobertura y densidad de los canopeos).	
Temperatura media anual (°C)	Positiva (++)	A mayor temperatura media anual, se incrementan las tasas de evaporación directa desde el suelo lo que hace más limitante el agua en los períodos de sequía.	(Makariev a y Gorshkov, 2007; Qiu y Ben-Asher, 2010)
<b>Edáficos</b>			
Fertilidad del suelo	Negativa (- -)	1) La mayor proporción de materia orgánica del suelo (MOS) está asociada a una mejor estructura del suelo que favorece una mayor exploración radical y permite a las plantas obtener agua de varios estratos y no sufrir tanto el déficit hídrico durante la sequía.	(Lal, 2020; Rawls et al., 2003)

		2) Mayor proporción de MOS implica una mejor capacidad de retención hídrica del suelo. La MOS va a permitir tolerar períodos de sequía ya que favorece el almacenamiento de agua en el suelo por más tiempo.	
	Negativo (-)	Una mayor cantidad de MOS implica una mayor actividad de los microorganismos de suelo que, al realizar mayor mineralización, van a permitir mayor disponibilidad de nutrientes y por ende generar un mayor desarrollo vegetal frente a un estrés por sequía.	(Awale et al., 2017)
% de Arena	Positivo (++)	La mayor disponibilidad de arena en suelo va a aumentar la percolación profunda del agua del suelo y, al interactuar con la vegetación, aquella que no posea una exploración radical profunda (p. ej. pastos) se verá más limitada durante los períodos de sequía. En cambio, la vegetación con raíces profundas (p. ej. arbustos), la textura más arenosa puede ser beneficiosa.	(Rawls et al., 2003; Sala et al., 1988)
<b>Bióticos</b>			
Diversidad de la comunidad vegetal (p. ej. riqueza y diversidad de especies o formas de vida)	Negativo (-)	Una mayor diversidad o alta equitatividad (baja dominancia) de la comunidad vegetal permite una amortiguación de los efectos de las variaciones ambientales, manteniendo el funcionamiento del ecosistema relativamente constante y contribuyendo a la estabilidad. Esta hipótesis se basa en la idea de que distintas especies tienen distinta capacidad de crecimiento ante diferentes condiciones ambientales. Por ejemplo, se incrementa la probabilidad de encontrar en el <i>stand</i> vegetal a especies tolerantes o resistentes a limitaciones por agua con variables mecanismos de exploración radical o diferencias en la asignación de carbono a los compartimentos subterráneos; o bien la presencia de especies que poseen una alta eficiencia en el uso del agua o bajas tasas de crecimiento. Todas estas características que	(Golluscio y Oesterheld, 2007; Isbell et al., 2011; Kahmen, 2005; Knapp et al., 2002; Luo et al., 2019; Tilman et al., 1996)

promueven tolerancia a la sequía son más comunes en comunidades más diversas, comparado con las poco diversas. (Efecto seguro o portfolio)

---

Cobertura relativa de pastos (%)	Positivo (+ +)	<p>1) Las especies de pastos son severamente impactadas por eventos de sequía por tener concentrado su desarrollo radical en el estrato superficial del suelo, desde donde se pierde más rápidamente el agua del suelo por evaporación o percolación/ redistribución. (Gherardi</p> <p>2) Los pastos carecen de estructuras vegetativas para y Sala, aprovechar inmediatamente el agua de años húmedos, a 2015; diferencia de otras especies perennes, y acumular reservas Golluscio para crecer en años secos. En ecosistemas pastoriles, et al., principalmente áridos y semiáridos, donde coexisten pastos 2011; con arbustos, los pastos se ven en desventaja durante las Reichman sequías porque los arbustos poseen la capacidad de explorar n y Sala, estratos más profundos. Esto acentúa la competencia por 2014; agua y aumenta el estrés hídrico, con consecuencias de Qian et al., mortalidad de estructuras vegetativas de los pastos y por 2022) ende serán más sensibles.</p>
	Negativo (- -)	<p>3) En ecosistemas húmedos, donde la abundancia de los arbustos es muy baja, una mayor cobertura de pastos disminuye la sensibilidad forrajera a la sequía porque (Ludwig reduce la tasa de evaporación del suelo, incrementa la et al., infiltración y por ende el almacenamiento de agua en el 2005) suelo, y reduce la limitación hídrica para la vegetación en períodos de sequía.</p>

---

## **3.2 Metodología:**

### **3.2.1 Sitios de estudio ubicados en un gradiente ambiental**

Con el fin de determinar los controles de la sensibilidad de la productividad forrajera ante las sequías, se estudiaron nueve ecosistemas pastoriles ubicados a lo largo de un gradiente natural de aridez entre 0.11 y 0.75 según el índice de aridez de Le Houérou (1996) (Figura 3.1). Este gradiente presenta además cambios entre 170 y 1000 mm año<sup>-1</sup> de precipitación media anual (PPT<sub>M</sub>) y un gradiente de temperatura media anual de 5 a 21°C (Cuadro 3.2). Así, los sitios varían en sus características climáticas relacionadas con la disponibilidad de agua (precipitación y temperatura media anual, índices de aridez e índice estandarizado de precipitación y evapotranspiración -SPEI-), de suelo (% de arena, % de Carbono y Nitrógeno orgánico de suelo) y la estructura de la vegetación (diversidad estimada a través de índices de riqueza y dominancia; % de cobertura relativa de pastos) (Cuadro 3.2; Figura A 3.1). Los sitios de estudio incluyen estepas gramíneas, estepas gramíneas arbustiva y praderas altamente productivas que abarcan una amplia gama en diversidad de especies de plantas, de productividad primaria neta aérea (PPNA), y de productividad forrajera (PF). Además, contienen distinto tipo y textura del suelo y en la actualidad están típicamente sujetos a pastoreo extensivo (Cuadro A 3.2 y A 3.3; Figura A 4.1; Cuadro A 4.3) (Oyarzabal et al., 2018; Peri et al., 2021). Teniendo en cuenta el índice de aridez utilizado (PPT<sub>M</sub> / Evapotranspiración potencial; cuanto más bajo el valor del índice, más árido), los nueve sitios se distribuyeron en ecosistemas áridos, semiáridos y húmedos, y dos de ellos poseen un valor de índice de aridez en el límite de las categorías clasificadas como “árido” y semiárido” (Le Houérou, 1996; Cuadro 3.2).

### 3.2.2 Diseño experimental

En cada sitio de estudio, se simuló la ocurrencia de una sequía y luego se evaluó la PF durante cuatro años en las parcelas experimentales de ambos tratamientos, Sequía y Control (recibe las lluvias del año). Todos los sitios experimentales forman parte de una red de investigación colaborativa internacional que consiste en experimentos coordinados de sequía distribuidos en los pastizales del mundo, *The Drought Network* (IDE; <http://wp.natsci.colostate.edu/droughtnet/>). Los sitios siguieron un protocolo experimental común tanto de implementación de los tratamientos como de medición de las variables de respuesta, lo que permite comparaciones fiables entre ecosistemas contrastantes (Knapp et al., 2017). Las manipulaciones experimentales de lluvia se hicieron para simular sequías intensas y evaluar los impactos ecológicos durante varios años consecutivos (Hoover y Rogers, 2016). La simulación de sequías fue inducida a través de un diseño pasivo basado en interceptores de precipitación que reducen una fracción de la precipitación incidente (Yahdjian y Sala, 2002). Esta fracción difirió entre los sitios, de modo de emular una lluvia muy baja, con probabilidad de ocurrencia es de una vez en 100 años (Knapp et al., 2017). Para determinar el porcentaje de precipitación a interceptar, se aplicó el protocolo estandarizado dispuesto por *The Drought Network* y se ejecutó la herramienta provista por el software de manipulación de la precipitación (*Precipitation Manipulation Tool*; <https://drought-net.colostate.edu/terrestrial-precipitation-analysis-package>; Lemoine et al., 2016). Este software permite considerar la serie temporal de precipitación más larga de cada sitio y así determinar el porcentaje de precipitación a interceptar para generar una sequía extrema. Así, se estimaron que las reducciones debían ser de entre 60 y 50% de la precipitación anual en los sitios del extremo árido y húmedos, respectivamente (Cuadro A 3.1). La precipitación interceptada se recogió en canaletas y se desvió alejándola de las parcelas experimentales mediante tuberías para evitar que el agua se infiltrara cerca de

ellas. Los interceptores de precipitación se construyeron con tejas de acrílico transparente sin filtro UV sostenidas por una estructura metálica colocadas sobre el canopeo (aproximadamente de 1.20 a 1.60 m de altura, de acuerdo con la inclinación) para minimizar los impactos en las condiciones micro meteorológicas (Figuras 3.1 y 3.2). Excepto por una disminución del 11 al 20% de la radiación incidente (en comparación con la medición en la parcela control adyacente sin interceptor), que son relativamente bajos en comparación con otros materiales, no hubo otros efectos del interceptor (Yahdjian y Sala, 2002). El diseño experimental empleado en este estudio ha demostrado lograr la reducción en la entrada de agua deseada y los efectos esperados en la humedad del suelo (Gherardi & Sala, 2013; Yahdjian & Sala, 2002). Un número considerable de estudios ha establecido experimentos de sequía que impusieron reducciones pasivas en la precipitación utilizando interceptores de precipitación de este tipo con resultados similares (Byrne et al., 2017; Knapp et al., 2002; Siebert et al., 2019). Las parcelas experimentales (de al menos 3 m × 3 m; Figura 3.2) se instalaron entre los años 2015 y 2017 siguiendo un diseño de bloques completamente al azar que incluían parcelas control del mismo tamaño. En cada sitio experimental, los experimentos se replicaron en tres bloques (n = 3), aunque algunos sitios tuvieron cuatro repeticiones (n = 4). En todos los sitios se excluyó al ganado para evitar el pastoreo en las parcelas experimentales.

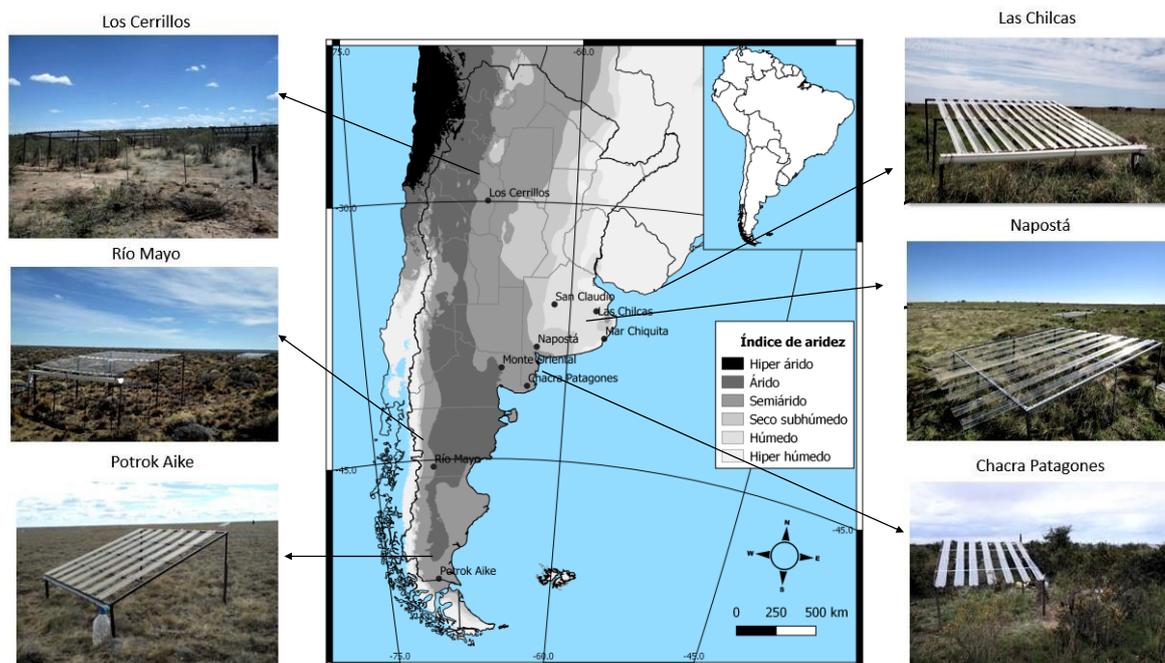


Figura 3.1: Sitios de estudio de esta tesis que se extienden a lo largo del gradiente de aridez natural en Argentina, América del Sur (mapa). Las fotos muestran la simulación de sequía experimental en los ecosistemas pastoriles con los interceptores de precipitación en seis sitios representativos del gradiente. En total hay nueve sitios experimentales.

Cuadro 3.2: Sitios de estudio ordenados en función de la precipitación media anual y el índice de aridez. Se muestran los nombres, ubicación geográfica, características climáticas (precipitación media anual en mm- PPT<sub>M</sub>-, temperatura media anual en °C – TMA-, índices de aridez estimado como el cociente entre precipitación media anual y evapotranspiración potencial – ETP-; edáficas (% de arena, Carbono y Nitrógeno orgánico del suelo) y la estructura de la vegetación (Riqueza específica, Índice de dominancia y el % de cobertura relativa de pastos). Las series de largo plazo para PPT<sub>M</sub> y TMA consideradas en el tiempo van desde 1980 hasta la actualidad; los datos de ETP fueron proporcionados por la base de datos *WorldClim* desde 1970 hasta el presente.

Sitio	Coordenadas	Características Climáticas			Características Suelo				Características Vegetación		
		Precipitación media anual (PPT <sub>M</sub> ; mm año <sup>-1</sup> )	Temperatura media anual (TMA; °C)	Índice de aridez (IA)	Evapotranspiración potencial (ETP; mm año <sup>-1</sup> )	% Arena	C orgánico suelo (%)	N orgánico suelo (%)	Riqueza	Dominancia (Índice Berger-Parker)	Cobertura relativa de pastos (%)
Río Mayo	45° 23' 52" S; 70° 18' 21" O	170	9.50	0.11	1544	90.70	0.50	0.10	6	0.46	0.69
Potrok Aike	51° 54' 58" S; 70° 24' 27" O	202	5.00	0.20	969	81.00	2.30	0.20	18	0.29	0.59
Monte Oriental	39° 40' 59" S; 64° 51' 15" O	383	14.10	0.20	1935	79.80	1.00	0.10	6	0.57	0.29
Los Cerrillos	29° 57' 1" S; 65° 52' 25" O	390	21.00	0.18	2103	65.00	0.40	0.05	12	0.20	0.33
Chacra Patagones	40° 43' 23" S; 62° 53' 56" O	400	14.40	0.22	1849	50.80	1.30	0.10	5	0.51	0.83
Campo experimental Napostá-convenio UNS-MDA-PBA	38° 25' 26" S; 62° 17' 16" O	553	15.00	0.32	1707	54.50	1.40	0.30	6	0.45	0.84
Mar Chiquita	37° 42' 55" S; 57° 25' 28" O	927	15.50	0.66	1399	74.50	2.20	0.20	11	0.47	0.62
San Claudio	35° 54' 55" S; 61° 8' 54" O	950	14.50	0.75	1268	42.60	2.00	0.20	3	0.81	0.97
Las Chilcas	36° 9' 48" S; 58° 9' 20" O	950.5	15.00	0.72	1319	9.20	4.10	0.40	9	0.66	0.72

### 3.2.2 Recopilación de datos

Se estimó la sensibilidad forrajera a la sequía como la reducción en la productividad forrajera (PF) en función de la pérdida de precipitación a través de dos índices, uno relativo y otro absoluto. Estos índices contemplan el cambio en la PF ante la disminución en las precipitaciones debido a la sequía para cada sitio, pero en el primer caso sin estandarizar por las condiciones medias de productividad y precipitación, y en el segundo estandarizado por estas variables (ver Ecuaciones 2.1 y 2.2; Capítulo 2 de esta tesis; Smith et al. 2017). Durante cuatro años, se estimó anualmente la cobertura vegetal de cada especie en parcelas permanentes de 1 m<sup>2</sup> en el área central de cada parcela experimental, y la biomasa en el pico de la estación de crecimiento, excluyendo siempre un área *buffer* para minimizar los efectos de borde. Para los sitios de Río Mayo y Chacra Patagones, la estimación de la PF se realizó de forma no destructiva, a través de ecuaciones alométricas que relacionan la

cobertura relativa de cada especie vegetal presente con su biomasa aérea (p. ej. Flombaum y Sala, 2007). Para el resto de los sitios, la PF se estimó como una proporción de la PPNA, recortando hasta la superficie del suelo toda la biomasa aérea dentro de dos marcos de 0.2 m x 0.5 m durante el pico de la estación de crecimiento (Sala y Austin, 2000), evitando repetir el recorte de la misma área cada año. El material cosechado se clasificó en componentes verdes, senescentes (amarillentos) y muertos (gris) para las principales formas de vida de plantas: pastos, hierbas anuales, dicotiledóneas, arbustos y otras leñosas no arbustivas; luego se secó hasta peso constante en una estufa durante 48 h para obtener la materia seca. Se realizaron las mediciones durante cuatro años consecutivos en las parcelas de sequía y control, excepto en San Claudio, donde no se pudo cosechar durante el tercer año experimental debido a la cuarentena nacional de COVID-19, y en Chacra Patagones donde no se pudieron obtener datos durante el primer año de muestreo. Para todos los sitios, se calculó la PF siguiendo a Easdale y Aguiar (2012): multiplicando la cobertura vegetal de cada especie por la PPNA de la forma de vida vegetal correspondiente (pastos, hierbas anuales, dicotiledóneas, arbustos y otras leñosas no arbustivas) para obtener la PPNA de la especie ( $PPNA_{ESP}$ ), y luego se multiplicó la  $PPNA_{ESP}$  por un factor de aptitud forrajera (sin unidad, detallado para cada especie de cada sitio en el Cuadro A 3.3). Este factor se basó en las pautas de Easdale y Aguiar (2012), considerando la literatura según las especies presentes de cada sitio (Ambrosino et al., 2021; Guevara et al., 2002; Ojeda et al., 2018; Oñatibia et al., 2015). A través de este factor de aptitud forrajera, se clasificaron las especies vegetales según tres categorías de consumo del ganado: altamente consumidas (factor de aptitud forrajera = 1), moderadamente consumidas (factor de aptitud forrajera = 0.5) y evitadas por el ganado (factor de aptitud forrajera = 0). A continuación, se utilizaron los valores de PPNA y PF de cada lugar y año para evaluar la sensibilidad a la sequía adaptando los dos índices, el absoluto, que se ha utilizado en estudios anteriores

(Koerner et al., 2015; Smith et al., 2017; Moran et al., 2014; Wilcox et al., 2015, 2017) y un índice relativo, siguiendo las ecuaciones 2.1 y 2.2, respectivamente (Capítulo 2). En particular, se detalla aquí, en Ecuaciones 3.1 y 3.2 la adaptación con PF de los índices que fueron descritos en Capítulo 2 con PPNA:

$$\text{Sensibilidad Absoluta (SA)} = \frac{PF_C - PF_S}{PPT_C - PPT_S} \quad (3.1)$$

$$\text{Sensibilidad Relativa (SR)} = \frac{(PF_C - PF_S)/PF_M}{(PPT_C - PPT_S)/PPT_M} \quad (3.2)$$

Donde  $PF_C$  es la PF de parcela control,  $PF_S$  la parcela bajo sequía y la diferencia en precipitaciones en ambas parcelas ( $PPT_C$  y  $PPT_S$ );  $PF_M$  y  $PPT_M$  representan la productividad y precipitaciones medias respectivamente (Capítulo 2). En las Ecuaciones 3.1 y 3.2 se describen la sensibilidad absoluta (SA) y la sensibilidad relativa (SR) de la PF, siendo homólogo el cálculo para estimar la sensibilidad con la PPNA. La  $PF_M$  es la media de la productividad del forraje en las parcelas de control para cada sitio durante cuatro años experimentales y la  $PPT_M$  es la precipitación de largo plazo de cada sitio (estimada a través de series de precipitación anual desde 1980 hasta el presente). Los valores de sensibilidad por encima de cero indican disminuciones en la productividad del forraje con sequía (por encima de uno implica una reducción muy grande) mientras que los valores por debajo de cero implican más PF en sequía que en las parcelas de control.

Los factores que se consideraron como controles determinantes de la sensibilidad se agruparon en tres categorías: asociados al clima, al tipo de suelo y a la estructura de la vegetación. Se pusieron a prueba las hipótesis asociadas a los factores de cada categoría que indican la importancia relativa de cada factor y la dirección de incidencia en la sensibilidad (si la relación es positiva, la aumenta y si es negativa la disminuye; Cuadro 3.1). Además, con los datos recopilados de cada sitio de estudio (Cuadro 3.2 y A 3.2) y con

el fin de realizar una síntesis de la caracterización de los sitios, se realizó un análisis multivariado con las variables predictoras seleccionadas donde se obtuvo un ordenamiento de los sitios primeramente por aridez o disponibilidad hídrica y en segundo lugar de importancia por riqueza (Figura A 3.1 y A 3.2). Este análisis refuerza la importancia de determinar cómo varía la sensibilidad ante distintas características bióticas y abióticas de los sitios (ver Figura A 3.1).



Figura 3.2: Parcelas experimentales del tratamiento Sequía con el interceptor de precipitación y sus dimensiones (Foto: extremo más alto 1.60 m, ancho lateral y de frente 3 m y extremo más bajo 1.20 m) en uno de los sitios de estudio en el extremo húmedo del gradiente (Ea. San Claudio, Pcia. De Bs. As., Argentina).

### 3.2.3 Análisis estadístico

Los datos se analizaron con modelos de regresión múltiple para la sensibilidad evaluada con el índice absoluto (SA; Ecuación 3.1) y con el índice relativo (SR; Ecuación 3.2) como variables de respuesta. Se incluyeron las siguientes variables predictoras bióticas: productividad primaria neta aérea media ( $PPNA_M$ ), dominancia (índice de Simpson -D- y Berger-Parker), índices de diversidad (riqueza, Shannon-Weaver -H-, riqueza efectiva  $-e^H-$ , índice inverso de Simpson -D-) y cobertura relativa de pastos (% CP). Para obtener los índices de diversidad y dominancia se utilizaron datos de censos florísticos realizados durante todos los años en las parcelas experimentales control. Además de las variables bióticas, se incluyeron variables predictoras abióticas de clima, algunas que se obtuvieron del promedio de series temporales de largo plazo para cada sitio con el criterio de un mínimo de 20 años de datos y otras correspondientes a cada año de análisis. Entre éstas se incluyeron: temperatura media anual (TMA), SPEI (calculado para los 12 meses previos de cada año de análisis (desde Tiempo 1 a Tiempo 4 de año experimental; Cuadro A 3.4) disponible del monitor global de SPEI <https://spei.csic.es/map/maps.html#months=1#month=6#year=2020>), precipitación media

anual ( $PPT_M$ ), coeficiente de variación temporal de la lluvia anual ( $CV\_PPT$ ), evapotranspiración potencial (ETP) (obtenido a través de la base de datos online producto de *Terraclimate*) e índice de aridez (IA; estimado *sensu* Le Houérou, 1996 =  $PPT_M/ETP$ ). En cuanto a las variables predictoras abióticas edáficas, se incluyeron: el porcentaje de carbono y nitrógeno orgánico en los primeros 10 cm de suelo (% C y N) y el porcentaje de arena promedio de suelo de cada sitio también del estrato superficial (0-10 cm de profundidad), obtenidos de muestreos en el sitio de estudio o de datos provenientes de cartas de suelo.

Luego, se realizó un análisis de correlación entre todas las variables predictoras incluidas en el modelo *a priori* por el método de *Pearson* y se excluyeron aquellas variables que presentaron altos valores de correlación (*Pearson* mayor a  $\pm 0.6$ ) y las que mostraron mayor cantidad de correlaciones con otras variables predictoras. Las variables excluidas fueron:  $PPNA_M$ , índices Shannon-Weaver y riqueza efectiva (H y  $e^H$ ), índices Simpson (D; dominancia) e inverso de Simpson ( $D^{-1}$ ; diversidad), Coeficiente de variación temporales de la lluvia anual, % C y la ETP (ver matriz de correlaciones; Cuadro A 3.5). Se decidió mantener de manera excepcional las siguientes variables pese a que mostraron correlaciones significativas por su importancia biológica:  $PPT_M$ , riqueza, y % de arena. Estas variables fueron incluidas con el criterio de que si quedaban seleccionada en los modelos no se incluyeran también aquellas variables con las que mantuvieron alta correlación.

Luego, se realizaron modelos de regresiones lineales múltiples entre SR y SA como variables respuesta y las variables predictoras que era de interés incluir, de modo de considerar factores representativos del clima, el suelo y la biota de cada sitio para cada año (del primer al cuarto año de sequía experimental). El análisis se realizó luego de una estandarización de todas las variables predictoras (se sustrajo de cada valor su media y se

dividió por la desviación estándar de los valores) dado que poseen unidades y magnitudes muy diferentes. A través de la función *step* (por ambas vías: *backward* y *forward*) se seleccionaron los modelos de regresión y las predictoras a incluir en dichos modelos que mejor explicaron la variabilidad en la sensibilidad. Para la selección final de cada modelo significativo, se tuvieron en cuenta los siguientes criterios: ausencia de multicolinealidad entre las predictoras incluidas, evaluado a través del valor del factor inflacionario de la varianza (por medio de la función *vif*), un máximo de tres predictoras, y el modelo con menor valor de AIC. Se realizaron pruebas estadísticas de *Fisher* para determinar la comprobación de los modelos. Se evaluaron y comprobaron los supuestos de normalidad de distribución de los residuos y la homogeneidad de la varianza. Todos los análisis estadísticos de los datos fueron realizados en el software R (R Development Core Team, 2017).

### 3.3 Resultados

Los principales controles que determinaron los cambios en sensibilidad a la sequía, tanto de la PPNA como del componente forrajero para todos los años analizados (1 a 4 años de sequía) fueron los factores climáticos asociados a la disponibilidad de agua en el ecosistema (Cuadro 3.3 y 3.4). En segundo lugar, los determinantes de la sensibilidad fueron los factores bióticos asociados a la diversidad y los grupos funcionales presentes en la comunidad (Figura 3.3, 3.4, 3.5, A 3.2, A 3.3 y A 3.4). Los modelos explicativos de la variabilidad de la sensibilidad absoluta (SA) y relativa (SR) del forraje fueron de mayor capacidad predictiva que aquellos que evaluaron la sensibilidad de la PPNA (Cuadro 3.3; 3.4).

En el primer año de sequía experimental, no se encontraron modelos significativos que explicasen la variabilidad en la SA, ni de la PPNA ni del forraje, pero sí se encontró que la

SR forrajera se reduce significativamente cuando decrece la aridez (mayor IA; valor  $p = 0.01^*$ ) y aumenta la dominancia, aunque no de manera significativa (Figura 3.3; Cuadro 3.3).

Para el segundo año acumulado de sequía, los controles de tipo climático fueron los principales determinantes de la SA y la SR, aunque sólo de la productividad forrajera (valor  $p < 0.05$ ; Cuadro 3.3; Cuadro 3.4). Las variables predictoras significativas seleccionadas por los modelos estuvieron asociadas a la disponibilidad de agua (índices de aridez). La SR sólo se redujo marginalmente ante reducciones en la aridez ( $-0.44 \pm 0.18$  IA; valor  $p = 0.05$ ) (Figura 3.4 y Cuadro 3.3). Todas las pendientes estimadas por los modelos climáticos mostraron signo negativo, lo cual indica una reducción de la sensibilidad a medida que aumenta disponibilidad hídrica. Con relación a la sensibilidad de la PPNA con índice relativo, las variables predictoras seleccionadas fueron la TMA (no significativo) y el porcentaje de arena ( $0.48 \pm 0.18$  AR; significativamente, valor  $p = 0.01^*$ ). (Figura A 3.3; Cuadros 3.4).

Luego de tres años de sequía experimental, los resultados arrojaron modelos significativos con un mayor grado de explicación de los controles significativos incluidos asociados al clima, la biota y marginalmente al suelo (el valor de ajuste fue el más alto de todos los modelos para todos los años analizados, p. ej.  $R^2 = 0.62$  y  $0.31$ ; Cuadro 3.3). Los dos índices de sensibilidad a la sequía de la PPNA exhibieron como controles significativos factores del clima (IA: valor  $p = 0.004^{**}$  y  $PPT_M$ : valor  $p = 0.03^*$ ; Cuadro 3.4) y de la vegetación, como la cobertura de pastos (CP: valor  $p = 0.04^*$ ), aunque también de manera marginal fue incluido el % de arena (AR: valor  $p = 0.08$ ; Cuadro 3.4; Figura A 3.4). Con respecto a la SA de la productividad forrajera, el mejor modelo predictivo incluyó las siguientes variables según su orden de importancia: el IA ( $-0.28 \pm 0.06$ ; valor  $p = 0.004^{**}$ ), la cobertura de pastos, con una relación positiva, aunque marginalmente significativa ( $0.05$

$\pm 0.26$ ; valor  $p = 0.08$ ). El control climático de IA mostró una relación inversa con la sensibilidad donde aumentos en los índices de aridez (más humedad) determinaron disminuciones de la SA (Figura 3.5a; Cuadro 3.3). En cuanto a la SR de la productividad forrajera, el mejor modelo incluyó variables predictoras climáticas, de suelo y bióticas (Cuadro 3.3; Figura 3.5). La SR aumentó con la aridez (cuya importancia relativa fue la mayor;  $-0.77 \pm 0.14$  IA; valor  $p = 0.0001^{***}$ ) y con el aumento en la cobertura de pastos ( $0.37 \pm 0.13$ ; valor  $p = 0.01^*$ ) y el % de arena ( $14.17 \pm 0.15$  AR; ns) (Figura 3.5b; Cuadro 3.3).

Por último, el cuarto año consecutivo de sequía incluyó nuevamente controles asociados al clima y la biota (aunque esta última sólo para la sensibilidad forrajera, no la de la PPNA) reafirmando la importancia de estos factores de control como los principales determinantes de la sensibilidad a las sequías, en este caso prolongadas (Cuadro 3.3; Cuadro 3.4). Sólo la SR de la PPNA mostró una relación negativa significativa con el IA ( $-0.70 \pm 0.23$ ; valor  $p = 0.004^{**}$ ) y con la temperatura (valor  $p = 0.03$ ; Cuadro 3.4; Figura A 3.5). La SA de la PF no mostró modelos significativos con ninguna variable, mientras que la SR disminuyó a medida que aumentaron la  $PPT_M$  ( $-0.55 \pm 0.17$ ; valor  $p = 0.006^{**}$ ) y la riqueza, aunque marginalmente ( $-0.34 \pm 0.17$ ; valor  $p = 0.09$ ).

Cuadro 3.3: Modelos de regresión múltiple de cada año experimental para el conjunto de los nueve sitios analizados considerando la sensibilidad forrajera absoluta y relativa. En cada año se detalla el mejor modelo significativo (el año donde no se obtuvieron modelos significativos se detalla con *nd*) con sus correspondientes variables predictoras seleccionadas para la sensibilidad forrajera a la sequía con los índices relativo y absoluto. Los factores de control son: índice de aridez (IA), cobertura relativa de pastos (CP), % de arena en el suelo (AR), riqueza de la comunidad vegetal (RIQ), índice de dominancia de Berger-Parker (BP) y precipitación media anual ( $PPT_M$ ). Se detallan además los estimadores de las pendientes estandarizadas de cada variable predictora con el correspondiente signo, los coeficientes de determinación ( $R^2$ ) y el valor de Akaike Information Criterion (AIC) de cada modelo.

Variable respuesta	Año experimental	Modelos de regresiones múltiples	R <sup>2</sup>	AIC	F
Sensibilidad forrajera a la sequía (índice absoluto)	1	<i>nd</i>	<i>nd</i>	<i>nd</i>	<i>nd</i>
	2	<i>nd</i>	<i>nd</i>	<i>nd</i>	<i>nd</i>
	3	0.15 CP (marginal) - 0.28 IA** + 0.10	0.31	22.24	5.47
	4	<i>nd</i>	<i>nd</i>	<i>nd</i>	<i>nd</i>
Sensibilidad forrajera a la sequía (índice relativo)	1	-0.68 IA * + 0.34 BP + 0.86	0.21	89.90	3.43
	2	-0.44 IA(marginal) + 0.71	0.12	95.10	4.11
	3	0.37 CP* - 0.77 IA*** + 14.17 AR + 5.82	0.62	56.51	12.55
	4	-0.34 RIQ (marginal) - 0.55 PPT <sub>M</sub> ** + 0.53	0.26	83.48	4.70

Cuadro 3.4: Modelos de regresión múltiple de cada año experimental para el conjunto de los nueve sitios analizados para sensibilidad de la productividad primaria neta aérea (PPNA) estimada con los índices relativo y absoluto. En cada año se detalla el mejor modelo significativo (los años donde no se obtuvieron modelos significativos ni ninguna variable significativa se detallan con *nd*) con sus correspondientes variables predictoras seleccionadas: índice de aridez (IA), cobertura relativa de pastos (CP), % de arena en el suelo (AR) y temperatura media anual (TMA). Se detallan además los estimadores de las pendientes estandarizadas de cada variable predictor con su correspondiente signo, los coeficientes de determinación (R<sup>2</sup>) y el valor del Akaike Information Criterion (AIC) de cada modelo.

Variable respuesta	Año experimental	Modelos de regresiones múltiples	R <sup>2</sup>	AIC	F
Sensibilidad de la PPNA a la sequía (índice absoluto)	1	<i>nd</i>	<i>nd</i>	<i>nd</i>	<i>nd</i>
	2	<i>nd</i>	<i>nd</i>	<i>nd</i>	<i>nd</i>
	3	0.15 CP (marginal) - 0.28 IA** + 0.10	0.31	28.10	5.48
	4	<i>nd</i>	<i>nd</i>	<i>nd</i>	<i>nd</i>
Sensibilidad de la PPNA a la sequía (índice relativo)	1	<i>nd</i>	<i>nd</i>	<i>nd</i>	<i>nd</i>
	2	0.48 AR * + 0.11 TMA + 0.51	0.19	89.70	3.48
	3	0.38 CP * - 0.44 PPT <sub>M</sub> * - 23.31 AR (marginal) + 9.18	0.43	68.26	5.83
	4	-0.48 TMA* - 0.70 IA** + 0.33	0.43	92.94	9.85

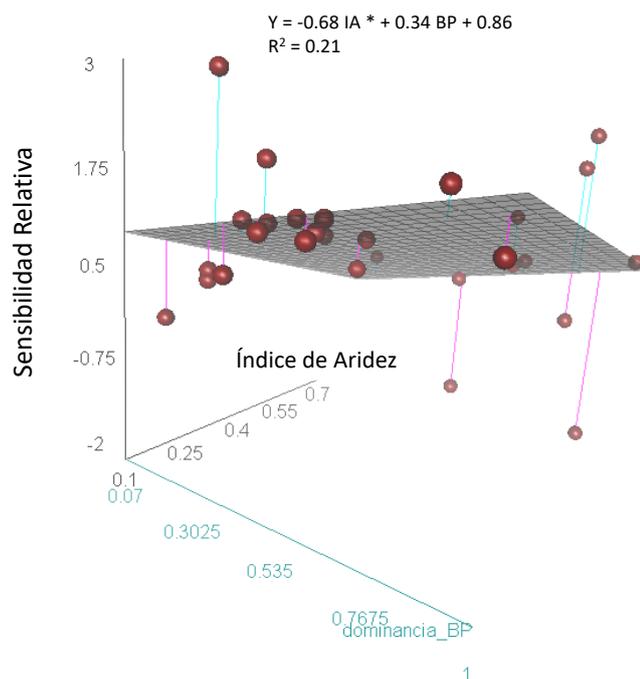


Figura 3.3: Relación de la sensibilidad forrajera con el índice relativo en función de los controles seleccionados (Índice de aridez, menor valor implica más aridez) y índice de dominancia de Berger-Parker en el modelo de regresión múltiple para el primer año de sequía experimental incluyendo los nueve sitios de estudio. El mayor tamaño de los puntos indica mayor cercanía al inicio de los ejes de aridez y se muestran los datos de todas las réplicas para cada sitio. Los planos muestran los modelos de regresión lineal para las variables predictoras. Ningún factor mostró un efecto significativo con la sensibilidad absoluta; por ende, no se grafica este índice.

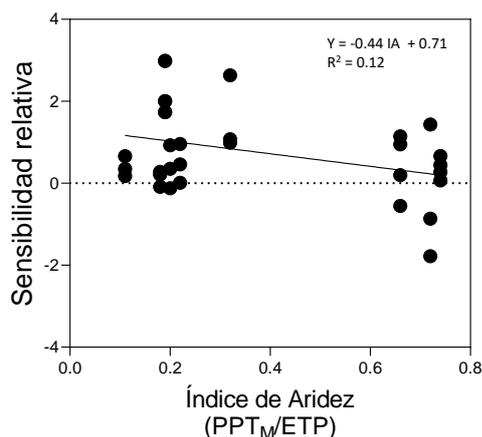


Figura 3.4: Relación de los controles seleccionados para la sensibilidad relativa con aridez (mayor aridez con menor valor de índice) en el modelo de regresión múltiple significativo para el segundo año de sequía experimental incluyendo los nueve sitios de estudio.

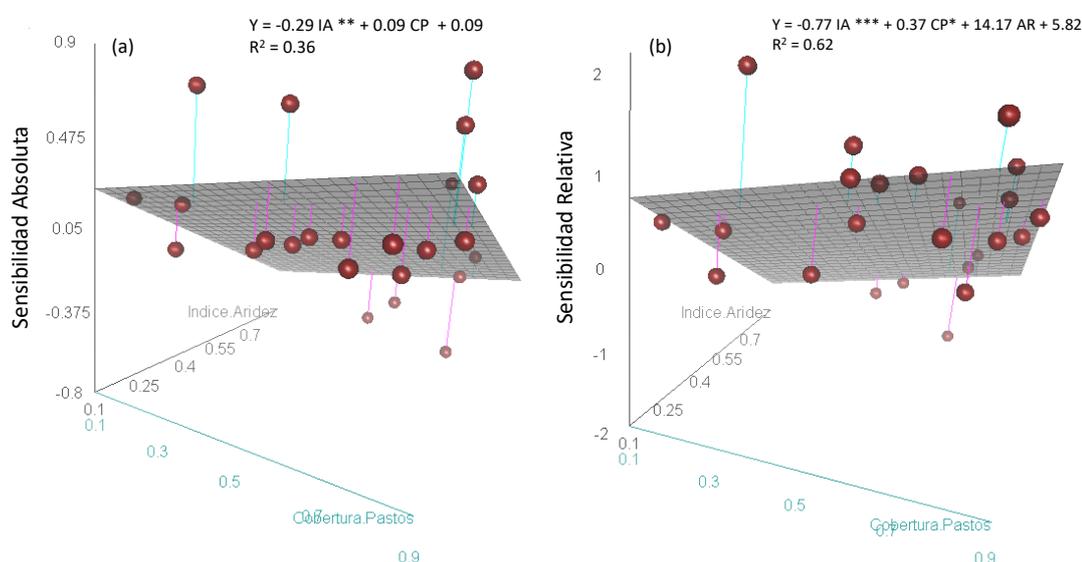


Figura 3.5: Relaciones de los controles seleccionados para la sensibilidad absoluta (a) y relativa (b) con los controles abiótico climático del índice aridez (IA; más aridez, menor valor de índice) y biótico cobertura de pastos (CP) en los modelos de regresión múltiple significativo para el tercer año de sequía experimental incluyendo los nueve sitios de estudio. El mayor tamaño de los puntos indica mayor cercanía al inicio de los ejes de aridez y se muestran los datos de todas las réplicas para cada sitio. Los planos muestran los modelos de regresión lineal para las variables predictoras.

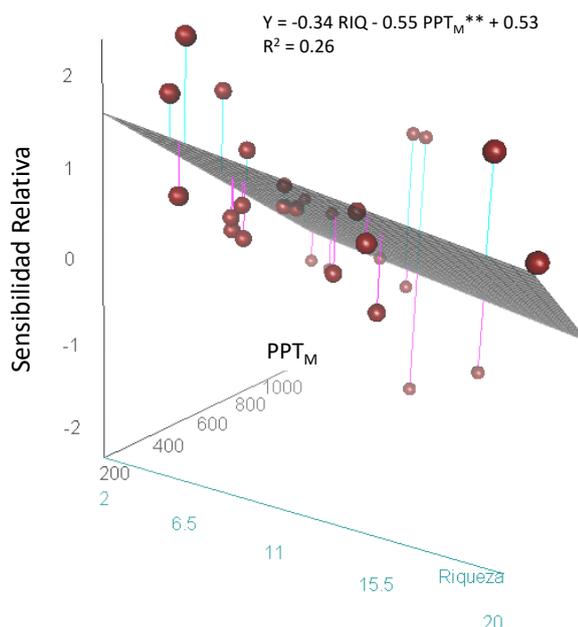


Figura 3.6: Relaciones de los controles seleccionados para la sensibilidad relativa con el control climático de la Precipitación media anual ( $PPT_M$ ;  $\text{mm año}^{-1}$ ) y biótico de Riqueza en los modelos de regresión múltiple significativos para el cuarto año de sequía experimental incluyendo los nueve sitios de estudio. El mayor tamaño de los puntos indica mayor cercanía al inicio del eje de aridez y precipitación. Los planos muestran los modelos de regresión lineal para las variables predictoras.

### 3.4 Discusión

En este Capítulo se desarrolló el análisis de los factores de control de la productividad vegetal característicos de los ecosistemas pastoriles y su incidencia sobre la sensibilidad a la sequía tanto de la PPNA como del componente forrajero, analizados con dos índices de sensibilidad, uno absoluto y otro relativo (Capítulo 2). Se incluyeron múltiples sitios de estudio y varios años de sequía dado que la respuesta de la vegetación puede variar en escalas espaciales y temporales por cambios en los controles ambientales ejercidos por el clima, el tipo de suelo, el tipo de vegetación dominante o al régimen de disturbios (Ruppert et al., 2012). Los resultados indicaron que los principales controles que determinan la variabilidad entre sitios en la sensibilidad a la sequía (tanto de la PPNA como la forrajera) son en primera instancia abióticos, climáticos, asociados a la disponibilidad de agua y la temperatura media y, en segundo lugar, bióticos, relacionados con la diversidad vegetal y la cobertura de pastos previa a la ocurrencia del evento de sequía. La textura de suelo a

través del porcentaje de arena fue un factor también determinante, aunque principalmente para la sensibilidad de la PPNA. Los factores bióticos fueron particularmente más relevantes durante sequías prolongadas. En resumen, la disponibilidad promedio de agua, que varía a lo largo de gradientes ambientales y determina la aridez y la diversidad de las comunidades vegetales, configura la respuesta de la vegetación a cambios en la oferta de agua de corto y mediano plazo, particularmente la sensibilidad de las especies forrajeras a disminuciones hídricas, en coincidencia con lo que había sido reportado en estudios anteriores (Chen et al., 2020; Knapp & Smith, 2001; Roundy et al., 2018).

#### **3.4.1 Factores climáticos como principales controles de la sensibilidad a la sequía**

Numerosos estudios muestran una correlación positiva entre la productividad primaria neta de los ecosistemas pastoriles y las precipitaciones (Paruelo et al., 1999; Ponce-Campos et al., 2013; Sala et al., 2012). Otros muestran una relación negativa entre incrementos en la temperatura y la productividad de la vegetación debido a que aumenta la actividad microbiana, los procesos de respiración y, por ende, las pérdidas de carbono (p. ej. Xu et al., 2015). Sin embargo, son escasos los trabajos como el presente estudio que evalúan cómo es la respuesta de la productividad forrajera a sequías (Ferner et al., 2018) y menos aún, analizan cómo varían múltiples factores de los ecosistemas de manera conjunta (no sólo las condiciones climáticas). En los sitios evaluados que varían significativamente en los atributos analizados, además de la aridez (Figura A 3.1; Cuadro 3.2), se encontraron patrones que confirman una fuerte relación de la vegetación con variables climáticas, y particularmente se distingue que la aridez se correlaciona positivamente y más fuertemente con la sensibilidad del componente forrajero que con la PPNA del ecosistema (Cuadro 3.3 y 3.4). Si bien hay un efecto directo de la precipitación sobre ambas, que permite una mayor

disponibilidad de agua en el suelo para la vegetación (Paruelo et al., 1998), esto es relativamente más importante para el componente forrajero que para la PPNA total.

En particular, los modelos predictivos de la sensibilidad forrajera destacan la importancia de la disponibilidad hídrica al incluir índices que consideran ambas variables (precipitaciones y temperatura), como el índice de aridez (IA) que determina finalmente el agua que puede usar la vegetación. Los resultados de los modelos de regresión múltiple para todos los años indicaron una mayor sensibilidad de la productividad forrajera, mediada principalmente por la aridez de los sitios, en casi todos los modelos significativos. Cuanto menor es la aridez, disminuye la limitación por agua incluso en condiciones de sequía. Los sistemas más húmedos, donde no ocurre naturalmente limitación por agua, posiblemente requieren una reducción en las precipitaciones más severa y durante períodos más largos para generar una disminución realmente extrema en la humedad del perfil del suelo (Bloor y Bardgett, 2012; Winkler et al., 2019). La relación negativa encontrada entre el IA y la sensibilidad forrajera se corresponde con la ausencia de efectos negativos por sequías durante períodos cortos también encontrada en otros ecosistemas pastoriles húmedos (Kreyling et al., 2008). El agua es, entonces, el principal factor determinante de la PPNA y de la productividad forrajera de la vegetación, particularmente en sitios con alta demanda atmosférica y/o baja oferta hídrica, donde naturalmente es el recurso limitante del crecimiento de la vegetación (Cingolani et al., 2003; Jobbágy et al., 1996).

En trabajos previos, se encontraron relaciones de la productividad de las especies forrajeras de ecosistemas pastoriles áridos y semiáridos con la aridez, lo cual se asocia con la respuesta encontrada en los resultados que se muestran en este Capítulo (Paruelo et al., 1998). Esto predice que será la vegetación forrajera, más que otros componentes de la comunidad que conforman la PPNA, la más sensible a sequías. Asimismo, es en los sitios áridos y semiáridos donde se experimentan limitaciones hídricas durante períodos más o

menos prolongados que se puede forzar a las especies vegetales, específicamente, a las forrajeras a cruzar umbrales de tolerancia que determinen una alta mortalidad de plantas (Harrison et al., 2018). Esto puede desencadenar una abrupta caída en la productividad forrajera (Liu et al., 2018). Mientras que, si bien se observó una relación de la sensibilidad PPNA de los ecosistemas con la aridez, se espera que en aquellos sitios con mayor riqueza de la comunidad vegetal el impacto sea menor. Así, este estudio desagregado permite comprender en mayor profundidad como impactará más una sequía y en qué componente funcional.

#### **3.4.1 Importancia de otros factores como controles de la sensibilidad forrajera a la sequía**

Si bien los modelos de regresión múltiple sostenidamente para todos los años mostraron que los controles climáticos determinan la sensibilidad, también se destacaron los controles ejercidos por otros factores de tipo biótico y de suelo. Dentro de los factores del suelo analizados, el porcentaje de arena fue determinante de la sensibilidad relativa de la PPNA durante el segundo año experimental con un efecto positivo. Los factores de suelo pueden entonces, ejercer relaciones no directas, por ejemplo, a través de la textura, favoreciendo la pérdida o retención hídrica del suelo (Paruelo et al., 1998) y así incidir de manera indirecta en la sensibilidad a la sequía (Ruppert et al., 2012).

Factores relacionados con la comunidad vegetal como la diversidad, la dominancia y las especies o grupos funcionales presentes, pueden indicar el grado de impacto por sequías y, al tener diferentes capacidades de respuesta a la sequía, generar variabilidad en la sensibilidad (Lenoir et al., 2008; Liu et al., 2021; Qian et al., 2022). Específicamente, se encontró que la mayor riqueza vegetal específica disminuye la sensibilidad del forraje ante sequías prolongadas (luego de 4 años). Esto último indica que la cantidad de especies previo a la sequía controla cuánto afectará una sequía de largo plazo la productividad

forrajera en los ecosistemas pastoriles. Una mayor cantidad de especies presentes, hace más probable que especies más resistentes compensen una caída en el forraje (de Mazancourt et al., 2013; Griffin-Nolan et al., 2019). Sin embargo, este factor de control biótico apareció recién al cuarto año, lo cual puede estar asociado al desacople entre la ocurrencia del disturbio y la respuesta de la vegetación a dicho efecto acumulado (Sala et al., 2012). Por ejemplo, dado que los ecosistemas responden de manera diferente al cambio en las precipitaciones luego de cuatro años de sequía que durante el primer año, puede ser que distintas especies se vean afectadas pero que recién luego de cuatro años se vea una importante diferencia entre el impacto generado en la PF de sitios muy poco diversos y sitios muy diversos (Felton et al., 2020). A lo largo de ese tiempo, los de mayor diversidad pudieron desarrollar mecanismos para compensar la severa reducción hídrica y evitar caídas abruptas que se corresponderían con una sequía de larga duración. Sin embargo, los sitios de menor diversidad debido a la acumulación de años de sequía registraron altos valores de sensibilidad explicado por reducciones severas en la biomasa de las escasas especies forrajeras (Andresen et al., 2016; J. Wang et al., 2019; Wu et al., 2011; Zhong et al., 2019).

La cobertura relativa de pastos, otro control biótico, se relacionó positivamente con la sensibilidad a la sequía después de tres años. Esto se asocia con la mayor respuesta de los pastos a la sequía en comparación con otras formas de vida (p.ej. leñosas; Gherardi y Sala, 2015). Esto se hace más evidente en ecosistemas áridos y semiáridos donde los pastos coexisten con otras formas de vida como los arbustos (Paruelo et al., 1998). En estos ecosistemas pastoriles, las sequías pueden generar mortandad de pastos perennes y dar lugar a cambios composicionales en un plazo más largo, lo cual puede modificar profundamente la sensibilidad de la PF del sitio (Buckland et al., 1997; Morecroft et al., 2004). Asimismo, luego de varios años de sequía, los pastos perennes pueden ser

desplazados por competencia por otras formas de vida al verse severamente afectados, comprometiendo la provisión forrajera. Los arbustos poseen un desarrollo radical más profundo que los pastos y compiten mejor durante los períodos secos (Jobbágy y Sala, 2000). En resumen, cuanto mayor sea la proporción de pastos relativa a otras especies presentes más resistentes al estrés hídrico, la sensibilidad forrajera será mayor dado que las especies forrajeras son más sensibles a las sequías que especies leñosas comúnmente no forrajeras (Winkler et al., 2019).

Los resultados que se muestran en este capítulo permitieron profundizar en el conocimiento de los principales controles de la sensibilidad a la sequía de ecosistemas pastoriles, exhibida a lo largo diferentes años de sequía. Enfoques como estos, que detectan y reflejan cuán sensibles son los ecosistemas pastoriles no sólo en su productividad total sino considerando la diferenciación respecto de cómo será la respuesta forrajera a los impactos del cambio climático, sirven para comprender los posibles cambios composicionales y sus implicancias funcionales futuras para desarrollar medidas para su preservación.

## Capítulo 4

### **Cambios en la provisión forrajera inducidos por sequías en ecosistemas pastoriles a lo largo de un gradiente de aridez**

Bondaruk, V. F., Oñatibia, G. R., Fernández, R. J., Agüero, W., Blanco, L., Bruschetti, M., Kröpfl, A., Loydi, A., Pascual, J., Peri, P., Peter, G., Quiroga, R. E., & Yahdjian, L. (2022). Forage provision is more affected by droughts in arid and semi-arid than in mesic rangelands. *Journal of Applied Ecology*, 59 (9) 2404-2418. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14243>

## 4.1 Introducción

Los eventos de sequía pueden exacerbar la aridez de los ecosistemas, particularmente aquellos áridos y semiáridos, y afectar su composición florística y funcionamiento, produciendo así efectos ecológicos superiores al rango normal de variación temporal (Du et al., 2018; Griffin-Nolan et al., 2019). Los efectos de la sequía difieren entre ecosistemas contrastantes (Knapp et al., 2015), pero las comparaciones entre sitios o estudios han sido difíciles debido a las diferencias en la intensidad y duración de esos eventos entre los casos estudiados. Pocos trabajos de campo evaluaron la respuesta a las sequías de las funciones ecosistémicas y la composición de especies de plantas cubriendo amplias escalas espaciales y temporales en ecosistemas pastoriles, y menos aún en sitios con productividad de forraje y composición de plantas contrastantes (Griffin-Nolan et al., 2019). En particular, no hay una comprensión clara de los cambios en los efectos de las sequías actuales y futuras en ecosistemas pastoriles y su provisión de forraje para el ganado a lo largo de gradientes ambientales.

Los ecosistemas pastoriles sustentan el 50 % de la productividad ganadera mundial, una actividad esencial en muchos países (Sala et al., 2017), siendo particularmente importante en Argentina (Rolla et al., 2019). Los ecosistemas pastoriles incluyen biomas desde semi desiertos hasta bosques abiertos, incluidas las estepas de pastos y arbustos y las praderas (Matos et al., 2020). La provisión del forraje que se necesita para alimentar al ganado está fuertemente controlada por la precipitación anual (Weltzin et al., 2003). Por lo tanto, es especialmente vulnerable a factores del cambio global y se ve afectada con frecuencia por períodos prolongados de sequía (Derner et al., 2018; Díaz et al., 2019). Las sequías pueden afectar sustancialmente la vegetación, lo que representa un alto riesgo para la sostenibilidad de la ganadería (Gaitán et al., 2018; Yahdjian y Sala, 2008). Dado que el bienestar humano

en los ecosistemas pastoriles depende en gran medida del suministro de forraje para los herbívoros domésticos (Oñatibia et al., 2020) es crucial estimar el impacto de las sequías en la productividad del forraje.

La sensibilidad al clima se define como la respuesta de ciertos atributos funcionales ante cambios en variables climáticas como por ejemplo en las precipitaciones (Smith et al., 2017). La sensibilidad del forraje a la sequía se asocia con el cambio en la provisión forrajera ante la ocurrencia de eventos de sequía, y puede diferir según distintos factores como la disponibilidad hídrica y la identidad o las características de las especies dominantes de la comunidad vegetal (Knapp et al., 2015). A través de gradientes de lluvia, las especies vegetales difieren en los rasgos dominantes (altura, concentración de nitrógeno en hoja, densidad de leño, área foliar específica, entre otras) que definen el equilibrio entre su resistencia al estrés hídrico y su capacidad competitiva dada por un crecimiento rápido (Graff y Aguiar, 2017). Específicamente, la mayoría de las plantas de los ecosistemas pastoriles áridos poseen formas de vida tolerantes al estrés que generalmente las vuelve poco adecuadas como forraje para el ganado (no forrajeras o no preferidas) (Coughenour, 1985). En cambio, las especies forrajeras preferidas por el ganado son generalmente poco tolerantes a la sequía (Milchunas et al., 1995; Volaire, 2018). Asimismo, las regiones áridas tienen generalmente una menor proporción de su productividad total como forraje que los ecosistemas húmedos (Blanco et al., 2019) que se vería particularmente amenazada por una disminución de las precipitaciones (Stuart-Haëntjens et al., 2018).

La duración de una sequía puede condicionar la respuesta posterior de la comunidad vegetal (Hoover et al., 2021), incluidas las especies de plantas forrajeras (Staniak y Kocoń, 2015). Sequías prolongadas, que superan una temporada de crecimiento, podrían inducir una reducción notable en la productividad de ecosistemas pastoriles (Reynolds et al., 2004; Winkler et al., 2019). En ecosistemas áridos, las especies forrajeras enfrentan un déficit

hídrico crónico y, después de largos períodos de sequía, la mortalidad de hojas y macollos (incluso la mortalidad de toda la planta) impediría que las especies se recuperen al cesar la sequía (Volaire, 2018). Por el contrario, en regiones húmedas, se espera una menor variabilidad en la productividad del forraje ante una sequía ya que otros factores como los nutrientes o la disponibilidad de luz son las principales limitantes para el crecimiento (Seabloom et al., 2020). Es decir que aún no está claro en qué medida las sequías afectan la provisión de forraje en ecosistemas pastoriles húmedos, porque si bien las especies intolerantes al estrés dominan las comunidades de plantas de pastizales húmedos (Jung et al., 2020), también poseen grandes reservas de biomasa forrajera y una alta cobertura vegetal, lo que puede amortiguar y compensar los efectos de las sequías (Finch et al., 2016). Por lo tanto, ello podría conducir a una baja sensibilidad a los eventos de sequía en ecosistemas húmedos. Evaluar las diferentes respuestas entre ecosistemas áridos, semiáridos y húmedos a sequías prolongadas permitirá avanzar en el conocimiento sobre de la dinámica de la producción de forraje de los ecosistemas pastoriles.

Los ecosistemas pastoriles ubicados en el extremo sur de América del Sur representan más de dos tercios del área continental de Argentina (Anderson et al., 2011), abarcando un rango de precipitación de 150 a 1500 mm año<sup>-1</sup> (Yahdjian y Sala, 2008). Sostienen una de las actividades económicas más importantes de la región, la cría de ganado vacuno y ovino (Kröpfl et al., 2013; Modernel et al., 2019), y es probable que se vean afectados de manera desigual por las sequías pronosticadas para las próximas décadas (Minetti et al., 2010; Yahdjian & Sala, 2008). La provisión de forraje en las regiones áridas y semiáridas de Argentina está determinada por unas pocas especies nativas preferidas por los herbívoros que resultan de una larga historia evolutiva de pastoreo, siendo probable que las estepas en la Patagonia hayan sido pastoreadas por grandes herbívoros silvestres durante un período más largo que las regiones húmedas del país (Lauenroth, 1998). Sin embargo, pocos

estudios se han centrado en las respuestas regionales (Petrie et al., 2018), y relativamente pocos han evaluado los efectos de la sequía en el suministro de forraje en amplios gradientes espaciales (Golodets et al., 2015). De hecho, la sensibilidad al estrés hídrico de las especies forrajeras no ha sido evaluada mediante un enfoque experimental a campo (Fraser et al., 2013). La aptitud forrajera de las especies vegetales podría determinarse gracias al conocimiento local, ya que generalmente los ganaderos y extensionistas conocen qué especies son más consumidas y cuales son indeseables porque reducen la productividad de los campos.

El objetivo del estudio desarrollado en este Capítulo fue comparar los efectos de una sequía simulada por experimentos manipulativos sobre la productividad forrajera de ecosistemas pastoriles ubicados a lo largo de un amplio gradiente de aridez. Específicamente: (1) se describe la variación espacial de la productividad forrajera (PF) a lo largo de un gradiente de aridez natural en Argentina, tanto en términos absolutos como relativos al total de la productividad primaria neta aérea (PPNA), (2) se evalúa la sensibilidad a la sequía de la PF a lo largo del gradiente de aridez utilizando dos índices de sensibilidad, y (3) se evalúan los cambios del efecto de la sequía en la PF, considerando la respuesta de especies forrajeras y no forrajeras dominantes, a lo largo de tres años consecutivos de sequía experimental. Las hipótesis que guiaron cada objetivo específico fueron: (1) la disponibilidad de agua, que es el principal factor limitante de la PPNA, también controla la PF; (2) la proporción de PPNA que corresponde a PF aumenta desde regiones áridas a húmedas, ya que las especies forrajeras son menos tolerantes a la limitación hídrica. Por lo tanto, los ecosistemas pastoriles áridos tienen una menor proporción de biomasa forrajera y menos especies con alta aptitud forrajera que los húmedos; (3) los ecosistemas pastoriles áridos tienen una mayor sensibilidad a las sequías de la PF que los húmedos; por último, (4) a lo largo de sucesivos años de sequía, la PF

disminuye de manera persistente debido a la acumulación de procesos de degradación de las especies vegetales (p. ej. disminución de la densidad de las plantas) y particularmente al traspaso de umbrales de tolerancia de las especies forrajeras.

## **4.2 Metodología**

Con el fin de evaluar el efecto de la sequía sobre la PF, se consideraron los resultados del experimento de sequía coordinado en nueve ecosistemas pastoriles ubicados a lo largo de un gradiente de aridez natural detallados en el Capítulo anterior (Cuadro 3.1 y sección 3.2.2 del Capítulo 3). Se consideraron los datos de PPNA y PF obtenidos de las mediciones en las parcelas experimentales (Sequía y Control) descritas en el Capítulo previo, contemplando también aquellos datos tomados antes de aplicar los tratamientos (Tiempo 0). Estos datos previos describen la comunidad vegetal en función de la composición y abundancia de especies vegetales y las características de suelos en todos los sitios (Cuadro 3.2; Cuadros A 3.2, A 3.3, A 4.1 y A 4.3). Además, se calculó la proporción de la PPNA correspondiente a la parte forrajera según la ubicación del sitio en el gradiente de aridez. Las estimaciones de sensibilidad absoluta y relativa a la sequía que se mostraron en el Capítulo 3 se analizaron aquí a lo largo del gradiente aridez integrando hasta el tercer año de sequía, con el fin de analizar una sequía de mediano plazo dado los escenarios futuros de ocurrencia para la región (Saurral et al., 2017). Se eligió el índice de aridez porque éste fue identificado como el principal factor de control en el estudio de importancia relativa de los controles (ver Capítulo 3). Finalmente, para determinar los efectos de la sequía en las especies forrajeras a lo largo del tiempo, se calculó el cambio de la PF y la productividad de cada especie forrajera entre tratamientos (Sequía y Control) para cada sitio y año experimental (Tiempo 0 hasta año 3). Las estimaciones fueron calculadas como la diferencia entre tratamientos ( $PF_C$  y  $PF_S$ ) relativizadas por la productividad forrajera de las

parcelas control (PF<sub>C</sub>). Luego se comparó el efecto de la sequía en el tercer año (PF<sub>T3</sub>) con el pretratamiento (PF<sub>T0</sub>), y el cambio promedio de esos tres años (promedios de PF<sub>T1</sub>, T<sub>2</sub> y T<sub>3</sub>; ver detalle en Cuadro A 4.1). Además, para el último año se calculó el tamaño del efecto del tratamiento como el logaritmo natural del cociente entre la productividad forrajera que tuvieron las parcelas bajo sequía (PF<sub>S</sub>) y las parcelas control (PF<sub>C</sub>).

#### 4.2.4 Análisis de los datos

Para describir los cambios de PF y PPNA y de la proporción PF/PPNA a lo largo del gradiente de aridez para cada sitio del gradiente, se realizaron análisis de regresión lineal entre la PF, la PPNA y la proporción de PF/PPNA en función de la aridez y la precipitación media anual con el software R. Por otra parte, se utilizaron modelos lineales de efectos mixtos, aplicando análisis de la varianza con medidas repetidas en el tiempo para evaluar las diferencias de la PF entre los tratamientos (Sequía y Control) en cada sitio, utilizando año y tratamiento como efectos fijos, mientras que el bloque se consideró como efecto aleatorio. Para este análisis, se utilizaron la función *lme* y el paquete *nmle* (Bates et al., 2015). En los modelos, los valores previos al tratamiento se consideraron en el análisis utilizando la función de compensación que corrige las diferencias iniciales (función *offset*). Para analizar la sensibilidad de la PF a la sequía a lo largo del gradiente de aridez, se probaron regresiones lineales y no lineales para la sensibilidad relativa y absoluta y, a continuación, se seleccionaron los modelos mejor ajustados para cada variable de respuesta, basándose en el criterio de Akaike. En particular, para el índice de sensibilidad absoluta, se concluyó que el modelo no lineal fue el mejor modelo basado en el AIC (modelo lineal AIC: 21.2 frente al modelo no lineal AIC: -50.86). Este análisis tiene en cuenta el equilibrio entre el ajuste (error residual) y la parsimonia (es decir, la complejidad del modelo en términos de número de parámetros), y el coeficiente de determinación ( $R^2$  modelo lineal: 0.32 frente a  $R^2$  modelo no lineal: 0.51). Los modelos siguieron los

supuestos de homogeneidad de las varianzas y distribución normal de los residuos evaluados mediante las pruebas de Levene y Shapiro-Wilks, respectivamente.

## **4.3 Resultados**

### **4.3.1 Productividad forrajera a lo largo del gradiente de aridez**

La productividad forrajera (PF) aumentó a lo largo del gradiente de aridez ( $R^2 = 0.82$ ,  $p < 0.001$ ) de  $18.03 \pm 2.25 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en el pastizal más árido a  $923.40 \pm 75.08 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  (Media  $\pm$  EE) en el más húmedo (Figura 4.1). En este mismo gradiente, la proporción de forraje en relación con la PPNA total aumentó desde 0.40 hasta 0.85 (recuadro superior de la Figura 4.1). Los ecosistemas pastoriles áridos y semiáridos mostraron una relación PF/PPNA promedio de 0.54 y 0.67, respectivamente, mientras que los ecosistemas húmedos en promedio tuvieron una relación de 0.72. Ocho de los nueve sitios exhibieron más de la mitad de su PPNA como biomasa de forraje (Figura 4.1).

### **4.3.2 Sensibilidad a la sequía de la productividad forrajera después de tres años de sequía**

Después de tres años de sequía impuesta experimentalmente, la PF media de los sitios áridos y semiáridos disminuyó en un 48.5 % y un 50 % respectivamente, mientras que los sitios húmedos mostraron un aumento del 50 % en las parcelas de Sequía en comparación con las Control. Según el índice absoluto de sensibilidad, que mostró una relación no lineal con la aridez, los más impactados fueron los que se encuentran en las regiones semiáridas (Figura 4.2a;  $R^2 = 0.51$ ;  $p < 0.001$ ), lo que estuvo impulsado principalmente por la alta sensibilidad de un sitio de aridez intermedia (Napostá). Así, el índice de sensibilidad absoluta (reducción de PF en  $\text{g m}^{-2}$  por cada mm de lluvia reducido) de sitios áridos y algunos semiáridos mostró valores bajos aun cuando las reducciones de PF fueron en algunos casos notables (p. ej. Río Mayo; Potrok Aike y Chacra Patagones; Figura 4.2a). Con el índice de sensibilidad relativa, los sitios que se vieron más afectados (es decir,

aquellos con un índice de sensibilidad estandarizado  $> 1$ ) son los de las regiones áridas (Figura 4.2b;  $R^2 = 0.53$ ;  $p < 0.001$ ). Los sitios en las regiones húmedas mostraron insensibilidad a la sequía durante los tres años (Figura 4.2 -puntos bajo cero), incluso con cambios positivos de PF en algunos años (Figura 4.2). En general, en los ecosistemas pastoriles áridos la PF disminuyó relativamente más que el porcentaje de reducción de la precipitación (Cuadro A 3.1; Figura 4.2b).

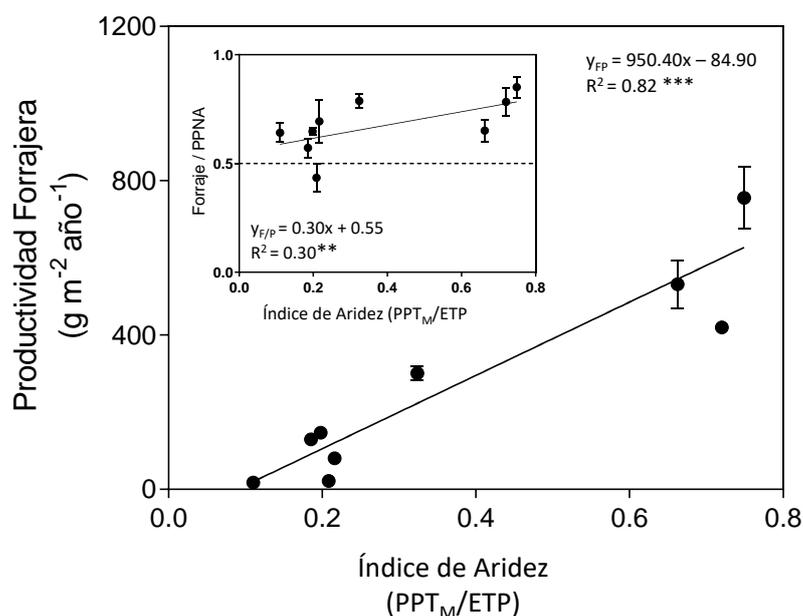


Figura 4.1: Productividad de forraje promedio de 4 años (en  $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1} \pm \text{SE}$ ) para parcelas Control en nueve ecosistemas pastoriles distribuidos en un gradiente de aridez (Índice de aridez = Precipitación media anual/Evapotranspiración potencial) en Argentina. Recuadro superior: Proporción de la productividad primaria neta aérea media que representa la productividad forrajera a lo largo del gradiente de aridez. Las significancias estadísticas se indican con la nomenclatura estadística estándar (donde \*\*\* $p < 0.001$  y \*\* $p < 0.01$ ).

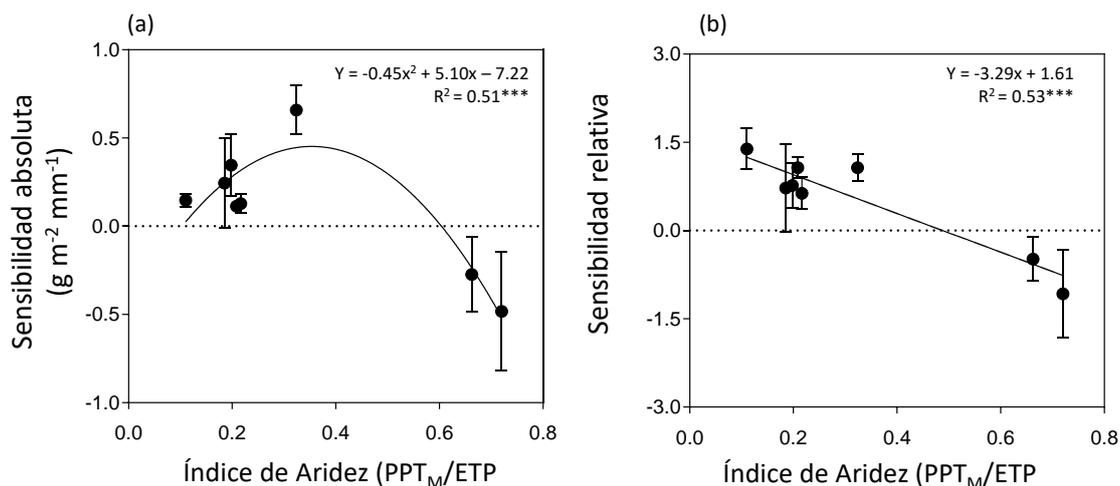


Figura 4.2: Sensibilidad absoluta (a) y relativa (b) a la sequía de la productividad de forraje de ecosistemas pastoriles ubicados a lo largo de un gradiente de aridez en Argentina, después de tres años de sequía. Los cálculos de sensibilidad se realizaron con las Ecuaciones 3.1 y 3.2, descritas en el Capítulo 3, correspondientes al tercer año experimental. En cada panel se indican las ecuaciones: lineal (a) y cuadrática (b) junto con el R<sup>2</sup> y la significancia estadística del modelo (\*\*\*p < 0.001).

Los patrones de respuesta en los sitios de pastizales a los tres años consecutivos de sequía experimental fueron en su mayoría idiosincrásicos y estuvieron relacionados con el patrón de respuesta de las especies forrajeras dominantes. En general, las especies forrajeras se vieron más afectadas que las especies no preferidas (no forrajera) por los herbívoros domésticos. En ecosistemas áridos, la productividad de las especies forrajeras se redujo 42 % frente al 33 % de las especies no forrajeras. En cambio, en sitios semiáridos, la reducción de forraje fue del 57% frente a un aumento del 84% en la productividad de las especies no forrajeras evitadas por los herbívoros (Cuadro A 4.2). En Río Mayo, el sitio más árido del gradiente, la PF se redujo a la mitad, principalmente debido al impacto negativo de la sequía en la especie de pasto más abundante, *Poa ligularis*, para la que se redujo la productividad en más del 60 % en relación con el Control (Cuadro A 4.1; Figura 4.3). Potrok Aike también mostró importantes reducciones de forraje (48%; Figura 4.3), también mayormente explicadas por la reducción de biomasa (>50%) de las principales especies forrajeras (*Poa spiciformis* y *Festuca pyrogea*; Cuadro A 4.1; Figura 4.3). Dos de los sitios semiáridos

exhibieron reducciones de 74% y 62% de su PF (Napostá y Monte Oriental; Figura 4.3), nuevamente por la disminución de las dos especies forrajeras dominantes, *Nassella neesiana* y *Nassella tenuis*, que se redujeron 96 % y 62%, respectivamente (Cuadro A 4.1). En otros sitios áridos y semiáridos (Los Cerrillos y Chacra Patagones), la PF se redujo en menor grado (28% y 30%, respectivamente; Figura 4.3), aunque en Chacra Patagones la especie forrajera dominante (*Nassella longiglumis*) disminuyó un 78 %, mientras que las especies forrajeras no dominantes (*Poa ligularis*) mostraron aumento (127 %) después de tres años de sequía (Cuadro A 4.1; Figura 4.3). En Los Cerrillos, una de las tres especies forrajeras dominantes decreció 56%, mientras que otras especies, la gramínea *Aristida mendocina* y el arbusto *Cordobia argenta* (un arbusto enano de palatabilidad intermedia), aumentaron en un 52% y 138%, respectivamente (Cuadro A 4.1). Finalmente, los sitios húmedos no exhibieron efectos negativos de la sequía sobre la PF, lo que se explica principalmente por la mayor productividad de sus especies forrajeras dominantes (principalmente *Schenodonorus arundinaceus*, ex *Festuca arundinacea*), a pesar de la importante reducción (86%) de una forrajera perenne nativa en uno de los sitios (*Poa lanígera*; Cuadro A 4.1).

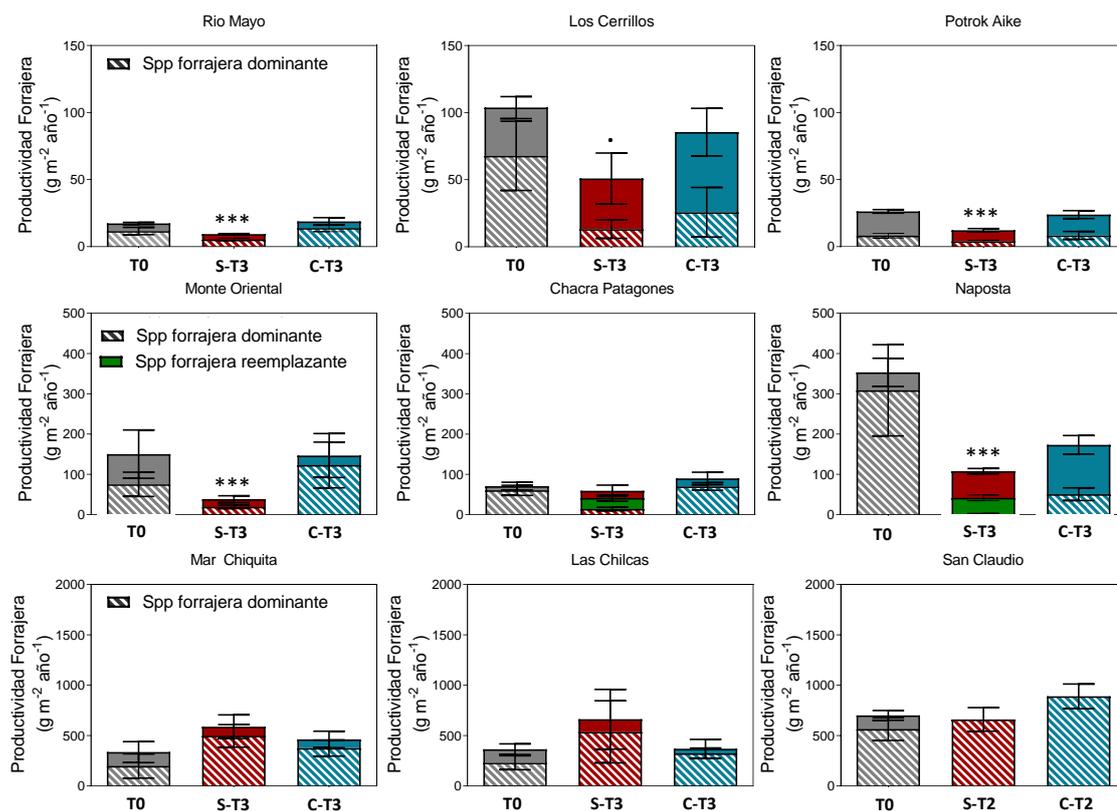


Figura 4.3: Productividad de forraje en  $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$  (Media  $\pm$  EE) de los nueve ecosistemas pastoriles para el año de pre-tratamiento (Tiempo 0) y después de tres años experimentales (Tiempo 3) en parcelas con sequía (S) y parcelas control (C). El tratamiento de Sequía esta graficado en barras rojas y el Control en barras azules y los valores para el Tiempo 0 en barras grises, y son promedios entre tratamientos para el tiempo cero. Las barras rayadas representan la productividad de las especies forrajeras dominantes y las verdes la productividad de las especies reemplazantes, en el caso que ocurra dicho reemplazo. Las diferencias significativas se indican con la nomenclatura estadística estándar (\*\*\*)  $p < 0.001$ ; (\*)  $p < 0.05$ ). En el sitio húmedo San Claudio solo hay datos hasta el segundo año.

### 4.3.3 Impacto de la sequía en la productividad del forraje a lo largo del tiempo

El patrón de la respuesta inicial de la PF y la respuesta acumulada durante tres años de sequía fue variable entre los ecosistemas pastoriles (Figura 4.4). Los sitios expuestos a sequías experimentales comparables mostraron diferentes patrones en la PF: (i) tres de nueve sitios tuvieron grandes diferencias promedio entre tratamientos a favor de los controles durante los tres años (Figura 4.4a, d y f); (ii) cinco de nueve sitios tuvieron un efecto inicial marcado el primer año de sequía, con grandes reducciones en PF (Figura 4.4a, c, d, f e i); (iii) cuatro de nueve sitios tuvieron efectos de sequía acumulados, con mayores

impactos durante el segundo y tercer año, dando lugar a reducciones que van del 50 al 64% de la productividad forrajera (Figura 4.4a, d, e y f); y (iv) dos de nueve sitios no mostraron efectos claros de sequía en ningún año (Figura 4.4g y h). Además, desde la condición de pretratamiento hasta el tercer año experimental, en todos los sitios áridos y semiáridos la PF disminuyó en promedio en las parcelas con sequía entre 46 y 50 %, lo que enfatiza un efecto acumulativo (Figura 4.4a-f y Figura 4.5).

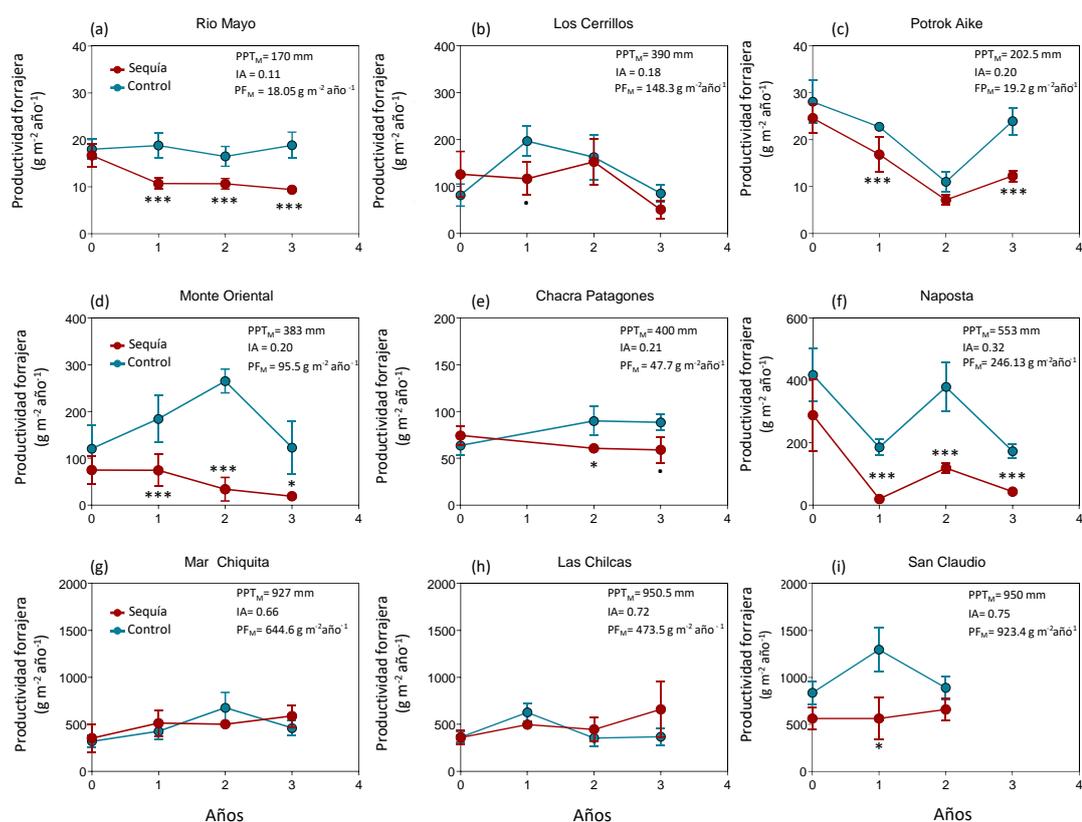


Figura 4.4: Cambio en la productividad del Forraje ( $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$ ) para cada sitio de estudio, desde el año previo al inicio del experimento (Tiempo 0) hasta el último año de análisis (Tiempo 3). El tratamiento Sequía se representa en rojo y el Control en azul. Los puntos indican valores medios ( $\pm \text{EE}$ ). En cada panel se detalla información relevante de los sitios: la precipitación media anual ( $\text{PPT}_M$ ,  $\text{mm año}^{-1}$ ), el índice de aridez (IA, sin unidades) y la productividad media de forraje ( $\text{PF}_M$ ,  $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$ ). Las diferencias significativas entre tratamientos se indican como \*\*\* $p < 0.001$ ; \* $p < 0.05$ .

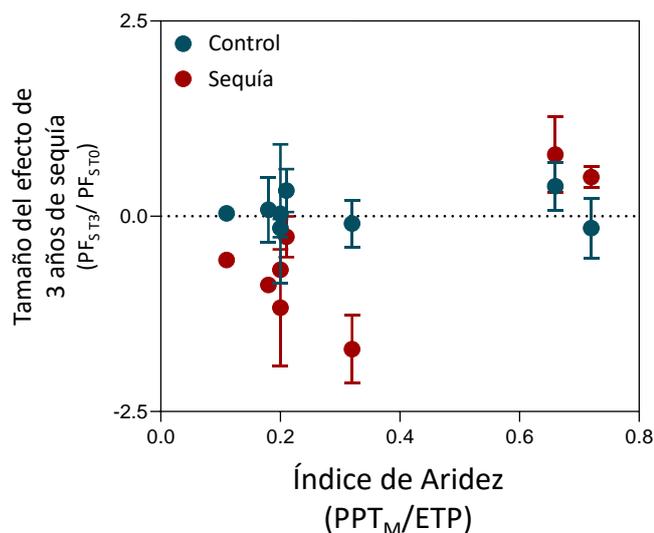


Figura 4.5: Tamaño del efecto temporal de los tratamientos sobre la productividad de forraje en parcelas control (azul) y sequía (rojo) entre el tiempo 3 y el tiempo 0 (pretratamiento) a lo largo de un gradiente de aridez en Argentina. El tamaño de efecto temporal se estimó como el logaritmo natural de la tasa de la PF en el Tiempo 3 y el Tiempo 0, pretratamiento, parcelas experimentales. Los puntos indican valores medios ( $\pm$  IC) para  $n=3$ .

#### 4.4 Discusión

En este estudio se describieron los cambios la productividad forrajera (PF) de ecosistemas pastoriles ubicados a lo largo de un gradiente de aridez a períodos prolongados de sequía. Los resultados mostraron que tanto la PF como la productividad primaria neta aérea (PPNA) aumentaron linealmente a lo largo del gradiente de aridez y del gradiente de precipitación media anual (Figura A 4.1). Estos resultados están en línea con los informados para la PPNA de los ecosistemas pastoriles templados de América del Norte (Sala et al., 1988). Sin embargo, las pendientes de las regresiones lineales son diferentes (0.6 en el trabajo de Sala et al., (1988) 1.10 para PPNA en este estudio). Dado que se encontró una tendencia significativa de aumento en la proporción de PF sobre el total de la PPNA desde sitios áridos a húmedos, la diferencia entre las pendientes puede explicarse por la presencia de especies forrajeras en sitios húmedos que producen más que otras especies de plantas de ecosistemas pastoriles naturales más secos. Los resultados

confirmaron que la disponibilidad de agua es el principal control, tanto de la PPNA como de la PF, y también son consistentes con la predicción de que los impactos de la sequía en la PF son mayores en los ecosistemas pastoriles áridos y semiáridos, que presentan limitaciones de agua inherentes para el crecimiento de las plantas, pocas especies forrajeras y baja biomasa vegetal (Blanco et al., 2019). En general, los sitios áridos y semiáridos se vieron más afectados que los ecosistemas húmedos, con cinco sitios que exhibieron un impacto inicial en el primer año de sequía experimental y cuatro de estos sufrieron un efecto acumulativo después de tres años de sequía. Por lo tanto, la PF de los sitios áridos mostró la mayor sensibilidad relativa a los valores de sequía. Sin embargo, estos sitios mostraron valores de sensibilidad absoluta moderados debido a que tienen una baja eficiencia en el uso de la precipitación (Cuadro A 3.2). Por el contrario, los sitios húmedos en general no mostraron los efectos negativos esperados en su PF, sino que exhibieron insensibilidad a los eventos de sequía. Se han realizado múltiples estudios que analizan los impactos de la sequía en la productividad primaria aérea (Breshears et al., 2016; Petrie et al., 2018), pero muy pocos se centraron en los cambios en el suministro de forraje (Lauenroth y Sala, 1992). Además, estudios anteriores se centraron en las regiones del hemisferio norte (Lei et al., 2016; Petrie et al., 2018), con menos consideración de los ecosistemas pastoriles del hemisferio sur. Aquí evaluamos los ecosistemas pastoriles sudamericanos, una región tradicionalmente dedicada a la producción ganadera extensiva (Modernel et al., 2019). Encontramos que, incluso en sitios áridos, más del 50% del total de PPNA correspondía a forraje para el ganado. Esto fue posible aprovechando el conocimiento local (Ambrosino et al., 2021; Easdale y Aguiar, 2012; Guevara et al., 2002; Ojeda et al., 2018; Oñatibia et al., 2015), aspecto clave para comprender la relación entre la provisión de servicios ecosistémicos y su apropiación por parte de las personas (Díaz et al., 2018; Linstädter et al., 2013).

#### 4.4.1 Impactos de la sequía en el forraje: diferencias en la sensibilidad

Se encontraron diferencias en la sensibilidad a la sequía entre ecosistemas pastoriles con composición y productividad contrastantes. La identidad de la especie dominante tuvo un papel clave como determinante de sensibilidad o resistencia a la sequía, especialmente porque estas especies difieren en sus sensibilidades a las sequías y lo hacen de manera predecible a lo largo del gradiente de aridez (Hoover et al., 2014). Después de una sequía de magnitud similar, los ecosistemas pastoriles áridos y semiáridos mostraron disminuciones de la PF más severas que los ecosistemas húmedos, ya que los ecosistemas pastoriles áridos tienen pocas especies preferidas por el ganado que suministren forraje, que son altamente sensibles a los eventos de sequía (Coughenour, 1985; Milchunas et al., 1995). Por lo tanto, bajo estrés, estas especies exhibieron una severa reducción en su productividad en comparación con las especies no forrajeras no consumidas por el ganado (Cuadro A 4.2; p. ej. Napostá). Los ambientes áridos han seleccionado rasgos de resistencia de las plantas, que les confieren la capacidad de soportar perturbaciones como el pastoreo y la limitación de agua por un tiempo (Blumenthal et al., 2020). No obstante, las especies forrajeras en esas áreas pueden tolerar limitaciones de agua moderadas a corto plazo (Volaire, 2018), pero terminan gravemente afectadas cuando las sequías se extienden por períodos más largos (Oñatibia et al., 2020; Quiroga et al., 2010). Esto es particularmente cierto para las gramíneas perennes  $C_3$  (Hoover et al., 2019). Las sequías simuladas en este estudio pueden haber exacerbado la limitación de agua que estas especies forrajeras soportan naturalmente (Herrmann et al., 2016), probablemente superando, después de una sequía de tres años, el umbral de resistencia de las especies forrajeras (Qian et al., 2022; Stuart-Haëntjens et al., 2018b).

Los ecosistemas pastoriles están sujetos en su mayoría a las perturbaciones del pastoreo doméstico, por lo tanto, de nuestros hallazgos surgen algunas ideas relacionadas con el

pastoreo en escenarios de sequía, principalmente para los pastizales áridos y semiáridos. La alta reducción en la provisión de forraje que se encontró en estos ecosistemas pastoriles bajo sequías severas sugiere que la presión del pastoreo debería reducirse sustancialmente durante y después de los períodos de sequía, ya que la combinación de aridez y pastoreo genera un efecto sinérgico que puede diezmar las poblaciones de plantas de especies forrajeras claves (Oñatibia et al., 2020). No incluimos la alteración del pastoreo en nuestro diseño experimental, pero con frecuencia los rasgos funcionales que permiten la tolerancia al pastoreo se asocian positivamente con la tolerancia a la sequía (Coughenour, 1985; Oñatibia et al., 2020; Quiroga et al., 2010). Por lo tanto, las pocas especies de forraje (aquellas con alta palatabilidad) son menos resistentes a la sequía en comparación con las que evitan el ganado (Cuadro A 4.1; A 4.2), lo que respalda la compensación entre la preferencia por el pastoreo y la resistencia a la sequía. Además, en ciertos ecosistemas pastoriles áridos y semiáridos, los futuros escenarios de sequía pueden aumentar la abundancia y presencia de especies leñosas de baja palatabilidad poniendo en peligro la futura provisión de forraje para el ganado de estas comunidades vegetales (Anadón et al., 2014; Hoover et al., 2017). Por ejemplo, en uno de los ecosistemas áridos estudiados aquí, se observó un aumento sustancial de arbustos enanos, mientras que la biomasa de pastos perennes se redujo en más de la mitad (en Los Cerrillos; Cuadro A 4.1). Por lo tanto, la sequía puede llevar a los ecosistemas pastoriles áridos y semiáridos a cambios en la composición, cambiando a una mayor dominancia de especies no forrajeras o especies exóticas de pastos anuales (p. ej. esto se observó en Napostá; Cuadro A 4.1). Estas respuestas muestran que, al cruzar umbrales de degradación, se puede impulsar futuras invasiones de arbustos no forrajeros (Estell et al., 2012), o transformar ecosistemas pastoriles dominados por anuales en pastizales dominados por perennes (Nie et al., 2008).

Los resultados son consistentes con los hallazgos en otros ecosistemas pastoriles húmedos con diferente composición de la comunidad vegetal (ejemplo europeo: Kreyling et al., 2008). En regiones húmedas dominadas por especies forrajeras altamente productivas (como pastos forrajeros) con una alta cobertura vegetal, las hojas de las plantas comúnmente se superponen y tienden a asignar más recursos bajo tierra durante las sequías (Qian et al., 2022), y pueden compensar sus impactos (Finch et al., 2016). Además, dado que los ecosistemas pastoriles húmedos generalmente están más limitados por la disponibilidad de nutrientes o luz que por la disponibilidad de agua (Huxman et al., 2004; Seabloom et al., 2020), esto puede explicar la ausencia de una respuesta negativa a la sequía. En particular, la falta de sensibilidad a la sequía que encontramos en los ecosistemas pastoriles húmedos puede atribuirse parcialmente a la alta dominancia de *Festuca alta* (*Schedonorus arundinaceus*), una especie forrajera C<sub>3</sub> naturalizada, que muestra tolerancia a la sequía en algunas condiciones (Cernoch y Kopecky, 2020). La invasión contribuye a la resistencia a la sequía simulada e incluso puede conducir y explicar el efecto positivo inesperado a la escasez de agua impuesta. Las raíces largas de *Festuca alta* y las características aéreas permiten la persistencia y el crecimiento que mejoran la absorción de agua en las capas más profundas del suelo, asegurando la supervivencia de la parte aérea de la planta bajo estrés por sequía (Huang y Gao, 2000). Además, las especies C<sub>3</sub> pueden exhibir una falta de respuesta a la sequía por un banco de yemas subterráneo estable, que generalmente mostró insensibilidad a la sequía en ecosistemas pastoriles húmedos en comparación con áridos y semiáridos, con restricciones de vegetación debido a la limitación de meristemas (Qian et al., 2022; Vanderweide et al., 2014). Luego, este mecanismo que favorece un mayor reclutamiento de macollos (Fernández et al., 2002; Hendrickson y Briske, 1997), se suma a otras características de los pastos altos, como la actividad durante la estación fría y los mecanismos de latencia en verano, que pueden

mediar las respuestas al clima, permitiendo evitar el estrés hídrico (Carroll et al., 2021; Ott et al., 2019). Finalmente, a pesar de que se impuso una reducción en la precipitación, la falta de efectos del tratamiento en los ecosistemas pastoriles húmedos puede no ser atribuible a su alta resistencia a la sequía sino a los tres años húmedos sucesivos en la región durante el experimento (ver Apéndice Cuadro A 3.1). Probablemente esta anomalía en las lluvias contribuyó a evitar una grave escasez de agua en el tratamiento impuesto y, en consecuencia, no se vieron los efectos negativos esperados en PF y PPNA.

#### **4.4.3 Impacto de la sequía en el forraje a lo largo del tiempo**

Durante los períodos de sequía, la mayoría de los pastizales áridos y semiáridos evaluados en el presente estudio mostraron una disminución continua en la productividad del forraje a lo largo del tiempo que ya era evidente en el primer año de sequía. El patrón es consistente con estudios previos que sugirieron que los ecosistemas pastoriles áridos y semiáridos son los más susceptibles a la sequía (Lei et al., 2015), y otros que exhibieron un efecto acumulativo de rendimientos de forraje reducidos bajo condiciones experimentales de sequía (Hofer et al., 2017). Además, estudios previos mostraron que las especies forrajeras no logran tolerar a las sequías largas (Volaire et al., 2014). Esto puede explicarse porque la disminución de la biomasa vegetal relacionada con el estrés puede afectar negativamente a la fotosíntesis del canopy (Staniak y Kocoń, 2015), que luego no proporciona la energía necesaria para una mayor exploración subterránea de las capas más profundas del suelo en busca de agua disponible, lo que genera una retroalimentación negativa. En particular, los sitios húmedos no mostraron un impacto negativo en la productividad de las plantas a lo largo de los años y exhibieron una respuesta relativamente estable, lo que puede estar asociado con una baja variabilidad interanual de la precipitación y la ocurrencia frecuente de años húmedos en el período analizado (Bailing et al., 2018). Además, la mayor cantidad

de forraje en sitios húmedos comparado con sitios áridos puede amortiguar las sequías al impedir que la radiación llegue a los suelos y pueden terminar con una baja evaporación del suelo (Finch et al., 2016). Los resultados observados resaltan algunas implicancias que imponen los eventos de sequía a corto plazo y las sequías continuas en los ecosistemas pastoriles áridos y semiáridos, que requieren atención y demandan la implementación de acciones de mitigación durante las sequías.

#### **4.5. Conclusiones**

A nivel mundial, se espera que la ocurrencia de sequías aumente y que sean de mayor severidad, lo que afectará a los ecosistemas pastoriles, particularmente de regiones áridas y semiáridas (Dai, 2012). Nuestro estudio abarcó ecosistemas pastoriles en el extremo sur de América del Sur, utilizando un enfoque de gradiente con el fin de abordar la posible pérdida de servicios ecosistémicos esenciales que sustentan las actividades humanas en estas regiones, principalmente la provisión de forraje (Sala et al., 2017). Los hallazgos de este estudio destacan que las disminuciones de productividad forrajera inducidas por la sequía se exacerban en los pastizales áridos y semiáridos, dado que la vegetación posee una alta sensibilidad a estos eventos. Los efectos negativos generados por la escasez de agua junto con el pastoreo intensivo amenazan la conservación de las pocas especies forrajeras claves presentes en comunidades vegetales de ecosistemas pastoriles áridos y semiáridos. De esta manera, se compromete el futuro de la productividad ganadera extensiva, actualmente basada casi exclusivamente en el suministro de forraje de la vegetación nativa (Oñatibia et al., 2020). El desarrollo de estrategias de manejo adaptativo para la producción ganadera, tales como el ajuste de la presión de pastoreo de acuerdo con la dinámica de especies forrajeras clave, junto con prácticas de suplementación, subdivisión de potreros y pastoreo combinado con períodos de descanso, permitirán

desvincular los efectos deletéreos del estrés hídrico de aquellos asociados al pastoreo (Peri et al., 2021). Adicionalmente, otra herramienta efectiva para tomar decisiones con anticipación serían los Sistemas de Alerta Temprana desarrollados por instituciones agrometeorológicas, para anticipar la ocurrencia de sequías y/o años secos y contribuir a reducir los riesgos ambientales y productivos. Los resultados principales resaltan la necesidad urgente de aumentar dichos esfuerzos de gestión para mitigar las consecuencias perjudiciales de la sequía en la mayoría de los ecosistemas pastoriles y, por lo tanto, adaptarse a la variabilidad climática (Hoover et al., 2020). Enfoques como el de este estudio generan conocimiento crítico y contribuyen a la aplicación de prácticas estratégicas en ecosistemas vulnerables para atenuar la degradación de las especies forrajeras dominantes, lo que puede mejorar la salud de los ecosistemas pastoriles, manteniendo altos niveles de productividad (Bailey y Brown, 2011; Derner et al., 2018).

## **Capítulo 5**

### **Efectos de cambios en la disponibilidad hídrica y de nutrientes sobre la productividad forrajera**

## 5.1 Introducción

Los cambios en la disponibilidad de agua y nutrientes pueden modificar la estructura, la composición de especies y los principales procesos del funcionamiento de los ecosistemas terrestres, tales como la productividad primaria (Gherardi y Sala, 2019) y los ciclos biogeoquímicos (Vitousek et al., 1997; Stevens et al., 2004). Los aumentos en la variabilidad interanual de las precipitaciones, y de eventos relacionados con ellas como las sequías (Gherardi y Sala, 2019), pueden alterar la disponibilidad de otros recursos esenciales para la vegetación como son los nutrientes del suelo. Además de los cambios en las precipitaciones, las actividades antropogénicas están generando aumentos en la disponibilidad de nutrientes producto de mayores deposiciones atmosféricas o directamente a través de la fertilización (Valliere y Allen, 2016). Dichos cambios pueden afectar sustancialmente las contribuciones de la naturaleza al bienestar humano (IPBES, 2021).

Los ecosistemas pastoriles son altamente sensibles a la variabilidad de la disponibilidad de agua y nutrientes, lo que genera cambios en la cantidad y calidad de forraje para el ganado y fluctuaciones en la producción de alimentos (Godde et al., 2020). La actividad ganadera es el principal recurso económico para la población humana en pastizales y estepas, específicamente de zonas rurales (Asner et al., 2004; Gaitán, Oliva, et al., 2014; Wolf et al., 2021). Cambios en la disponibilidad de agua por reducciones en las precipitaciones y/o aumentos en la demanda de evaporación atmosférica pueden desencadenar decrecimientos de la vegetación (Williams et al., 2020) y reducir la capacidad de proveer forraje de los ecosistemas pastoriles (Valliere y Allen, 2016; Bloor y Bardgett, 2012). Además, la intensificación del uso de sistemas naturales través de la fertilización y otras prácticas con fines productivos (como por ejemplo la interseembra con especies leguminosas) son procesos cada vez más extendidos en ecosistemas pastoriles de América

del Sur, y pueden generar modificaciones en los ciclos de nutrientes (Austin et al., 2013). Sin embargo, los cambios en el ciclo del agua y de los nutrientes y sus efectos sobre la vegetación forrajera de ecosistemas pastoriles de América del Sur han sido escasamente estudiados, pese a ser uno de los principales determinantes de la producción ganadera en vastas áreas de dicha región.

La sensibilidad de la productividad primaria o del recurso forrajero a los cambios en los factores físicos se puede analizar considerando los cambios en la disponibilidad de nutrientes y el agua (*sensu* Smith et al., 2017; Schwalm et al., 2017; Bondaruk et al., 2022). La cantidad de agua y nutrientes disponibles pueden cambiar la oferta del forraje, la biodiversidad y, consecuentemente, la composición de especies de la comunidad vegetal, con implicancias socioeconómicas y en el bienestar humano (Yahdjian y Sala, 2015). La disponibilidad de agua o de nutrientes pueden afectar diferencialmente los procesos ecosistémicos según cual sea su ubicación en un gradiente de lluvia (Bai et al., 2008; Yang et al., 2011; Zhang y Han, 2008; ver también Capítulo 4). Asimismo, la disponibilidad de nutrientes puede alterar o reducir diferencialmente la sensibilidad a cambios en la precipitación en distintos ecosistemas (Bharath et al., 2020; Fay et al., 2015; Ratajczak y Ladwig, 2019), en particular donde los nutrientes son un recurso restrictivo para la respuesta de la vegetación (Felton et al. 2020). De esta manera, identificar el tipo de recurso más limitante en cada ecosistema y estudiar su sensibilidad a los cambios permite focalizar las acciones de mitigación y manejo.

Los cambios en la disponibilidad de recursos, además de modificar directamente la vegetación, pueden afectar la relación entre las plantas, los microorganismos y la biogeoquímica del suelo (Austin et al., 2004). Por ejemplo, las sequías afectan directamente la productividad primaria neta aérea a través de reducción del área foliar de plantas, la reducción de la fotosíntesis o la asignación diferencial de energía a las distintas partes de

las plantas (Aves et al., 2002). Pero la baja disponibilidad de agua también puede tener un efecto indirecto, a través de la reducción de la disponibilidad de nutrientes del suelo (He y Dijkstra, 2014) o de los procesos de mineralización de la materia orgánica, comprometiendo la disponibilidad nutricional para plantas y animales (Hofer et al., 2017). Por su parte, incrementos en la oferta hídrica, como sucede en años húmedos, no sólo aumentan la cantidad de agua para las plantas, sino que también hacen más disponibles los nutrientes del suelo para su absorción por las plantas (Xu et al., 2014). Además, la adición de nutrientes aumenta la productividad, pero generalmente reduce la diversidad de especies vegetales debido a los cambios en las interacciones competitivas entre las especies ante el resto de los recursos (por ejemplo, luz) (Loreau et al., 2001). Esta pérdida de diversidad suele reducir la estabilidad del ecosistema, en particular la capacidad de producir forraje (Isbell et al., 2011). Entonces, si bien se esperan incrementos en la productividad forrajera ante una mayor oferta hídrica y de nutrientes, la respuesta dependerá de las características de las especies presentes en las comunidades y de la interacción entre la disponibilidad de agua y nutrientes (Van Ruijven y Berendse, 2010).

Los efectos de la reducción de lluvia sobre la productividad forrajera pueden ser contrastantes (ver Capítulo 4; Bondaruk et al. 2022), y según la región y sus condiciones ambientales, pueden modificar la sensibilidad (Bharath et al., 2020). Estudios previos mostraron que la sensibilidad a cambios en las precipitaciones es alta en sitios áridos y semiáridos, mientras que los sitios húmedos manifiestan mayor resistencia a la sequía (Bondaruk et al., 2022; Gherardi & Sala, 2019; Knapp et al., 2008). En sitios húmedos, el agua limita menos el crecimiento de las plantas que en los sitios áridos (o limita solo durante cortos períodos del año), pero las especies vegetales pueden estar restringidas por la disponibilidad de nutrientes (Paruelo et al 1999; Fernández, 2007; Huxman et al. 2004; Yahdjian y Sala, 2006; Kowaljow y Fernández, 2011). La variabilidad en las respuestas

entre ecosistemas plantea asimetrías según el tipo de recurso limitante, que puede manifestarse con signo positivo o negativo. La asimetría positiva implica que la vegetación crece más ante la oferta del recurso (p. ej. años húmedos o más disponibilidad hídrica) de lo que decrece cuando la oferta se reduce, y una asimetría negativa es la respuesta contraria: cuando un año seco o evento de sequía reduce más la respuesta de la vegetación que la ganancia encontrada durante un año húmedo (Wu et al., 2018). La asimetría positiva o negativa en la respuesta puede estar vinculada a factores bióticos y abióticos (Felton et al., 2021). Por ejemplo, hay controles bióticos como la presencia de ciertas especies o formas de vida de las plantas (p.ej. leñosas) que impiden aprovechar pulsos hídricos o nutricionales inmediatamente, pero, a su vez, puede evitar caídas severas gracias a las adaptaciones de las especies al estrés hídrico (Fernández, 2007). La sensibilidad diferencial de los ecosistemas a las fluctuaciones en los recursos está asociada a los controles bióticos en cada tipo de ambiente (Felton et al., 2021). Estudiar la respuesta o sensibilidad forrajera permite seleccionar herramientas de manejo que promuevan una utilización ganadera más compatible con la preservación de la biodiversidad, que asegure la producción ante posibles cambios en las condiciones ambientales.

El objetivo principal de este estudio fue evaluar los efectos de cambios en la disponibilidad hídrica (agregado y reducción de agua) y en la disponibilidad de nutrientes (aumentos por fertilización) sobre la productividad forrajera de ecosistemas pastoriles áridos y húmedos de Argentina. Además, determinar si existen diferencias en las respuestas al incremento o reducción hídrica según el ecosistema, evaluando si el tipo de respuesta es simétrica en ambos sentidos o asimétrica y las causas asociadas. En relación con esto último, un primer objetivo específico fue analizar si los sitios áridos y húmedos difieren en la dirección y magnitud de las respuestas a aumentos y reducciones en la disponibilidad de agua. Por otro lado, se propuso un segundo objetivo específico para evaluar los efectos de

la interacción entre la disponibilidad de agua y nutrientes como determinante de la producción forrajera, analizando los cambios asociados con la composición de formas de vida y de las especies forrajeras.

La hipótesis general asociada al objetivo principal que guía este estudio es que: los ecosistemas pastoriles difieren en la respuesta a la disponibilidad de recursos, siendo los áridos los que tienen una mayor sensibilidad de la producción forrajera a cambios en la oferta hídrica por estar más altamente restringidos por agua que los húmedos que están más limitados por nutrientes que por agua (Figura 5.1). La predicción asociada a esta hipótesis indica que los cambios en la disponibilidad de agua determinarán el aumento o la reducción de forraje en los áridos estará mientras que en los sitios húmedos es el agregado de nutrientes lo que generará aumentos en la productividad forrajera.

Además, en particular asociado al primer objetivo específico, se planteó la hipótesis específica de que (1) los sitios áridos exhiben asimetría en la respuesta de la productividad forrajera al agua ya que son más impactados por las sequías que beneficiados por la mayor oferta hídrica porque las especies forrajeras (mayormente pastos perennes) no toleran déficits hídricos por largos períodos y por restricciones de la estructura vegetativa responden poco a los aumentos en las precipitaciones. En otras palabras, la producción forrajera cae más ante severas y prolongadas reducciones de agua dado que ya tiene limitaciones hídricas y la ocurrencia de sequías agravaría aún más dicha restricción, que el alivio que generaría un incremento hídrico de igual magnitud y duración. Los ecosistemas pastoriles húmedos, a diferencia de los áridos, poseen una respuesta forrajera al cambio en la disponibilidad del agua muy baja (manifiestan insensibilidad) y de manera simétrica (las caídas e incrementos de la productividad forrajera son similares, ante incrementos o reducciones en la disponibilidad de agua de igual magnitud) por que el crecimiento vegetal esta principalmente determinado por la disponibilidad de nutrientes y no por agua. Las

predicciones asociadas a esta hipótesis específica indican que: (Predicción 1a) la productividad forrajera de sitios áridos caerá más ante una sequía que lo que se incrementará ante un agregado de agua equivalente; mientras que (Predicción 1b) en los ecosistemas húmedos, la caída o incremento de productividad forrajera generado por una sequía o riego de igual magnitud, respectivamente, serán bajas y muy similares.

Con relación al segundo objetivo específico, se plantearon las correspondientes hipótesis: (2) el agregado de nutrientes en condiciones de sequía produce una menor respuesta del crecimiento de la vegetación que en condiciones normales o con excesos hídricos porque la restricción hídrica disminuye la absorción de nutrientes por la vegetación forrajera. Entonces, (Predicción 2) se predice que el agregado de nutrientes va a aumentar más la biomasa forrajera sin sequías que bajo sequías. Por último, (3) en ambos tipos de ecosistemas pastoriles, los áridos y los húmedos, la respuesta de factores bióticos como la diversidad específica y la composición de las formas de vida al cambio en los recursos van a verse afectadas diferencialmente y, por ende, determinar el efecto sobre la producción forrajera de cada ecosistema dado que los pastos responden más a agua y nutrientes que las leñosas. En relación con esta última hipótesis, se predice que (Predicción 3) luego de 4 años, tanto el aumento en la disponibilidad de nutrientes como de agua generará aumentos en la productividad de las especies forrajeras, favoreciendo principalmente a especies herbáceas por sobre especies con formas de vida arbustivas leñosas.

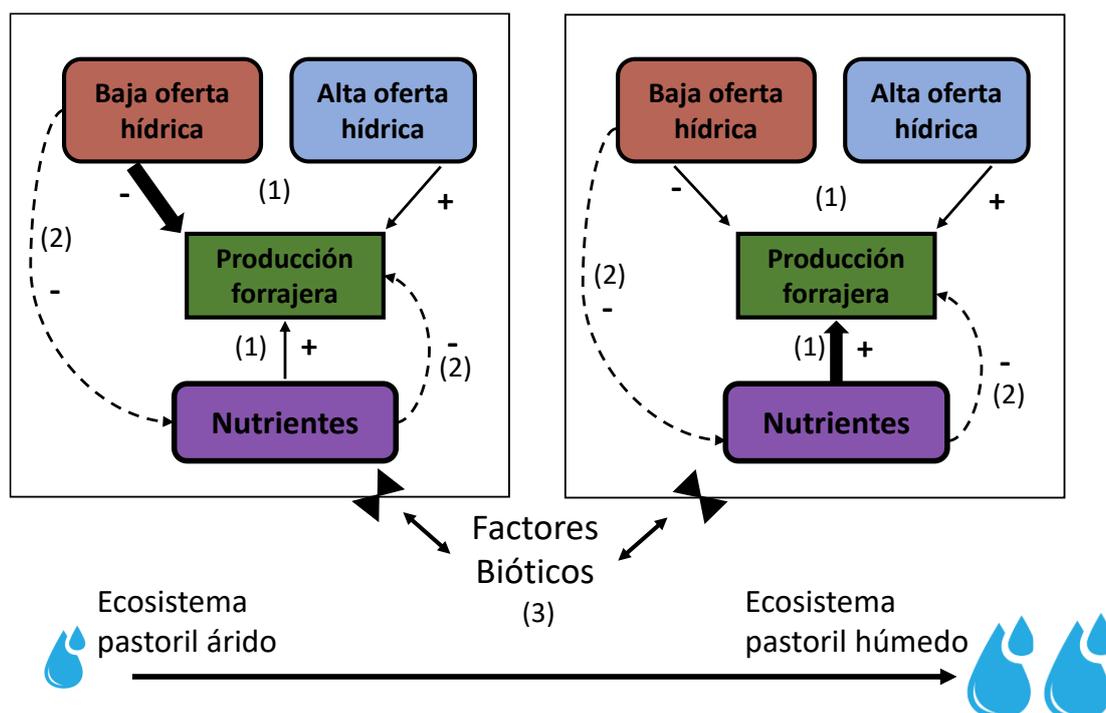


Figura 5.1: Modelo conceptual de cambios en la respuesta de la producción forrajera ante cambios en la disponibilidad de recursos modulados por el control biótico hipotetizados en este estudio. *Izquierda:* (1) Los sitios áridos exhiben asimetría en la respuesta de la productividad forrajera al agua ya que son más impactados por las sequías (indicado con símbolo negativo y flecha más gruesa) que beneficiados por la mayor oferta hídrica (indicado con símbolo positivo y flecha más gruesa) porque las especies forrajeras (mayormente pastos perennes) no toleran déficits hídricos por largos períodos y por restricciones de la estructura vegetativa responden poco a los aumentos en las precipitaciones. *Derecha:* (1) Los ecosistemas pastoriles húmedos, a diferencia de los áridos, poseen una respuesta forrajera al cambio en la disponibilidad del agua muy baja (manifiestan insensibilidad) y de manera simétrica (las caídas e incrementos de la productividad forrajera son similares, ante incrementos o reducciones en la disponibilidad de agua de igual magnitud) por que el crecimiento vegetal esta principalmente determinado por la disponibilidad de nutrientes y no por agua. (2) La combinación de sequía y agregado de nutrientes va a generar una reducción indirecta (línea punteada) en la producción forrajera porque la restricción hídrica disminuye la absorción de nutrientes por la vegetación. (3) La respuesta de la comunidad vegetal a través de cambios en la diversidad y la composición de formas de vida ante cambios en los recursos va a controlar el efecto sobre la producción forrajera de cada ecosistema, dado que, por ejemplo, las herbáceas responden más al agua y nutrientes que las leñosas. Los números entre paréntesis indican las hipótesis específicas (1 a 3). El grosor de las flechas indica la importancia del efecto (más grueso, más importante) y las líneas discontinuas son relaciones indirectas, mientras que las continuas son directas.

## 5.2 Metodología

### 5.2.1 Sitios de estudio

Los ecosistemas pastoriles donde se realizaron los experimentos para llevar a cabo los objetivos planteados fueron cinco de los nueve sitios descritos en los Capítulos 3 y 4, dos

áridos y tres húmedos (Cuadro 5.1; ver ubicación geográfica en Capítulo 3, Figura 3.1). Para determinar cambios en la respuesta de la vegetación asociados a cambios en la disponibilidad de agua (sección 5.2.2 Experimento 1) y nutrientes (sección 5.2.3 Experimento 2) se siguieron los lineamientos de protocolos estandarizados planteados por las redes Drought Net y NPK-D. Para evaluar la respuesta de la producción forrajera ante una alta y baja oferta hídrica, se simularon experimentalmente excesos hídricos con la misma magnitud que las sequías a través de un experimento de riego (Figura 5.3) acoplado al experimento de simulación de sequía (descrito en el Capítulo 3) en dos sitios áridos, Potrok Aike y Los Cerrillos, y un sitio húmedo, San Claudio, durante cuatro años. Mientras que para evaluar el agregado de nutrientes con y sin sequía (Experimento 2), se utilizaron un sitio árido y dos húmedos, Potrok Aike, Las Chilcas y Mar Chiquita (Cuadro 5.1).

Cuadro 5.1: Características climáticas y de la vegetación de los sitios de estudio donde se llevaron a cabo los experimentos de variabilidad en la disponibilidad de agua y de nutrientes. Índice de aridez: cociente entre precipitación media anual y evapotranspiración potencial (Le Houérou, 1996). La productividad forrajera media: sumatoria de la productividad de las especies forrajeras. Se detallan los tratamientos aplicados en cada sitio.

Sitio	Coordenadas	Precipitación media anual (mm)	Temperatura media anual (°C)	Índice de aridez	Riqueza	Formas de vida dominantes	Producción Forrajera media (g m <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )	Tratamiento evaluado
Potrok Aike	51°54'58" S; 70°24'27" O	202	5.0	0.20	18	Hierbas anuales; Dicotiledóneas; Pastos; Leñosas	19.22	Sequía Riego Nutrientes Nutrientes+Sequía Control
Los Cerrillos	29°57'1" S; 65°52'25" O	390	21	0.18	12	Hierbas anuales; Leñosas; Pastos; Sub-arbustos	148.31	Sequía Riego Control
Mar Chiquita	37°42'55" S; 57°25'28" O	927	15.5	0.66	11	Pastos	644.56	Sequía Nutrientes Nutrientes+Sequía Control
San Claudio	35°54'55" S; 61°8'54" O	950	14.5	0.75	3	Pastos	923.36	Sequía Riego Control
Las Chilcas	36°9'48" S; 58°9'20" O	1000	15	0.72	9	Pastos	473.50	Sequía Nutrientes Nutrientes+Sequía Control

### 5.2.2 Experimento 1: Sequía y Riego

Se utilizó un diseño experimental donde se interceptó el 50% de la precipitación incidente de cada evento de lluvia para simular sequía en parcelas experimentales (Figura 5.2; representado en color rojo), y el agua interceptada se juntó en tanques para luego irrigar una parcela adyacente de igual tamaño (que por lo tanto recibió un +50% de lluvia; Figura 5.2; representado en color negro). La variabilidad interanual natural de la lluvia de cada sitio está representada en la Figura 5.2 en color azul. Se evaluó la variabilidad en la humedad de suelo

durante toda la duración del experimento en el sitio húmedo (Figura A 5.1)

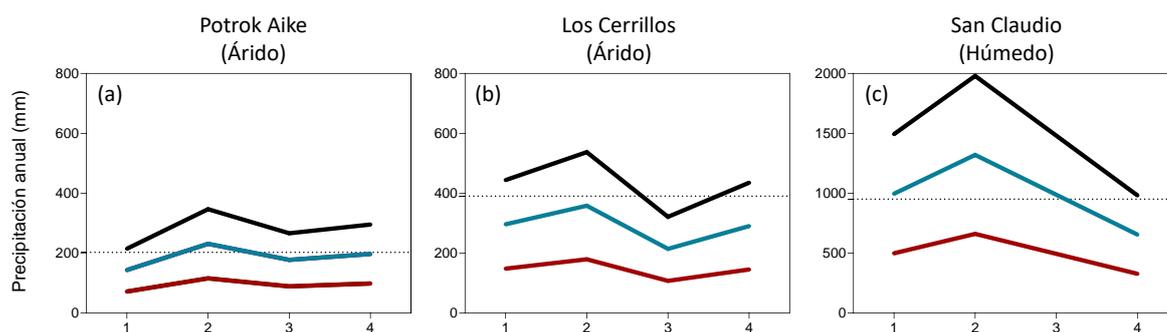


Figura 5.2: Variación de la precipitación anual a lo largo de los años experimentales en los sitios áridos (a y b) y húmedo (c). La lluvia ambiente de cada año corresponde a la línea en color azul (tratamiento Control). Los tratamientos de sequía (línea roja) y riego (línea negra) se corresponden con una reducción y un agregado del 50% de la lluvia ambiente de cada año respectivamente para simular una baja y una alta oferta hídrica en cada sitio. La línea punteada muestra la precipitación media anual de cada sitio. Notar la diferente escala en el eje vertical de los tres paneles.

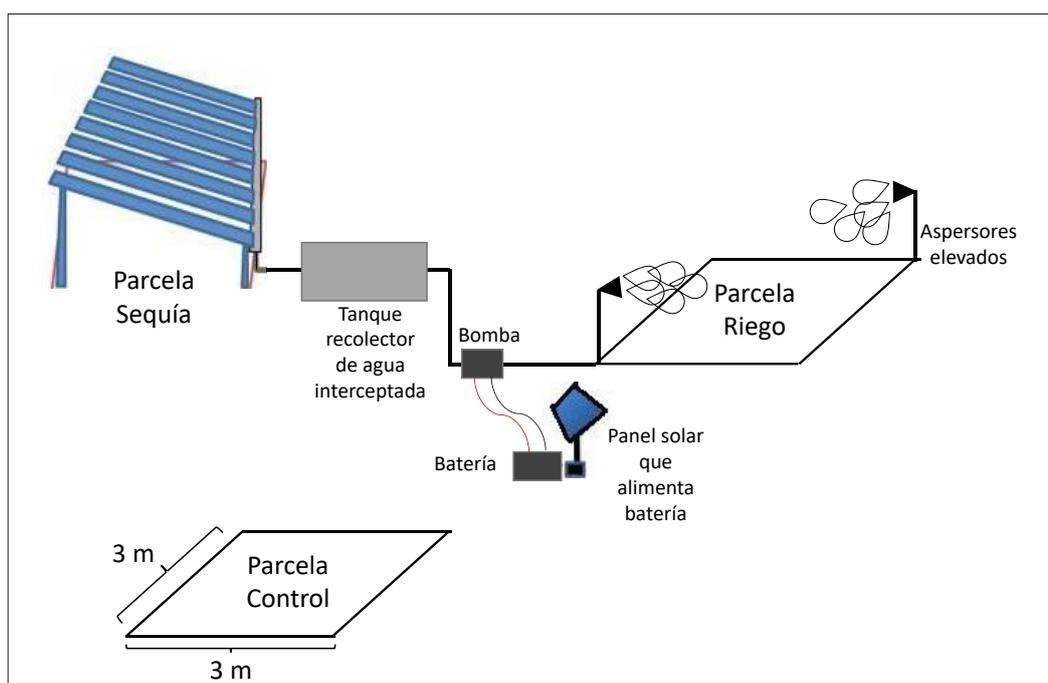


Figura 5.3: Representación esquemática del diseño experimental integrado con tratamiento de interceptación de la precipitación e irrigación activa (mediante utilización de bombas eléctricas alimentadas a energía solar) para ecosistema húmedo. Los ecosistemas áridos siguen el mismo diseño sin la utilización de bombas, baterías ni paneles solares utilizando métodos pasivos de riego. Adaptado de Gherardi y Sala (2013).

En los sitios áridos (Potrok Aike y Los Cerrillos), el tratamiento de riego del Experimento

1 se aplicó con sistema de goteo con mangueras y riego manual; mientras que en el sitio

húmedo (San Claudio) debido a la alta densidad y altura del canopeo se diseñó una adaptación del sistema propuesto por Gherardi y Sala (2013). Esta adaptación consistió en un sistema automatizado con bombas de riego que de manera activa irrigan la parcela a través de aspersores elevados a unos 50 centímetros del suelo con el fin de cubrir uniformemente la parcela (Figura 5.3). En los tres sitios y durante los cuatro años experimentales de duración, se mantuvo el porcentaje de lluvia que era interceptado (50% de la lluvia incidente, recibida en la parcela Control) y se aplicó ese volumen como riego en cercanía a los eventos de precipitación. En el caso de los dos sitios áridos en un lapso entre horas y días posteriores y en el húmedo inmediatamente posterior a las lluvias.

### **5.2.3 Experimento 2: Agregado de nutrientes con y sin limitación hídrica**

Para determinar la respuesta al agregado de nutrientes y comparar la sensibilidad entre ecosistemas a la mayor disponibilidad de nutrientes y de agua, se realizó un experimento de adición de nutrientes en diferentes condiciones de disponibilidad de agua: sequía y control. Los nutrientes se añadieron fertilizando con una mezcla balanceada de nitrógeno (N), fósforo (P) y potasio (K) en la dosis de  $10 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  para cada uno de los nutrientes (siguiendo el protocolo de The Nutrient Network, Borer et al., 2014). El N se aplicó como urea, el P como superfosfato triple y el K como sulfato de potasio, en tres momentos del año (mediados del otoño, principio de primavera y fin de primavera-principio del verano) al voleo manual. Además, se estableció un tratamiento combinando los tratamientos de agregado de nutrientes y sequía para evaluar la respuesta a la fertilización cuando hay limitación hídrica.

#### **5.2.4 Variables de respuesta**

En ambos experimentos se midieron las mismas variables, usando los mismos protocolos. Se realizaron cosechas siguiendo la misma metodología descrita previamente (ver Capítulo 3) para luego estimar la biomasa viva de todos los grupos funcionales de plantas presentes (leñosas, sub-arbustos, hierbas anuales, dicotiledóneas y pastos), considerando a la biomasa de pastos como forrajera (BF). Luego de un secado a estufa por 48 h, se pesó y separó la biomasa por forma de vida en cada sitio durante los cuatro años. Además, para determinar el cambio porcentual se calculó la diferencia en BF entre tratamientos (Control vs. Tratado, considerando los tratamientos Sequía, Riego, Nutrientes o Nutrientes x Sequía) y se relativizó con la BF media del sitio, con el fin de determinar los incrementos (valores positivos) o las caídas (valores negativos) en la biomasa forrajera. De esta manera, se pudo evaluar el cambio en la cantidad de forraje durante cuatro años experimentales consecutivos bajo los tratamientos, contrastándolos contra una parcela control que recibió las lluvias ambientales cada año y sin agregado de nutrientes.

#### **5.2.5 Análisis de datos**

Los datos se analizaron con modelos lineales mixtos y análisis de la varianza que contempló las medidas repetidas en el tiempo, ya que las parcelas muestreadas fueron las mismas para cada año. Se consideró además la variabilidad espacial de las variables respuesta considerando los valores previos a la aplicación de los tratamientos como covariables de los modelos planteados. Todos los sitios siguieron un diseño en bloques completamente aleatorizado con un número de réplicas de tres, excepto en San Claudio y Mar Chiquita adonde se usaron cuatro bloques. En los modelos evaluados se incluyeron los tratamientos de adición de nutrientes, sequía, nutrientes + sequía y el riego como efecto fijo y a los bloques de cada sitio como efecto aleatorio. Para cada modelo seleccionado, se

comprobó que se cumplieran los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el software estadístico R.

## 5.3 Resultados

### 5.3.1 Respuesta de la producción forrajera a reducciones y aumentos en la disponibilidad hídrica

En los sitios áridos, Potrok Aike y Los Cerrillos, el riego aumentó significativamente la biomasa forrajera (BF) en relación con el Control (en un 208 y un 92%, respectivamente; Figura 5.4a y b; valor  $p = 0.01$  y  $< 0.05$ ). La biomasa forrajera del sitio húmedo, San Claudio, no mostró una respuesta significativa al riego (Figura 5.4c). Luego de 4 años consecutivos de sequía, la BF no se modificó significativamente en ninguno de los tres sitios (Figura 5.4).

Al comparar la situación pre y post tratamiento, en los sitios áridos se observó que el riego incrementó la BF en un 96% (valor  $p = 0.11$ ) y en un 103% (valor  $p = 0.006^{**}$ ) en Los Cerrillos y Potrok Aike, respectivamente (Figura 5.4a y b), mientras que la sequía redujo significativamente la BF luego de cuatro años sólo en Potrok Aike, en un 45% (valor  $p = 0.009^{**}$ ; Figura 5.4a).

Se observó una asimetría en la respuesta de la BF a los cambios en la disponibilidad de agua en los sitios áridos, ya que los cambios relativos de la BF por efecto del riego fueron mucho mayores a los inducidos por la sequía en casi todos los años experimentales (Figura 5.5a y b). Esto indica que los sitios áridos manifestaron una mayor sensibilidad al aumento en la oferta hídrica que a reducciones en la misma. Este incremento se acentuó con los años experimentales, donde al segundo, tercer y cuarto año se observan porcentajes de aumento en la BF mayores que al primer año en los dos sitios áridos (Figuras 5.5a y b). Sin embargo, fue mucho mayor la asimetría en un sitio árido que en el otro, producto de una mayor respuesta de la BF al riego en Potrok Aike que en Los Cerrillos (Figura 5.4 y Figura 5.5).

Por el contrario, en el sitio húmedo, los cambios relativos de la BF fueron bajos para ambos tratamientos (Figura 5.4c).

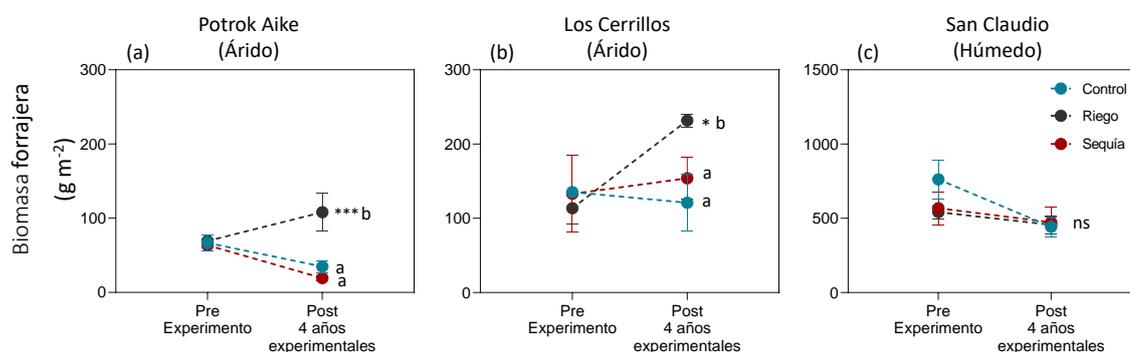


Figura 5.4: Biomasa forrajera ( $\text{g m}^{-2}$ ) previo al experimento y luego de 4 años experimentales para tres tratamientos de disponibilidad de agua: Control (azul), Riego (negro) y Sequía (rojo). Letras distintas indican diferencias significativas con relación al tratamiento Control y la significancia está indicada con asteriscos (\*\*\*)  $p < 0.001$  y \*  $p < 0.05$ .

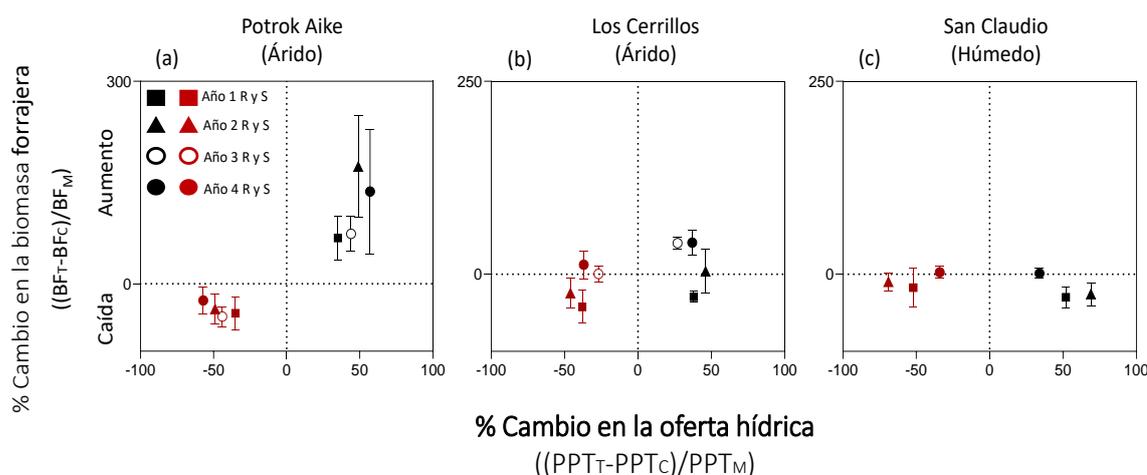


Figura 5.5: Cambio en la biomasa forrajera en función del cambio en la oferta hídrica según el tratamiento (Riego +50% y Sequía -50%) y relativizado al cambio de la lluvia de cada año en relación con la media del sitio (a y b = áridos; c = húmedo). El cambio en la BF se calcula a través de la diferencia entre la BF en la parcela tratada y las controles (Riego en símbolos negros y Sequía rojos), relativizando por la BF media (estimada en base a los años experimentales de las parcelas Control). La estimación del cambio en la precipitación es idéntica al cálculo usado para el cambio en la BF. Porcentajes por encima de la línea punteada del cero indican aumentos de la BF y por debajo caídas debidos a los tratamientos. Cada uno de los puntos indica los años experimentales del primer al cuarto año (Año 1 = cuadrado lleno; Año 2 = triángulo lleno; Año 3 = círculo vacío; Año 4 = círculo lleno).

### **5.3.2 Respuesta de la producción forrajera al agregado de nutrientes en condiciones de sequía y normales**

Luego de 3 años, el agregado de nutrientes incrementó significativamente la BF en dos de los tres sitios analizados, uno árido y uno húmedo (Figura 5.6a y c). La BF aumentó bajo fertilización incluso en parcelas con tratamiento de sequía, aunque sólo de manera significativa en el sitio árido (Figura 5.6a). En particular, en este sitio (Potrok Aike), la fertilización aumentó de manera significativa y marginalmente significativa la BF en un 200 y 60% (sin y con limitación hídrica, respectivamente; valor  $p = 0.0002^{***}$  y valor  $p = 0.08$ ) en relación con el control (Figura 5.6a). En uno de los sitios húmedos (Las Chilcas) se observaron incrementos del 78% en la BF ante agregados de nutrientes, independientemente de si estaban bajo sequía, aunque no fueron significativos (Figura 5.6b). En cambio, en el otro sitio húmedo (Mar Chiquita), la fertilización también incrementó significativamente la BF en un 42% (valor  $p = 0.02^*$ ), aunque bajo sequía el incremento fue menor (26%) y no significativo (Figura 5.6c). Al comparar la situación pre-tratamiento y luego de tres años experimentales, se ven incrementos de 41% al agregado de nutrientes, 9% al agregado de nutrientes bajo sequía y una reducción de 37% por la sequía en el sitio árido, aunque sólo está última reducción de la BF fue significativa ( $p = 0.0005^{***}$ ) (Figura 5.6a). En los sitios húmedos, los efectos de los tratamientos no fueron significativos, a excepción de la fertilización en Mar Chiquita, que aumentó significativamente ( $p = 0.00012^{***}$ ) la BF en un 122% (Figura 5.6c).

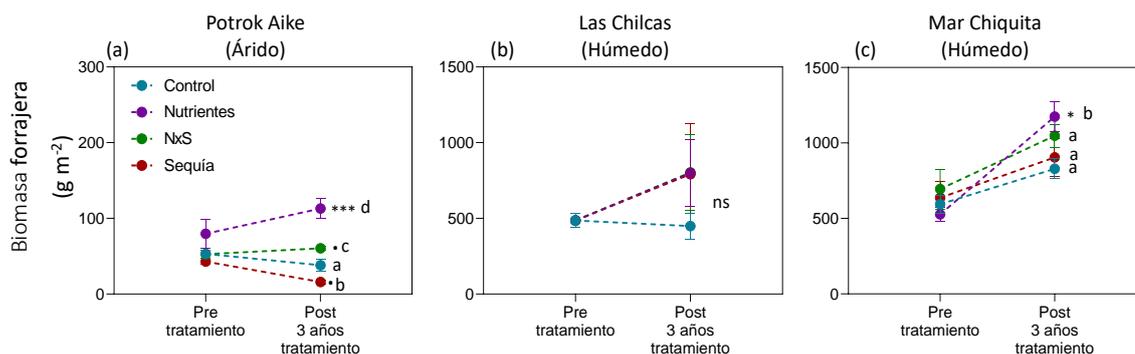


Figura 5.6: Biomasa forrajera ( $\text{g m}^{-2}$ ) a lo largo de los años experimentales (pre-tratamiento y al tercer año) para los tratamientos agregado de Nutrientes (en violeta), Control (en azul) Sequía (rojo) y Nutrientes x Sequía (verde) para el sitio árido (a) y los húmedos (b y c). Las diferencias significativas de cada tratamiento relativo al Control están indicadas con letras distintas y asteriscos según la significancia ( $***p < 0.001$ ,  $*p < 0.01$  y con un punto para diferencias marginalmente significativas). Notar el cambio de escala en eje Y entre el primer panel y los otros dos.

### 5.3.3 Respuesta de las distintas formas de vida y la diversidad a cambios en la disponibilidad de agua y al agregado de nutrientes

En los sitios áridos analizados (Potrok Aike y Los Cerrillos), donde la vegetación está compuesta por distintas formas de vida (pastos perennes, arbustos y subarbustos -leñosas- hierbas anuales y dicotiledóneas; Cuadro 5.1), se encontraron cambios diferenciales en la biomasa viva aérea (BA) según los tratamientos (Figura 5.7a y b). En Potrok Aike, la BA de los pastos se incrementó significativamente en relación con el control en un 250, 205 y 67% como consecuencia del riego, el agregado de nutrientes y el agregado de nutrientes bajo sequía, respectivamente (valor  $p=0.0004***$ , valor  $p=0.0007***$  y valor  $p=0.04*$ ). En la BA de las hierbas anuales, dicotiledóneas y leñosas para el mismo sitio también se registraron tendencias de aumento bajo riego (156, 508 y 400%), aunque sin diferencias significativas en relación con las parcelas control (Figura 5.7a). En cambio, en Los Cerrillos, el aumento en la disponibilidad de agua sólo generó incrementos marginalmente significativos en la BA de los subarbustos y los pastos (valor  $p=0.05$  y  $p = 0.06$ ) y tendencias de aumento no significativas en la BA de otras leñosas (arbustos grandes). Las

otras formas de vida no mostraron cambios significativos en su BA (Figura 5.7b). El agregado de nutrientes con y sin limitación hídrica redujo la riqueza en Potrok Aike y en Mar Chiquita, pero solo luego de tres años de tratamiento (Figura A 5.2). Bajo agregado de nutrientes con y sin sequía se redujo en nueve y siete la cantidad de especies comparado a la situación control en Potrok Aike, mientras que, en Mar Chiquita, la fertilización con y sin sequía produjo una disminución en cinco y cuatro especies respectivamente, en comparación con el tratamiento control (Figura A 5.2).

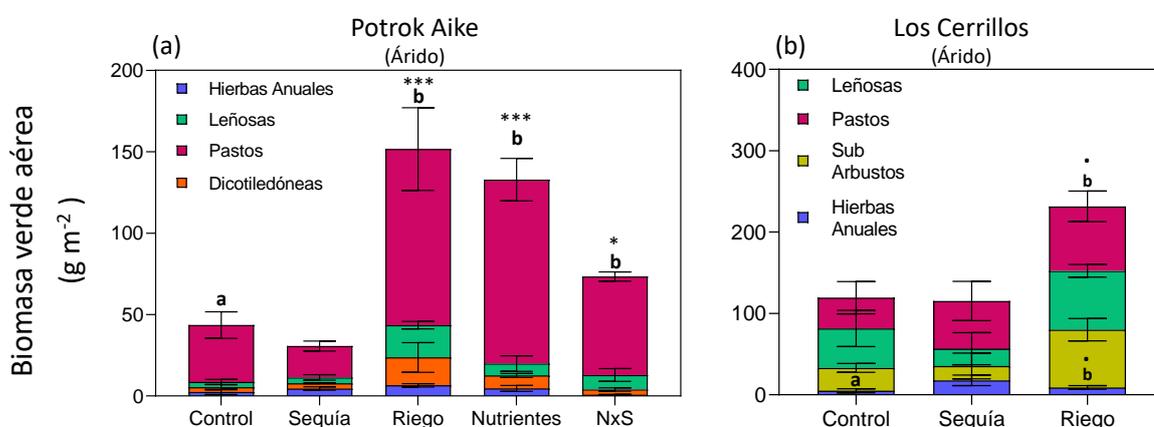


Figura 5.7: Biomasa viva aérea ( $\text{g m}^{-2}$ ) de las distintas formas de vida comparando el tratamiento Control con los tratamientos Sequía, Riego, Nutrientes y Nutrientes con sequía (NxS). Las formas de vida analizadas son hierbas anuales (barras azules), dicotiledóneas (barras naranjas), sub-arbustos (barras amarillas), pastos (barras magenta) y leñosas (barras verdes). Las diferencias significativas que produjo cada tratamiento relativo al Control están indicadas con letras distintas y la significancia con asteriscos (\*\*\*)  $p < 0.001$ , \*  $p < 0.05$  y puntos para diferencias marginales). Sólo se incluyeron los sitios áridos porque son los que poseen más de una categoría dominante (ver Cuadro 5.1).

## 5.4 Discusión

Los resultados de este estudio muestran que la biomasa forrajera (BF) responde de manera diferencial ante cambios en la disponibilidad de agua y nutrientes entre los ecosistemas analizados. Los áridos reportaron respuestas positivas ante aumentos en la disponibilidad del agua y de los nutrientes, mientras que en los húmedos sólo se incrementó la BF en respuesta a la fertilización. En ambos sitios áridos la BF aumentó bajo riego y ese aumento fue mayor que la disminución observada bajo reducción hídrica. Es decir, exhibieron una

alta respuesta y fue asimétrica ya que ocurrió sólo ante alta oferta hídrica. En parte es consistente con la hipótesis general que establece una alta respuesta a cambios en el agua en áridos. Sin embargo, se refuta parcialmente la hipótesis específica (1) ya que los sitios áridos mostraron mayor sensibilidad al riego que a la sequía al revés del tipo de respuesta asimétrica planteada. A su vez, el sitio húmedo exhibió ausencia de respuesta general a la sequía y al riego, indicando una baja sensibilidad a cambios en oferta hídrica tal como se hipotetizó (1). En relación con la respuesta ante el agregado de nutrientes, los resultados apoyaron la hipótesis general, aunque fuera de lo esperado también se observó un incremento de la BF en el sitio árido. Incluso se incrementó la BF por fertilizaciones realizadas bajo sequía, lo cual no apoyó la hipótesis específica (2) del efecto negativo indirecto donde la restricción hídrica disminuía la absorción de nutrientes por la vegetación. Este hallazgo demuestra la co-limitación de las plantas por nutrientes y agua (Yahdjian et al., 2011) en todos los sitios, principalmente de las especies forrajeras, independientemente de la aridez del sitio. Por último, este estudio aportó evidencia a favor de la última hipótesis (4), ya que los pastos tuvieron una mayor respuesta que otras formas de vida al aumento de agua y nutrientes. Si bien no se cuenta con una alta cantidad de sitios áridos y húmedos donde se replicó el experimento, se puede afirmar que la mayor disponibilidad de estos recursos promovió una mejora en el recurso forrajero de los ecosistemas pastoriles analizados.

#### **5.4.1 Respuesta asimétrica del forraje a cambios en la disponibilidad de agua**

Dado que ambos sitios áridos manifestaron una alta sensibilidad a aumentos en la oferta hídrica, los resultados difirieron en parte con el modelo conceptual planteado y se asemejaron a lo encontrado en otros trabajos donde incrementos en la disponibilidad de agua aumentan la productividad de la vegetación más de lo que se reduce por sequías de

similar magnitud (Felton et al., 2020; Wilcox et al., 2017). Por ende, si bien debe contemplarse el hecho de que se cuenta con únicamente dos sitios áridos, se destaca que en ambos se observó una respuesta positiva al riego. De esta manera, los períodos de varios años húmedos (precipitaciones por encima del promedio) podrían impactar positivamente en la vegetación forrajera de los ecosistemas pastoriles áridos y semiáridos al generar incrementos en la actividad microbiana, mayores tasas de mineralización y mayor disponibilidad de nutrientes (Lü y Han, 2010; Peri et al., 2021). Además, el aumento en el ingreso de agua también puede facilitar la absorción de dichos nutrientes (Bell et al., 2014; Epstein et al., 2006; Peters et al., 2012). Sin embargo, debe contemplarse para las respuestas encontradas el “punto de partida inicial” en términos climáticos o de disponibilidad hídrica inicial para la vegetación, ya que es posible que la respuesta al riego o la sequía difiera en los sitios áridos de acuerdo al tipo de año previo y el efecto legado que ejerza (Griffin-Nolan et al., 2018). Los resultados, también, pueden ser distintos en los distintos ecosistemas pastoriles de acuerdo con si se parte de condiciones de la vegetación natural más degradadas donde las especies no forrajeras son más dominantes previo al experimento.

La mayor disponibilidad de agua genera reclutamiento de nuevos individuos que aumentan la densidad de plantas, y reduce las restricciones de la estructura de las especies de pastos forrajeras (Dalglish y Hartnett, 2006; Felton et al., 2020; Reichmann et al., 2013; Yahdjian y Sala, 2006). Esto también promueve la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Yu et al., 2022). Luego de varios años húmedos, se genera una ventaja competitiva de las especies de pastos sobre las leñosas, lo cual limita la arbustización, asegurando mejoras sustanciales en la oferta y la calidad del forraje de los ecosistemas pastoriles áridos (Peters et al., 2012). Sin embargo, debe contemplarse que sucesivos años húmedos luego de años secos puede promover el crecimiento de especies no forrajeras y reducir el efecto positivo

de mayor humedad para especies de pastos, generalmente de mayor aptitud forrajera (Marone & Pol, 2021)

Ambos sitios áridos manifestaron mayor respuesta ante el riego que a la sequía, aunque hubo diferencias en las magnitudes entre ellos. Nuevamente, debe considerarse la falta de múltiples repeticiones de sitios áridos, siendo igualmente válido e interesante analizar sus respuestas tanto al riego como a la sequía dado su magnitud similar y comparable. Sin embargo, la diferencia en porcentajes de incremento en la BF entre sitios, con menores aumentos en Los Cerrillos, puede asociarse a las temperaturas más cálidas, por su ubicación en latitudes menores que el sitio de Potrok Aike en la estepa Magallánica (Cuadro 5.1), lo que determina un mayor porcentaje de consumo no biológico de agua (evaporación, Yang 2016). Entonces, el adicional de agua por riego se pierde más rápidamente del suelo y es menor el remanente para ser aprovechado efectivamente por la vegetación en sitios de latitudes menores (Griffin-Nolan et al., 2019). Esto va en sintonía con estudios previos que mostraron que los ecosistemas áridos y fríos generan condiciones menos limitantes que los áridos más cálidos, y por ende son más sensibles a cambios positivos en las precipitaciones (Wilcox et al., 2017). Las estrategias de las especies dominantes también pueden generar variabilidad en la respuesta de la BF, ya que en uno abundan más las especies forrajeras de pastos y en el otro predomina un sub-arbusto de aptitud forrajera media que típicamente asigna más energía a la supervivencia (Fridley, 2017)

La menor respuesta observada durante sequías en todos los sitios evaluados en el experimento de cambios en la lluvia (Experimento 1) puede estar explicada por la existencia de mecanismos fisiológicos de amortiguación como el aprovechamiento de reservas de carbohidratos no estructurales, o cambios en la asignación de asimilados al crecimiento de las raíces (Poorter et al., 2012). Asimismo, las caídas de productividad bajo sequía pueden estar amortiguadas por distintas respuestas específicas, como en el caso

particular de uno de los sitios áridos (Los Cerrillos), donde dos especies co-dominantes de la comunidad vegetal del sitio (*Pappophorum krapovickasii* y *Cordobia argenta*) mantienen e incluso aumentan su BF durante los años de sequías experimentales (ver en Apéndice 4 Cuadro A 4.2). Sin embargo, si bien la BF no disminuye severamente luego de cuatro años de sequía, al considerar la composición de especies se observa una reducción importante en la biomasa de un pasto perenne nativo dominante *Setaria pampeana*, mientras que aumenta la de otro pasto cuya aptitud forrajera es mucho menor y la de una especie con estrategia de vida arbustiva cuyo aprovechamiento forrajero es menor (*Pappophorum krapovickasii* y *Cordobia argenta*, respectivamente). Dicho reemplazo composicional permitió mantener la BF ya que son especies que poseen una mayor tolerancia a la sequía; sin embargo, es probable que esto hará que a futuro la calidad del forraje disminuya comparado con ecosistemas con más abundancia relativa de pastos (Zhang et al., 2022). En síntesis, los ecosistemas áridos que mostraron respuestas asimétricas positivas ante el riego pueden producir más y mejor forraje por promoción de crecimiento de las especies de pastos en escenarios de incrementos de la oferta hídrica (p. ej. sucesivos años húmedos) (Felton et al., 2021; Reichmann et al., 2013; Yahdjian y Sala, 2006).

La ausencia o muy baja respuesta forrajera encontrada en el sitio húmedo, tanto al aumento como a la reducción de agua, da cuenta de una mayor restricción de la vegetación por otros factores que son más limitantes que el agua, como la luz (competencia por alta cobertura de los canopeos) o los nutrientes del suelo (alta competencia radical de muchas especies o acentuadas pérdidas por procesos de lixiviación) (Felton et al. 2021; Huxman et al., 2004; Hooper y Johnson, 1999; Yahdjian et al., 2011). Otros factores como la alta capacidad de retención hídrica del suelo asociada con la textura y la materia orgánica del suelo de este sitio húmedo (San Claudio) también pueden explicar la falta de respuesta a

cambios en la oferta hídrica (Knapp y Smith, 2001; Nath, 2014). En particular, en el sitio húmedo analizado, luego de cuatro años de incremento de agua se observó una respuesta de saturación con similares valores a la situación con lluvia ambiente, tanto en el tratamiento de sequía como el de riego. Si bien, enriquecería el análisis contar con más de un sitio húmedo, los resultados encontrados en este sitio en particular dan cuenta de una escasa capacidad de respuesta en comparación con los resultados encontrados bajo riego en los dos sitios áridos. Además, en los sitios húmedos tal vez se requieran muchos años (más de cuatro años) sucesivos de reducción de precipitaciones para generar un vaciamiento completo del agua en el perfil de suelo y así agotar sus reservas (Kimball et al., 2014), produciendo una mortalidad extendida (Hoover et al., 2014; Felton et al., 2021).

#### **5.4.2 Alta sensibilidad del forraje de los ecosistemas pastoriles al agregado de nutrientes**

Los incrementos encontrados con el agregado de nutrientes fueron muy importantes en ambos extremos del gradiente, no sólo en el sitio húmedo como se había hipotetizado (4). De esta manera, se comprobó experimentalmente que ambos recursos (agua y nutrientes) pueden co-limitar la productividad forrajera independientemente del nivel de aridez (Bharath et al., 2021; Lü y Han, 2010; Yahdjian et al., 2011). Los resultados encontrados en el sitio árido, Potrok Aike, van en línea con trabajos previos a campo que también encontraron que la vegetación respondió ampliamente al agregado de recursos (Cheng et al., 2021; Zong et al., 2019). Es decir, a diferencia de lo esperado, no hay una mayor respuesta al agua, sino que también la disponibilidad de nutrientes determina el aumento en la BF (Bharath et al., 2021). Por otro lado, si bien los ecosistemas húmedos incrementaron su BF con la fertilización, el aumento fue menor en ambos sitios a la observada en el sitio árido, lo cual podría estar asociado a una saturación del crecimiento

por la alta cobertura y densidad de los canopeos de las especies dominantes en ausencia de disturbios (DeMalach et al., 2017). Probablemente se hubieran encontrado mayores incrementos ante la fertilización si hubiera habido remoción de biomasa vegetal muerta por acción de pastoreo o cortes, que reducen la competencia lumínica y promueven el crecimiento vegetal (Borer et al., 2014; Wagle y Gowda, 2018). Por último, hubo menores aumentos de la BF en respuesta a la fertilización bajo sequía, indicando que las restricciones hídricas pueden reducir la disponibilidad de nutrientes en el suelo e impedir el aprovechamiento por parte de las plantas (He y Dijkstra, 2014). Si bien el aumento por fertilización potencialmente podría compensar esto, la vegetación bajo estas condiciones se ve más afectada por un menor destino de energía a raíces, mayores tasas de evapotranspiración y contrastes en los rasgos funcionales de respuesta a ambos tratamientos (Alongi et al., 2022; Bharath et al., 2021; Bharath et al., 2020; Van Sundert et al., 2021).

#### **5.4.3 Respuesta de los factores bióticos a cambios en la disponibilidad de agua y nutrientes**

La respuesta principal a los cambios en agua y nutrientes en los sitios analizados estuvo mayormente determinada por incrementos en la biomasa de las especies de pastos, lo cual incide directa y principalmente en la respuesta del forraje. Sin embargo, en ambos sitios áridos todas las formas de vida tuvieron tendencias de incrementos luego de cuatro años de riego y de agregado de nutrientes. Similares resultados se han encontrado en otras regiones donde al agregado de agua generó cambios de las principales formas de vida presentes (Kimball et al., 2014), lo cual puede condicionar el funcionamiento posterior del ecosistema. Las respuestas positivas al agregado de agua y nutrientes de la provisión de forraje indican que estos ecosistemas tendrían la capacidad para recuperarse de condiciones

degradadas luego de varios años secos o eventos de sequía, y aumentar su productividad y calidad forrajera cuando aumenta la disponibilidad de estos recursos.

Para estos ecosistemas de uso pastoril, los escenarios de mayor oferta hídrica como años húmedos y/o de mayor disponibilidad nutricional producto de fertilización o deposiciones atmosféricas brindan oportunidades de mayores servicios de provisión (Peters et al., 2012). Sin embargo, si bien la mayor disponibilidad de nutrientes en el suelo incrementa sustancialmente la biomasa de pastos, y por lo tanto de forraje, como era esperable se observaron también reducciones en la riqueza de especies en ambos extremos del gradiente de aridez. Esto tiene como implicancia directa reducciones en la estabilidad de los ecosistemas dado que merma su capacidad de resistir a cambios climáticos y recuperarse de los mismos (de Mazancourt et al., 2013; F. Isbell et al., 2011, 2017). En los sitios húmedos evaluados, esto puede resultar en una amenaza aún mayor ya que actualmente están dominados por unas pocas especies de gramíneas, cuyo crecimiento se correlaciona negativamente con el de especies dicotiledóneas (Knapp et al., 2012). Debido a que las especies de pastos se benefician por el agregado de nutrientes, se espera que su dominancia persista en el tiempo e incluso aumente en escenarios de mayor oferta de nutrientes. Como consecuencia, es posible que dichas modificaciones de recursos reduzcan aún más la diversidad (Borer et al., 2014) y se vuelva necesario una continua entrada de recursos (natural o antrópica) para mantener la provisión del forraje (Knapp et al., 2012).

## **5.5 Consideraciones finales**

Los resultados encontrados en este estudio contribuyen a conocer la respuesta del capital natural forrajero de los ecosistemas pastoriles a los cambios en los recursos esenciales para la vegetación. Este conocimiento es particularmente relevante ya que la provisión de forraje es uno de los principales servicios ecosistémicos que proveen los ecosistemas pastoriles,

cuyo manejo se basa mayoritariamente en la dinámica de la vegetación nativa o naturalizada (Oñatibia y Aguiar, 2019; Oñatibia et al., 2015; Oñatibia et al., 2020). Los principales hallazgos sugieren que los ecosistemas pastoriles son sensibles a dos componentes importantes del cambio global: los cambios en las precipitaciones y al aumento en la disponibilidad de nutrientes. El estudio de la producción forrajera bajo diferente disponibilidad de recursos claves para el crecimiento sirve para destacar la potencialidad de estos ecosistemas, y desarrollar estrategias que mejoren el manejo del pastizal. Por ejemplo, la aplicación de herramientas de uso diferencial del recurso forrajero según el tipo de año climático (húmedo o seco), un mayor aprovechamiento de forraje en años húmedos para reducir la dominancia del pastizal (especialmente en sitios húmedos) y/o fertilización en momentos de baja limitación hídrica son algunas de las alternativas que podrían considerarse. Los resultados sugieren que los fenómenos del cambio climático van a impactar diferencialmente en cada ecosistema con consecuencias en los atributos funcionales y estructurales, por lo que debe evaluarse no sólo la respuesta funcional sino también los cambios composicionales dependiendo de la sensibilidad de las especies y de las formas de vida de las plantas presentes en los ecosistemas pastoriles

## **Capítulo 6**

### **Discusión general**

Los ecosistemas pastoriles en Argentina sustentan la mayor proporción del stock ganadero extensivo (bovino, ovino) con grandes implicancias para el desarrollo productivo y económico de varias regiones (Alvarado, 2011; Mastrangelo et al., 2015). Dentro de estos ecosistemas, las regiones áridas y semiáridas, consideradas “extra pampeanas”, abarcan una importante superficie de territorio donde se realiza más del 60% de la producción ganadera nacional basado principalmente en forraje de vegetación nativa (Blanco et al., 2019; SIGSA, 2015). Si bien la región pampeana también concentraba históricamente la producción ganadera en pasturas y pastizales naturales, se generaron desplazamientos y concentración de la ganadería extensiva desde las zonas más húmedas hacia zonas más secas debido a procesos de expansión agrícola (Alvarado, 2011). Sin embargo, siguen existiendo en las regiones más húmedas ecosistemas con gran potencial para la producción ganadera dado su alta capacidad productiva (Diekmann et al., 2019). En términos ecológicos, los ecosistemas pastoriles áridos, semiáridos y húmedos son claves por las múltiples contribuciones que brindan al bienestar humano, entre ellas la provisión del recurso forrajero (constituido fundamentalmente de pastos perennes; Bardgett et al., 2021). Como consecuencia de fenómenos del cambio global manifestado como incrementos en la ocurrencia de sequías, excesos hídricos, alteraciones en los ciclos de los nutrientes y aumento en la variabilidad interanual de la precipitación, la vegetación de los ecosistemas pastoriles está siendo severamente afectada, lo cual compromete la provisión de forraje (Felton et al., 2021).

En esta tesis se estudió el impacto de sequías y aumentos de nutrientes en ecosistemas pastoriles ubicados a lo largo de un gradiente de aridez. Para ello, se tuvo en cuenta la sensibilidad de la vegetación, es decir la respuesta en función del cambio en las lluvias o los nutrientes, diferenciando la respuesta de la productividad primaria neta aérea total (PPNA) de la del componente forrajero. Además, se incorporó al análisis una aproximación

metodológica incluyendo diversos índices de estimación de la sensibilidad y se determinaron los factores que modulan la variabilidad encontrada. Para conocer la respuesta integral de la vegetación al cambio global, también se comparó la respuesta de la vegetación forrajera a la sequía con los efectos de incrementos experimentales en las precipitaciones y en la disponibilidad de nutrientes. Con relación a las hipótesis planteadas en el Capítulo 1 de Introducción General, se comprobó la importancia de usar índices de estimación de la sensibilidad complementarios, el rol del clima como determinante de la sensibilidad y el aumento de la sensibilidad con la aridez (Figura 6.1). Sin embargo, contrario a lo esperado según la última hipótesis, se encontraron respuestas significativas a aumentos en la disponibilidad de agua y nutrientes en sitios áridos (Figura 6.2).

En este capítulo final se presenta una síntesis de los principales resultados y mensajes de cada capítulo, se realiza una discusión integral de los aportes novedosos generados por este trabajo, y se plantean las implicancias de los resultados encontrados y los nuevos interrogantes surgidos a raíz del conocimiento generado.

## **6.1 Síntesis de los principales resultados de esta tesis**

- Se desarrolló un nuevo índice para estimar la sensibilidad de la PPNA y la producción forrajera ante eventos de sequía, que evalúa los cambios en productividad en función de las reducciones de lluvia y estandariza ese valor con la eficiencia media en el uso de la precipitación del sitio ( $EUP_M$ ). Se describió el comportamiento de este índice en comparaciones con dos índices de sensibilidad desarrollados anteriormente. Los principales mensajes, sintetizados en el Capítulo 2, fueron:
  - El nuevo índice de estimación de la sensibilidad a la sequía desarrollado en esta tesis que estandariza los cambios por atributos específicos de los ecosistemas complementa la información sobre

los cambios funcionales (incrementos o reducciones en determinada función ecosistémica) por cada cambio en las precipitaciones y permite caracterizar la respuesta de cada ecosistema, comparar entre diferentes ecosistemas y evaluar los efectos bajo escenarios de cambio climático.

- Al evaluar la sensibilidad de la PPNA a la sequía en experimentos de sequía en sitios ubicados a lo largo de un gradiente de precipitación con los tres índices de sensibilidad, se observó un patrón consistente de disminución de la sensibilidad relativa a la sequía ante aumentos de la disponibilidad hídrica.
- Se analizaron los principales factores bióticos y abióticos que determinan la variabilidad de la sensibilidad de la PPNA y de la vegetación forrajera a sequías de distinta duración usando experimentos desarrollados en distintos ecosistemas pastoriles de Argentina. Los principales resultados encontrados sintetizados en el Capítulo 3 fueron:
  - Hay variabilidad en la sensibilidad de la PPNA y del forraje a la sequía entre distintos ecosistemas pastoriles de Argentina, la que es atribuible principalmente a factores asociados con la disponibilidad hídrica y con la cantidad de especies presentes en las comunidades vegetales.
  - La sensibilidad, entendida en términos de la respuesta del funcionamiento ante un evento de sequía, está determinada por la limitación hídrica promedio, caracterizada por la aridez del ecosistema, y por un aspecto de la diversidad vegetal, la riqueza de

especies vegetales. Este número de especies determina la sensibilidad principalmente en sequías prolongadas.

- La sensibilidad del forraje a la sequía disminuye desde sitios áridos a sitios húmedos, al igual que la sensibilidad de la PPNA, pero ésta última tiene menor correlación.
- Se estudiaron los cambios en la productividad forrajera ante sequías experimentales de igual intensidad en ecosistemas pastoriles ubicados en un gradiente de aridez durante tres años. Los principales resultados sintetizados en el Capítulo 4 fueron:
  - La productividad forrajera (PF) se reduce hasta casi el 50% luego de tres años consecutivos de sequía, principalmente en ecosistemas pastoriles áridos y semiáridos, donde la disponibilidad hídrica ya es intrínsecamente escasa y son pocas las especies que contribuyen a la provisión del forraje natural.
  - Las especies forrajeras se ven muy impactadas por sequías en sitios áridos y semiáridos, mientras que la productividad de ecosistemas pastoriles húmedos no exhibe caídas sustanciales por sequías, e incluso algunos sitios inundables aumentan su biomasa.
  - Años sucesivos de sequía producen efectos acumulados en algunos sitios áridos y semiáridos, lo cual podría llevar a estos ecosistemas a estados de la vegetación irreversibles en casos de períodos prolongados de sequía.
- Se pusieron a prueba los cambios en la provisión de forraje debidos a aumentos en la disponibilidad de agua, en comparación con las reducciones por sequía, y fertilización con nutrientes en condiciones de sequía y normales. Este análisis

se hizo para algunos de los ecosistemas pastoriles estudiados en esta tesis, que fueron los que aplicaron los tratamientos correspondientes. Los principales resultados desarrollados en Capítulo 5 fueron:

- Los ecosistemas áridos analizados respondieron de manera asimétrica a cambios de igual magnitud de aumento y reducción de agua. Se encontró que creció más el forraje ante un aumento en las lluvias en comparación con la caída que ocurre ante una reducción similar de la oferta de agua por sequía. Los ecosistemas húmedos en cambio fueron insensibles a los cambios en la disponibilidad de lluvia independientemente de su dirección.
- Si bien ambos tipos de ecosistemas, los áridos y húmedos, mostraron importantes incrementos de la PF ante el agregado de nutrientes, la magnitud de aumento fue superior en el sitio árido. Esto último puede asociarse con una mayor co-limitación de agua y nutrientes para el crecimiento de las especies forrajeras en los sitios áridos.
- Las formas de vida vegetales promovidas tanto por el agregado de nutrientes como de agua fueron las herbáceas, en particular especies de pastos. Este patrón fue consistente entre los sitios áridos y húmedos.

## **6.2 Discusión de los principales mensajes generales:**

### **6.2.1 La sensibilidad de un ecosistema a la sequía depende de la porción de la productividad evaluada**

Ciertas regiones áridas poseen ecosistemas con alta limitación de recursos y, dado que están dominados por especies vegetales con estrategias conservativas y adaptadas al estrés hídrico, se esperaba que tuvieran una alta resistencia biótica ante períodos secos (Grime, 1977). En consecuencia, la sensibilidad de la vegetación a la sequía de estos ecosistemas debería ser baja. Sin embargo, la proporción de especies con alta calidad forrajera en los ecosistemas pastoriles de regiones áridas y semiáridas es baja y variable (Blanco et al., 2019) (Figura 6.1). Sumado a esto, períodos largos con severas reducciones de precipitaciones (sequías de mediano o largo plazo superiores a una estación de crecimiento) hacen que incluso las especies vegetales de estas regiones, y en particular las especies de alta aptitud forrajera, disminuyan extremadamente su biomasa y se incremente de manera importante la mortandad de las plantas (Winkler et al., 2019). En esta tesis se comprobó que las sequías tuvieron mayor impacto en ecosistemas áridos y semiáridos que en los sitios más húmedos, destacándose principalmente la alta sensibilidad de las especies que proveen forraje (Figura 6.1). Este impacto severo en la provisión de forraje compromete la producción ganadera de regiones áridas frente al cambio climático esperado, que incluye mayor incidencia de eventos extremos (Nkedianye et al., 2011). La variabilidad exhibida en la sensibilidad de cada sitio a lo largo del gradiente de aridez se asoció con los factores abióticos de cada ambiente, y también con atributos de las comunidades vegetales (Felton et al., 2021). Por ello, considerar la respuesta de las especies presentes en la comunidad vegetal de cada ecosistema es clave para determinar la sensibilidad de la vegetación a cambios en las precipitaciones.

Incluir en el análisis, además de los atributos funcionales de los ecosistemas, la aptitud forrajera de las especies presentes permite mejorar su caracterización como ecosistema pastoril (Linstädter et al., 2013). La importancia de incorporar el conocimiento de las especies presentes de acuerdo con la preferencia de la especie de los herbívoros domésticos

dominantes, contemplando la información de expertos locales, es clave ya que permite diferenciar la proporción de la PPNA que es efectivamente atribuible a la producción forrajera. Además, estudios que evalúan las respuestas de las especies forrajeras a cambios en la disponibilidad de recursos son esenciales para desarrollar prácticas de manejo que vayan en sintonía con un uso sostenible y mitigar la degradación ante el disturbio (Oñatibia y Aguiar, 2019). La aproximación metodológica que considera a las especies forrajeras diferencia sustancialmente los resultados obtenidos en esta tesis de los provenientes de trabajos anteriores que estimaron la respuesta de la productividad ecosistémica sin considerar la composición florística.

Además, si bien en algunos sitios se registraron efectos de sequías de corto plazo (1 año), los efectos más importantes se registraron luego de períodos consecutivos de sequía de mediano a largo plazo (3-4 años). En este sentido, las implicancias directas más importantes a considerar son los cambios composicionales que una sequía de largo plazo puede desencadenar, alterando el funcionamiento ecosistémico y la provisión forrajera (Hoover et al., 2014). Por ejemplo, en ecosistemas pastoriles áridos y semiáridos, donde se observaron severas reducciones de la productividad de las principales especies forrajeras (pastos perennes nativos) luego de varios años de sequía, se registraron extinciones locales de estas especies. Es decir que hubo casi desapariciones totales de las parcelas experimentales de dichas especies luego de tres años. A su vez, se establecieron otras especies con diferente duración de vida y procedencia (por ejemplo, especies de pastos exóticos anuales) o bien aumentó la abundancia de otras especies presentes en la comunidad (especies de subarbustos con menor aprovechamiento forrajero o especies de pastos de aptitud forrajera menor). Las repercusiones de los cambios en la composición de la comunidad vegetal, que podrían acentuarse en el futuro, advierten sobre una probable mayor variabilidad en la provisión forrajera (Petrie et al., 2015; Walter et al., 2011). Así,

si se continúa con un uso pastoril intensivo durante los períodos secos, la menor estabilidad de la provisión de forraje determinaría una aceleración de la degradación de estos ecosistemas con pérdida de especies forrajeras clave.

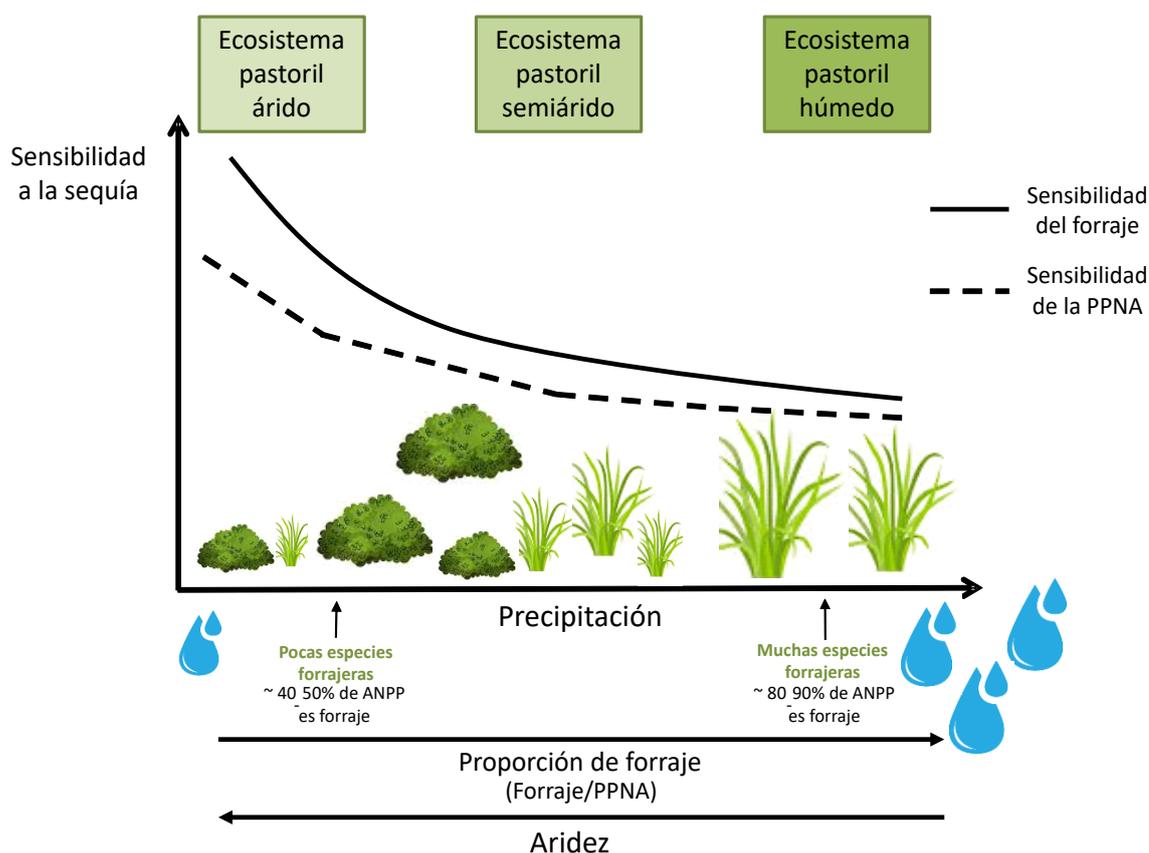


Figura 6.1: Diagrama conceptual basado en los resultados de esta tesis que describe la variabilidad en la sensibilidad a la sequía de la producción forrajera (línea llena) y de la productividad primaria neta aérea (PPNA; línea discontinua) en función de la disponibilidad hídrica. La proporción de forraje disminuye desde ecosistemas pastoriles áridos (con una proporción forrajera de 40-50% relativa a la PPNA) hacia ecosistemas pastoriles semiáridos (60-70%) y húmedos (80-90%). Por otro lado, la sensibilidad de la productividad forrajera y total disminuyen hacia el extremo húmedo, pero como la productividad forrajera es más sensible las diferencias entre ambas son máximas en el extremo árido.

### 6.2.2 La importancia de analizar ecosistemas pastoriles en un gradiente de aridez a escala regional

El estudio realizado en esta tesis contempló un análisis de escala regional abarcando un gradiente de aridez que incluyó ecosistemas con distintas condiciones climáticas, de suelo y de composición de especies vegetales (Figura 6.1). Además, la participación de los sitios

de estudio en redes de experimentos (como *The Drought Network* y *The Nutrient Network* <https://nutnet.org/>) permitió un trabajo colaborativo en el que se sigue el mismo protocolo de muestreo, lo que permite comparar los resultados entre ecosistemas contrastantes. En esta tesis se utilizó la Red Argentina de Sequía que incluye también sitios que evaluaron efectos de los nutrientes. Gracias a la conformación de esta red regional, se pudo sumar al conocimiento obtenido por la bibliografía el conocimiento ecológico local de investigadores y expertos locales, especialmente respecto de las especies vegetales usadas por el ganado.

Numerosos trabajos abarcando distintas regiones indicaron una alta sensibilidad de la PPNA de los ecosistemas áridos y semiáridos a las precipitaciones al evaluar las pendientes de la relación PPNA vs. precipitaciones o el cambio en productividad por cada cambio en unidad de precipitación (Huxman et al., 2004; Knapp et al., 2015; Maurer et al., 2020; Sala et al., 2012). Sin embargo, si bien los patrones regionales indican una mayor sensibilidad a la sequía en sitios áridos que en húmedos, los áridos poseen también una baja variabilidad en la PPNA entre años (Fernández, 2007). Los ecosistemas que tienen presencia de especies arbustivas muestran una PPNA más desacoplada de las lluvias anuales que los que están dominados por pastos (Paruelo et al., 1999; Reichmann et al., 2013). Otras múltiples explicaciones se han dado en torno a la ausencia de respuesta de la PPNA a cambios en las lluvias en los ecosistemas áridos, como por ejemplo la imposibilidad de aprovechar años húmedos para aumentar la PPNA, asociándola a aspectos de la estructura de la vegetación, como falta de meristemas (Fernández, 2007; Yahdjian y Sala, 2006), mecanismos de compensación, o identidad de las especies vegetales dominantes (Cheng et al., 2021; Gao et al., 2021). Entonces, si bien se sabe que son los factores climáticos (como la aridez o las precipitaciones) los que controlan en mayor medida la dinámica de la vegetación en zonas áridas y semiáridas (Epstein et al., 2006; Schwinning et al., 2004), también se destaca la

importancia de factores bióticos como ciertos atributos de la estructura y la composición florística (Gaitán et al., 2014). En cambio, comparados a los áridos, los ecosistemas húmedos manifiestan baja sensibilidad a cambios en la lluvia por estar más restringidos por otros recursos distintos al agua (Huxman et al., 2004; Paruelo et al., 1999). Los resultados de esta tesis se destacan no sólo por haber estimado las diferencias en la sensibilidad de varios sitios y realizado un análisis regional, sino también la relevancia de haber diferenciado entre la sensibilidad a la sequía de la PPNA total y la de la PF (Figura 6.1).

El estudio de un gradiente ambiental con diferencias en las características climáticas y de las comunidades vegetales mostró sustanciales diferencias entre la sensibilidad analizada en la productividad total y la forrajera, sobre todo en ecosistemas con mayor proporción de especies no forrajeras, como son los áridos y semiáridos (Figura 6.1). En base a los resultados obtenidos, se encontró una menor proporción de forrajeras en sitios áridos que en húmedos que eran muy impactadas por las sequías (Figura 6.1). Lo cual puede estar explicado debido a que la resistencia adaptativa a estrés hídrico produce que sólo unas pocas especies forrajeras permanezcan en los ecosistemas pastoriles áridos y semiáridos y, que en comparación con otras especies no forrajeras, sean las más sensibles a la restricción hídrica (Aroca, 2013). Esto es porque, al poseer estrategias más adquisitivas, manifiestan alta sensibilidad (Figura 6.1). De esta manera, fue posible complementar información respecto a cuáles son los ecosistemas con mayor vulnerabilidad ante cambios en la oferta del recurso hídrico e identificar el componente de la vegetación que será más sensible a cambios climáticos, considerando la composición de la comunidad. Con respecto a esto, la PPNA en ecosistemas áridos, a diferencia de los húmedos, incorpora otras formas de vida como arbustos y otras especies leñosas. Entonces, dado que las especies de arbustos en regiones áridas y semiáridas poseen estrategias de vida que responden de manera menos dinámica, más lenta, a cambios en las lluvias por poseer un desarrollo radical más

profundo, pueden exhibir una mayor resistencia a las sequías que los pastos. Por ende, estudios previos de análisis regionales de sensibilidad ante cambios en precipitaciones que incluyeron sólo estepas altamente dominadas por especies arbustivas, como sitios áridos, pueden haber reportado valores de sensibilidad a la sequía inferiores a los informados en esta tesis. Con lo cual, este trabajo es de significativa importancia ya que complementa estimaciones anteriores sumando la diferenciación de la respuesta entre especies forrajeras y no forrajeras que distingue entre regiones con vegetación de distinta sensibilidad.

Los resultados encontrados en esta tesis, entonces, comprueban que es la aptitud forrajera de las especies, lo que se correlaciona fuertemente con el tipo y la magnitud de la respuesta ante cambios en las lluvias. En este estudio se han encontrado varios sitios que mostraron un fuerte impacto en su productividad forrajera debido a la alta afectación de las especies forrajeras con la sequía. La ocurrencia de eventos climáticos de sequía acoplados con un uso pastoril continuo y sin otorgar descansos podría tener efectos sinérgicos negativos y acelerar la degradación al impedir la recuperación de las especies forrajeras a los disturbios.

### **6.2.3 Cambios de la vegetación ante aumentos en la cantidad de lluvias y nutrientes: no sólo las sequías generan respuestas**

Así como la respuesta forrajera luego de tres años secos en algunos sitios fue de una magnitud mayor a la esperada analizando sólo la respuesta del primer año, al analizar el cambio en la PF ante un incremento hídrico (en lugar de solo una reducción) también se encontraron resultados no esperados. Por ejemplo, se puso de manifiesto una asimetría en la respuesta de la vegetación ante cambios hídricos dado que se observó una importante diferencia entre las caídas registradas por sequías y los aumentos ante riegos de igual magnitud. Los dos ecosistemas áridos analizados manifestaron una alta respuesta (aumentos importantes en el componente forrajero) luego de cuatro años de riego (Figura 6.2). Esto indica que especies que están adaptadas a restricciones de agua poseen la

capacidad de crecer luego de varios años sin esa restricción. Por ende, ante una mayor ocurrencia de años húmedos, podría incrementarse la abundancia y biomasa de las especies forrajeras. Ante escenarios de mayor humedad por incrementos en las precipitaciones como los pronosticados para la región de Patagonia Sur (donde se localiza uno de los sitios áridos analizados en el Capítulo 5, ver Cuadro 5.1), son esperables mejoras en la productividad del recurso forrajero ofrecido en dicha región (Martinez et al., 2015). Estos períodos más húmedos se asocian con una mayor actividad de microorganismos del suelo y consecuentemente mayor disponibilidad de nutrientes (Grünzweig et al., 2022; Mackie et al., 2019; Wu et al., 2018). Sin embargo, debe considerarse que los años climáticos previos pueden determinar las respuestas estudiadas y que si a los años húmedos le precedieron años secos (o años normales), los efectos de “legado” pueden determinar la respuesta de la vegetación. Esto se puso en evidencia en repuestas de la vegetación a eventos extremos como períodos de sequía prolongada (Griffin-Nolan et al., 2018).

Felton y colaboradores (2020) mostraron que los ecosistemas más secos pueden mostrar respuestas no lineales a los cambios en la disponibilidad hídrica, y que la PPNA se incrementa ante una mayor duración de períodos húmedos consecutivos. Esto pone de manifiesto una asimetría positiva (son mayores los incrementos ante anomalías húmedas que las disminuciones ante anomalías secas) debido a procesos demográficos como, por ejemplo, la germinación, el establecimiento y el crecimiento de las especies presentes (Felton et al., 2020). Otros factores como un mayor predominio de especies vegetales tolerantes a la sequía, aunque de menor aprovechamiento forrajero, podrían reducir la sensibilidad de la PPNA de ecosistemas áridos y semiáridos (Winkler et al., 2019). Sin embargo, esto depende de los umbrales fisiológicos de tolerancia a cambios en el clima de las especies presentes (Rudgers et al., 2018). Además, factores edáficos u otras variables

abióticas no relacionadas con el clima podrían influir en la forma de la función de la sensibilidad al cambio climático. En particular, es relevante estudiar la respuesta de las especies forrajeras a cambios en agua y nutrientes como en este estudio (Capítulo 5), principalmente en regiones donde coexisten especies forrajeras y no forrajeras, ya que la variabilidad en las sensibilidades de las especies puede desencadenar aprovechamientos diferenciales y conducir al ecosistema a estadios de menor o mayor degradación (Figura 6.2).

En el sitio árido, se probó que el incremento en la oferta de nutrientes en el suelo también generó un incremento de la biomasa forrajera luego de tres años (Figura 6.2), lo cual demuestra que en los ecosistemas áridos puede haber limitación simultánea por varios recursos (Kaspari y Powers, 2016). El origen del incremento en la disponibilidad de nutrientes puede ser antrópico como fertilizaciones (de mayor importancia en ecosistemas húmedos) o deposiciones atmosféricas. Dado que ambos procesos son de gran importancia en la región analizada pero principalmente en ecosistemas pastoriles del hemisferio norte, las implicancias sobre la provisión forrajera de la mayor disponibilidad nutricional son de interés global. Por otra parte, al analizar los resultados observados en el tiempo se encuentra que los dos sitios áridos mostraron que la acumulación de recursos (tanto agua como nutrientes) puede modificar la vegetación tras varios años de tratamiento generando una respuesta de la biomasa forrajera que supera los valores medios (Figura 6.2 y 6.3). De manera similar a lo que ocurre en los sitios húmedos, aunque sólo con el agregado de nutrientes donde luego de varios años también se vieron favorecidas especies de pastos con alta aptitud forrajera (Figura 6.2 y 6.3).

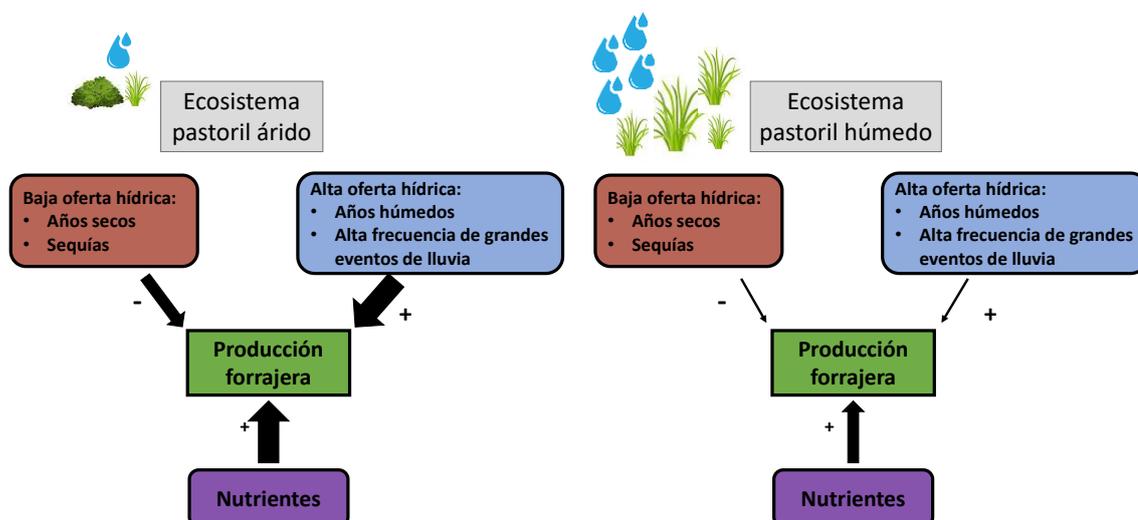


Figura 6.2: Esquema conceptual en base a las respuestas encontradas en los experimentos presentados en el Capítulo 5.

Por otro lado, en los ecosistemas húmedos en promedio la PPNA es más alta que en sitios ubicados en el extremo árido y la proporción de la PPNA de las especies forrajeras es sustancialmente superior a sitios áridos (Figura 6.1). En estos ecosistemas húmedos, el impacto de años secos o períodos húmedos es menor que en los áridos lo cual se asocia con la mayor jerarquía de las restricciones de otro tipo como la disponibilidad de luz (Felton et al., 2020, Paruelo et al., 1999). Probablemente períodos secos más extensas, por ejemplo varios años (> 5 años) con tendencias pluviométricas negativas pueden generar condiciones de deterioro gradual con eventos de mortandad masiva de plantas (Anderegg et al., 2018). Por ende, los ecosistemas húmedos exhiben una respuesta similar y de menor magnitud a mayor duración de aumentos o reducciones en las precipitaciones que al agregado de nutrientes (Figura 6.2). Nuevamente, dependiendo de las especies vegetales presentes en la comunidad, la respuesta será más inmediata o diferida en el tiempo (Figura 6.3). Respecto del efecto de los nutrientes sobre el forraje, fue sorprendente que ante el agregado de NPK la respuesta en los sitios húmedos fuese inferior a lo observado en el sitio árido (Figura 6.2 y 6.3). Sin embargo, dada la sustancial mejora de cantidad de forraje generado,

es de gran relevancia considerar el agregado de nutrientes en áreas destinadas a ganadería como una herramienta de manejo clave en estos ecosistemas pastoriles húmedos.

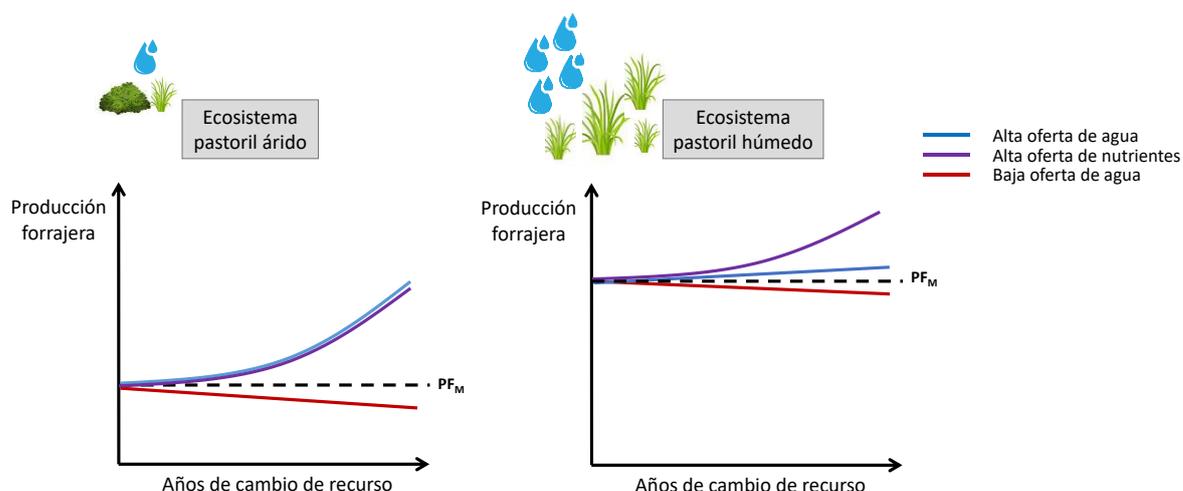


Figura 6.3: Esquema conceptual en base a los efectos de los tratamientos a lo largo del tiempo y las respuestas encontradas en los experimentos de agua y nutrientes llevados a cabo en esta tesis que se describen en detalle en el Capítulo 5.

Finalmente, los cambios de agua y nutrientes promovieron en ambos tipos de ecosistemas, tanto en el árido como en los sitios húmedos analizados el crecimiento de formas de vida herbáceas, sobre todo pastos, lo cual puede maximizar la provisión forrajera (DeMalach et al., 2017). Conocer la diversidad vegetal, la identidad de las especies presentes y su dinámica ante cambios en la disponibilidad de los recursos permite dilucidar el impacto que tendrán los cambios en las condiciones ambientales a futuro.

### 6.3 Nuevos interrogantes planteados a partir de esta tesis y propuestas futuras

En los ecosistemas pastoriles donde se sustenta la producción ganadera extensiva es relevante conocer el impacto de la variabilidad ambiental, siendo la sequía uno de los principales factores que puede generar la degradación de estos ambientes (Easdale et al., 2012). La intensificación del uso pastoril, sumada a una mayor ocurrencia de eventos climáticos en sitios ya restringidos por agua, puede incrementar la degradación de recurso

forrajero por efectos sinérgicos de la mayor aridez y el pastoreo (Oñatibia et al., 2020; Capítulo 4 de esta tesis). Por lo tanto, conocer la distribución espacial de estos eventos climáticos es importante, así como su impacto en distintos momentos de los ciclos productivos, para resaltar aquellas zonas críticas que exhiben alta sensibilidad de su forraje, de modo de intervenir con el fin de poder transmitir la información adecuada para la toma de decisiones (Easdale et al., 2012). La mitigación de los impactos negativos o el aprovechamiento de los efectos positivos de la variabilidad en factores ambientales en los ecosistemas puede ser compleja de llevar a cabo ya que requiere tener disponible adecuada información y luego poder traducirla en prácticas y herramientas para impulsar monitoreos y manejos adaptativos activos (Berkes et al., 2000).

En esta tesis se realizaron varios estudios que compendian y agrupan información que contribuye a conocer en profundidad los ecosistemas pastoriles argentinos a lo largo de un gradiente de aridez. Se analizaron distintas dimensiones de cómo las sequías van a afectar la vegetación, incorporando distintas aproximaciones para estimar las respuestas del funcionamiento ecosistémico y considerando el rol de factores bióticos y abióticos como mecanismos determinantes. A fin de incrementar la determinación del efecto de la sequía y realizar una evaluación más general e integral de las comunidades vegetales, pueden considerarse otros atributos estructurales y funcionales como el banco de semillas presentes y la producción de raíces. A su vez, acorde a los resultados encontrados de efectos acumulativos en el tiempo y la ocurrencia de ciertos reemplazos de especies en algunos ecosistemas pastoriles es esencial tener en consideración cambios que podrían ocurrir en el largo plazo. Por ende, es posible que sequías de más largo plazo que las evaluadas en esta tesis generen cambios en composición de especies con consecuentes cambios en el funcionamiento y su provisión forrajera. En línea con esto último, hay ciertos aspectos relacionados a cambios en las especies y otras alteraciones en los rasgos funcionales que

recién comienzan a manifestarse bajo sequías de largo plazo que podrían asociarse con futuros cambios adaptativos en los ecosistemas pastoriles donde ocurran sequías con mayor frecuencia e intensidad. De esta manera, los períodos de sequía podrían ejercer una presión de selección sobre todo en especies forrajeras analizándolo desde una perspectiva evolutiva bajo cambios climáticos severos y sostenidos en el tiempo.

Para conocer la contracara, también se evaluó en algunos sitios que pasaría si en lugar de sequías tuvieran lugar cambios positivos en disponibilidad de agua o si se incrementara la disponibilidad de otro tipo de recurso como los nutrientes. Si bien son escasos los sitios donde se evaluaron los efectos de la adición de agua y nutrientes, es esencial destacar los resultados encontrados, es posible que las respuestas encontradas sean intrínsecas de los sitios analizados generando una limitación a su generalización.

De esta manera, se resalta la necesidad de realizar más investigaciones y extender monitoreos experimentales en mayor cantidad de sitios áridos, semiáridos y húmedos. Sin embargo, y en línea con mayormente con los resultados de los Capítulos 3 y 4, se plantea la necesidad de desarrollar un sistema de monitoreo de la productividad forrajera realizando seguimientos de las principales especies forrajeras, sobre todo en los ecosistemas áridos más sensibles al cambio climático. Combinando la información ecológica con bases de datos climáticas se podrían predecir los cambios ante diferente oferta de agua y manejar la carga ganadera en forma acorde. También se podría agrupar la información de manejo de los ecosistemas pastoriles con actividad ganadera en alguna plataforma de acceso libre con el fin de conocer las prácticas llevadas a cabo en los establecimientos y poder realizar intercambios entre el conocimiento generado y aquellos que lo debieran usufructuar. Es posible, asimismo, que las respuestas de las principales especies forrajeras cambien al estar sometidas bajo condiciones de sequía y pastoreo al mismo tiempo y también según el estado de conservación del pastizal al inicio del evento climático. Si bien, en esta tesis las

preguntas se focalizaron a evaluar la respuesta de los ecosistemas pastoriles a la sequía sin pastoreo sería pertinente conocer el efecto conjunto de ambos factores. Principalmente dado que estos ecosistemas están bajo condiciones de uso pastoril con lo cual comprobar si existe una sinergia negativa ante la ocurrencia conjunta de ambos efectos permitiría reportar información sumamente relevante para predecir la respuesta de la vegetación ante un año seco.

Queda pendiente, entonces, profundizar en estos interrogantes, para enriquecer el conocimiento generado por esta tesis y considerarlos al diseñar o mejorar prácticas para un manejo adaptativo del recurso forrajero de ecosistemas pastoriles. Además, determinar cómo se traduce el efecto de la variabilidad de la productividad forrajera producida por cambios en precipitaciones y nutrientes sobre la productividad secundaria. Es decir, estudiar las implicancias del cambio global sobre la productividad ganadera y los índices productivos y económicos. Asimismo, considerar cambios abióticos (agua y nutrientes) con distintos tipos de uso (p. ej. distintos regímenes de pastoreo) de los ecosistemas pastoriles. Por último, determinar la recuperación o resiliencia de los ecosistemas pastoriles luego de períodos de sequía y cuánto tarda en regenerarse de acuerdo con el grado de aridez e impacto en la vegetación. De esta manera, se podría complementar y abordar la información ecológica con aspectos socioeconómicos del desarrollo de áreas de significativa importancia productiva en Argentina.

## Bibliografía

- Alongi, F., Rüthers, J. H., Giejsztowt, J., LaPaglia, K., & Jentsch, A. (2022). Interspecific trait variability and local soil conditions modulate grassland model community responses to climate. *Ecology and Evolution*, *12*(2), 1–13. <https://doi.org/10.1002/ece3.8513>
- Alvarado, P. I. (2011). Producción de carne en Argentina. . *Material de Curso*, 1–25.
- Ambrosino, M. L., Martínez, J. M., Busso, C. A., Minoldo, G. V., Torres, Y. A., Ithurrart, L. S., & Cardillo, D. S. (2021). Plant Species and Defoliation Effects on Soil Nitrogen Mineralization in a Semiarid Rangeland of Argentina. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, *21*(3), 2511–2517. <https://doi.org/10.1007/s42729-021-00542-9>
- Anadón, J. D., Sala, O. E., Turner, B. L., & Bennett, E. M. (2014). Effect of woody-plant encroachment on livestock production in North and South America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *111*(35), 12948–12953. <https://doi.org/10.1073/pnas.1320585111>
- Anderegg, W. R. L., Konings, A. G., Trugman, A. T., Yu, K., Bowling, D. R., Gabbitas, R., Karp, D. S., Pacala, S., Sperry, J. S., Sulman, B. N., & Zenes, N. (2018). Hydraulic diversity of forests regulates ecosystem resilience during drought. *Nature*, *561*(7724), 538–541. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0539-7>
- Anderson, D. L., Bonvissuto, G. L., Brizuela, M. A., Chiossone, G., Cibils, A. F., Cid, M. S., Feldman, I., Fernández Grecco, R. C., Kunst, C., Oesterheld, M., Oliva, G. E., Paruelo, J. M., Peinetti, H. R., & Villagra, E. S. (2011). Perspectives on rangeland management education and research in Argentina. *Rangelands*, *33*(1), 2–12. <https://doi.org/10.2111/RANGELANDS-D-10-00016.1>
- Andresen, L. C., Müller, C., de Dato, G., Dukes, J. S., Emmett, B. A., Estiarte, M., Jentsch, A., Kröel-Dulay, G., Lüscher, A., Niu, S., Peñuelas, J., Reich, P. B., Reinsch, S., Ogaya, R., Schmidt, I. K., Schneider, M. K., Sternberg, M., Tietema, A., Zhu, K., & Bilton, M. C. (2016). Shifting Impacts of Climate Change: Long-Term Patterns of Plant Response to Elevated CO<sub>2</sub>, Drought, and Warming Across Ecosystems. *Advances in Ecological Research*, *55*, 437–473. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.07.001>
- Aroca, R. (2013). Plant responses to drought stress: From morphological to molecular features. *Plant Responses to Drought Stress: From Morphological to Molecular Features*, October, 1–466. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0>
- Asner, G. P., Elmore, A. J., Olander, L. P., Martin, R. E., & Harris, T. (2004). Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual Review of Environment and Resources*, *29*, 261–299. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.29.062403.102142>
- Austin, A. T., Bustamante, M. M. C., Nardoto, G. B., Mitre, S. K., Pérez, T., Ometto, J. P. H. B., Ascarrunz, N. L., Forti, M. C., Longo, K., Gavito, M. E., Enrich-Prast, A., & Martinelli, L. A. (2013). Latin America's nitrogen challenge. *Science*, *340*(6129), 149. <https://doi.org/10.1126/science.1231679>
- Austin, Amy T., Yahdjian, L., Stark, J. M., Belnap, J., Porporato, A., Norton, U., Ravetta, D. A., & Schaeffer, S. M. (2004). Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*, *141*(2), 221–235.

- <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1519-1>
- Aves, M. M. C. H., Oso, M. L., & Te, U. (2002). *How Plants Cope with Water Stress in the Field. Photosynthesis and Growth*. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf105>
- Awale, R., Emeson, M. A., & Machado, S. (2017). Soil organic carbon pools as early indicators for soil organic matter stock changes under different tillage practices in Inland Pacific Northwest. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5(AUG), 1–13. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00096>
- Bai, Y., Wu, J., Xing, Q., Pan, Q., Huang, J., Yang, D., & Han, X. (2008). Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia plateau. *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/07-0992.1>
- Bailey, D. W., & Brown, J. R. (2011). Rotational grazing systems and livestock grazing behavior in shrub-dominated semi-arid and arid rangelands. *Rangeland Ecology and Management*, 64(1), 1–9. <https://doi.org/10.2111/REM-D-09-00184.1>
- Bailing, M., Zhiyong, L., Cunzhu, L., Lixin, W., Chengzhen, J., Fuxiang, B., & Chao, J. (2018). Temporal and spatial heterogeneity of drought impact on vegetation growth on the Inner Mongolian Plateau. *Rangeland Journal*, 40(2), 113–128. <https://doi.org/10.1071/RJ16097>
- Baldi, G., Texeira, M., Murray, F., & Jobbágy, E. G. (2016). Vegetation productivity in natural vs. cultivated systems along water availability gradients in the dry subtropics. *PLoS ONE*, 11(12), 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168168>
- Bardgett, R. D., Bullock, J. M., Lavorel, S., Manning, P., Schaffner, U., Ostle, N., Chomel, M., Durigan, G., L. Fry, E., Johnson, D., Lavalley, J. M., Le Provost, G., Luo, S., Png, K., Sankaran, M., Hou, X., Zhou, H., Ma, L., Ren, W., ... Shi, H. (2021). Combatting global grassland degradation. *Nature Reviews Earth and Environment*, 2(10), 720–735. <https://doi.org/10.1038/s43017-021-00207-2>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M., & Walker, S. C. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bell, C. W., Tissue, D. T., Loik, M. E., Wallenstein, M. D., Acosta-Martinez, V., Erickson, R. A., & Zak, J. C. (2014). Soil microbial and nutrient responses to 7 years of seasonally altered precipitation in a Chihuahuan Desert grassland. *Global Change Biology*, 20(5), 1657–1673. <https://doi.org/10.1111/gcb.12418>
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15(4), 365–377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Berkes, F., Colding, J., & Folke, C. (2000). Rediscovery of Traditional Ecological Knowledge as adaptive management. *Ecological Applications*, 10(5), 1251–1262. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[1251:ROTEKA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[1251:ROTEKA]2.0.CO;2)
- Bertiller, M. B., Mazzarino, M. J., Carrera, A. L., Diehl, P., Satti, P., Gobbi, M., & Sain, C. L. (2006). Leaf strategies and soil N across a regional humidity gradient in Patagonia. *Oecologia*, 148(4), 612–624. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0401-8>
- Bharath, S., Adler, P. B., Fay, P. A., Seabloom, E. W., Hautier, Y., Biederman, L., Bugalho, M. N., Caldeira, M., Eskelinen, A., Knops, J. M. H., McCulley, R., Morgan, J., Power, S. A., Risch, A. C., Schuetz, M., Stevens, C. J., Ohlert, T., Virtanen, R., & Borer, E. T. (2021). Multiple resource limitations explain biomass-

- precipitation relationships in grasslands. *BioRxiv*.  
<https://doi.org/10.1101/2021.03.09.434527>
- Bharath, Siddharth, Borer, E. T., Biederman, L. A., Blumenthal, D. M., Fay, P. A., Gherardi, L. A., Knops, J. M. H., Leakey, A. D. B., Yahdjian, L., & Seabloom, E. W. (2020). Nutrient addition increases grassland sensitivity to droughts. *Ecology*, *101*(5), 1–11. <https://doi.org/10.1002/ecy.2981>
- Biederman, J. A., Scott, R. L., Bell, T. W., Bowling, D. R., Dore, S., Garatuza-Payan, J., Kolb, T. E., Krishnan, P., Krofcheck, D. J., Litvak, M. E., Maurer, G. E., Meyers, T. P., Oechel, W. C., Papuga, S. A., Ponce-Campos, G. E., Rodriguez, J. C., Smith, W. K., Vargas, R., Watts, C. J., ... Goulden, M. L. (2017). CO<sub>2</sub> exchange and evapotranspiration across dryland ecosystems of southwestern North America. *Global Change Biology*, *23*(10), 4204–4221. <https://doi.org/10.1111/gcb.13686>
- Blanco, L., & Blanco, L. (2019). Red nacional de monitoreo de pastizales naturales: productividad forrajera de la vegetación extra-pampeana. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, *45*(1), 89–108.
- Blanco, L. J., Durante, M., Ferrante, D., Quiroga, R. E., Demaría, M., Di Bella, C. M., Adema, E., Agüero, W., Ahumada, R., Andrade, M., Arroyo, D. N., Barraza, G., Behr, S., Bendersky, D., Biurrún, F., Buono, G., Butti, L., Caruso, C., Celdran, D. J., ... Villablanca, M. (2019). Red nacional de monitoreo de pastizales naturales de Argentina: Productividad Forrajera de la Vegetación extrapampeana. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, *45*(1), 89–108.
- Bloor, J. M. G., & Bardgett, R. D. (2012). Stability of above-ground and below-ground processes to extreme drought in model grassland ecosystems: Interactions with plant species diversity and soil nitrogen availability. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *14*(3), 193–204. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.12.001>
- Blumenthal, D. M., Mueller, K. E., Kray, J. A., Ocheltree, T. W., Augustine, D. J., & Wilcox, K. R. (2020). Traits link drought resistance with herbivore defence and plant economics in semi-arid grasslands: The central roles of phenology and leaf dry matter content. *Journal of Ecology*, *108*(6), 2336–2351. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13454>
- Bondaruk, V. F., Oñatibia, G. R., Fernández, R. J., Agüero, W., Blanco, L., Bruschetti, M., Kröpfl, A., Loydi, A., Pascual, J., Peri, P., Peter, G., Quiroga, R. E., & Yahdjian, L. (2022). Forage provision is more affected by droughts in arid and semi-arid than in mesic rangelands. *Journal of Applied Ecology*, *October 2021*, 1–15. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14243>
- Bondaruk, V. F., Oñatibia, G. R., Wilcox, K. R., & Yahdjian, L. (2022). Standardized indices to estimate sensitivity to drought across ecosystems. *Applied Vegetation Science*, *25*(3), 1–9. <https://doi.org/10.1111/avsc.12674>
- Borer, E. T., Seabloom, E. W., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., Lind, E. M., Adler, P. B., Alberti, J., Anderson, T. M., Bakker, J. D., Biederman, L., Blumenthal, D., Brown, C. S., Brudvig, L. A., Buckley, Y. M., Cadotte, M., Chu, C., Cleland, E. E., Crawley, M. J., ... Yang, L. H. (2014). Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. *Nature*, *508*(7497), 517–520. <https://doi.org/10.1038/nature13144>
- Bradford, J. B., Schlaepfer, D. R., Lauenroth, W. K., & Palmquist, K. A. (2020). Robust ecological drought projections for drylands in the 21st century. *Global Change Biology*. <https://doi.org/10.1111/gcb.15075>

- Breshears, D. D., Knapp, A. K., Law, D. J., Smith, M. D., Twidwell, D., & Wonkka, C. L. (2016). Rangeland Responses to Predicted Increases in Drought Extremity. *Rangelands*, 38(4), 191–196. <https://doi.org/10.1016/j.rala.2016.06.009>
- Buckland, A. S. M., Grime, J. P., Hodgson, J. G., & Thompson, K. (2010). *A Comparison of Plant Responses to the Extreme Drought of 1995 in Northern England*. Published by : British Ecological Society Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/2960608>. 85(6), 875–882.
- Byrne, K. M., Adler, P. B., & Lauenroth, W. K. (2017). Contrasting effects of precipitation manipulations in two Great Plains plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 28(2), 238–249. <https://doi.org/10.1111/jvs.12486>
- Byrne, K. M., Lauenroth, W. K., & Adler, P. B. (2013). Contrasting Effects of Precipitation Manipulations on Production in Two Sites within the Central Grassland Region, USA. *Ecosystems*, 16(6), 1039–1051. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9666-z>
- Carroll, C. J. W., Slette, I. J., Griffin, R. J., Lauren, N., Ava, E. B., Denton, E. M., Gray, J. E., Post, A. K., Johnston, M. K., Yu, Q., Collins, S. L., Luo, Y., Smith, M. D., & Knapp, A. K. (2021). Is a drought a drought in grasslands? Productivity responses to different types of drought. *Oecologia*, 0123456789. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04793-8>
- Cernoch, V., & Kopecky, D. (2020). Drought tolerance and regrowth capacity revealed in the festuca-lolium complex. *Biologia Plantarum*, 64(June), 561–568. <https://doi.org/10.32615/bp.2020.093>
- Chen, Z., Wang, W., Yu, Z., Xia, J., & Schwartz, F. W. (2020). The collapse points of increasing trend of vegetation rain-use efficiency under droughts. *Environmental Research Letters*, 15(10). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abb332>
- Cheng, Z., Cui, Z., Shi, J., Liu, Y., La Pierre, K. J., & Wu, G. L. (2021). Plant functional types drive differential responses of grassland ecosystem functions along a precipitation gradient. *Ecological Indicators*, 133, 108433. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108433>
- Cherwin, K., & Knapp, A. (2012). Unexpected patterns of sensitivity to drought in three semi-arid grasslands. *Oecologia*, 169(3), 845–852. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2235-2>
- Cid, M. S., Fernández Grecco, R. C., Oesterheld, M., Paruelo, J. M., Cibils, A. F., & Brizuela, M. A. (2011). Grass-fed beef production systems of Argentina's flooding pampas: Understanding ecosystem heterogeneity to improve livestock production. *Outlook on Agriculture*, 40(2), 181–189. <https://doi.org/10.5367/oa.2011.0040>
- Cingolani, A. M., Cabido, M. R., Renison, D., & Solís Neffa, V. (2003). Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 14(2), 223–232. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02147.x>
- Costanza, R. (2000). Social goals and the valuation of ecosystem services. *Ecosystems*, 3(1), 4–10. <https://doi.org/10.1007/s100210000002>
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P., & van den Belt, M. (1998). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Ecological Economics*, 25(1), 3–15. [https://doi.org/10.1016/s0921-8009\(98\)00020-2](https://doi.org/10.1016/s0921-8009(98)00020-2)

- Costanza, R., de Groot, R., Sutton, P., van der Ploeg, S., Anderson, S. J., Kubiszewski, I., Farber, S., & Turner, R. K. (2014). Changes in the global value of ecosystem services. *Global Environmental Change*, *26*(1), 152–158. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2014.04.002>
- Coughenour, M. B. (1985). Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Annals - Missouri Botanical Garden*, *72*(4), 852–863. <https://doi.org/10.2307/2399227>
- Dai, A. (2011). Drought under global warming: A review. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, *2*(1), 45–65. <https://doi.org/10.1002/wcc.81>
- Dai, A. (2013). Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change*, *3*(1), 52–58. <https://doi.org/10.1038/nclimate1633>
- Dalgleish, H. J., & Hartnett, D. C. (2006). Below-ground bud banks increase along a precipitation gradient of the North American Great Plains: A test of the meristem limitation hypothesis. *New Phytologist*, *171*(1), 81–89. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01739.x>
- de Mazancourt, C., Isbell, F., Larocque, A., Berendse, F., De Luca, E., Grace, J. B., Haegeman, B., Wayne Polley, H., Roscher, C., Schmid, B., Tilman, D., van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B. J., & Loreau, M. (2013). Predicting ecosystem stability from community composition and biodiversity. *Ecology Letters*, *16*(5), 617–625. <https://doi.org/10.1111/ele.12088>
- DeMalach, N., Zaady, E., & Kadmon, R. (2017). Contrasting effects of water and nutrient additions on grassland communities: A global meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, *26*(8), 983–992. <https://doi.org/10.1111/geb.12603>
- Derner, J., Briske, D., Reeves, M., Brown-Brandl, T., Meehan, M., Blumenthal, D., Travis, W., Augustine, D., Wilmer, H., Scasta, D., Hendrickson, J., Volesky, J., Edwards, L., & Peck, D. (2018). Vulnerability of grazing and confined livestock in the Northern Great Plains to projected mid- and late-twenty-first century climate. *Climatic Change*, *146*(1–2), 19–32. <https://doi.org/10.1007/s10584-017-2029-6>
- Derner, J. D., & Augustine, D. J. (2016). Adaptive Management for Drought on Rangelands. *Rangelands*, *38*(4), 211–215. <https://doi.org/10.1016/j.rala.2016.05.002>
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, *16*(11), 646–655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Díaz, S., Pascual, U., Stenseke, M., Martín-López, B., Watson, R. T., Molnár, Z., Hill, R., Chan, K. M. A., Baste, I. A., Brauman, K. A., Polasky, S., Church, A., Lonsdale, M., Larigauderie, A., Leadley, P. W., van Oudenhoven, A. P. E., van der Plaats, F., Schröter, M., Lavorel, S., ... Shirayama, Y. (2018). Assessing nature's contributions to people. *Science*, *359*(6373), 270–272. <https://doi.org/10.1126/science.aap8826>
- Díaz, S., Settele, J., Brondízio, E. S., Ngo, H. T., Agard, J., Arneth, A., Balvanera, P., Brauman, K. A., Butchart, S. H. M., Chan, K. M. A., Lucas, A. G., Ichii, K., Liu, J., Subramanian, S. M., Midgley, G. F., Miloslavich, P., Molnár, Z., Obura, D., Pfaff, A., ... Zayas, C. N. (2019). Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change. *Science*, *366*(6471). <https://doi.org/10.1126/science.aax3100>

- Diekmann, M., Andres, C., Becker, T., Bennie, J., Blüml, V., Bullock, J. M., Culmsee, H., Fanigliulo, M., Hahn, A., Heinken, T., Leuschner, C., Luka, S., Meißner, J., Müller, J., Newton, A., Pepler-Lisbach, C., Rosenthal, G., van den Berg, L. J. L., Vergeer, P., & Wesche, K. (2019). Patterns of long-term vegetation change vary between different types of semi-natural grasslands in Western and Central Europe. *Journal of Vegetation Science*, *30*(2), 187–202.  
<https://doi.org/10.1111/jvs.12727>
- Du, L., Mickle, N., Zou, Z., Huang, Y., Shi, Z., Jiang, L., McCarthy, H. R., Liang, J., & Luo, Y. (2018). Global patterns of extreme drought-induced loss in land primary production: Identifying ecological extremes from rain-use efficiency. *Science of the Total Environment*, *628–629*, 611–620.  
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.02.114>
- Easdale, M. H., & Aguiar, M. R. (2012). Regional forage production assessment in arid and semi-arid rangelands - A step towards social-ecological analysis. *Journal of Arid Environments*. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.03.002>
- Easdale, M. H., López, D. R., Bianchi, E., Bruzone, O., Villagra, S. E., Siffredi, G. L., Gaitán, J. J., Umaña, F., & Oricchio, P. (2012). Una herramienta para monitorear sequías en regiones áridas y semiáridas de Patagonia Norte. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, *38*(2), 158–164.
- Epstein, H. E., Paruelo, J. M., Piñeiro, G., Burke, I. C., Lauenroth, W. K., & Barrett, J. E. (2006). Interactions of water and nitrogen on primary productivity across spatial and temporal scales in grassland and shrubland ecosystems. In *Dryland Ecohydrology*. [https://doi.org/10.1007/1-4020-4260-4\\_12](https://doi.org/10.1007/1-4020-4260-4_12)
- Estell, R. E., Havstad, K. M., Cibils, A. F., Fredrickson, E. L., Anderson, D. M., Schrader, T. S., & James, D. K. (2012). Increasing shrub use by livestock in a world with less grass. *Rangeland Ecology and Management*, *65*(6), 553–562.  
<https://doi.org/10.2111/REM-D-11-00124.1>
- Eugenia, O., Alberto, S., & Capriolo, D. (2016). *Sequías agrícolas : recurrencia , clasificación y distribución en la Región Pampeana argentina*. 55, 6–32.
- Fay, P. A., Prober, S. M., Harpole, W. S., Knops, J. M. H., Bakker, J. D., Borer, E. T., Lind, E. M., MacDougall, A. S., Seabloom, E. W., Wragg, P. D., Adler, P. B., Blumenthal, D. M., Buckley, Y. M., Chu, C., Cleland, E. E., Collins, S. L., Davies, K. F., Du, G., Feng, X., ... Yang, L. H. (2015). Grassland productivity limited by multiple nutrients. *Nature Plants*, *1*(July), 1–5.  
<https://doi.org/10.1038/nplants.2015.80>
- Felton, A. J., Shriver, R. K., Bradford, J. B., Suding, K. N., Allred, B. W., & Adler, P. B. (2021). Biotic vs abiotic controls on temporal sensitivity of primary production to precipitation across North American drylands. *New Phytologist*, *231*(6), 2150–2161. <https://doi.org/10.1111/nph.17543>
- Felton, A. J., Slette, I. J., Smith, M. D., & Knapp, A. K. (2020). Precipitation amount and event size interact to reduce ecosystem functioning during dry years in a mesic grassland. *Global Change Biology*, *26*(2), 658–668.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.14789>
- Fernandez-Illescas, C. P., Porporato, A., Laio, F., & Rodriguez-Iturbe, I. (2001). The ecohydrological role of Soil texture in a water-limited ecosystem. *Water Resources Research*, *37*(12), 2863–2872.  
<https://doi.org/10.1029/2000WR000121>
- Fernández, O. A., & Busso, C. A. (n.d.). *Arid and semi-arid rangelands : two thirds of Argentina*.

- Fernández, R. J. (2007). On the frequent lack of response of plants to rainfall events in arid areas. *Journal of Arid Environments*.  
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.07.004>
- Fernández, Roberto J., Wang, M., & Reynolds, J. F. (2002). Do morphological changes mediate plant responses to water stress? A steady-state experiment with two C4 grasses. *New Phytologist*, 155(1), 79–88.  
<https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00438.x>
- Ferner, J., Schmidtlein, S., Guuroh, R. T., Lopatin, J., & Linstädter, A. (2018). Disentangling effects of climate and land-use change on West African drylands' forage supply. *Global Environmental Change*.  
<https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2018.08.007>
- Finch, D. M., Pendleton, R. L., Reeves, M. C., Ott, J. E., Kilkenny, F. F., Butler, J. L., Ott, J. P., Ford, P. L., Runyon, J. B., & Kitchen, S. G. (2016). Rangeland drought: Effects, restoration, and adaptation. *Effects of Drought on Forests and Rangelands in the United States: A Comprehensive Science Synthesis (US Forest Service Gen. Tech. Report WO-93b), February*, 155–194.
- Flombaum, P., & Sala, O. E. (2007). A non-destructive and rapid method to estimate biomass and aboveground net primary production in arid environments. *Journal of Arid Environments*, 69(2), 352–358.  
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.09.008>
- Flombaum, Pedro, Yahdjian, L., & Sala, O. E. (2017). Global-change drivers of ecosystem functioning modulated by natural variability and saturating responses. *Global Change Biology*, 23(2), 503–511.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.13441>
- Frank, D., Reichstein, M., Bahn, M., Thonicke, K., Frank, D., Mahecha, M. D., Smith, P., van der Velde, M., Vicca, S., Babst, F., Beer, C., Buchmann, N., Canadell, J. G., Ciais, P., Cramer, W., Ibrom, A., Miglietta, F., Poulter, B., Rammig, A., ... Zscheischler, J. (2015). Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: Concepts, processes and potential future impacts. *Global Change Biology*, 21(8), 2861–2880. <https://doi.org/10.1111/gcb.12916>
- Fraser, L. H., Henry, H. Al, Carlyle, C. N., White, S. R., Beierkuhnlein, C., Cahill, J. F., Casper, B. B., Cleland, E., Collins, S. L., Dukes, J. S., Knapp, A. K., Lind, E., Long, R., Luo, Y., Reich, P. B., Smith, M. D., Sternberg, M., & Turkington, R. (2013). Coordinated distributed experiments: An emerging tool for testing global hypotheses in ecology and environmental science. In *Frontiers in Ecology and the Environment*. <https://doi.org/10.1890/110279>
- Fridley, J. D. (2017). Plant energetics and the synthesis of population and ecosystem ecology. *Journal of Ecology*, 105(1), 95–110.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12693>
- Gaitán, J. J., Bran, D. E., Oliva, G. E., Aguiar, M. R., Buono, G. G., Ferrante, D., Nakamatsu, V., Ciari, G., Salomone, J. M., Massara, V., Martínez, G. G., & Maestre, F. T. (2018). ARIDITY AND OVERGRAZING HAVE CONVERGENT EFFECTS ON ECOSYSTEM STRUCTURE AND FUNCTIONING IN PATAGONIAN RANGELANDS. 218(May 2017), 210–218. <https://doi.org/10.1002/ldr.2694>
- Gaitán, J. J., Bran, D., Oliva, G., Maestre, F. T., Aguiar, M. R., Jobbagy, E., Buono, G., Ferrante, D., Nakamatsu, V., Ciari, G., Salomone, J., & Massara, V. (2014). Plant species richness and shrub cover attenuate drought effects on ecosystem functioning across Patagonian rangelands. *Biology Letters*, 10(10), 7–10.  
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0673>

- Gaitán, J. J., Oliva, G. E., Bran, D. E., Maestre, F. T., Aguiar, M. R., Jobbágy, E. G., Buono, G. G., Ferrante, D., Nakamatsu, V. B., Ciari, G., Salomone, J. M., & Massara, V. (2014). Vegetation structure is as important as climate for explaining ecosystem function across patagonian rangelands. In *Journal of Ecology* (Vol. 102, Issue 6, pp. 1419–1428). <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12273>
- Gao, J., Zhang, L., Tang, Z., & Wu, S. (2019). A synthesis of ecosystem aboveground productivity and its process variables under simulated drought stress. *Journal of Ecology*, *107*(6), 2519–2531. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13218>
- Gao, W., Li, L., Munson, S. M., Cui, X., Wang, Y., & Hao, Y. (2021). Grasslands Maintain Stability in Productivity Through Compensatory Effects and Dominant Species Stability Under Extreme Precipitation Patterns. *Ecosystems*, *25*(5), 1150–1165. <https://doi.org/10.1007/s10021-021-00706-9>
- Gherardi, L. A., & Sala, O. E. (2013). Automated rainfall manipulation system: A reliable and inexpensive tool for ecologists. *Ecosphere*, *4*(2), 1–10. <https://doi.org/10.1890/ES12-00371.1>
- Gherardi, L. A., & Sala, O. E. (2015). Enhanced precipitation variability decreases grass- and increases shrub-productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *112*(41), 12735–12740. <https://doi.org/10.1073/pnas.1506433112>
- Gherardi, L. A., & Sala, O. E. (2019). Effect of interannual precipitation variability on dryland productivity: A global synthesis. *Global Change Biology*, *25*(1), 269–276. <https://doi.org/10.1111/gcb.14480>
- Godde, C. M., Boone, R. B., Ash, A. J., Waha, K., Sloat, L. L., Thornton, P. K., & Herrero, M. (2020). Global rangeland production systems and livelihoods at threat under climate change and variability. *Environmental Research Letters*, *15*(4). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab7395>
- Golluscio, R. A., & Oesterheld, M. (2007). Water use efficiency of twenty-five co-existing Patagonian species growing under different soil water availability. *Oecologia*, *154*(1), 207–217. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0800-5>
- Golluscio, R. A., Bottaro, H., Rodano, D., Garbulsky, M. F., Bobadilla, S., Buratovich, O., & Villa, M. (2009). Divergencias en la estimación de receptividad ganadera en el noroeste de la Patagonia: diferencias conceptuales y consecuencias prácticas. *Ecología Austral*, *19*, 3–18.
- Golluscio, Rodolfo A., Cavagnaro, F. P., & Valenta, M. D. (2011). Arbustos de la estepa patagónica: ¿adaptados a tolerar la sequía o el pastoreo? *Ecología Austral*, *21*(1), 61–70.
- Golodets, C., Sternberg, M., Kigel, J., Boeken, B., Henkin, Z., Seligman, N. G., & Ungar, E. D. (2015). Climate change scenarios of herbaceous production along an aridity gradient: vulnerability increases with aridity. *Oecologia*, *177*(4), 971–979. <https://doi.org/10.1007/S00442-015-3234-5>
- Graff, P., & Aguiar, M. R. (2017). Do species' strategies and type of stress predict net positive effects in an arid ecosystem? *Ecology*. <https://doi.org/10.1002/ecy.1703>
- Griffin-Nolan, R. J., Blumenthal, D. M., Collins, S. L., Farkas, T. E., Hoffman, A. M., Mueller, K. E., Ocheltree, T. W., Smith, M. D., Whitney, K. D., & Knapp, A. K. (2019). Shifts in plant functional composition following long-term drought in grasslands. *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13252>
- Griffin-Nolan, R. J., Carroll, C. J. W., Denton, E. M., Johnston, M. K., Collins, S. L., Smith, M. D., & Knapp, A. K. (2018). Legacy effects of a regional drought on

- aboveground net primary production in six central US grasslands. *Plant Ecology*. <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0813-7>
- Grime. (1977). *1977\_Grime\_AmNat.pdf*.
- Grünzweig, J. M., Boeck, H. J. De, Rey, A., Santos, M. J., & Tzuk, O. (n.d.). 子非/ Emergent pathways of ecosystem functioning in a drier and warmer world. 1–31. <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01779-y>
- Guevara, J. C., Gonnet, J. M., & Estevez, O. R. (2002). Biomass estimation for native perennial grasses in the plain of Mendoza, Argentina. *Journal of Arid Environments*, *50*(4), 613–619. <https://doi.org/10.1006/JARE.2001.0915>
- Harrison, S. P., Laforgia, M. L., & Latimer, A. M. (2018). *Climate-driven diversity change in annual grasslands : Drought plus deluge does not equal normal. November 2017*, 1782–1792. <https://doi.org/10.1111/gcb.14018>
- He, M., & Dijkstra, F. A. (2014). Drought effect on plant nitrogen and phosphorus: a meta- analysis. *New Phytologist*, *204*, 924–931. <https://doi.org/10.1111/nph.12952>
- Hedges, L. V., Gurevitch, J., & Curtis, P. S. (1999). The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology*, *80*(4), 1150–1156. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1150:TMAORR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1150:TMAORR]2.0.CO;2)
- Heisler-White, J. L., Knapp, A. K., & Kelly, E. F. (2008). Increasing precipitation event size increases aboveground net primary productivity in a semi-arid grassland. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1116-9>
- Hendrickson, J. R., & Briske, D. D. (1997). Axillary bud banks of two semiarid perennial grasses: Occurrence, longevity, and contribution to population persistence. *Oecologia*, *110*(4), 584–591. <https://doi.org/10.1007/s004420050199>
- Herrmann, S. M., Didan, K., Barreto-Munoz, A., & Crimmins, M. A. (2016). Divergent responses of vegetation cover in Southwestern US ecosystems to dry and wet years at different elevations. *Environmental Research Letters*. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/12/124005>
- Hofer, D., Suter, M., Buchmann, N., & Lüscher, A. (2017). Nitrogen status of functionally different forage species explains resistance to severe drought and post-drought overcompensation. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *236*, 312–322. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.11.022>
- Holub, P., Fabšičová, M., Tůma, I., Záhora, J., & Fiala, K. (2013). Effects of artificially varying amounts of rainfall on two semi-natural grassland types. *Journal of Vegetation Science*, *24*(3), 518–529. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01487.x>
- Hooper, D. U., & Johnson, L. (1999). Nitrogen limitation in dryland ecosystems: Responses to geographical and temporal variation in precipitation. *Biogeochemistry*, *46*(1–3), 247–293. <https://doi.org/10.1007/BF01007582>
- Hoover, D. L., Bestelmeyer, B., Grimm, N. B., Huxman, T. E., Reed, S. C., Sala, O., Seastedt, T. R., Wilmer, H., & Ferrenberg, S. (2020). Traversing the Wasteland: A Framework for Assessing Ecological Threats to Drylands. *BioScience*, *70*(1), 35–47. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz126>
- Hoover, D. L., Duniway, M. C., & Belnap, J. (2017). Testing the apparent resistance of three dominant plants to chronic drought on the Colorado Plateau. *Journal of Ecology*, *105*(1), 152–162. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12647>
- Hoover, D. L., Knapp, A. K., & Smith, M. D. (2014). Resistance and resilience of a grassland ecosystem to climate extremes. *Ecology*, *95*(9), 2646–2656.

- <https://doi.org/10.1890/13-2186.1>
- Hoover, D. L., Koriakin, K., Albrigtsen, J., & Ocheltree, T. (2019). Comparing water-related plant functional traits among dominant grasses of the Colorado Plateau: Implications for drought resistance. *Plant and Soil*, *441*(1–2), 207–218. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04107-9>
- Hoover, D. L., Pfennigwerth, A. A., & Duniway, M. C. (2021). Drought resistance and resilience: The role of soil moisture–plant interactions and legacies in a dryland ecosystem. *Journal of Ecology*, *109*(9), 3280–3294. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13681>
- Hoover, D. L., & Rogers, B. M. (2016). Not all droughts are created equal: The impacts of interannual drought pattern and magnitude on grassland carbon cycling. *Global Change Biology*, *22*(5), 1809–1820. <https://doi.org/10.1111/gcb.13161>
- Hoover, D. L., Wilcox, K. R., & Young, K. E. (2018). Experimental droughts with rainout shelters: A methodological review. *Ecosphere*, *9*(1). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2088>
- Hsu, J. S., & Adler, P. B. (2014). Anticipating changes in variability of grassland production due to increases in interannual precipitation variability. *Ecosphere*, *5*(5). <https://doi.org/10.1890/ES13-00210.1>
- Hsu, J. S., Powell, J., & Adler, P. B. (2012). Sensitivity of mean annual primary production to precipitation. *Global Change Biology*, *18*(7), 2246–2255. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02687.x>
- Huang, B., & Gao, H. (2000). Root physiological characteristics associated with drought resistance in tall fescue cultivars. *Crop Science*. <https://doi.org/10.2135/cropsci2000.401196x>
- Huxman, T. E., Smith, M. D., Fay, P. A., Knapp, A. K., Shaw, M. R., Loik, M. E., ... & Williams, D. G. (2004). Convergence across biomes to a common rain-use efficiency. *Nature*, *429*(6992), 651–654.
- Iermanó, M. J., & Sarandón, S. J. (2015). *Eficiencia energética de cultivos anuales en dos tipos de agroecosistemas de la Región Pampeana Argentina*. 1–5. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/59070>
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W. S., Reich, P. B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., Van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B. J., Zavaleta, E. S., & Loreau, M. (2011). High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, *477*(7363), 199–202. <https://doi.org/10.1038/nature10282>
- Isbell, F., Gonzalez, A., Loreau, M., Cowles, J., Díaz, S., Hector, A., MacE, G. M., Wardle, D. A., O'Connor, M. I., Duffy, J. E., Turnbull, L. A., Thompson, P. L., & Larigauderie, A. (2017). Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales. *Nature*, *546*(7656), 65–72. <https://doi.org/10.1038/nature22899>
- Isbell, F. I., Polley, H. W., & Wilsey, B. J. (2009). Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: Patterns and processes. *Ecology Letters*, *12*(5), 443–451. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01299.x>
- Jobbágy, E. G., Paruelo, J. M., & León, R. J. C. (1996). Vegetation heterogeneity and diversity in flat and mountain landscapes of Patagonia (Argentina). *Journal of Vegetation Science*, *7*(4), 599–608. <https://doi.org/10.2307/3236310>
- Jobbágy, E. G., & Sala, O. E. (2000). Controls of grass and shrub aboveground production in the Patagonian steppe. *Ecological Applications*, *10*(2), 541–549.

- [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0541:COGASA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0541:COGASA]2.0.CO;2)
- Jung, E. Y., Gaviria, J., Sun, S., & Engelbrecht, B. M. J. (2020). Comparative drought resistance of temperate grassland species: testing performance trade-offs and the relation to distribution. *Oecologia*, *192*(4), 1023–1036. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04625-9>
- Kahmen, A. (2005). *Diversity-dependent productivity in semi-natural grasslands following climate perturbations*. 594–601. <https://doi.org/10.1111/j.1365>
- Kaspari, M., & Powers, J. S. (2016). Biogeochemistry and geographical ecology: Embracing all twenty-five elements required to build organisms. *American Naturalist*, *188*(S1), S62–S73. <https://doi.org/10.1086/687576>
- Kimball, S., Goulden, M. L., Suding, K. N., & Parker, S. (2014). Altered water and nitrogen input shifts succession in a southern California coastal sage community. *Ecological Applications*, *24*(6), 1390–1404. <https://doi.org/10.1890/13-1313.1>
- Kinugasa, T., Tsunekawa, A., & Shinoda, M. (2012). Increasing nitrogen deposition enhances post-drought recovery of grassland productivity in the Mongolian steppe. *Oecologia*, *170*(3), 857–865. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2354-4>
- Knapp, A. K., & Smith, M. D. (2001). Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, *291*(5503), 481–484. <https://doi.org/10.1126/science.291.5503.481>
- Knapp, Alan K., Avolio, M. L., Beier, C., Carroll, C. J. W., Collins, S. L., Dukes, J. S., Fraser, L. H., Griffin-Nolan, R. J., Hoover, D. L., Jentsch, A., Loik, M. E., Phillips, R. P., Post, A. K., Sala, O. E., Slette, I. J., Yahdjian, L., & Smith, M. D. (2017). Pushing precipitation to the extremes in distributed experiments: recommendations for simulating wet and dry years. *Global Change Biology*, *23*(5), 1774–1782. <https://doi.org/10.1111/gcb.13504>
- Knapp, Alan K., Beier, C., Briske, D. D., Classen, A. T., Luo, Y., Reichstein, M., Smith, M. D., Smith, S. D., Bell, J. E., Fay, P. A., Heisler, J. L., Leavitt, S. W., Sherry, R., Smith, B., & Weng, E. (2008). Consequences of More Extreme Precipitation Regimes for Terrestrial Ecosystems. *BioScience*, *58*(9), 811–821. <https://doi.org/10.1641/b580908>
- Knapp, Alan K., Briggs, J. M., & Smith, M. D. (2012). Community stability does not preclude ecosystem sensitivity to chronic resource alteration. *Functional Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02053.x>
- Knapp, Alan K., Carroll, C. J. W., Denton, E. M., La Pierre, K. J., Collins, S. L., & Smith, M. D. (2015). Differential sensitivity to regional-scale drought in six central US grasslands. *Oecologia*, *177*(4), 949–957. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3233-6>
- Knapp, Alan K., Ciais, P., & Smith, M. D. (2017). Reconciling inconsistencies in precipitation–productivity relationships: implications for climate change. *New Phytologist*, *214*(1), 41–47. <https://doi.org/10.1111/nph.14381>
- Knapp, Alan K., Fay, P. A., Blair, J. M., Collins, S. L., Smith, M. D., Carlisle, J. D., Harper, C. W., Danner, B. T., Lett, M. S., & McCarron, J. K. (2002). Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in a mesic grassland. *Science*, *298*(5601), 2202–2205. <https://doi.org/10.1126/science.1076347>
- Koerner, S. E., Avolio, M. L., Chang, C. C., Gray, J., Hoover, D. L., & Smith, M. D. (2015). Invasibility of a mesic grassland depends on the time-scale of fluctuating resources. *Journal of Ecology*, *103*(6), 1538–1546.

- <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12479>
- Konings, A. G., Williams, A. P., & Gentine, P. (2017). Sensitivity of grassland productivity to aridity controlled by stomatal and xylem regulation. *Nature Geoscience*, *10*(4), 284–288. <https://doi.org/10.1038/ngeo2903>
- Kreyling, J., Arfin Khan, M. A. S., Sultana, F., Babel, W., Beierkuhnlein, C., Foken, T., Walter, J., & Jentsch, A. (2017). Drought Effects in Climate Change Manipulation Experiments: Quantifying the Influence of Ambient Weather Conditions and Rain-out Shelter Artifacts. *Ecosystems*, *20*(2), 301–315. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-0025-8>
- Kreyling, J., Beierkuhnlein, C., Elmer, M., Pritsch, K., Radovski, M., Schloter, M., Wöllecke, J., & Jentsch, A. (2008). Soil biotic processes remain remarkably stable after 100-year extreme weather events in experimental grassland and heath. *Plant and Soil*, *308*(1–2), 175–188. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9617-1>
- Kröpfl, A. I., Cecchi, G. A., Villasuso, N. M., & Distel, R. A. (2013). Degradation and recovery processes in semi-arid patchy rangelands of Northern Patagonia, Argentina. *Land Degradation and Development*, *24*(4), 393–399. <https://doi.org/10.1002/ldr.1145>
- Lai, C., Li, J., Wang, Z., Wu, X., Zeng, Z., Chen, X., Lian, Y., Yu, H., Wang, P., & Bai, X. (2018). Drought-induced reduction in net primary productivity across mainland China from 1982 to 2015. *Remote Sensing*, *10*(9). <https://doi.org/10.3390/rs10091433>
- Lal, R. (2020). Soil organic matter and water retention. *Agronomy Journal*, *112*(5), 3265–3277. <https://doi.org/10.1002/agj2.20282>
- Lauenroth, W. K. (1998). Guanacos, spiny shrubs and the evolutionary history of grazing in the Patagonian steppe. *Ecologia Austral*, *8*(2), 211–215.
- Lauenroth, W. K., & Sala, O. E. (1992). Long-term forage production of North American shortgrass steppe. *Ecological Applications*. <https://doi.org/10.2307/1941874>
- Le Houérou, H. N. (1996). Climate change, drought and desertification. *Journal of Arid Environments*, *34*(2), 133–185. <https://doi.org/10.1006/jare.1996.0099>
- Le Houerou, H. N., Bingham, R. L., & Skerbek, W. (1988). Relationship between the variability of primary production and the variability of annual precipitation in world arid lands. *Journal of Arid Environments*, *15*(1), 1–18. [https://doi.org/10.1016/s0140-1963\(18\)31001-2](https://doi.org/10.1016/s0140-1963(18)31001-2)
- Lei, T., Pang, Z., Wang, X., Li, L., Fu, J., Kan, G., Zhang, X., Ding, L., Li, J., Huang, S., & Shao, C. (2016). Drought and carbon cycling of grassland ecosystems under global change: A review. In *Water (Switzerland)*. <https://doi.org/10.3390/w8100460>
- Lei, T., Wu, J., Li, X., Geng, G., Shao, C., Zhou, H., Wang, Q., & Liu, L. (2015). A new framework for evaluating the impacts of drought on net primary productivity of grassland. *Science of the Total Environment*. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.06.138>
- Lenoir, J., Gégout, J. C., Marquet, P. A., De Ruffray, P., & Brisse, H. (2008). A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, *320*(5884), 1768–1771. <https://doi.org/10.1126/science.1156831>
- Leon, R. J. C., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J. M., & Soriano, A. (1998). Grandes unidades de vegetacion de la Patagonia extra andina. *Ecologia Austral*, *8*(2),

125–144.

- Linstädter, A., Kemmerling, B., Baumann, G., & Kirscht, H. (2013). The importance of being reliable - Local ecological knowledge and management of forage plants in a dryland pastoral system (Morocco). *Journal of Arid Environments*, 95, 30–40. <https://doi.org/10.1016/J.JARIDENV.2013.03.008>
- Liu, D., Zhang, C., Ogaya, R., Fernández-Martínez, M., Pugh, T. A. M., & Peñuelas, J. (2021). Increasing climatic sensitivity of global grassland vegetation biomass and species diversity correlates with water availability. *New Phytologist*, 230(5), 1761–1771. <https://doi.org/10.1111/nph.17269>
- Liu, H., Mi, Z., Lin, L., Wang, Y., Zhang, Z., Zhang, F., Wang, H., Liu, L., Zhu, B., Cao, G., Zhao, X., Sanders, N. J., Classen, A. T., Reich, P. B., & He, J. S. (2018). Shifting plant species composition in response to climate change stabilizes grassland primary production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(16), 4051–4056. <https://doi.org/10.1073/pnas.1700299114>
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., Huston, M. A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., & Wardle, D. A. (2001). Ecology: Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 294(5543), 804–808. <https://doi.org/10.1126/science.1064088>
- Lü, X. T., & Han, X. G. (2010). Nutrient resorption responses to water and nitrogen amendment in semi-arid grassland of Inner Mongolia, China. *Plant and Soil*, 327(1), 481–491. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0078-y>
- Ludwig, J. A., Wilcox, B. P., Breshears, D. D., Tongway, D. J., & Imeson, A. C. (2005). Vegetation patches and runoff-erosion as interacting ecohydrological processes in semiarid landscapes. *Ecology*, 86(2), 288–297. <https://doi.org/10.1890/03-0569>
- Luo, W., Zuo, X., Griffin-Nolan, R. J., Xu, C., Ma, W., Song, L., Helsen, K., Lin, Y., Cai, J., Yu, Q., Wang, Z., Smith, M. D., Han, X., & Knapp, A. K. (2019). Long term experimental drought alters community plant trait variation, not trait means, across three semiarid grasslands. *Plant and Soil*, 442(1–2), 343–353. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04176-w>
- Mackie, K. A., Zeiter, M., Bloor, J. M. G., & Stampfli, A. (2019). Plant functional groups mediate drought resistance and recovery in a multisite grassland experiment. *Journal of Ecology*, 107(2), 937–949. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13102>
- Magliano, P. N., Fernández, R. J., Mercau, J. L., & Jobbágy, E. G. (2015). Precipitation event distribution in central Argentina: Spatial and temporal patterns. *Ecohydrology*, 8(1), 94–104. <https://doi.org/10.1002/eco.1491>
- Makarieva, A. M., & Gorshkov, V. G. (2007). *Biotic pump of atmospheric moisture as driver of the hydrological cycle on land*. 1013–1033.
- Marengo, J. A., & Espinoza, J. C. (2016). Extreme seasonal droughts and floods in Amazonia: Causes, trends and impacts. In *International Journal of Climatology*. <https://doi.org/10.1002/joc.4420>
- Marone, L., & Pol, R. G. (2021). Continuous grazing disrupts desert grass-soil seed bank composition under variable rainfall. *Plant Ecology*, 222(2), 247–259. <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01102-4>
- Martinez, G. J., Kreps, G., & Peri, P. L. (2015). *Cambio climático en Patagonia Sur. Escenarios futuros en el manejo de los recursos naturales* Gastón. November,

100. [https://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-inta\\_libro\\_cambio\\_climatico\\_en\\_patagonia\\_sur.pdf](https://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-inta_libro_cambio_climatico_en_patagonia_sur.pdf)
- Mastrangelo, M. E., Weyland, F., Herrera, L. P., Villarino, S. H., Barral, M. P., & Auer, A. D. (2015). Ecosystem services research in contrasting socio-ecological contexts of Argentina: Critical assessment and future directions. *Ecosystem Services*, *16*, 63–73. <https://doi.org/10.1016/J.ECOSER.2015.10.001>
- Matos, I. S., Menor, I. O., Rifai, S. W., & Rosado, B. H. P. (2020). Deciphering the stability of grassland productivity in response to rainfall manipulation experiments. *Global Ecology and Biogeography*, *29*(3), 558–572. <https://doi.org/10.1111/geb.13039>
- Maurer, G. E., Hallmark, A. J., Brown, R. F., Sala, O. E., & Collins, S. L. (2020). Sensitivity of primary production to precipitation across the United States. *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.13455>
- Milchunas, D. G., Varnamkhasti, A. S., Lauenroth, W. K., & Goetz, H. (1995). Forage quality in relation to long-term grazing history, current-year defoliation, and water resource. *Oecologia*, *101*(3), 366–374. <https://doi.org/10.1007/BF00328824>
- Minetti, J. L., Vargas, W. M., Poblete, A. G., de la Zerda, L. R., & Acuña, L. R. (2010). Regional droughts in southern South America. *Theoretical and Applied Climatology*, *102*(3), 403–415. <https://doi.org/10.1007/s00704-010-0271-1>
- Modernel, P., Picasso, V., Do Carmo, M., Rossing, W. A. H., Corbeels, M., Soca, P., Dogliotti, S., & Tittonell, P. (2019). Grazing management for more resilient mixed livestock farming systems on native grasslands of southern South America. *Grass and Forage Science*, *74*(4), 636–649. <https://doi.org/10.1111/gfs.12445>
- Morecroft, M. D., Masters, G. J., Brown, V. K., Clarke, I. P., Taylor, M. E., & Whitehouse, A. T. (2004). Changing precipitation patterns alter plant community dynamics and succession in an ex-arable grassland. *Functional Ecology*, *18*(5), 648–655. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00896.x>
- Nath, T. N. (2014). Soil texture and total organic matter content and its influences on soil water holding capacity of some selected tea growing soils in Sivasagar district of Assam, India. *International Journal of Chemical Sciences*, *12*(4), 1419–1429.
- Nie, Z. N., Miller, S., Moore, G. A., Hackney, B. F., Boschma, S. P., Reed, K. F. M., Mitchell, M., Albertsen, T. O., Clark, S., Craig, A. D., Kearney, G., Li, G. D., & Dear, B. S. (2008). Field evaluation of perennial grasses and herbs in southern Australia. 2. Persistence, root characteristics and summer activity. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, *48*(4), 424–435. <https://doi.org/10.1071/EA07136>
- Niu, S., Luo, Y., Li, D., Cao, S., Xia, J., Li, J., & Smith, M. D. (2014). Plant growth and mortality under climatic extremes: An overview. *Environmental and Experimental Botany*, *98*, 13–19. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.10.004>
- Nkedianye, D., de Leeuw, J., Ogutu, J. O., Said, M. Y., Saidimu, T. L., Kifugo, S. C., Kaelo, D. S., & Reid, R. S. (2011). Mobility and livestock mortality in communally used pastoral areas: the impact of the 2005-2006 drought on livestock mortality in Maasailand. *Pastoralism*, *1*(1), 1–17. <https://doi.org/10.1186/2041-7136-1-17>
- Núñez, M. N., Solman, S. A., & Cabré, M. F. (2009). Regional climate change

- experiments over southern South America. II: Climate change scenarios in the late twenty-first century. *Climate Dynamics*, 32(7–8), 1081–1095.  
<https://doi.org/10.1007/s00382-008-0449-8>
- Ojeda, J. J., Caviglia, O. P., Agnusdei, M. G., & Errecart, P. M. (2018). Forage yield, water- and solar radiation-productivities of perennial pastures and annual crops sequences in the south-eastern Pampas of Argentina. *Field Crops Research*, 221(February), 19–31. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2018.02.010>
- Oñatibia, G. R., & Aguiar, M. R. (2019). Grasses and grazers in arid rangelands: Impact of sheep management on forage and non-forage grass populations. *Journal of Environmental Management*, 235(January), 42–50.  
<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.01.037>
- Oñatibia, G. R., Aguiar, M. R., & Semmartin, M. (2015). Are there any trade-offs between forage provision and the ecosystem service of C and N storage in arid rangelands? *Ecological Engineering*.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.01.009>
- Oñatibia, G. R., Amengual, G., Boyero, L., & Aguiar, M. R. (2020). Aridity exacerbates grazing-induced rangeland degradation: a population approach for dominant grasses. *Journal of Applied Ecology*, 0–3. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13704>
- Ott, J. P., Klimešová, J., & Hartnett, D. C. (2019). The ecology and significance of below-ground bud banks in plants. *Annals of Botany*, 123(7), 1099–1118.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcz051>
- Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., Maturo, H. M., Aragón, R., Campanello, P. I., Prado, D., Oesterheld, M., & León, R. J. C. (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral*, 28(1), 040–063. <https://doi.org/10.25260/ea.18.28.1.0.399>
- Paruelo, J. M., Beltran, A., Jobbagy, E., Sala, O. E., & Golluscio, R. A. (1998). The climate of Patagonia: General patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral*, 8(2), 85–101.
- Paruelo, José M., Lauenroth, W. K., Burke, I. C., & Sala, O. E. (1999). Grassland precipitation-use efficiency varies across a resource gradient. *Ecosystems*.  
<https://doi.org/10.1007/s100219900058>
- Peri, P. L., Martinez-Pastur, G., & Nahuelhual, L. (2021). *Ecosystem Services in Patagonia*.
- Peters, D. P. C., Yao, J., Sala, O. E., & Anderson, J. P. (2012). Directional climate change and potential reversal of desertification in arid and semiarid ecosystems. *Global Change Biology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02498.x>
- Petrie, M. D., Collins, S. L., Swann, A. M., Ford, P. L., & Litvak, M. E. (2015). Grassland to shrubland state transitions enhance carbon sequestration in the northern Chihuahuan Desert. *Global Change Biology*, 21(3), 1226–1235.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.12743>
- Petrie, Matthew D., Peters, D. P. C., Yao, J., Blair, J. M., Burruss, N. D., Collins, S. L., Derner, J. D., Gherardi, L. A., Hendrickson, J. R., Sala, O. E., Starks, P. J., & Steiner, J. L. (2018). Regional grassland productivity responses to precipitation during multiyear above- and below-average rainfall periods. *Global Change Biology*, 24(5), 1935–1951. <https://doi.org/10.1111/gcb.14024>
- Ponce-Campos, G. E., Moran, M. S., Huete, A., Zhang, Y., Bresloff, C., Huxman, T. E., Eamus, D., Bosch, D. D., Buda, A. R., Gunter, S. A., Scalley, T. H., Kitchen, S. G.,

- McClaran, M. P., McNab, W. H., Montoya, D. S., Morgan, J. A., Peters, D. P. C., Sadler, E. J., Seyfried, M. S., & Starks, P. J. (2013). Ecosystem resilience despite large-scale altered hydroclimatic conditions. *Nature*, *494*(7437), 349–352. <https://doi.org/10.1038/nature11836>
- Poorter, H., Niklas, K. J., Reich, P. B., Oleksyn, J., Poot, P., & Mommer, L. (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, *193*(1), 30–50. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x>
- Poulter, B., Frank, D., Ciais, P., Myneni, R. B., Andela, N., Bi, J., Broquet, G., Canadell, J. G., Chevallier, F., Liu, Y. Y., Running, S. W., Sitch, S., & Van Der Werf, G. R. (2014). Contribution of semi-arid ecosystems to interannual variability of the global carbon cycle. *Nature*, *509*(7502), 600–603. <https://doi.org/10.1038/nature13376>
- Qian, J., Guo, Z., Muraina, T. O., Te, N., Griffin-Nolan, R. J., Song, L., Xu, C., Yu, Q., Zhang, Z., & Luo, W. (2022). Legacy effects of a multi-year extreme drought on belowground bud banks in rhizomatous vs bunchgrass-dominated grasslands. *Oecologia*, *March*. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05133-8>
- Qiu, G. Y., & Ben-Asher, J. (2010). Experimental Determination of Soil Evaporation Stages with Soil Surface Temperature. *Soil Science Society of America Journal*, *74*(1), 13–22. <https://doi.org/10.2136/sssaj2008.0135>
- Quiroga, R. E., Golluscio, R. A., Blanco, L. J., & Fernández, R. J. (2010). Aridity and grazing as convergent selective forces: An experiment with an Arid Chaco bunchgrass. *Ecological Applications*, *20*(7), 1876–1889. <https://doi.org/10.1890/09-0641.1>
- R Development Core Team. (2017). R: A language and environment for statistical computing. In *Vienna, Austria*. <https://doi.org/R> Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Ratajczak, Z., & Ladwig, L. M. (2019). Will climate change push grasslands past critical thresholds? In *Grasslands and Climate Change*. <https://doi.org/10.1017/9781108163941.008>
- Rawls, W. J., Pachepsky, Y. A., & Ritchie, J. C. (2003). *Effect of soil organic carbon on soil water retention*. *116*, 61–76. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(03\)00094-6](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(03)00094-6)
- Rehshuh, R., Mette, T., Menzel, A., & Buras, A. (2017). Soil properties affect the drought susceptibility of Norway spruce. *Dendrochronologia*, *45*(February), 81–89. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2017.07.003>
- Reichmann, L. G., & Sala, O. E. (2014). *Differential sensitivities of grassland structural components to changes in precipitation mediate productivity response in a desert ecosystem*. 1292–1298. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12265>
- Reichmann, L. G., Sala, O. E., & Peters, D. P. C. (2013). Precipitation legacies in desert grassland primary production occur through previous-year tiller density. *Ecology*, *94*(2), 435–443. <https://doi.org/10.1890/12-1237.1>
- Reichstein, M., Bahn, M., Ciais, P., Frank, D., Mahecha, M. D., Seneviratne, S. I., Zscheischler, J., Beer, C., Buchmann, N., Frank, D. C., Papale, D., Rammig, A., Smith, P., Thonicke, K., Van Der Velde, M., Vicca, S., Walz, A., & Wattenbach, M. (2013). Climate extremes and the carbon cycle. *Nature*, *500*(7462), 287–295. <https://doi.org/10.1038/nature12350>

- Reynolds, J. F., Kemp, P. R., Ogle, K., & Fernández, R. J. (2004). Modifying the “pulse-reserve” paradigm for deserts of North America: Precipitation pulses, soil water, and plant responses. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1524-4>
- Rolla, A. L., Nuñez, M. N., Ramayón, J. J., & Ramayón, M. E. (2019). Impacts of climate change on bovine livestock production in Argentina. *Climatic Change*, *153*(3), 439–455. <https://doi.org/10.1007/S10584-019-02399-5/FIGURES/5>
- Roundy, B. A., Chambers, J. C., Pyke, D. A., Miller, R. F., Tausch, R. J., Schupp, E. W., Rau, B., & Gruell, T. (2018). Resilience and resistance in sagebrush ecosystems are associated with seasonal soil temperature and water availability. *Ecosphere*, *9*(9). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2417>
- Rudgers, J. A., Chung, Y. A., Maurer, G. E., Moore, D. I., Muldavin, E. H., Litvak, M. E., & Collins, S. L. (2018). Climate sensitivity functions and net primary production: A framework for incorporating climate mean and variability. *Ecology*, *99*(3), 576–582. <https://doi.org/10.1002/ecy.2136>
- Ruppert, J. C., Holm, A., Miehe, S., Muldavin, E., Snyman, H. A., Wesche, K., & Linstädter, A. (2012). Meta-analysis of ANPP and rain-use efficiency confirms indicative value for degradation and supports non-linear response along precipitation gradients in drylands. *Journal of Vegetation Science*, *23*(6), 1035–1050. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01420.x>
- Sala, O. E., Parton, W. J., Joyce, L. A., & Lauenroth, W. K. (1988). Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1943158>
- Sala, Osvaldo E., & Austin, A. T. (2000). Methods of Estimating Aboveground Net Primary Productivity. In *Methods in Ecosystem Science* (pp. 31–43). [https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1224-9\\_3](https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1224-9_3)
- Sala, Osvaldo E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L. R., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., & Wall, D. H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, *287*(5459), 1770–1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Sala, Osvaldo E., Gherardi, L. A., Reichmann, L., Jobbágy, E., & Peters, D. (2012). Legacies of precipitation fluctuations on primary production: Theory and data synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *367*(1606), 3135–3144. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0347>
- Sala, Osvaldo E., Yahdjian, L., Havstad, K., & Aguiar, M. R. (2017). *Rangeland Ecosystem Services: Nature's Supply and Humans' Demand*. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-46709-2\\_14](https://doi.org/10.1007/978-3-319-46709-2_14)
- Saurral, R. I., Camilloni, I. A., & Barros, V. R. (2017). Low-frequency variability and trends in centennial precipitation stations in southern South America. *International Journal of Climatology*, *37*(4), 1774–1793. <https://doi.org/10.1002/joc.4810>
- Schwalm, C. R., Anderegg, W. R. L., Michalak, A. M., Fisher, J. B., Biondi, F., Koch, G., Litvak, M., Ogle, K., Shaw, J. D., Wolf, A., Huntzinger, D. N., Schaefer, K., Cook, R., Wei, Y., Fang, Y., Hayes, D., Huang, M., Jain, A., & Tian, H. (2017). Global patterns of drought recovery. *Nature*, *548*(7666), 202–205. <https://doi.org/10.1038/nature23021>
- Schwinning, S., Sala, O. E., Loik, M. E., & Ehleringer, J. R. (2004). Thresholds,

- memory, and seasonality: Understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems. *Oecologia*, *141*(2), 191–193. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1683-3>
- Seabloom, E. W., Adler, P. B., Alberti, J., Biederman, L., Buckley, Y. M., Cadotte, M. W., Collins, S. L., Dee, L., Fay, P. A., Firn, J., Hagenah, N., Harpole, W. S., Hautier, Y., Hector, A., Hobbie, S. E., Isbell, F., Knops, J. M. H., Komatsu, K. J., Laungani, R., ... Borer, E. T. (2020). Increasing effects of chronic nutrient enrichment on plant diversity loss and ecosystem productivity over time. *Ecology*, *102*(May 2020), 1–11. <https://doi.org/10.1002/ecy.3218>
- Siebert, J., Sünemann, M., Auge, H., Berger, S., Cesarz, S., Ciobanu, M., Guerrero-Ramírez, N. R., & Eisenhauer, N. (2019). The effects of drought and nutrient addition on soil organisms vary across taxonomic groups, but are constant across seasons. *Scientific Reports*, *9*(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-36777-3>
- Smith, M. D., & Knapp, A. K. (2003). Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters*, *6*(6), 509–517. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00454.x>
- Smith, M. D., La Pierre, K. J., Collins, S. L., Knapp, A. K., Gross, K. L., Barrett, J. E., Frey, S. D., Gough, L., Miller, R. J., Morris, J. T., Rustad, L. E., & Yarie, J. (2015). Global environmental change and the nature of aboveground net primary productivity responses: insights from long-term experiments. *Oecologia*, *177*(4). <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3230-9>
- Smith, M. D., Wilcox, K. R., Power, S. A., Tissue, D. T., & Knapp, A. K. (2017). Assessing community and ecosystem sensitivity to climate change – toward a more comparative approach. In *Journal of Vegetation Science*. <https://doi.org/10.1111/jvs.12524>
- Stampfli, A., Bloor, J. M. G., Fischer, M., & Zeiter, M. (2018). High land-use intensity exacerbates shifts in grassland vegetation composition after severe experimental drought. *Global Change Biology*, *24*(5), 2021–2034. <https://doi.org/10.1111/gcb.14046>
- Staniak, M., & Kocoń, A. (2015). Forage grasses under drought stress in conditions of Poland. *Acta Physiologiae Plantarum*, *37*(6). <https://doi.org/10.1007/s11738-015-1864-1>
- Steffen, W., Hughes, L., Pearce, A., & Climate Council. (2015). *Climate Change 2015: Growing Risks, Critical Choices*. <https://www.climatecouncil.org.au/uploads/153781bfef5afe50eb6adf77e650cc71.pdf>
- Stringer, L. C., Dyer, J. C., Reed, M. S., Dougill, A. J., Twyman, C., & Mkwambisi, D. (2009). Adaptations to climate change, drought and desertification: local insights to enhance policy in southern Africa. *Environmental Science and Policy*, *12*(7), 748–765. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2009.04.002>
- Stuart-Haëntjens, E., De Boeck, H. J., Lemoine, N. P., Mänd, P., Kröel-Dulay, G., Schmidt, I. K., Jentsch, A., Stampfli, A., Anderegg, W. R. L., Bahn, M., Kreyling, J., Wohlgemuth, T., Lloret, F., Classen, A. T., Gough, C. M., & Smith, M. D. (2018). Mean annual precipitation predicts primary production resistance and resilience to extreme drought. *Science of the Total Environment*. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.04.290>
- Susan Moran, M., Ponce-Campos, G. E., Huete, A., McClaran, M. P., Zhang, Y., Hamerlynck, E. P., Augustine, D. J., Gunter, S. A., Kitchen, S. G., Peters, D. P. C.,

- Starks, P. J., & Hernandez, M. (2014). Functional response of U.S. grasslands to the early 21st-century drought. *Ecology*, *95*(8), 2121–2133. <https://doi.org/10.1890/13-1687.1>
- Sutherland, W. J., Freckleton, R. P., Godfray, H. C. J., Beissinger, S. R., Benton, T., Cameron, D. D., Carmel, Y., Coomes, D. A., Coulson, T., Emmerson, M. C., Hails, R. S., Hays, G. C., Hodgson, D. J., Hutchings, M. J., Johnson, D., Jones, J. P. G., Keeling, M. J., Kokko, H., Kunin, W. E., ... Wiegand, T. (2013). Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology*, *101*(1), 58–67. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12025>
- Tilman, D., Wedin, D., & Knops, J. (1996). Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*. <https://doi.org/10.1038/379718a0>
- Valliere, J. M., & Allen, E. B. (2016). Interactive effects of nitrogen deposition and drought-stress on plant-soil feedbacks of *Artemisia californica* seedlings. *Plant and Soil*, *403*(1–2), 277–290. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2776-y>
- Van Ruijven, J., & Berendse, F. (2010). Diversity enhances community recovery, but not resistance, after drought. *Journal of Ecology*, *98*(1), 81–86. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01603.x>
- Van Sundert, K., Arfin Khan, M. A. S., Bharath, S., Buckley, Y. M., Caldeira, M. C., Donohue, I., Dubbert, M., Ebeling, A., Eisenhauer, N., Eskelinen, A., Finn, A., Gebauer, T., Haider, S., Hansart, A., Jentsch, A., Kübert, A., Nijs, I., Nock, C. A., Nogueira, C., ... Vicca, S. (2021). Fertilized graminoids intensify negative drought effects on grassland productivity. *Global Change Biology*, *27*(11), 2441–2457. <https://doi.org/10.1111/gcb.15583>
- Vanderweide, B. L., Hartnett, D. C., & Carter, D. L. (2014). Belowground bud banks of tallgrass prairie are insensitive to multi-year, growing-season drought. *Ecosphere*, *5*(8), 1–17. <https://doi.org/10.1890/ES14-00058.1>
- Vera, C., Higgins, W., Amador, J., Ambrizzi, T., Garreaud, R., Gochis, D., Gutzler, D., Lettenmaier, D., Marengo, J., Mechoso, C. R., Nogues-Paegle, J., Silva Dias, P. L., & Zhang, C. (2006). Toward a unified view of the American monsoon systems. *Journal of Climate*, *19*(20), 4977–5000. <https://doi.org/10.1175/JCLI3896.1>
- Vermeire, L. T., Heitschmidt, R. K., & Rinella, M. J. (2009). Primary productivity and precipitation-use efficiency in mixed-grass prairie: A comparison of Northern and Southern US sites. *Rangeland Ecology and Management*, *62*(3), 230–239. <https://doi.org/10.2111/07-140R2.1>
- Verón, S. R., Oesterheld, M., & Paruelo, J. M. (2005). Production as a function of resource availability: Slopes and efficiencies are different. *Journal of Vegetation Science*, *16*(3), 351–354. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02373.x>
- Vitousek, P. M., Aber, J. D., Howarth, R. W., Likens, G. E., Matson, P. A., Schindler, D. W., Schlesinger, W. H., & Tilman, D. G. (1997). Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications*, *7*(3), 737–750. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1997\)007\[0737:HAOTGN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1997)007[0737:HAOTGN]2.0.CO;2)
- Vogel, A., Scherer-Lorenzen, M., & Weigelt, A. (2012a). Grassland resistance and resilience after drought depends on management intensity and species richness. *PLoS ONE*, *7*(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036992>
- Vogel, A., Scherer-Lorenzen, M., & Weigelt, A. (2012b). Grassland resistance and resilience after drought depends on management intensity and species richness. *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036992>

- Volaire, F. (2018). A unified framework of plant adaptive strategies to drought: Crossing scales and disciplines. *Global Change Biology*.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.14062>
- Volaire, F., Barkaoui, K., & Norton, M. (2014). Designing resilient and sustainable grasslands for a drier future: Adaptive strategies, functional traits and biotic interactions. *European Journal of Agronomy*, *52*, 81–89.  
<https://doi.org/10.1016/j.eja.2013.10.002>
- Wagle, P., & Gowda, P. H. (2018). Tallgrass prairie responses to management practices and disturbances: A review. *Agronomy*, *8*(12).  
<https://doi.org/10.3390/agronomy8120300>
- Walter, J., Nagy, L., Hein, R., Rascher, U., Beierkuhnlein, C., Willner, E., & Jentsch, A. (2011). Do plants remember drought? Hints towards a drought-memory in grasses. *Environmental and Experimental Botany*, *71*(1), 34–40.  
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.10.020>
- Wang, J., Gao, Y., Zhang, Y., Yang, J., Smith, M. D., Knapp, A. K., Eissenstat, D. M., & Han, X. (2019). Asymmetry in above- and belowground productivity responses to N addition in a semi-arid temperate steppe. *Global Change Biology*, *25*(9). <https://doi.org/10.1111/gcb.14719>
- Wang, Z., Zhong, R., Lai, C., Zeng, Z., Lian, Y., & Bai, X. (2018). Climate change enhances the severity and variability of drought in the Pearl River Basin in South China in the 21st century. *Agricultural and Forest Meteorology*, *249*(November 2017), 149–162.  
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.12.077>
- Weltzin, J. F., Loik, M. E., Schwinning, S., Williams, D. G., Fay, P. A., Haddad, B. M., Harte, J., Huxman, T. E., Knapp, A. K., Lin, G., Pockman, W. T., Shaw, M. R., Small, E. E., Smith, M. D., Smith, S. D., Tissue, D. T., & Zak, J. C. (2003). Assessing the Response of Terrestrial Ecosystems to Potential Changes in Precipitation. *BioScience*, *53*(10), 941–952. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0941:ATROTE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0941:ATROTE]2.0.CO;2)
- White, S. R., Cahill, J. F., & Bork, E. W. (2014). Implications of precipitation, warming, and clipping for grazing resources in Canadian prairies. *Agronomy Journal*, *106*(1), 33–42. <https://doi.org/10.2134/agronj2013.0085>
- Wilcox, K. R., Shi, Z., Gherardi, L. A., Lemoine, N. P., Koerner, S. E., Hoover, D. L., Bork, E., Byrne, K. M., Cahill, J., Collins, S. L., Evans, S., Gilgen, A. K., Holub, P., Jiang, L., Knapp, A. K., LeCain, D., Liang, J., Garcia-Palacios, P., Peñuelas, J., ... Luo, Y. (2017). Asymmetric responses of primary productivity to precipitation extremes: A synthesis of grassland precipitation manipulation experiments. *Global Change Biology*, *23*(10), 4376–4385.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.13706>
- Wilcox, K. R., von Fischer, J. C., Muscha, J. M., Petersen, M. K., & Knapp, A. K. (2015). Contrasting above- and belowground sensitivity of three Great Plains grasslands to altered rainfall regimes. *Global Change Biology*, *21*(1), 335–344.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.12673>
- Williams, A. P., Cook, E. R., Smerdon, J. E., Cook, B. I., Abatzoglou, J. T., Bolles, K., Baek, S. H., Badger, A. M., & Livneh, B. (2020). Large contribution from anthropogenic warming to an emerging North American megadrought. *Science*, *368*(6488), 314–318. <https://doi.org/10.1126/science.aaz9600>
- Winkler, D. E., Belnap, J., Hoover, D., Reed, S. C., & Duniway, M. C. (2019). Shrub persistence and increased grass mortality in response to drought in dryland

- systems. *Global Change Biology*, 25(9), 3121–3135.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.14667>
- Wolf, J., Chen, M., & Asrar, G. R. (2021). Global rangeland primary production and its consumption by Livestock in 2000–2010. *Remote Sensing*, 13(17), 1–23.  
<https://doi.org/10.3390/rs13173430>
- Wu, D., He, Y., Li, X., Liu, Y., Piao, S., Ciais, P., Viovy, N., Knapp, A. K., Smith, M. D., Wilcox, K., Luo, Y., Bahn, M., Reinthaler, D., Ingrisch, J., Schmitt, M., Hasibeder, R., Vicca, S., Fatichi, S., Zscheischler, J., ... Wang, Y. (2018). Asymmetric responses of primary productivity to altered precipitation simulated by ecosystem models across three long-term grassland sites. *Biogeosciences*, 15(11), 3421–3437. <https://doi.org/10.5194/bg-15-3421-2018>
- Wu, Z., Dijkstra, P., Koch, G. W., Peñuelas, J., & Hungate, B. A. (2011). Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: A meta-analysis of experimental manipulation. *Global Change Biology*, 17(2), 927–942.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02302.x>
- Xu, C., McDowell, N. G., Fisher, R. A., Wei, L., Sevanto, S., Christoffersen, B. O., Weng, E., & Middleton, R. S. (2019). Increasing impacts of extreme droughts on vegetation productivity under climate change. *Nature Climate Change*, 9(12), 948–953. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0630-6>
- Xu, X., Sherry, R. A., Niu, S., Li, D., & Luo, Y. (2013). Net primary productivity and rain-use efficiency as affected by warming, altered precipitation, and clipping in a mixed-grass prairie. *Global Change Biology*, 19(9), 2753–2764.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.12248>
- Xu, X., Shi, Z., Li, D., Zhou, X., Sherry, R. A., & Luo, Y. (2015). Plant community structure regulates responses of prairie soil respiration to decadal experimental warming. *Global Change Biology*, 21(10), 3846–3853.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.12940>
- Xu, Z., Ren, H., Cai, J., Wang, R., Li, M. H., Wan, S., Han, X., Lewis, B. J., & Jiang, Y. (2014). Effects of experimentally-enhanced precipitation and nitrogen on resistance, recovery and resilience of a semi-arid grassland after drought. *Oecologia*, 176(4), 1187–1197. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3081-9>
- Yachi, S., & Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(4), 1463–1468. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.4.1463>
- Yahdjian, L., Gherardi, L., & Sala, O. E. (2011). Nitrogen limitation in arid-subhumid ecosystems: A meta-analysis of fertilization studies. *Journal of Arid Environments*, 75(8), 675–680.  
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.03.003>
- Yahdjian, Laura, & Sala, O. E. (2002). A rainout shelter design for intercepting different amounts of rainfall. *Oecologia*, 133(2), 95–101.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-002-1024-3>
- Yahdjian, Laura, & Sala, O. E. (2006). Vegetation structure constrains primary production response to water availability in the patagonian steppe. *Ecology*, 87(4), 952–962. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[952:VSCPPR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[952:VSCPPR]2.0.CO;2)
- Yahdjian, Laura, & Sala, O. E. (2008). Climate change impacts on South American rangelands. *Rangelands*, 30(3), 34–39. [https://doi.org/10.2111/1551-501X\(2008\)30\[34:CCIOSA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2111/1551-501X(2008)30[34:CCIOSA]2.0.CO;2)

- Yahdjian, Laura, & Sala, O. E. (2010). Size of precipitation pulses controls nitrogen transformation and losses in an arid Patagonian ecosystem. *Ecosystems*, *13*(4), 575–585. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9341-6>
- Yahdjian, Laura, Sala, O. E., & Havstad, K. M. (2015). Rangeland ecosystem services: Shifting focus from supply to reconciling supply and demand. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *13*(1), 44–51. <https://doi.org/10.1890/140156>
- Yahdjian, Laura, Sala, O. E., PiÑEiro-Guerra, J. M., Knapp, A. K., Collins, S. L., Phillips, R. P., & Smith, M. D. (2021). Why Coordinated Distributed Experiments Should Go Global. *BioScience*, *May*. <https://doi.org/10.1093/biosci/biab033>
- Yang, H., Li, Y., Wu, M., Zhang, Z., Li, L., & Wan, S. (2011a). Plant community responses to nitrogen addition and increased precipitation: The importance of water availability and species traits. *Global Change Biology*, *17*(9), 2936–2944. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02423.x>
- Yang, H., Li, Y., Wu, M., Zhang, Z., Li, L., & Wan, S. (2011b). Plant community responses to nitrogen addition and increased precipitation: The importance of water availability and species traits. *Global Change Biology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02423.x>
- Yang, Y., Fang, J., Fay, P. A., Bell, J. E., & Ji, C. (2010). Rain use efficiency across a precipitation gradient on the Tibetan Plateau. *Geophysical Research Letters*, *37*(15), 1–5. <https://doi.org/10.1029/2010GL043920>
- Yu, H., Liu, X., Wu, W., Qi, M., Li, Y., Zhang, F., Wang, Y., Zhou, G., Xu, Z., & Change, E. (n.d.). *Nitrogen deposition drives response and recovery in the context of precipitation change and its reversal in an arid ecosystem*. <https://doi.org/10.1029/2022JG006828>
- Yu, K., & D'Odorico, P. (2014). Climate, vegetation, and soil controls on hydraulic redistribution in shallow tree roots. *Advances in Water Resources*, *66*, 70–80. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2014.02.003>
- Zang, Y. X., Min, X. J., de Dios, V. R., Ma, J. Y., & Sun, W. (2020). Extreme drought affects the productivity, but not the composition, of a desert plant community in Central Asia differentially across microtopographies. *Science of the Total Environment*, *717*. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137251>
- Zeppel, M. J. B., Wilks, J. V., & Lewis, J. D. (2014). Impacts of extreme precipitation and seasonal changes in precipitation on plants. *Biogeosciences*. <https://doi.org/10.5194/bg-11-3083-2014>
- Zhang, J., & Han, X. (2008). N<sub>2</sub>O emission from the semi-arid ecosystem under mineral fertilizer (urea and superphosphate) and increased precipitation in northern China. *Atmospheric Environment*, *42*(2), 291–302. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2007.09.036>
- Zhang, L., Wang, J., Zhao, R., Guo, Y., & Hao, L. (2022). Aboveground net primary productivity and soil respiration display different responses to precipitation changes in desert grassland. *Journal of Plant Ecology*, *15*(1), 57–70. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtab067>
- Zhang, T., Chen, Z., Zhang, W., Jiao, C., Yang, M., Wang, Q., Han, L., Fu, Z., Sun, Z., Li, W., & Yu, G. (2021). Long-term trend and interannual variability of precipitation-use efficiency in Eurasian grasslands. *Ecological Indicators*, *130*, 108091. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108091>
- Zhong, M., Song, J., Zhou, Z., Ru, J., Zheng, M., Li, Y., Hui, D., & Wan, S. (2019). Asymmetric responses of plant community structure and composition to precipitation variabilities in a semi-arid steppe. *Oecologia*, *191*(3), 697–708.

<https://doi.org/10.1007/s00442-019-04520-y>

Zong, N., Zhao, G., & Shi, P. (2019). Different sensitivity and threshold in response to nitrogen addition in four alpine grasslands along a precipitation transect on the Northern Tibetan Plateau. *Ecology and Evolution*, 9(17), 9782–9793.

<https://doi.org/10.1002/ece3.5514>

## **Apéndices**

## Apéndice 1: Material Suplementario de Capítulo 2

Cuadro A 2.1: Caracterización de sitios de ecosistemas pastoriles (32) sujetos a sequía extrema

recopilada a partir de estudios publicados con datos empíricos. Para cada estudio detallamos su ubicación, coordenadas, precipitación media anual ( $PPT_M$ ) y la precipitación anual de cada año expresada en milímetros, productividad primaria neta aérea media y anual ( $PPNA_M$ ) en  $g\ m^{-2}\ año^{-1}$  y eficiencia de uso de la precipitación media ( $EUP_M$ ) en  $g\ m^{-2}\ mm^{-1}$ . Las últimas columnas muestran el porcentaje medio de reducción de PPNA debido a la sequía experimental extrema, cada año experimental para los sitios y las referencias. Los sitios destacados con letra **negrita** corresponden a pares de subconjuntos con  $PPT_M$  similar pero  $EUP_M$  diferente (Stampfli et al., 2018; Wilcox et al., 2017).

Locación	Latitud	Longitud	$PPT_M$ (mm año <sup>-1</sup> )	PPT anual (mm año <sup>-1</sup> )	$PPNA_M$ (g m <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )	PPNA anual (g m <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )	$EUP_M$ (g m <sup>-2</sup> mm <sup>-1</sup> )	PPT reducción (%)	Reducción media (%)	Año experimental	Publicación
<b>Estados unidos, Norte América</b>	<b>38°52'N</b>	<b>99°23'O</b>	<b>583</b>	<b>727</b>	<b>337.8</b>	<b>227.42</b>	<b>0.58</b>	<b>-50</b>	<b>-10</b>	<b>1</b>	<b>Byrne et al. 2013</b>
Estados unidos, Norte América	38°52'N	99°23'O	583	552	337.8	418.21	0.58	-50	-10	2	Byrne et al. 2013
Estados unidos, Norte América	38°52'N	99°23'O	583	600	337.8	367.11	0.58	-50	-10	3	Byrne et al. 2013
Estados unidos, Norte América	40°49'N	104°46'O	342	224	93.9	112.42	0.27	-50	-16	1	Cherwin et al. 2012
Estados unidos, Norte América	40°49'N	104°46'O	342	247	93.9	75.5	0.27	-50	-14	2	Cherwin et al. 2012
Estados unidos, Norte América	40°49'N	104°46'O	342	224	93.9	112.42	0.27	-80	-24	1	Cherwin et al. 2012
Estados unidos, Norte América	40°49'N	104°46'O	342	247	93.9	75.5	0.27	-80	-38	2	Cherwin et al. 2012
Estados unidos, Norte América	38°32'N	102°31'O	385	268	91.9	89.22	0.24	-50	-10	1	Cherwin et al. 2012
Estados unidos, Norte América	38°32'N	102°31'O	385	185	91.9	94.51	0.24	-50	+34	2	Cherwin et al. 2012
Estados unidos, Norte América	38°32'N	102°31'O	385	268	91.9	89.22	0.24	-80	-1	1	Cherwin et al. 2012
Estados unidos, Norte América	38°32'N	102°31'O	385	185	91.9	94.51	0.24	-80	+50	2	Cherwin et al. 2012

<b>Estados unidos, Norte América</b>	<b>35°91'N</b>	<b>105°01'O</b>	<b>425</b>	<b>307</b>	<b>129</b>	<b>104.34</b>	<b>0.30</b>	<b>-50</b>	<b>+9</b>	<b>1</b>	<b>Cherwin et al. 2012</b>
Estados unidos, Norte América	35°91'N	105°01'O	425	400	129	153.78	0.30	-50	-3	2	Cherwin et al. 2012
Estados unidos, Norte América	35°91'N	105°01'O	425	307	129	104.34	0.30	-80	-0.5	1	Cherwin et al. 2012
Estados unidos, Norte América	35°91'N	105°01'O	425	400	129	153.78	0.30	-80	-6	2	Cherwin et al. 2012
Estados unidos, Norte América	41°00'N	104°00'O	380	313	104.3	103.7	0.27	-50	-28	4	Chimner et al. 2010
Estados unidos, Norte América	41°00'N	104°00'O	380	319	104.3	78.5	0.27	-50	-28	5	Chimner et al. 2010
Estados unidos, Norte América	41°00'N	104°00'O	380	388	104.3	130.5	0.27	-50	-28	6	Chimner et al. 2010
Estados unidos, Norte América	40°49'N	104°46'O	341	200	76.7	79.8	0.22	-75	-40	1	Evans & Burke 2013
Estados unidos, Norte América	40°49'N	104°46'O	341	200	76.7	73.5	0.22	-75	-43	2	Evans & Burke 2013
Estados unidos, Norte América	40°49'N	104°46'O	341	200	76.7	79.85	0.22	-50	-26	1	Evans & Burke 2013
Estados unidos, Norte América	40°49'N	104°46'O	341	200	76.7	73.5	0.22	-50	-26	2	Evans & Burke 2013
Suiza, Europa	47°6'N	8°32'E	1632	1363	248	248	0.15	-50	-5	1	Gilgen & Buchmann 2009
<b>República Checa, Europa</b>	<b>48°49'N</b>	<b>16°00'O</b>	<b>529</b>	<b>449</b>	<b>335.5</b>	<b>284</b>	<b>0.67</b>	<b>-50</b>	<b>-8</b>	<b>1</b>	<b>Holub et al. 2013</b>
República Checa, Europa	48°49'N	16°00'O	529	434	335.5	330.4	0.67	-50	-44	2	Holub et al. 2013
República Checa, Europa	48°49'N	16°00'O	529	401	335.5	452.17	0.67	-50	-17	3	Holub et al. 2013
República Checa, Europa	49°30'N	18°32'O	1312	832	421.2	284	0.32	-50	-8	1	Holub et al. 2013
República Checa, Europa	49°30'N	18°32'O	1312	917	421.2	579.71	0.32	-50	-6	2	Holub et al. 2013
República Checa, Europa	49°30'N	18°32'O	1312	761	421.2	400	0.32	-50	-7	3	Holub et al. 2013
Estados unidos, Norte América	39°05'N	96°35'O	835	615	662.5	703.5	0.79	-50	-19	1	Hoover et al. 2014
Estados unidos, Norte América	39°05'N	96°35'O	835	602	662.5	621.4	0.79	-50	-43	2	Hoover et al. 2014

Sudáfrica, África	24°23'S	31°46'E	518	521	543	751	1.04	-50	-38	1	Koerner et al. 2014
Sudáfrica, África	24°23'S	31°46'E	518	521	543	335.17	1.04	-50	-12	2	Koerner et al. 2014
Estados unidos, Norte América	32°30'N	106°5'O	245	116	52.5	52.5	0.21	-80	-70	3	Reichmann & Sala 2014
Mongolia, Asia	34°58'N	97°31'O	163	133	93.2	93.2	0.57	-80	-76	1	Shinoda et al. 2010
<b>Suiza, Europa</b>	<b>46°21'N</b>	<b>8°4'O</b>	<b>878</b>	<b>648</b>	<b>176</b>	<b>176</b>	<b>0.20</b>	<b>-100</b>	<b>-15</b>	<b>1</b>	<b>Stampfli et al. 2018</b>
<b>Suiza, Europa</b>	<b>46°21'N</b>	<b>8°4'O</b>	<b>878</b>	<b>648</b>	<b>550</b>	<b>550</b>	<b>0.62</b>	<b>-100</b>	<b>-33</b>	<b>1</b>	<b>Stampfli et al. 2018</b>
<b>Suiza, Europa</b>	<b>40°45'N</b>	<b>73°59'O</b>	<b>1049</b>	<b>715</b>	<b>754</b>	<b>754</b>	<b>0.72</b>	<b>-100</b>	<b>-55</b>	<b>1</b>	<b>Stampfli et al. 2018</b>
<b>Suiza, Europa</b>	<b>40°45'N</b>	<b>73°59'O</b>	<b>1070</b>	<b>754</b>	<b>153</b>	<b>153</b>	<b>0.14</b>	<b>-100</b>	<b>-38</b>	<b>1</b>	<b>Stampfli et al. 2018</b>
<b>Suiza, Europa</b>	<b>46°27'N</b>	<b>8°55'O</b>	<b>1437</b>	<b>1355</b>	<b>414</b>	<b>414</b>	<b>0.29</b>	<b>-100</b>	<b>-17</b>	<b>1</b>	<b>Stampfli et al. 2018</b>
<b>Suiza, Europa</b>	<b>46°26'N</b>	<b>8°56'O</b>	<b>1398</b>	<b>1337</b>	<b>1107</b>	<b>1107</b>	<b>0.79</b>	<b>-100</b>	<b>-34</b>	<b>1</b>	<b>Stampfli et al. 2018</b>
Australia, Oceanía	33°36'S	150°44'E	806	597	245.9	245.8	0.30	-50	-15	1	Torode et al. 2016
<b>Canadá, Norte América</b>	<b>53°0'N</b>	<b>111°32'O</b>	<b>431</b>	<b>214</b>	<b>275.5</b>	<b>275.6</b>	<b>0.64</b>	<b>-60</b>	<b>-41</b>	<b>3</b>	<b>White et al. 2014</b>
<b>Canadá, Norte América</b>	<b>49°18'N</b>	<b>104°38'O</b>	<b>386</b>	<b>288</b>	<b>160.6</b>	<b>160.6</b>	<b>0.41</b>	<b>-60</b>	<b>12</b>	<b>3</b>	<b>White et al. 2014</b>
Canadá, Norte América	50°46'N	100°35'O	506	351	375.5	375.4	0.74	-60	-3	3	White et al. 2014
<b>Canadá, Norte América</b>	<b>49°47'N</b>	<b>112°54'O</b>	<b>385</b>	<b>323</b>	<b>251.4</b>	<b>251.4</b>	<b>0.65</b>	<b>-50</b>	<b>-1</b>	<b>2</b>	<b>White et al. 2014</b>
Estados unidos, Norte América	34°59'N	97°31'O	914	562	343.2	906.3	0.37	-50	-11	1	Xu et al. 2013
Estados unidos, Norte América	34°59'N	97°31'O	914	253	343.2	549.4	0.37	-50	-1	2	Xu et al. 2013
Estados unidos, Norte América	34°59'N	97°31'O	914	284	343.2	677.9	0.37	-50	-13	3	Xu et al. 2013
Estados unidos, Norte América	34°59'N	97°31'O	914	275	343.2	995.2	0.37	-50	+41	4	Xu et al. 2013
Argentina, Sudamérica	45°41'S	70°16'O	168	155	77.8	77.8	0.46	-50	-9	3	Yahdjian & Sala. 2006
Argentina, Sudamérica	45°41'S	70°16'O	168	155	77.8	77.8	0.46	-70	-19	3	Yahdjian & Sala. 2006

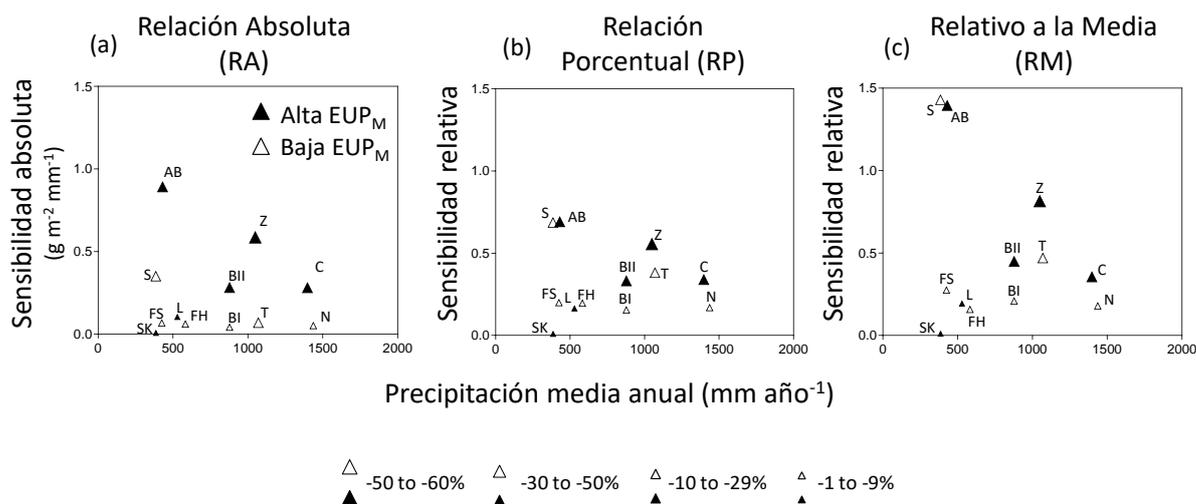


Figure A 2.1: Sensibilidad relativa (a) y absoluta (a) a la sequía de doce pares de ecosistemas pastoriles subseleccionados de la compilación de estudios publicados (Cuadro A 2.1, **negrita**) con diferente eficiencia de uso de la precipitación ( $EUP_M$ ) a través de la precipitación media anual ( $PPT_M$ ,  $\text{mm año}^{-1}$ ). Cada panel representa estimaciones de sensibilidad con índices absoluto (a;  $\text{g m}^{-2} \text{mm}^{-1}$ ) y relativos (b y c; sin unidades). Los sitios de bajo  $EUP_M$  se simbolizan con triángulos vacíos y los sitios de alto  $EUP_M$  se simbolizan con triángulos negros completos. El tamaño del símbolo representa el porcentaje de disminución de la productividad primaria neta aérea después de un evento de sequía con la escala correspondiente debajo. Los códigos de los sitios cercanos a cada símbolo se refieren a los nombres de los sitios: Bister Chumm (BI), Bister Breite (BII), Zollikofen (Z), Thun (T), Negrentino (N), Casserio (C), Fort Hays (FH), Lowland (L), Sand Creek (S), Fort Union (FS), AB (AB) y SK (SK) (Byrne et al., 2013; Cherwin et al., 2012; Holub et al., 2013; Stampfli et al., 2018; White et al., 2014)

Para responder a la pregunta de si las estimaciones de sensibilidad relativa y absoluta cambiaron entre sitios que difieren enormemente en la eficiencia del uso de la precipitación ( $EUP_M$ ), se compilaron un subconjunto de pares que cumplieron con los criterios de tener  $PPT_M$  similar, pero  $EUP_M$  contrastante (Sitios de la Cuadro A 2.1 en **negrita**). Resultados de la aplicación de los índices en estas situaciones donde la principal diferencia es el  $EUP_M$  y el efecto sequía exhibido a través de la disminución de la productividad primaria neta aérea (PPNA) (en %). Por ejemplo, en la Figura A 2.1, dos sitios semiáridos, uno con  $EUP_M$

bajo (S) y otro con  $EUP_M$  alto (AB), representaron la sensibilidad relativa más alta (1.43 y 1.39, respectivamente) ya que sufrieron una reducción importante de PPNA (-34% y -41%, respectivamente). Además, el sitio Z que tuvo la mayor disminución de PPNA (-55.5 %) exhibió la mayor sensibilidad del índice Relativo a la Media en el extremo húmedo del gradiente (0.81), mientras que otros sitios húmedos (como T, BII y C) que tuvieron reducciones similares en su PPNA ( -38.1 %, -33.1 % y -33.9 %, respectivamente) mostraron una sensibilidad similar (0.48, 0.45 y 0.35, respectivamente). En la Figura A 2.1b, dos sitios de bajos  $EUP_M$  (T y S) experimentaron una disminución de PPNA de -38.1 % y -34 % respectivamente, pero el índice AR mostró valores de sensibilidad bajos ( $0.06 \text{ g m}^{-2} \text{ mm}^{-1}$  y  $0.35 \text{ g m}^{-2} \text{ mm}^{-1}$ ); mientras que otros dos sitios de  $EUP_M$  más altos (BII y C) mostraron disminuciones de PPNA más bajas (-33.1% y -33.9%) pero ambos tenían valores de AR más altos o similares ( $0.28 \text{ g m}^{-2} \text{ mm}^{-1}$ ).

## Apéndice 2: Material Suplementario de Capítulo 3

Cuadro A 3.1: Precipitación anual ( $\text{mm año}^{-1}$ ) para cada año experimental estimada como los 12 meses antes de la cosecha en control (precipitación ambiental) y bajo condiciones inducidas por sequía para sitios de pastizales ubicados a lo largo de un gradiente de precipitación en Argentina. El porcentaje de intercepción de precipitación se calculó a partir de la simulación de una sequía extrema que ocurrió una vez cada 100 años.

Sitios	Año de experimento	Precipitación 12 meses previos a la cosecha (mm)	% de intercepción para simular sequía	Precipitación bajo interceptores (mm)	% de precipitación bajo sequía relativo a precipitación media
Rio Mayo	Pre-tratamiento	146.9	0	146.9	86.0
Rio Mayo	1	119.0	60	47.6	28.0
Rio Mayo	2	232.2	60	92.2	54.0
Rio Mayo	3	107.5	60	43.0	25.0
Potrok Aike	Pre-tratamiento	210.5	0	210.5	102.0
Potrok Aike	1	156.0	50	78.0	38.5
Potrok Aike	2	190.2	50	95.1	47.9
Potrok Aike	3	205.6	50	102.8	51.0
Monte Oriental	Pre-tratamiento	400.0	0	400.0	104.0
Monte Oriental	1	313.0	50	156.5	41.0
Monte Oriental	2	456.0	50	228.0	59.0
Monte Oriental	3	600.0	50	300.0	78.0
Los Cerrillos	Pre-tratamiento	437.5	0	437.5	112.0
Los Cerrillos	1	359.0	50	179.5	46.0
Los Cerrillos	2	444.0	50	222.0	57.0
Los Cerrillos	3	283.0	50	141.5	36.0
Chacra Patagones	Pre-tratamiento	530.0	0	530.0	132.0
Chacra Patagones	1	499.5	50	249.8	62.4
Chacra Patagones	2	451.5	50	225.8	56.4
Chacra Patagones	3	457.5	50	228.8	57.2
Napostá	Pre-tratamiento	569.7	0	569.7	103.0
Napostá	1	687.2	44	384.8	70.0
Napostá	2	614.0	44	343.8	62.2
Napostá	3	448.5	44	251.2	45.4

Las Chilcas	Pre-tratamiento	1080.4	0	1080.4	113.7
Las Chilcas	1	751.4	50	375.7	39.5
Las Chilcas	2	1013.6	50	506.8	53.3
Las Chilcas	3	1213.7	50	606.9	64.0
San Claudio	Pre-tratamiento	987.4	0	987.4	104.0
San Claudio	1	995.0	50	497.5	52.0
San Claudio	2	1319.6	50	659.8	70.0
Mar Chiquita	Pre-tratamiento	664.1	0	664.1	71.0
Mar Chiquita	1	1166.8	50	583.4	63.0
Mar Chiquita	2	1423.9	50	712.0	77.0
Mar Chiquita	3	925.1	50	462.6	50.0

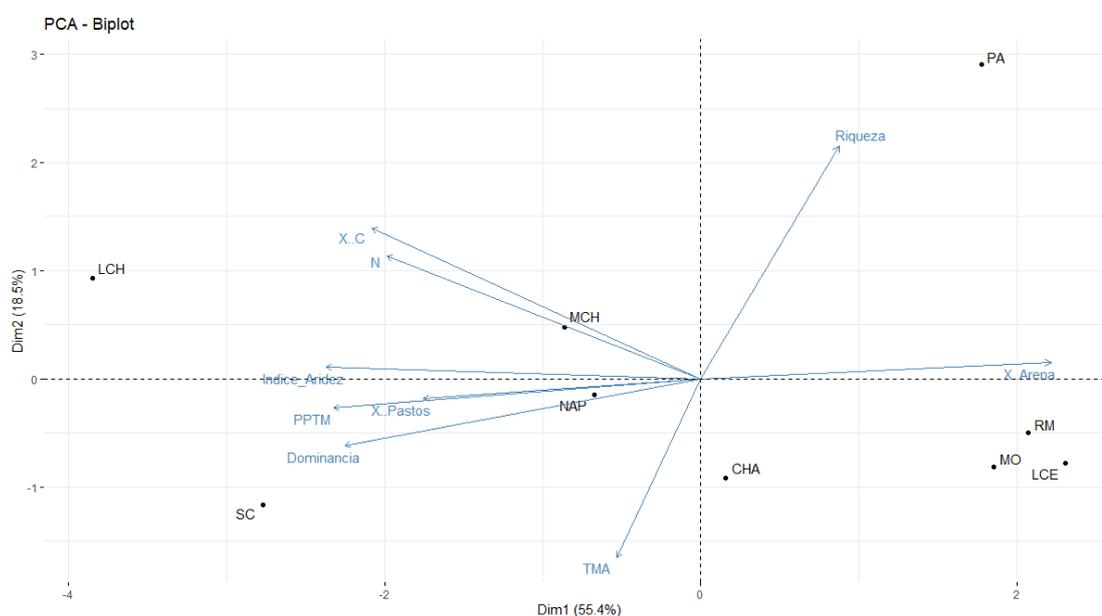


Figura A 3.1: Gráfico *biplot* de los dos primeros componentes principales que explican el 73.9% de la variabilidad encontrada en los sitios de estudio (Rio Mayo-RM-, Potrok Aike-PA-, Monte Oriental-MO-, Los Cerrillos-LCE-, Chacra Patagones-CHA-, Napostá-NAP-, Mar Chiquita-MCH-, San Claudio-SC- y Las Chilcas-LCH-), que se ordenan en el gráfico de acuerdo con su contribución de las variables que conforman los ejes.

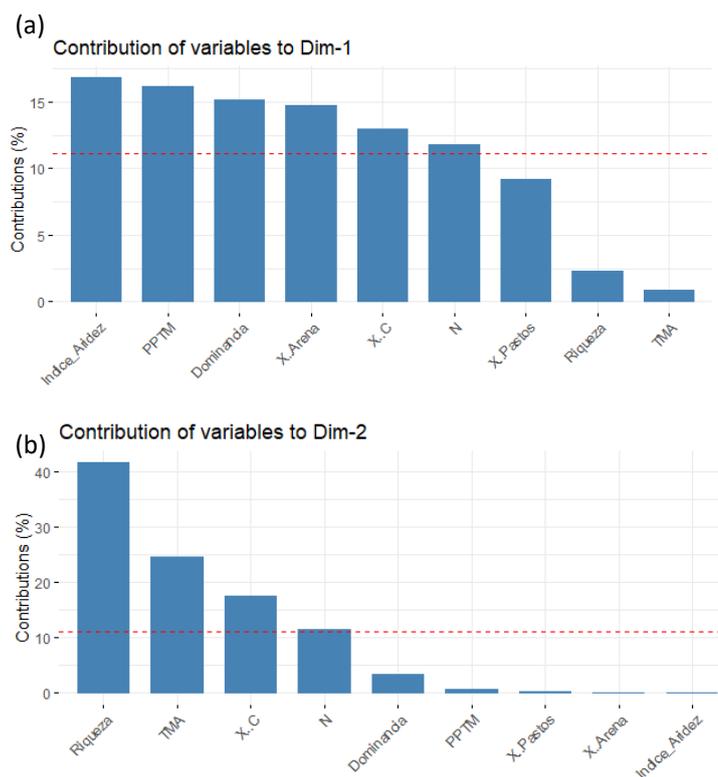


Figura A 3.2: Contribuciones relativas de cada variable predictora para el Eje 1 (a) y Eje 2 (b).

Los nueve sitios de estudio varían en ciertas variables predictoras (Cuadro 3.2 de Capítulo 3) por eso se realizó un análisis de componentes principales con el fin de evaluar cómo se ordenaban en función de la importancia de las variables para explicar la variabilidad (Figura A 3.1). El análisis se realizó contemplando todas las variables seleccionadas del modelo *a priori* descrito en la sección de Metodología y luego de excluir aquellas que poseían alta correlación entre sí (a excepción de la precipitación media anual y el % de Carbono que por ser variables de gran poder explicativo fueron incluidas). Los resultados del análisis arrojaron dos dimensiones principales (representadas principalmente por el Índice de Aridez -Dim 1- y por la Riqueza -Dim 2-) que reúnen el mayor porcentaje de explicación (ambas contribuciones suman más del 70% de la variabilidad, Figura A 3.2). Con la tercera dimensión (representada principalmente por la temperatura media anual)

se alcanza un 88.01% de la explicación de la variabilidad. Entonces, se puede decir que la principal diferenciación entre los sitios se da por la dimensión 1 (con una contribución a la variabilidad entre sitios de 55.40%) asociada principalmente a variabilidad climática y liderada por el índice de aridez (16.83%) y la precipitación media anual (16.17%). Además, a esta dimensión contribuye la dominancia (índice Berger-Parker) y el % de arena del suelo, pero en un menor porcentaje (15.20 y 14.70%, respectivamente). De acuerdo con este eje, se ubican por un lado aquellos sitios (RM, MO y LCE) que poseen bajos valores de índice de aridez y lluvia, pero además también un alto % de arena en sus suelos y baja dominancia. En el otro extremo de la dimensión 1, se ubican los sitios más húmedos (LCH, MCH, NAP y SC) con otras características además como mayor proporción de cobertura de pastos, C y N en el suelo, pero a diferencia de los otros sitios descriptos inicialmente poseen mayor variabilidad entre ellos lo cual aumenta la distancia de su ordenamiento en *biplot*. De acuerdo con la dimensión 2, que explica un 18.50% de la variabilidad entre sitios, está muy asociado a la diversidad evaluada a través del índice de riqueza (que contribuye a la variabilidad del eje 2 en un 41.65%). El ordenamiento que se encuentra con este segundo eje de componentes principales no es tan claro como el del eje 1 ya que son más los sitios ubicados en la porción negativa o cercana al cero del eje 2 que valores altos y positivos. De hecho, hay un único sitio que se ubica en el extremo del eje 2 (PA) lo cual se asocia fuertemente con valores de riqueza de ese sitio superiores al resto sin importar si son más áridos o húmedos (Figura A 3.1).

Cuadro A 3.2: Caracterización del uso de la vegetación y el pastoreo de los nueve sitios ubicados a lo largo de un gradiente de aridez en Argentina. La historia de pastoreo (Larga: más de 50 años y Corta: menos de 50 años de uso de pastoreo en el sitio); los años de exclusión y el sistema de pastoreo previo al estudio (tipo de uso: Bajo <40%; moderado 40% - 60%; y alto >60%; Momento de pastoreo: Continuo (todo el año); Rotativo (en época específica). Se informan la productividad primaria neta aérea media ( $PPNA_M$ ), la productividad media del forraje ( $PF_M$ ) y la eficiencia en el uso de la precipitación ( $EUP_M$ ;  $PPNA_M/PPT_M$ ). Asimismo, se incluyen las características de la comunidad vegetal con los grupos funcionales y especies forrajeras dominantes (Oyarzabal et al., 2018; Peri et al., 2021).

Sitio	Historia de pastoreo	Años de exclusión al pastoreo pre-tratamiento	Tipo de pastoreo pre-tratamiento	Principal grupo funcional forrajero	PPNAM (g m <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )	PF <sub>M</sub> (g m <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )	EUP <sub>M</sub> (g m <sup>-2</sup> mm <sup>-1</sup> )	Características de la vegetación	Especies forrajeras dominantes
Río Mayo	Larga	1	Bajo; Continuo (todo el año)	C <sub>3</sub> gramínea perenne	29.01	18.05	0.17	Estepa arbustiva graminosa	<i>Pappostipa speciosa</i> <i>Poa ligularis</i>
Los Cerrillos	Corta	18	Moderado; Rotativo	C <sub>3</sub> gramínea perenne	268.99	148.31	0.69	Estepa arbustiva graminosa	<i>Aristida mendocina</i> ; <i>Setaria pampeana</i> ; <i>Coradobia argenta</i> ; <i>Larrea divaricata</i>
Potrok Aike	Larga	20	Moderado; Rotativo (verano)	C <sub>3</sub> gramínea perenne	45.56	19.22	0.22	Estepa graminosa	<i>Poa spiciformis</i> ; <i>Pappostipa speciosa</i>
Monte Oriental	Larga	1	Moderado; Rotativo (primavera-verano)	C <sub>3</sub> gramínea perenne	229.38	95.50	0.60	Estepa arbustiva graminosa	<i>Nassella tenuis</i>
Chacra Patagones	Larga	4	Moderado a alto; Continuo (todo el año)	C <sub>3</sub> gramínea perenne	103.80	47.72	0.25	Pastizal	<i>Nassella longiglumis</i>
Campo Experimental Napostá, convenio UNS y MDA-PBA	Larga	10	Bajo; Continuo (todo el año)	C <sub>3</sub> gramínea perenne	347.72	246.13	0.63	Pastizal	<i>Nassella nessiana</i> <i>Avena barbata</i>
Mar Chiquita	Corta	55	NA	C <sub>3</sub> gramínea perenne	919.34	644.56	0.99	Pastizal	<i>Schedonorus arundinaceus</i> <i>Agrostis montevidiense</i>
Las Chilcas	Corta	7	Bajo; Continuo (todo el año)	C <sub>3</sub> gramínea perenne	583.45	473.50	0.61	Pastizal	<i>Schedonorus arundinaceus</i>
San Claudio	Corta	25	NA	C <sub>3</sub> gramínea perenne	932.80	923.36	0.99	Pastizal	<i>Schedonorus arundinaceus</i>

Cuadro A 3.3: Características de las principales especies y su aptitud forrajera por sitio. Según clasificación planteada por Easdale y Aguiar (2012) y considerando información reportada por los investigadores responsables de cada sitio de estudio.

Sitios	Principales especies forrajeras dominantes	Procedencia de las principales especies forrajeras dominantes	Aptitud forrajera	Historia y forma de vida
Río Mayo	<i>Pappostipa speciosa</i>	Nativa	0.5	Pasto perenne
	<i>Poa ligularis</i>	Nativa	1	Pasto perenne
	<i>Bromus pictus</i>	Nativa	1	Pasto perenne
Potrok Aike	<i>Poa spiciformis</i>	Nativa	1	Pasto perenne
	<i>Festuca pyrogea</i>	Nativa	1	Pasto perenne
	<i>Carex andina</i>	Nativa	1	Pasto perenne
Monte Oriental	<i>Nassella tenuis</i>	Nativa	0.5	Pasto perenne
	<i>Piptochaetium napostaense</i>	Nativa	1	Pasto perenne
Chacra Patagones	<i>Nassella longiglumis</i>	Nativa	1	Pasto perenne
	<i>Poa ligularis</i>	Nativa	1	Pasto perenne
Los Cerrillos	<i>Aristida mendocina</i>	Nativa	1	Pasto perenne
	<i>Setaria pampeana</i>	Nativa	1	Pasto perenne
	<i>Cordobia argenta</i>	Nativa	1	Arbusto perenne
	<i>Pappophorum krappovickassi</i>	Nativa	0.5	Pasto perenne
Napostá	<i>Nassella nessiana</i>	Nativa	1	Pasto perenne
	<i>Avena barbata</i>	Exótica	1	Pasto anual
	<i>Bromus catarthicus</i>	Nativa	1	Pasto anual
Las Chilcas	<i>Schedonorus arundinaceus</i>	Exótica	1	Pasto perenne
	<i>Paspalum dilatatum</i>	Nativa	1	Pasto perenne
San Claudio	<i>Festuca arundinacea</i>	Exótica	1	Pasto perenne
Mar Chiquita	<i>Festuca arundinacea</i>	Exótica	1	Pasto perenne
	<i>Agrostis montevidiensis</i>	Nativa	1	Pasto perenne
	<i>Poa lanigera</i>	Nativa	1	Pasto perenne

Cuadro A 3.4: Valores de índice estandarizado de precipitación y evapotranspiración (SPEI) para cada sitio y año de sequía experimental (desde el primer año al cuarto).

Sitio	SPEI	SPEI	SPEI	SPEI
	Tiempo 1	Tiempo 2	Tiempo 3	Tiempo 4
Río Mayo	-0.01	0.81	-0.07	-0.81
Potrok Aike	1.76	-0.40	1.96	0.70
Los Cerrillos	0.98	1.43	-0.19	-0.19
Monte Oriental	0.09	1.26	0.05	-0.24
Chacra				
Patagones	nd	0.91	0.17	0.59
Napostá	-0.34	0.25	-1.93	-2.53

Mar Chiquita	-1.28	0.88	2.02	-0.13
Las Chilcas	0.09	1.42	0.09	<i>nd</i>
San Claudio	1.43	1.18	-0.41	-1.44

Cuadro A 3.5: Resultados del análisis de correlaciones de las variables predictoras a través del método de *Pearson* (coeficientes con valores superiores a  $\pm 0.6$  muestran correlación entre esas variables). Variables consideradas: Productividad primaria neta aérea media (PPNA<sub>M</sub>), Cobertura relativa de pastos (% Pastos), Índices de diversidad (Shannon-Weaver -H-, Riqueza efectiva -eH-, Simpson, Riqueza), Índices de dominancia (Berger-Parker -BP-, inversa de Simpson -1/D-), Temperatura media anual (TMA), evapotranspiración (ETP), % de Carbono y Nitrógeno orgánico del suelo (% C y % N), Precipitación media anual (PPT<sub>M</sub>), Coeficiente de variación de la precipitación (CV\_PPT), Índice de aridez (IA) y % de arena en el suelo (% Arena).

	PPNA <sub>m</sub>	% Pastos	H	eH	D	1/D	BP	Riqueza	TMA	ETP	%C	%N	PPT <sub>M</sub>	CV_PPT	IA	%Arena
PPNA <sub>m</sub>	1	0.44	-0.51	-0.39	-0.51	0.54	0.48	-0.27	0.33	-0.09	<b>0.74</b>	0.37	<b>0.74</b>	0.18	<b>0.91</b>	-0.44
%Pastos	0.44	1	-0.39	-0.34	-0.35	0.31	0.33	-0.28	-0.14	-0.13	<b>0.62</b>	-0.14	0.49	-0.27	0.32	-0.49
H	-0.51	-0.39	1	<b>0.96</b>	<b>0.60</b>	-0.49	<b>-0.88</b>	<b>0.84</b>	-0.26	-0.35	-0.19	0.50	-0.47	-0.34	-0.24	0.38
eH	-0.39	-0.34	<b>0.96</b>	1	<b>0.62</b>	-0.36	<b>-0.77</b>	<b>0.90</b>	-0.34	-0.50	-0.04	<b>0.61</b>	-0.42	-0.46	-0.18	0.33
D	-0.51	-0.35	<b>0.60</b>	<b>0.62</b>	1	<b>-0.65</b>	-0.53	<b>0.65</b>	-0.17	-0.20	-0.27	0.46	-0.41	-0.50	-0.28	0.39
1/D	0.54	0.31	-0.49	-0.36	<b>-0.65</b>	1	0.51	-0.34	0.09	-0.13	0.48	-0.12	0.33	0.12	0.25	-0.36
BP	0.48	0.33	<b>-0.88</b>	<b>-0.77</b>	-0.53	0.51	1	-0.56	0.03	0.13	0.24	-0.41	0.33	0.10	0.32	-0.39
Riqueza	-0.27	-0.28	<b>0.84</b>	<b>0.90</b>	<b>0.65</b>	-0.34	-0.56	1	-0.30	0.13	0	0.46	-0.31	-0.53	-0.03	0.24
TMA	0.33	-0.14	-0.26	-0.34	<b>-0.17</b>	0.09	0.03	-0.30	1	0.17	-0.01	-0.08	0.39	<b>0.69</b>	0.21	-0.35
ETP	-0.09	-0.13	-0.35	-0.50	-0.20	-0.13	0.13	0.13	0.17	1	-0.53	<b>-0.62</b>	0.03	0.42	0.05	0.20
SPEI	-0.32	-0.37	0.55	<b>0.67</b>	0.49	-0.11	-0.35	<b>0.63</b>	-0.26	-0.43	0.09	0.44	-0.31	-0.44	-0.23	0.36
%C	<b>0.74</b>	<b>0.62</b>	-0.19	-0.04	-0.27	0.48	0.24	0	-0.01	-0.53	1	0.16	<b>0.67</b>	-0.19	<b>0.62</b>	<b>-0.67</b>
%N	0.37	-0.14	0.50	0.61	0.46	-0.12	-0.41	0.46	-0.08	<b>-0.62</b>	0.16	1	-0.15	-0.33	-0.22	0.11
PPT <sub>M</sub>	<b>0.74</b>	0.49	-0.47	-0.42	-0.41	0.33	0.33	-0.31	0.39	0.03	<b>0.67</b>	-0.15	1	0.23	<b>0.98</b>	-0.71
CV_PPT	0.18	-0.27	-0.34	-0.46	-0.50	0.12	0.10	-0.53	<b>0.69</b>	0.42	-0.19	-0.33	0.23	1	0.01	-0.09
IA	<b>0.91</b>	0.32	-0.24	-0.18	-0.28	0.25	0.32	-0.03	0.21	0.05	<b>0.62</b>	-0.22	<b>0.98</b>	0.01	1	-0.53
%Arena	-0.44	-0.49	0.38	0.33	0.39	-0.36	-0.39	0.24	-0.35	0.20	<b>-0.67</b>	0.11	<b>-0.71</b>	-0.09	-0.53	1

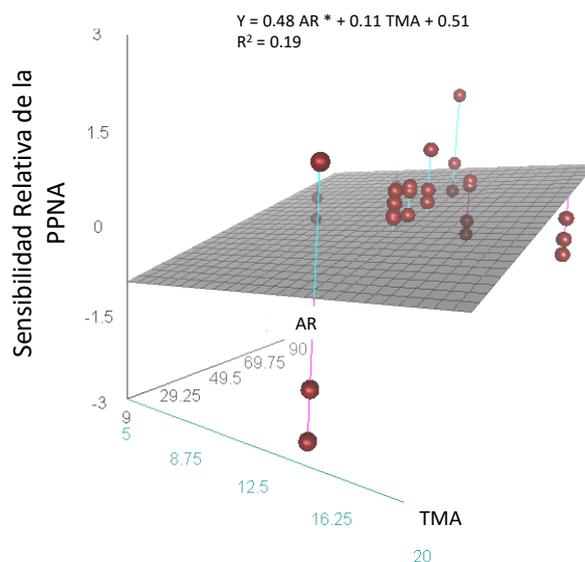


Figura A 3.3: Relaciones de los controles seleccionados para la sensibilidad de la PPNA con índice relativo con los controles % de Arena (AR) y temperatura media anual (TMA; °C) en los modelos de regresión múltiple significativos para el segundo año de sequía experimental incluyendo los nueve sitios de estudio. Cada punto representa las réplicas presentes en cada sitio. El mayor tamaño de los puntos indica mayor cercanía al inicio del eje de % de Arena. El plano muestra el modelo de regresión lineal para estas dos variables predictoras. Ningún factor mostró un efecto significativo con la sensibilidad absoluta; por ende, no se grafica este índice.

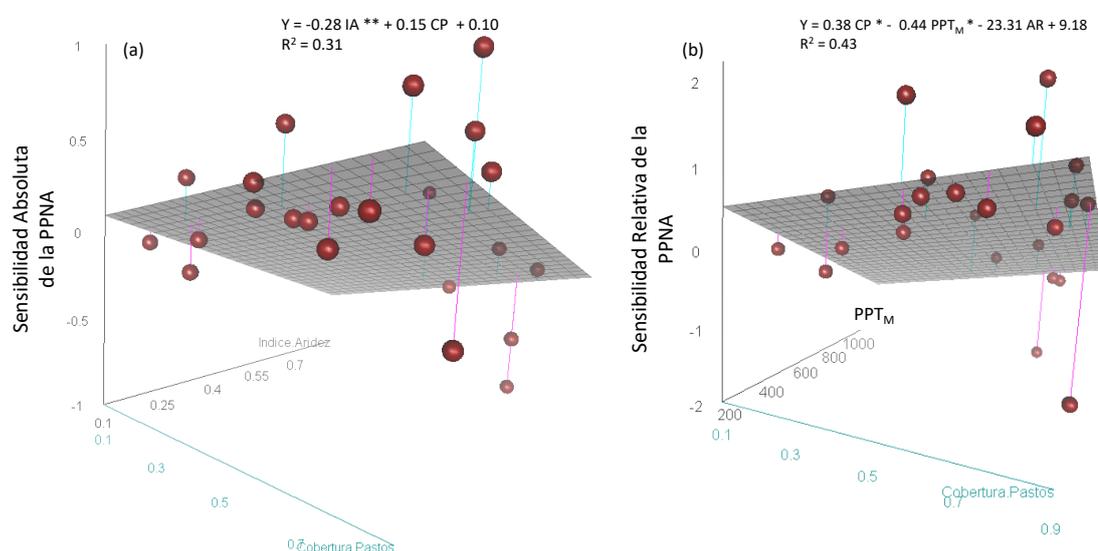


Figura A 3.4: Relaciones de los controles seleccionados para la sensibilidad de la PPNA con índice absoluto (a) con los controles índice aridez y cobertura de pastos y para la sensibilidad de la PPNA con índice relativo (b) con cobertura de pastos (CP) y precipitación media anual (PPT<sub>M</sub>; mm año<sup>-1</sup>) en los modelos de regresión múltiple significativos para el tercer año de sequía experimental incluyendo los nueve sitios de estudio. Cada punto representa las réplicas presentes

en cada sitio. El mayor tamaño de los puntos indica mayor cercanía al inicio del eje de aridez y el de precipitación. El plano muestra el modelo de regresión lineal para estas dos variables predictoras.

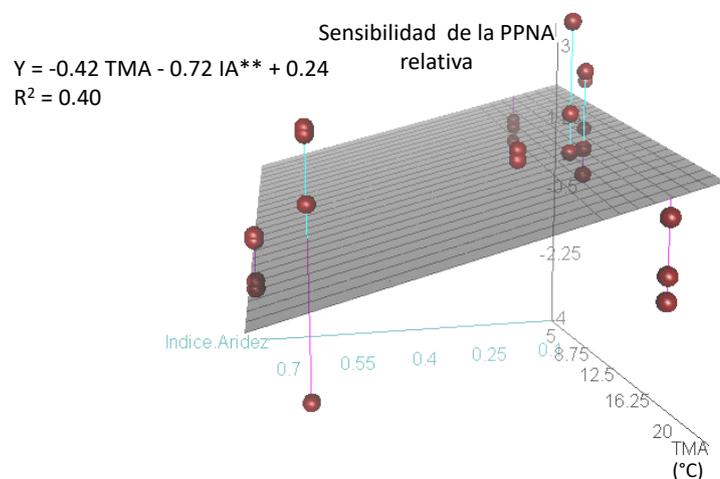


Figura A 3.5: Relaciones de los controles seleccionados para la sensibilidad de la PPNA con índice relativo con el índice de aridez y la temperatura media anual (TMA; °C) en los modelos de regresión múltiple significativos para el cuarto año de sequía experimental incluyendo los nueve sitios de estudio. El mayor tamaño de los puntos indica mayor cercanía al inicio del eje de aridez y PMA. El plano muestra el modelo de regresión lineal para estas dos variables predictoras. Ningún factor mostró un efecto significativo con la sensibilidad absoluta; por ende, no se grafica este índice.

### **Apéndice 3: Material Suplementario de Capítulo 4**

Cuadro A 4.1: Efectos directos de la sequía (%) en especies forrajeras de pastizales ubicados a lo largo de un gradiente de aridez en Argentina, América del Sur. Cobertura media previa a la sequía y posterior a la sequía de 3 años y la productividad media de forraje de cada especie forrajera dominante (con información de procedencia, vida útil y forma de vida y factor de aptitud del forraje (Easdale & Aguiar., 2012; Oñatibia et al., 2015; Ambrosino et al., 2021; Guevara et al., 2002; Ojeda et al., 2018) para todos los años experimentales de sequía, para el tercer año experimental de sequía y la comparación de la productividad del tercer año de sequía con la productividad en pretratamiento se informan las condiciones (T0 vs. T3). Cada valor es el promedio de las réplicas en cada sitio (n=3; n=4) y el EE asociado con el cambio porcentual entre Control y Sequía.

Sitios	Principales especies forrajeras dominantes		Procedencia de las principales especies forrajeras dominantes		Aptitud forrajera	Historia y forma de vida	Cobertura media de la especie forrajera dominante pre-sequia (%)		Cobertura media de la especie forrajera dominante post-sequia (%)		Biomasa media de especies forrajeras bajo sequia (g m <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> , %)		Biomasa de especies forrajeras del último año experimental de sequia (g m <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> , %)		Cambio en biomasa de especies forrajeras bajo sequia (Δ=Tiempo inicial-Tiempo final) (g m <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> , %)	
Río Mayo	<i>Pappostipa speciosa</i>	<i>Poa ligularis</i>	Nativa	Nativa	0.5	Pasto perenne	13.50 ± 2.37	9.91 ± 18.00	3.90 ± 0.80 (-20%)	3.88 ± 0.98 (-20%)	1.20 ± 0.23 (-23%)	3.88 ± 0.98 (-20%)	5.44 ± 1.80 (-61%)	6.30 ± 0.33 (-54%)	0.13 ± 0.25 (-40%)	
	<i>Bromus pictus</i>	<i>Poa spiciformis</i>	Nativa	Nativa	1	Pasto perenne	0.60 ± 0.01	12.33 ± 3.80	1.40 ± 0.30 (-26%)	1.10 ± 0.20 (-52%)	1.31 ± 0.90 (-54%)	0.20 ± 0.10 (-50%)	1.75 ± 0.74 (-62%)	1.43 ± 0.74 (-41%)	1.25 ± 0.43 (-52%)	
Potrak Aike	<i>Festuca pyraea</i>	<i>Carex andina</i>	Nativa	Nativa	1	Pasto perenne	8.50 ± 2.00	5.33 ± 2.08	2.20 ± 0.70 (-49%)	5.30 ± 1.10 (-54%)	101.40 ± 40.50 (-54%)	38.20 ± 14.50 (-62%)	0.16 ± 0.15 (-54%)	0.18 ± 0.11 (-62%)	NA	
Monte Oriental	<i>Nassella tenuis</i>	<i>Piptochaetium napostaense</i>	Nativa	Nativa	0.5	Pasto perenne	28.60 ± 2.50	26.00 ± 19.70	19.40 ± 6.41	NA	0.16 ± 0.15 (-54%)	0.18 ± 0.11 (-62%)	NA	NA	NA	
Chacra Patagones	<i>Nassella longiglumis</i>	<i>Poa ligularis</i>	Nativa	Nativa	1	Pasto perenne	30.80 ± 9.24	4.00 ± 5.20	30.80 ± 9.24	4.00 ± 5.20	45.16 ± 14.40 (-18%)	13.40 ± 7.40 (-78%)	17.90 ± 5.10 (+127%)	27.10 ± 13.10 (+126%)	13.10 ± 1.23 (+127%)	
	<i>Aristida mendocina</i>	<i>Setaria pampaena</i>	Nativa	Nativa	1	Pasto perenne	15.90 ± 5.10	10.41 ± 6.30	15.90 ± 5.10	10.41 ± 6.30	49.90 ± 41.80 (+206%)	13.20 ± 11.90 (+52%)	11.85 ± 2.50 (-55%)	5.00 ± 2.30 (-56%)	39.70 ± 2.50 (-80%)	
Los Cerrillos	<i>Coradobia argenta</i>	<i>Pappopharum knappovickassi</i>	Nativa	Nativa	1	Arbusto perenne	14.00 ± 3.00	1.45 ± 2.52	21.80 ± 6.90	26.42 ± 20.70 (+132%)	30.20 ± 26.70 (+59%)	15.44 ± 6.13 (+8455%)	5.26 ± 5.76 (+52%)	55.35 ± 6.45 (+270%)	5.26 ± 5.76 (+52%)	
	<i>Nassella nessiana</i>	<i>Avena barbata</i>	Nativa	Exótica	0.5	Pasto perenne	7.40 ± 28.91	14.60 ± 5.94	40.40 ± 5.50	2.33 ± 2.31	68.20 ± 1.50 (-84%)	1.50 ± 1.40 (-95%)	41.42 ± 12.50 (-63%)	36.10 ± 13.80 (-185%)	299.25 ± 160.2 (-99%)	
Napostá	<i>Bromus catarcticus</i>	<i>Festuca arundinacea</i>	Nativa	Exótica	1	Pasto anual	37.20 ± 2.60	61.70 ± 7.71	37.20 ± 2.60	61.70 ± 7.71	35.90 ± 11.10 (-63%)	42.48 ± 10.60 (-57%)	0.80 ± 0.60 (-57%)	75.21 ± 11.50 (-99%)	450.21 ± 19.1 (+96%)	
Las Chilcas	<i>Paspalum dilatatum</i>	<i>Festuca arundinacea</i>	Nativa	Exótica	1	Pasto perenne	80.00 ± 8.30	62.50 ± 17.70	80.00 ± 8.30	62.50 ± 17.70	379.10 ± 123.90 (+32%)	536.80 ± 436.90 (+54.5%)	124.80 ± 16.90 (+18.5%)	133.60 ± 9.80 (-81%)	133.60 ± 9.80 (-81%)	
San Claudio	<i>Festuca arundinacea</i>	<i>Festuca arundinacea</i>	Exótica	Exótica	1	Pasto perenne	70.00 ± 1.80	NA	70.00 ± 1.80	NA	664.20 ± 225.40 (+42%)	NA	NA	NA	NA	
Mar Chiquita	<i>Agrostis montevidensis</i>	<i>Poa lanigera</i>	Nativa	Nativa	1	Pasto perenne	37.40 ± 12.40	53.40 ± 19.04	37.40 ± 12.40	53.40 ± 19.04	367.40 ± 240.10 (+56%)	496.50 ± 224.10 (+62%)	229.10 ± 14.00 (+16%)	73.20 ± 1.84 (-73%)	73.20 ± 1.84 (-73%)	
	<i>Poa lanigera</i>	<i>Poa lanigera</i>	Nativa	Nativa	1	Pasto perenne	9.60 ± 4.45	4.00 ± 3.24	9.60 ± 4.45	4.00 ± 3.24	75.55 ± 23.85 (+245%)	29.33 ± 33.60 (+347%)	NA	NA	NA	
	<i>Poa lanigera</i>	<i>Poa lanigera</i>	Nativa	Nativa	1	Pasto perenne	8.80 ± 1.90	13.00 ± 11.05	8.80 ± 1.90	13.00 ± 11.05	37.90 ± 0.60 (-86%)	NA	NA	NA	NA	

Cuadro A 4.2: Efectos directos de la sequía (%) sobre la productividad de especies no forrajeras en sitios de pastizales ubicados a lo largo de un gradiente de aridez en Argentina, América del Sur. Se informa el cambio medio inducido por la sequía en la productividad de las especies no forrajeras, para el tercer año experimental de sequía, y se compara el tercer año de sequía con las condiciones previas al tratamiento (T0 vs. T3). La proporción (%) de spp forrajeras vs no forrajeras de la condición inicial (T0) y después de los tres años de sequía (T3) se informa en las dos últimas columnas. Cada valor es el promedio de las réplicas en cada sitio (n=3; n=4).

Sitios	Cambio medio inducido por la sequía en la biomasa de especies no forrajeras (%)	Cambio en el tercer año experimental de sequía en la biomasa de especies no forrajeras (%)	Cambio en parcelas de sequía de biomasa de especies no forrajeras (T3/T0) (%)	Porcentaje de Spp forrajeras vs. Spp no forrajeras (T0)	Porcentaje de especies forrajeras frente a especies no forrajeras después de la sequía (T3)
Río Mayo	-13.00	-25.00	+40.00	74.00	54.00
Los Cerrillos	-29.00	-42.00	-55.00	38.00	42.00
Potrok Aike	-14.70	-31.00	-69.00	38.00	38.00
Monte Oriental	+116.00	+219.00	-73.00	45.00	24.00
Chacra Patagones	+42.50	+85.00	+3.00	95.00	93.00
Napostá	-29.30	-51.00	-69.00	57.00	62.00

Cuadro A 4.4: Características del suelo de sitios de ecosistemas pastoriles ubicados a lo largo de un gradiente de aridez en Argentina, América del Sur (condición de referencia y pre-tratamiento). Los valores promedio de carbono orgánico del suelo, nitrógeno, relación C:N, textura del suelo y el porcentaje relativo de arena se obtienen de informes a largo plazo de cada sitio estimado para 0-15 cm de profundidad.

Sitios	% de Carbono orgánico del suelo	% de Nitrógeno orgánico del suelo	Ratio C:N	Textura	Porcentaje de arena
Río Mayo	0.50	0.06	8.33	Arenoso	90.70
Potrok Aike	2.30	0.19	11.90	Franco arenoso	81.00
Monte Oriental	0.96	0.06	16.00	Franco arenoso	79.83
Chacra Patagones	1.30	0.12	10.61	Franco arcillo arenoso	50.82
Los Cerrillos	0.40	0.05	8.00	Franco arenoso	65.00
Napostá	1.40	0.32	4.36	Franco arenoso	54.50
Las Chilcas	4.10	0.36	11.47	Franco limoso	9.20
San Claudio	2.05	0.17	11.99	Franco	42.65
Mar Chiquita	2.24	0.20	11.20	Franco arenoso	74.55

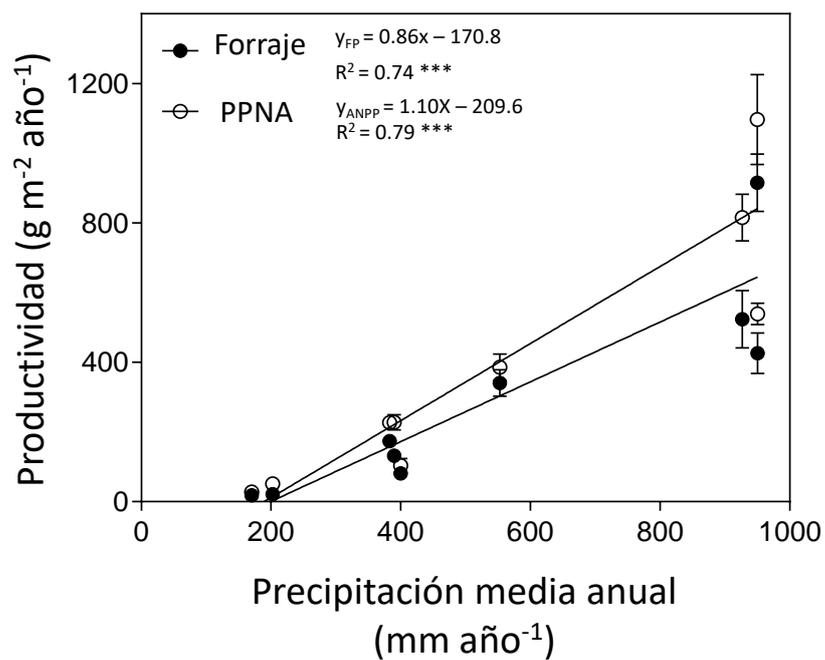


Figura A 4.1: Productividad forrajera (círculos negros) y productividad primaria neta aérea (PPNA, círculos blancos) en  $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$  (media  $\pm$  SE) de los ecosistemas pastoriles a lo largo de un gradiente de precipitación en Argentina, América del Sur. Ambos modelos fueron estadísticamente significativos ( $p < 0.05$ ).

#### Apéndice 4: Material Suplementario de Capítulo 5

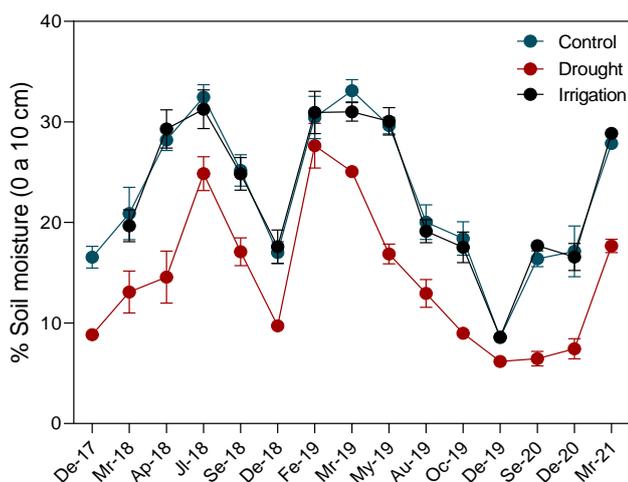


Figura A 5.1: Variación de la humedad del suelo (en los primeros 10 cm de profundidad) desde el inicio del experimento hasta el cuarto año. Cada una de las curvas corresponden a cada tratamiento donde: Sequía (rojo), Control (azul) y Riego (negro).

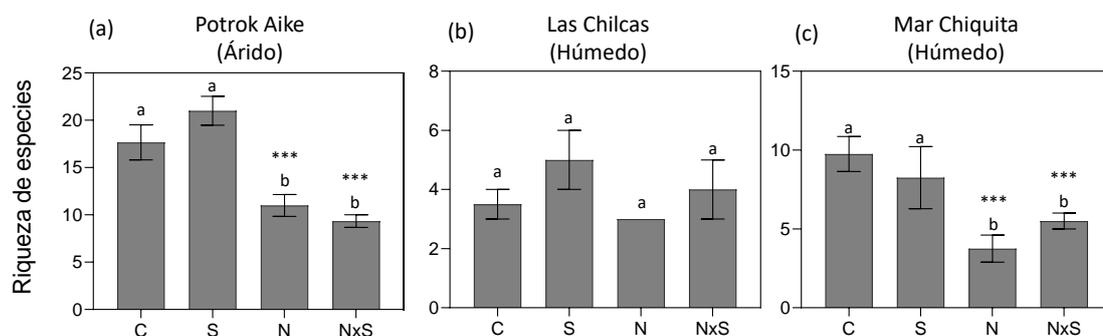


Figura A 5.2: Cambios en la riqueza de especies según tratamientos para el último año experimental: Control (C), Sequía (S), con Agregado de nutrientes (N) y la interacción Agregado de nutrientes y sequía (NxS) en cada sitio (Potrok Aike, árido; Las Chilcas y Mar Chiquita, húmedos). Las diferencias significativas de cada tratamiento relativo al Control están indicadas con asteriscos (donde \*\*\* $p < 0.001$ , \* $p < 0.05$  y puntos para diferencias marginales) y letras distintas (con  $\alpha = 0.05$ )