

**Variación espacial y temporal de la estructura y el
funcionamiento de humedales. Los mallines de la Patagonia.**

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

Matías H. Curcio
Ing. Agrónomo - Universidad de Buenos Aires - 2016

Lugar de trabajo: EEA INTA Esquel, Chubut; CONICET



FAUBA

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



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Gonzalo Irisarri

Ing. Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Msc. Recursos Naturales (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Co-director

Martín Oesterheld

Ing. Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

PHD (Syracuse University)

Consejero de estudios

Guillermo Carlos García Martínez

Ing. Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Msc. Recursos Naturales (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

JURADO

Juan José Gaitán

Ing. Agrónomo (Universidad Nac. de Luján)

Msc. Recursos Naturales (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Luciana Ghermandi

Licenciada en Biología (Universidad Nacional del Comahue)

Doctora en Biología (Universidad Nacional del Comahue)

JURADO

Andrea Soledad Enriquez

Licenciada en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional del Comahue)

Doctora en Biología (Universidad Nacional del Comahue)

Fecha de defensa de la tesis: 27 de julio de 2023

Declaración

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



Matías Hernán Curcio

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

Curcio, M.; Irisarri, G.; García Martínez, G.; Oesterheld, M. Trends of Aboveground Net Primary Productivity of Patagonian Meadows, the Omitted Ecosystem in Desertification Studies. *Remote Sens.* 2023, 15, 2531. <https://doi.org/10.3390/rs15102531>

ÍNDICE GENERAL

1. CAPÍTULO 1 – Introducción general.....	1
1.1 Problema y antecedentes	2
1.1.1 Vegas insertas en zonas áridas.....	2
1.1.2 Cambios florísticos y su relación con controles ambientales	7
1.1.3 Variación espacial y temporal de la PPNA y sus relaciones con controles ambientales.	10
1.1.4 Disponibilidad de nutrientes y el impacto de la fertilización	13
1.2 Objetivos y organización de la tesis	18
1.3 Área de estudio.....	23
2. CAPÍTULO 2 – Variación espacial de la composición florística de mallines patagónicos y su relación con controles ambientales	27
2.1 Introducción.....	28
2.1.1 Objetivo	31
2.1.2 Hipótesis	31
2.2 Metodología.....	32
2.2.1 Área de estudio	32
2.2.2 Datos	33
2.2.2.1 Recopilación de censos florísticos	33
2.2.2.2 Caracterización de la vegetación.....	34
2.2.2.3 Obtención de datos geográficos y climáticos.....	35
2.2.3 Análisis de datos	36
2.3 Resultados.....	39
2.3.1 Riqueza florística e invasión por especies exóticas.....	39
2.3.2 Asociación de la riqueza de especies con la latitud, precipitación y temperatura	42
2.3.3 Arreglo espacial de las comunidades vegetales.....	44
2.4 Discusión	51
2.5 Conclusión.....	57
3. CAPÍTULO 3 – Variación espacial y temporal de la PPNA y sus relaciones con controles ambientales.....	59
3.1 Introducción.....	60
3.1.1 Objetivo	62
3.1.2 Hipótesis	62
3.2 Metodología.....	64
3.2.1 Área de estudio	64

3.2.2 Datos	66
3.2.2.1 Selección de áreas a analizar	66
3.2.2.2 Estimación de PPNA	68
3.2.2.3 Obtención de datos geográficos y climáticos	70
3.2.2.4 Procesamiento de la base de datos	70
3.3.3 Análisis	72
3.3 Resultados.....	77
3.3.1 Asociación entre la PPNA y su variación espacial y temporal con la precipitación y temperatura.	77
3.3.2 Tendencias del funcionamiento en las últimas dos décadas	82
3.3.2.1 Tendencias de la PPNA en mallines y estepas	82
3.3.2.2 Tendencia global de la PPNA en mallines y estepas	83
3.3.2.3 Relación entre las tendencias de la PPNA y de la heterogeneidad espacial con controles ambientales.	85
3.3.3 Síndromes de cambio en mallines	86
3.4 Discusión	87
3.5 Conclusión.....	93
4. CAPÍTULO 4 - Impacto sobre la PPNA y la estructura de la comunidad de la fertilización de mallines y su eficiencia agronómica	95
4.1 Introducción.....	96
4.1.1 Objetivo	99
4.1.2 Hipótesis	100
4.2 Metodología.....	101
4.2.1 Área de estudio	101
4.2.2 Datos	102
4.2.2.1 Conjunto de ensayos para comprender las variaciones espaciales en una única temporada de fertilización	104
4.2.2.1.a Descripción general de los ensayos	104
4.2.2.1.b Diseño experimental	105
4.2.2.2 Conjunto de ensayos para comprender las variaciones espacio-temporales de la fertilización.....	106
4.2.2.2.a Descripción general de los ensayos	106
4.2.2.2.b Diseño experimental	107
4.2.3 Análisis	111
4.2.3.1 Variación espacial en una única temporada de fertilización.	111
4.2.3.2 Variación espacio-temporal de la fertilización	112

4.2.3.2.a Efecto de la fertilización en el tiempo	112
4.2.3.2.b Relación entre la EAN acumulada y la proporción de gramíneas en el tiempo.....	113
4.2.3.2.c Relación entre la EAN acumulada y la profundidad de la napa freática	114
4.3 Resultados.....	115
4.3.1 Variación espacial en una única temporada de fertilización.....	115
4.3.2 Variación espacio-temporal de la fertilización	118
4.3.2.1 Efecto de la fertilización en el tiempo.....	118
4.3.2.2 Relación entre la EAN acumulada y la proporción de gramíneas en el tiempo.....	121
4.3.2.3 Relación entre la EAN acumulada y la profundidad de la napa freática	124
4.4 Discusión	126
4.5 Conclusión.....	131
5. CAPÍTULO 5 – Discusión general.....	132
5.1 Resumen	133
5.2 Principales resultados obtenidos.....	133
5.2.1 Riqueza florística	133
5.2.2 Variaciones de la PPNA	135
5.2.3 Impacto de la fertilización, sobre la PPNA, composición florística, y la eficiencia agronómica	137
5.3 Implicancias para la conservación y el manejo de humedales	138
5.4 Perspectivas futuras	144
6. Bibliografía	147
7. Apéndice A.....	166
8. Apéndice B.....	179
9. Apéndice C.....	183

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1. Fotografía de un mallín y su estepa lindante en el que se representa un esquema conceptual del régimen hídrico en mallines patagónicos, el cuál determina la presencia de especies higrófitas y una productividad primaria neta aérea superior a la presente en la estepa. La fotografía de este mallín (-42.946; -71.320) fue tomada desde el Cerro la Cruz, ubicado en la localidad de Esquel, al oeste de la provincia de Chubut.4

Figura 1.2. Mapa de la región patagónica correspondiente al área de estudio, ubicada al extremo sur del continente americano (figura inserta en margen superior izquierdo). Se encuentran representados los censos de vegetación recopilados (puntos rosas; capítulo 2), las áreas de mallín a ser evaluadas mediante el uso de sensores remotos (polígonos verdes, capítulo 3) y los sitios de mallín en los que se realizaron ensayos de fertilización (estrellas amarillas; capítulo 4). Las líneas punteadas delimitan las unidades de vegetación en Patagonia (IDE Chile 2017; Oyarzabal et al. 2018) y, a modo de referencia, se encuentran identificadas en escala de grises y con un número aquellas que presentaron alguno de dichos censos, áreas o ensayos de fertilización: 1: Estepa arbustivo gramínea; 2: Estepa gramínea de *Festuca pallescens*; 3: Estepa gramínea húmeda de *Festuca gracillima*; 4: Bosque caducifolio de *Nothofagus sp.* y Selva pluvial templada; 5: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Empetrum rubrum*; 6: Estepa arbustiva serrana con *Colliguaja integerrima*; 7 Estepa baja de *Senecio algens* y *Oxalis compacta*; 8: Estepa arbustiva alta y gramínea arbustiva; 9: Estepa arbustiva baja; 10: Estepa gramínea seca de *Festuca gracillima*; 11: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Chilotrimum diffusum*; 12: Estepa mediterránea-templada oriental de *Festuca gracillima*; 13: Estepa arbustiva ecotonal con *Prosopis denudans*; 14: Matorral arborescente caducifolio templado-antiboreal andino de *Nothofagus antarctica* y *Chilotrimum diffusum*; 15: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Mulinum spinosum*. 16: Estepa arbustiva baja con *Mulguraea tridens*; 17: Estepa arbustiva baja con *Nardophyllum bryoides*; 18: Estepa arbustiva con *Chuquiraga avellanadae*. Línea negra gruesa y discontinua corresponde al Río Colorado.....24

Figura 2.1. Ubicación de los censos de vegetación en mallines patagónicos (puntos blancos) a lo largo de 15 unidades de vegetación de la Patagonia (IDE Chile 2017; Oyarzabal et al. 2018), al extremo sur del continente americano (figura inserta en margen superior izquierdo). Las líneas punteadas delimitan las unidades de vegetación de Patagonia y se encuentran identificadas en colores y con un número aquellas que presentaron algún censo: 1: Estepa arbustivo gramínea; 2: Estepa gramínea de *Festuca pallescens*; 3: Estepa gramínea húmeda de *Festuca gracillima*; 4: Bosque caducifolio de *Nothofagus sp.* y Selva pluvial templada; 5: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Empetrum rubrum*; 6: Estepa arbustiva serrana con *Colliguaja integerrima*; 7 Estepa baja de *Senecio algens* y *Oxalis compacta*; 8: Estepa arbustiva alta y gramínea arbustiva; 9: Estepa arbustiva baja; 10: Estepa gramínea seca de *Festuca gracillima*; 11: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Chilotrimum diffusum*; 12: Estepa mediterránea-templada oriental de *Festuca gracillima*; 13: Estepa arbustiva ecotonal con *Prosopis denudans*; 14: Matorral arborescente caducifolio templado-antiboreal andino de *Nothofagus antarctica* y *Chilotrimum diffusum*; 15: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Mulinum spinosum*. Línea negra discontinua corresponde al Río Colorado.33

Figura 2.2. Porcentaje de especies (a) y cobertura media (b) de diferentes hábitos de crecimiento y grupos taxonómicos (hierbas no leguminosas perennes, hierbas leguminosas perennes, gramíneas perennes, graminoides perennes, hierbas no leguminosas anuales, hierbas leguminosas anuales, gramíneas anuales y graminoides anuales) de la flora nativa (barras verdes) y exótica (barras rojas). El gráfico insertado (a.1) en el panel superior (a) corresponde al porcentaje total de especies por origen. El porcentaje total de especies en el panel superior (a) corresponde a 180 especies completamente identificadas con información sobre el hábito de crecimiento, grupo taxonómico y origen. Las líneas verticales en el panel inferior (b) representan el desvío estándar de las medias.41

Figura 2.3. Asociación entre la riqueza de especies, ya sea totales, nativas o exóticas (a) y el porcentaje de especies exóticas (b), con la latitud (a.1 y b.1) y con la temperatura (a.2) y la precipitación (b.2), para mallines de la Patagonia. Los modelos se ajustaron mediante modelos de regresión lineal generalizado con distribución poisson (valor p para la riqueza total <0.001 , valor p para riqueza nativa <0.001 y valor p para riqueza exótica <0.001) y binomial (valor p para el porcentaje de especies exóticas <0.001).44

Figura 2.4. Dendograma del análisis de conglomerado que muestra las diez comunidades de género definidas (A - J). Las comunidades se representan en una gama de colores según su familia de comunidad (FC), es decir, según agrupaciones de comunidades más similares entre sí: FC1: A, B y C (tonalidad verde); FC2: D, E, F, G y H (tonalidad violeta); FC3: I y J (tonalidad azul).45

Figura 2.5. En el panel superior, cobertura media (%) de monocotiledóneas y dicotiledóneas (a); gramíneas y graminoides monocotiledóneas (b); y hierbas leguminosas y no leguminosas dicotiledóneas (c) en diez comunidades de mallines patagónicos. En el panel inferior, cobertura media (%) de especies exóticas (d); diversidad alfa (e); y diversidad beta (f) en diez comunidades de mallines patagónicos. Las comunidades están dispuestas de izquierda a derecha en orden decreciente de cobertura de monocotiledóneas. Las líneas verticales representan el desvío estándar de las medias. Letras diferentes indican diferencias entre medias (valor $p < 0.05$, test de Kruskal Wallis).47

Figura 2.6. Media (a) y coeficiente de variación (CV) (b) del índice verde normalizado (IVN) para el período 1996-2015 (septiembre a mayo) en diez comunidades vegetales de mallines patagónicos. Las comunidades están dispuestas de izquierda a derecha en orden decreciente de IVN.48

Figura 2.7. Ubicación de las diez comunidades vegetales de mallines en la región patagónica (panel a) y la cantidad y proporción de censos por comunidad (panel b) en las unidades de vegetación (IDE Chile 2017, Oyarzabal *et al.* 2018) que presentaron al menos un censo de vegetación en mallines. Las comunidades se encuentran representadas en una gama de colores según su familia de comunidad (FC): FC1: A, B y C (tonalidad verde, paneles a.1 y b); FC2: D, E, F, G y H (tonalidad violeta, paneles a.2 y b); FC3: I y J (tonalidad azul, paneles a.3 y b). En el panel a, la línea negra discontinua corresponde al Río Colorado y las unidades de vegetación están representadas en una gama de colores que va del negro al blanco. En ambos paneles, las unidades de vegetación se encuentran identificadas con un número: 1: Estepa arbustivo graminosa; 2: Estepa graminosa de *Festuca pallescens*; 3: Estepa graminosa húmeda de *Festuca gracillima*; 4: Bosque

caducifolio de *Nothofagus sp.* y Selva pluvial templada; 5: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Empetrum rubrum*; 6: Estepa arbustiva serrana con *Colliguaja integerrima*; 7 Estepa baja de *Senecio algens* y *Oxalis compacta*; 8: Estepa arbustiva alta y gramínea arbustiva; 9: Estepa arbustiva baja; 10: Estepa gramínea seca de *Festuca gracillima*; 11: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Chiliodictyon diffusum*; 12: Estepa mediterránea-templada oriental de *Festuca gracillima*; 13: Estepa arbustiva ecotonal con *Prosopis denudans*; 14: Matorral arborescente caducifolio templado-antiboreal andino de *Nothofagus antarctica* y *Chiliodictyon diffusum*; 15: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Mulinum spinosum*. 50

Figura 3.1. Áreas de mallín (verde) y estepa (naranja) con las que se trabajó en este capítulo, ubicadas en la región patagónica, al extremo sur del continente americano (figura inserta en margen superior izquierdo). Las líneas punteadas delimitan las unidades de vegetación en Patagonia (IDE Chile 2017; Oyarzabal et al. 2018). A modo de referencia, en escala de grises y con un número se identifican las 18 unidades que presentaron áreas de mallín: 1: Estepa arbustiva gramínea; 2: Estepa gramínea de *Festuca pallescens*; 3: Estepa gramínea húmeda de *Festuca gracillima*; 4: Bosque caducifolio de *Nothofagus sp.* y Selva pluvial templada; 5: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Empetrum rubrum*; 6: Estepa arbustiva serrana con *Colliguaja integerrima*; 7 Estepa baja de *Senecio algens* y *Oxalis compacta*; 8: Estepa arbustiva alta y gramínea arbustiva; 9: Estepa arbustiva baja; 10: Estepa gramínea seca de *Festuca gracillima*; 11: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Chiliodictyon diffusum*; 12: Estepa mediterránea-templada oriental de *Festuca gracillima*; 13: Estepa arbustiva ecotonal con *Prosopis denudans*; 14: Matorral arborescente caducifolio templado-antiboreal andino de *Nothofagus antarctica* y *Chiliodictyon diffusum*; 15: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Mulinum spinosum*. 16: Estepa arbustiva baja con *Mulgaurea tridens*; 17: Estepa arbustiva baja con *Nardophyllum bryoides*; 18: Estepa arbustiva con *Chuquiraga avellanadae*. La línea negra discontinua corresponde al Río Colorado..... 65

Figura 3.2. Comparación entre la capa de áreas de mallín creada por Merlo (2017; polígonos amarillos), a partir de una clasificación previa realizada por Crego et al. (2014), y la edición de dicha capa para abordar este capítulo (polígonos verdes). Se ejemplifica el contraste entre ambas capas en la provincia de Tierra del Fuego (a.1 y a.2) y la incorporación de nuevas áreas de mallín, a partir de bibliografía, en el sur de la provincia de Santa Cruz (b). Recuadro con línea punteada en a.1 corresponde al área representada a mayor detalle, menor escala, en el panel a.2. 67

Figura 3.3. Áreas de mallín (polígonos verdes) y su respectivo par de estepa lindante (polígonos naranjas), ubicadas próximas a la localidad de Río Mayo en la provincia de Chubut (-45.69, -70.33). Los números identifican cada área de mallín con su par de estepa correspondiente. 68

Figura 3.4. Representación conceptual de la caracterización de los síndromes de cambio en ecosistemas como los mallines. Los síndromes de cambio propuestos se basan en la combinación de la tendencia relativa de cambio (TRC) (positiva, flecha verde, y negativa, flecha roja) en la producción primaria neta aérea (PPNA) y de su heterogeneidad espacial, desviación estándar espacial ($Desvest_{\text{espacial}}$). Para estimar estas tendencias se propone la regresión de $\ln(PPNA)$ o $\ln(Desvest_{\text{espacial}} \text{ de la PPNA})$ contra la variable independiente

tiempo. La pendiente de estas regresiones representa un estimador directo de la TRC anual de la PPNA o de su heterogeneidad. Por lo tanto, son cuatro los síndromes de cambio propuestos: I (verde), situación de mejora definida por aumento de PPNA y disminución del $Desvest_{espacial}$ en el tiempo; II (amarillo), degradación leve definida por aumento de PPNA y $Desvest_{espacial}$; III (naranja), degradación moderada definida por disminución de PPNA, pero aumento de $Desvest_{espacial}$; y IV (rojo), degradación severa definida por la disminución de ANPP y $Desvest_{espacial}$ 76

Figura 3.5. Relación entre la productividad primaria neta aérea (PPNA) (a); el desvío estándar espacial de la PPNA (b.1); el coeficiente de variación (CV) espacial de la PPNA (b.2); desvío estándar interanual de la PPNA (c.1) y CV interanual de la PPNA (c.2) en función de la precipitación media anual (panel izquierdo) y la temperatura media anual (panel derecho), en mallines (puntos verdes) y estepas (puntos naranjas). Cada punto corresponde al valor promedio en cada área de mallín o estepa, en el período 2000-2019. Las líneas negras representan el ajuste de un modelo lineal (valor $p < 0.05$). Para mayor detalle de los modelos representados en esta figura ver el cuadro 3.1..... 80

Figura 3.6. Relación entre el coeficiente de variación (CV) interanual de la productividad primaria neta aérea (PPNA) y el CV interanual de la precipitación en áreas de mallín (puntos verdes) y estepas lindantes a los mallines (puntos naranjas). Cada punto corresponde al valor de diferentes áreas de mallín o estepa, en el período 2000-2019. La línea punteada representa la relación 1:1 entre ambas variables..... 82

Figura 3.7. Distribución de la tasa relativa de cambio (TRC) de la productividad primaria neta aérea (PPNA) en mallines en función de la TRC de la PPNA en estepas lindantes a los mallines. Cada punto corresponde a la TRC de la PPNA de un área de mallín y la de su par de estepa lindante. Período analizado 2000-2019. Cada color representa los diferentes cuadrantes. TRC positiva en mallines, pero negativa en estepas (cuadrante I, amarillo); TRC positiva en mallines y estepas (cuadrante II, verde); TRC negativa en mallines, pero positiva en estepas (cuadrante III, naranja); y TRC negativa en mallines y estepas (cuadrante IV, rojo). En los márgenes de los cuadrantes se indica el porcentaje y número de casos totales por cuadrante ($n_{total} = 538$, dado que se presentan solo las áreas con par de mallín-estepa). Línea punteada gris corresponde a la relación 1:1. 83

Figura 3.8. Dinámica de la productividad primaria neta aérea (PPNA) a lo largo de las 19 temporadas bajo estudio, en mallines (panel izquierdo) y estepas (panel derecho). Cada punto corresponde al promedio de la PPNA media anual ponderada por superficie de mallín o estepa, ya sea para la totalidad de las áreas (puntos negros) o para un subconjunto de éstas, de acuerdo con su tasa relativa de cambio (TRC) de la PPNA: negativa (puntos rojos) o positivas (puntos verdes). Las líneas llenas representan el ajuste de un modelo lineal significativo (valor $p < 0.05$) y la línea punteada a un ajuste marginalmente significativo (valor $p < 0.1$)..... 84

Figura 3.9. Tasa relativa de cambio (TRC) de la productividad primaria neta aérea (PPNA) en función de la precipitación media anual (1), la TRC de la precipitación (2), y la TRC de la temperatura (3), en mallines (puntos verdes) y estepas (puntos naranjas). Cada punto corresponde a un área de mallín o estepa evaluada, para el período comprendido entre los años 2000 y 2019. Las líneas negras representan el ajuste de un modelo lineal estadísticamente significativo (valor $p < 0.05$) para mallines. Para mayor detalle de los modelos representados en esta figura ver el cuadro B1. 86

Figura 3.10. Distribución de la tasa relativa de cambio (TRC) de la productividad primaria neta aérea (PPNA) en función de la TRC del desvío estándar espacial de la PPNA en áreas de mallín, para el período 2000-2019. Se caracterizaron cuatro posibles síndromes de cambio en mallines, representados en colores: mejora (cuadrante I, verde); degradación leve (cuadrante II, amarillo); degradación moderada (cuadrante III, naranja); degradación severa (cuadrante IV, rojo). En los márgenes de los cuadrantes se indica el porcentaje y número de casos totales por cuadrante (n total = 648). La línea punteada gris corresponde a la relación 1:1..... 87

Figura 4.1. Ubicación de los seis sitios de mallín en los que se realizaron los ensayos de fertilización. Todos los sitios se localizaron en el noroeste de la provincia de Chubut, Argentina (paneles 1 y 2). Las unidades de vegetación (Oyarzabal et al. 2018) en las que se encontraron los sitios de mallín se muestran en color y con referencia numérica (mismo color y número que en fig. 2.1 del capítulo 2) (panel 2): (1) Estepa arbustivo gramínea, en color bordó; (2) Estepa gramínea de *Festuca pallescens*, en rojo. Círculos blancos numerados (paneles 2 y 3) corresponden a los sitios de mallín en los que se fertilizó: 1= 44°10'46.9" lat. Sur, 70°33'20.15" lon. Oeste; 2 = 44°04'26.64" lat. Sur, 70°27'05.42" lon. Oeste; 3= 43°59'29.39" lat. Sur, 70°50'01.8" lon. Oeste; 4= 42°36'10.57" lat. Sur, 70°59'45.34" lon. Oeste; 5= 42°24'45.36" lat. Sur, 70°37'21.37" lon. Oeste; 6 = 42°20'56.06" lat. Sur, 71°08'47.21" lon. Oeste. En escala de grises (mismos colores que en Fig. 1.2 del capítulo 1) se muestran las unidades de vegetación que presentaron algún censo o área de mallín, correspondientes a los capítulos 2 y 3 (panel 2). Además, se presenta la división política en departamentos (líneas naranjas, paneles 2 y 3), la Ruta Nacional 40 (línea celeste punteada, panel 2 y 3) y las localidades cercanas principales (panel 3). 102

Figura 4.2. Productividad primaria neta aérea (PPNA, a y b) y eficiencia agronómica del nitrógeno (EAN, c) obtenidas ante distintas dosis de nitrógeno (N), sin (1; seis sitios) y con (2; tres sitios) fósforo (P), durante la primera temporada de fertilización en seis sitios de mallín (sitio: 1, círculos vacíos; 2, triángulo invertido; 3, círculos llenos; 4, rombos; 5, cuadrados; 6, triángulo) que contaban con distinto porcentaje inicial de gramíneas promedio (20-30%, naranja; 30-40%, verde claro; 40-50%, verde oscuro; 50-60%, azul). Cada punto representa una repetición de cada tratamiento con fertilización en un sitio (a y c). Las líneas representan los ajustes para cada sitio, producto de un modelo lineal que modela la PPNA (b) y la EAN (c) en función de la dosis de N, sin (1) y con (2) P. Dicho modelo consideró la interacción de la dosis de N con los sitios, pero no con el P, dado que en una primera instancia se determinó la ausencia de interacción significativa del P con las dosis de N y los sitios. Líneas continuas corresponden a un modelo lineal cuyo valor de pendiente, dado por la dosis de N, fue significativamente distinto de 0 (valor $p < 0.05$). 116

Figura 4.3. Eficiencia agronómica del nitrógeno (EAN) en función de la proporción inicial de gramíneas, durante la primera temporada de fertilización en seis sitios de mallín. La línea continua representa los valores ajustados a partir de un modelo lineal mixto (valor $p < 0.05$) para la fertilización con nitrógeno (N) tanto sin y con fósforo (P), donde los tratamientos (combinaciones de dosis de N y P) fueron considerados como efecto aleatorio (desvío estándar: intercepto = 0.001738; residual = 12.20). Cada punto representa el valor de EAN para un determinado sitio y nivel de dosis de N. 117

Figura 4.4. Productividad primaria neta aérea (PPNA, a y b) y eficiencia agronómica del nitrógeno (EAN) acumulada (c), obtenidas ante distintas dosis de N, sin (círculos) y con (triángulos) fósforo (P), a lo largo de tres sitios (6, 4 y 5) y durante cuatro años en cada sitio. Los sitios se presentan de izquierda a derecha según la profundidad promedio de la napa freática en primavera: 6, 36.1cm; 4, 23.8cm; 5, 23.1cm. Los colores diferentes dentro de cada panel representan los años de cosecha (2017, naranja; 2018, amarillo; 2019, verde; 2020, azul). Cada punto representa una repetición de cada tratamiento y año. Las líneas continuas corresponden a un modelo lineal cuyo valor de pendiente, dado por la dosis de N, fue significativamente distinto de 0 (valor $p < 0.05$). A su vez, el grosor de las líneas corresponde a la fertilización sin (finas) o con (gruesas) P..... 119

Figura 4.5. Eficiencia agronómica del nitrógeno (EAN) acumulada (a) y proporción de gramíneas (b) en función del año de cosecha en cada uno de los tres sitios de mallín, para cada dosis de nitrógeno (N; 0 (solo para la proporción de gramíneas), gris; 50, marrón; 100, rosa; 150, violeta) sin (círculos y línea fina) y con (triángulos y línea gruesa) fósforo (P). Los sitios se presentan de izquierda a derecha según la profundidad promedio de la napa freática en primavera: 6, 36.1cm; 4, 23.8cm; 5, 23.1cm. Cada punto representa el promedio de EAN por año de cada tratamiento. Líneas continuas corresponden a un modelo lineal cuyo valor de pendiente para cada tratamiento fue significativamente distinto de 0 (valor $p < 0.05$)..... 122

Figura 4.6. Distribución en cuatro cuadrantes de la eficiencia agronómica del nitrógeno (EAN) acumulada en función de la proporción de gramíneas de los tratamientos fertilizados respecto al testigo. Los datos se presentan para cada uno de los tres sitios de mallín, para cada año de cosecha (2017, naranja; 2018, amarillo; 2019, verde) y dosis de N (50, círculos; 100, cuadrados; 150, triángulos) sin (símbolos llenos) y con (símbolos vacíos) fósforo (P). Los sitios se presentan de izquierda a derecha según la profundidad promedio de la napa freática en primavera: 6, 36.1cm; 4, 23.8cm; 5, 23.1cm. En los márgenes de cada cuadrante propuesto se encuentra contabilizado el porcentaje total de casos por cuadrante (en color negro) y el porcentaje de cada cuadrante correspondiente a cada año (misma paleta de colores mencionada anteriormente)..... 124

Figura 4.7. Nivel de la napa freática por año registrada en primavera al momento de fertilizar (a) y su relación con la eficiencia agronómica del nitrógeno (EAN) acumulada (b) durante 4 temporadas en tres sitios de mallín. Los sitios se presentan de izquierda a derecha según la profundidad promedio de la napa freática en primavera: 6, 36.1cm; 4, 23.8cm; 5, 23.1cm. En el panel b, cada punto representa un valor de EAN acumulada registrado en una parcela experimental, fertilizadas con dosis crecientes de N (50, 100 y 150 kgN/ha) y sin o con fósforo (P, 25kgP/ha). Líneas continuas representan un modelo lineal significativo (valor $p < 0.05$, b)..... 125

Figura 5.1. En el panel superior (a) se representa el área de estudio correspondiente a Patagonia, donde se presenta el porcentaje de especies exóticas (escala color azul) de los censos florísticos recopilados en mallines (a.1) y los síndromes de cambio en áreas de mallín (a.2). En el panel inferior (b) para cada síndrome de cambio se presenta el promedio del porcentaje de especies exóticas (b.1) y el porcentaje de la superficie total de mallín que representa (b.2). Las líneas verticales representan el desvío estándar (b.1). Los síndromes de cambio representados en ambos paneles (a.2 y b) son cuatro: 1 (verde), mejora; 2 (amarillo), degradación leve; 3 (naranja): degradación moderada; y 4 (rojo):

degradación severa. Dichos síndromes refieren a las tendencias de la productividad primaria neta aérea (PPNA) (positiva o negativa) y de su heterogeneidad (positiva o negativa) (capítulo 3, sección 3.3.3). 140

Figura 5.2. Capacidad de carga promedio inicial (barras blancas) y final (barras grises) del período 2000-2019 para cada síndrome de cambio (1, mejora, panel verde; 2, degradación leve, panel amarillo; 3, degradación moderada, panel naranja; 4, degradación severa, panel rojo) y para el total de las áreas de mallín (panel blanco). Las líneas verticales representan el desvío estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (valor $p < 0.05$; a partir de un ANOVA y test de Tukey) entre síndromes y el total, en la capacidad de carga inicial (letras mayúsculas) y final (letras minúsculas). Letras distintas en minúscula y color azul indican diferencias significativas (valor $p < 0.05$; a partir de un ANOVA y test de Tukey) entre la capacidad de carga inicial y final para cada síndrome y para el total. La capacidad de carga se estimó para cada área de mallín a partir del método de cálculo propuesto por Golluscio et al. (1998). Es decir, primero se estimó el índice de cosecha y luego la capacidad de carga a partir de las siguientes ecuaciones: $IC (\%) = -5.71 + 0.7154 * (PPNA)^{0.5}$; Capacidad de carga (cabezas ovinas ha^{-1}) = $(PPNA * IC / 100) / \text{consumo individual}$. El consumo individual considerado fue de 350 kgMS oveja $^{-1}$ año $^{-1}$. Para estimar el índice de cosecha (IC) y la capacidad de carga iniciales se consideró la productividad primaria neta aérea (PPNA, en kgMS ha^{-1} año $^{-1}$) de la primera temporada. En cambio, para estimar el IC y la capacidad de carga finales se consideró la PPNA final, estimada a partir de la siguiente expresión: $PPNA_{\text{final}} = PPNA_{\text{inicial}} * (1 + TRC)^{18}$, donde TRC corresponde a la tasa relativa de cambio. Por otra parte, en el eje de la derecha se presenta el cambio global de la capacidad de carga luego de 19 temporadas (barras negras), expresada en número de cabezas ovinas totales. Para su cálculo, primero se ponderó la superficie de cada mallín por la diferencia entre la capacidad de carga final y la inicial. Luego, se realizó la sumatoria de la ganancia o merma total de ovinos para el período 2000-2019 de cada mallín, tanto para un subconjunto de mallines de acuerdo a su síndrome de cambio como para el total de mallines. 142

Figura 5.3. Eficiencia agronómica del nitrógeno (EAN) acumulada, obtenida ante distintas dosis de N, sin (círculos) y con (triángulos) fósforo (P), a lo largo de tres sitios (6, 4 y 5) y durante cuatro años en cada sitio. Los sitios se presentan de izquierda a derecha según la profundidad promedio de la napa freática en primavera: 6, 36.1cm; 4, 23.8cm; 5, 23.1cm. Los colores diferentes dentro de cada panel representan los años (2017, naranja; 2018, amarillo; 2019, verde; 2020, azul), en los que se cosechó en enero. Cada punto representa una repetición de cada tratamiento y año, al igual que en la figura 4.4.c, pero sólo se muestran las repeticiones (casos) que presentaron una EAN mayor a 0 kgMS/kgN (73% de los casos totales). La línea roja horizontal corresponde a la EAN acumulada de indiferencia promedio y la banda gris indica el rango de dicho valor promedio (+/- un desvío estándar, 3.9 kgMS/kgN). La EAN acumulada de indiferencia se estimó para cada año y dosis de N y P, a partir de la relación: $AN_{\text{ac. indif. año } i} = \frac{\sum_i^1 (\text{costo fertilización})}{\sum_i^1 \text{dosis de N} * (\text{precio de venta del kg fardo} - \text{costo por kg enfardado})}$, donde se estimó el costo de fertilización por ha, a partir del costo del fertilizante empleado en cada tratamiento (urea y SPT, cotizados a junio de la primavera a fertilizar, Agroseries CREA, <http://nuevo.redcrea.org.ar:8888/>) y el costo de su aplicación por ha (Bobadilla S., comunicación personal, 21 de abril 2023); el precio de venta por kg de un fardo de 25kg

(obtenido a partir de comunicación con productores de la zona); y el costo que implica enfardar cada kg de fardo (Bobadilla S., comunicación personal, 21 de abril 2023). ..144

Figura A1. Distribución de frecuencia del porcentaje de censos por abundancia de especies exóticas (0-25%; 25-50%; 50-75%; 75-100%), expresado en número porcentual de especies exóticas (barras negras) y cobertura exótica (barras blancas)..... 176

Figura A2. Constancia relativa (a y c) y cobertura media relativa (b y d) por familia (a y b) y género (c y d) para 392 sitios de mallines patagónicos. Las familias y los géneros de las especies que no se pudieron determinar se agrupan como "Desconocido" en letras grises. Las líneas horizontales representan la desviación estándar. En cuanto a los géneros, solo se presentan aquellos con valores de constancia relativa superiores al 5%, lo que representó el 25% del total de géneros presentes en este conjunto de datos..... 177

Figura B1. Tasa relativa de cambio (TRC) de la productividad primaria neta aérea (PPNA) (a) y TRC del desvío estándar espacial de la PPNA (b) en función de la precipitación media anual (1), la temperatura media anual (2), la TRC de la precipitación (3), y la TRC de la temperatura (4), en mallines (puntos verdes) y estepas (puntos naranjas). Cada punto corresponde a un área de mallín o estepa evaluada, para el período comprendido entre los años 2000 y 2019. Las líneas negras representan el ajuste de un modelo lineal estadísticamente significativo (valor $p < 0.05$) para mallines o ambos (línea fina discontinua, sin diferencia entre sus pendientes). Paneles a.1, a.3 y a.4 son los mismos representados en la figura 3.4. Para mayor detalle de los modelos representados en esta figura ver cuadro B1..... 180

Figura B2. Boxplot de la tasa relativa de cambio (TRC) de la precipitación y la temperatura media anual registradas en áreas de mallín y estepa para el período 2000 – 2019..... 180

Figura B3. Relación entre el coeficiente de variación (CV) interanual de la productividad primaria neta aérea (PPNA) y la PPNA media anual para diferentes biomas (rombos negros), pastizales (cuadrados en escala gris), pasturas (triángulos en escala violeta), y estepas (escala roja) y mallines (azul, verde claro y verde oscuro) de Patagonia (círculos). Diferentes biomas de norte América (Knapp y Smith 2001); pastizales y estepas de Mongolia (negro, Bai et al. 2008); pastizales templados de Argentina (gris oscuro, Irisarri y Oesterheld 2020); pastizales templados de Uruguay (gris, Gutiérrez et al. 2020); pastizales de zonas bajas (gris claro) y pasturas de loma (violeta) de la Pampa Deprimida argentina (Durante et al. 2017); pasturas anuales (lila) y perennes de alfalfa (rosa) de la región pampeana de Argentina (Ojeda et al. 2018); estepas (rojo, Jobaggy y Sala 2000; marrón, Irisarri et al. 2012; naranja, áreas evaluadas en este capítulo) y mallines (azul, Buono et al. 2010; verde oscuro, Irisarri et al. 2012; verde claro, áreas evaluadas en este capítulo). Líneas verticales y horizontales representan el rango de variación de la variable dependiente e independiente, respectivamente, desde el mínimo al máximo valor registrado, para aquellos casos que no se cuenta con información detallada (Durante et al. 2017; Gutiérrez et al. 2020). 182

Figura C1. Eficiencia agronómica del nitrógeno (EAN), expresada en kg de materia seca (MS) por kg de N, registrada en diferentes tipos de recurso: pastizal natural (barras en gris claro), pastura (barras en gris oscuro), cultivos agrícolas (barras negras) y mallines (barras verdes). Cada barra corresponde a un valor de EAN para cada sitio o ubicación geográfica considerada, de acuerdo a un único valor informado en la bibliografía o a un

promedio de valores. No se discriminan las dosis de N, dado el amplio rango evaluado entre los diferentes sitios (39 - 420 kgN/ha). Líneas punteadas representan el promedio de EAN para cada tipo de recurso (mismos colores mencionados anteriormente), el cual se muestra a la derecha de cada línea. A continuación, se presenta el detalle del tipo de recurso y/o la referencia bibliográfica correspondiente a cada sitio o área (barra): (1) Estepa degradada, Huang et al. 2019; (2) Bottaro y Zavala 1973; (3) Ayala y Carámbula 1994; (4) Castells 1974; (5) Grecco et al. 1995; (6) Berretta 2005; (7) Rodriguez Palma y Rodriguez 2017; (8) Pastura dominada por *Lolium perenne* y *Agrostis capillaries*, Abassi et al. 2005; (9) Pasto miel (*Setaria sphacelata*), Fuentes Hidalgo 2019; (10) Agropiro alargado (*Thinopyrum ponticum*), Scheneiter et al. 2020; (11) Agropiro, Barbieri et al. 2007; (12) Pastura consociada, Berardo y Marino 2000; (13) Pastura degradada (Ryegrass perenne y Trébol rojo), Guaita et al. 1996; (14) Pastura degradada, Fontanetto y Keller 2005; (15) Ryegrass perenne (*Lolium perenne*), Alcoser Cabascango 2016; (16) *Bromus auleticus*, De Battista y Costa 1997; (17) Festuca y Trébol blanco, Scheneiter y Pagano 1998; (18) Agropiro (*Thinopyrum ponticum*), Piaggio et al. 1998; (19) Agropiro, Piaggio et al. 1998; (20) Pasto llorón (*Eragrostis curvula*), Aduriz et al. 1998; (21) Gatton panic (*Panicum maximun*), Candotti et al. 2001; (22) Pastura polifítica, Berardo 1996; (23) Festuca, Lattanzi y Mazzanti 1997; (24) Pastizales establecidos con *Lolium perenne*, Cardenas et al. 2019; (25) *Digitaria eriantha*, Veneciano et al. 1997; (26) Pastura polifítica, Berardo 1998; (27) Agropiro (*Thinopyrum ponticum*), Grecco et al. 1996; (28) Festuca alta (*Schedonorus arundinaceus*), Islam y Adjesiwor 2020; (29) Agropiro (*Thinopyrum ponticum*), Linari 1998; (30) Arroz, Shivay et al. 2001; (31) Girasol, Álvarez et al. 2013; (32) Arroz, Trigo y Maíz, Zhang et al. 2012; (33) Generalidad de cultivos agrícolas, Dobermann 2005; (34) Arroz, Mahajan et al. 2012; (35) Arroz (*Oryza sativa L.*), Singh et al. 2012; (36) García Martínez et al. 2017; (37) San Martino 2003. Algunas de estas referencias fueron recopiladas en otras fuentes: (2 a 4), (6) y (7) en Madeira de Quadros 2019; (5), (11 a 13), (16 a 20), (22), (23), (25), (27), (29) y (31) en Álvarez et al. 2013; (21) en Denda 2005; (26) en Guía de estudios Forrajes FAUBA; (30), (32), (34), (35) en Yadav et al. 2017..... 184

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Coeficiente de correlación de Pearson de las variables regionales con los ejes I y II del ordenamiento PCOA. Referencias: LAT = Latitud; PMA = Precipitación media anual; LON = Longitud; H = Altura sobre el nivel del mar; TMA = Temperatura media anual.	51
Cuadro 3.1. Modelos de regresión múltiple de (a) la productividad primaria neta aérea (PPNA, kgMS ha ⁻¹ año ⁻¹) media anual, (b.1) el desvío estándar (desvest) espacial de la PPNA, (b.2) el coeficiente de variación (CV, expresado de 0 a 1) espacial de la PPNA, (c.1) el desvest interanual de la PPNA y (c.2) el CV interanual de la PPNA, en función del tipo de vegetación (TVeg, ya sea mallín o estepa) y de los controles ambientales, precipitación media anual (PMA) y temperatura media anual (TMA). En la primera columna se indican los tres tipos de modelos evaluados, a partir de los que se representa la asociación de las variables dependientes mencionadas (a – c.2) con el TVeg y: (1) la PMA; (2) la TMA; (3) con ambos controles ambientales estandarizados (PMA_est y TMA_est). Los modelos (1) y (2) son aquellos representados gráficamente en la figura 3.5, dependiendo de la variable dependiente considerada. Para cada variable dependiente incluida en los modelos se reportan los estimadores, el error estándar, el valor <i>p</i> y el R ² ajustado. Las variables correspondientes al CV (b.2 y c.2) no presentan dato (sd) de R ² ajustado (aj.) porque se trata de un modelo lineal múltiple generalizado. El intercepto hace referencia a áreas de estepa sin efecto de las variables independientes. Los efectos significativos (valor <i>p</i> < 0.05) se indican en negrita.	81
Cuadro 4.1. Caracterización del diseño experimental aplicado en los seis sitios de mallín que conformaron las dos redes de ensayos de fertilización. Dichos sitios pertenecen a establecimientos productivos ubicados en el noroeste de la provincia de Chubut, Argentina. (*Q = quincena, **NF = no fertilizado). Temporada 2015-2016 del sitio 4 no fue considerada para el análisis espaciotemporal.....	104
Cuadro 4.2. Cuadro descriptivo de los seis sitios de mallín en los que se realizaron los ensayos de fertilización nitrogenada. Dichos sitios se encuentran ubicados en el noroeste de la provincia de Chubut, Argentina. La descripción de los sitios es en base a datos recolectados de imágenes satelitales (mediante Google Earth Engine, Gorelick et al. 2017), a campo y de análisis de suelo. La precipitación anual media (Abatzoglou et al. 2018) y la temperatura media anual promedio de la superficie terrestre, utilizada como proxy de la temperatura del aire (producto MODIS MOD11A2 V6), se estimaron a partir de imágenes satelitales, por año calendario y corresponden al período 2000-2019. %MO: porcentaje materia orgánica, %CO: porcentaje de carbono orgánico, % N total: porcentaje de nitrógeno total, Relación C/N: Relación carbono:nitrógeno, CE: conductividad eléctrica, Na: sodio, CIC: capacidad de intercambio catiónico y PSI: porcentaje sodio intercambiable. sd: sin datos. En el análisis de suelo para determinar MO se utilizó el método de Davies y para fósforo el método de P Olsen.	106
Cuadro A1. Total de especies registradas en la base de datos completa (546 censos) y sus atributos. Además, se presenta la constancia relativa de especies, cobertura media y cobertura máxima para las especies registradas con información detallada (472 censos). Las especies se listan en orden alfabético, excepto por las especies con división no fanerógama que se encuentran al final del cuadro. Referencias: N = Nativo; E = Exótico; H = Hierbas; Ar = Arbusto; Mu = Musgo; P = Perenne; A = Anual o bianual; LD =	

Leguminosas dicotiledóneas; NLD = No leguminosas dicotiledóneas; G = Gramíneas monocotiledóneas; Gde = Graminoides monocotiledóneas; M = Otras monocotiledóneas; Co = Conífera; sd = Sin dato..... 167

Cuadro A2. Géneros presentes en cada una de las diez comunidades vegetales de mallines (A – J). Se muestra la constancia, relativa a la cantidad de censos que componen cada comunidad, y la cobertura promedio de los géneros en cada comunidad. Solo se muestran los géneros que en la comunidad presentaron una constancia relativa mayor al 50%.. 178

Cuadro B1. Modelos de regresión múltiple de (a) la tasa relativa de cambio (TRC) de la productividad primaria neta aérea (PPNA) media anual y (b) la TRC del desvío estándar (desvest) espacial de la PPNA, en función del tipo de vegetación (TVeg, ya sea mallín o estepa), de los controles ambientales, precipitación media anual (PMA) y temperatura media anual (TMA), y sus respectivas TRC (TRC_{PMA} y TRC_{TMA}). En la primera columna se indican los tres tipos de modelos evaluados, a partir de los que se representa la asociación de las variables dependientes mencionadas (a y b) con el TVeg y: (1) la PMA; (2) la TMA; (3) con ambos controles ambientales estandarizados (PMA_est y TMA_est); (4) la TRC_{PMA} ; (5) la TRC_{TMA} ; (6) con ambas TRC (TRC_{PMA} y TRC_{TMA}). Los modelos (1), (2), (4) y (5) son aquellos representados gráficamente en la figura B1. Para cada variable dependiente incluida en los modelos se reportan los estimadores, el error estándar, el valor p y el R^2 ajustado. El intercepto hace referencia a áreas de estepa sin efecto de las variables independientes. Los efectos significativos (valor $p < 0.05$) se indican en negrita. 181

ABREVIATURAS

AIC: Criterio de información de Akaike (por sus siglas en inglés)

ANOVA: Análisis de la varianza (por sus siglas en inglés)

C: Carbono

CE: Conductividad eléctrica

CIC: Capacidad de intercambio catiónico

CO: Carbono orgánico

CV: Coeficiente de variación

Desvest: Desvío estándar

EA: Eficiencia agronómica

EAN: Eficiencia agronómica del nitrógeno

EUN: Eficiencia de uso de nutrientes

EUP: Eficiencia en el uso de la precipitación

EUR: Eficiencia en el uso de la radiación

EVI: Índice de vegetación mejorado (por sus siglas en inglés)

FC: Familia de comunidad

fRFA: Fracción de la radiación fotosintéticamente activa

GEE: Google Earth Engine

GLM: modelos lineales generalizados (por sus siglas en inglés)

INTA: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria

LART: Laboratorio de Análisis Regional y Teledetección

LST: Temperatura superficial del suelo (por sus siglas en inglés)

MO: Materia orgánica

MOS: Materia orgánica del suelo

MS: Materia seca

N: Nitrógeno

IVN: Índice de vegetación normalizado (en inglés: NDVI)

NF: No fertilizado

NutNet: Nutrient Network

P: Fósforo

PCOA: Análisis de coordenadas principales (por sus siglas en inglés)

PMA: Precipitación media anual

PMA_est: Precipitación media anual estandarizada

PPNA: Productividad primaria neta aérea

PSI: Porcentaje de sodio intercambiable

Q: Quincena

RFAA: Radiación fotosintéticamente activa absorbida

RFAI: Radiación fotosintéticamente activa incidente

sd: Sin dato

SPT: Súper fosfato triple

TMA: Temperatura media anual

TMA_est: Temperatura media anual estandarizada

TRC: Tasa relativa de cambio

TVeg: Tipo de vegetación

Título: Variación espacial y temporal de la estructura y el funcionamiento de humedales. Los mallines de la Patagonia.

RESUMEN

Los humedales de zonas áridas a subhúmedas representan “oasis” de biodiversidad. A su vez, su producción primaria neta aérea (PPNA) es varias veces mayor respecto a ecosistemas circundantes, dado, en parte, por la influencia de la napa freática. Esto determina que sean más pasibles a intervenciones antrópicas, mediante el uso pastoril y su intensificación productiva. El objetivo general de esta tesis fue conocer y comprender la variación de la composición florística y la PPNA de un tipo de humedal patagónico, los mallines. Además, se estudió su relación con controles ambientales y actividades humanas. Para ello, se trabajó con una recopilación de censos florísticos, datos de PPNA estimada a partir de información satelital y ensayos de fertilización. Los hallazgos principales indican que estos humedales albergan casi el 15% de la riqueza florística patagónica, que un 30% de ésta está representada por exóticas y que la riqueza es mayor hacia el sur de la región, representando otra excepción al patrón general de mayor diversidad a menor latitud. Asociado a su PPNA, se observó una relación positiva con la precipitación media anual ($R^2 = 0.84$). La pendiente de dicha relación fue similar a la observada en otros pastizales del mundo, pero la eficiencia en el uso de la precipitación fue mayor. Por otra parte, el 55% de su superficie evaluada presentó niveles severos de degradación. Por último, la respuesta a la fertilización en la primera temporada estuvo condicionada por la proporción inicial de gramíneas. A lo largo del tiempo, dicha respuesta se asoció positivamente con el incremento de la proporción de gramíneas, pero difirió con la influencia de la napa freática. Esta tesis avanzó en el conocimiento de la estructura y funcionamiento de mallines, lo que permitirá mejorar las estrategias para su manejo y conservación.

Palabras claves: Humedal, vega, gradiente latitudinal de diversidad, riqueza de especies, especies exóticas, productividad primaria neta aérea (PPNA), fertilización, nutrientes, cambio climático.

Title: Spatial and temporal variation of the structure and functioning of wetlands.
Mallines of Patagonia

ABSTRACT

Wetlands from arid to sub-humid zones represent “oases” of biodiversity. In turn, its aerial net primary production (ANPP) is several times higher than surrounding ecosystems, due, in part, to the influence of the water table. This determines that they are more susceptible to anthropic disturbances, through cattle grazing and its productive intensification. The general objective of this thesis was to understand the variation of the floristic composition and of the ANPP of mallines, a type of Patagonian wetland. In addition, the effect of environmental controls and human activities were studied. To accomplish this, a compilation of floristic surveys, ANPP data estimated from satellite information and fertilization experiments were taken into account. The main findings indicate that these wetlands host almost 15% of the Patagonian floristic richness, that 30% of it is represented by exotics and that the richness is greater towards the south, representing another exception to the general pattern of greater diversity at lower latitudes. Similar to other grasslands of the world, a positive relationship was observed between ANPP and the mean annual precipitation, but a higher efficiency in the use of rain water was found for mallines. On the other hand, 55% of its evaluated area presented severe levels of degradation. Finally, the initial proportion of grasses conditioned the response to fertilization in the first season. Thereafter, this response was positively associated with the increase in the proportion of grasses, but it differed under the influence of the water table. This thesis contributes with the knowledge of the structure and functioning of mallines, which will allow to improve strategies for their management and conservation.

Keywords: Wetland, meadow, latitudinal diversity gradient, species richness, exotic species, aerial net primary productivity (ANPP), fertilization, nutrients, climate change.

1. CAPÍTULO 1 – Introducción general

1.1 Problema y antecedentes

1.1.1 Vegas insertas en zonas áridas

Los humedales son un tipo de ecosistema cuya existencia depende de procesos recurrentes de inundación o saturación del suelo y que están constituidos por plantas adaptadas a dichas condiciones (Cowardin et al. 1979; Brinson 1993; National Research Council 1995; Keddy 2000). En este sentido, si bien los distingue la presencia de biota adaptada a inundación recurrente, como especies de plantas hidrofíticas, y suelos hídricos o sustratos hidromórficos (Kandus y Minotti 2018), no existe una definición única y universalmente reconocida, posiblemente por la amplia diversidad de tipos, dimensiones y localizaciones de estos ecosistemas (Mitsch et al. 2000). En general, se considera que la vegetación de los humedales es azonal (Mucina y Rutherford 2006), donde las condiciones locales predominan por sobre los efectos del clima (Mitch y Gosselink 2007). Sin embargo, Sieben (2019) determinó que los factores característicos de los humedales, inundación y anoxia, por sí solos no suelen anular los demás factores ambientales, dado que, en cierta medida, la vegetación de los humedales también se ve afectada por los mismos factores que gobiernan la vegetación del paisaje circundante.

Cuando los humedales están insertos en zonas áridas adquieren un rol fundamental como proveedores de diversos servicios ecosistémicos, por ejemplo, como sostenedores del nivel trófico de herbívoros y el ciclo del carbono (Belsky et al. 1999; Ni 2002; Paruelo y Aguiar 2003; Ni 2004). Esta importancia radica en que concentran una alta productividad vegetal en superficies relativamente pequeñas, generalmente asociada a una alta calidad nutricional, en medio de una matriz de baja productividad. Los humedales son ecosistemas claves para el desarrollo y la sostenibilidad de los ambientes rurales, por lo que se encuentran particularmente amenazados (Brinson y Malvárez 2002; Bruce y Dufilho 2002; Greb et al. 2006; Irisarri et al. 2012; Niu et al. 2019; Yuan et al. 2019). Como consecuencia del disturbio por acción humana y el cambio climático, se encuentran

entre los hábitats más importantes en peligro y es común que pierdan superficie, condición y biodiversidad (Perotti et al. 2000; Brinson y Malvarez 2002; Junk 2002; Honsová et al. 2007; Kandus et al. 2011; Moomaw et al. 2018).

Los “mallines”, áreas de vegas características de la Patagonia extra-andina, son un caso de humedales insertos en una matriz árida y semiárida (Brinson y Malvarez 2002; Mazzoni y Rabassa 2013), aunque también se encuentran en zonas con clima húmedo y de características oceánicas al extremo sur de la región (Collantes et al. 2009; Oliva et al. 2017). La palabra “mallín” es un término proveniente de la lengua mapuche que significa tierra pantanosa, bañado o estero (Erize 1960) y ha sido ampliamente difundida en la región, aunque en las provincias Argentinas de Santa Cruz y Tierra del Fuego también se emplea ampliamente el término “vega” (Raffaele 1999; Bran 2004). Estas áreas se ubican en líneas de drenaje entre cerros y mesetas, dadas por la redistribución del agua inducida por la topografía (Marcolín et al. 1978). Se caracterizan por poseer un perfil saturado de agua por largos períodos de tiempo, ya sea porque se encuentran en posiciones relativas bajas en el paisaje (localmente definidos como mallines de valle), o porque en el perfil de drenaje se encuentra un obstáculo físico que impide la percolación profunda (denominados mallines colgantes, Mazzoni y Vazquez 2004).

Los mallines manifiestan grandes fluctuaciones estacionales de la napa freática, dadas por recargas y descargas en función del balance entre ingresos y egresos del agua al ecosistema (Chimner et al. 2011; Enriquez y Cremona 2017a). Su balance hídrico se expresa de forma similar al de otros humedales, a partir de la relación entre el agua que ingresa por precipitación, aporte subterráneo y escorrentía superficial; con la que egresa por evapotranspiración, infiltración-percolación hacia la napa y escorrentía superficial hacia áreas vecinas (Richardson y Vepraskas 2001; Dawson et al. 2003) (Fig. 1.1). El agua por escurrimiento superficial y subsuperficial que reciben los mallines suele ser una

fuente más importante que el aporte directo de las precipitaciones puntuales sobre el área de interés (Mazzoni y Vázquez 2004). En la mayoría de la Patagonia las precipitaciones se concentran en el período otoño-invernal (Jobbágy et al. 1995; León et al. 1998), por lo que en otoño-invierno hasta principios de primavera se produce un ascenso freático, por un lado, por las precipitaciones directas y, por otro, por el aumento en los caudales de las vías de riego natural de los mallines, sean por escurrimiento superficial y sub-superficial (Horne 2010; Chimner et al. 2011). A medida que avanza la estación de crecimiento, de la primavera al verano, el nivel freático se deprime, producto de una disminución de las precipitaciones directas y del caudal de los cauces de riego natural (Utrilla et al. 2008). El efecto de las precipitaciones directas sobre la PPNA de mallines sería menor al de los cauces. Este último es más complejo de dimensionar dado el componente espacial y temporal de la cuenca, porque no solo incide el agua acumulada en ella sino su flujo estacional, por ejemplo, por el derretimiento de nieve a lo largo de la estación de crecimiento.

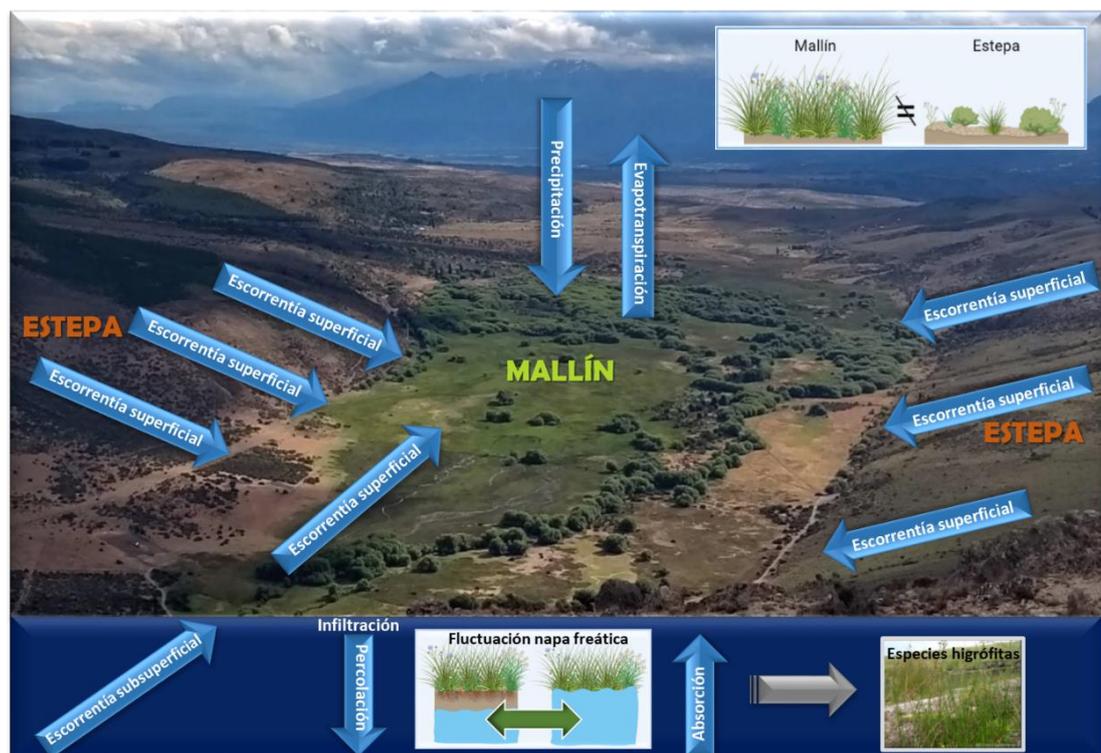


Figura 1.1. Fotografía de un mallín y su estepa lindante en el que se representa un esquema conceptual del régimen hídrico en mallines patagónicos, el cuál determina la presencia de especies

higrófitas y una productividad primaria neta aérea superior a la presente en la estepa. La fotografía de este mallín (-42.946; -71.320) fue tomada desde el Cerro la Cruz, ubicado en la localidad de Esquel, al oeste de la provincia de Chubut.

En términos generales, se sabe que en los mallines existen, al menos, tres ambientes definidos principalmente por la influencia de la napa freática (Boelcke 1957; Collantes et al. 2009; Chimner et al. 2011). De esta manera, se ha planteado la existencia de heterogeneidad dentro de un mismo mallín a causa de un gradiente de disponibilidad de agua desde la zona central (sujeta a mayor humedad) hacia la periferia (de menor humedad y, por lo tanto, más similar a la estepa lindante), distinguiendo, además, una zona intermedia entre ambos extremos del gradiente (Boelcke, 1957; Gandullo y Schmid 2001; Buono et al. 2010). Este gradiente de disponibilidad de agua determina diferencias en las características químicas del suelo y de la vegetación. Por ejemplo, la productividad primaria neta aérea (PPNA) cambia de dos a tres veces desde la parte más húmeda a la parte más seca (Buono et al. 2010; Irisarri et al. 2012). Por su parte, la riqueza de especies es menor en los sectores húmedos que presentan condiciones de anegamiento temporal respecto de los sectores con menor contenido hídrico (Vargas 2017). A su vez, zonas de mallín con muy bajo contenido de humedad suelen presentar altos contenidos de sales, alta conductividad eléctrica, altos valores de pH y la dominancia de una especie tolerante a la salinidad, *Distichlis spicata* (Raffaele 1999; Bran 2004; Mazzoni y Vázquez 2004; Chimner et al. 2011; Gaitán et al. 2011; Mazzoni y Rabassa 2013). Además del gradiente de humedad, el pastoreo también determina diferencias en la composición florística y la PPNA de mallines (Collantes et al. 2013). En particular, aquellas prácticas que tienden a cosechar una proporción mayor de la PPNA disminuyen la cobertura vegetal.

Pese a cubrir una pequeña proporción del área en Patagonia (Navarro et al. 2022), los mallines representan focos de alta diversidad estructural y funcional a diferentes escalas espaciales. Por lo tanto, son vitales en la provisión de diversos servicios ecosistémicos como, por ejemplo, la conservación de la biodiversidad (Collantes y Faggi

1999; Gandullo y Schmid 2001; Neiff 2001; Brinson y Malvárez 2002; Gandullo y Faggi 2005; Perotti et al. 2005), la regulación del flujo de agua en las cuencas (Collantes y Faggi 1999; Ciari 2009) y como sumideros de carbono (Enriquez y Cremona 2017a y b). Además, son ecosistemas claves para el desarrollo y la sustentabilidad de los ambientes rurales (Bruce y Dufilho 2002) y se desarrollan en ellos algunas de las principales actividades económicas de la región. En este sentido, son fundamentales para la ganadería (Collantes y Faggi 1999; Paruelo et al. 2004; Buono et al. 2010; Irisarri et al. 2012), dado que son determinantes de la receptividad del pastizal y, por lo tanto, de la carga animal (Golluscio et al. 1998) y de la composición de la estructura ganadera (Easdale y Gaitán 2010).

Al igual que sucede con otros humedales del mundo, los mallines patagónicos se encuentran en peligro. Las principales amenazas a la que se encuentran expuestos están fuertemente asociadas al cambio climático y/o al efecto del uso del suelo, representado principalmente por el sobrepastoreo, la fertilización y la urbanización (Golluscio et al. 1998; Collantes y Faggi 1999; Brinson y Malvárez 2002; Paruelo y Aguiar 2003; Bran 2004; Perotti et al. 2005; Chimner et al. 2010; Collantes et al. 2013; Vargas 2017). A su vez, estos procesos se ven exacerbados por la falta de protección de estas áreas dentro del sistema nacional de áreas protegidas (Crego et al. 2014), aunque recientemente se han intentado identificar áreas de mallín prioritarias para su conservación (Epele et al. 2021). El aumento de la temperatura en la región (Rusticucci y Barrucand 2004; Lindsey y Dahlman 2020) podría repercutir en el funcionamiento de los mallines. Además, la ganadería depende cada vez más de estos ambientes. Por ello, se implementan prácticas como la fertilización, la cual produce cambios poco conocidos en la PPNA y en la composición botánica, especialmente si se aplica de forma reiterada en el tiempo.

Esta tesis se enfoca en responder interrogantes relacionados a la estructura y funcionamiento de los mallines. Para ello, se definieron tres capítulos principales: el primero concierne a la composición florística; el segundo a la variación regional y local de su PPNA; y el tercero a la práctica de fertilización.

1.1.2 Cambios florísticos y su relación con controles ambientales

Uno de los interrogantes ecológicos fundamentales se basa en responder qué determina la distribución de las especies. Por ello, describir la heterogeneidad espacial de la vegetación y de sus determinantes es central a la ecología (Whittaker 1972, 1975; Kolasa y Pickett 1991; Perelman et al. 2005). A escala de paisaje la entidad definida es la de comunidad (Braun Blanquet 1950). No obstante, el enfoque sobre las variaciones dentro de ecosistemas azonales, como los mallines, se ha centrado en las poblaciones de especies dominantes, a través del estudio de variaciones por ecotipos. Por ejemplo, ecotipos asociados a diferentes latitudes en humedales dominados por *Typha sp.* (Totoras, McNaughton 1974), o posiciones relativas del paisaje en ambientes costeros salinos dominados por *Spartina sp.* (Di Bella et al. 2014a y 2014b).

En términos generales, la variación de la composición florística de las comunidades es resultado de las diferencias dadas por el azar de la dispersión, la historia de disturbios y las condiciones del ambiente biótico y abiótico a las que las diferentes especies responden individualmente (Keddy 1992; Perelman et al. 2005). A escala regional, existe un gradiente de diversidad latitudinal general, en el que la riqueza de especies aumenta a latitudes más cercanas al ecuador (Stevens 1989; Hillebrand 2004; Begon et al. 2006; Segovia y Armesto 2015). Sin embargo, si bien este gradiente es un patrón espacial general, existen excepciones (Visser et al. 2014; Segovia y Armesto 2015; Gaucherel et al. 2018; Kinlock et al. 2018). A su vez, la riqueza de especies aumenta a mayor heterogeneidad espacial dentro de un mismo nivel de latitud (Graham y Duda

2011). A escala local, la diversidad de especies generalmente se relaciona con la diversidad regional, aunque las interacciones locales pueden modificar la diversidad a nivel de la comunidad (Stevens y Willig 2002).

Uno de los mecanismos que determina el gradiente de diversidad mencionado es el clima (Field et al. 2009). La acción de la temperatura sobre el metabolismo de las especies influye en el equilibrio de las tasas de especiación y extinción, determinando la riqueza de especies (teoría metabólica de la biodiversidad, Rohde 1992; Allen et al. 2002; Stegen et al. 2009; Šímová et al. 2011). A su vez, los rangos geográficos en que se distribuyen las especies, a medida que nos acercamos al ecuador, son producto de una especialización ecológica dada por un conjunto más pequeño de condiciones climáticas, es decir, a una mayor variedad de hábitats a mayor cercanía a los trópicos (Stevens 1989).

La invasión por parte de especies exóticas es una de las amenazas que se asocian a la extinción de especies y, por lo tanto, inciden sobre la diversidad (Murphy y Romanuk 2014; Bellard et al. 2016). Lonsdale (1999) planteó la existencia de diferencias en el grado de invasión entre biomas y determinó que la riqueza de especies exóticas aumenta linealmente con la riqueza de especies nativas, atribuyendo este patrón a que ambos tipos de especies responden a mayor diversidad de hábitat, sin que exista una relación causal entre ambas. Parte de la variación en la abundancia de especies exóticas entre regiones provendría de las variaciones en la presión de propágulos, introducidos por las actividades humanas (Lonsdale 1999; Murphy y Romanuk 2014). Por ejemplo, en pastizales muchas especies son dispersadas por los herbívoros domésticos a partir de la deposición de propágulos o a la sujeción de estos a la superficie del animal (Oesterheld y Semmartin 2011). Otra fuente importante de dispersión son las prácticas agrícolas que, con fines productivos, permiten la introducción de especies o grupos funcionales de especies, por ejemplo, especies fijadoras de nitrógeno como las leguminosas. A su vez, el éxito de

invasión de especies exóticas estaría determinado por la disponibilidad de recursos (Davis et al. 2000). En este sentido, la fertilización promovería la invasión (Stohlgren et al. 1999; Davis et al. 2000; Fargione y Tilman 2005; Leishman y Thomson 2005).

Las comunidades vegetales de los mallines han sido descritas desde hace más de 60 años (Boelcke 1957; Bran et al. 1998; Gandullo y Schmid 2001; Bran 2004; Utrilla et al. 2004; Gandullo y Faggi 2005; Collantes et al. 2009; Chimner et al. 2011; Gaitán et al. 2011; Filipová et al. 2013; Utrilla et al. 2014; Vargas y Mazzoni 2014; Grima et al. 2015; Vargas 2017). A partir de dichas descripciones, se sabe que los períodos de inundación que acontecen en mallines, debido a las grandes fluctuaciones estacionales del nivel de la napa freática (Mazzoni y Vázquez 2004; Chimner et al. 2011; Enriquez y Cremona 2017b), determinan que su vegetación se caracterice por contener especies higrófitas (Perotti et al. 2005). En este sentido, es común encontrar en mallines algunas especies nativas gramínoideas, como *Juncus balticus*, *Carex gayana* y *Eleocharis nubigena*. Sin embargo, las gramíneas y las hierbas latifoliadas también son importantes en sus comunidades vegetales. En cuanto a las gramíneas, existen algunas especies que suelen ser dominantes, ya sean nativas, como *Festuca pallescens*, o exóticas, como *Poa pratensis*, *Holcus lanatus* y *Phleum pratense* (Boelcke 1957; Gandullo y Schmid 2001; Bran et al. 2004; Gaitán et al. 2011; Collantes et al. 2013; Vargas 2017). Respecto a las hierbas latifoliadas, algunas especies que comúnmente se encuentran son nativas no-leguminosas, como *Acaena magellanica* y *Caltha sagittata*, exóticas no-leguminosas, como *Taraxacum officinale*, o exóticas leguminosas, como *Trifolium repens* (Boelcke 1957; Gaitán et al. 2011; Collantes et al. 2013).

A pesar de las diversas descripciones existentes en áreas de mallín, no se cuenta con una síntesis que cuantifique y describa la riqueza total de especies a nivel regional. A su vez, hay otros aspectos que aún no han sido explorados o permanecen poco claros. Por

un lado, no se han descrito los posibles patrones de variación en la abundancia de especies o grupos funcionales a lo largo del gradiente regional. Por lo tanto, se desconoce si los mallines cumplen con el patrón espacial del gradiente de diversidad latitudinal. Por otro lado, tampoco se describió el grado de invasión de especies exóticas, ni la distribución espacial de las comunidades vegetales de mallines a lo largo de todo el gradiente latitudinal en el que se ubican.

1.1.3 Variación espacial y temporal de la PPNA y sus relaciones con controles ambientales.

En áreas de pastizales, el estudio sobre los controles biofísicos sobre la PPNA se centró en sistemas en equilibrio con el clima (Jenny 1941; Lauenroth y Sala 1992; Oesterheld et al. 2001; Fabricante et al. 2009). Por ejemplo, la variación regional de la PPNA de pastizales y estepas está fuertemente correlacionada con la precipitación media anual (Sala et al. 1988; Huxman et al. 2004; Del Grosso et al. 2008; Sala et al. 2012). Por su parte, la variación relativa temporal (interanual) de la PPNA también varía a través de gradientes climáticos regionales y está negativamente relacionada con la PPNA media anual (Oesterheld et al. 1998; Jobbágy et al. 2002; Bai et al. 2008) y, por ende, con la precipitación media anual (Oesterheld et al. 1998; Knapp y Smith 2001; Jobbágy et al. 2002). Adicionalmente, la PPNA se encuentra correlacionada con la precipitación o la PPNA de años anteriores (Jobbágy y Sala 2000; Oesterheld et al. 2001; Durante et al. 2017).

En términos generales, la relación entre la PPNA y su principal control, las precipitaciones, se ha descrito por medio de dos modelos conceptuales complementarios, el espacial (Sala et al. 1988) y el temporal (Lauenroth y Sala 1992). Estos modelos indican que la PPNA presenta una relación positiva con la precipitación. Sin embargo, existen diferencias entre ambos modelos. El modelo espacial, propuesto por

Sala et al. (1988) para pastizales de EEUU, describe la relación lineal entre la PPNA y la precipitación a lo largo de un gradiente regional, es decir entre sitios entre los que cambia la estructura de la vegetación. Por su parte, el modelo temporal, propuesto por Lauenroth y Sala (1992), también describe la dependencia de la PPNA con las precipitaciones mediante una relación lineal, pero de un ecosistema particular a través de una serie temporal de precipitaciones, es decir, dentro de una misma comunidad vegetal. Un aspecto sobresaliente es que ambos tipos de modelos presentan estimadores diferentes (pendientes) y que las pendientes de los modelos temporales cambian a lo largo de un gradiente regional (Paruelo et al. 1999).

En contraste a lo que sucede en pastizales que se encuentran en equilibrio con el clima, las variaciones regionales y temporales de la PPNA de humedales insertos en ambientes áridos y semiáridos, como los mallines, y su relación con controles ambientales han recibido mucha menos atención. En la década del 2000 se observó una tendencia negativa de la PPNA anual a través del tiempo en buena parte del hemisferio Sur, en general, (Zhao y Running 2010) y de la Patagonia extra-andina, en particular (Oliva et al. 2017; García Martínez et al. 2017a). Sin embargo, los estudios existentes para la Patagonia (Oliva et al. 2017; García Martínez et al. 2017a) se llevaron adelante sin discriminar las áreas de estepa de las áreas de mallín. Las primeras, tienen una fuerte relación con las precipitaciones (Jobbágy y Sala 2000, Fabricante et al. 2008, Verón y Paruelo 2010, Gaitán et al. 2014) y en buena parte de esta región las precipitaciones disminuyeron a través del tiempo durante la década del 2000 (Zhao y Running 2010; Oliva et al. 2016), incrementando la frecuencia e intensidad de los eventos de sequía (Spinoni et al. 2019). Además, en áreas de estepa se cuenta con una amplia red de monitoreo de la vegetación y del suelo que abarca toda la región (MARAS, Oliva et al. 2020), a partir de la cual se registró una tendencia dominante a la pérdida de cobertura

vegetal en dichas áreas entre 2008 y 2012 (Oliva et al. 2017). No obstante, no se cuenta con una red similar en mallines y no se sabe cómo fueron las posibles tendencias de su PPNA y, por lo tanto, se desconoce si se asemejan o no a aquellas encontradas en las áreas de estepa.

Conocer y comprender las variaciones regionales y temporales de la PPNA y su relación con controles ambientales en ambientes de mallín resulta primordial, especialmente en el contexto actual de cambio climático global (Lindsey y Dahlman 2020). Estudios previos a escala local, en un gradiente de 470mm al norte de Patagonia, determinaron una asociación positiva, pero débil, entre la PPNA de mallines y la precipitación (Enriquez y Cremona 2018a). A su vez, se determinó que algunos mallines patagónicos poseen una PPNA media anual que duplica a la de áreas similares del hemisferio norte, posiblemente debido a que estos últimos presentan un clima continental con gran amplitud térmica entre estaciones, contrario al clima patagónico que está influenciado por los océanos y cuya amplitud de temperatura ambiente más baja puede extender la temporada de crecimiento (Irisarri et al. 2012). Considerando que los mallines se abastecen de otras fuentes de agua adicionales a la precipitación que reciben de forma directa, la temperatura ambiente podría ser un factor más limitante que el agua y, a su vez, cambiar su importancia relativa como control a lo largo de un gradiente regional. En este sentido, recientemente se demostró que existe una relación positiva entre la dinámica estacional de la PPNA y la temperatura ambiente dentro de mallines (Irisarri et al. 2022). En particular, se observó este patrón en el periodo del inicio de la estación de crecimiento, es decir del momento de mínima a máxima PPNA, entre junio y diciembre. Por lo tanto, esto podría estar determinando que las precipitaciones sean un pobre descriptor de las variaciones espaciales y temporales de la PPNA, en contraste a lo observado en otros pastizales (ej. Lauenroth y Sala 1992; Sala et al. 2012).

En mallines se han propuesto distintos modelos de estados y transiciones (Del Valle 1993; Aguiar y Paruelo 2003; Gandullo et al. 2011; Collantes et al. 2013; Enriquez y Cremona 2018b) que dan cuenta sobre el deterioro en estos ambientes, el cual puede conducir a condiciones irreversibles. Uno de los mecanismos que lleva a su deterioro es el sobrepastoreo, el cual genera reemplazo de especies y disminuye la cobertura vegetal, lo que induce a una mayor tasa de evaporativa del suelo y a la intensificación de procesos de erosión y concentración de sales (Gandullo et al. 2011). De esta manera, los cursos que aportan agua dentro de un área de mallín se comienzan a erosionar, produciendo cárcavas, y a actuar como una red de drenaje (Paruelo y Aguiar 2003). Durante este proceso es esperable que la PPNA media del mallín disminuya a lo largo del tiempo y que su heterogeneidad aumente, hasta cierto punto, donde la PPNA es muy baja y la heterogeneidad disminuye. Dicho aumento de la heterogeneidad se debería a la existencia de áreas que se secaron y otras que aún no lo hicieron. Si bien en distintos mallines se han evaluado sus estados y transiciones, no se han caracterizado regionalmente sus posibles síndromes de cambio asociados a las tendencias de la PPNA y de su heterogeneidad en las últimas dos décadas.

1.1.4 Disponibilidad de nutrientes y el impacto de la fertilización

Las plantas utilizan los nutrientes absorbidos principalmente para la producción de nuevos tejidos (Chapin 2002). A escala global, el nitrógeno (N) y el fósforo (P) son nutrientes minerales esenciales (Chapin 2002; Barker y Pilbeam 2015). Estos nutrientes, N y P, frecuentemente presentan una baja disponibilidad que limita la PPNA en distintos tipos de ecosistemas (Elser et al. 2007; LeBauer y Treseder 2008; Yahdjian et al. 2011; Fay et al. 2015, Ros et al. 2020), incluso en distintos tipos de humedales (Bridgham et al. 1996; Verhoeven et al. 1996; Van Duren y Pegtel 2000; Venterink et al. 2001).

La mayor parte del N absorbido por las plantas es en forma de nitrato (NO_3^-) y amonio (NH_4^+), y logra estar disponible a través de la descomposición de la materia orgánica del suelo (MOS) (Chapin 2002). Durante dicho proceso, el N orgánico del suelo primero es transformado a NH_4^+ (amonificación) y luego a NO_3^- (nitrificación) (Chapin 2002; Bernal 2003). La amonificación puede producirse por bacterias anaeróbicas en condiciones de reducción. En cambio, la nitrificación solo puede darse por bacterias aeróbicas. Las tasas del proceso de mineralización de la MOS, están condicionadas por factores como la temperatura, las condiciones de óxido reducción (concentración de oxígeno), la humedad y el tipo de MOS (Howard y Howard, 1993; Bernal 2003). A su vez, cuando prevalecen condiciones anaeróbicas, algunos microorganismos tienen la habilidad de obtener el O_2 del NO_2^- y NO_3^- mediante el proceso de denitrificación (Chapin 2002). En dicho proceso, se libera N en estado gaseoso (N_2 y N_2O) hacia la atmósfera implicando pérdidas de N del suelo (Chapin 2002).

En cuanto al P, éste se encuentra en los suelos tanto en forma orgánica como inorgánica y el contenido total de este nutriente depende de la naturaleza del material madre del suelo, y de los procesos que en él ocurren (Echeverría y García 2014). Las plantas adquieren el P desde la solución del suelo y, a diferencia del N, el P en el suelo es más estable y no sufre procesos de lixiviación ni volatilización (Barber 1995). No obstante, el P mineral, que se encuentra en la solución del suelo como H_2PO_4^- y HPO_4^{2-} (Lindsay 1979), interactúa con las partículas del suelo determinando que su disponibilidad para las plantas esté condicionada por el pH del suelo. La retención de P en el suelo es mínima, y máxima la disponibilidad para las plantas, cuando el pH del suelo se mantiene entre 5.0 y 7.0 (Barrow 2017; Ros et al. 2020). La retención de P sería alta a $\text{pH} < 5$ porque aumenta la precipitación como fosfatos de Fe y Al, y a $\text{pH} > 7$ porque precipita como fosfatos de Ca poco solubles (Ros et al. 2020). Por lo tanto, la aplicación

de fertilizantes fosforados produciría mayores respuestas en rendimiento, tal como se observó en ambientes de pastizales (Ros et al. 2020).

En los humedales, el ingreso de N a la matriz del suelo se da principalmente a través de la fijación microbiana del N atmosférico (Verhoeven et al. 1996). A su vez, el ciclo de N está fuertemente influenciado por la temperatura y las condiciones anaeróbicas dadas por el contenido hídrico y de materia orgánica (Reddy y DeLaune 2008; Jun-Quin et al. 2009). En este sentido, el tiempo en el que el suelo del humedal permanece con agua en superficie condiciona las reacciones de mineralización del N, al modificar el tenor de O₂ y la temperatura del suelo. Por ejemplo, en humedales de Europa se determinó que el N es el nutriente que más frecuentemente co-limita la PPNA (Venterink et al. 2001) y que su disponibilidad presenta una relación negativa con el nivel de la napa freática y/o el contenido de humedad del suelo. Es decir, dicha disponibilidad es menor a mayor humedad o cercanía de la napa a la superficie, debido a que la tasa de mineralización y nitrificación de N se ven reducidas (Grootjans et al. 1985; Berendse et al. 1994; Venterink et al. 2001; Hefting et al. 2004). Además, en humedales es frecuente que la limitación de la disponibilidad de N sea producto de elevados contenidos de carbono (C) en el suelo que lo inmovilizan, y no por una baja concentración de N en el suelo (Liu et al. 2017). Por su parte, el P ingresa a la matriz del suelo de humedales a través del flujo de agua (Verhoeven et al. 1996). En cuanto a la disponibilidad de P, ésta también se encuentra sujeta a la humedad del suelo del humedal. En este sentido, la dinámica y la calidad química del agua freática serían determinantes de las limitaciones de P para el crecimiento de la vegetación, dado que la disponibilidad de P se ve limitada a altas concentraciones de calcio (Ca), aluminio (Al) y/o hierro (Fe) (Verhoeven et al. 1996). Por ejemplo, en un amplio rango de humedales se determinó que la disponibilidad de P disminuye cuando el suelo se encuentra muy seco, producto de un incremento en la formación de complejos

de Fe-P dado por la presencia de Fe^{3+} , o muy húmedo, debido a que el hierro se encuentra en su forma reducida (Fe^{2+}) (Grootjans et al. 1985; Richardson y Marshall 1986; Van Duren y Pegtel 2000; Venterink et al. 2001; Venterink et al. 2002). Además, en mallines cordilleranos, la limitación de P también puede estar asociada a la presencia de ceniza volcánica, dado por la presencia de alófanos que retienen P (Enriquez 2008). Por otra parte, debe considerarse que el contenido de P en el suelo irá disminuyendo ante cosechas sucesivas del material vegetal para la confección de reservas (por ej. heno) o por el pastoreo de animales que luego se van del potrero fertilizado, lo cual también implicará limitaciones de P a largo plazo (Verhoeven et al. 1996).

Dadas las condiciones potencialmente restrictivas para la disponibilidad de N y P en ambientes de humedales como los mallines, surge la necesidad de adicionar fuentes inorgánicas de ambos nutrientes para incrementar su PPNA. En este sentido, la fertilización de pastizales es una práctica implementada con el fin de aumentar la productividad y calidad del forraje, o modificar la estacionalidad de la producción. Al mismo tiempo, se pretende mantener o mejorar la sostenibilidad del sistema mediante contribuciones a la fertilidad del suelo (Drechsel et al. 2015). No obstante, la fertilización en los sistemas pastoriles suele provocar cambios en la estructura de la vegetación (Davis et al. 2000; Seabloom et al. 2015; Harpole et al. 2016; Flores-Moreno et al. 2016). Por ejemplo, en diferentes pastizales del mundo bajo un mismo protocolo (red global denominada NutNet, <https://nutnet.org>), la fertilización incrementó la abundancia y riqueza de especies exóticas y disminuyó la riqueza de nativas (Seabloom et al. 2015; Flores-Moreno et al. 2016). Uno de los mecanismos de este patrón se asocia con la aparición de nuevos recursos (Davis et al. 2000). Al adicionar un recurso limitante se reduce el número o dimensionalidad de los factores limitantes (Harpole et al. 2016). Esta liberación de recursos por el agregado antrópico permitiría que varios tipos de especies

exóticas establecidas pueden beneficiarse dependiendo de la cantidad, estacionalidad y tipo de nutriente agregado.

En pastizales es esperable que las comunidades con mayor dominancia de gramíneas (pastos) tengan una mayor respuesta a la fertilización nitrogenada, debido a la mayor dependencia de N y a que su potencial de crecimiento es, en general, mayor que otros grupos taxonómicos como el de las leguminosas (Cowling 1982; Ledgard y Steele 1992; Suding et al. 2005; Xia et al. 2008, Rubio et al. 2013). Asociado a las gramíneas, en ambientes de mallín este grupo suele tener una presencia importante de especies exóticas (Gaitán et al. 2011), las cuales podrían aumentar su abundancia con el agregado de N. La posible dominancia de un grupo taxonómico particular podría tener efectos negativos sobre la estabilidad de la productividad, asociado al “efecto portafolio” (McNaughton 1977). Dicho efecto, establece que a mayor diversidad dentro de un sistema (o comunidad vegetal), será mayor la probabilidad de incluir especies con respuestas distintas e independientes a las fluctuaciones ambientales, tendiendo así a una mayor estabilidad del funcionamiento (Oesterheld 2008).

La eficiencia en el uso de nutrientes (EUN) es un concepto de importancia crítica en la evaluación del impacto de la fertilización en los sistemas de producción agropecuaria (Goulding et al. 2007). Una de las formas de evaluar la respuesta a la fertilización es la eficiencia agronómica (EA), que se define como el cociente entre el forraje adicional generado por la fertilización y la dosis de nutriente aplicada (Fixen et al. 2015). En general, al proveer nutrientes que limitan la productividad, la fertilización permite aumentarla hasta un cierto punto, donde la EA es óptima. Es decir, donde se logra el mayor aumento de productividad por unidad de nutriente aplicado. Luego de dicho punto, la productividad continuará aumentando, pero a un ritmo decreciente, hasta llegar a un máximo a partir del cual adicionar más nutriente no aumentará la productividad

(Fixen et al. 2015). Por lo tanto, la EA disminuirá luego de alcanzar un óptimo y ello estará determinado por condiciones edafoclimáticas, factores de origen, tiempo y lugar, así como por la implementación de otras prácticas culturales (Fixen et al. 2015). Por otra parte, la EA en humedales puede verse afectada por elevados contenidos de agua durante períodos muy prolongados, los cuales podrían conducir a una reducción de la PPNA, independientemente de la disponibilidad de nutrientes (Richardson y Vepraskas, 2001).

En el caso particular de los mallines, el uso de fertilizantes se ha propuesto como práctica agronómica (San Martino 2003; García Martínez et al. 2017b) en las partes más húmedas y productivas (Nakamatsu et al. 2011 y 2013; Peralta et al. 2014; García Martínez et al. 2016), con el fin de incrementar la PPNA, y así lograr mayores reservas forrajeras. Sin embargo, las distintas experiencias que evaluaron el efecto de la fertilización en mallines, no han determinado el impacto que puede generar esta práctica sobre la diversidad florística, el nivel de invasión y, en consecuencia, sobre la PPNA, su estabilidad temporal, y en la EA.

1.2 Objetivos y organización de la tesis

El objetivo general de esta tesis fue conocer y comprender la variación de la composición florística y la PPNA de un tipo de humedal patagónico, los mallines. Además, se estudió su relación con controles ambientales y actividades humanas. Con ese fin, se analizó una recopilación de censos de vegetación en mallines, información provista por sensores remotos y una serie de experimentos de fertilización realizados en distintos sitios de mallín.

Esta tesis comprende este capítulo de introducción general, tres capítulos de resultados originales y un capítulo final de discusión general. En el capítulo 2 se describió la heterogeneidad y los patrones de variación espacial de la composición florística de los mallines y sus controles ambientales en un amplio gradiente latitudinal de la región

patagónica. En el capítulo 3 se evaluó la variación espacial y temporal de la PPNA en mallines y su relación con controles ambientales. En el capítulo 4 se evaluó el impacto de la fertilización nitrogenada y fosforada sobre la estructura y funcionamiento de la vegetación en distintos sitios experimentales establecidos en mallines del noroeste de Chubut. Por último, en el capítulo 5 se destacan los aportes novedosos de los resultados encontrados a lo largo de la tesis en el contexto del marco teórico abordado. Además, se discuten las implicancias de estos resultados para la conservación y el manejo de mallines y se mencionan las perspectivas futuras que se derivan de esta tesis.

Los objetivos específicos de esta tesis fueron tres y cada uno fue abordado en un capítulo de resultados originales. A continuación, se detallan los objetivos específicos de cada capítulo de resultados, junto con las hipótesis y predicciones puestas a prueba:

Capítulo 2: El objetivo de este capítulo fue describir las variaciones espaciales (regionales y locales) de la composición florística de mallines patagónicos y su relación con controles ambientales.

Con este primer objetivo se buscó describir los patrones de variación regional de la composición florística de mallines y sus controles ambientales, a través de un amplio gradiente regional. Para ello, se hizo énfasis, por un lado, en cuantificar el aporte relativo de especies exóticas y la proporción de los distintos hábitos de crecimiento o grupos taxonómicos, y por el otro, en describir la relación entre la riqueza de especies de plantas con la latitud, la precipitación y la temperatura, y los cambios en la diversidad funcional a través del gradiente regional. En términos generales, se sabe que existen, al menos, tres ambientes definidos por la influencia de la napa freática (Boelcke 1957; Chimner et al. 2011). Sin embargo, es poco conocido el estado de invasión por especies exóticas. Además, no se sabe si los cambios florísticos entre posiciones relativas dentro de un mismo mallín son más importantes que entre mallines a lo largo de un gradiente regional.

Esto es de interés por motivos de conservación y porque puede afectar la dinámica de la PPNA y, en consecuencia, la capacidad de ser aprovechados para la ganadería. Las hipótesis y predicciones asociadas a este objetivo fueron las siguientes:

Hipótesis 1: Debido a que los mallines obtienen buena parte del agua de procesos de escurrimiento, la precipitación directa será un pobre descriptor de las variaciones espaciales de la composición florística de estos ambientes y, por el contrario, la temperatura ambiente será un factor determinante.

Predicción 1: La variación de la precipitación a lo largo del gradiente tendrá un efecto relativo menor que la temperatura sobre la composición florística, por lo que la riqueza de especies en los mallines aumentará a latitudes más próximas al ecuador, en concordancia con el gradiente de diversidad latitudinal (Hillebrand 2004).

Hipótesis 2: La heterogeneidad en la composición florística dentro de un mallín se asocia a la disponibilidad de agua que depende principalmente de la influencia de la napa freática, lo cual genera variaciones iguales o mayores a las que se pueden dar en promedio entre mallines a lo largo de un gradiente regional.

Predicción 2: Las variaciones en la composición florística de mallines a escala local serán iguales o mayores a las variaciones a escala regional.

Capítulo 3: El objetivo de este capítulo fue describir las variaciones espaciales (regionales y locales) y temporales (interanuales) de la PPNA en mallines y sus relaciones con controles ambientales.

Con este segundo objetivo se buscó describir la variación espacial y temporal de la PPNA de mallines de toda Patagonia y su relación con controles ambientales. La variación regional (modelo espacial) de la PPNA de los mallines se ha estudiado

parcialmente (Buono et al. 2010; Collantes et al. 2011; Irisarri et al. 2012). Sin embargo, no existen evaluaciones regionales, ni modelos espaciales y/o temporales asociados a las precipitaciones y la temperatura, que cubran las áreas de mallines de toda la región. Por ejemplo, los mallines se distribuyen desde los 50°S hasta los 35°S y las descripciones que se realizaron sólo cubren 2° de latitud (42°S a 40°S aproximadamente). Respecto a la variación temporal de la PPNA, se evaluó la tendencia que presentaron los mallines a lo largo de los años. Además, se identificó si dicha tendencia posee un patrón negativo similar al detectado en las áreas de estepa o si sus características le permiten amortiguar los efectos dados por la disminución de las precipitaciones ocurrida en la década del 2000 (Zhao y Running 2010; Oliva et al. 2016). A su vez, se describe por primera vez el grado de deterioro que presentan los mallines, en base a la dinámica de la PPNA (por su tendencia) y de la heterogeneidad de los mallines (a través de la tendencia en el desvío estándar espacial de la PPNA). Las hipótesis y predicciones asociadas a este objetivo fueron las siguientes:

Hipótesis 1: Debido a que los mallines obtienen buena parte del agua de procesos de escurrimiento superficial y subsuperficial, su productividad está parcial o totalmente desacoplada de la precipitación directa y otros factores serían responsables de su variación.

Predicción 1a: En áreas de mallín, la PPNA, su heterogeneidad y variabilidad interanual se asociarán en mayor medida con la temperatura media anual que con la precipitación media anual.

Predicción 1b: La asociación entre la PPNA y la temperatura media anual será más pronunciada en mallines que en estepas.

Predicción 1c: El impacto de la disminución de la precipitación a lo largo del tiempo sobre la PPNA será menor en mallines que en estepas, por lo que las tendencias de la PPNA en áreas de mallín serán inexistentes o menores a las observadas en áreas de estepa lindantes.

Hipótesis 2: Debido a que los mallines obtienen buena parte del agua de procesos de escurrimiento, superficial y subsuperficial, y que aquellos ubicados en ambientes más áridos suelen poseer profundidades de napa mayores, el incremento en la frecuencia e intensidad en los procesos de sequía tiene un impacto negativo mayor sobre mallines de ambientes áridos que sobre otros ubicados en ambientes más húmedos.

Predicción 2: Áreas de mallín ubicadas en ambientes más áridos, presentarán una tendencia negativa de la PPNA y positiva de la heterogeneidad en el tiempo, mayor a la existente en áreas de mallín ubicadas en ambientes más húmedos.

Capítulo 4: El objetivo de este capítulo fue evaluar la práctica de agregado de nutrientes, N y P, a lo largo del tiempo en mallines, cuantificando su impacto sobre la PPNA y la proporción de gramíneas, y la eficiencia agronómica del N (EAN).

Con este tercer objetivo se buscó cuantificar el impacto del agregado de dosis crecientes de nutrientes, para N y solo un nivel de dosis para P, sobre la PPNA, la proporción de gramíneas y la EAN en diferentes mallines patagónicos. Para ello, se consideró el impacto de la fertilización mediante dos aproximaciones espacio-temporales. Las hipótesis y predicciones asociadas a este objetivo fueron las siguientes:

Hipótesis 1: Entre los grupos funcionales dominantes dentro de los mallines, el de las gramíneas es el de mayor capacidad de respuesta a la fertilización nitrogenada. Por lo

tanto, durante la primera temporada de fertilización, la capacidad de respuesta a esta práctica estará mediada por la abundancia de este grupo.

Predicción 1: La EAN será mayor en mallines que presenten mayor proporción inicial de gramíneas.

Hipótesis 2: Dado que las especies exóticas suelen tener mayor habilidad competitiva por los nutrientes que las nativas, el agregado de nutrientes reiterado en el tiempo favorecerá la dominancia de exóticas.

Predicción 2: El agregado de nutrientes reiterado en el tiempo aumentará la abundancia de especies exóticas, principalmente gramíneas, y, en consecuencia, aumentará la EAN.

Hipótesis 3: Dado que la disponibilidad de agua condiciona la capacidad de respuesta al agregado de nutrientes, la profundidad de la napa incidirá sobre la respuesta a la fertilización.

Predicción 3: La EAN será mayor cuando la napa se encuentre más cerca de la superficie y, además, se adicione P junto con N.

1.3 Área de estudio

El área de estudio se encontró circunscripta a la región patagónica, desde el sur del río Colorado hasta el extremo sur de la provincia Argentina de Tierra del Fuego, incluyendo el sur de la Patagonia chilena (Fig. 1.2). El clima de esta amplia región es templado frío, con un patrón que denota la influencia de la cordillera de los Andes y la latitud (Paruelo et al. 1998; Oliva et al. 2017). A su vez, existe un marcado efecto de la topografía a escala local sobre la temperatura (Oliva et al. 2017). La temperatura media anual oscila entre los 12°C en el norte y 3°C en el sur, con temperaturas mínimas absolutas inferiores a -20°C. La amplitud térmica varía entre 16°C en el norte y 5°C en el extremo sur de la región

(Paruelo et al. 1998). Los fuertes y constantes vientos del oeste, provenientes del Océano Pacífico, son dominantes y constituyen uno de los rasgos climáticos característicos de toda la región (León et al. 1998; Paruelo et al. 1998).

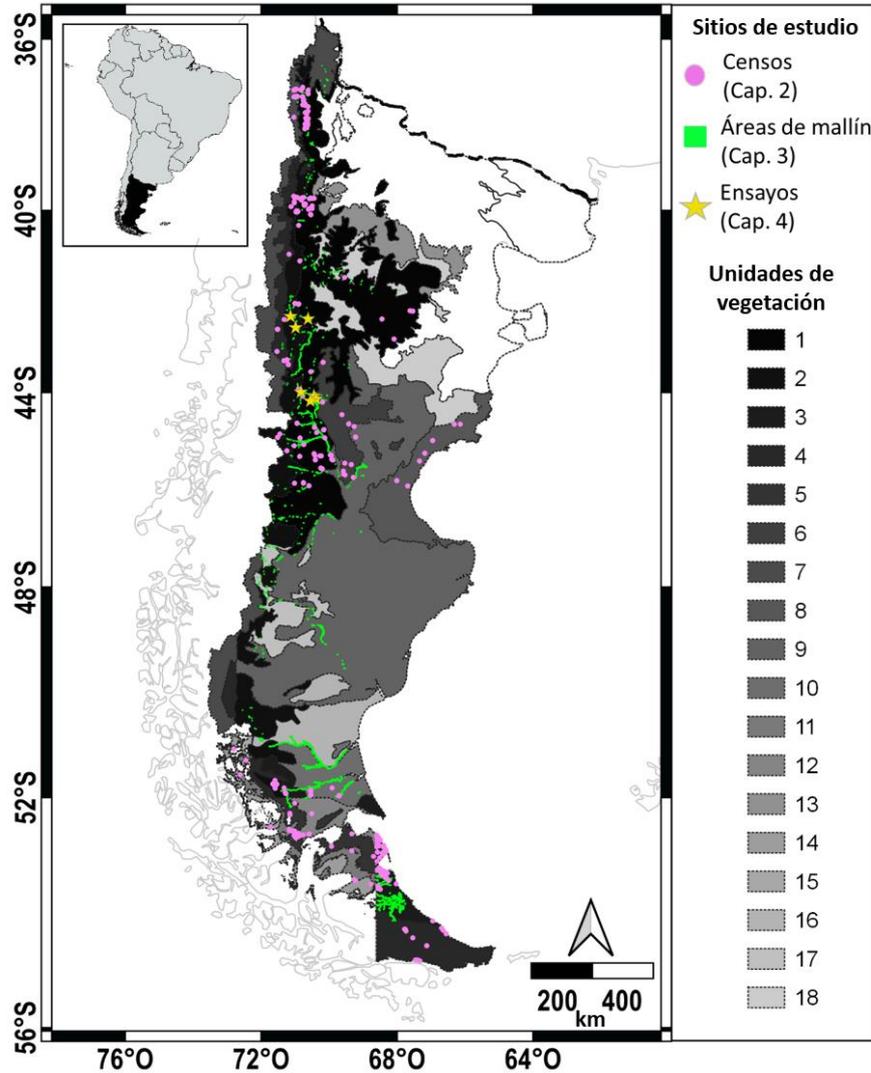


Figura 1.2. Mapa de la región patagónica correspondiente al área de estudio, ubicada al extremo sur del continente americano (figura inserta en margen superior izquierdo). Se encuentran representados los censos de vegetación recopilados (puntos rosas; capítulo 2), las áreas de mallín a ser evaluadas mediante el uso de sensores remotos (polígonos verdes, capítulo 3) y los sitios de mallín en los que se realizaron ensayos de fertilización (estrellas amarillas; capítulo 4). Las líneas punteadas delimitan las unidades de vegetación en Patagonia (IDE Chile 2017; Oyarzabal et al. 2018) y, a modo de referencia, se encuentran identificadas en escala de grises y con un número aquellas que presentaron alguno de dichos censos, áreas o ensayos de fertilización: 1: Estepa arbustivo graminosa; 2: Estepa graminosa de *Festuca pallescens*; 3: Estepa graminosa húmeda de *Festuca gracillima*; 4: Bosque caducifolio de *Nothofagus sp.* y Selva pluvial templada; 5: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Empetrum rubrum*; 6: Estepa arbustiva serrana con *Colliguaja integerrima*; 7 Estepa baja de *Senecio algens* y *Oxalis compacta*; 8: Estepa arbustiva alta y graminosa arbustiva; 9: Estepa arbustiva baja; 10: Estepa graminosa seca de *Festuca gracillima*; 11: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Chilotrichum diffusum*; 12: Estepa mediterránea-templada oriental de *Festuca gracillima*; 13: Estepa arbustiva ecotonal con

Prosopis denudans; 14: Matorral arborescente caducifolio templado-antiboreal andino de *Nothofagus antarctica* y *Chilotrimum diffusum*; 15: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Mulinum spinosum*. 16: Estepa arbustiva baja con *Mulguraea tridens*; 17: Estepa arbustiva baja con *Nardophyllum bryoides*; 18: Estepa arbustiva con *Chuquiraga avellanadae*. Línea negra gruesa y discontinua corresponde al Río Colorado.

En cuanto a la precipitación, su patrón se encuentra determinado por el movimiento estacional de los sistemas de baja y alta presión y las corrientes oceánicas ecuatoriales (Paruelo et al. 1998). Debido a esto, la precipitación anual y estacional disminuye hacia el este, mientras que su variabilidad aumenta en este sentido (Jobbágy et al. 1995; Oliva et al. 2017). En el lado occidental de los Andes la cantidad de lluvia anual supera los 2000 mm (Paruelo et al. 1998). En cambio, en la parte central de la Patagonia extra-andina la precipitación anual alcanza solo 125 mm en el centro-este y 500 mm en la parte occidental (Jobbágy et al. 1995; León et al. 1998). En la mayor parte de la región la precipitación se concentra en el período otoño-invernal (Jobbágy et al. 1995; León et al. 1998), con un consecuente déficit hídrico estival muy marcado (Oliva et al. 2017). Sin embargo, el sur de la región se ve afectado adicionalmente por masas de aire provenientes del océano Atlántico, lo que resulta en una distribución estacional más uniforme de las precipitaciones (Paruelo et al. 1998) al manifestar algunas lluvias adicionales, especialmente en el verano en una estrecha franja oriental (Oliva et al. 2017). Esta disminución de la precipitación de oeste a este determina un gradiente de tipos de vegetación: desde bosques y estepas gramíneas, hasta estepas arbustivas y semidesiertos (Soriano 1956; Moya et al. 1987; Paruelo et al. 2004).

Desde el punto de vista fitogeográfico el área de estudio abarca los distritos Subandino, Occidental, Central, Golfo San Jorge, Payunia y Magallánico, dentro de la provincia fitogeográfica de la Patagonia (Soriano 1956; Cabrera 1976; León et al. 1998; Oyarzabal et al. 2018). Desde el punto de vista fisonómico – florístico, la estepa es la

vegetación típica, con numerosas variantes que dependen de la abundancia relativa de gramíneas y arbustos (Oyarzabal et al. 2018).

2. CAPÍTULO 2 – Variación espacial de la composición florística de mallines patagónicos y su relación con controles ambientales

2.1 Introducción

Dentro de la amplia pregunta sobre qué determina la distribución de las especies, planteada en la introducción general de esta tesis (capítulo 1), aparece la mencionada relación entre la riqueza de especies y la latitud (Stevens 1989; Hillebrand 2004; Begon et al. 2006; Segovia y Armesto 2015), la cual se encuentra fuertemente regulada por la acción de la temperatura sobre el metabolismo de las especies (teoría metabólica de la biodiversidad, Rohde 1992; Allen et al. 2002; Stegen et al. 2009; Šímová et al. 2011). Si bien la predominancia de este gradiente de diversidad latitudinal es un patrón espacial general, existen excepciones (Visser et al. 2014; Segovia y Armesto 2015; Gaucherel et al. 2018; Kinlock et al. 2018). Sin embargo, y como fue mencionado en la introducción general, para muchos humedales del mundo aún no está claro si se cumple o no con este patrón espacial.

Dentro de estos ecosistemas, existen otros factores que pueden disminuir la importancia relativa del clima en la distribución espacial de la riqueza de especies. Estos factores se pueden dividir en dos grupos principales: naturales, principalmente a través del tipo de suelo (Bui 2013), la geomorfología y la hidrología (Mazzoni y Rabassa 2013), e inducidos por el hombre, a través de cambios en el conjunto regional de especies y en los regímenes de disturbio (Lonsdale 1999; Houlihan et al. 2006; Perelman et al. 2007; Allen et al. 2009; Hodapp et al. 2018). Un aspecto importante de los humedales es que las condiciones locales condicionan los efectos del clima, determinando que su vegetación posea características contrastantes a la de los ambientes circundantes (Mucina y Rutherford 2006; Mitsch y Gosselink 2007; Gradwell 2012; Sieben 2019). Al mismo tiempo, la presión inducida por el hombre sería mayor en humedales respecto al ambiente circundante, dado a la variedad de servicios que proveen (Golluscio et al. 1998; Mitsch y Gosselink 2007). Algunas de las excepciones al gradiente de diversidad latitudinal se

registraron en Sudamérica, tanto en áreas de bosque (Segovia y Armesto 2015) como de estepa (Gaitán et al. 2014), en donde se encuentran distintos tipos de humedales. Éstas áreas de estepa, ubicadas en la Patagonia Argentina, presentaron una disminución de la riqueza de especies hacia sitios más cálidos, secos y con régimen de lluvia invernal más marcado (Gaitán et al. 2014). En este sentido, la particular hidrología de los humedales podría reducir la dependencia de su vegetación a la precipitación y, por lo tanto, conducir a un patrón espacial de diversidad de especies distinto al observado en las áreas de estepa circundante (Jobbágy y Sala 2000; Verón y Paruelo 2010). Sin embargo, aún se desconoce qué tipo de factores son los que prevalecen, si los naturales o los inducidos por el hombre.

Para poder responder esta pregunta es necesario contar con descripciones botánicas de humedales a lo largo de un amplio gradiente de latitud. Como se mencionó en la introducción general de esta tesis, un tipo de humedal característico de la Patagonia y que se distribuye en un amplio gradiente regional son los mallines. Afortunadamente, existen numerosas descripciones de las comunidades vegetales de mallines desde hace más de 60 años (Boelcke 1957; Bran et al. 1998; Gandullo y Schmid 2001; Bran 2004; Gandullo y Faggi 2005; Bonvissuto et al. 2008; Utrilla et al. 2008; Collantes et al. 2009; Chimner et al. 2011; Gaitán et al. 2011; Filipová et al. 2013; Utrilla et al. 2014; Vargas y Mazzoni 2014; Grima et al. 2015; Vargas 2017). Sin embargo, estas descripciones están fragmentadas y ninguna de ellas abarcó individualmente todo el gradiente de latitud en el que se ubican los mallines. De hecho, ninguna abarcó más de cuatro grados de latitud, a pesar que los mallines se ubican en un gradiente latitudinal de aproximadamente 18 grados (Crego et al. 2014). Por lo tanto, la compilación de todos estos relevamientos en una sola base de datos que cubra un amplio gradiente de latitud, cercano a los 18 grados, permitiría responder si la distribución de las especies en mallines cumple con el patrón espacial general del gradiente de diversidad latitudinal.

Por otra parte, la compilación mencionada permitiría responder otros dos interrogantes regionales asociados. En primer lugar, parecen existir antecedentes regionales contrapuestos, respecto al nivel de invasión de especies exóticas y la diversidad funcional. Por un lado, las descripciones fragmentadas en amplias zonas de mallines dan cuenta de la presencia de especies exóticas, hasta un punto tal que algunas de ellas son indicadoras de una determinada comunidad local (Boelcke 1957; Gandullo y Schmid 2001; Gaitán et al. 2011; Collantes et al. 2013; Vargas 2017). Por otro lado, mediante experimentos manipulativos, Raffaele (2004) observó una alta capacidad de resistencia de ciertas comunidades vegetales de mallines a la invasión de especies exóticas latifoliadas, dado que su persistencia sólo se vio favorecida mediante el sobrepastoreo. En este sentido, en ambientes como los mallines, el pastoreo por grandes herbívoros permite la permanencia de especies de plantas subordinadas debido al pastoreo diferencial de las especies dominantes (Hillebrand et al. 2007), aumentando la diversidad funcional. Al mismo tiempo, el pastoreo facilita la colonización por especies ruderales, menos palatables o que presentan mecanismos de resistencia al consumo (Westoby et al. 1989; Milchunas y Lauenroth 1993; Bakker et al. 2006), entre las cuales se podrían encontrar especies exóticas (Parker et al. 2006; Eldridge et al. 2018).

En segundo lugar, no se exploró la distribución espacial de las comunidades vegetales de mallines a lo largo de todo el gradiente latitudinal en el que se ubican. Sin embargo, y como se mencionó en la introducción general de esta tesis, los mallines en su generalidad presentan, al menos, dos fisonomías distintivas, una parte central más húmeda y otra periférica más seca. Por lo tanto, es esperable que las comunidades estén mayormente gobernadas por controles locales (ej. características del suelo, geomorfología e hidrología) que por regionales (ej. precipitación y temperatura).

2.1.1 Objetivo

El objetivo de este capítulo fue describir las variaciones espaciales (regionales y locales) de la composición florística de mallines patagónicos y su relación con controles ambientales. Para ello, se definieron tres objetivos específicos. El primero fue cuantificar la riqueza de especies florísticas y lograr una mayor comprensión acerca de la heterogeneidad florística presente en mallines, considerando el aporte relativo de especies exóticas y la proporción de los distintos hábitos de crecimiento (anuales o perennes y herbáceas o arbustivas) o grupos taxonómicos (monocotiledóneas: gramíneas y graminoides; y dicotiledóneas: distinguiendo el grupo de leguminosas del resto). El segundo objetivo fue evaluar la asociación entre la riqueza de especies y la latitud a lo largo de un gradiente de 18 grados de latitud, y caracterizar la asociación entre la riqueza de especies y dos controles ambientales, la precipitación y la temperatura. El tercer objetivo fue explorar si la distribución espacial de las comunidades vegetales siguió patrones locales o regionales.

2.1.2 Hipótesis

Las hipótesis y sus predicciones asociadas fueron las siguientes:

Hipótesis 1: Debido a que los mallines obtienen buena parte del agua de procesos de escurrimiento, la precipitación directa será un pobre descriptor de las variaciones espaciales de la composición florística de estos ambientes y, por el contrario, la temperatura ambiente será un factor determinante.

Predicción 1: La variación de la precipitación a lo largo del gradiente tendrá un efecto relativo menor que la temperatura sobre la composición florística, por lo que la riqueza de especies en los mallines aumentará a latitudes más próximas al ecuador, en concordancia con el gradiente de diversidad latitudinal (Hillebrand 2004).

Hipótesis 2: La heterogeneidad en la composición florística dentro de un mallín se asocia a la disponibilidad de agua que depende principalmente de la influencia de la napa freática, lo cual genera variaciones iguales o mayores a las que se pueden dar en promedio entre mallines a lo largo de un gradiente regional.

Predicción 2: Las variaciones en la composición florística de mallines a escala local serán iguales o mayores a las variaciones a escala regional.

2.2 Metodología

2.2.1 Área de estudio

El área de estudio correspondiente a este capítulo se encontró circunscripta a la región patagónica, desde el sur del río Colorado hasta el extremo sur de la provincia Argentina de Tierra del Fuego, incluyendo el sur de la Patagonia chilena (Fig. 2.1). En particular, este capítulo se centró en áreas de mallín en las que se realizaron censos de vegetación (Fig. 2.1). El clima en la región, como se mencionó anteriormente, es templado frío, con fuertes y constantes vientos del oeste provenientes del Océano Pacífico (Capítulo 1, sección 1.3).

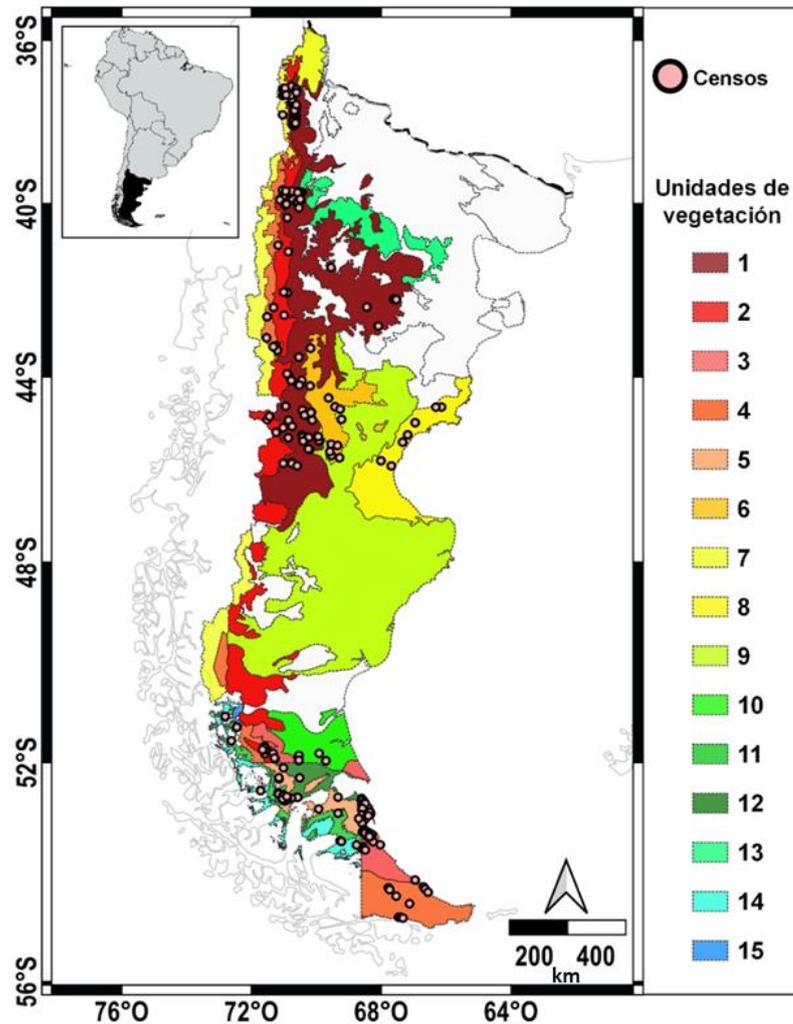


Figura 2.1. Ubicación de los censos de vegetación en mallines patagónicos (puntos blancos) a lo largo de 15 unidades de vegetación de la Patagonia (IDE Chile 2017; Oyarzabal et al. 2018), al extremo sur del continente americano (figura inserta en margen superior izquierdo). Las líneas punteadas delimitan las unidades de vegetación de Patagonia y se encuentran identificadas en colores y con un número aquellas que presentaron algún censo: 1: Estepa arbustivo gramínea; 2: Estepa gramínea de *Festuca pallezens*; 3: Estepa gramínea húmeda de *Festuca gracillima*; 4: Bosque caducifolio de *Nothofagus sp.* y Selva pluvial templada; 5: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Empetrum rubrum*; 6: Estepa arbustiva serrana con *Colliguaja integerrima*; 7 Estepa baja de *Senecio algens* y *Oxalis compacta*; 8: Estepa arbustiva alta y gramínea arbustiva; 9: Estepa arbustiva baja; 10: Estepa gramínea seca de *Festuca gracillima*; 11: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Chiliodrichum diffusum*; 12: Estepa mediterránea-templada oriental de *Festuca gracillima*; 13: Estepa arbustiva ecotonal con *Prosopis denudans*; 14: Matorral arborescente caducifolio templado-antiboreal andino de *Nothofagus antarctica* y *Chiliodrichum diffusum*; 15: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Mulinum spinosum*. Línea negra discontinua corresponde al Río Colorado.

2.2.2 Datos

2.2.2.1 Recopilación de censos florísticos

Para el presente capítulo se recopilamos y organizamos censos florísticos realizados en diferentes áreas de mallín a partir de 15 inventarios (Boelcke 1957; Bran et al. 2004;

Utrilla et al. 2008; Chimner et al. 2011; Gaitán et al. 2011; Filipová et al. 2013; Utrilla et al. 2014; Vargas y Mazzoni 2014; Grima et al. 2015; y seis no publicados). Todos los censos recopilados tuvieron como objetivo caracterizar las comunidades vegetales y se extendieron en casi 18 grados de latitud, abarcando del extremo norte al sur de la región. La mayoría de los censos estaban georreferenciados, mientras que para aquellos sin coordenadas específicas se utilizaron las citadas en la sección del sitio de estudio proporcionada en los inventarios. La base de datos compilada constó de 546 registros. A cada registro le correspondió un censo excepto en 21 casos, donde cada registro correspondió a un conjunto de censos reunidos por su similitud florística (Boelcke 1957; Gandullo y Faggi 2005; Chimner et al. 2011; Grima et al. 2015). Por ejemplo, seis “censos” del total de 546 del trabajo de Boelcke (1957) correspondieron a seis comunidades definidas a partir del análisis de 191 censos (1957). En adelante, se llamará “censos” a los registros de la base de datos.

2.2.2.2 Caracterización de la vegetación

Se clasificó a las especies de cada censo a través de los siguientes criterios: nativas o exóticas, anuales o perennes, herbáceas o arbustivas y monocotiledóneas: gramíneas y graminoides; o dicotiledóneas: leguminosas y no leguminosas, según los criterios establecidos en <http://www.floraargentina.edu.ar/>. Asimismo, se determinó la división fanerógama o no fanerógama y familia y se actualizaron los nombres de las especies que poseían nomenclatura antigua (<http://www.floraargentina.edu.ar/>). La cobertura vegetal fue registrada de diferentes maneras a través de los censos. En 387 de ellos se detalló la cobertura por especie, mientras que en 144 los autores definieron un rango de valores de cobertura (numérico o expresado en escala Braun-Blanquet) y en 15 solo determinaron presencia-ausencia. En los censos con rangos de cobertura, se asignó un único valor

numérico de cobertura a cada especie, a través del valor promedio de dicho rango y se relativizó la cobertura de cada especie de acuerdo con la cobertura total informada.

Se calculó la riqueza total de especies fanerógamas para cada censo. Además, se estimó el número de especies, el porcentaje relativo de especies y la cobertura vegetal para cada categoría de los cuatro criterios principales definidos (origen, ciclo de crecimiento, hábito de crecimiento y grupo taxonómico). Tres especies tuvieron origen cosmopolita y fueron consideradas como nativas. La organización y el procesamiento de la base de datos se realizaron utilizando Microsoft Excel y RStudio (versión 4.0.2, R Core Team 2020).

2.2.2.3 Obtención de datos geográficos y climáticos

Además de la información florística, se registró, para cada ubicación geográfica, dos variables ambientales: precipitación y temperatura; la altura sobre el nivel del mar; y el índice verde normalizado (IVN, NDVI en inglés), a través de la plataforma Google Earth Engine (Gorelick et al. 2017). Si bien el interés de este capítulo se centró en las variables ambientales, se tomó en cuenta estas otras variables a fin de describir las comunidades vegetales. Se obtuvieron registros de precipitación a partir de estimaciones de precipitación mensual de 0.05° de resolución para el período 2000-2015, generados por el conjunto de datos de TerraClimate (Abatzoglou et al. 2018). Se obtuvo la temperatura de la superficie terrestre, utilizada como proxy de la temperatura del aire, que fue generada cada 8 días y con una resolución de 1 km, para el período 2000-2015, por el producto MODIS MOD11A2 V6. Se obtuvieron datos de altura sobre el nivel del mar a partir de información ráster de resolución de 30 m generada por el Centro de Investigación de Observación de la Tierra JAXA (Tadono et al. 2014). Se obtuvo el IVN de un período

compuesto de 32 días, con una resolución espacial de 30 m para el período 1996-2015, generado por Landsat 5 y 8 TM 32-Day NDVI Composite (Chander et al. 2009).

Se analizó anualmente la precipitación, la temperatura y el IVN para cada censo. Para ello, se sumó la precipitación desde mayo de cada año hasta abril del siguiente, dado que en la mayoría de la Patagonia las precipitaciones se acumulan en el período otoño-invernal (Jobbágy et al. 1995; León et al. 1998) y que mayo suele ser el primer mes en el que la precipitación supera la demanda atmosférica. La temperatura media anual se consideró desde julio de cada año hasta junio del siguiente, de acuerdo a la temporada anual de crecimiento. Luego, se estimó la precipitación media anual y la temperatura media anual para el período 2000-2015. Finalmente, se promedió el IVN entre septiembre de cada año y mayo del siguiente, la temporada de activo crecimiento, y luego se promedió el período 1996-2015.

2.2.3 Análisis de datos

En cuanto al primer objetivo específico, cuantificar la riqueza de especies florísticas y lograr una mayor comprensión acerca de la heterogeneidad florística presente en mallines, se utilizaron los 546 censos. Primero, se describió la riqueza florística de especies fanerógamas a través de dos indicadores, la diversidad gamma y, dado que algunas especies pudieron no haber sido identificadas o avistadas durante el muestreo, se utilizó el primer índice de Jackknife (Palmer 1990; Perelman et al. 2017). Para estimar este índice, se excluyeron cinco de los censos que en realidad eran un conjunto de censos, dado que se desconocía a cuantos censos representaba cada uno (Chimner et al. 2011). En segundo lugar, se estimó la constancia, porcentaje de censos en el que se encuentra cada especie (Braun-Blanquet 1950; Digby y Kempton 1987), la diversidad alfa, el número promedio de especies por censo (Daly et al. 2018) y el índice de diversidad de Shannon (Begon et

al. 2006). Para dichas estimaciones, se utilizaron 474 censos porque los 72 restantes tenían algún grado de síntesis que impedía utilizarlos, ya sea por ser un conjunto de censos o por no informar el total de las especies censadas. En tercer lugar, se realizó la descripción de la contribución relativa de especies exóticas y de los distintos hábitos de crecimiento o grupos taxonómicos. Dicha descripción fue realizada en 392 censos, muestreados entre 1995 y 2015. La selección de dicha ventana de tiempo fue realizada a fin de evitar sesgos dados por el período de muestreo (debido a que no sería conveniente describir la proporción de especies por origen para censos que sean temporalmente muy distantes entre sí), lo cual excluyó a 80 censos correspondientes a la década del 80. Además, se excluyeron dos censos sin datos de cobertura de especies.

Con respecto al segundo objetivo específico, evaluar la asociación entre la riqueza de especies en mallines y la latitud a lo largo de un gradiente de 18 grados de latitud y explorar la asociación entre dicha riqueza con controles ambientales, y al análisis de la predicción 1a y 1b de este capítulo, se adoptó un enfoque que constó de dos pasos. Primero, se excluyeron todos los censos en los que la cobertura relativa estuvo representada por más del 10% de especies no identificadas y/o no fanerógamas, quedando 376 censos. En segundo lugar, se evaluó la asociación entre la riqueza de especies y la proporción de especies exóticas con la latitud y los controles ambientales a través de dos tipos de pruebas estadísticas: correlación de Pearson y regresión de modelos lineales generalizados (GLM, por sus siglas en inglés). Dado que las variables respuesta estaban representadas por conteo de especies, sean estas nativas o exóticas, se utilizó la distribución de Poisson para ajustar los GLM (Crawley 2012). En cambio, cuando la variable respuesta fue la proporción de especies, se utilizó la distribución binomial (Crawley 2012). Se realizaron análisis de regresiones simples y múltiples y se seleccionaron los modelos más parsimoniosos utilizando el criterio de información de

Akaike (AIC, por sus siglas en inglés; Crawley 2012). Las variables independientes, precipitación y temperatura, fueron estandarizadas para identificar cuál tuvo mayor influencia sobre la riqueza de especies y la proporción de especies exóticas.

En cuanto al tercer objetivo específico, determinar si la distribución espacial de las comunidades vegetales siguió patrones locales o regionales, y al análisis de la predicción 2 de este capítulo, se clasificaron los censos en comunidades, se caracterizaron dichas comunidades y se evaluó la importancia de patrones locales vs regionales. Antes de la clasificación, se reincorporaron a la base de datos de 376 censos algunos de los censos de la década de 1980 (solo aquellos con cobertura relativa representada por una cantidad menor o igual al 10% de especies no identificadas y/o no fanerógamas), resultando en 451 censos. Además, al explorar la base de datos se detectaron dos cuestiones importantes. Por un lado, las especies con baja constancia ($< 5\%$) representaron el 87% de las especies totales y una porción considerable de la cobertura de los censos en los que fueron encontradas. Por esta razón, se conservaron para el análisis las especies con baja constancia. Por otro lado, el 21% de las especies fueron identificadas solo hasta el género. Por esta razón, se decidió realizar los análisis a nivel de género.

Se clasificaron los censos en tipos de comunidades vegetales usando el método de Ward (Legendre y Legendre 1998) con el coeficiente de similitud de Bray-Curtis (Bray y Curtis 1957), a través del paquete `vegan` (Oksanen et al. 2020). De este modo, se definieron comunidades y familias de comunidades (conjunto de comunidades más similares entre sí) según la similitud florística. Para caracterizar las comunidades, se calculó la diversidad beta de cada comunidad, como el cociente entre su diversidad gamma y su diversidad alfa media (Magurran 1988), y se comparó la estructura y funcionamiento de las comunidades mediante la prueba de Kruskal Wallis. Asimismo, con el fin de analizar si el arreglo espacial de las comunidades vegetales siguió patrones

locales o regionales, se realizó una prueba Chi^2 para evaluar el grado de asociación entre las comunidades definidas y las principales unidades de vegetación de Patagonia (IDE Chile 2017; Oyarzabal et al. 2018). Adicionalmente, se determinó la asociación entre similitudes florísticas y geográficas entre censos a través de un modelo de regresión lineal. La similitud florística, dada por el coeficiente de similitud de Bray-Curtis, se determinó en la clasificación, mientras que la similitud geográfica se determinó a través de la distancia euclidiana, la cual se calculó a partir de coordenadas geográficas. Además, se determinó la asociación entre la riqueza de especies en mallines a escala local (censos) y regional (unidades de vegetación) a través de un modelo de regresión lineal. Finalmente, se llevó a cabo un análisis de coordenadas principales (PCOA, por sus siglas en inglés; Hotelling 1933) a partir de datos de cobertura de géneros en cada unidad de estudio, a fin de identificar y describir los principales gradientes en la composición de especies utilizando el paquete labdsv (Gower 1966). En este sentido, para identificar si los principales gradientes en la composición de especies estaban determinados por patrones locales o regionales, se evaluó la asociación entre los tres ejes principales del PCOA con todas las variables consideradas (variables geográficas y ambientales) a partir del coeficiente de correlación de Pearson. Todos los análisis se llevaron adelante en el ambiente R (versión 4.0.2, R Core Team 2020).

2.3 Resultados

2.3.1 Riqueza florística e invasión por especies exóticas

La composición florística de los mallines evaluados estuvo constituida por 51 familias, 164 géneros y 336 especies fanerógamas (Apéndice A: cuadro A1). De estas especies, 325 se identificaron a nivel de especie. Las 11 restantes se identificaron hasta el género, el cual resultó ser diferente a los géneros de las especies identificadas hasta especie. La diversidad gamma fue de 336 especies, o 409 a partir de Jackknife, la diversidad alfa

promedio fue 9 y el índice de diversidad de Shannon promedio fue 1.44. Del total de especies de los mallines, el 28% fue exótica (Fig. 2.2.a.1) y solo el 19% de los censos no presentó especies exóticas. Incluso, alrededor del 30% de los censos contenían un 50% o más de especies exóticas y la cobertura de exóticas fue dominante en casi el 36% de los censos (Apéndice A: Figura A1). Sin embargo, casi un 40% de los censos presentó menos de un 25% de especies exóticas, cuya cobertura fue inferior al 25% (Apéndice A: figura A1).

En la flora de los mallines evaluados hubo muchas más especies perennes que anuales (81 vs 19%). Las perennes fueron en su mayoría nativas, con las hierbas latifoliadas no leguminosas predominando sobre las gramíneas y graminoides (Fig. 2.2.a). Por el contrario, entre las especies anuales prevalecieron las exóticas sobre las nativas (Fig. 2.2.a). Sin embargo, y al igual que las perennes, la mayoría de las especies anuales fueron dicotiledóneas y, a diferencia de las perennes, las leguminosas presentaron un porcentaje mayor que las graminoides (Fig. 2.2.a). En cuanto a las monocotiledóneas, de las cuales las perennes presentaron una mayor cantidad de especies que las anuales, las gramíneas prevalecieron sobre las graminoides y las nativas sobre las exóticas (Fig. 2.2.a).

Al considerar la cobertura de especies, la jerarquía entre los grupos cambió en comparación con la diversidad de especies (Fig. 2.2.b). Si bien la cobertura en mallines estuvo representada mayoritariamente por especies perennes, las exóticas representaron una proporción mayoritaria (Fig. 2.2.b). Entre las perennes, las dicotiledóneas y las gramíneas fueron co-dominantes, y en ambos casos prevalecieron las exóticas sobre las nativas. Además, las gramíneas y las leguminosas exóticas presentaron una cobertura similar (Fig. 2.2.b). Entre las anuales, su cobertura exhibió un patrón similar al de las perennes, registrando una co-dominancia entre las gramíneas y las dicotiledóneas. Sin

embargo, entre las anuales la cobertura de especies exóticas predominó sobre las perennes (Fig. 2.2.b).

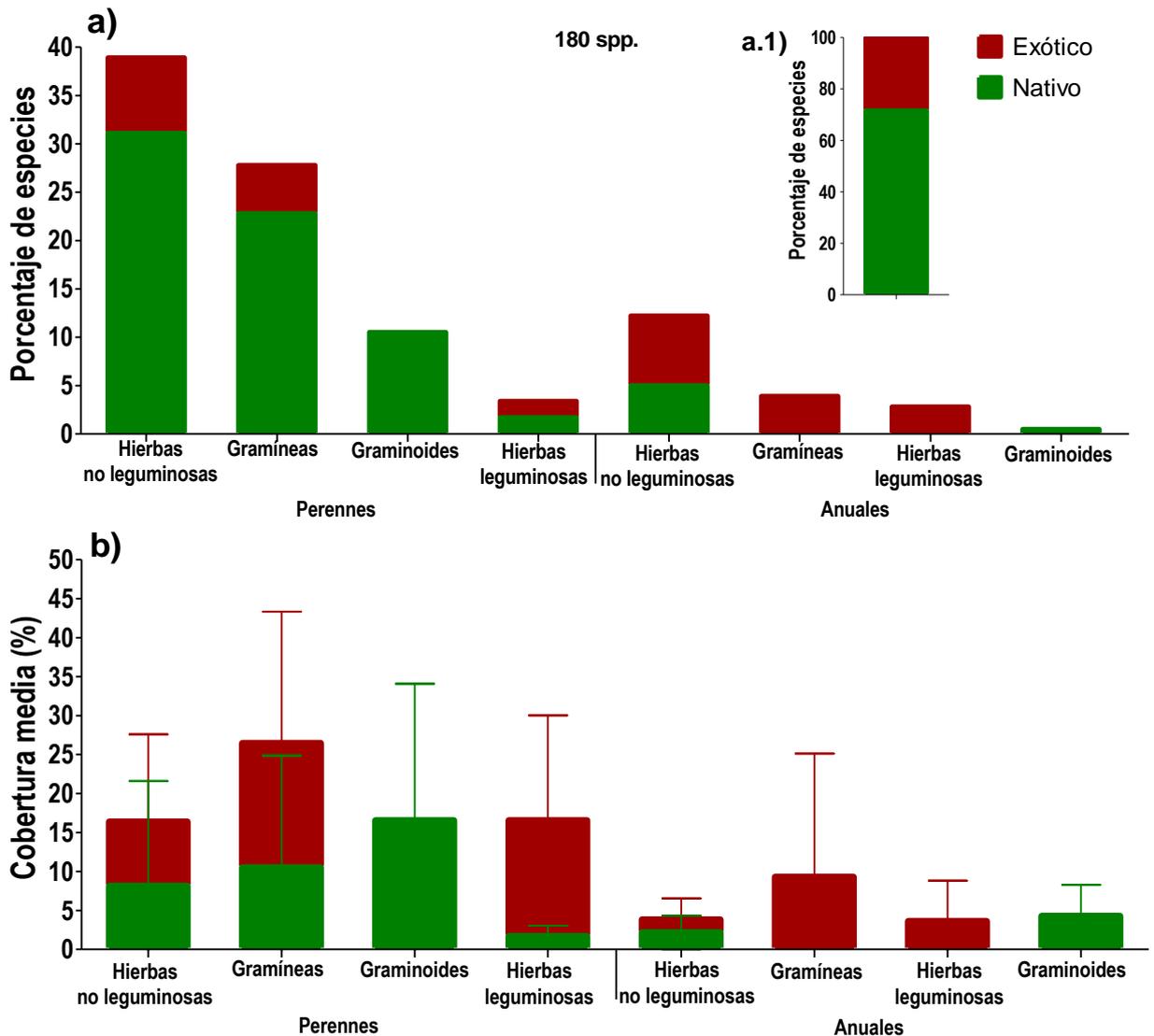


Figura 2.2. Porcentaje de especies (a) y cobertura media (b) de diferentes hábitos de crecimiento y grupos taxonómicos (hierbas no leguminosas perennes, hierbas leguminosas perennes, gramíneas perennes, graminoides perennes, hierbas no leguminosas anuales, hierbas leguminosas anuales, gramíneas anuales y graminoides anuales) de la flora nativa (barras verdes) y exótica (barras rojas). El gráfico insertado (a.1) en el panel superior (a) corresponde al porcentaje total de especies por origen. El porcentaje total de especies en el panel superior (a) corresponde a 180 especies completamente identificadas con información sobre el hábito de crecimiento, grupo taxonómico y origen. Las líneas verticales en el panel inferior (b) representan el desvío estándar de las medias.

Tres familias estuvieron presentes en más del 70% de los censos (Apéndice A: figura A2.a). Estas familias fueron Poaceae (89.3%), Juncaceae (76.8%) y Cyperaceae

(71.2%). Además, estas familias presentaron los valores medios de cobertura relativa más altos (Poaceae, 37.5%; Cyperaceae, 24.6%; Juncaceae, 23.8%; Apéndice A: figura A2.b). En este sentido, otra característica importante de los mallines fue que solo cuatro géneros estuvieron presentes en más del 50% de los censos (Apéndice A: figura A2.c) y al mismo tiempo tuvieron algunos de los valores de cobertura más altos (Apéndice A: figura A2.d). Estos géneros fueron *Juncus* (máximo valor de cobertura absoluto registrado), *Carex*, *Poa* y *Taraxacum*, y estuvieron presentes en el 75.8%, 61.2%, 59.9% y 57.7% de los censos, respectivamente. Además, solo el 25% de los géneros estuvo presente en más del 5% de los censos y, de esos géneros, *Distichlis* (11.2% de constancia relativa) tuvo el valor medio de cobertura relativa más alto (31.4%, Apéndice A: figura A2.c y d). También hubo algunas especies raras que estuvieron presentes solo en uno o en unos pocos censos, pero con la particularidad de que esas especies representaban una proporción importante de la cobertura (Apéndice A: cuadro A1).

2.3.2 Asociación de la riqueza de especies con la latitud, precipitación y temperatura

La riqueza de especies en los mallines evaluados aumentó linealmente con el aumento de la distancia al ecuador ($r = 0.28$, valor $p < 0.001$, Fig. 2.3.a.1). Según el modelo ajustado, la riqueza aumentó de 6 especies en el norte a 10 en el extremo sur (Fig. 2.3.a.1). La tasa de aumento fue de aproximadamente 1 especie por cada 5 grados de latitud de distancia desde el ecuador (Fig. 2.3.a.1). La riqueza de especies nativas también aumentó linealmente con el aumento de la distancia desde el ecuador ($r = 0.47$, valor de $p < 0.001$). Según el modelo ajustado, la riqueza aumentó de 2 especies en el norte a 7 en el extremo sur. La tasa de aumento fue de aproximadamente 1 especie por cada 4 grados de latitud de distancia desde el ecuador (Fig. 2.3.a.1). En contraste, la riqueza de especies exóticas disminuyó linealmente con el aumento de la distancia desde el ecuador, siguiendo el gradiente de diversidad latitudinal esperado (Fig. 2.3.a.1; $r = -0.27$, valor $p < 0.001$).

Según el modelo ajustado, la riqueza de exóticas disminuyó de 3 especies en el norte a 2 en el extremo sur. La tasa de disminución fue de aproximadamente 1 especie por cada 12 grados de latitud de distancia desde el ecuador. A medida que aumentó la latitud, la proporción de especies exóticas en la comunidad florística disminuyó ($r = -0.33$, valor $p < 0.001$) del 53% en el extremo norte al 22% en el extremo sur (Fig. 2.3.b.1). Un aspecto importante a considerar fue que, para el rango de latitud evaluado, la altitud a la que se encontraban los mallines no implicó cambios en el gradiente de temperatura esperado, el cual fue de -0.55°C por cada grado de aumento de latitud.

De los dos posibles controles ambientales, precipitación y temperatura, prevaleció este último. La asociación entre la riqueza total de especies y la temperatura fue negativa ($r = -0.18$, valor $p < 0.001$), mientras que no fue significativa con la precipitación ($r = -0.04$, valor $p = 0.6$). Además, la precipitación tampoco fue significativa de acuerdo al modelo múltiple lineal generalizado. El modelo más parsimonioso fue uno simple, en el que la riqueza de especies aumentó en promedio 1 especie por cada 4.7°C de disminución en la temperatura promedio (Fig. 2.3.a.2). Un patrón similar se observó para la riqueza de especies nativas, la cual presentó una relación negativa con la temperatura ($r = -0.30$, valor $p < 0.001$) y la precipitación ($r = -0.25$, valor $p < 0.001$), donde también prevaleció la temperatura. Por el contrario, se observó una relación positiva entre la riqueza de especies exóticas y los controles ambientales, precipitación ($r = 0.44$, valor $p < 0.001$) y temperatura ($r = 0.17$, valor $p < 0.001$). Aunque el coeficiente de Pearson presentó una relación significativa entre la riqueza de especies nativas o exóticas y la temperatura, al considerar la proporción de especies por origen, el efecto de la temperatura no fue significativo según una regresión múltiple GLM. En cambio, el porcentaje de especies exóticas aumentó en promedio un 1% por cada 19 mm de incremento en la precipitación promedio (Fig. 2.3.b.2, valor $p < 0.001$).

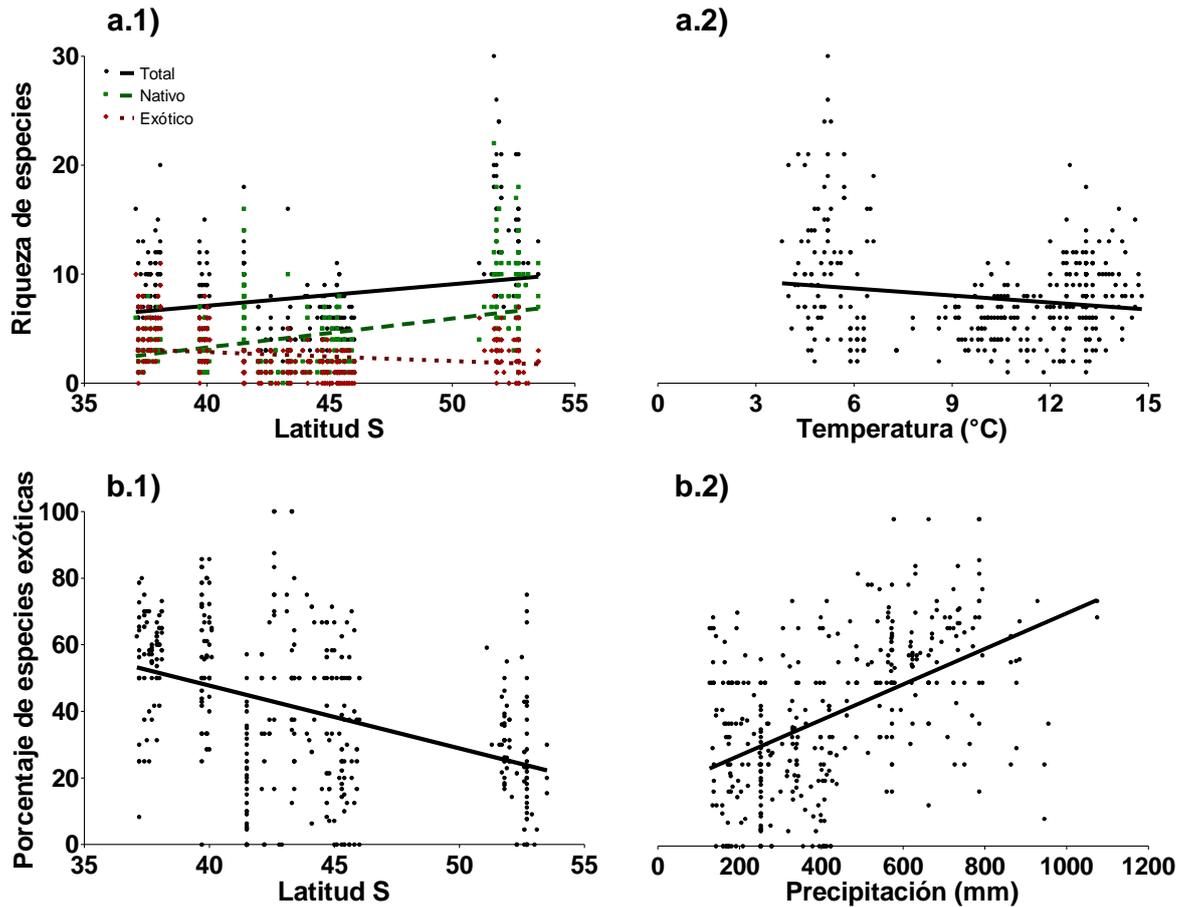


Figura 2.3. Asociación entre la riqueza de especies, ya sea totales, nativas o exóticas (a) y el porcentaje de especies exóticas (b), con la latitud (a.1 y b.1) y con la temperatura (a.2) y la precipitación (b.2), para mallines de la Patagonia. Los modelos se ajustaron mediante modelos de regresión lineal generalizado con distribución poisson (valor p para la riqueza total <0.001 , valor p para riqueza nativa <0.001 y valor p para riqueza exótica <0.001) y binomial (valor p para el porcentaje de especies exóticas <0.001).

2.3.3 Arreglo espacial de las comunidades vegetales

De acuerdo con el análisis de conglomerados realizado, se diferenciaron diez comunidades vegetales de géneros y se agruparon en tres familias principales de comunidades (Fig. 2.4). Un 10% de los géneros estuvo presente en al menos una comunidad con una constancia relativa mayor al 50%. Algunos de esos géneros más constantes caracterizaron las diferentes comunidades y, por lo tanto, a las tres familias principales de comunidades. La primera de estas familias definidas (comunidades A, B y C) estuvo representada por una alta constancia de *Juncus*, *Poa* y *Taraxacum*; la segunda

(comunidades D, E, F, G y H) por *Caltha*, *Distichlis*, *Festuca* y *Acaena*; y la tercera (comunidades I y J) por *Eleocharis* y *Carex* (Apéndice A: Cuadro A2).

Entre las comunidades establecidas, la presencia de monocotiledóneas varió de un máximo del 80% a un mínimo del 30% (Fig. 2.5.a). Siete comunidades estuvieron dominadas por monocotiledóneas (cobertura superior al 50%). Dentro de las monocotiledóneas, la cobertura de gramíneas varió del 50% a menos del 10%, y la graminoides del 75% al 10%. Cuatro comunidades estuvieron parcialmente dominadas por gramíneas (cobertura igual o cercana al 50%) y otras dos comunidades estuvieron dominadas por graminoides (cobertura mayor al 50%). La otra comunidad dominada por monocotiledóneas, estuvo parcialmente dominada por graminoides (Fig. 2.5.b). Finalmente, las comunidades dominadas por dicotiledóneas, estuvieron mayoritariamente dominadas por hierbas no leguminosas (Fig. 2.5.c).

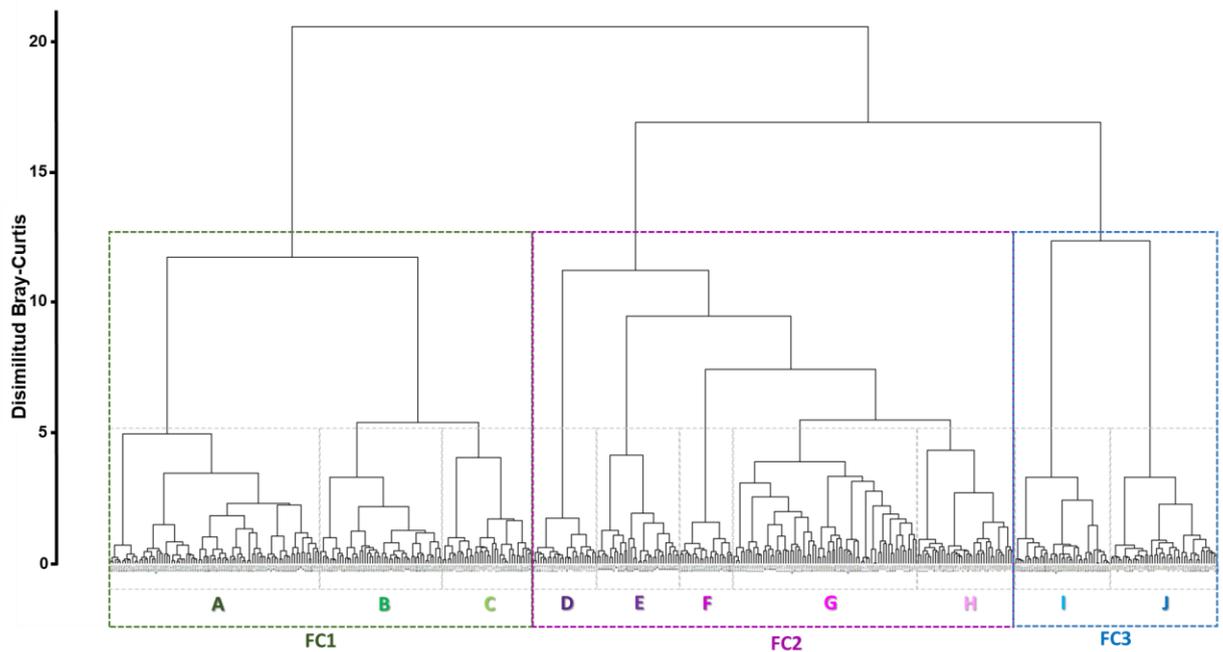


Figura 2.4. Dendrograma del análisis de conglomerado que muestra las diez comunidades de género definidas (A - J). Las comunidades se representan en una gama de colores según su familia de comunidad (FC), es decir, según agrupaciones de comunidades más similares entre sí: FC1: A, B y C (tonalidad verde); FC2: D, E, F, G y H (tonalidad violeta); FC3: I y J (tonalidad azul).

La cobertura de especies exóticas fue contrastante entre comunidades, desde 70% a menos de 5% (Fig. 2.5.d). La comunidad con la mayor cobertura de especies exóticas, B, estuvo dominada por monocotiledóneas, co-dominada por gramíneas y graminoides, y presentó la mayor cobertura de hierbas leguminosas. En contraste, hubo dos comunidades con la menor cobertura de especies exóticas, E y D. La primera, E, estuvo dominada por gramíneas y apenas presentó cobertura de hierbas leguminosas, mientras que la segunda, D, estuvo dominada por dicotiledóneas, principalmente hierbas no leguminosas.

La diversidad alfa y beta presentaron diferencias entre comunidades, desde 5 y 6 especies hasta 16 y 20 especies, respectivamente (Fig. 2.5.e y f). Uno de los valores más altos de diversidad alfa se observó en la comunidad D (15 especies, que era el doble e incluso el triple que en las comunidades B, A, E e I, Fig. 5.e). Además, las comunidades D y E presentaron el recambio de especies más bajo entre sitios (diversidad beta), lo que significa que estas comunidades tuvieron una alta homogeneidad de especies en contraste con la comunidad G (Fig. 5.f).

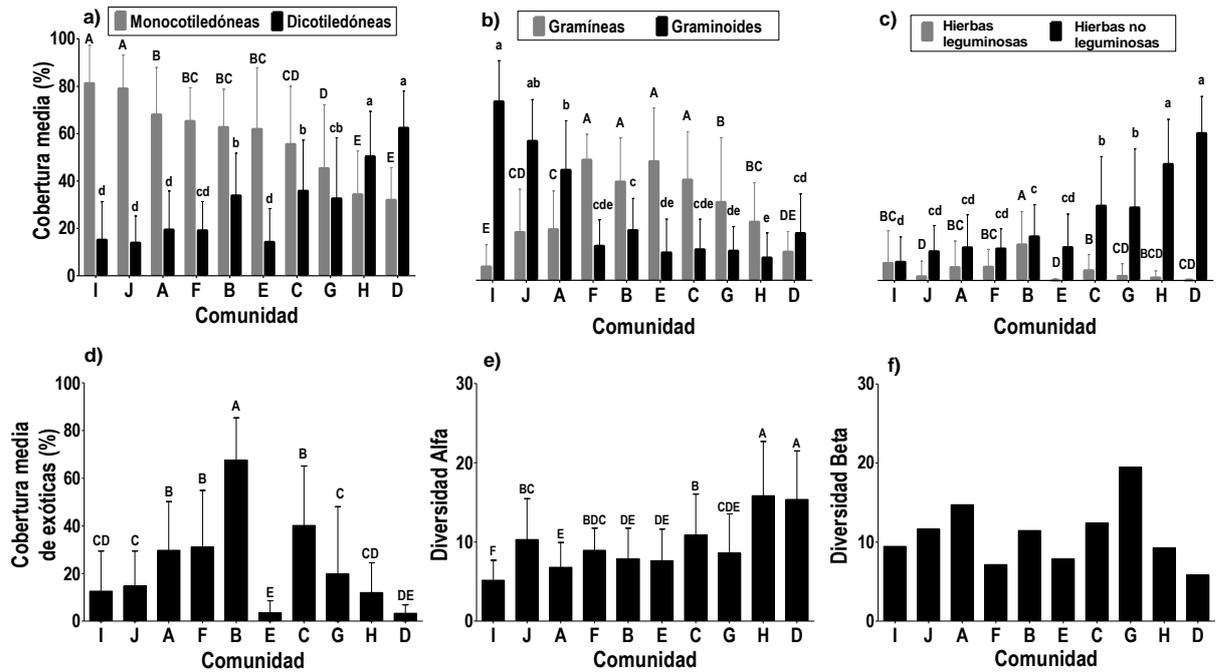


Figura 2.5. En el panel superior, cobertura media (%) de monocotiledóneas y dicotiledóneas (a); gramíneas y graminoides monocotiledóneas (b); y hierbas leguminosas y no leguminosas dicotiledóneas (c) en diez comunidades de mallines patagónicos. En el panel inferior, cobertura media (%) de especies exóticas (d); diversidad alfa (e); y diversidad beta (f) en diez comunidades de mallines patagónicos. Las comunidades están dispuestas de izquierda a derecha en orden decreciente de cobertura de monocotiledóneas. Las líneas verticales representan el desvío estándar de las medias. Letras diferentes indican diferencias entre medias (valor $p < 0.05$, test de Kruskal Wallis).

Entre comunidades, el IVN varió un 56%, entre 0.34 y 0.15 (Fig. 2.6.a), mientras que su coeficiente de variación interanual (CV) varió un 43%, entre 34% y 24% (Fig. 2.6.b). La comunidad dominada por especies exóticas, B, tuvo los valores más altos de IVN (Fig. 2.5.d y 2.6.a). Por el contrario, la comunidad con los valores más bajos de IVN, E, fue una de las comunidades menos invadidas (Fig. 2.5.d y 2.6.a). A su vez, tanto las comunidades B como E estuvieron entre las más estables a lo largo de los años en términos de IVN, dado que el CV del IVN fue menor en dichas comunidades (Fig. 2.6.b).

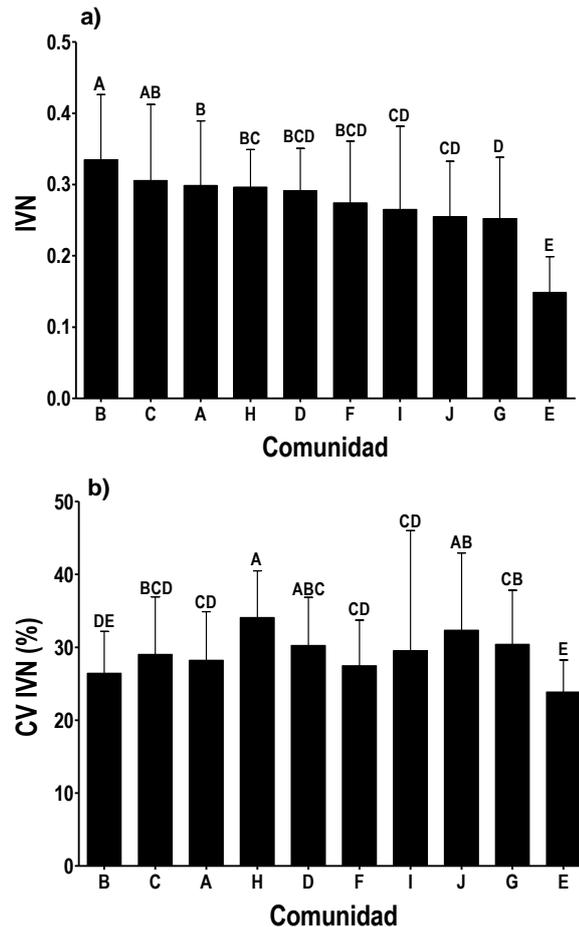


Figura 2.6. Media (a) y coeficiente de variación (CV) (b) del índice verde normalizado (IVN) para el período 1996-2015 (septiembre a mayo) en diez comunidades vegetales de mallines patagónicos. Las comunidades están dispuestas de izquierda a derecha en orden decreciente de IVN.

En general, las diez comunidades vegetales se distribuyeron por toda la Patagonia (Fig. 2.7.a). Todas las comunidades estuvieron presentes en cuatro o más unidades de vegetación (Fig. 2.7.b). Por ejemplo, la comunidad E se encontró en la menor cantidad de unidades de vegetación (cuatro) y la comunidad G en la mayoría (doce). Sin embargo, seis unidades de vegetación concentraron el 90% de los censos (Fig. 2.7.b). Por otra parte, solo dos unidades, la estepa arbustiva graminosa y la estepa graminosa de *Festuca pallescens*, concentraron el 55% de los censos y presentaron todas las comunidades en similar proporción. A pesar de la amplia distribución de las comunidades a lo largo de Patagonia, hubo cierto grado de asociación en la distribución de las comunidades en las diferentes unidades de vegetación (el valor p de la prueba χ^2 fue < 0.05). Sin embargo,

los censos que estaban muy cerca geográficamente terminaron siendo diferentes o similares (Fig. 2.8). Esto indica que en cortas distancias geográficas es posible encontrar comunidades vegetales muy diferentes. Sin embargo, a medida que aumentó la distancia geográfica, la disimilitud florística entre los censos aumentó ligeramente (Fig. 2.8). Además, hubo una relación positiva entre la riqueza de mallines a escala local y regional, pero el ajuste fue débil ($R^2 = 0.05$). Además, los dos primeros ejes del análisis de coordenadas principales explicaron conjuntamente solo el 27.6% de la varianza total y las muestras no estuvieron claramente agrupadas. El primer eje del PCOA explicó solo el 15.6% de la varianza total, el cual tuvo una fuerte correlación significativa y positiva con la latitud (Cuadro 2.1). En cuanto al segundo eje, las correlaciones con las variables consideradas fueron más débiles ($r < |0.30|$) que las observadas en el primer eje (Cuadro 2.1).

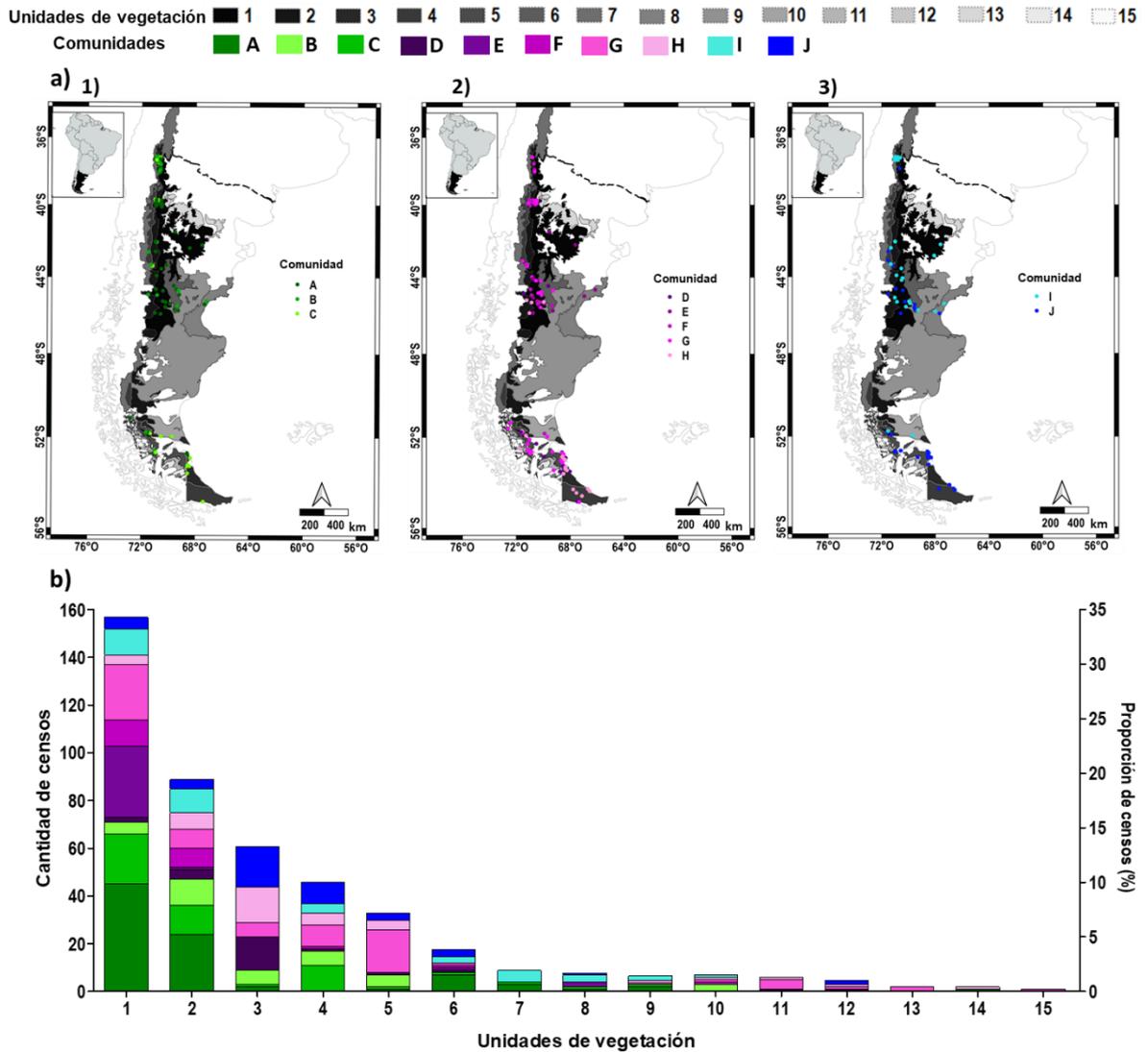


Figura 2.7. Ubicación de las diez comunidades vegetales de mallines en la región patagónica (panel a) y la cantidad y proporción de censos por comunidad (panel b) en las unidades de vegetación (IDE Chile 2017, Oyarzabal *et al.* 2018) que presentaron al menos un censo de vegetación en mallines. Las comunidades se encuentran representadas en una gama de colores según su familia de comunidad (FC): FC1: A, B y C (tonalidad verde, paneles a.1 y b); FC2: D, E, F, G y H (tonalidad violeta, paneles a.2 y b); FC3: I y J (tonalidad azul, paneles a.3 y b). En el panel a, la línea negra discontinua corresponde al Río Colorado y las unidades de vegetación están representadas en una gama de colores que va del negro al blanco. En ambos paneles, las unidades de vegetación se encuentran identificadas con un número: 1: Estepa arbustivo graminosa; 2: Estepa graminosa de *Festuca pallescens*; 3: Estepa graminosa húmeda de *Festuca gracillima*; 4: Bosque caducifolio de *Nothofagus sp.* y Selva pluvial templada; 5: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Empetrum rubrum*; 6: Estepa arbustiva serrana con *Colliguaja integerrima*; 7: Estepa baja de *Senecio algens* y *Oxalis compacta*; 8: Estepa arbustiva alta y graminosa arbustiva; 9: Estepa arbustiva baja; 10: Estepa graminosa seca de *Festuca gracillima*; 11: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Chiliotrichum diffusum*; 12: Estepa mediterránea-templada oriental de *Festuca gracillima*; 13: Estepa arbustiva ecotonal con *Prosopis denudans*; 14: Matorral arborescente caducifolio templado-antiboreal andino de *Nothofagus antarctica* y *Chiliotrichum diffusum*; 15: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Mulinum spinosum*.

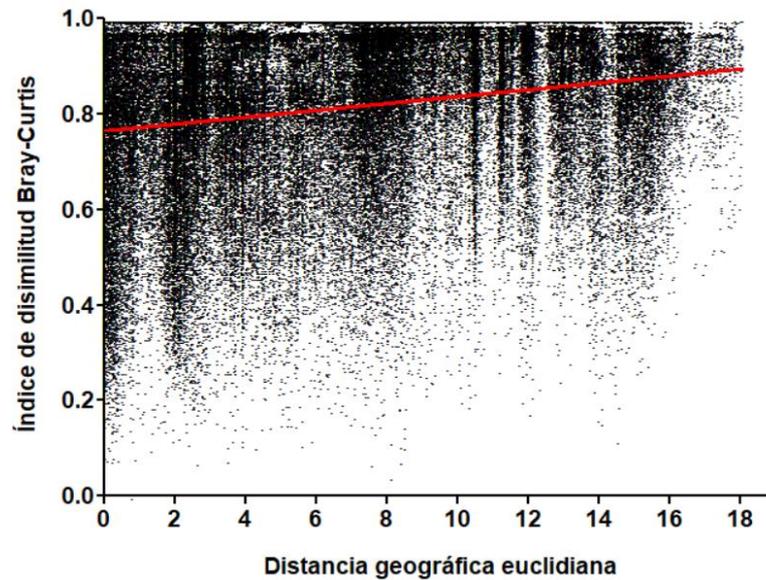


Figura 2.8. Disimilitud florística entre censos en función de su distancia geográfica. La línea continua roja corresponde a un modelo de regresión lineal ($R^2 = 0.04$, valor $p < 0.001$). Cada punto representa la disimilitud florística y geográfica entre dos censos.

Cuadro 2.1. Coeficiente de correlación de Pearson de las variables regionales con los ejes I y II del ordenamiento PCOA. Referencias: LAT = Latitud; PMA = Precipitación media anual; LON = Longitud; H = Altura sobre el nivel del mar; TMA = Temperatura media anual.

Variable	Eje I	Eje II	n
LAT	0.61	0.16	451
PMA	-0.24	0.14	451
LON	-0.26	ns*	451
H	-0.49	ns*	451
TMA	-0.62	-0.22	451

ns* = no significativo (valor $p > 0.05$)

2.4 Discusión

Los resultados obtenidos a partir de los censos evaluados mostraron que la riqueza florística de los mallines de Patagonia estuvo compuesta por 336 especies, de las cuales casi el 30% eran exóticas. Además, se determinó que la riqueza de especies en mallines aumentó a mayor distancia del ecuador, lo que representa otra excepción al gradiente latitudinal de riqueza de especies (Hillebrand 2004; Gaitán et al. 2014; Visser et al. 2014; Segovia y Armesto 2015; Gaucherel et al. 2018; Kinlock et al. 2018). Por el contrario, tanto la riqueza como la cobertura de especies exóticas disminuyeron a mayor distancia del ecuador. En este sentido, los sitios más invadidos fueron aquellos con menor riqueza

de especies. En cuanto a los controles ambientales, la riqueza de especies se asoció negativamente con la temperatura, mientras que la proporción de especies exóticas se asoció positivamente con la precipitación. A pesar de las diferencias encontradas entre los mallines del norte y del sur, de las diez comunidades vegetales descritas, el 60% se encontró en ambos extremos del gradiente latitudinal, lo que sugiere que la distribución de las comunidades estuvo determinada principalmente por patrones locales, lo que evidencia la azonalidad de estos ambientes. Sin embargo, existió cierta influencia de los patrones regionales en su distribución.

A pesar de que los mallines representan menos del 5% de la región patagónica (Bonvissuto et al. 1992; Ayesa et al. 1999; Navarro et al. 2022), albergan casi el 15% de su riqueza florística (2400 spp., Correa 1999). La alta proporción de especies exóticas sugiere que, al igual que otros humedales, son ecosistemas vulnerables a la invasión de exóticas, promovida por un fuerte sinergismo entre inundaciones, nutrientes y sedimentos que es aprovechado por ese tipo de especies (Zedler y Kercher 2004). Por ejemplo, en otros humedales se han determinado elevados niveles de invasión de exóticas, 55-75% de la riqueza de especies locales y 80-90% de la biomasa, donde se destacan dos especies comunes a los mallines, *Poa pratensis* y *Dactylis glomerata* (Didham et al. 2005). Por otra parte, la riqueza total de especies en los mallines fue similar a la informada en una de las regiones de pastizales más importantes del mundo, los pastizales del Río de la Plata, e incluso comparten parte de las especies (Perelman et al. 2001 y 2017). Las porciones más planas de estas áreas de pastizales, especialmente la subdivisión fitogeográfica de la Pampa Deprimida, tienen un contexto hidrológico similar a los mallines patagónicos, ya que están sujetas a las fluctuaciones estacionales del nivel freático y en algunos casos a la acumulación de sales (Batista y León 1992; Burkart et al. 1998; Perelman et al. 2001; Paruelo et al. 2007; Perelman et al. 2007; Chaneton et al. 2007). Adicionalmente, las áreas

de pastizales del Río de la Plata posiblemente estén sujetas a perturbaciones antrópicas similares a las de los mallines (Paruelo et al. 2007). Incluso, la proporción media de especies exóticas en mallines fue similar a la de estas áreas de pastizales (Perelman et al. 2017). Sin embargo, hacia el extremo norte del gradiente analizado, la proporción de especies exóticas en mallines fue casi el doble que la de dichas áreas de pastizales (alrededor del 55% frente al 30%, respectivamente). Este cambio extremo alteró el patrón de latitud de diversidad esperado.

Si bien existe consenso sobre la existencia de un patrón en el que el número de especies aumenta desde los polos hacia el ecuador, en los últimos años se han documentado variadas excepciones. Hillebrand (2004) observó que solo un 4.3% de los estudios evaluados representaron una excepción a dicho patrón, mientras que Kinlock et al. (2018) lo determinaron en un 26% de los estudios publicados entre 2003 y 2015, sobre un rango diverso de organismos y hábitats. Algunas de las excepciones documentadas se encuentran circunscriptas a Sudamérica, lo cual podría ser producto de mecanismos históricos y evolutivos, donde la gran masa continental de Gondwana se habría convertido en un importante centro de diversificación de especies adaptadas a menores temperaturas (Visser et al. 2014; Gaitán et al. 2014; Segovia y Armesto 2015; Gaucherel et al. 2018; Kinlock et al. 2018). No obstante, no hay un amplio consenso sobre la identificación de los mecanismos potenciales que determinan dicho patrón y sus excepciones, entre las que se destacan los ecosistemas de agua dulce (Kinlock et al. 2018). En este sentido, también se destaca la importancia de mecanismos bióticos como determinantes de este patrón, donde cobraría importancia la historia más reciente. Por ejemplo, hacia los trópicos se ha observado una disminución de especies marinas producto de la acción de predadores, mientras que en zonas templadas la predación no tuvo efecto sobre la riqueza de especies (Freestone et al. 2011). De modo similar, los humanos hemos alterado el gradiente de

diversidad latitudinal definido por Hillebrand (2004). Por ejemplo, Zechmeister et al. (2003) encontraron que la diversidad de plantas disminuyó bajo producción intensiva, debido a que disminuyeron aquellas especies con un nicho ecológico muy estrecho y, por consiguiente, aumentaron las especies adaptadas a condiciones ecológicas más amplias. A su vez, Marini et al. (2007) observaron que la riqueza de especies disminuyó a causa del manejo antrópico, particularmente mediante la cosecha mecánica de forraje y la fertilización nitrogenada.

La riqueza de especies de los mallines patagónicos disminuyó de sur a norte, pero la riqueza y cobertura de exóticas tuvieron un patrón opuesto. Esto sugiere una mayor presión antrópica hacia el norte en comparación con el extremo sur del gradiente, principalmente relacionada con el sobrepastoreo, el cual sería esencial para que las especies exóticas persistan en los mallines (Raffaele 2004). Complementariamente, es posible que las condiciones ambientales en el norte fueran más propicias para el establecimiento de estas especies (mayor temperatura y precipitación) (Paruelo et al. 1998). Por lo tanto, es posible que los disturbios antrópicos, en un contexto de temperaturas y precipitaciones más altas, determinaran el éxito de las especies exóticas sobre las nativas en los mallines del norte. Esto pudo haber favorecido el desplazamiento de especies nativas, disminuyendo la riqueza total de especies. Sin embargo, no se puede asegurar si la menor riqueza de especies en los mallines del norte se debió a la invasión de exóticas, a disturbios del hábitat (Didham et al. 2005) o si estos mallines ya tenían una menor riqueza de especies que favorecía la invasión de exóticas (relacionado con la “hipótesis de la resistencia biótica”, Elton 1958; Yannelli et al. 2017). Además, la alteración del gradiente latitudinal de diversidad esperado podría deberse a otras causas alternativas o complementarias al impacto antrópico, como la acción de algunos de los filtros por los que algunas especies son eliminadas y otras retenidas: disponibilidad de

especies, dispersión, filtros abióticos y filtros bióticos (Oesterheld y Semmartin 2011). En este sentido, la desviación de la respuesta podría explicarse por la disponibilidad de especies, dada por la abundancia regional de especies exóticas (Oesterheld y Semmartin 2011). Por lo tanto, las especies exóticas pueden haber comenzado a colonizar los mallines del norte y puede ser solo cuestión de tiempo antes de que colonicen los mallines del sur. Sin embargo, esta explicación pierde relevancia si se considera que, del total de especies exóticas presentes en los mallines, el 29% se registró solo en el sur de la región (24% estuvo presente tanto en el sur como en el norte y 47% solo en el norte).

Altos niveles de especies exóticas sumado a una baja riqueza de especies suele amenazar la estabilidad de los sistemas (Hautier et al. 2018). La estabilidad de las diferentes fisonomías dentro de los mallines de Patagonia fue un 20% menor en comparación con las comunidades vegetales presentes en el extremo sur central de los pastizales del Río de la Plata (Aragón et al. 2011). Sin embargo, la comunidad más invadida en mallines (B) fue la más productiva y estable en las últimas dos décadas y estuvo dominada por el género *Poa*, representado por especies exóticas. Esto destaca que dentro de los sistemas de pastizales, las especies exóticas aumentan la producción primaria neta aérea (PPNA) (Liao et al. 2008). Sin embargo, es posible que en un contexto de cambio climático global (Zhao y Running 2010), bajo el cual la frecuencia e intensidad de los eventos de sequía en la región han aumentado (Spinoni et al. 2019) y se pronostica que seguirán aumentando (Pessacg et al. 2020), la pérdida de biodiversidad y el consiguiente dominio de especies exóticas pueden implicar un efecto negativo en la estabilidad de la PPNA. Este efecto negativo estaría asociado al “efecto portafolio” (McNaughton 1977; Oesterheld 2008).

La distribución espacial de las comunidades estuvo fuertemente influenciada por los patrones locales, y en un orden subordinado por los regionales. En primer lugar, las

dos unidades de vegetación que concentraron el 55% de los censos presentaron todas las comunidades en una proporción uniforme. En segundo lugar, ninguna comunidad fue exclusiva de una unidad de vegetación. En tercer lugar, mallines ubicados en extremos opuestos del gradiente latitudinal pueden ser florísticamente muy similares entre sí. En cuarto lugar, a distancias geográficas pequeñas fue posible encontrar comunidades florísticas diferentes o similares. Por último, y en quinto lugar, el recambio promedio de especies dentro de las comunidades (diversidad beta = 10.9) superó al recambio de especies entre comunidades en más de cuatro veces (diversidad beta = 2.5). Esto sugiere que la heterogeneidad de los mallines a escala local es mayor que a nivel regional. Resultados similares fueron determinados para la Pampa deprimida, donde el recambio de especies entre sitios en un mismo paisaje fue un 50% mayor que el recambio de especies registrado a nivel regional en un gradiente de dos grados de latitud (Perelman et al. 2001). La fuerte influencia de los patrones locales podría explicarse, en parte, por la dinámica del nivel freático que determina un gradiente de disponibilidad de agua que conduce a diferentes ambientes dentro de cada mallín (Boelcke 1957; Gandullo y Schmid 2001; Collantes et al. 2009; Buono et al. 2010; Chimner et al. 2011). Este gradiente de disponibilidad de agua determina diferencias extremas en las características químicas del suelo y luego en la vegetación, atenuando el efecto de los controles regionales (temperatura y precipitación). Por ejemplo, áreas de mallines con muy bajo contenido de humedad tendieron a tener alto contenido de sales, alta conductividad eléctrica, altos valores de pH y la dominancia de una especie tolerante a la salinidad, *Distichlis spicata* (Raffaele 1999; Bran 2004; Mazzoni y Vázquez 2004; Chimner et al. 2011; Gaitán et al. 2011; Mazzoni y Rabassa 2013).

A pesar de la importancia de los patrones locales, hubo cierto grado de asociación en la distribución de las comunidades en las diferentes unidades de vegetación, lo que

sugiere una leve influencia de factores regionales. Por ejemplo, la disimilitud florística entre censos aumentó ligeramente con la distancia geográfica. Esto concuerda con el patrón observado en los pastizales del Río de la Plata a través de un rango latitudinal más estrecho al evaluado para mallines. En dichos pastizales, no se encontraron sitios con una composición florística similar a grandes distancias climáticas y, a distancias climáticas cortas, todos los sitios fueron florísticamente similares (Perelman et al. 2017). Por lo tanto, la leve influencia de factores regionales podría implicar algunas diferencias entre los mallines del norte y del sur, como diferencias en el contenido de materia orgánica y nutrientes del suelo (Collantes et al. 2011), que influyen en el ensamblaje de las comunidades florísticas.

2.5 Conclusión

A lo largo de este gradiente latitudinal de 18 grados, la distribución espacial de las comunidades florísticas de los mallines estuvo fuertemente influenciada por patrones locales, lo que sería determinante de las diferencias florísticas observadas entre mallines a escala regional. El gradiente de diversidad latitudinal fue opuesto al patrón esperado definido por Hillebrand (2004), pero coincidente con excepciones documentadas en Sudamérica (Visser et al. 2014; Gaitán et al. 2014; Segovia y Armesto 2015), ya que la riqueza de especies en los mallines disminuyó de sur a norte y ante temperaturas más altas. Por el contrario, la riqueza y cobertura de especies exóticas aumentaron de sur a norte y la proporción de este grupo se asoció positivamente con la precipitación. Por lo tanto, los mallines del norte presentaron mayor nivel de invasión de especies exóticas y menor riqueza total de especies, posiblemente debido a perturbaciones antrópicas más intensas en un sistema fuertemente influenciado por patrones locales.

Algunos mallines patagónicos presentaron una condición de altos niveles de especies exóticas sumado a una baja riqueza de especies. Esta situación podría amenazar la

estabilidad de los mallines, principalmente en un contexto de mayor aridez como consecuencia del cambio climático global. Asimismo, si este proceso de invasión de especies exóticas continúa hacia los mallines del extremo sur, no solo se vería amenazada la estabilidad de los mallines, sino que podría amenazar la biodiversidad regional. Es fundamental preservar los mallines adoptando prácticas de manejo adecuadas, a fin de evitar su deterioro, el cual puede conducir a condiciones irreversibles como lo anticipan diferentes modelos de estados y transiciones (Del Valle 1993; Aguiar y Paruelo 2003; Gandullo et al. 2011; Collantes et al. 2013; Enriquez y Cremona 2018b). Los resultados presentes en este capítulo aportan información valiosa para la conservación de la biodiversidad de los mallines y contribuyen a la toma de decisiones sobre la aplicación de medidas de gestión o restauración, que tiendan a mitigar los efectos negativos causados por los disturbios humanos y el cambio climático global.

3. CAPÍTULO 3 – Variación espacial y temporal de la PPNA y sus relaciones con controles ambientales.

3.1 Introducción

En mallines, y como se mencionó en el capítulo 1 de esta tesis, existen, al menos, tres aspectos que han sido poco estudiados asociados a la relación entre la productividad primaria neta aérea (PPNA) y controles ambientales. A partir del concepto de modelo espacial surge el primer interrogante de este capítulo. Tanto a nivel regional como global, es escaso el conocimiento sobre los controles ambientales de la PPNA en humedales insertos en zonas áridas y semiáridas. En particular, en ambientes de mallín no han sido explorados modelos conceptuales espaciales y/o temporales a escala regional como los comentados para pastizales en equilibrio con el clima (Sala et al. 1988; Lauenroth y Sala 1992). Dado que los mallines se abastecen de otras fuentes de agua adicionales a la precipitación que reciben de forma directa, como el agua de escurrimiento superficial y sub-superficial proveniente de la precipitación en otros puntos de la cuenca o del deshielo, es posible que ésta tenga una menor importancia relativa respecto a la temperatura. A su vez, esta menor importancia relativa de las precipitaciones tendría consecuencias inciertas sobre las métricas asociadas a su eficiencia de uso (Verón et al. 2005). Estas métricas son, la pendiente del modelo espacial de la relación entre PPNA y precipitación, es decir, la respuesta marginal a la precipitación media anual (PMA), y la eficiencia en el uso de la precipitación (EUP), dada por el cociente entre PPNA y PMA (Verón et al. 2005).

El segundo interrogante se asocia a que, en la década del 2000, se observó una tendencia negativa de la PPNA anual a través del tiempo en buena parte del hemisferio Sur, en general, (Zhao y Running 2010) y de la Patagonia extra-andina, en particular (Oliva et al. 2017; García Martínez et al. 2017a, Irisarri et al. 2021). Sin embargo, los estudios existentes para la Patagonia (Oliva et al. 2017; García Martínez et al. 2017a) se llevaron adelante sin discriminar las áreas de estepa de las áreas de mallines. Las primeras, tienen una fuerte relación con las precipitaciones (Jobbágy y Sala 2000,

Fabricante et al. 2008, Verón y Paruelo 2010, Gaitán et al. 2014) y en buena parte de esta región las precipitaciones disminuyeron a través del tiempo durante la década del 2000 (Zhao y Running 2010; Oliva et al. 2017). En cuanto a las áreas de mallín, éstas presentan grandes fluctuaciones estacionales de la napa freática (Chimner et al. 2011; Enriquez y Cremona 2017b) y su PPNA aumenta desde los ambientes más xéricos (con la napa a profundidades mayores) a los más húmedos (Paruelo et al. 2004; Raffaele 2004; Buono et al. 2010; Irisarri et al. 2012). Su régimen hidrológico singular implica una mayor disponibilidad relativa de agua respecto a la estepa, lo que conlleva a una PPNA que puede ser varias veces mayor y menos fluctuante que en las estepas circundantes (Paruelo et al. 2004; Buono et al. 2010; Irisarri et al. 2012). No obstante, no se sabe cómo fueron las posibles tendencias de la PPNA en mallines y, por lo tanto, se desconoce si se asemejan o no a aquellas encontradas en las áreas de estepa. Por ejemplo, falta discernir si a igualdad de posición en el gradiente regional las tendencias de la PPNA en áreas de mallín fueron más o menos pronunciadas que en las estepas. Además, se desconoce si el aumento de la temperatura (Lindsey y Dahlman 2020) y de la frecuencia e intensidad de los eventos de sequía (Spinoni et al. 2019) en la región, tuvieron un impacto mayor sobre la PPNA de mallines ubicados en ambientes más xéricos, respecto a aquellos ubicados en ambientes más húmedos.

El tercer, y último, interrogante se relaciona con caracterizar posibles síndromes de cambio asociados a las tendencias interanuales de la PPNA y de su heterogeneidad en mallines. En estos ambientes se han propuesto modelos de estados y transiciones (Paruelo y Aguiar 2003; Collantes et al. 2013), que proponen que el sobrepastoreo podría conducir a estados severos de deterioro. Estos estados de deterioro severo se asociarían a que los cursos de agua dentro de un mallín comienzan a erosionarse, produciendo cárcavas, y a transformarse en una red de drenaje (Paruelo y Aguiar 2003). Durante este proceso es

esperable que, en primer lugar, la PPNA media de un mallín disminuya a lo largo del tiempo y que su heterogeneidad aumente. Este aumento de la heterogeneidad se debería a la existencia de áreas que se secaron y otras que aún no lo hicieron. En segundo lugar, es esperable que la disminución de la PPNA y el aumento de la heterogeneidad suceda hasta un cierto punto, donde la PPNA es muy baja y la heterogeneidad disminuya. Por lo tanto, sería posible caracterizar cuatro posibles síndromes de cambio dentro de un mallín, dados por la combinación de tendencias temporales, positivas o negativas, en la PPNA y en la heterogeneidad de ésta última.

3.1.1 Objetivo

El objetivo de este capítulo fue describir las variaciones espaciales (regionales y locales) y temporales (interanuales) de la PPNA en mallines y sus relaciones con controles ambientales. Para cumplir dicho objetivo, se abordaron tres objetivos específicos. El primero fue describir la asociación espacial entre la PPNA, su heterogeneidad (a través del desvío y el coeficiente de variación espacial) y su variabilidad interanual (a través del desvío y el coeficiente de variación interanual) con controles ambientales, precipitación y temperatura. El segundo objetivo específico fue analizar la tendencia de la PPNA y de su heterogeneidad, a lo largo del tiempo en un periodo de 19 años. A su vez, se analizó la asociación entre la tendencia de la PPNA y de su heterogeneidad espacial con controles ambientales, precipitación y temperatura. Para ambos objetivos se compararon áreas de mallines con estepas lindantes a estas. Por último, el tercer objetivo específico consistió en evaluar el estado de las áreas de mallín mediante la descripción de cuatro combinaciones de síndromes de cambio posibles, asociados a las tendencias de la PPNA (positiva o negativa) y de su heterogeneidad (positiva o negativa).

3.1.2 Hipótesis

Las hipótesis y sus predicciones asociadas fueron las siguientes:

Hipótesis 1: Debido a que los mallines obtienen buena parte del agua de procesos de escurrimiento superficial y subsuperficial, su productividad está parcial o totalmente desacoplada de la precipitación directa y otros factores serían responsables de su variación.

Predicción 1a: En áreas de mallín, la PPNA, su heterogeneidad y variabilidad interanual se asociarán en mayor medida con la temperatura media anual que con la precipitación media anual.

Predicción 1b: La asociación entre la PPNA y la temperatura media anual será más pronunciada en mallines que en estepas.

Predicción 1c: El impacto de la disminución de la precipitación a lo largo del tiempo sobre la PPNA será menor en mallines que en estepas, por lo que las tendencias de la PPNA en áreas de mallín serán inexistentes o menores a las observadas en áreas de estepa lindantes.

Hipótesis 2: Debido a que los mallines obtienen buena parte del agua de procesos de escurrimiento, superficial y subsuperficial, y que aquellos ubicados en ambientes más áridos suelen poseer profundidades de napa mayores, el incremento en la frecuencia e intensidad en los procesos de sequía tiene un impacto negativo mayor sobre mallines de ambientes áridos que sobre otros ubicados en ambientes más húmedos.

Predicción 2: Áreas de mallín ubicadas en ambientes más áridos, presentarán una tendencia negativa de la PPNA y positiva de la heterogeneidad en el tiempo, mayor a la existente en áreas de mallín ubicadas en ambientes más húmedos.

3.2 Metodología

3.2.1 Área de estudio

El área de estudio correspondiente a este capítulo se encontró circunscripta a la región patagónica. Su extensión comprendió desde el sur del río Colorado hasta el extremo sur de la provincia Argentina de Tierra del Fuego, incluyendo el sur de la Patagonia chilena (Fig. 3.1). El clima en la región, como se mencionó anteriormente, es templado frío, con fuertes y constantes vientos del oeste provenientes del Océano Pacífico (capítulo 1, sección 1.3). En particular, este capítulo se centró en áreas seleccionadas de mallín, a partir de una capa de mallines creada por Merlo (2017), basada en Crego et al. (2014), la cual fue editada para esta tesis (ver detalles en la sección 3.3.2). Además, para cumplir los objetivos de este capítulo se creó una segunda capa con áreas de estepa lindantes a las áreas de mallín seleccionadas (Fig. 3.1).

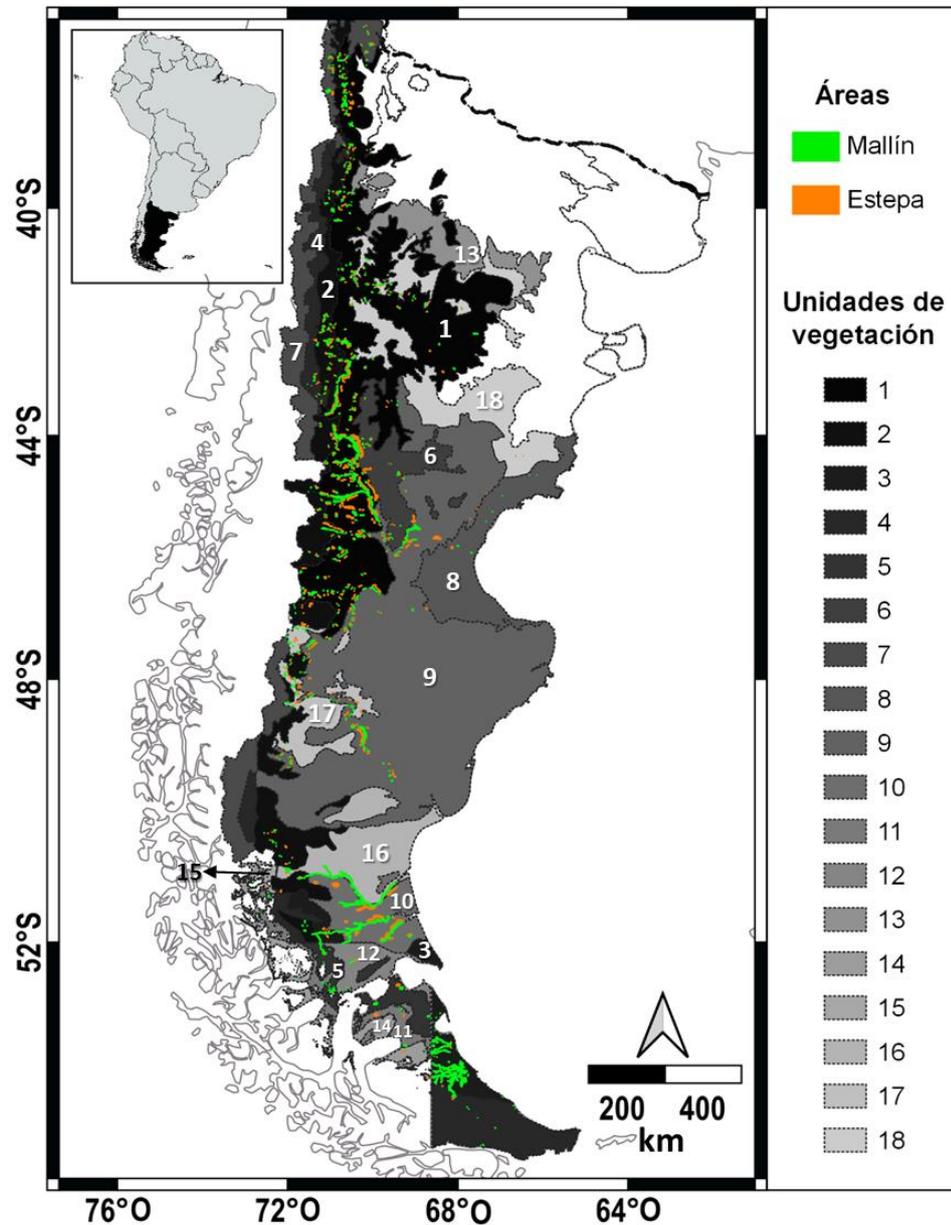


Figura 3.1. Áreas de mallín (verde) y estepa (naranja) con las que se trabajó en este capítulo, ubicadas en la región patagónica, al extremo sur del continente americano (figura inserta en margen superior izquierdo). Las líneas punteadas delimitan las unidades de vegetación en Patagonia (IDE Chile 2017; Oyarzabal et al. 2018). A modo de referencia, en escala de grises y con un número se identifican las 18 unidades que presentaron áreas de mallín: 1: Estepa arbustivo graminosa; 2: Estepa graminosa de *Festuca pallescens*; 3: Estepa graminosa húmeda de *Festuca gracillima*; 4: Bosque caducifolio de *Nothofagus sp.* y Selva pluvial templada; 5: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Empetrum rubrum*; 6: Estepa arbustiva serrana con *Colliguaja integerrima*; 7 Estepa baja de *Senecio algens* y *Oxalis compacta*; 8: Estepa arbustiva alta y graminosa arbustiva; 9: Estepa arbustiva baja; 10: Estepa graminosa seca de *Festuca gracillima*; 11: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Chiliotrichum diffusum*; 12: Estepa mediterránea-templada oriental de *Festuca gracillima*; 13: Estepa arbustiva ecotonal con *Prosopis denudans*; 14: Matorral arborecente caducifolio templado-antiboreal andino de *Nothofagus antarctica* y *Chiliotrichum diffusum*; 15: Estepa templada oriental de *Festuca gracillima* y *Mulinum spinosum*. 16: Estepa arbustiva baja con *Mulguraea tridens*; 17: Estepa

arbustiva baja con *Nardophyllum bryoides*; 18: Estepa arbustiva con *Chuquiraga avellanadae*. La línea negra discontinua corresponde al Río Colorado.

3.2.2 Datos

3.2.2.1 Selección de áreas a analizar

Para alcanzar el objetivo general propuesto en este capítulo, se partió de una capa vectorial con áreas de mallín creada por Merlo (2017). Dicha capa constaba de 150 mil ha de mallín seleccionadas de una clasificación previa realizada por Crego et al. (2014), la cual indica la probabilidad de contener dentro de un pixel de 100 ha más de un 5% de mallín. Merlo (2017) seleccionó solo pixeles con al menos 80% de probabilidad de contener un 5% o más de áreas de mallín. Para este capítulo se utilizó dicha capa, pero se le realizaron modificaciones, las cuales se detallan a continuación. Algunas de las áreas de mallín fueron editadas, mediante el software QGIS (versión 3.10.9-A Coruña), dejando fuera zonas que visualmente no se identificaban como mallín (Fig. 3.2. a.1, a.2 y b) en las imágenes de Bing Aerial y Google Satellite (actualizadas por última vez en julio 2018 y diciembre 2016, respectivamente). Esta acción fue llevada a cabo especialmente para las áreas de mallín de Tierra del Fuego, ya que en la capa de Merlo (2017) la mayoría de estas áreas eran muy grandes y parecían abarcar áreas que no correspondían a mallín (Fig. 3.2. a.1 y a.2). Además, se delimitaron manualmente nuevas áreas de mallín (Fig. 3.2.b) a partir de mallines identificados en la bibliografía (trabajos en los que se realizaron censos de vegetación en mallines, ver sección 2.3; Mazzoni y Vázquez 2001; López et al. 2005; Gaitán et al. 2015; Mazzoni y Rabassa 2018). Como resultado de dicha edición, la capa resultante constó de 374 mil ha de mallín, representadas por 855 áreas o polígonos de mallín.

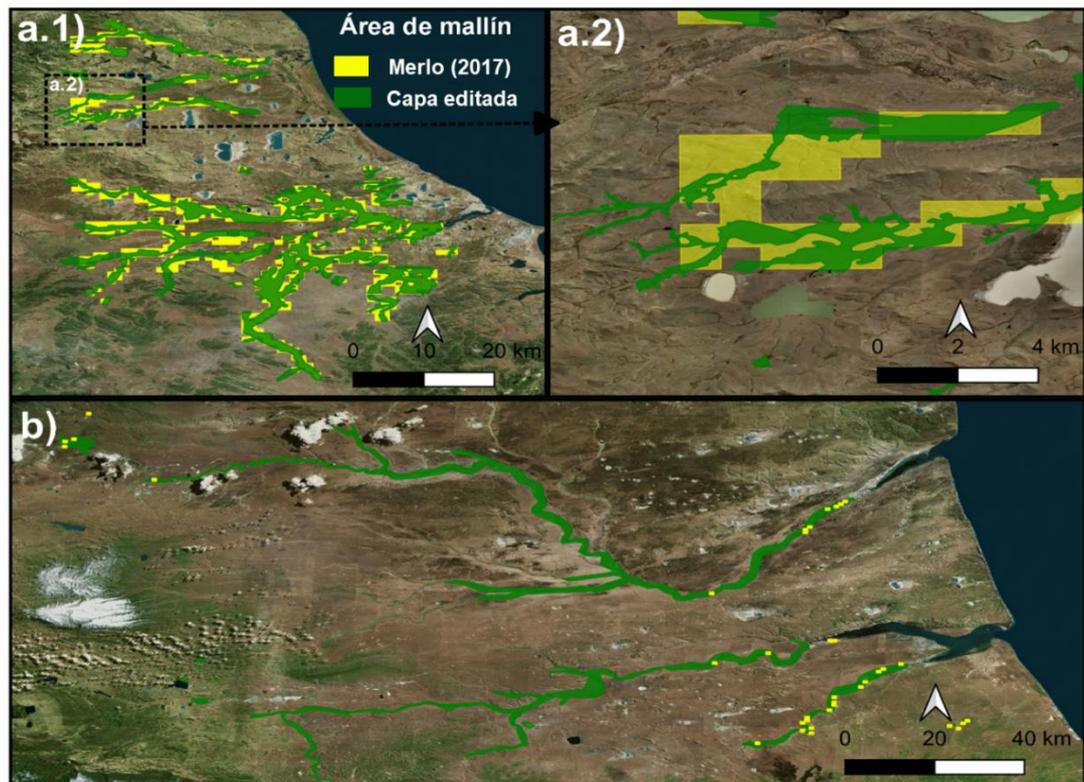


Figura 3.2. Comparación entre la capa de áreas de mallín creada por Merlo (2017; polígonos amarillos), a partir de una clasificación previa realizada por Crego et al. (2014), y la edición de dicha capa para abordar este capítulo (polígonos verdes). Se ejemplifica el contraste entre ambas capas en la provincia de Tierra del Fuego (a.1 y a.2) y la incorporación de nuevas áreas de mallín, a partir de bibliografía, en el sur de la provincia de Santa Cruz (b). Recuadro con línea punteada en a.1 corresponde al área representada a mayor detalle, menor escala, en el panel a.2.

Adicionalmente a la capa de mallines, se generó una capa similar con áreas de estepa lindantes a las áreas de mallín (Fig. 3.1). Para ello, fueron seleccionadas áreas de estepa cercanas a las áreas de mallín (Fig. 3.3). Siempre que fue posible, el área de estepa mantuvo las mismas dimensiones que su área par de mallín. Esta acción se realizó para el 65% de la superficie de mallín, contabilizando 240 mil ha de estepa, representadas por 739 áreas o polígonos de estepa.

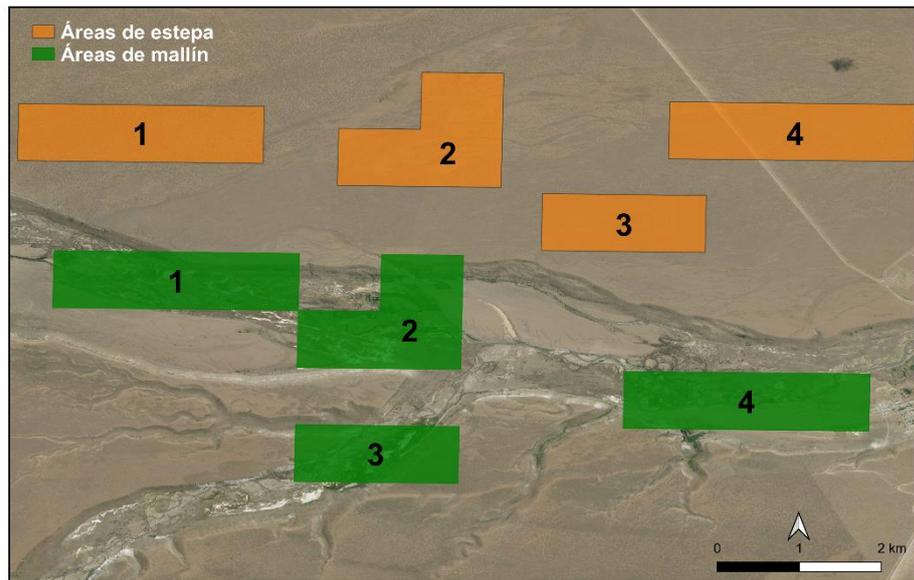


Figura 3.3. Áreas de marlín (polígonos verdes) y su respectivo par de estepa lindante (polígonos naranjas), ubicadas próximas a la localidad de Río Mayo en la provincia de Chubut (-45.69, -70.33). Los números identifican cada área de marlín con su par de estepa correspondiente.

3.2.2.2 Estimación de PPNA

Se estimó la PPNA mensual para todos los píxeles contenidos en cada área de marlín o de su estepa lindante. Para ello, se utilizó información satelital provista por el proyecto MODIS, cuyo tamaño de pixel es de 250 metros de lado, para el período 2000-2019. Dicha estimación se realizó utilizando el software Focus (Irisarri et al. 2018), a excepción de algunas áreas localizadas al sur de la región (involucrando áreas al sur de Tierra del Fuego, escena MODIS h14v14; y en territorio chileno). En estas áreas la estimación se realizó a partir de la plataforma Google Earth Engine (GEE, Gorelick et al. 2017). En ambos casos, Focus y GEE, la PPNA se estimó a través de la lógica del modelo radiativo (Monteith 1977, ecuación 3.1).

$$(3.1) \quad PPNA = RFAI \times fRFAA \times EUR$$

Este modelo establece que la PPNA (expresada en $\text{g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) es consecuencia del triple producto entre la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFAI, expresada en $\text{MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), la fracción de esta que es absorbida (fRFAA, expresada en proporción) y la eficiencia en el uso de la radiación (EUR, expresada en gMS MJ^{-1}).

Los componentes mencionados del modelo radiativo fueron obtenidos de distintas maneras. La RFAI se obtuvo de digitalizar la información presente en un trabajo previo que describió la dinámica mensual media de la RFAI en toda la Patagonia (Grossi Gallegos 2004). La fRFAA se estimó a partir de información provista por sensores remotos, a través del índice de vegetación mejorado (EVI, según sus siglas en inglés). Estos valores de EVI, son generados cada 16 días y con una resolución de 5.3ha (píxeles de 250 metros de lado), desde el año 2000 a la actualidad, por el proyecto MODIS. En particular, se utilizó el producto sintético conocido como MOD13Q1, que provee un dato de dicho índice espectral cada 16 días. Si bien la resolución espacial de MODIS es menor a la de otros proyectos, como Landsat, su resolución temporal es mayor y existen modelos calibrados en la región para estimar la fRFAA a partir de sus índices de vegetación. La transformación de EVI a fRFAA y la EUR fueron las propuestas en el software Focus (Irisarri et al. 2018) a partir de calibraciones entre estimaciones a campo de la PPNA (por cortes sucesivos de biomasa) y el uso de la información espectral descripta (Irisarri et al. 2012). La estimación de la fRFAA fue mediante la misma ecuación para mallines y estepas, $fRFAA = 1.15 * EVI - 0.0174$ (para valores de EVI menores a 0.0159 se consideró una fRFAA = 0 y para valores de EVI mayores a 0.8412 una fRFAA = 0.95). La EUR considerada fue 0.72 gMS MJ^{-1} para mallines y 0.31 gMS MJ^{-1} para estepas (Irisarri et al. 2012; Baldassini et al. 2012). Esta aproximación no consideró variaciones estacionales de la EUR y supone que las variaciones en la PPNA a lo largo del tiempo se deben a la RFAI y la fRFAA, en términos estacionales para la RFAI y estacionales e interanuales para la fRFAA. Este supuesto tiene implícito que las variaciones estacionales en la EUR son absorbidas en un plazo de tiempo mayor por la fRFAA (Chapin et al. 2002; Grigera y Oesterheld 2021).

3.2.2.3 Obtención de datos geográficos y climáticos

A cada una de las áreas de mallín o estepa se asoció información sobre su ubicación geográfica (latitud y longitud), el distrito político (departamento y provincia), la unidad fitogeográfica (a partir de León et al. 1998 y Oyarzabal et al. 2018) y datos climáticos (precipitación y temperatura). Los registros de precipitación y temperatura se obtuvieron a partir de estimaciones de precipitación mensual y temperatura máxima y mínima mensual, de 0.05° de resolución, para el período 2000-2019, generados por el conjunto de datos de TerraClimate (Abatzoglou et al. 2018) y obtenidos a partir de GEE (Gorelick et al. 2017).

El período anual considerado para los datos de temperatura y precipitación estuvo relacionado con la temporada anual de crecimiento de la vegetación, la cual se consideró desde julio de un año calendario hasta junio del siguiente (Irisarri et al. 2012; Paruelo et al. 2004). Por lo tanto, se consideró la temperatura anual como el promedio de las temperaturas mensuales correspondientes a la temporada de crecimiento. Previamente, se estimó la temperatura media mensual promediando las temperaturas máximas y mínimas mensuales. En cuanto a la precipitación, se consideró la precipitación de cada temporada de crecimiento como la registrada desde mayo de un año calendario hasta abril del siguiente, dado que en la mayor parte de la Patagonia las lluvias se acumulan en el período otoño-invierno (Jobbágy et al. 1995; León et al. 1998).

3.2.2.4 Procesamiento de la base de datos

A partir de las estimaciones de PPNA mensual por año y píxel MODIS, se obtuvo una base de datos que contó con casi 13 millones de registros para mallines y 8 millones para estepas. Dicha base de datos fue procesada descartando áreas de mallín o estepa que presentaron un exceso de datos faltantes. Para tomar la decisión de qué píxeles descartar se realizó un análisis que constó de cuatro pasos. Primero, se asoció cada dato de PPNA

mensual por pixel a una temporada determinada, comprendida entre julio (año calendario “t”) y junio (año calendario “t+1”), mismo período utilizado para la estimación de la temperatura anual. Esto, a su vez, permitió posteriormente integrar los datos de PPNA mensual por temporada a fin de obtener la PPNA anual. Segundo, se definieron tres categorías dentro del ciclo de crecimiento: “reposo” (meses 5, 6, 7 y 8), “intermedia” (meses 3, 4, 9 y 10) y “activa” (meses 1, 2, 11 y 12). Esta división se realizó de acuerdo a trabajos previos que describieron la dinámica estacional de la PPNA o de índices espectrales para mallines (Paruelo et al. 2004; Buono et al. 2010; Irisarri et al. 2012). Tercero, se eliminaron las temporadas de crecimiento de aquellos pixeles que contaban con un 50% o más de datos faltantes en la categoría “activa”. Cuarto, y último, se conservaron las áreas que presentaron al menos 14 temporadas con más del 50% de pixeles con dato. De no cumplirse esta última condición, y para áreas grandes, también se conservaron si presentaron más de 12 temporadas y más de 20 píxeles con dato.

Una vez realizado dicho filtrado, se construyeron tres indicadores propios de cada área de muestreo (polígono), sea de mallines o de estepa, para cada temporada. El primero de estos fue la PPNA anual, a partir del promedio de la PPNA anual de todos los pixeles contenidos en cada área. El segundo indicador fue el desvío estándar espacial de la PPNA anual, calculado también a partir de los pixeles contenidos en cada área. Por último, el tercer indicador fue una medida relativa de heterogeneidad de cada área, para lo cual se estimó el coeficiente de variación (CV) espacial a partir del cociente de los dos indicadores anteriores.

Como consecuencia de este procesamiento, se contó con una matriz donde cada fila representó un área de mallín o estepa ($n = 738$ y $n = 680$ respectivamente) para cada una de las 19 temporadas (26942 filas). Por su parte, además de los datos geográficos correspondientes al centroide de cada área, las columnas de dicha matriz estuvieron

compuestas por el dato anual de la PPNA, el desvío espacial, el CV espacial y los datos climáticos, para cada una de las 19 temporadas de crecimiento. A partir de esta matriz, se construyó otra que constó de tantas filas como áreas de mallín y estepa ($738 + 680 = 1418$ filas). Para ello, se promediaron las 19 temporadas, es decir, para cada área se estimó la PPNA media anual, el promedio del desvío y CV espacial, la precipitación media anual (PMA) y la temperatura media anual (TMA). Además, se estimaron dos medidas de la variabilidad temporal para cada área de mallín y estepa, el desvío estándar y el CV interanual de la PPNA.

Finalmente, se calculó la eficiencia en el uso de la precipitación (EUP) como el cociente entre la PPNA media anual y la PMA. Dicha eficiencia expresa la cantidad de $\text{kgMS ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ producidos por mm^{-1} de precipitación. Aquellas áreas que se encontraron por debajo o por encima de los percentiles 5% y 95%, respectivamente, no fueron considerados en los análisis. Esto fue realizado con el fin de evitar incluir en los análisis áreas de mallín o estepa con posibles errores en su delimitación. Por lo tanto, la matriz quedó compuesta por 665 áreas de mallín, que representaron 250 mil ha, y por 617 áreas de estepa, que representaron 176 mil ha. El procesamiento de la base de datos se realizó mediante el software R (versión 4.0.2, R Core Team 2020) y Microsoft Excel.

3.3.3 Análisis

Para dar respuesta al primer objetivo específico de este capítulo, se evaluaron las predicciones 1a y 1b, *(a) en áreas de mallín, la PPNA, su heterogeneidad y variabilidad interanual, se asociarán en mayor medida con la TMA que con la PMA; (b) la asociación entre la PPNA y la TMA será más pronunciada en mallines que en estepas*. Para ello, se analizó la asociación entre la PPNA media anual, su heterogeneidad (a través del desvío y el CV espacial) y su variabilidad interanual (a través del desvío, en $\text{kgMS ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, y el CV interanual) con ambos controles ambientales, precipitación y temperatura, a través

del gradiente regional en áreas de mallín y de estepa lindantes a estas. Adicionalmente, se evaluó la asociación entre la variabilidad interanual de la PPNA y la de ambos controles ambientales. Dichas asociaciones se describieron mediante modelos de regresión lineal múltiple, que consideraron el tipo de vegetación, sea mallín o estepa, como variable categórica independiente a fin de identificar diferencias entre sus estimadores de pendiente. En dichos modelos se evaluaron ambas variables independientes, PMA y TMA, por separado y estandarizadas en una misma regresión para identificar cual tuvo mayor influencia sobre cada variable respuesta. Cuando la variable respuesta fue el CV (expresada en proporción, de 0 a 1), sea espacial o interanual, los modelos de regresión fueron lineales generalizados (GLM, por sus siglas en inglés) con distribución binomial (Crawley 2012).

Para dar respuesta al segundo objetivo específico de este capítulo, se evaluó la predicción 1c, *el impacto de la disminución de la precipitación a lo largo del tiempo sobre la PPNA será menor en mallines que en estepas, por lo que las tendencias de la PPNA en áreas de mallín serán inexistentes o menores a las observadas en áreas de estepa lindantes*, a partir de dos tipos de enfoques. En primer lugar, se estimó la tasa relativa de cambio (TRC) de la PPNA de mallines y estepas, para el período 2000-2019. La TRC de la PPNA se estimó para cada área de mallín y de estepa, utilizando la pendiente de la relación lineal entre el logaritmo natural de la PPNA y el tiempo (Irisarri y Oesterheld 2020). Si dicha TRC fue distinta de 0 y positiva representó un aumento de la PPNA en el tiempo para el período analizado, en cambio, si fue negativa representó una disminución de la PPNA. Luego, se evaluó la asociación entre la TRC de la PPNA en áreas de mallín respecto a la de áreas de estepa a partir del coeficiente de regresión de Pearson. Además, se evaluó la relación entre ambas variables, mediante la distribución de las áreas de mallín y su par de área de estepa en cuatro cuadrantes posibles. El

cuadrante superior izquierdo (I) correspondió a casos en que la TRC fue positiva en mallines, pero negativa en estepas; el superior derecho (II) a casos en que la TRC fue positiva en mallines y estepas; el inferior derecho (III) a casos en que la TRC fue negativa en mallines, pero positiva en estepas; y el inferior izquierdo (IV) a casos en que la TRC fue negativa en mallines y estepas.

En segundo lugar, se estimó la PPNA anual media ponderada por superficie en mallines y estepas, para cada una de las 19 temporadas. Dicha estimación fue realizada para el total de las áreas de mallín y estepa y discriminando según el signo de la TRC de la PPNA estimado previamente para cada área. De esta manera, para cada temporada se contó con un valor de PPNA anual media ponderada por superficie para mallines y otro para estepas, ya sea para la totalidad de las áreas o para un subconjunto de éstas, de acuerdo con el signo de su TRC. Luego se describió la asociación de dicha PPNA total, y según su TRC, con la temporada, mediante modelos de regresión lineal simple.

Por otra parte, en respuesta al segundo objetivo específico, también se evaluó la predicción 2 de este capítulo, *áreas de mallín ubicadas en ambientes más áridos, presentarán una tendencia negativa de la PPNA y positiva de la heterogeneidad en el tiempo, mayor a la existente en áreas de mallín ubicadas en ambientes más húmedos*. Para ello, se analizó la asociación entre la TRC de la PPNA y de su heterogeneidad (mediante el desvío espacial) con la PMA, la TMA, y las TRC de la precipitación y la temperatura, a través del gradiente regional, tanto en áreas de mallín como de estepas lindantes. La TRC del desvío espacial y de los controles ambientales fue estimada para cada área de mallín y estepa mediante el mismo procedimiento descrito para la TRC de la PPNA. La descripción de las asociaciones mencionadas se realizó mediante modelos de regresión lineal múltiple, que consideraron el tipo de vegetación como variable categórica independiente y evaluaron por separado cada variable independiente, es decir,

la PMA, la TMA y la TRC de la precipitación y de la temperatura. Adicionalmente, se realizaron dos regresiones múltiples a fin de identificar que variable independiente, por un lado, PMA y TMA estandarizadas, y por otro, sus TRC, tuvo mayor influencia sobre cada variable respuesta, TRC de la PPNA y de su heterogeneidad. En ambas regresiones también se consideró el tipo de vegetación como variable categórica independiente.

Finalmente, y para dar respuesta al tercer objetivo específico, que consistió en *evaluar el estado de las áreas de mallín mediante la descripción de cuatro combinaciones de síndromes de cambio posibles, asociados a las tendencias de la PPNA (positiva o negativa) y de su heterogeneidad (positiva o negativa)*, se evaluó la asociación entre la TRC de la PPNA y de su heterogeneidad (TRC del desvío espacial) solo en áreas de mallín a partir del coeficiente de regresión de Pearson. Además, se evaluó gráficamente la relación entre ambas variables, caracterizando cuatro síndromes de cambio (Fig. 3.4). Para ello, se realizó un conteo de casos según la distribución de las áreas de mallín en función de cuatro cuadrantes, que representaron los síndromes de cambio propuestos (Fig. 3.4). El cuadrante superior izquierdo (I) correspondió a casos en que la TRC de la PPNA fue positiva, pero negativa la de su heterogeneidad, representando una situación de mejora; el superior derecho (II) a casos en que ambas TRC fueron positivas, representando degradación leve; el inferior derecho (III) a casos en que la TRC de la PPNA fue negativa, pero positiva la de su heterogeneidad, representando degradación moderada; y el inferior izquierdo (IV) a casos en que ambas TRC fueron negativas, representando degradación severa (Fig. 3.4). A su vez, se cuantificó la superficie representada por cada uno de estos síndromes de cambio posibles.

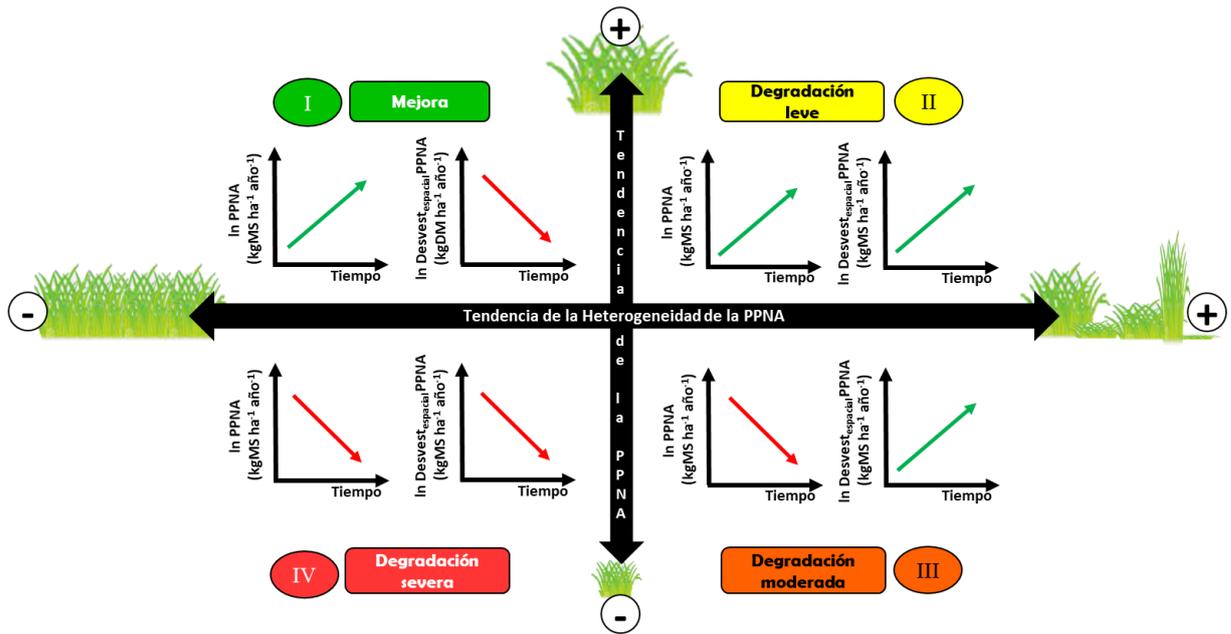


Figura 3.4. Representación conceptual de la caracterización de los síndromes de cambio en ecosistemas como los mallines. Los síndromes de cambio propuestos se basan en la combinación de la tendencia relativa de cambio (TRC) (positiva, flecha verde, y negativa, flecha roja) en la producción primaria neta aérea (PPNA) y de su heterogeneidad espacial, desviación estándar espacial ($Desvest_{espacial}$). Para estimar estas tendencias se propone la regresión de $\ln(PPNA)$ o $\ln(Desvest_{espacial} de la PPNA)$ contra la variable independiente tiempo. La pendiente de estas regresiones representa un estimador directo de la TRC anual de la PPNA o de su heterogeneidad. Por lo tanto, son cuatro los síndromes de cambio propuestos: I (verde), situación de mejora definida por aumento de PPNA y disminución del $Desvest_{espacial}$ en el tiempo; II (amarillo), degradación leve definida por aumento de PPNA y $Desvest_{espacial}$; III (naranja), degradación moderada definida por disminución de PPNA, pero aumento de $Desvest_{espacial}$; y IV (rojo), degradación severa definida por la disminución de PPNA y $Desvest_{espacial}$.

Adicionalmente, y para complementar la respuesta a la predicción 2 abordada en el segundo objetivo específico, se evaluó si entre los síndromes de cambio existían diferencias en la PMA y TMA de las áreas de mallín, mediante análisis de varianza (ANOVA). Para ello, se consideraron como factor los síndromes de cambio, contando con cuatro niveles, y las variables respuesta fueron la precipitación y temperatura media anual registradas en cada área de mallín.

3.3 Resultados

3.3.1 Asociación entre la PPNA y su variación espacial y temporal con la precipitación y temperatura.

En relación al primer objetivo específico de este capítulo, se observó que los mallines y estepas estudiados presentaron rangos muy amplios de variación de PPNA y variables ambientales. La PPNA anual media varió ocho veces, entre 1115 y 9044 kgMS ha⁻¹ año⁻¹, en áreas de mallín y diez veces, entre 201 y 2091 kgMS ha⁻¹ año⁻¹, en las áreas de estepa lindantes. La media de la PPNA fue de 3511 kgMS ha⁻¹ año⁻¹ en mallines, cinco veces superior a la media de las estepas lindantes, 658 kgMS ha⁻¹ año⁻¹. Por su parte, la PMA varió siete veces, tanto en mallines, entre 129 y 936 mm, como en estepas lindantes, entre 117 y 809 mm. En cuanto a la TMA, esta varió casi cuatro veces, entre 3.2 y 12.3 °C, en mallines y ocho veces, entre 1.5 y 12.3 °C, en las estepas lindantes.

Contrariamente a las predicciones 1a y 1b, la PPNA se asoció en mayor medida a la PMA que a la TMA y, dicha asociación, fue más pronunciada en mallines que en estepas. La PPNA aumentó con la PMA tanto en mallines como en estepas (Fig. 3.5.a, panel izquierdo). Por el contrario, no se observó un patrón de asociación con la TMA (Fig. 3.5.a, panel derecho; cuadro 3.1). De acuerdo con el modelo evaluado para determinar la asociación de la PPNA con la PMA, los mallines presentaron un valor de ordenada al origen y pendiente mayor respecto a las estepas (Fig. 3.5.a, panel izquierdo; cuadro 3.1). La ordenada al origen de los mallines, 1156 kgMS ha⁻¹, fue cuatro veces mayor que la estimada para las estepas lindantes (287 kgMS ha⁻¹, cuadro 3.1). Por su parte, la pendiente, la respuesta marginal a la PMA, fue seis veces mayor en mallines (7.3 vs 1.2 kgMS ha⁻¹ mm⁻¹, cuadro 3.1). Dicho modelo, explicó el 84% de la variabilidad espacial de la PPNA en mallines y estepas (Cuadro 3.1).

La evaluación de la asociación de la PPNA con ambos controles ambientales estandarizados, mediante un modelo de regresión múltiple, mostró diferencias entre mallines y las estepas lindantes. En los primeros, se observó un aumento de la PPNA a mayor PMA y TMA (Cuadro 3.1). No obstante, este incremento de la PPNA en mallines dado por la TMA fue un 20% menor al aumento producido por la PMA (Cuadro 3.1). En cambio, en estepas sólo se observó un incremento de la PPNA a mayor PMA (Cuadro 3.1).

Coincidente con la predicción 1a, la heterogeneidad de mallines, medida a través del desvío estándar espacial de la PPNA, se asoció en mayor medida a la TMA que a la PMA, aunque, medida en términos relativos, lo observado fue contrario a dicha predicción, dado que solo se asoció con la PMA. El desvío estándar espacial de la PPNA, aumentó con la PMA en los mallines y en las estepas lindantes, mientras que con la TMA aumentó solo en mallines (Fig. 3.5.b.1). Además, fue muy variable, dado que varió 41 veces, entre 66 y 2714 kgMS ha⁻¹ año⁻¹, en mallines y 36 veces, entre 8 y 284 kgMS ha⁻¹ año⁻¹, en estepas (Fig. 3.5.b.1). En términos relativos, la heterogeneidad promedio fue de 25% en mallines, la cual varió entre 4 y 72%, y de 8% en estepas, que varió entre 2 y 43%. A su vez, en mallines, el CV espacial de la PPNA disminuyó con la PMA (Fig. 3.5.b.2; cuadro 3.1). Al considerar un modelo de regresión múltiple que incluyó ambos controles estandarizados, el desvío estándar espacial de la PPNA aumentó con la PMA, en ambos casos, y con la TMA, en mallines (Cuadro 3.1). Diferente a lo observado con la PPNA, el incremento del desvío estándar espacial de la PPNA dado por la TMA, fue casi 3 veces mayor al aumento producido por la precipitación (Cuadro 3.1).

Por su parte, contrariamente a la predicción 1a, la variación interanual de la PPNA en mallines solo se asoció a la PMA (Fig. 3.5.c.1). El desvío estándar interanual de la PPNA varió 17 veces, entre 88 y 1519 kgMS ha⁻¹ año⁻¹, en áreas de mallín y 27 veces, 16

y $437 \text{ kgMS ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, en áreas de estepa (Fig. 3.5.c.1). Al igual que la PPNA, el desvío estándar interanual también aumentó con la PMA, tanto en mallines como en estepas (Fig. 3.5.c.1, panel izquierdo), y no se observó asociación con la TMA (Fig. 3.5.c.1, panel derecho; cuadro 3.1). Similar a lo observado con la PPNA, el modelo de asociación entre el desvío interanual de la PPNA y la PMA presentó una ordenada al origen y pendiente mayor en mallines respecto a estepas (Fig. 3.5.c.1, panel izquierdo; cuadro 3.1). De modo similar, al considerar un modelo de regresión múltiple con ambos controles ambientales estandarizados, el desvío interanual de la PPNA se asoció sólo con la PMA, de forma positiva, aunque su respuesta marginal, la pendiente, no difirió entre mallines y estepas (Cuadro 3.1).

En términos relativos, la variabilidad interanual de la PPNA presentó un amplio rango de variación, tanto en mallines como en estepas. El CV interanual varió casi once veces, entre 3 y 32%, en mallines y ocho veces, entre 4 y 33%, en estepas, con un promedio de 10% en ambos casos (Fig. 3.5.c.2). Debido a que los componentes del CV interanual de la PPNA, PPNA y su desvío interanual, aumentaron a lo largo del gradiente de precipitación, el CV interanual no se asoció con la PMA (Fig. 3.5.c.2; cuadro 3.1). A su vez, con excepción de un 9% de las áreas de mallín y un 4% de estepas, el CV interanual de la PPNA fue menor que el CV interanual de la precipitación (Fig. 3.6). Además, no hubo asociación entre el CV interanual de la PPNA y el de la precipitación o la temperatura.

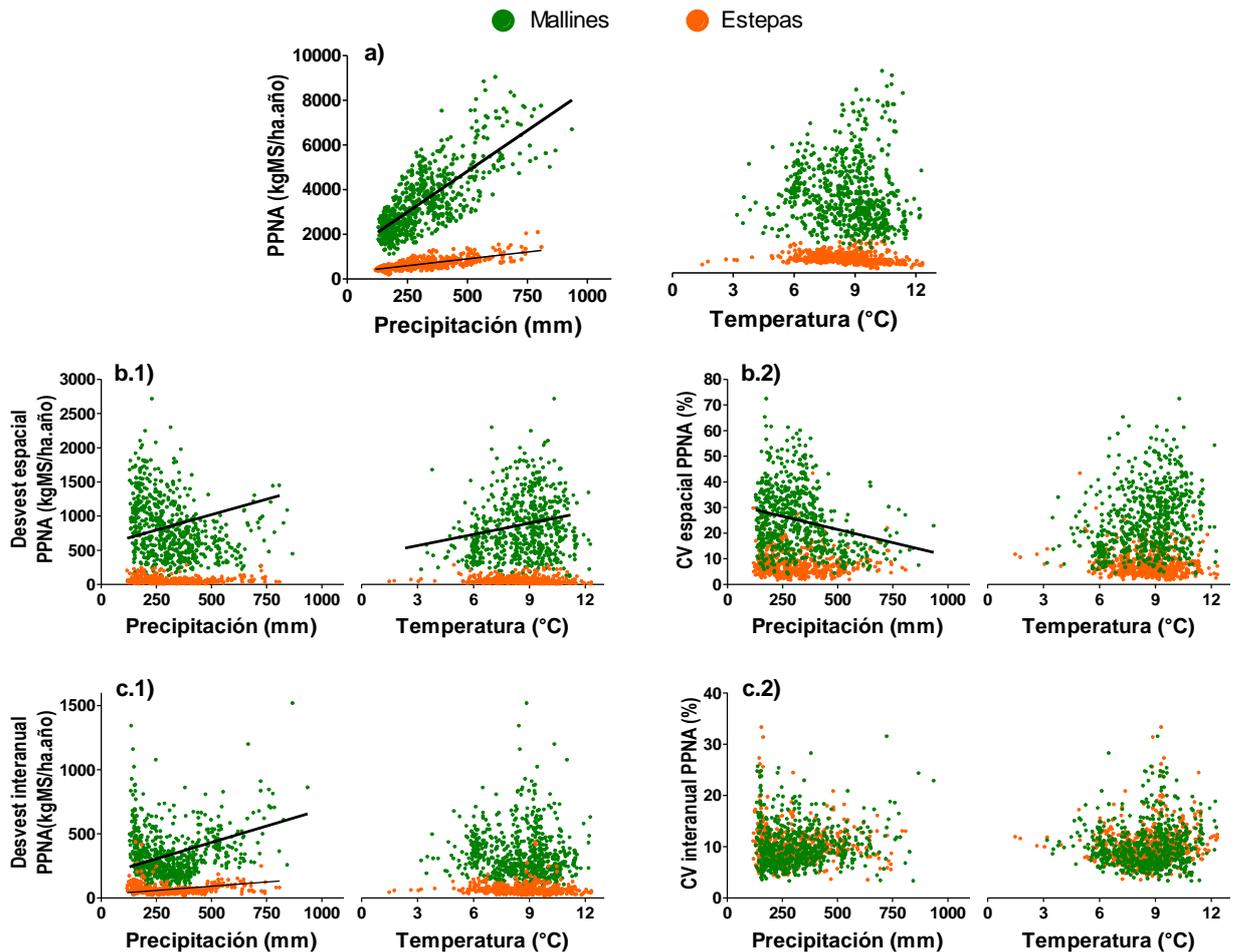


Figura 3.5. Relación entre la productividad primaria neta aérea (PPNA) (a); el desvío estándar espacial de la PPNA (b.1); el coeficiente de variación (CV) espacial de la PPNA (b.2); desvío estándar interanual de la PPNA (c.1) y CV interanual de la PPNA (c.2) en función de la precipitación media anual (panel izquierdo) y la temperatura media anual (panel derecho), en mallines (puntos verdes) y estepas (puntos naranjas). Cada punto corresponde al valor promedio en cada área de mallín o estepa, en el período 2000-2019. Las líneas negras representan el ajuste de un modelo lineal (valor $p < 0.05$). Para mayor detalle de los modelos representados en esta figura ver el cuadro 3.1.

Cuadro 3.1. Modelos de regresión múltiple de (a) la productividad primaria neta aérea (PPNA, kgMS ha⁻¹ año⁻¹) media anual, (b.1) el desvío estándar (desvest) espacial de la PPNA, (b.2) el coeficiente de variación (CV, expresado de 0 a 1) espacial de la PPNA, (c.1) el desvest interanual de la PPNA y (c.2) el CV interanual de la PPNA, en función del tipo de vegetación (TVeg, ya sea mallín o estepa) y de los controles ambientales, precipitación media anual (PMA) y temperatura media anual (TMA). En la primera columna se indican los tres tipos de modelos evaluados, a partir de los que se representa la asociación de las variables dependientes mencionadas (a – c.2) con el TVeg y: (1) la PMA; (2) la TMA; (3) con ambos controles ambientales estandarizados (PMA_est y TMA_est). Los modelos (1) y (2) son aquellos representados gráficamente en la figura 3.5, dependiendo de la variable dependiente considerada. Para cada variable dependiente incluida en los modelos se reportan los estimadores, el error estándar, el valor *p* y el R² ajustado. Las variables correspondientes al CV (b.2 y c.2) no presentan dato (sd) de R² ajustado (aj.) porque se trata de un modelo lineal múltiple generalizado. El intercepto hace referencia a áreas de estepa sin efecto de las variables independientes. Los efectos significativos (valor *p* < 0.05) se indican en negrita.

Variable independiente	a) PPNA media anual				b.1) Desvest espacial PPNA				b.2) CV espacial PPNA				c.1) Desvest interanual PPNA				c.2) CV interanual PPNA			
	Estimador	Error estándar	valor p	R2 aj.	Estimador	Error estándar	valor p	R2 aj.	Estimador	Error estándar	valor p	R2 aj.	Estimador	Error estándar	valor p	R2 aj.	Estimador	Error estándar	valor p	R2 aj.
Intercepto	287.2	67.3	0.0000		0.3	28.9	0.9920		0.0487	0.0255	0.0562		26.2	11.8	0.0265		0.10069	0.02894	0.0005	
PMA	1.2	0.2	0.0000	0.84	0.2	0.1	0.0505	0.64	0.0001	0.0001	0.2746	sd	0.1	0.0	0.0002	0.6	0.00000	0.00009	0.9761	sd
TVeg_Mallin	868.4	93.3	0.0000		576.3	40.3	0.0000		0.2678	0.0474	0.0000		150.7	16.4	0.0000		0.01362	0.04005	0.7338	
PMA * TVeg_Mallin	6.1	0.3	0.0000		0.6	0.1	0.0000		-0.0003	0.0001	0.0311		0.4	0.0	0.0000		-0.00004	0.00012	0.7271	
Intercepto	1019.9	249.8	0.0000		93.4	73.7	0.2051		0.1045	0.0649	0.1075		85.8	31.9	0.0072		0.07774	0.06986	0.2660	
TMA	-41.7	28.4	0.1420	0.65	-4.8	8.4	0.5664	0.62	-0.0033	0.0073	0.6491	sd	-2.3	3.6	0.5240	0.51	0.00255	0.00798	0.7490	sd
TVeg_Mallin	2828.2	329.4	0.0000		317.1	96.8	0.0011		-0.0206	0.1071	0.8472		304.7	42.0	0.0000		0.01618	0.09282	0.8620	
TMA * TVeg_Mallin	2.3	37.6	0.9500		53.1	11.0	0.0000		0.0229	0.0123	0.0633		-3.4	4.8	0.4796		-0.00178	0.01063	0.8670	
Intercepto	668.4	30.7	0.0000		52.8	11.8	0.0000		0.0756	0.0109	0.0000		67.3	5.0	0.0000		0.10028	0.01233	0.0000	
PMA_est	175.9	36.5	0.0000		25.6	14.0	0.0671		0.0148	0.0137	0.2800		17.9	6.0	0.0028		-0.00126	0.01441	0.9300	
TMA_est	-36.6	34.8	0.2940		-3.7	13.5	0.7823		-0.0040	0.0128	0.7560		0.4	5.7	0.9427		0.00497	0.01371	0.7170	
TVeg_Mallin	3304.7	44.4	0.0000	0.82	842.1	17.1	0.0000	0.67	0.1672	0.0216	0.0000	sd	306.0	7.3	0.0000	0.6	-0.00277	0.01762	0.8750	sd
PMA_est * TMA_est	23.9	46.4	0.6070		0.4	18.0	0.9833		-0.0057	0.0176	0.7480		7.8	7.6	0.3023		0.00516	0.01809	0.7760	
PMA_est * TVeg_Mallin	163.1	38.3	0.0000		20.8	14.7	0.1558		-0.0221	0.0153	0.1500		9.5	6.3	0.1287		0.00012	0.01514	0.9930	
TMA_est * TVeg_Mallin	312.2	47.2	0.0000		136.8	18.3	0.0000		0.0307	0.0219	0.1600		11.1	7.7	0.1528		-0.00658	0.01864	0.7240	
PMA_est * TMA_est * TVeg_Mallin	60.5	48.4	0.2120		16.9	18.8	0.3676		0.0052	0.0193	0.7880		-8.5	7.9	0.2836		-0.00740	0.01891	0.6960	

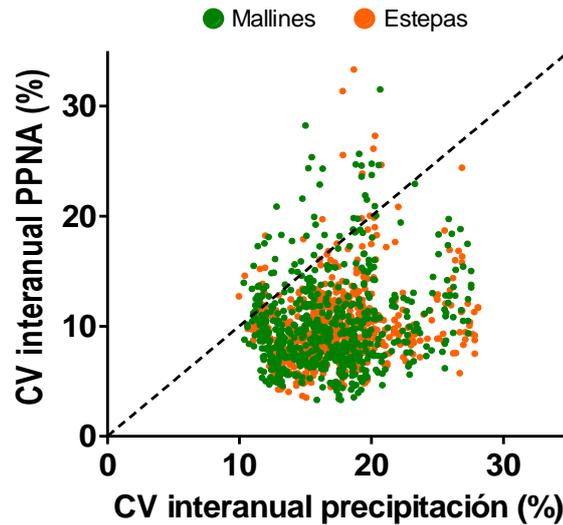


Figura 3.6. Relación entre el coeficiente de variación (CV) interanual de la productividad primaria neta aérea (PPNA) y el CV interanual de la precipitación en áreas de mallín (puntos verdes) y estepas lindantes a los mallines (puntos naranjas). Cada punto corresponde al valor de diferentes áreas de mallín o estepa, en el período 2000-2019. La línea punteada representa la relación 1:1 entre ambas variables.

3.3.2 Tendencias del funcionamiento en las últimas dos décadas

3.3.2.1 Tendencias de la PPNA en mallines y estepas

En relación al segundo objetivo específico de este capítulo, se observó que la tasa relativa de cambio (TRC) de la PPNA de áreas de mallín se asoció positivamente con la de las estepas lindantes (Coeficiente de Pearson = 0.39, valor $p < 0.05$) e, independientemente del signo, la TRC fue más variable en mallines que en estepas (Fig. 3.7). La TRC de la PPNA de mallines presentó el mismo signo (positivo o negativo) al de las estepas lindantes en el 66% de los casos (cuadrantes II y IV, Fig. 3.7). La situación predominante, en el 42% de los pares analizados, fue aquella en la que tanto mallines como estepas presentaron una tendencia negativa de la PPNA (cuadrante IV, Fig. 3.7). Dentro de este patrón, en el 85% de los casos la disminución relativa de la PPNA fue mayor en mallines que en estepas. En el 24% de los pares analizados, ambos presentaron una tendencia positiva (cuadrante II, Fig. 3.7). Dentro de este patrón, en el 79% de los casos el aumento relativo de la PPNA fue mayor en mallines que en estepas. Al observar los casos con tendencias opuestas, la que dominó fue aquella en donde la TRC fue negativa en mallines,

pero positiva en estepas, con el 21% de los casos (cuadrante III, Fig. 3.7). La otra combinación con tendencias opuestas, donde la TRC fue positiva en mallines, pero negativa en estepas, representó el 13% de los casos (cuadrante I, Fig. 3.7). La TRC de la PPNA en mallines varió entre -0.036 y 0.022 año⁻¹, mientras que, en estepas, varió entre -0.011 y 0.026 año⁻¹ (Fig. 3.7). Es decir, los cambios en los mallines implicaron una disminución anual de la ANPP del 3.6% y un aumento del 2.2%, mientras que en las estepas fueron del 1.1% y 2.6%, respectivamente.

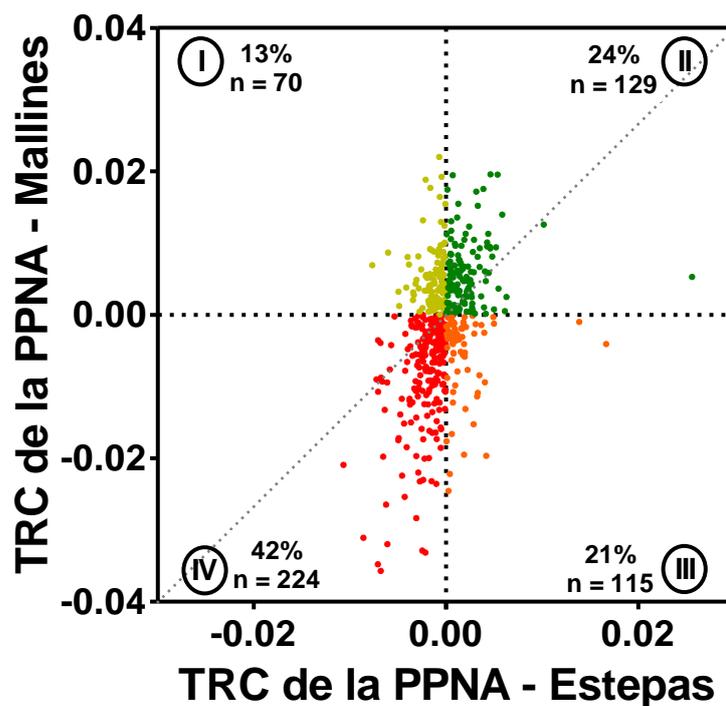


Figura 3.7. Distribución de la tasa relativa de cambio (TRC) de la productividad primaria neta aérea (PPNA) en mallines en función de la TRC de la PPNA en estepas lindantes a los mallines. Cada punto corresponde a la TRC de la PPNA de un área de mallín y la de su par de estepa lindante. Período analizado 2000-2019. Cada color representa los diferentes cuadrantes. TRC positiva en mallines, pero negativa en estepas (cuadrante I, amarillo); TRC positiva en mallines y estepas (cuadrante II, verde); TRC negativa en mallines, pero positiva en estepas (cuadrante III, naranja); y TRC negativa en mallines y estepas (cuadrante IV, rojo). En los márgenes de los cuadrantes se indica el porcentaje y número de casos totales por cuadrante (n total = 538, dado que se presentan solo las áreas con par de mallín-estepa). Línea punteada gris corresponde a la relación 1:1.

3.3.2.2 Tendencia global de la PPNA en mallines y estepas

En las últimas dos décadas la PPNA del conjunto de mallines estudiados disminuyó. Por el contrario, en las estepas lindantes se mantuvo relativamente estable. La PPNA media

ponderada por la superficie de cada mallín disminuyó a razón de $11.35 \text{ kgMS ha}^{-1}$ por temporada (valor $p = 0.08$, $R^2 = 0.12$, Fig. 3.8 panel izquierdo). Si se consideran sólo aquellas áreas de mallín con TRC negativa, la PPNA disminuyó en promedio a razón de $21.4 \text{ kgMS ha}^{-1}$ por temporada (valor $p = 0.004$, $R^2 = 0.36$, Fig. 5 panel izquierdo). En cambio, en el conjunto de mallines con TRC positiva, la PPNA aumentó en promedio a razón de $16.1 \text{ kgMS ha}^{-1}$ por temporada (valor $p = 0.0115$, $R^2 = 0.28$, Fig. 3.8 panel izquierdo). Llamativamente, aquellos mallines con TRC negativa, presentaron mayores valores de PPNA al inicio del periodo de estudio respecto de aquellas áreas con TRC positiva. Sin embargo, al final del periodo analizado la PPNA de ambos tipos fue similar. No obstante, en el promedio del conjunto de mallines estudiados la PPNA disminuyó, dado que el área y su tasa de cambio fue mayor en aquellos mallines con tendencias negativas respecto de aquellos con tendencia positiva.

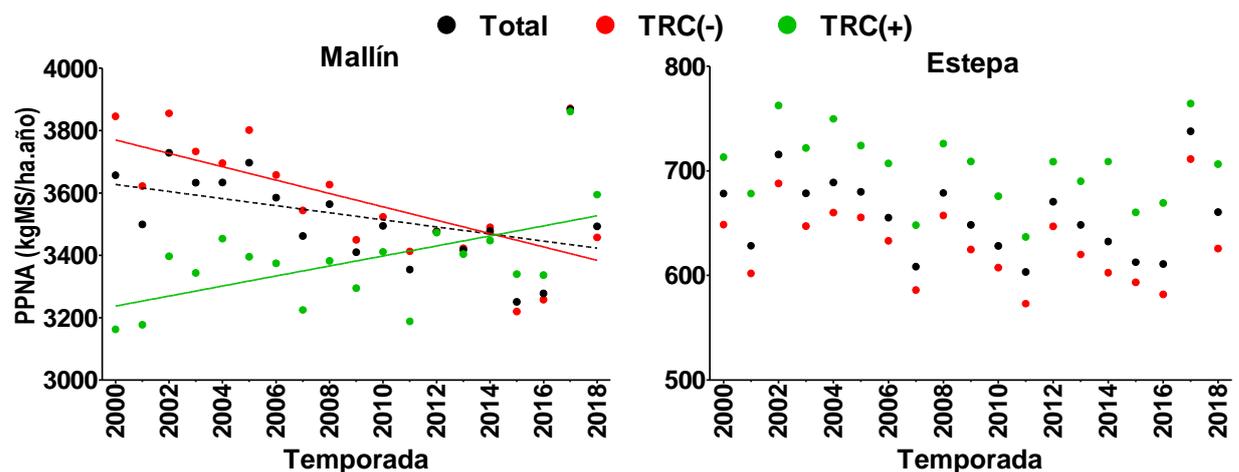


Figura 3.8. Dinámica de la productividad primaria neta aérea (PPNA) a lo largo de las 19 temporadas bajo estudio, en mallines (panel izquierdo) y estepas (panel derecho). Cada punto corresponde al promedio de la PPNA media anual ponderada por superficie de mallín o estepa, ya sea para la totalidad de las áreas (puntos negros) o para un subconjunto de éstas, de acuerdo con su tasa relativa de cambio (TRC) de la PPNA: negativa (puntos rojos) o positivas (puntos verdes). Las líneas llenas representan el ajuste de un modelo lineal significativo (valor $p < 0.05$) y la línea punteada a un ajuste marginalmente significativo (valor $p < 0.1$).

3.3.2.3 Relación entre las tendencias de la PPNA y de la heterogeneidad espacial con controles ambientales.

Contrariamente a la predicción 2, la TRC de la PPNA en mallines se asoció de forma negativa con la PMA (Fig. 3.9.1), pero no con la TMA (Apéndice B: fig. B1.a.2 y cuadro B1), mientras que en estepas no presentó asociación con ninguno de dichos controles ambientales (Fig. 3.9.1 y fig. B1). No obstante, al considerar un modelo de regresión múltiple que incluyó ambos controles ambientales estandarizados, se observó una asociación negativa entre la TRC de la PPNA de mallines con la PMA y la TMA (Apéndice B: cuadro B1). Asimismo, la disminución dada por la TMA fue un 25% mayor que aquella dada por la PMA. Sin embargo, la proporción de la variabilidad explicada por dichos modelos fue muy baja, dado que fue inferior al 10% en todos los casos (Apéndice B: cuadro B1).

Respecto a la TRC de la PPNA y de los controles ambientales, se observaron tres tipos de patrones. En primer lugar, se observó que en la mayoría de los sitios hubo una tendencia de disminución de la precipitación y aumento de la temperatura (Apéndice B: fig. B2). En segundo lugar, y coincidente con la predicción 2, la TRC de la PPNA fue más variable en el extremo árido que en el húmedo, tanto en mallines como en estepas. Por ejemplo, en mallines, áreas con PMA <400 mm presentaron un rango de variación de la TRC de la PPNA, de -0.0536 a 0.0220, casi 2 veces mayor que en áreas con PMA >600mm, de -0.0198 a 0.0196. En tercer lugar, la TRC de la PPNA se asoció de forma positiva con la TRC de la precipitación (Fig. 3.9.2) y de la temperatura (Fig. 3.9.3) solo en mallines. Al considerar un modelo múltiple que incluyó la TRC de ambos controles ambientales, se observó una asociación positiva entre la TRC de la PPNA y la de la temperatura, solo en mallines (no se observó un patrón asociado a la TRC de la precipitación, Apéndice B: cuadro B1). No obstante, la proporción de la variabilidad explicada por dichos modelos fue muy baja (Apéndice B: cuadro B1).

En cuanto a la TRC del desvío estándar espacial de la PPNA, ésta se asoció de forma positiva con la TRC de la precipitación (Apéndice B: fig. B1.b.3), en mallines, y con la TRC de la temperatura (Apéndice B: fig. B1.b.4, cuadro B1), tanto en mallines como en estepas, entre los que no difirió la respuesta marginal. No obstante, la proporción de la variabilidad explicada por dichos modelos fue muy baja.

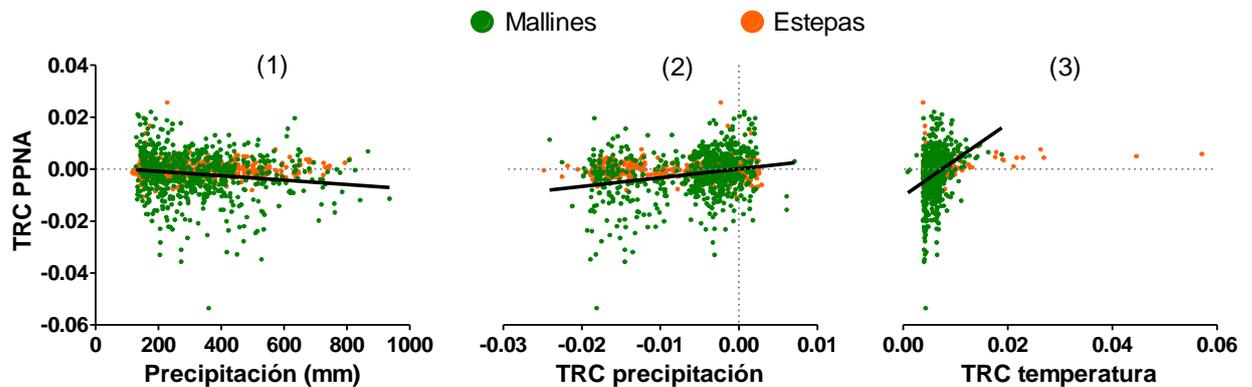


Figura 3.9. Tasa relativa de cambio (TRC) de la productividad primaria neta aérea (PPNA) en función de la precipitación media anual (1), la TRC de la precipitación (2), y la TRC de la temperatura (3), en mallines (puntos verdes) y estepas (puntos naranjas). Cada punto corresponde a un área de mallín o estepa evaluada, para el período comprendido entre los años 2000 y 2019. Las líneas negras representan el ajuste de un modelo lineal estadísticamente significativo (valor $p < 0.05$) para mallines. Para mayor detalle de los modelos representados en esta figura ver el cuadro B1.

3.3.3 Síndromes de cambio en mallines

En relación al tercer objetivo específico de este capítulo, se determinó que la TRC de la PPNA y la del desvío espacial de ésta presentó una asociación positiva (valor $p < 0.0001$, coeficiente de Pearson = 0.55). En la mayoría de los casos, 41%, ambas TRC fueron negativas (Fig. 3.10, cuadrante IV) y representaron el 55% (~137 mil ha) de la superficie evaluada. La segunda situación más importante fue aquella en la que ambas TRC fueron positivas, con el 27% de los casos evaluados (Fig. 3.10, cuadrante II) y representó un 19% de la superficie (~47 mil ha) evaluada. Finalmente, cada una de las otras dos situaciones presentes registraron el 16% de los casos evaluados (cuadrantes I y III, Fig. 3.10), aunque la superficie representada por la situación con TRC de la PPNA negativa y del desvío

espacial positiva fue casi el triple, 19%, que la situación con signos de TRC opuestos a ésta, 7%. Adicionalmente, y contrariamente a la predicción 2 asociada al segundo objetivo específico, no se encontraron diferencias entre los cuatro síndromes de cambio (cuadrantes en Fig. 3.10), respecto a la precipitación y temperatura media del conjunto de áreas de mallín que representaron a cada síndrome.

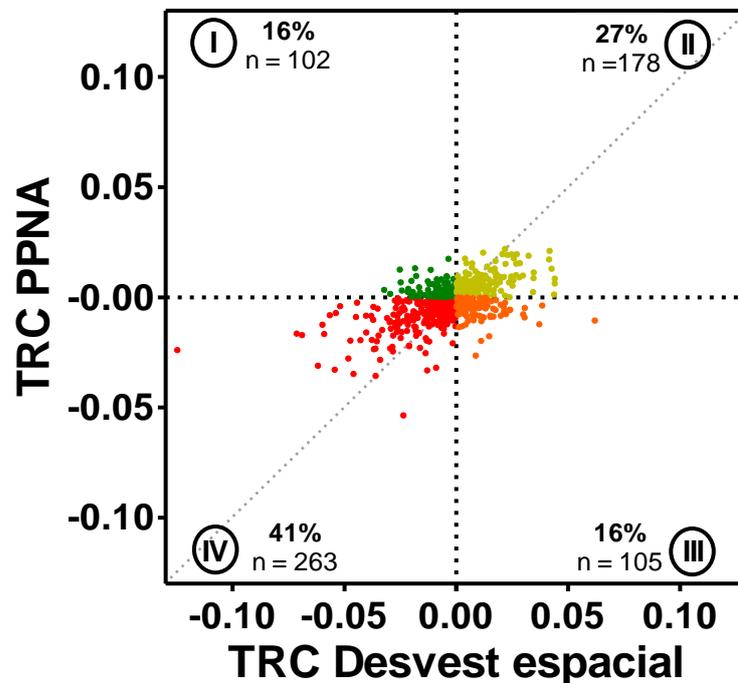


Figura 3.10. Distribución de la tasa relativa de cambio (TRC) de la productividad primaria neta aérea (PPNA) en función de la TRC del desvío estándar espacial de la PPNA en áreas de mallín, para el período 2000-2019. Se caracterizaron cuatro posibles síndromes de cambio en mallines, representados en colores: mejora (cuadrante I, verde); degradación leve (cuadrante II, amarillo); degradación moderada (cuadrante III, naranja); degradación severa (cuadrante IV, rojo). En los márgenes de los cuadrantes se indica el porcentaje y número de casos totales por cuadrante (n total = 648). La línea punteada gris corresponde a la relación 1:1.

3.4 Discusión

A través de los sitios analizados, y tanto en mallines como en las estepas lindantes, la PPNA media anual se asoció de forma positiva con la PMA. Dicha asociación fue más pronunciada en mallines que en estepas. En términos relativos, a través del CV espacial, la heterogeneidad de la PPNA disminuyó con la PMA. Por su parte, en muchos mallines la PPNA disminuyó a través del tiempo, mientras que en estepas se mantuvo. A su vez, la TRC de la PPNA en mallines fue más variable en el extremo árido que en el húmedo.

Adicionalmente, la precipitación y la temperatura también cambiaron a lo largo del tiempo. A causa de esto, la TRC de la PPNA se asoció de forma positiva, aunque débil, con la TRC de la precipitación y de la temperatura. Como consecuencia de estos patrones, en más de la mitad de la superficie evaluada, los mallines disminuyeron su PPNA y se hicieron más homogéneos. Esto último, podría asociarse con un fenómeno de degradación severa.

Los resultados obtenidos en relación con el objetivo 1 difirieron respecto a lo esperado según las predicciones asociadas 1a, *en áreas de mallín, la PPNA, su heterogeneidad y variabilidad interanual, se asociarán en mayor medida con la TMA que con la PMA;* y 1b, *la asociación entre la PPNA y la temperatura media anual será más pronunciada en mallines que en estepas.* En el espacio, la PPNA sólo se asoció de forma positiva con la PMA. La respuesta marginal de la PPNA a la PMA fue seis veces mayor en mallines que en estepas. Dicha respuesta ($7.3 \text{ kgMS mm}^{-1} \text{ ha}^{-1}$) se encontró dentro del rango observado en pastizales que se encuentran en equilibrio con el clima. Por ejemplo, fue levemente mayor a la de pastizales de EEUU y Eurasia, donde el rango estuvo entre 6 y $6.9 \text{ kgMS mm}^{-1} \text{ ha}^{-1}$ (Sala et al. 1988; Paruelo et al. 1999; Bai et al. 2008; Sala et al. 2012), pero inferior a la de pastizales en zonas bajas y pasturas en lomas de la Pampa Deprimida Argentina, 8 y $18 \text{ kgMS mm}^{-1} \text{ ha}^{-1}$, respectivamente (Durante et al. 2017). No obstante, ambos ambientes de la Pampa Deprimida se ubicaban en el extremo húmedo de un gradiente estrecho de precipitación (150mm) y, además, en las pasturas de loma, el manejo agronómico era intensivo. Por otra parte, la EUP fue casi cinco veces superior en mallines ($11.5 \text{ kgMS mm}^{-1} \text{ ha}^{-1}$) que en estepas ($3.5 \text{ kgMS mm}^{-1} \text{ ha}^{-1}$). Además, la EUP fue casi el doble, $16 \text{ kgMS mm}^{-1} \text{ ha}^{-1}$, en mallines con PMA <150mm, que en aquellos con PMA >600mm, $9 \text{ kgMS mm}^{-1} \text{ ha}^{-1}$. A su vez, estos valores fueron superiores a los de pastizales del hemisferio norte, donde la EUP fue de $5 \text{ kgMS mm}^{-1} \text{ ha}^{-1}$ con 300mm de

PMA y $5.7 \text{ kgMS mm}^{-1} \text{ ha}^{-1}$ con 1300mm de PMA (Sala et al. 1988). También fueron superiores a las EUP de pastizales de zonas bajas y pasturas de loma de la Pampa Deprimida, donde se registraron valores de 4 y $5.7 \text{ kgMS mm}^{-1} \text{ ha}^{-1}$ con 870mm de PMA y 3.4 y $8.5 \text{ kgMS mm}^{-1} \text{ ha}^{-1}$ con 990mm de PMA, respectivamente. Estos resultados sugieren que la influencia de la napa no implicaría una menor asociación con la PMA, sino que determinaría que la EUP sea mucho mayor a igual valor de PMA. Esto se asociaría con el hecho de que la precipitación afecta fuertemente la recarga freática y la química del agua subterránea en los mallines (Chimner et al. 2011; Ivelic-Sáez et al. 2022). Por lo tanto, que la EUP sea mucho mayor en mallines pone de manifiesto su azonalidad, determinada por el aporte de agua de lluvia y deshielo que llega a ellos por escurrimiento superficial y subsuperficial.

Por su parte, y en contraste con la predicción 1a, tanto la heterogeneidad como la variabilidad interanual de la PPNA, en términos relativos, no presentaron asociación con la TMA. Sin embargo, y como era de esperar, la heterogeneidad de la PPNA, medida a través del CV espacial, fue mayor en mallines que en estepas. Además, ésta sólo se asoció, negativamente, en mallines con la PMA. Esto sería producto del gradiente de humedad que existe entre zonas de un mismo mallín, dado por la influencia de la napa, que determinan diferencias en la estructura de la vegetación y la PPNA (Boelcke 1957; Buono et al. 2010). Por lo tanto, una mayor PMA en mallines atenuaría las diferencias dadas por dicho gradiente de humedad interno. A su vez, este gradiente de humedad interno sería determinante de la escasa asociación hallada entre la TMA y las variables relacionadas con la PPNA, dado el agua de la napa en el suelo podría estar generando un efecto buffer de temperatura (Enriquez et al. 2021), tanto a nivel subsuperficial como en superficie. Por otro lado, las características del paisaje asociadas a la topografía condicionarían la temperatura media sitio específica, dado que los mallines se ubican predominantemente

en zonas bajas. En consecuencia, la baja resolución espacial a partir de la cual se estimó la TMA (~5km) no habría permitido captar estas diferencias. En este sentido, la gran variación en la pendiente de la relación entre la PPNA y la temperatura hallada por Irisarri et al. (2022) destacaría la heterogeneidad de la vegetación, la variación en el tiempo de la temperatura ambiente dentro de cada área y la heterogeneidad en la humedad del suelo que condiciona la temperatura edáfica (Enriquez et al. 2016).

En cuanto a la variabilidad temporal de la PPNA, medida en términos relativos a través del CV interanual, tanto el rango de variación como el promedio fueron similares en mallines y estepas. A su vez, la variabilidad estuvo dentro de valores similares e inclusive inferior, a igual PPNA, que aquella observada en distintos pastizales (Gutiérrez et al. 2020; Irisarri y Oesterheld 2020), pasturas (Durante et al. 2017) y cultivos forrajeros anuales y perennes (Ojeda et al. 2018), de zonas más templadas (Apéndice B: fig. B3). Incluso, se encontraron dentro del rango observado en diferentes biomas del hemisferio norte (Knapp y Smith 2001; Bai et al. 2008), aunque algunos biomas desérticos de Eurasia llegaron a presentar mayores variaciones interanuales, cercanas al 42% (Bai et al. 2008) (Apéndice B: fig. B3). Esto sugiere que la azonalidad de los mallines no implica una menor variabilidad interanual de su PPNA respecto a otros ambientes zonales, que se encuentran en equilibrio con el clima. Localmente, en Patagonia, estos resultados coinciden con lo observado por Irisarri et al. (2012) en una menor porción del gradiente regional, y en un periodo de tiempo analizado más acotado, y son inferiores a lo informado por Buono et al. (2010), con máximos cercanos al 45%, previo a la década del 2000 (Apéndice B: fig. B3). Por otro lado, la variación interanual de la PPNA fue inferior a la de la precipitación y no hubo asociación entre ambas, similar a lo hallado en otros pastizales (Durante et al. 2017; Gutiérrez et al. 2020). Sin embargo, hubo un 9% de áreas de mallín que presentaron una variación de la PPNA mayor a la de la precipitación. Esto

podría indicar un cambio en las formas de vida dominantes de las especies vegetales dentro de los mallines. Por ejemplo, en sistemas forrajeros templados, el cambio de especies perennes a especies anuales generó un patrón similar (Ojeda et al. 2018). Es decir, el CV interanual de la PPNA fue mayor al de la precipitación.

En mallines, la TRC de la PPNA fue más variable y con valores más negativos que en la estepa, contrario a lo esperado de acuerdo con la predicción 1c, *el impacto de la disminución de la precipitación a lo largo del tiempo sobre la PPNA será menor en mallines que en estepas, por lo que las tendencias de la PPNA en áreas de mallín serán inexistentes o menores a las observadas en áreas de estepa lindantes*. Las áreas de mallín con TRC negativa representaron el 75% de la superficie evaluada. Además, presentaron mayor tasa que en las áreas con TRC positiva. Por lo tanto, en el conjunto de mallines estudiados la PPNA disminuyó. En las últimas dos décadas, la entrada de carbono (C) total en el conjunto de mallines fue de 7.5 millones de toneladas (t), asumiendo una concentración de C en la PPNA del 45% (Kätterer et al. 2011). Dicha disminución de la PPNA representó una merma total de las entradas de C de 24220 t, lo que sugiere que los mallines disminuyeron su capacidad de secuestrar C atmosférico, al menos por la vía de entrada de C a estos ecosistemas. Sin embargo, la biomasa aérea es la fracción que almacena menos C, seguida por la biomasa subterránea y, por último, el suelo (~1:10:100, respectivamente; Enriquez et al. 2015), y no podemos dar cuenta de lo sucedido con las otras fracciones. No obstante, en correspondencia con estos resultados, Enriquez et al. (2015) determinaron que el sobrepastoreo a largo plazo en mallines ha alterado el ciclo de C al reducir la biomasa vegetal aérea y subterránea, disminuyendo las entradas de C al suelo. Por lo tanto, es posible que la merma total en la entrada de C haya sido aún mayor a lo estimado a partir de la biomasa aérea. Respecto a las áreas de estepa, la PPNA se mantuvo relativamente estable en las últimas dos décadas. Esto coincide con

observaciones realizadas en la estepa que fueron contrastantes entre períodos, ya que se registró una pérdida de cobertura vegetal en el período 2008 - 2012 (Oliva et al. 2017) y un aumento durante el período 2014 - 2019 (Oliva y Gaitán 2021).

En mallines, la disminución de la PPNA a lo largo del tiempo no se limitó a áreas ubicadas en condiciones de mayor aridez. Sin embargo, el rango de variación de la TRC fue más amplio a bajos valores de PMA que a altos. De este resultado puede interpretarse que la predicción asociada, número dos, fue parcialmente válida, *áreas de mallín ubicadas en ambientes más áridos, presentarán una tendencia negativa de la PPNA y positiva de la heterogeneidad en el tiempo, mayor a la existente en áreas de mallín ubicadas en ambientes más húmedos*. Es decir, es parcialmente válida porque la TRC de la PPNA fue más variable en el extremo árido que en el húmedo. Sin embargo, fue baja la proporción explicada de la variabilidad de la TRC de la PPNA por los controles ambientales, lo que podría sugerir dos cosas. Por un lado, que los efectos de la precipitación y la temperatura sean producto de lo sucedido en otros puntos de la cuenca de la que forman parte, y no tanto a escala local. Por lo tanto, es posible que para explicar la variabilidad de la TRC de la PPNA se deban considerar los cambios en dichos controles ambientales en otros puntos de la cuenca. Por otro lado, sugiere la incidencia de factores de manejo. En donde se observaron tendencias negativas el principal factor sería el sobrepastoreo (Enriquez et al. 2015), tanto del ganado doméstico como de los herbívoros silvestres, como los guanacos, cuya población ha incrementado en la región a partir del año 2000 (Oliva et al. 2019). Por su parte, las áreas de mallín con tendencia positiva estarían asociadas a prácticas como la redistribución de agua (Horne 2010; Boggio et al. 2019) o la fertilización, ésta última analizada en el capítulo 4 de esta tesis. En el caso de la redistribución de agua, es esperable que dicha práctica aumente la PPNA y disminuya la heterogeneidad dentro del área donde se redistribuye el agua, con el fin de aumentar y

mejorar la PPNA de dicho mallín, coincidente con el cuadrante I de los síndromes de cambio.

En relación con los síndromes de cambio posibles en mallines, se observa una clara dominancia de la forma más severa de degradación, cuadrante IV, la cual representó el 55% (~137 mil ha) de la superficie evaluada. Dicha situación fue coincidente con la disminución de la precipitación y el aumento de la temperatura registrados en la mayoría de las áreas evaluadas. Ante el aumento de la temperatura y de la frecuencia e intensidad de los eventos de sequía pronosticados en la región, en el contexto de cambio climático global (Lindsey y Dahlman 2020; Pessacg et al. 2020), es esperable que la superficie representada por dicho síndrome se incremente. Esto podría darse principalmente en los mallines ubicados en latitudes medias del rango analizado (Irisarri et al. 2022).

3.5 Conclusión

Los resultados presentes en este capítulo permitieron comprender mejor el funcionamiento de mallines y su relación con controles ambientales. A lo largo del gradiente latitudinal de 18 grados en el que se ubican, la PPNA media anual sólo se asoció positivamente con la PMA. La respuesta marginal a dicha asociación fue mayor que en estepas y se encontró dentro del rango observado en pastizales que se encuentran en equilibrio con el clima. Por lo tanto, la influencia de la napa no implicó una menor asociación de la PPNA con la PMA, dado que la recarga de agua freática depende en primera instancia de la precipitación. De hecho, la heterogeneidad relativa de la PPNA, dada por el gradiente de humedad interno que se genera por la influencia de la napa, disminuyó a mayor PMA.

Por primera vez, se registraron evidencias de la ocurrencia de procesos de degradación en mallines a lo largo de todo el gradiente regional, tal como anticipan, a

escala local, diferentes modelos de estados y transiciones (Del Valle 1993; Aguiar y Paruelo 2003; Gandullo et al. 2011; Collantes et al. 2013; Enriquez y Cremona 2018b). En las últimas dos décadas la PPNA del conjunto de mallines estudiados disminuyó, mientras que, en estepas se mantuvo relativamente estable. En este sentido, el síndrome de cambio que predominó en mallines fue el que representó una degradación más severa. Esto sugiere que los cambios mayoritarios registrados en la precipitación y la temperatura, disminución y aumento respectivamente, y/o los factores de manejo pueden estar incidiendo con un impacto predominantemente negativo. Por lo tanto, es fundamental la adopción de prácticas de manejo que permitan un uso sustentable de los mallines y eviten que los procesos de deterioro se extiendan a nuevas áreas o que agraven la condición de aquellas que ya presentan degradación leve o moderada.

4. CAPÍTULO 4 - Impacto sobre la PPNA y la estructura de la comunidad de la fertilización de mallines y su eficiencia agronómica

4.1 Introducción

Como se mencionó en la introducción general de esta tesis, el nitrógeno (N) y el fósforo (P) son nutrientes que frecuentemente presentan una baja disponibilidad que limita la productividad primaria neta aérea (PPNA). En humedales es frecuente que la concentración de N y P, y su disponibilidad para las plantas, varíe en el tiempo, producto de las fluctuaciones estacionales de la napa freática que generan períodos de inundación (Grootjans et al. 1985; Richardson y Marshall 1986; Berendse et al. 1994; Van Duren y Pegtel 2000; Venterink et al. 2001; Venterink et al. 2002; Hefting et al. 2004, Reddy y DeLaune 2008). Cuanto mayor sea el tiempo en que el humedal se encuentra con agua en superficie, menor será la disponibilidad de N y P, debido a que las tasas de mineralización y nitrificación se ven reducidas (Grootjans et al. 1985; Berendse et al. 1994; Venterink et al. 2001; Hefting et al. 2004, Reddy y DeLaune 2008) o producto de un incremento en la formación de complejos de Fe-P en su forma reducida (Fe^{2+}) (Grootjans et al. 1985; Richardson y Marshall 1986; Van Duren y Pegtel 2000; Venterink et al. 2001; Venterink et al. 2002). Sin embargo, lo opuesto, un nivel de napa muy deprimido genera una disminución de la PPNA por falta de otro factor limitante, agua. Para paliar las restricciones nutricionales, a fin de incrementar la PPNA, aparece el agregado de nutrientes. Una de las formas de evaluar la eficiencia de los nutrientes agregados al suelo es la eficiencia agronómica (EA), dado que indica la mejora en la productividad que implica dicha práctica (Fixen et al. 2015). En general, la fertilización permite aumentar la productividad hasta un cierto punto, donde la EA es óptima. Luego de alcanzar dicho punto, la productividad continuará aumentando, pero a un ritmo decreciente, hasta llegar a un máximo a partir del cual adicionar más nutriente no aumentará la productividad (Fixen et al. 2015). Por lo tanto, la EA también disminuirá luego de alcanzar un óptimo y ello estará determinada por condiciones edafoclimáticas, factores de origen, tiempo y lugar, así como por la implementación de otras prácticas culturales (Fixen et al. 2015).

Los mallines son uno de los ambientes más propensos para la aplicación de tecnologías como la fertilización, dado su mayor potencial productivo respecto a las estepas circundantes (Paruelo et al. 2004; Buono et al. 2010; Irisarri et al. 2012). En este sentido, existen experiencias de fertilización de mallines cuyo objetivo fue incrementar la productividad de forraje en sus partes más húmedas y productivas (San Martino 2003; Nakamatsu et al. 2011 y 2013; Peralta et al. 2014; García Martínez et al. 2016; García Martínez et al. 2017). Estas experiencias se han centrado en el N debido a que es uno de los nutrientes más limitantes durante la temporada de crecimiento (Enriquez et al. 2014; Cipriotti et al. 2017), aunque en algunos mallines también se han registrado deficiencias de P (Enriquez 2008). Dado que estas experiencias se centraron en analizar la respuesta de la PPNA, existen al menos tres aspectos que aún no han sido explorados o permanecen poco claros. Primero, es poco conocida la relación entre la respuesta a la fertilización y la presencia de grupos taxonómicos de especies que puedan responder al agregado de nutrientes. En este sentido, no existe una síntesis sobre cómo afectan las condiciones iniciales de la comunidad a la respuesta a la fertilización y a su EA; en particular ante diferencias en la proporción que representa el grupo taxonómico de las gramíneas. Como se mostró en el capítulo 2 de esta tesis, este grupo puede ser dominante dentro de la comunidad y estar altamente representado por especies exóticas. Por lo tanto, es esperable que la respuesta a la fertilización, en el primer año, este condicionada por la proporción que representa este grupo en la comunidad.

Segundo, y asociado al punto anterior, es escaso el conocimiento sobre los cambios que pueden producirse sobre la estructura de la comunidad de mallines y, por ende, en la respuesta a la fertilización y en su EA, al repetir prácticas de fertilización durante varios años. Si bien la información existente para mallines es escasa, se sabe que en ambientes de pastizal el suministro de nutrientes suele provocar cambios en la

estructura de la vegetación (Davis et al. 2000; Seabloom et al. 2015; Harpole et al. 2016; Flores-Moreno et al. 2016). Por ejemplo, en diferentes praderas del mundo la fertilización aumentó la riqueza de especies exóticas y disminuyó la de nativas (Seabloom et al. 2015; Flores-Moreno et al. 2016). A su vez, la reiteración a través de los años de la fertilización con N favorecería a las gramíneas aumentando su importancia relativa en la comunidad (Ledgard 1991; Ledgard et al. 2001; Trott et al. 2004). Por otra parte, a fin de generar información sobre los efectos de la fertilización sobre la comunidad vegetal, existe una red global denominada NutNet que presenta un mismo protocolo de fertilización, el cual es el más detallado y extenso en pastizales del mundo. No obstante, posee niveles de adición de nutrientes, P en particular, extremadamente altos desde el punto de vista de la conveniencia económica. Por lo tanto, no se sabe si el agregado de este nutriente, en niveles viables desde el punto de vista económico, beneficiaría a especies leguminosas, contrarrestando la posible dominancia de gramíneas. Si bien es posible que el incremento en la disponibilidad de P beneficie a las leguminosas (Ros et al. 2020), también puede implicar aumentos en la eficiencia de absorción de N por parte de las plantas (Iversen et al. 2010), beneficiando, por lo tanto, a las gramíneas.

En tercer y último lugar, no está claro cómo incide el nivel de la napa freática sobre la eficiencia y el efecto de la fertilización, lo cual es crítico para el éxito de esta tecnología en mallines. La napa puede limitar la PPNA a partir de dos vías principales. Por un lado, al incidir sobre el agua disponible para el crecimiento de la vegetación. Por otro lado, al intervenir sobre la disponibilidad de nutrientes. En este sentido, en años secos, la principal limitante para el crecimiento de la vegetación sería la disponibilidad de agua, mientras que, en años húmedos, sería la disponibilidad de nutrientes. En mallines, se ha determinado que su dinámica hidrológica particular, dada por la influencia de la napa freática, genera fluctuaciones naturales en la concentración de nutrientes,

principalmente de N en sus formas inorgánicas de NH_4^+ y NO_3^- (Enriquez et al. 2014). De esta manera, y en condiciones ideales de temperatura, cuando el suelo del mallín está anegado sería mayor la concentración de NH_4^+ y al secarse aumentaría la concentración de NO_3^- (Jaramillo 2018). Sin embargo, se ha observado que conforme avanza la estación de crecimiento de la vegetación, lo cual coincide con la disminución del nivel de agua de la napa freática y un aumento de temperatura ambiente, disminuyen tanto los niveles de NH_4^+ como de NO_3^- , y la concentración de NO_3^- fue llamativamente baja durante toda la estación de crecimiento (Enriquez et al. 2014). Estas evidencias sugieren que el consumo de la vegetación sería el principal factor de remoción o modificación de las concentraciones naturales de las formas inorgánicas de N en mallines (Enriquez et al. 2014; Jaramillo 2018), considerando que la baja concentración de NO_3^- mencionada no fue explicada por procesos de lixiviación hacia aguas subterráneas (Enriquez et al. 2014) y que, en general, en mallines no se han encontrado emisiones gaseosas de óxido nitroso (N_2O) significativas (Enriquez et al. 2020). Por lo tanto, la vegetación en activo crecimiento se encontraría consumiendo la mayoría del N inorgánico.

4.1.1 Objetivo

El objetivo de este capítulo fue evaluar la práctica de agregado de nutrientes, N y P, a lo largo del tiempo en mallines, cuantificando su impacto sobre la productividad primaria neta aérea (PPNA) y la proporción de gramíneas, y la eficiencia agronómica del N (EAN). Para ello, se consideró el impacto de la fertilización mediante dos aproximaciones espacio-temporales que delinearon dos objetivos específicos. El primer objetivo específico fue cuantificar la eficiencia y el impacto de la fertilización sobre la PPNA, mediado por la proporción inicial de gramíneas, durante una temporada en seis sitios de mallín que nunca habían sido fertilizados. El segundo objetivo específico fue cuantificar el impacto y la eficiencia de esta práctica durante cuatro temporadas, nuevamente sobre

la PPNA, pero también sobre la proporción de gramíneas y mediado por la napa freática, en tres de los seis sitios considerados anteriormente.

4.1.2 Hipótesis

Las hipótesis y sus predicciones asociadas fueron las siguientes:

Hipótesis 1: Entre los grupos funcionales dominantes dentro de los mallines, el de las gramíneas es el de mayor capacidad de respuesta a la fertilización nitrogenada. Por lo tanto, durante la primera temporada de fertilización, la capacidad de respuesta a esta práctica estará mediada por la abundancia de este grupo.

Predicción 1: La EAN será mayor en mallines que presenten mayor proporción inicial de gramíneas.

Hipótesis 2: Dado que las especies exóticas suelen tener mayor habilidad competitiva por los nutrientes que las nativas, el agregado de nutrientes reiterado en el tiempo favorecerá la dominancia de exóticas.

Predicción 2: El agregado de nutrientes reiterado en el tiempo aumentará la abundancia de especies exóticas, principalmente gramíneas, y, en consecuencia, aumentará la EAN.

Hipótesis 3: Dado que la disponibilidad de agua condiciona la capacidad de respuesta al agregado de nutrientes, la profundidad de la napa incidirá sobre la respuesta a la fertilización.

Predicción 3: La EAN será mayor cuando la napa se encuentre más cerca de la superficie y, además, se adicione P junto con N.

4.2 Metodología

4.2.1 Área de estudio

El área de estudio correspondiente a este capítulo se encontró circunscripta a un área de la región Patagónica ubicada en el noroeste de la provincia de Chubut, Argentina (Capítulo 1, Fig. 1.2). En cuanto a la localización fitogeográfica de los sitios en los que se realizaron los ensayos de fertilización, cuatro de ellos (1, 2, 3, y 5) se ubicaron en el distrito occidental, Estepa arbustivo graminosa, y los dos restantes (4 y 6) se ubicaron en el distrito subandino, Estepa graminosa de *Festuca pallescens* (Fig. 4.1). Al igual que en el resto de la región Patagónica, el clima en la zona es templado frío, con fuertes y constantes vientos del oeste provenientes del Océano Pacífico (Capítulo 1, sección 1.3).

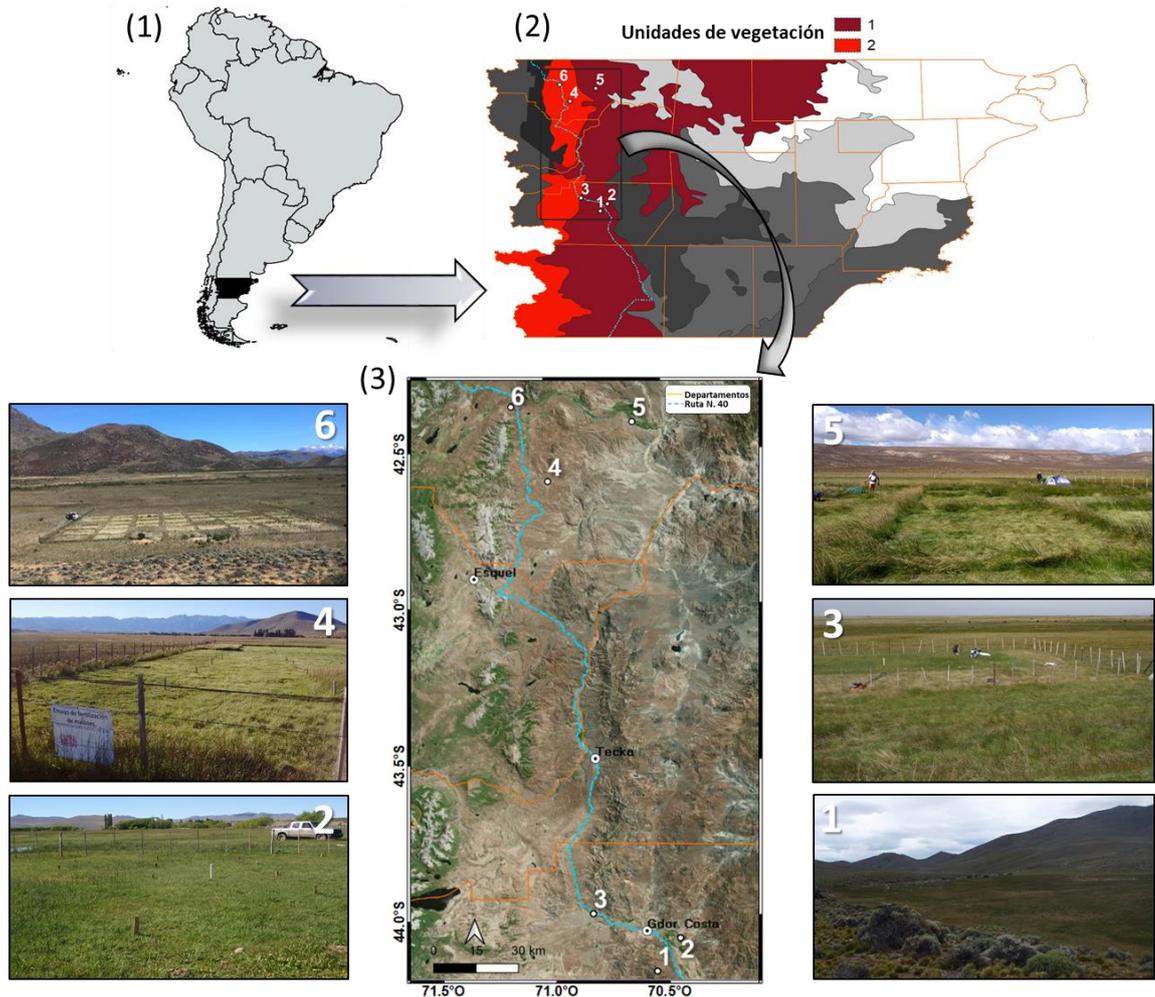


Figura 4.1. Ubicación de los seis sitios de mallín en los que se realizaron los ensayos de fertilización. Todos los sitios se localizaron en el noroeste de la provincia de Chubut, Argentina (paneles 1 y 2). Las unidades de vegetación (Oyarzabal et al. 2018) en las que se encontraron los sitios de mallín se muestran en color y con referencia numérica (mismo color y número que en fig. 2.1 del capítulo 2) (panel 2): (1) Estepa arbustivo gramínea, en color bordó; (2) Estepa gramínea de *Festuca pallescens*, en rojo. Círculos blancos numerados (paneles 2 y 3) corresponden a los sitios de mallín en los que se fertilizó: 1= 44°10'46.9" lat. Sur, 70°33'20.15" lon. Oeste; 2 = 44°04'26.64" lat. Sur, 70°27'05.42" lon. Oeste; 3= 43°59'29.39" lat. Sur, 70°50'01.8" lon. Oeste; 4= 42°36'10.57" lat. Sur, 70°59'45.34" lon. Oeste; 5= 42°24'45.36" lat. Sur, 70°37'21.37" lon. Oeste; 6 = 42°20'56.06" lat. Sur, 71°08'47.21" lon Oeste. En escala de grises (mismos colores que en Fig. 1.2 del capítulo 1) se muestran las unidades de vegetación que presentaron algún censo o área de mallín, correspondientes a los capítulos 2 y 3 (panel 2). Además, se presenta la división política en departamentos (líneas naranjas, paneles 2 y 3), la Ruta Nacional 40 (línea celeste punteada, panel 2 y 3) y las localidades cercanas principales (panel 3).

4.2.2 Datos

Para poder alcanzar el objetivo abordado en este capítulo se trabajó con dos redes de ensayos de fertilización localizadas en el noroeste de la provincia de Chubut, en los distritos occidental (sitios 1, 2, 3 y 5) y subandino (sitios 4 y 6, Fig. 4.1). La primera red de ensayos, compuesta por cuatro sitios (sitios 1, 2, 3 y 4), correspondió a un trabajo

previo desarrollado entre el año 2009 y 2015 por profesionales del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), y parte de los resultados obtenidos fueron publicados en un manual técnico (García Martínez et al. 2017b). En el marco de esta tesis se analizaron parte de los datos provistos por dicha red, con un enfoque distinto al abordado en el manual mencionado, y se complementaron con una segunda red de tres sitios (4, 5 y 6). Estos tres sitios fueron instalados con el fin de comprender las variaciones espacio-temporales de la aplicación de nutrientes. Por lo tanto, las tareas de fertilización se desarrollaron a lo largo de cuatro temporadas, aunque uno de estos tres sitios (sitio 4) contó previamente con dos temporadas adicionales, dado que también formó parte de la primera red (Cuadro 4.1). La instalación de esta segunda red y la primera campaña de tratamientos fueron llevadas a cabo un año antes, 2016, a la obtención de la beca doctoral para realizar esta tesis, por profesionales de la Estación Experimental INTA Esquel y por el comité consejero de esta tesis.

Análisis	Sitio	Dosis de N (kgN ha ⁻¹)	Dosis de P (kgP ha ⁻¹)	Fecha aplicación	Fecha cosecha	Repeticiones por tratamiento	Tamaño parcelas
Espacial	1	0; 50; 100; 150; 200	0	2009 Sept.	2 Cosechas/año: Dic.2009+Feb.2010	6	5x5m (25m ²)
Espacial	2	0; 50; 100; 150	0	2011 Sept.	2011 Nov.	6	3x2.5m (7.5m ²)
Espacial	3	0; 75; 125; 175	0	2009 2°Q* Nov.	2010 1°Q Mar.	6	3x2.5m (7.5m ²)
Espacial y espaciotemporal	4	0; 50; 100; 150	0; 25 (50 solo el 1° año)	2014 1°Q Oct. 2015 1°Q Oct. 2016 1°Q Oct. 2017 NF 2018 2°Q Sept. 2019 2°Q Nov.	2015 1°Q Dic. Resto de los años 1°Q Ene.	5	5x5m (25m ²)
Espacial y espaciotemporal	5	0; 50; 100; 150	0; 25	2016 2°Q Sept. 2017 NF 2018 1°Q Dic. 2019 2° Q Nov.	Todos los años: 1°Q Ene.	6	5x5m (25m ²)
Espacial y espaciotemporal	6	0; 50; 100; 150	0; 25	2016 2°Q Sept. 2017 2°Q Oct. 2018 2°Q Sept. 2019 2°Q Sept.	Todos los años: 1°Q Ene.	6	5x5m (25m ²)

Cuadro 4.1. Caracterización del diseño experimental aplicado en los seis sitios de mallín que conformaron las dos redes de ensayos de fertilización. Dichos sitios pertenecen a establecimientos productivos ubicados en el noroeste de la provincia de Chubut, Argentina. (*Q = quincena, **NF = no fertilizado). Temporada 2015-2016 del sitio 4 no fue considerada para el análisis espaciotemporal.

4.2.2.1 Conjunto de ensayos para comprender las variaciones espaciales en una única temporada de fertilización

4.2.2.1.a Descripción general de los ensayos

Para comprender las variaciones espaciales en una única temporada de fertilización se utilizaron los seis sitios de mallín que conforman las dos redes mencionadas en el apartado anterior. Se utilizó la información correspondiente a la primera temporada de fertilización nitrogenada en cada uno de los seis sitios (Fig. 4.1 y cuadro 4.1), contrastantes en sus condiciones ambientales, edáficas y florísticas (cuadro 4.2), y que nunca habían sido fertilizados. Cada uno de los cuatro sitios de mallín, correspondientes a la primera red, pertenecían a un establecimiento productivo particular. En cambio, los tres sitios que comprendían la segunda red se encontraban dentro de un mismo establecimiento privado. En ambas redes, la instalación de cada uno de los sitios fue

llevada a cabo en una zona del mallín en la que existía homogeneidad de la fisonomía de la vegetación.

4.2.2.1.b Diseño experimental

En todos los casos el diseño experimental fue completamente aleatorizado con 5 o 6 repeticiones por tratamiento según el sitio (Cuadro 4.1; mayor detalle de los sitios de la segunda red en la sección 4.2.2.2.b). El fertilizante empleado fue urea y su aplicación fue realizada al voleo de manera manual. A su vez, antes de aplicar el fertilizante por primera vez, se enrasaron todas las parcelas mediante corte mecanizado. Entre sitios difirieron el año y el momento en el cual se aplicó el fertilizante, como así también el año y momento de cosecha de biomasa (Cuadro 4.1). Las dosis aplicadas fueron las mismas entre sitios, excepto en dos ellos, donde uno (sitio 3) tuvo dosis distintas y otro (sitio 1) contó con una dosis adicional, respecto a los cuatro sitios con mismas dosis (Cuadro 1). A su vez, los tres sitios que conformaron la segunda red contaron también con la adición de P, donde el fertilizante empleado fue superfosfato triple (SPT) (Cuadro 4.1). En uno de estos sitios (sitio 4) los tratamientos combinaron cuatro dosis de N con dos dosis de P (0 y 50kgP ha⁻¹), mientras que en los otros dos (sitios 5 y 6) la dosis de P fue menor (25kgP ha⁻¹) y no se combinó con el tratamiento sin N (motivo detallado más adelante en la sección 4.2.2.2.b).

En todos los sitios la cosecha de biomasa se realizó a partir de cortes en marcos de superficie conocida. En la mayoría de los sitios la cosecha de biomasa se realizó en el verano, excepto en el sitio 4 que se realizó a fines de primavera. En uno de los sitios (sitio 1) se cosechó dos veces dentro de la misma temporada, sumando ambos valores de materia seca, registrados en cada cosecha, para obtener la PPNA anual (Cuadro 4.1). La biomasa cosechada se secó en estufa a 65°C por 72 h y se pesó en balanza de precisión.

Característica analizada / Sitio	1	2	3	4	5	6
Precipitación anual media (mm)	215	199	308	464	395	588
Temperatura media anual (°C)	9.7	9.4	9.1	11.2	13.0	11.1
Cobertura vegetal viva	55	100	99	100	sd	sd
% Gramíneas	32	20	53	46	28	41
Prof. napa al fertilizar (cm)	84	sd	38.7	60.3	40	12
Humedad	+	++	+++++	+++++	+++	++++
Salinidad	NO	NO	SI	SI	sd	sd
Sodicidad	NO	NO	SI	NO	sd	sd
%MO	43.5	6.7	6.9	17.67	sd	sd
%CO	21.75	5	3.5	10.25	sd	sd
% N total	1.78 (alto)	0.054 (muy bajo)	sd	0.29 (alto)	sd	sd
Relación C/N	12.22	88	sd	35.3	sd	sd
Fósforo disponible (mg/kg)	21.41	5	29	36.03	sd	sd
pH 1:1	sd	7.26	9.1	7.57	sd	sd
CE (ds/m) 1:5	sd	0.405	0.5	0.21	sd	sd
Na (meq/100g)	sd	5.4	5.6	1.18	sd	sd
CIC (meq/100g)	sd	68	33.1	42.4	sd	sd
PSI	sd	7.9	16.9	2.78	sd	sd
Clase textural	franco limosa	sd	franca	franca	sd	sd

Cuadro 4.2. Cuadro descriptivo de los seis sitios de mallín en los que se realizaron los ensayos de fertilización nitrogenada. Dichos sitios se encuentran ubicados en el noroeste de la provincia de Chubut, Argentina. La descripción de los sitios es en base a datos recolectados de imágenes satelitales (mediante Google Earth Engine, Gorelick et al. 2017), a campo y de análisis de suelo. La precipitación anual media (Abatzoglou et al. 2018) y la temperatura media anual promedio de la superficie terrestre, utilizada como proxy de la temperatura del aire (producto MODIS MOD11A2 V6), se estimaron a partir de imágenes satelitales, por año calendario y corresponden al período 2000-2019. %MO: porcentaje materia orgánica, %CO: porcentaje de carbono orgánico, % N total: porcentaje de nitrógeno total, Relación C/N: Relación carbono:nitrógeno, CE: conductividad eléctrica, Na: sodio, CIC: capacidad de intercambio catiónico y PSI: porcentaje sodio intercambiable. sd: sin datos. En el análisis de suelo para determinar MO se utilizó el método de Davies y para fósforo el método de P Olsen.

4.2.2.2 Conjunto de ensayos para comprender las variaciones espacio-temporales de la fertilización.

4.2.2.2.a Descripción general de los ensayos

Para comprender las variaciones espacio-temporales de la fertilización se utilizaron los tres sitios que conformaron la segunda red (sitios 4, 5 y 6, Fig. 4.1). Como se comentó anteriormente, en estos sitios se instaló un protocolo similar de tratamientos de fertilización con N y P dentro de un mismo establecimiento privado. Los sitios se ubicaron

siguiendo un gradiente de precipitación y temperatura, dado principalmente por la ubicación de cada sitio a distintos grados de longitud (Fig. 4.1 y cuadro 4.2, sitios: 4, 5 y 6). Debido a que el sitio 4 es el mismo sitio experimental que conformó la primera red de ensayos, constó de dos temporadas de fertilización previo a integrar esta segunda red, las cuales no fueron consideradas para los análisis espacio-temporales. Para que el sitio 4 forme parte de dicha red se procedió a darle continuidad ajustándolo a un protocolo común a los otros dos sitios.

4.2.2.2.b Diseño experimental

El protocolo de fertilización adoptado en los tres sitios de mallín, fue llevado a cabo durante cuatro temporadas sucesivas, iniciando en la temporada 2016-2017 (Cuadro 1). En cada uno de los tres sitios se evaluaron cuatro niveles de fertilización nitrogenada (0, 50, 100 y 150 kgN ha⁻¹), dos niveles de fertilización fosforada (0 y 25 kgP ha⁻¹) y las combinaciones de estas. En dos de los sitios (sitios: 5 y 6) el diseño fue en bloques completamente aleatorizados con seis repeticiones por tratamiento (Cuadro 4.1). En cambio, en el sitio 4 fue completamente aleatorizado, sin bloques y con cinco repeticiones por tratamiento (Cuadro 4.1). Las diferencias obedecían a la existencia de pequeñas pendientes en los dos primeros (sitios 5 y 6), por ende, posibles variaciones en la acumulación de agua en superficie. El fertilizante nitrogenado empleado fue urea, mientras que el fertilizante fosforado fue SPT. La aplicación de ambos fertilizantes granulados se realizó al voleo de forma manual.

La combinación de todos los niveles dio como resultado un total de ocho tratamientos. Cada tratamiento contó con 5 (sitio 4) o 6 (sitios 5 y 6) repeticiones que se aplicaron en parcelas de 5x5 metros, al inicio de la primavera (Cuadro 4.1). Los sitios se encontraban cerrados al pastoreo y se cosecharon una vez al año de forma mecánica. A su vez, en los dos sitios donde se estableció un diseño en bloques, se reemplazó el

tratamiento NOP25 por un tratamiento control (NOP0) en el que no se realizó un corte mecánico anual de toda la parcela, como sí se hizo en el resto de los tratamientos. La ausencia del tratamiento NOP25 se debió a que no es habitual ni económicamente viable la aplicación de P solamente. La inclusión del tratamiento sin corte permitió evaluar si el corte generó algún tipo de efecto sobre las variables respuesta, dado que la lógica de los ensayos se centró en la producción de heno dentro de áreas de mallín, la cual es una práctica con cierto grado de generalización en la región (Jaurena et al. 2009). Para caracterizar la dinámica de la napa freática en estos sitios, se instalaron freatómetros ubicados a través de un gradiente dado por la pendiente (5 freatómetros) o distribuidos dentro de las áreas de muestreo en el sitio que no presentó pendiente (4 freatómetros).

Ventana de tiempo para fertilizar

Como parte del protocolo de fertilización se determinó una ventana de tiempo en la cual sería conveniente fertilizar. La determinación de dicha ventana se estableció en base a las limitaciones generadas principalmente por temperatura y agua. Por lo tanto, esta ventana de tiempo se ubicaría desde el comienzo de la estación de crecimiento (principios de primavera) hasta mediados de la primavera. Pasado dicho momento del año, ya no sería tan conveniente fertilizar dado que la vegetación del mallín se encontraría en un estadio avanzado de la estación de crecimiento, cercana al momento del pico de floración y biomasa (Paruelo et al. 2004; Buono et al. 2010; Irisarri et al. 2012). A su vez, la fertilización dentro de dicha ventana de tiempo también estuvo sujeta a la presencia de agua en superficie. El período de anegamiento en mallines suele abarcar desde finales de otoño hasta principios de la primavera, en general entre julio y octubre (Chimner et al. 2011), dependiendo de las condiciones del sitio y de cada año particular. Por este motivo, dos de los sitios no fueron fertilizados (sitios 4 y 5) en la primavera de 2017 (temporada 2017-2018, Cuadro 4.1). A pesar de ello, se mantuvieron las tareas relacionadas a la

cosecha de biomasa durante el verano (año de cosecha 2018), las cuales permitieron cuantificar la PPNA de dicha temporada. A su vez, en uno de esos dos sitios (5) la presencia de agua en superficie también condicionó la fertilización en la temporada siguiente, 2018-2019. Sin embargo, se decidió fertilizar excepcionalmente a fines de la primavera (Cuadro 4.1), para evitar que sean dos años consecutivos sin fertilizar en dicho sitio.

Secuencia de actividades

La secuencia de actividades en los ensayos, como se mencionó anteriormente, siguió los procedimientos que realizaría un productor que cosecha heno anualmente. Las tareas descritas a continuación siguieron esa lógica.

En primavera, al momento de fertilizar, se realizó una cosecha de biomasa en cada parcela de 5x5 m con un marco de 0.2 m por 0.5 m de lado. Se separó entre material verde y seco, se secó en estufa a 65°C por 72 h y se pesó en balanza de precisión. Dicha cosecha permitió contar con una estimación de la biomasa inicial para la temporada corriente y una estimación de la biomasa residual de la temporada anterior.

En el verano, durante el pico de biomasa verde, enero, (Jobbágy y Sala 2000; Utrilla y Jaurena 2017) se realizaron tres tipos de cosechas:

Primero, en cada repetición (parcela de 5x5 m) se cosecho el total de la biomasa presente sobre tres marcos de 0.2 m por 0.5 m de lado. Estas muestras se pesaron a campo para estimar el peso fresco y se guardaron en sobres de papel madera. En laboratorio, fueron secadas (65°C durante 72 h) y se separó la biomasa en diferentes clases para las determinaciones de abundancia en cinco grupos: gramíneas, graminoides, dicotiledóneas no leguminosas, dicotiledóneas leguminosas, y material muerto en pie.

Segundo, y para contar con una estimación lo más detallada posible del impacto de la fertilización a campo, mediante corte mecanizado se cosechó el total de la biomasa

de las parcelas de 5x5 m (excepto en el tratamiento sin corte ni fertilización donde sólo se cortaron los tres marcos). Mediante esta estimación se redujo la incertidumbre que trae aparejado el número de muestras necesarias para estimar diferencias significativas (Oosterheld y McNaughton 2000). A su vez, dicha cosecha mecanizada permitió simular la práctica realizada por el productor durante la confección de fardos. La biomasa obtenida se pesó a campo a fin de contar con el total de biomasa producida (en base húmeda). El porcentaje de humedad de dicha biomasa se estimó a partir de las primeras cosechas efectuadas con los tres marcos. Esto último, permitió expresar la PPNA de cada parcela en base seca.

Tercero y último, se cosechó un marco de la misma medida que el usado anteriormente con el fin de determinar el remanente de biomasa que no fue cosechado con el corte mecanizado. Este corte permitió estimar la eficiencia de cosecha del corte mecanizado. En promedio dicha eficiencia fue del 75% con un valor mínimo de 31% y un valor máximo de 97%.

De forma complementaria a los tres tipos de cosechas implementados, en la última temporada se realizó un censo de vegetación, a partir de la metodología de Braun-Blanquet (1950), en las parcelas sin agregado de nutrientes (NOP0 y c/corte) y en aquellas con la máxima dosis de N, ya sea con o sin P (N150P25 y N150P0). A partir de dicho censo se determinó la riqueza de especies y la cobertura vegetal de cada especie presente en las parcelas que contaban con dichos tratamientos. Esto permitió determinar si la fertilización con la máxima dosis de N implicó cambios en la riqueza de especies luego de cuatro temporadas y si efectivamente el grupo funcional de las gramíneas se encontraba representado principalmente por especies exóticas.

4.2.3 Análisis

4.2.3.1 Variación espacial en una única temporada de fertilización.

Para dar respuesta al primer objetivo específico de este capítulo, relacionado con el impacto de la fertilización sobre la PPNA y la EAN en una única temporada, se utilizaron los datos correspondientes a todos los ensayos, considerando solo el primer año en aquellos sitios que fueron fertilizados más de un año. En primer lugar, se estimó la EAN en cada parcela experimental fertilizada, como el cociente entre el forraje adicional generado por la fertilización, es decir la diferencia entre el forraje cosechado en el tratamiento fertilizado y el control sin fertilizar (expresado en $\text{kgMS ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$), y la dosis de N aplicada (expresada en $\text{kgN ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$). En segundo lugar, se evaluó el efecto de la dosis de N sobre la PPNA y la EAN, mediante un modelo de regresión lineal para cada variable respuesta, PPNA y EAN, donde la variable independiente fue la dosis de fertilización nitrogenada. En dichos modelos, se consideró a los sitios y la adición de P como covariables y se evaluó la existencia de interacción entre dichas covariables y la dosis de N. En caso de determinarse ausencia de interacción entre el P con los sitios y la dosis de N, se replanteó el modelo, considerando el efecto aditivo del P sin interacción. Producto de estas regresiones se obtuvieron dos tipos de resultados, por un lado, se evaluó en cuantos sitios dicha relación fue estadísticamente significativa, y, por otro lado, se evaluó si los patrones de asociación fueron diferentes entre sitios, y dada la presencia o no de P.

Para analizar la predicción 1 de este capítulo, *la EAN será mayor en mallines que presenten mayor proporción inicial de gramíneas*, se analizaron los datos mediante un modelo de regresión lineal mixto, donde la variable dependiente fue la EAN y la variable independiente fue el porcentaje de gramíneas inicial promedio en cada sitio. En dicho modelo, el efecto de los tratamientos se consideró como aleatorio. Para realizar dicha

consideración, respecto al efecto de los tratamientos, previamente se determinó la ausencia de interacción entre el porcentaje de gramíneas y los tratamientos.

4.2.3.2 Variación espacio-temporal de la fertilización

4.2.3.2.a Efecto de la fertilización en el tiempo

Para dar respuesta al segundo objetivo específico de este capítulo, relacionado con el impacto de la fertilización en el tiempo, se analizaron los datos correspondientes a la segunda red de ensayos. Para cada sitio, se calculó la EAN en cada parcela experimental, con el mismo método de cálculo implementado para abordar la predicción 1 del primer objetivo específico. Este método de cálculo de la EAN solo se implementó para la primera temporada (año de cosecha 2017). Para las temporadas siguientes, se calculó la EAN acumulada según la ecuación 4.1:

$$(4.1) \text{ EAN año } i = \frac{\sum_i^1 (PPNAf - PPNA_t)}{\sum_i^1 \text{ Dosis de N}}$$

Donde PPNAf se refiere a la productividad primaria neta aérea en la parcela fertilizada y PPNA_t a la de la parcela testigo sin adición de nitrógeno (N). La ecuación (1) indica que la EAN representa el cociente entre la sumatoria del diferencial de forraje producto de la fertilización y la sumatoria del fertilizante aplicado en los años considerados (i).

El efecto de la dosis de N sobre la PPNA y la EAN acumulada, se evaluó para cada sitio mediante modelos de regresión lineal. En dichos modelos se evaluó la interacción de la dosis de N con dos covariables, el año de cosecha y la dosis de P. En cuanto al efecto de la fertilización sobre la estabilidad de la PPNA en el tiempo, éste se evaluó a partir de un análisis de varianza (ANOVA) por sitio que consideró los tratamientos como factor y el coeficiente de variación (CV) interanual de la PPNA como variable respuesta. Dicho CV se estimó por parcela, a partir de la PPNA promedio y su desvío estándar interanual de las cuatro temporadas. Por otra parte, también se evaluó si

la fertilización implicó cambios en la riqueza de especies, a partir de un ANOVA por sitio que consideró los tratamientos como factor, con tres niveles (N0P0, N150P25 y N150P0), y la riqueza de especies como variable respuesta.

Adicionalmente, en cada sitio y año se evaluó, mediante un ANOVA, si el corte mecanizado implicó algún efecto sobre la PPNA y la proporción de gramíneas. Para ello, como factor se consideraron los tratamientos que no fueron fertilizados, por lo que se contó con dos niveles, sin y con corte, mientras que las variables respuesta fueron la PPNA total y la PPNA de cada grupo taxonómico definido, entre los que se encontraba el grupo de las gramíneas. Cabe aclarar que el efecto del corte solo fue evaluado en dos de los tres sitios, dado que uno de los sitios no contó con el tratamiento sin corte (sitio 4). De manera similar, se evaluó si la fertilización generó algún efecto en la proporción de material verde y seco presente en primavera, donde se consideraron a los tratamientos como factor, con ocho niveles, y el porcentaje de biomasa verde o seca como variable respuesta.

4.2.3.2.b Relación entre la EAN acumulada y la proporción de gramíneas en el tiempo

Para analizar la predicción 2 de este capítulo, *el agregado de nutrientes reiterado en el tiempo aumentará la abundancia de especies exóticas, principalmente gramíneas, y, en consecuencia, aumentará la EAN*, se realizaron dos tipos de análisis por sitio. En primer lugar, se analizó la tendencia en el tiempo de la EAN y de la proporción de gramíneas, donde, dentro de este grupo, dominó una especie de origen exótico, *Poa pratensis*. Para ello, se realizaron dos regresiones lineales. En una de ellas, la variable dependiente fue la EAN acumulada, mientras que en la otra fue la proporción de gramíneas. En ambas regresiones la variable independiente fue el año de cosecha y se consideró la interacción entre el año de cosecha y los tratamientos. En aquellos sitios que contaron con diseño en

bloques los modelos fueron mixtos, considerando el efecto de los bloques como aleatorio. Adicionalmente, a partir de un ANOVA, se evaluó en cada sitio y temporada la existencia de diferencias entre tratamientos en la EAN acumulada y el porcentaje de gramíneas.

En segundo lugar, se evaluó la asociación entre la EAN acumulada y la proporción de gramíneas respecto al testigo (diferencia entre la proporción de gramíneas en el tratamiento fertilizado y el tratamiento el testigo) a partir del coeficiente de regresión de Pearson. Además, para cada año y para el total de la serie se realizó el conteo de la distribución de las unidades experimentales (casos), en función de cuatro cuadrantes propuestos. El cuadrante superior izquierdo (I) correspondió a casos en que la EAN acumulada fue positiva y la proporción de gramíneas negativa; el superior derecho (II) a casos en que ambos fueron positivos; el inferior derecho (III) a casos en que la EAN fue negativa y la proporción de gramíneas positiva; y el inferior izquierdo (IV) a casos en que ambas variables fueron negativas.

4.2.3.2.c Relación entre la EAN acumulada y la profundidad de la napa freática

Para analizar la predicción 3 de este capítulo, *la EAN será mayor cuando la napa se encuentre más cerca de la superficie y, además, se adicione P junto con N*, se evaluó la relación entre la EAN acumulada y el nivel de napa freática registrada en cada año, al momento de fertilizar. La relación entre ambas variables se evaluó a partir de un modelo lineal por sitio. Respecto al efecto de la dosis de N y la adición de P, previamente se determinó la ausencia de interacción entre la profundidad de la napa y los tratamientos. En los sitios que contaban con un diseño en bloques, el modelo adoptado fue mixto, donde se consideró al efecto de los bloques como aleatorio.

4.3 Resultados

4.3.1 Variación espacial en una única temporada de fertilización.

La PPNA presentó un mayor rango de variación, sin P, con 150 kgN ha⁻¹, entre 1800 y 9300 kgMS ha⁻¹ año⁻¹ (Fig. 4.2.a.1). En cambio, con P, dicho rango fue mayor con 50 kgN ha⁻¹, entre 2200 y 7900 kgMS ha⁻¹ año⁻¹ (Fig. 4.2.a.2). La PPNA mostro un patrón general de incremento con la dosis de N (Fig. 4.2.b.1). Sin embargo, sólo aumentó de forma estadísticamente significativa con la dosis de N en el sitio (sitio 3) que poseía una proporción inicial de gramíneas mayor al 50% (valor $p < 0.05$, Fig. 4.2.b.1). A su vez, en uno de los sitios (sitio 4) con una proporción entre 40 y 50% la significancia fue marginal (valor $p = 0.08$). En cuanto a la fertilización con ambos nutrientes, la PPNA fue en promedio 668 kgMS ha⁻¹ año⁻¹ mayor cuando además de N se adicionó P (valor $p < 0.05$, Fig. 4.2.b.2), y la adición de P no presentó interacción con las dosis de N (valor $p > 0.05$).

La EAN varió en un rango de valores comprendidos entre -40 y 40 kgMS kgN⁻¹, ya sea sólo con adición de N o N y P (Fig. 4.2.c.1 y 4.2.c.2). Independientemente de la dosis de N, la EAN fue mayor con una proporción de gramíneas entre 50 y 60%, registrando en promedio unos 16 kgMS kgN⁻¹ (Fig. 4.2.c.1). Por su parte, no se registraron variaciones en la EAN respecto a la dosis de N aplicada y tampoco se registró interacción del P con la dosis de N o el sitio (valor $p > 0.05$, Fig. 4.2.c.1). No obstante, con la adición de P la EAN fue casi 5 kgMS kgN⁻¹ mayor respecto a la fertilización sin P (valor $p < 0.05$, Fig. 4.2.c.2).

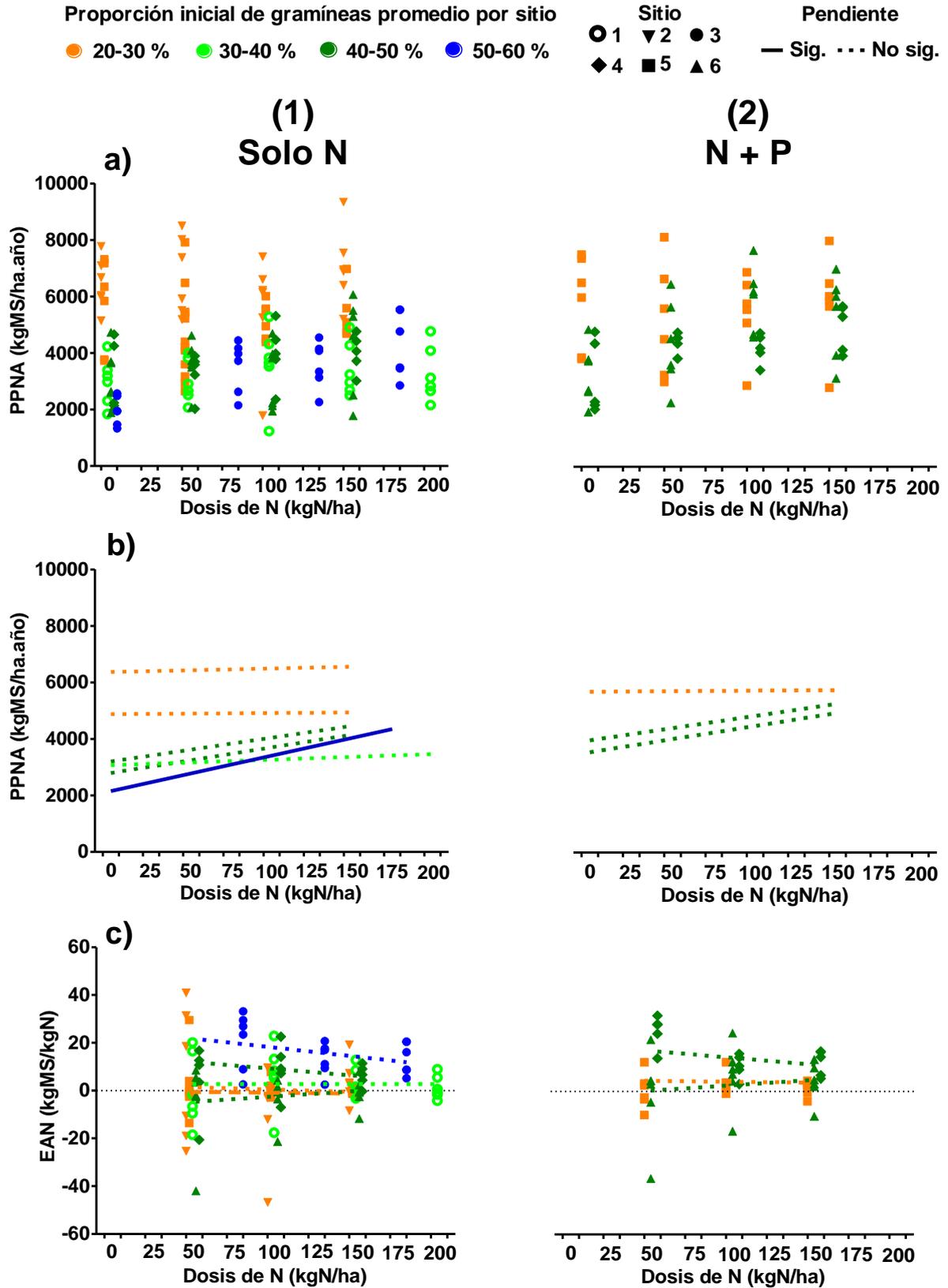


Figura 4.2. Productividad primaria neta aérea (PPNA, a y b) y eficiencia agronómica del nitrógeno (EAN, c) obtenidas ante distintas dosis de nitrógeno (N), sin (1; seis sitios) y con (2; tres sitios) fósforo (P), durante la primera temporada de fertilización en seis sitios de mallín (sitio:

1, círculos vacíos; 2, triángulo invertido; 3, círculos llenos; 4, rombos; 5, cuadrados; 6, triángulo) que contaban con distinto porcentaje inicial de gramíneas promedio (20-30%, naranja; 30-40%, verde claro; 40-50%, verde oscuro; 50-60%, azul). Cada punto representa una repetición de cada tratamiento con fertilización en un sitio (a y c). Las líneas representan los ajustes para cada sitio, producto de un modelo lineal que modela la PPNA (b) y la EAN (c) en función de la dosis de N, sin (1) y con (2) P. Dicho modelo consideró la interacción de la dosis de N con los sitios, pero no con el P, dado que en una primera instancia se determinó la ausencia de interacción significativa del P con las dosis de N y los sitios. Líneas continuas corresponden a un modelo lineal cuyo valor de pendiente, dado por la dosis de N, fue significativamente distinto de 0 (valor $p < 0.05$).

En cuanto a la relación entre la EAN con la proporción inicial de gramíneas en la primera temporada de fertilización, entre sitios, la EAN aumentó con la proporción inicial de gramíneas del sitio (Fig. 4.3). De acuerdo con el modelo ajustado, la EAN aumentó a razón de $0.43 \text{ kgMS kgN}^{-1}$ por cada unidad porcentual de cambio en la proporción de gramíneas (Fig. 4.3). Más aún, duplicar la proporción de gramíneas de 20% a 40% significó pasar de una EAN negativa a una positiva de 5 kgMS kgN^{-1} (Fig. 4.3). A su vez, en sitios con una proporción inicial de gramíneas cercana al 50%, y según el modelo ajustado, se obtendría en promedio una EAN de 10 kgMS kgN^{-1} , la cual representa casi el doble de la registrada con 40% de gramíneas (Fig. 4.3).

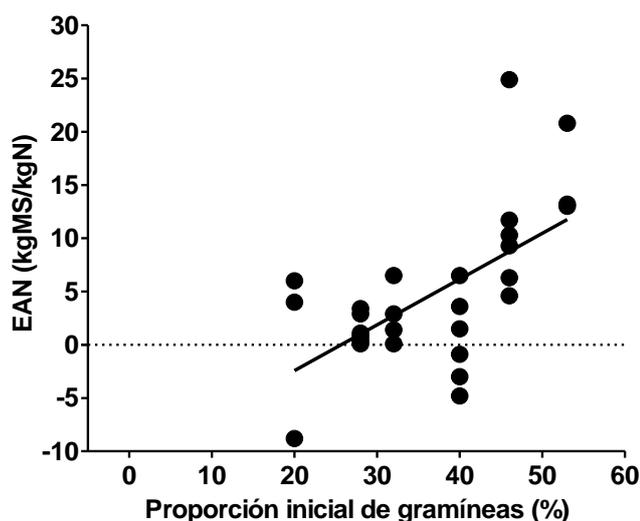


Figura 4.3. Eficiencia agronómica del nitrógeno (EAN) en función de la proporción inicial de gramíneas, durante la primera temporada de fertilización en seis sitios de mallín. La línea continua representa los valores ajustados a partir de un modelo lineal mixto (valor $p < 0.05$) para la fertilización con nitrógeno (N) tanto sin y con fósforo (P), donde los tratamientos (combinaciones de dosis de N y P) fueron considerados como efecto aleatorio (desvío estándar: intercepto = 0.001738; residual = 12.20). Cada punto representa el valor de EAN para un determinado sitio y nivel de dosis de N.

4.3.2 Variación espacio-temporal de la fertilización

4.3.2.1 Efecto de la fertilización en el tiempo

Entre sitios, la PPNA sin fertilizante fue en promedio 68.5% más baja en el sitio 6 que en el sitio 4, y 55.5% más baja que en el sitio 5, $1180 \pm 910 \text{ kgMS ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, $3750 \pm 2540 \text{ kgMS ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, y $2650 \pm 1400 \text{ kgMS ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ respectivamente. Independientemente del año y el sitio, la PPNA presentó una tendencia positiva ante el aumento en la dosis de N (Fig. 4.4.a). Sin embargo, no hubo una tendencia de respuesta común entre sitios y años. En el sitio 6 la respuesta de la PPNA a la fertilización nitrogenada no fue estadísticamente significativa en ninguno de los años evaluados. Tampoco lo fue ante el agregado de P (Fig. 4.4.b.1). En cambio, en el sitio 4, la PPNA aumentó con la dosis de N, pero solo en los dos últimos años (valor $p < 0.05$), sin un efecto dado por el P (la adición de P no implicó cambios en la ordenada al origen ni en la pendiente, Fig. 4.4.b.2). De modo similar, en el sitio 5, la PPNA respondió a las dosis de N, solo en el cuarto año (valor $p < 0.05$), sin efecto ante el agregado de P (Fig. 4.4.b.3). Sin embargo, en 2019 se observó en dicho sitio un efecto marginalmente significativo del P y de su interacción con N (ambos casos con valor $p = 0.06$), en el que la PPNA fue mayor ante el agregado de P y disminuyó con la dosis de N producto de una interacción negativa entre N y P (Fig. 4.4.b.3).

La EAN acumulada a lo largo de los tres sitios y los cuatro años varió entre -42.0 y $38.5 \text{ kgMS kgN}^{-1}$ (Fig. 4.4.c), en un rango de valores similar al observado en los 6 sitios durante la primera temporada (Fig. 4.2.c). Entre niveles de N, y similar a los sitios fertilizados solo una vez, se observó una disminución en la variabilidad de la EAN con el aumento de las dosis de N en dos de los sitios (Fig. 4.4.c). A valores bajos de fertilización nitrogenada, la EAN presentó los valores absolutos más extremos. En cambio, al aumentar la dosis de N la EAN tendió a valores positivos y menos extremos. Entre los

valores mínimos y máximos registrados, la EAN pasó de variar 4.5 y 11.9 veces con la mínima dosis de N a 1.7 y 1.8 veces con la máxima dosis en el sitio 6 y 5 respectivamente. En el sitio 4, las variaciones en EAN estuvieron mediadas, parcialmente, por un efecto temporal, dado que, independientemente de la dosis de N, en las dos últimas temporadas la EAN fue mayor que en las primeras dos temporadas. En cuanto al P, la adición de este nutriente no afectó la EAN en ninguno de los sitios (valor $p > 0.05$, Fig. 4.4.c).

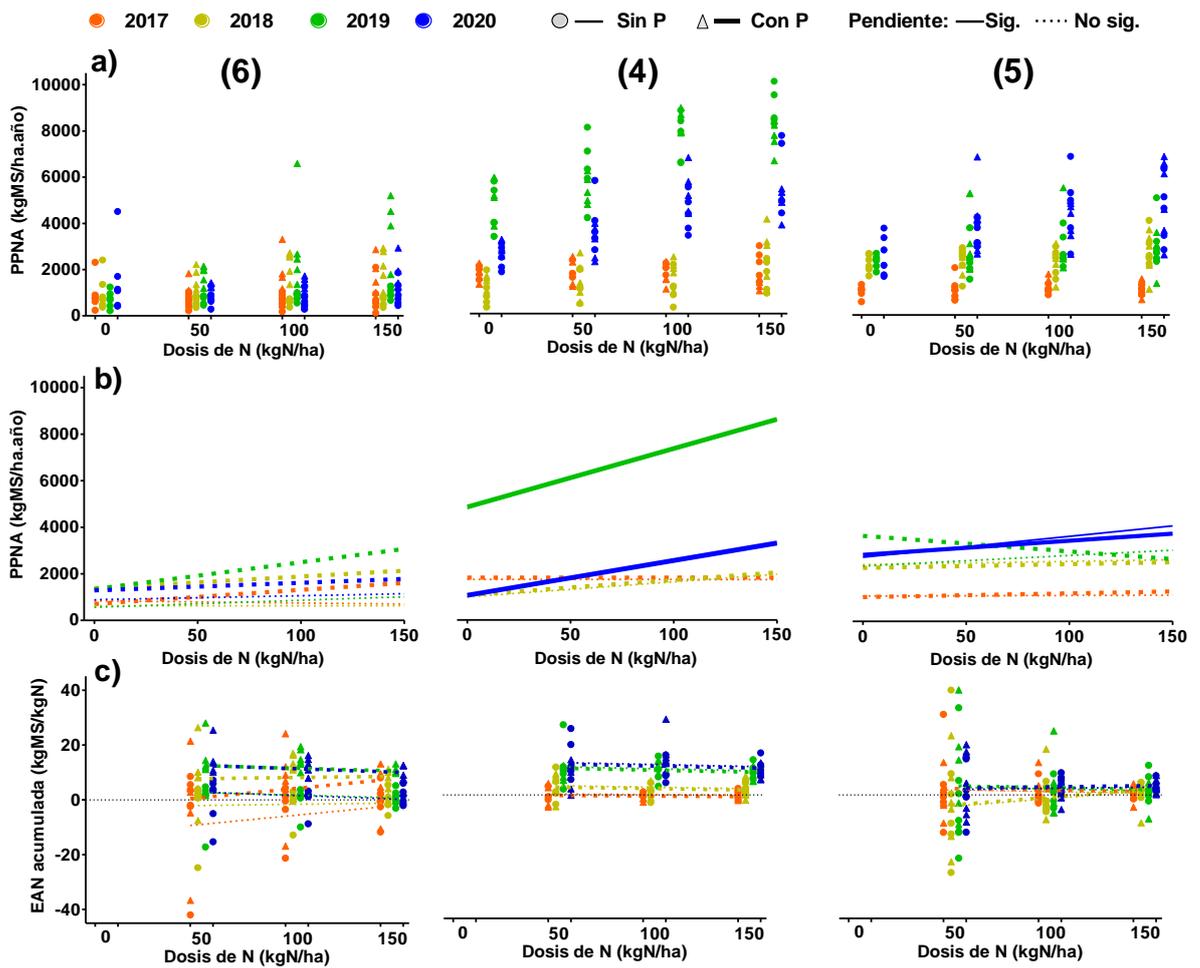


Figura 4.4. Productividad primaria neta aérea (PPNA, a y b) y eficiencia agronómica del nitrógeno (EAN) acumulada (c), obtenidas ante distintas dosis de N, sin (círculos) y con (triángulos) fósforo (P), a lo largo de tres sitios (6, 4 y 5) y durante cuatro años en cada sitio. Los sitios se presentan de izquierda a derecha según la profundidad promedio de la napa freática en primavera: 6, 36.1cm; 4, 23.8cm; 5, 23.1cm. Los colores diferentes dentro de cada panel representan los años de cosecha (2017, naranja; 2018, amarillo; 2019, verde; 2020, azul). Cada punto representa una repetición de cada tratamiento y año. Las líneas continuas corresponden a un modelo lineal cuyo valor de pendiente, dado por la dosis de N, fue significativamente distinto de 0 (valor $p < 0.05$). A su vez, el grosor de las líneas corresponde a la fertilización sin (finas) o con (gruesas) P.

En ninguno de los tres sitios el CV interanual de la PPNA presentó diferencias significativas entre tratamientos (valor $p > 0.05$). En promedio dicho CV fue de 41% en el sitio 6, 70% en el sitio 4 y 49% en el sitio 5. Por otra parte, respecto al efecto de la fertilización sobre la composición de especies, no se observó un efecto de la fertilización, con la mayor dosis de N sea con o sin P, en la riqueza de especies luego de cuatro temporadas (valor $p > 0.05$). Al cabo de las cuatro temporadas de fertilización, la riqueza total fue de 34 especies en el sitio 6, 15 en el sitio 4 y 25 en el 5.

En los dos sitios en los que se evaluó el efecto del corte mecanizado, la PPNA promedio de las cuatro temporadas evaluadas del tratamiento sin corte fue mayor que la del tratamiento con corte. En el sitio 6, la PPNA promedio del tratamiento sin corte fue 1.5 veces mayor que la del tratamiento con corte (valor $p < 0.05$, 3648 vs 2363 kgMS ha⁻¹ año⁻¹). Esta diferencia a favor del tratamiento sin corte fue coincidente con una PPNA mayor de material muerto en pie (+656 kgMS ha⁻¹ año⁻¹) y gramínoides (+441 kgMS ha⁻¹ año⁻¹) en el tratamiento sin corte respecto al tratamiento con corte (valor $p < 0.05$). De manera similar, en el sitio 5, la PPNA promedio del tratamiento sin corte fue 1.7 veces mayor que la del tratamiento con corte (valor $p < 0.05$, 8248 vs 4979 kgMS ha⁻¹ año⁻¹) y dicha diferencia fue coincidente con una PPNA mayor de gramíneas (+1746 kgMS ha⁻¹ año⁻¹), gramínoides (+926 kgMS ha⁻¹ año⁻¹) y material muerto en pie (+834 kgMS ha⁻¹ año⁻¹, valor $p < 0.05$) en el tratamiento sin corte.

Respecto a la biomasa registrada en primavera, no se observaron diferencias entre tratamientos en la proporción de biomasa verde y muerta en pie (kgMS ha⁻¹), a excepción del tratamiento sin corte mecanizado que presentó mayor cantidad de biomasa muerta en pie. A su vez, se determinó que la cosecha de biomasa estival subestimó la PPNA, dado que en promedio un 57% de la biomasa presente en primavera fue material muerto en pie,

1828 kgMS ha⁻¹, en contraste con un 12% de material muerto presente en verano, 576 kgMS ha⁻¹. Sin embargo, dicha subestimación fue distinta entre sitios. En el sitio 6, la proporción de la biomasa que en promedio fue muerta en pie fue del 68% (1198 kgMS ha⁻¹) en primavera y 19% (627 kgMS ha⁻¹) en verano, mientras que en el sitio 4 fue del 88% (3478 kgMS ha⁻¹) en primavera y 7% (535 kgMS ha⁻¹) en verano. En contraste, en el sitio más cálido (5), se observó una diferencia mucho menor entre ambos momentos del año, dado que en promedio la proporción de la biomasa muerta en pie fue del 13% (809 kgMS ha⁻¹) en primavera y 10% (565 kgMS ha⁻¹) en verano.

4.3.2.2 Relación entre la EAN acumulada y la proporción de gramíneas en el tiempo

En los sitios 6 y 4, e independientemente de la dosis de N, se observó una tendencia positiva de la EAN en el tiempo, en cambio en el sitio 5 no fue tan marcada (Fig. 4.5.a). Sin embargo, estas tendencias de la EAN en el tiempo solo fueron estadísticamente significativas en sólo 2 de las 18 situaciones evaluadas (Fig. 4.5.a). En el sitio 6, la EAN aumentó en el tiempo sólo en el tratamiento fertilizado con 50 kgMS ha⁻¹ y P, y en el sitio 4, en el tratamiento fertilizado con 100 kgMS ha⁻¹ (valor $p < 0.05$, Fig. 4.5.a.2). En cambio, en el sitio 5, la EAN se mantuvo prácticamente constante y cercana a 0 kgMS kgN⁻¹ (Fig. 4.5.a.3).

Por su parte, la proporción de gramíneas presentó una tendencia positiva en el tiempo, pero con diferencias entre sitios y tratamientos (Fig. 4.5.b). En el sitio 6, se observó una tendencia positiva, pero en ningún caso fue significativa (valor $p > 0.05$, Fig. 4.5.b.1). Sin embargo, el tratamiento fertilizado con la máxima dosis de N y P incrementó significativamente la proporción de gramíneas en el primer año respecto al testigo (de 42% en el testigo a 67% en dicho tratamiento) y luego se mantuvo constante en el tiempo (Fig. 4.5.b.1). En el sitio 4, la proporción de gramíneas aumentó en el tiempo de forma

significativa en el 57% de los tratamientos, incluyendo el tratamiento sin fertilización, aunque el aumento en dicho tratamiento fue la mitad respecto al aumento de los tratamientos fertilizados (Fig. 4.5.b.2). Finalmente, en el sitio 5, se observó una tendencia positiva en la proporción de gramíneas a lo largo del tiempo (Fig. 4.5.b.3). Sin embargo, dicho aumento sólo fue significativo en el tratamiento sin fertilización (Fig. 4.5.b.3).

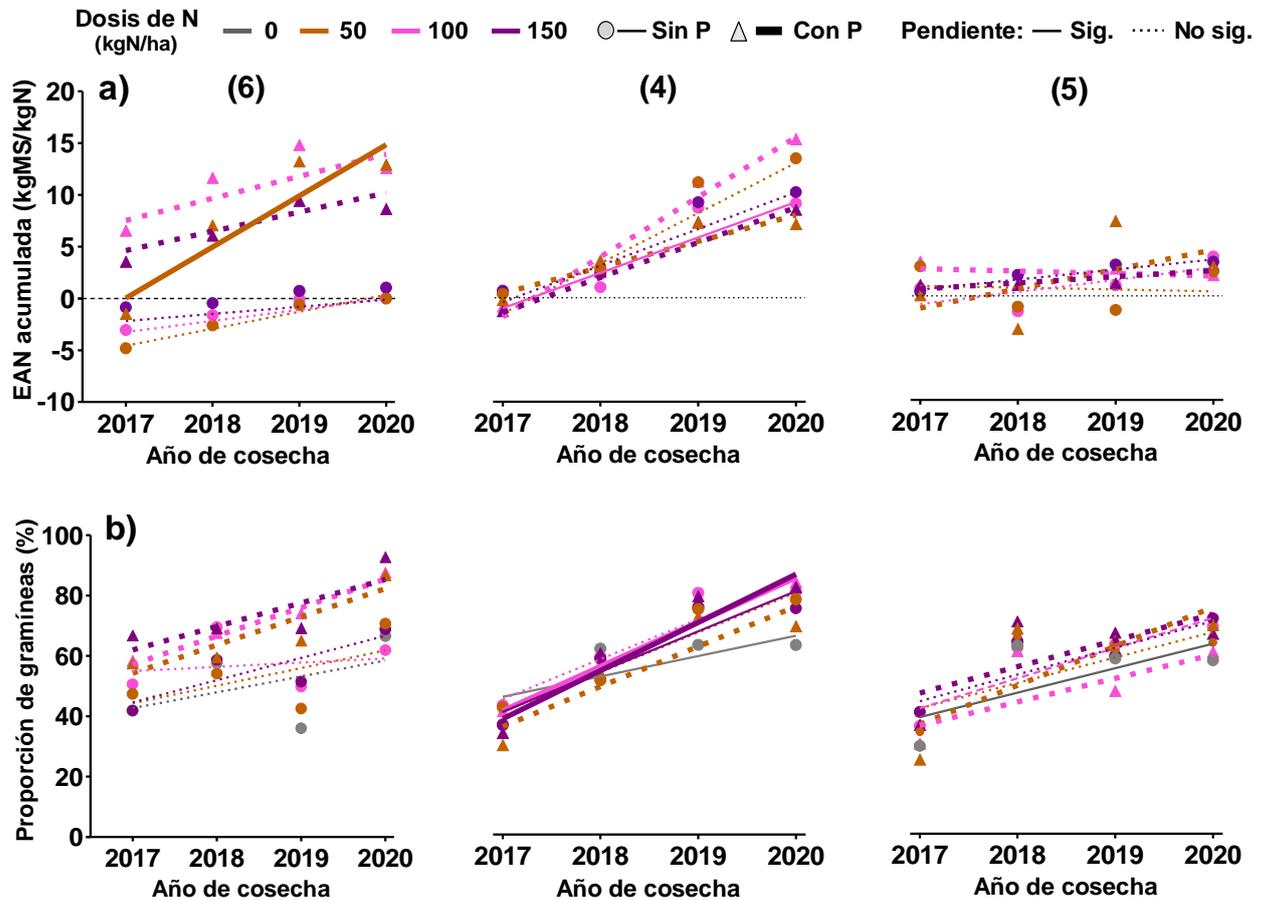


Figura 4.5. Eficiencia agronómica del nitrógeno (EAN) acumulada (a) y proporción de gramíneas (b) en función del año de cosecha en cada uno de los tres sitios de mallín, para cada dosis de nitrógeno (N; 0 (solo para la proporción de gramíneas), gris; 50, marrón; 100, rosa; 150, violeta) sin (círculos y línea fina) y con (triángulos y línea gruesa) fósforo (P). Los sitios se presentan de izquierda a derecha según la profundidad promedio de la napa freática en primavera: 6, 36.1cm; 4, 23.8cm; 5, 23.1cm. Cada punto representa el promedio de EAN por año de cada tratamiento. Líneas continuas corresponden a un modelo lineal cuyo valor de pendiente para cada tratamiento fue significativamente distinto de 0 (valor $p < 0.05$).

En cada uno de los tres sitios se observó una asociación positiva entre la EAN y el incremento en la proporción de gramíneas respecto al testigo ($r_{\text{sitio6}} = 0.30$, $r_{\text{sitio4}} = 0.44$ y $r_{\text{sitio5}} = 0.27$). Sin embargo, esta asociación presentó diferente sensibilidad entre sitios y

entre años dentro de cada sitio (Fig. 4.6). En el sitio 6, se observó que predominaron los casos en el cuadrante superior derecho (II), con el 62% de los casos (Fig. 4.6.1). Este cuadrante representa valores positivos de EAN e incrementos en la proporción de gramíneas. El segundo cuadrante más importante fue el superior izquierdo (I), con 14% de los casos, el cual se asocia a valores positivos de EAN, pero disminuciones en la proporción de gramíneas (Fig. 4.6.1). Finalmente, los cuadrantes asociados a valores negativos de EAN, ya sea con disminuciones (IV) o aumentos (III) en la proporción de gramíneas, presentaron el 12% de los casos cada uno (Fig. 4.6.1). En este sitio no se observó que la cantidad de casos por cuadrante presente una tendencia clara a lo largo del tiempo (Fig. 4.6.1). En el sitio 4, y similar al sitio 6, los casos predominaron principalmente en los cuadrantes representados por valores positivos de la EAN (I y II), donde dominaron las situaciones en las que aumentó la proporción de gramíneas, contabilizando un 60% de los casos (II, Fig. 4.6.2). En este sitio, y diferente al sitio 6, en los años consecutivos de experimentación aumentó el número de casos que se ubicaron en dicho cuadrante (II), desde un 10% en 2017 a un 38% en 2020 (Fig. 4.6.2). Finalmente, en el sitio 5, y al igual que en los otros dos sitios, la mayoría de los casos se ubicaron en valores positivos de EAN, contabilizando entre ambos cuadrantes un 62% de los casos (I y II, Fig. 4.6.3). Sin embargo, el cuadrante superior derecho (II) concentró un poco menos de la mitad de los casos, 48% (Fig. 4.6.3).

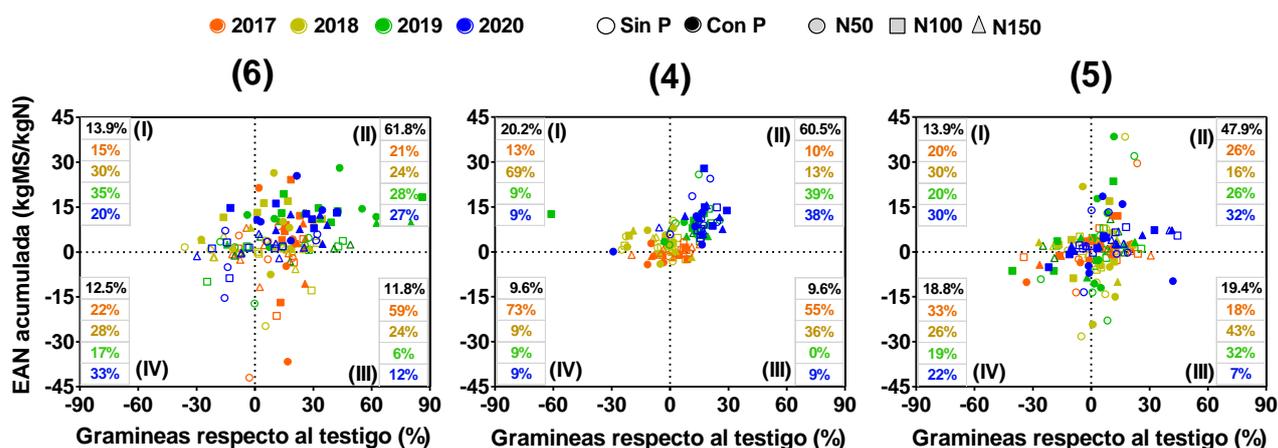


Figura 4.6. Distribución en cuatro cuadrantes de la eficiencia agronómica del nitrógeno (EAN) acumulada en función de la proporción de gramíneas de los tratamientos fertilizados respecto al testigo. Los datos se presentan para cada uno de los tres sitios de mallín, para cada año de cosecha (2017, naranja; 2018, amarillo; 2019, verde) y dosis de N (50, círculos; 100, cuadrados; 150, triángulos) sin (símbolos llenos) y con (símbolos vacíos) fósforo (P). Los sitios se presentan de izquierda a derecha según la profundidad promedio de la napa freática en primavera: 6, 36.1cm; 4, 23.8cm; 5, 23.1cm. En los márgenes de cada cuadrante propuesto se encuentra contabilizado el porcentaje total de casos por cuadrante (en color negro) y el porcentaje de cada cuadrante correspondiente a cada año (misma paleta de colores mencionada anteriormente).

4.3.2.3 Relación entre la EAN acumulada y la profundidad de la napa freática

El nivel de profundidad de la napa freática al momento de fertilizar, en primavera, varió entre sitios y años (Fig. 4.7.a). En el sitio 6, la napa se encontró más cerca de la superficie en la primavera correspondiente al primer año de cosecha (2017, 11.4 cm de profundidad) y en los años siguientes el nivel de la napa se profundizó, registrando la mayor profundidad en el tercer año (2019, 57.7 cm de profundidad. Fig. 4.7.a.1). En cambio, en los sitios 4 y 5 se observó una situación contrastante a lo observado en el sitio 6 (Fig. 4.7.a.2 y 4.7.a.3). En dichos sitios, la napa se encontró a mayor profundidad en el primer año (2017, 65cm en el sitio 4 y 40cm en el sitio 5) y a menor profundidad en el segundo (2018), donde en ambos casos la napa se encontró en superficie y no permitió fertilizar esa temporada (Fig. 4.7.a.2 y 4.7.a.3).

La relación entre la EAN acumulada y el nivel de profundidad de la napa freática fue contrastante entre los sitios de mallín evaluados (Fig. 4.7.b). Por ejemplo, en el sitio

6 la EAN disminuyó a mayor proximidad de la napa a la superficie (Fig. 4.7.b.1). Según el modelo ajustado, dicha disminución de EAN fue de $0.14 \text{ kgMS kgN}^{-1}$ por cada centímetro que la napa se acercó a la superficie (valor $p < 0.05$, Fig. 4.7.b.1). En cambio, en el sitio 4 la EAN aumentó a mayor proximidad de la napa a la superficie (Fig. 4.7.b.2). Según el modelo ajustado, en este sitio la EAN aumentó $0.092 \text{ kgMS kgN}^{-1}$ por cada centímetro que la napa se acercó a la superficie (valor $p < 0.05$, Fig. 4.7.b.2). En cuanto al sitio 5, no se observó una relación significativa entre la EAN y el nivel de la napa freática en primavera al momento de fertilizar.

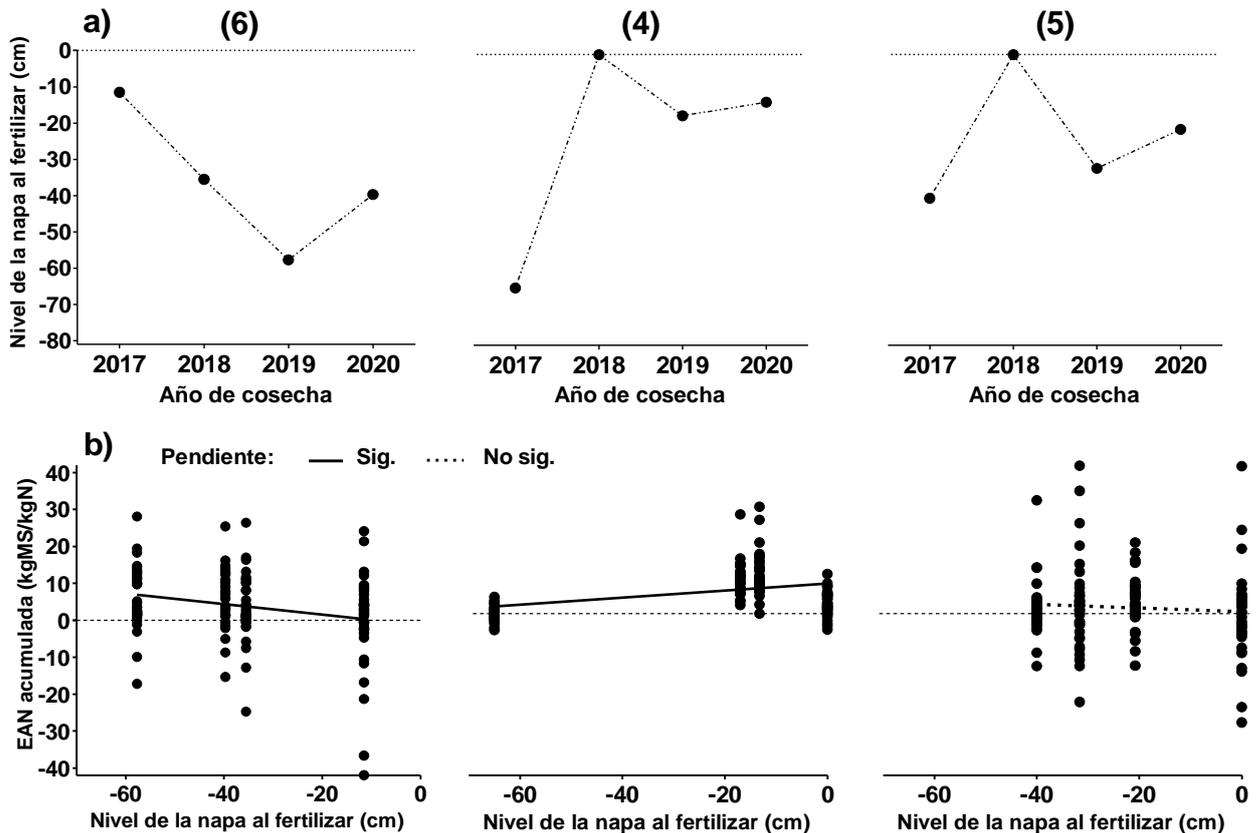


Figura 4.7. Nivel de la napa freática por año registrada en primavera al momento de fertilizar (a) y su relación con la eficiencia agronómica del nitrógeno (EAN) acumulada (b) durante 4 temporadas en tres sitios de mallín. Los sitios se presentan de izquierda a derecha según la profundidad promedio de la napa freática en primavera: 6, 36.1cm; 4, 23.8cm; 5, 23.1cm. En el panel b, cada punto representa un valor de EAN acumulada registrado en una parcela experimental, fertilizadas con dosis crecientes de N (50, 100 y 150 kgN/ha) y sin o con fósforo (P, 25kgP/ha). Líneas continuas representan un modelo lineal significativo (valor $p < 0.05$, b).

4.4 Discusión

En este capítulo se cuantificó el impacto de la fertilización sobre la estructura de la comunidad, la productividad primaria neta aérea (PPNA) y la eficiencia agronómica del nitrógeno (EAN) en diferentes sitios de mallín y a lo largo del tiempo en algunos de ellos. Los resultados más relevantes indicaron que una mayor proporción inicial de gramíneas contribuye a que la PPNA aumente ante el agregado de N y a que la EAN de dicha práctica sea mayor. A través del tiempo, en tres sitios de mallín con condiciones ambientales contrastantes, la PPNA aumentó al cabo de cuatro años bajo tratamiento, pero solo con las mayores dosis de N. La EAN fue muy variable entre sitios y años, y dicha variabilidad disminuyó con la dosis de N. Finalmente, la EAN, se asoció positivamente con el incremento de la proporción de gramíneas respecto al testigo y presentó respuestas contrastantes entre sitios en cuanto a la influencia de la napa freática.

Los resultados obtenidos a partir del análisis espacial confirmaron la predicción 1 asociada, *la EAN será mayor en mallines que presenten mayor proporción inicial de gramíneas*. Esto sugiere que, en mallines, al igual que en otros ambientes de pastizales, las comunidades con mayor dominancia de gramíneas poseen una mayor respuesta a la fertilización nitrogenada debido a la alta dependencia de N y potencial de crecimiento de dicho grupo taxonómico (Ledgard y Steele 1992; Vuckovic et al. 2005; Xia y Wuan 2008; Rubio et al. 2013; Campana 2020). A su vez, recomendaciones de fertilización para sistemas perennes basadas en resultados de un solo año no serían la forma más precisa de dar una recomendación. En este sentido, los mallines se encuentran representados principalmente por especies perennes (ver capítulo 2), las cuales suelen tener una menor respuesta a la fertilización con N respecto a especies anuales (Xia y Wuan 2008). Por otra parte, los mallines que presentaron una menor proporción de gramíneas y menor respuesta a la fertilización con N fueron los más productivos. Por lo tanto, es posible que esos sitios

presentaran otro nutriente o factor limitante de la PPNA. Por ejemplo, podrían existir otras deficiencias como las que se registraron en otras áreas de mallín, en azufre, boro, cobre (Luque 1997) y/o agua (Ivelic-Sáez et al. 2022). Asimismo, este último, el agua, también podría limitar la PPNA por excesos que extiendan el hidroperíodo durante la primavera, lo cual podría acortar la estación de crecimiento de la vegetación (Richardson y Vepraskas, 2001).

Los resultados obtenidos a partir del análisis espacio-temporal confirmaron la predicción 2 asociada, *el agregado de nutrientes reiterado en el tiempo aumentará la abundancia de especies exóticas, principalmente gramíneas, y, en consecuencia, aumentará la EAN*. En otras palabras, se observó una retroalimentación positiva en el tiempo entre la fertilización y la proporción de gramíneas. Las gramíneas intensificaron su dominancia en la comunidad producto de la fertilización y, por lo tanto, las especies que conformaron dicho grupo fueron determinantes del aumento de la biomasa que se acumuló en el sistema (Grime 1998; Hillebrand et al. 2008; Lewandowska et al. 2016; Avolio et al. 2019), similar a lo observado en otros humedales (Honsová et al. 2007; Ren et al. 2010). Estos cambios en la dominancia afectan la riqueza (Koerner et al. 2018) y en algunos pastizales también el funcionamiento de la comunidad de plantas (Isbell et al. 2013; Avolio et al. 2014), intensificando en el tiempo la respuesta de la biomasa a la fertilización (Isbell et al. 2013; La Pierre y Smith 2015). Sin embargo, si bien hubo un aumento de la dominancia de gramíneas luego de cuatro temporadas, en ninguno de los tres sitios hubo cambios en la riqueza de especies entre las parcelas sin fertilizar y aquellas fertilizadas con la máxima dosis de N, con y sin P, en contraste a lo observado en otros humedales (Honsová et al. 2007; Ren et al. 2010). Es posible que para observar cambios sustanciales en la riqueza de especies de la comunidad se deban aplicar dosis de N más elevadas (Hou et al. 2022), en combinación con otros nutrientes (Ren et al. 2010) y/o

durante una secuencia de años mayor. Asimismo, es posible que la adición de N no deba suplir una limitación nutricional producto de una baja concentración de N en el suelo, sino que deba tender a disminuir una alta relación C:N (> 20-30; ej. sitio 4, sin dato en sitios 5 y 6), que habría inmovilizado el N en compuestos lábiles que quedaron sin descomponerse (Bernal et al. 2016; Liu et al. 2017). Respecto al efecto de la fertilización sobre el grupo de especies leguminosas, no se observaron cambios en la proporción de este grupo, a pesar de que la adición de P y una mayor disponibilidad de luz, producto del corte mecánico, suelen beneficiarlas (de Tezanos Pinto y Litchman 2010; Ros et al. 2020). Este hecho puede atribuirse a una baja proporción de leguminosas en las comunidades de los tres sitios evaluados ($1.1 \pm 3.1\%$, promedio y su desvío estándar en las cuatro temporadas). Además, podría estar asociado a la presencia de ceniza volcánica con compuestos alófanos que hayan retenido el P, como suele ocurrir en mallines cordilleranos (Enriquez 2008). En consecuencia, es posible que la dosis aplicada no fuera suficiente para contrarrestar el efecto del N sobre las gramíneas. De hecho, las dosis de P aplicadas en estudios que registraron un aumento de la abundancia de leguminosas son superiores a la dosis evaluada en este capítulo (Ros et al. 2020; Cui et al. 2022).

La fertilización en mallines durante cuatro años no implicó cambios en la estabilidad de la PPNA. No obstante, el aumento de la proporción de gramíneas registrado podría impactar sobre el funcionamiento y la estabilidad del sistema en un plazo de tiempo mayor. Por un lado, el aumento de la dominancia de gramíneas podría implicar consecuencias negativas, a partir de una disminución de la diversidad de la comunidad (Tilman et al. 2014, Hautier et al. 2015). Es posible que las especies gramíneas dominantes, como *Poa pratensis*, no logren aclimatarse a variaciones ambientales extremas y, producto de una baja diversidad funcional, no queden suficientes especies en la comunidad, o en el banco de semillas (Jensen 1998), adaptadas a las nuevas

condiciones ambientales (Zelikova et al. 2014), impactando negativamente sobre la estabilidad de la comunidad (Polley et al. 2007, Grman et al. 2010). Por otro lado, la invasión de mallines por especies exóticas de valor forrajero suele significar una mejora productiva (Boelke 1985), por lo que no suelen ser consideradas como indicadoras de degradación (Ormaechea et al. 2010; Suárez et al. 2010; Utrilla et al. 2014). De hecho, como se discutió en el capítulo 2 de esta tesis, la comunidad más productiva y estable en las últimas dos décadas estuvo dominada por el género exótico *Poa*. Por lo tanto, para esclarecer las posibles consecuencias de la fertilización a largo plazo, sería importante seguir la evolución de éstas áreas de mallín que fueron fertilizadas y continuar evaluando dicha práctica en un plazo de tiempo mayor.

En cuanto a la predicción 3, y última de este capítulo, *la EAN será mayor cuando la napa se encuentre más cerca de la superficie y, además, se adicione P junto con N*, las respuestas encontradas fueron contrastantes entre mallines. Dicha predicción sólo se cumplió en uno de los tres sitios. Las diferencias observadas entre mallines pueden asociarse a las propiedades físicas del suelo que gobiernan el almacenamiento y la conducción de agua (Ivelic-Sáez et al. 2022). Además, pueden estar asociadas a posibles diferencias en la dinámica de la napa durante la estación de crecimiento, etapa en la cual pueden existir momentos de déficit o exceso hídrico (Ivelic-Sáez et al. 2022). A su vez, la presencia de agua en superficie en el inicio de la estación de crecimiento condiciona la EAN, dado que, además de condicionar el crecimiento, retrasa el momento para fertilizar e, incluso, la imposibilita si dicha presencia se prolonga demasiado tiempo. En este sentido, la influencia de la napa habría alterado el gradiente de precipitación y temperatura que se buscó al instalar los ensayos, dado que el agua en superficie se prolongó más en el tiempo en el sitio más cálido y seco (sitio 5), lo que, además de retrasar o imposibilitar la fertilización, implicó que se prolonguen bajas temperaturas en el suelo

producto de la capacidad térmica buffer del agua. A su vez, en el otro extremo del gradiente, el sitio más frío y húmedo (sitio 6) manifestó un proceso de desecamiento a partir de la profundización de la napa en el tiempo.

Por otra parte, la EAN registrada en mallines y su variabilidad entre sitios de mallín fueron similares a lo observado en otro tipo de ambientes, ya sean pastizales naturales o pasturas (Apéndice C: figura C1). Incluso, fueron similares a lo observado en cultivos anuales para grano (Apéndice C: figura C1), en los que la escala de tiempo analizada suele abarcar solo una temporada (Dobermann 2005) y donde los destinos y funciones del N adicionado difieren de los ambientes de pastizal (Zistl-Schlingmann et al. 2020). La EAN promedio en mallines ronda los 16 kgMS kgN^{-1} , y es un 10% superior a la de pastizales naturales y cultivos agrícolas, y un 30% menor a la de pasturas (Apéndice C: figura C1).

Las diferencias de EAN observadas entre y dentro de cada ambiente se deben a la gran cantidad de factores que influyen sobre la respuesta a la fertilización. Estos factores se pueden dividir en cuatro grupos principales. En primer lugar, factores climáticos, como la precipitación y temperatura. En segundo lugar, factores asociados a las características y tipo de suelo. Por ejemplo, tanto en mallines como en otro tipo de ambientes, resultan claves los factores que determinan la disponibilidad de agua (Cardenas et al. 2019; Huang et al. 2019; Schlingmann et al. 2020). En mallines, y a diferencia de otros ambientes, el exceso hídrico suele condicionar el desarrollo de la vegetación por anaerobiosis y limitar la EAN, dado que puede llevar a fertilizar tardíamente, por lo que la vegetación no contará con tiempo suficiente de aprovechar el N agregado. Otras características del suelo que resultan claves son la disponibilidad de nutrientes, los microorganismos presentes (Kuzyakov et al. 2013), el contenido de materia orgánica (Zistl-Schlingmann et al. 2020), arcilla y el pH (Cardenas 2019). En tercer lugar, características de la vegetación, como la

identidad de las especies de plantas presentes, principalmente en relación a su taxonomía y potencial de rendimiento. Esto último, por ejemplo, podría explicar los mayores valores de EAN en pasturas, donde en general domina una o unas pocas especies de elevado potencial de rendimiento. En cuarto lugar, se destacan factores asociados a la práctica de fertilización propiamente dicha, como el momento de fertilización (Cardenas et al. 2019), la fuente y dosis de fertilizante (Dobermann 2005), el modo de aprovechamiento de la biomasa (cosecha mecánica o pastoreo) y la intensidad de manejo, es decir, la cantidad de fertilizaciones y cortes por temporada (Zistl-Schlingmann et al. 2020).

4.5 Conclusión

Los resultados presentes en este capítulo aportan información valiosa sobre una de las herramientas que permite incrementar la productividad de los mallines. La respuesta a la fertilización mostró ser heterogénea entre sitios de mallín y años. La fertilización en el plazo de una temporada incrementó la biomasa y presentó una mayor EAN en mallines con una elevada proporción inicial de gramíneas. Al cabo de cuatro temporadas, la fertilización promovió cambios en la comunidad vegetal que determinaron un aumento de la productividad, dado que la EAN se asoció positivamente con el incremento de la proporción de gramíneas y la PPNA aumentó a mayores dosis de N. Dado el costo que representa la fertilización y a la luz de los resultados aquí presentados, resulta clave evaluar la potencialidad de cada mallín. Además, es recomendable asignarle un uso estratégico, aprovechando el forraje extra producido de forma eficiente.

5. CAPÍTULO 5 – Discusión general

5.1 Resumen

A partir de esta tesis se sabe que: 1) los mallines albergan casi el 15% de la riqueza florística patagónica, pese a representar una proporción muy baja del área de la región. 2) Un 30% de la riqueza florística está representada por especies exóticas. 3) Los mallines representan otra excepción del gradiente de diversidad latitudinal esperado. 4) La productividad primaria neta aérea (PPNA) media anual se asoció de forma positiva con la precipitación media anual (PMA) a escala regional. 5) En las últimas dos décadas la PPNA disminuyó en buena parte de los mallines estudiados. Esta disminución, se asoció, en buena medida, a una clara dominancia de la forma más severa de degradación en mallines. 6) La respuesta a la fertilización en la primera temporada estuvo condicionada por la proporción inicial de gramíneas. 7) A lo largo del tiempo, la respuesta a la fertilización se asoció positivamente con el incremento de la proporción de gramíneas, pero no presentó un patrón claro respecto a la influencia de la napa freática.

5.2 Principales resultados obtenidos

5.2.1 Riqueza florística

La riqueza florística aumentó de norte a sur y, por ende, ante temperaturas más bajas, representando una excepción al gradiente de diversidad latitudinal (Hillebrand, 2004). Por otra parte, la riqueza y cobertura de exóticas tuvieron un patrón opuesto al de la riqueza total, dado que disminuyeron de norte a sur. Además, la proporción de estas especies se asoció positivamente con la precipitación. Estos resultados sugieren una mayor presión antrópica hacia el norte en comparación con el extremo sur del gradiente. Dicha presión sería ejercida principalmente a partir del sobrepastoreo, el cual sería esencial para que las especies exóticas persistan en los mallines (Raffaele 2004). Por su parte, los resultados a nivel regional dan cuenta de que la distribución espacial de las

comunidades se encuentra influenciada por patrones locales, y en un orden subordinado por los regionales. Esto se debería a la fuerte influencia de la dinámica de la napa freática, la cual determina un gradiente de disponibilidad de agua y, por lo tanto, de ambientes dentro de los mallines que se repite a lo largo de todo el gradiente regional analizado (Boelcke 1957; Gandullo y Schmid 2001; Collantes et al. 2009; Buono et al. 2010; Chimner et al. 2011).

El patrón opuesto al esperado para la riqueza florística de mallines fue coincidente con excepciones al gradiente de diversidad latitudinal registradas en áreas de bosque (Segovia y Armesto 2015) y estepa (Gaitán et al. 2014) de Sudamérica, en las que se encuentran inmersos este tipo de humedales. Una de las posibles causas del patrón encontrado, podría ser la historia más reciente, dada por las intervenciones humanas. En este sentido, la riqueza total de especies en los mallines fue similar a la informada en los pastizales argentinos del Río de la Plata, donde las perturbaciones antrópicas son similares a las de los mallines (Paruelo et al. 2007), y con quienes incluso comparten parte de las especies (Perelman et al. 2001 y 2017). Además, la proporción media de especies exóticas en mallines fue similar a la de estos pastizales (Perelman et al. 2017). A su vez, los resultados sugieren que la heterogeneidad de los mallines a escala local fue mayor que a nivel regional, similar a lo determinado para la Pampa deprimida en un gradiente acotado de dos grados de latitud (Perelman et al. 2001). No obstante, también se determinó una leve influencia de factores regionales, dado que la disimilitud florística entre censos aumentó ligeramente con la distancia geográfica, lo cual fue similar a lo observado en los pastizales del Río de la Plata (Perelman et al. 2017).

5.2.2 Variaciones de la PPNA

En esta tesis se demostró que, contrario a lo esperado, no hay una asociación directa entre la variabilidad espacial de la PPNA de mallines y la temperatura. Por el contrario, la PPNA media anual se asoció de forma positiva con la PMA y la respuesta marginal de dicha relación fue mayor en mallines que en estepas. Además, la heterogeneidad de la PPNA de mallines solo se asoció, negativamente, con la PMA. En cambio, la variabilidad temporal relativa de la PPNA no presentó asociación con la PMA ni la temperatura media anual (TMA), y fue similar entre mallines y estepas. Estos resultados constituyen otro aporte novedoso, y sugieren que la influencia de la napa freática en mallines no implicaría una menor dependencia de su PPNA por la PMA. Esto se asociaría con que la precipitación afecta fuertemente la recarga freática y la química del agua subterránea en los mallines (Chimner et al. 2011; Ivelic-Sáez et al. 2022). Otro aporte novedoso es que se determinó que en las últimas dos décadas la PPNA disminuyó en el conjunto de mallines estudiados, mientras que en estepas se mantuvo relativamente estable. Además, dicha disminución de la PPNA a lo largo del tiempo no se limitó a áreas ubicadas en condiciones de mayor aridez, aunque la TRC de la PPNA fue más variable en el extremo árido que en el húmedo. Por último, se determinó una clara dominancia de la forma más severa de degradación en mallines, a partir de los cuatro síndromes de cambio posibles.

La respuesta marginal de la PPNA a la PMA se encontró dentro del rango observado en pastizales que se encuentran en equilibrio con el clima. Fue levemente mayor a la de pastizales de EEUU y Eurasia (Sala et al. 1988; Paruelo et al. 1999; Bai et al. 2008; Sala et al. 2012), pero inferior a la de pastizales en zonas bajas y pasturas en lomas de la Pampa Deprimida (Durante et al. 2017). A su vez, los valores de eficiencia en el uso de la precipitación (EUP) en mallines fueron superiores a los de pastizales del hemisferio norte (Sala et al. 1988) y pastizales de zonas bajas y pasturas de loma de la

Pampa Deprimida (Durante et al. 2017), lo que sugiere que la influencia de la napa no implicaría una menor asociación con la PMA, sino que la EUP es mucho mayor a igual valor de PMA. Esto se asociaría con que la precipitación afecta fuertemente la recarga freática y la química del agua subterránea en los mallines (Chimner et al. 2011; Ivelic-Sáez et al. 2022). A su vez, la variabilidad temporal de la PPNA estuvo dentro de valores similares e inclusive inferiores, a igual PPNA, que aquella observada en distintos pastizales (Gutiérrez et al. 2020; Irisarri y Oesterheld 2020), pasturas (Durante et al. 2017) y cultivos forrajeros anuales y perennes (Ojeda et al. 2018), de zonas más templadas (Apéndice: fig. B3). Incluso, se encontraron dentro del rango observado en diferentes biomas del hemisferio norte (Knapp y Smith 2001; Bai et al. 2008), aunque algunos biomas desérticos de Eurasia llegaron a presentar mayores variaciones interanuales (Bai et al. 2008) (Apéndice: fig. B3). Esto sugiere que la azonalidad de los mallines no implica una menor variabilidad interanual de su PPNA respecto a otros ambientes zonales, que se encuentran en equilibrio con el clima. A diferencia de los mallines, la PPNA de las estepas se mantuvo relativamente estable en las últimas dos décadas, lo que coincidió con observaciones de la vegetación de la estepa que fueron contrastantes entre períodos, dados por pérdidas de cobertura en el período 2008 - 2012 (Oliva et al. 2017) y aumentos en 2014 - 2019 (Oliva y Gaitán 2021). Al comparar las tendencias de la PPNA en Patagonia con lo sucedido en pastizales localizados al norte del Río Colorado, se observó que la disminución de la PPNA habría sido más marcada en éstos últimos. En algunos de estos pastizales la PPNA disminuyó casi un 15% por año durante la primera década del 2000 (Irisarri y Oesterheld 2020), cuya disminución fue unas 3 veces mayor respecto a la máxima disminución registrada en mallines.

5.2.3 Impacto de la fertilización, sobre la PPNA, composición florística, y la eficiencia agronómica

En esta tesis se aportó al conocimiento existente sobre la práctica de fertilización en mallines, principalmente en cuanto a su relación con la estructura de la comunidad. En este sentido, se determinó que una mayor proporción inicial de gramíneas en la primera temporada contribuyó a que la fertilización nitrogenada aumente la PPNA y, por lo tanto, que la eficiencia agronómica del nitrógeno (EAN) de dicha práctica sea mayor. A su vez, se determinó que, a lo largo del tiempo, la PPNA aumentó con las mayores dosis de nitrógeno (N) y la EAN fue muy variable entre sitios y años. Dicha eficiencia se asoció positivamente con el incremento de la proporción de gramíneas respecto al testigo. Por lo tanto, estos resultados sugieren que, en mallines, las comunidades con mayor dominancia de gramíneas poseen una mayor respuesta a la fertilización nitrogenada. La retroalimentación positiva observada en el tiempo entre la fertilización y la proporción de gramíneas, sugiere que este grupo taxonómico intensificó su dominancia en la comunidad producto de la fertilización y, por lo tanto, las especies que conformaron dicho grupo fueron determinantes del aumento de la biomasa acumulada. No obstante, luego de cuatro años de aplicar un protocolo de fertilización, la mayor dominancia de las gramíneas no afectó la riqueza ni la estabilidad de la PPNA. Por otra parte, la EAN presentó respuestas contrastantes entre sitios en cuanto a la influencia de la napa freática. Esto último, sugiere que las propiedades físicas del suelo que gobiernan el almacenamiento y la conducción de agua (Ivelic-Sáez et al. 2022) estarían determinando las diferencias observadas entre mallines, sumado a la gran cantidad de factores (clima, suelo, vegetación, manejo) que influyen sobre la respuesta a la fertilización.

La fertilización en mallines implicó un aumento de la dominancia de gramíneas y un aumento de la PPNA luego de cuatro temporadas, aunque no generó cambios en la

riqueza de especies. En cambio, en otros pastizales se ha observado que los cambios en la dominancia afectan tanto a la riqueza (Koerner et al. 2018) como al funcionamiento de la comunidad de plantas (Isbell et al. 2013; Avolio et al. 2014), intensificando en el tiempo la respuesta de la biomasa a la fertilización (Isbell et al. 2013; La Pierre y Smith 2015). Es posible que para observar cambios sustanciales en la riqueza de especies de la comunidad de mallines se deban aplicar dosis de N más elevadas (Hou et al. 2022), en combinación con otros nutrientes (Ren et al. 2010) y/o durante una secuencia de años mayor. En cuanto a la EAN, tanto los valores registrados como su variabilidad entre sitios de mallín fueron similares a lo observado en otro tipo de ambientes, ya sean pastizales naturales o pasturas (Apéndice: fig. C1). Incluso, fueron similares a lo observado en cultivos anuales para grano (Apéndice: fig. C1), en los que la escala de tiempo analizada suele abarcar solo una temporada (Dobermann 2005) y donde los destinos y funciones del N adicionado difieren de los ambientes de pastizal (Zistl-Schlingmann et al. 2020). La EAN promedio en mallines fue un 10% superior a la de pastizales naturales y cultivos agrícolas, y un 30% menor a la de pasturas (Apéndice: fig. C1).

5.3 Implicancias para la conservación y el manejo de humedales

Esta tesis aporta información valiosa que contribuye, por un lado, a la toma de decisiones sobre la aplicación de medidas de gestión para la conservación y restauración de mallines y, por otro, a mejorar el manejo de aquellos mallines destinados a la producción ganadera. En primer lugar, referido a la conservación, el alto grado de invasión de especies exóticas observado sugiere la necesidad de acciones para conservar su biodiversidad. En este sentido, sería prioritario definir acciones de conservación en mallines localizados al norte de Patagonia, dado que allí se determinó una mayor proporción de sitios invadidos por especies exóticas (Fig. 5.a.1). Dichas acciones, no necesariamente se limitan a clausurar mallines y dejarlos intactos, dado que su biodiversidad también puede ser conservada

mediante un uso sustentable a tal fin. Llamativamente, y contrario a lo observado con el porcentaje de exóticas (Fig. 5.a.1), ningún síndrome se concentró en alguna zona particular de la región (Fig. 5.a.2). A su vez, el porcentaje de exóticas promedio no difirió entre síndromes de cambio (Fig. 5.b.1). En cuanto a su funcionamiento, se observó que una gran cantidad de mallines presentan un estado crítico, dado que en las últimas dos décadas su PPNA se vio afectada de forma negativa y el síndrome de cambio predominante fue aquel que refleja una degradación severa (Fig. 5.a.2 y b.2). Dicho síndrome representó el 55% de la superficie evaluada, en contraste con el 7% representado por el síndrome que refleja mejora (Fig. 5.b.2). Esto, en parte, sería producto del aumento de temperatura registrado en la región, que afectaría tanto a la evapotranspiración en los mallines como a la ocurrencia de nevadas. Al disminuir la precipitación en la región y ser menor su proporción como nevada, se vería afectada la acumulación de nieve, la cual es muy importante para la recarga hídrica de los mallines hacia la primavera-verano. Estos hallazgos resultan fundamentales para establecer nuevas áreas de mallín a proteger, que actualmente escasean dentro del sistema nacional de áreas protegidas (Crego et al. 2014), y se complementan con los aportes realizados por Epele et al. (2021). Es decir, esta información sirve para decidir qué mallines priorizar, ya sea para conservar aquellos que aún presentan una menor proporción de exóticas y una situación de mejora o degradación leve; o para restaurar aquellos altamente invadidos y severamente degradados.

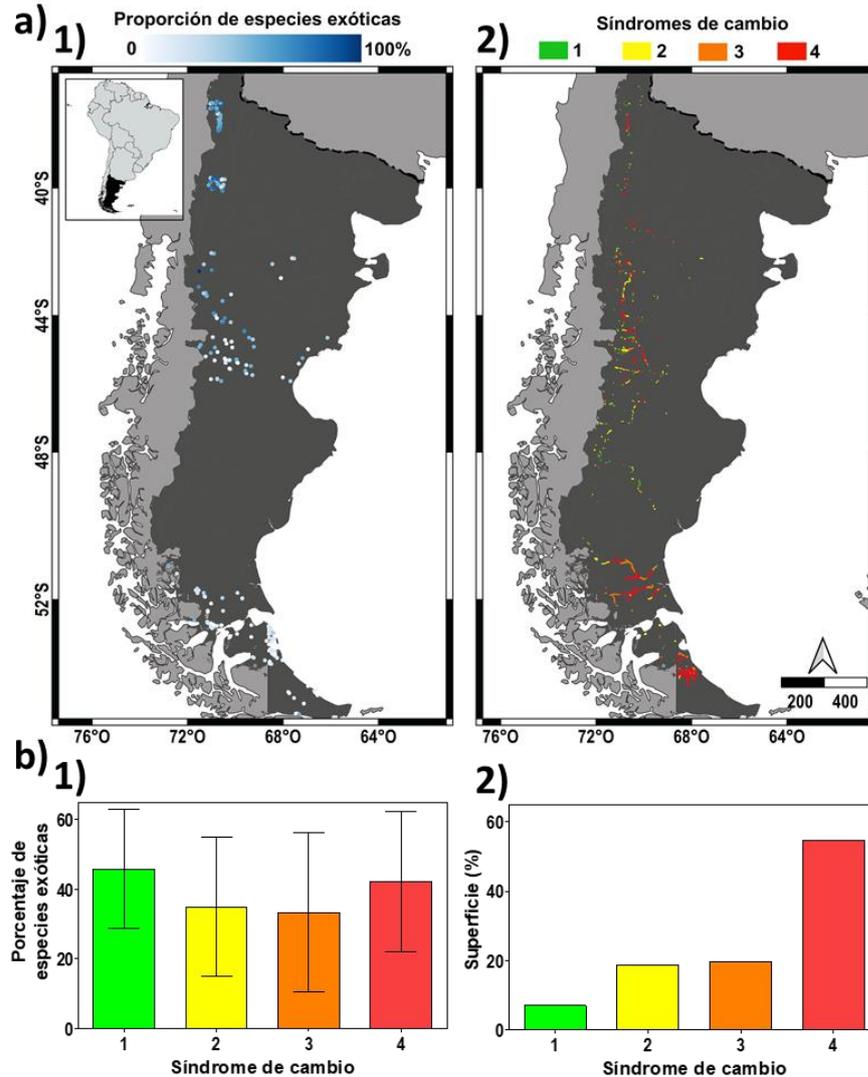


Figura 5.1. En el panel superior (a) se representa el área de estudio correspondiente a Patagonia, donde se presenta el porcentaje de especies exóticas (escala color azul) de los censos florísticos recopilados en mallines (a.1) y los síndromes de cambio en áreas de mallín (a.2). En el panel inferior (b) para cada síndrome de cambio se presenta el promedio del porcentaje de especies exóticas (b.1) y el porcentaje de la superficie total de mallín que representa (b.2). Las líneas verticales representan el desvío estándar (b.1). Los síndromes de cambio representados en ambos paneles (a.2 y b) son cuatro: 1 (verde), mejora; 2 (amarillo), degradación leve; 3 (naranja): degradación moderada; y 4 (rojo): degradación severa. Dichos síndromes refieren a las tendencias de la productividad primaria neta aérea (PPNA) (positiva o negativa) y de su heterogeneidad (positiva o negativa) (capítulo 3, sección 3.3.3).

Finalmente, referido al manejo, se destacan tres aportes principales. En primer lugar, esta tesis aporta una síntesis del pool de especies presentes en mallines que puede resultar útil, por ejemplo, a la hora de seleccionar especies para ser domesticadas. En segundo lugar, se aportan evidencias de los cambios de la PPNA en el tiempo, que impactan sobre la capacidad de carga de estos ecosistemas. En el período 2000-2019, la

capacidad de carga promedio aumentó un 19% en mallines que presentaron degradación leve, de 2.7 a 3.2 ovinos ha^{-1} , mientras que disminuyó en similar proporción en aquellos con degradación moderada, de 5.1 a 4.3 ovinos ha^{-1} (Fig. 5.2). Además, si bien la capacidad de carga inicial promedio fue mayor en mallines que presentaron degradación moderada o severa, la capacidad de carga final de estos últimos, no difirió de aquella presente en mallines con mejora o degradación leve (Fig. 5.2). Debido a que los síndromes que implican una tendencia negativa de la PPNA estuvieron presentes en un 75% de la superficie evaluada, la capacidad de carga global de los mallines de la región disminuyó (Fig. 5.2). Dicha disminución coincide con lo registrado por el censo nacional agropecuario de 2002 y 2018, a partir de los cuales se observa una disminución de cabezas ovinas en la región para el mismo período, casi 2202000. Sin embargo, la proporción de dicha merma explicada por la caída de la capacidad de carga de los mallines solo es del 3.3%, 73000 cabezas ovinas (Fig. 5.2). La proporción que no se encuentra representada por la merma en la capacidad de carga de mallines, estaría asociada a otros factores, como, por ejemplo, la disminución del agua de bebida; la disminución de la calidad forrajera en la estepa (Oliva et al. 2017); el aumento de la incidencia de depredadores; el aumento de herbívoros silvestres, como los guanacos (Oliva et al. 2019); o por decisiones empresariales asociadas al contexto socio-económico. A su vez, es posible que parte de esa merma sea reflejo de un cambio de especie animal. Por ejemplo, contrario a lo sucedido con ovinos, las cabezas bovinas aumentaron, aunque dicho aumento solo representó un total aproximado de 35000 cabezas ovinas (Censo Nacional Agropecuario 2002, 2018).

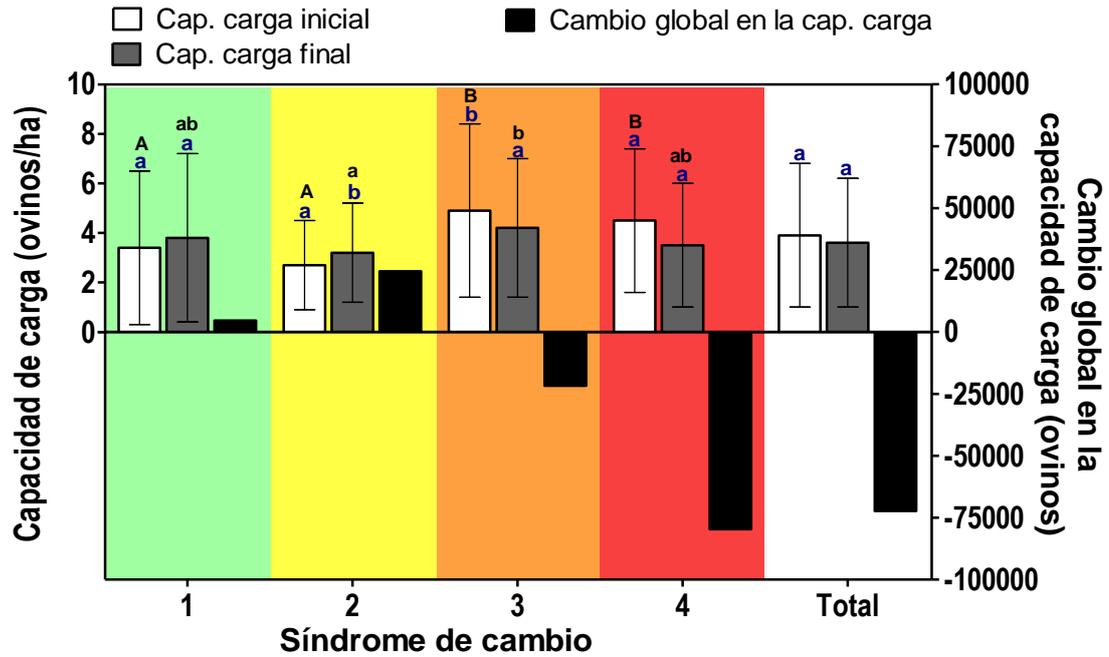


Figura 5.2. Capacidad de carga promedio inicial (barras blancas) y final (barras grises) del período 2000-2019 para cada síndrome de cambio (1, mejora, panel verde; 2, degradación leve, panel amarillo; 3, degradación moderada, panel naranja; 4, degradación severa, panel rojo) y para el total de las áreas de mallín (panel blanco). Las líneas verticales representan el desvío estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (valor $p < 0.05$; a partir de un ANOVA y test de Tukey) entre síndromes y el total, en la capacidad de carga inicial (letras mayúsculas) y final (letras minúsculas). Letras distintas en minúscula y color azul indican diferencias significativas (valor $p < 0.05$; a partir de un ANOVA y test de Tukey) entre la capacidad de carga inicial y final para cada síndrome y para el total. La capacidad de carga se estimó para cada área de mallín a partir del método de cálculo propuesto por Golluscio et al. (1998). Es decir, primero se estimó el índice de cosecha y luego la capacidad de carga a partir de las siguientes ecuaciones: $IC (\%) = -5.71 + 0.7154 * (PPNA)^{0.5}$; Capacidad de carga (cabezas ovinas ha^{-1}) = $(PPNA * IC / 100) / \text{consumo individual}$. El consumo individual considerado fue de $350 \text{ kgMS ovej}^{-1} \text{ año}^{-1}$. Para estimar el índice de cosecha (IC) y la capacidad de carga iniciales se consideró la productividad primaria neta aérea (PPNA, en $\text{kgMS } ha^{-1} \text{ año}^{-1}$) de la primera temporada. En cambio, para estimar el IC y la capacidad de carga finales se consideró la PPNA final, estimada a partir de la siguiente expresión: $PPNA_{\text{final}} = PPNA_{\text{inicial}} * (1 + TRC)^{18}$, donde TRC corresponde a la tasa relativa de cambio. Por otra parte, en el eje de la derecha se presenta el cambio global de la capacidad de carga luego de 19 temporadas (barras negras), expresada en número de cabezas ovinas totales. Para su cálculo, primero se ponderó la superficie de cada mallín por la diferencia entre la capacidad de carga final y la inicial. Luego, se realizó la sumatoria de la ganancia o merma total de ovinos para el período 2000-2019 de cada mallín, tanto para un subconjunto de mallines de acuerdo a su síndrome de cambio como para el total de mallines.

Por último, y, en tercer lugar, conocer la respuesta a la fertilización en distintos sitios y en el tiempo, permitió comprender mejor su impacto sobre la estructura y el funcionamiento de mallines. Por otra parte, también resulta importante determinar la conveniencia económica de fertilizar. La implementación de esta tecnología requiere una eficiencia tal que permita cubrir los costos y recibir una retribución económica que

justifique su aplicación. Por ello, es importante estimar la EA de indiferencia, para cada temporada y dosis de nutriente, que indica los kg de forraje por kg de nutriente aplicado que son necesarios obtener para que el resultado económico sea cero. En este sentido, la EAN acumulada de indiferencia promedio para el período evaluado (2017-2020) fue de 11.2 kgMS/kgN, con un rango de variación entre 15.1 y 7.3 kgMS/kgN (+/- un desvío estándar, Fig. 5.3). Este valor de EAN se estimó en relación a una cosecha mecánica de forraje para la confección de fardos (detalle en leyenda, Fig. 5.3). Considerando los tres sitios de mallín y las cuatro temporadas evaluadas, se observó que en el 22% del total de los casos el resultado económico fue cercano a cero, dado que presentaron una EAN que se ubicó dentro del rango de variación de la EAN de indiferencia. El resultado económico fue positivo sólo en el 6% de los casos, es decir con valores de EAN superiores a dicho rango de EAN de indiferencia, mientras que en el 72% restante fue negativo, con valores de EAN inferiores a dicho rango. A su vez, el porcentaje de casos por sitio con valores de EAN dentro del rango de variación de la EAN de indiferencia fue del 34%, en el sitio 4, 28%, en el sitio 6, y 7%, en el sitio 5; mientras que sólo fue superior a ese rango el 4% de los casos en sitio 4 y el 7% en los sitios 6 y 5. Por lo tanto, estos resultados destacan un alto grado de incertidumbre asociado a esta práctica, tanto en relación a factores biológicos y climáticos como económicos, que determinan que la rentabilidad de esta práctica no esté asegurada. Por ello, es fundamental caracterizar previamente el mallín que se desea fertilizar, con foco en el análisis de los factores que pueden estar limitando su PPNA, ya sea la disponibilidad de agua, nutrientes, cobertura vegetal y proporción de grupos funcionales presentes. En este sentido, cuanto mejor sea el proceso de identificación de los factores limitantes, mayor será la probabilidad de éxito que se tendrá al implementar esta práctica. De esta manera, se ayudó a esclarecer la conveniencia de aplicar esta práctica como herramienta de manejo focalizada y estratégica, con un criterio

de aprovechamiento sustentable del mallín, dando así respuestas concretas a los sistemas productivos de la región.

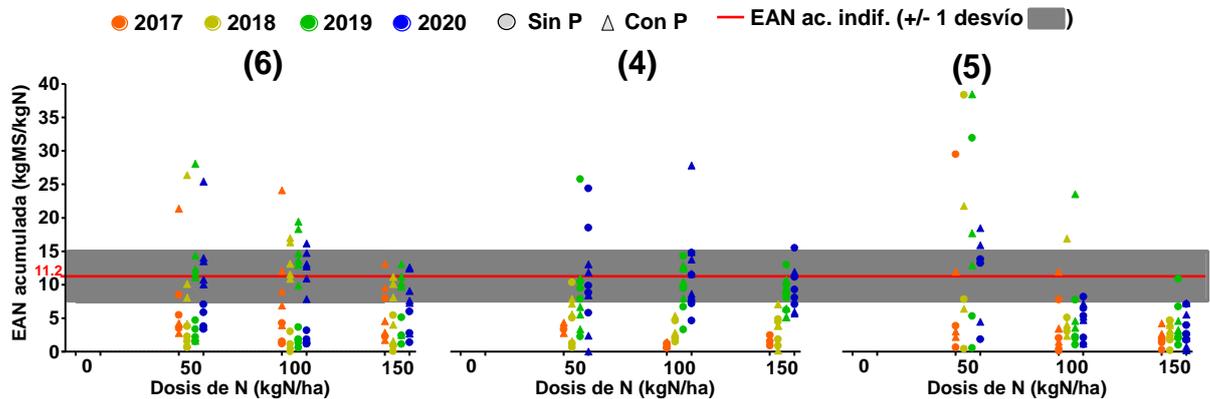


Figura 5.3. Eficiencia agronómica del nitrógeno (EAN) acumulada, obtenida ante distintas dosis de N, sin (círculos) y con (triángulos) fósforo (P), a lo largo de tres sitios (6, 4 y 5) y durante cuatro años en cada sitio. Los sitios se presentan de izquierda a derecha según la profundidad promedio de la napa freática en primavera: 6, 36.1cm; 4, 23.8cm; 5, 23.1cm. Los colores diferentes dentro de cada panel representan los años (2017, naranja; 2018, amarillo; 2019, verde; 2020, azul), en los que se cosechó en enero. Cada punto representa una repetición de cada tratamiento y año, al igual que en la figura 4.4.c, pero sólo se muestran las repeticiones (casos) que presentaron una EAN mayor a 0 kgMS/kgN (73% de los casos totales). La línea roja horizontal corresponde a la EAN acumulada de indiferencia promedio y la banda gris indica el rango de dicho valor promedio (+/- un desvío estándar, 3.9 kgMS/kgN). La EAN acumulada de indiferencia se estimó para cada año y dosis de N y P, a partir de la relación:

$$EAN\ ac.\ indif.\ año\ i = \frac{\sum_1^1 (costo\ fertilización)}{\sum_1^1 dosis\ de\ N * (precio\ de\ venta\ del\ kg\ fardo - costo\ por\ kg\ enfardado)},$$

donde se estimó el costo de fertilización por ha, a partir del costo del fertilizante empleado en cada tratamiento (urea y SPT, cotizados a junio de la primavera a fertilizar, Agroseries CREA, <http://nuevo.redcrea.org.ar:8888/>) y el costo de su aplicación por ha (Bobadilla S., comunicación personal, 21 de abril 2023); el precio de venta por kg de un fardo de 25kg (obtenido a partir de comunicación con productores de la zona); y el costo que implica enfardar cada kg de fardo (Bobadilla S., comunicación personal, 21 de abril 2023).

5.4 Perspectivas futuras

Algunos aspectos que resultarían de importancia para conducir investigaciones futuras se asocian con cinco aspectos principales. En primer lugar, y asociado al patrón contradictorio en la relación diversidad-latitud, surge el siguiente interrogante: ¿Serán similares los patrones, diversidad-latitud, entre las comunidades de los mallines? En segundo lugar, a raíz de los hallazgos de esta tesis respecto a la alta proporción de especies exóticas y las tendencias de la PPNA, sería importante monitorear in situ y a escala

regional, los cambios en la vegetación de mallines a lo largo del tiempo. Para ello, esfuerzos futuros deberían conducir a generar un inventario nacional de mallines, que permita conocer su ubicación con mayor precisión y exactitud, e instalar una red de monitoreo de su vegetación y suelo que abarque toda la región, similar a la existente en áreas de estepa (MARAS, Oliva et al. 2020). En este sentido, para inventariarlos e instalar estaciones de monitoreo nuestros resultados podrían servir de base, en combinación con el reciente mapa probabilístico de distribución de humedales de Argentina (Navarro et al. 2022), lo cual implica un gran desafío dada la gran extensión territorial en la que se ubican. En tercer lugar, los patrones de degradación observados pueden responder tanto a efectos del clima como de uso antrópico. En este sentido, explorar la importancia relativa entre ambos efectos permitirá definir estrategias de manejo diferentes para disminuir el impacto sobre la PPNA. Para ello, el uso de técnicas como el análisis RESTREND (Irisarri et al. 2021) podría permitir discernir entre factores. En cuarto lugar, resulta pertinente seguir estudiando los efectos de la adición de nutrientes sobre la composición botánica y la EAN. En este sentido, y a partir de los resultados observados, los sistemas fertilizados a través del tiempo alcanzarían un nivel máximo de especies gramíneas, con alta respuesta al agregado de N. Por ende, se volverían dependientes de esta práctica para mantener su productividad. Por lo tanto, es relevante evaluar cómo responde el sistema cuando se deja de fertilizar. En quinto, y último lugar, es importante evaluar el efecto que tienen otras prácticas además de la adición de nutrientes. En particular, los escenarios de cambio climático pronostican una fuerte disminución en el caudal de agua en las cabeceras de las cuencas (Pessacg et al. 2020). Frente a esto, una práctica en amplia expansión es la redistribución de agua de escurrimiento para restaurar las condiciones de humedad de los mallines y frenar los procesos de erosión aguas abajo

en la cuenca (Boggio et al. 2019). En este sentido, resulta relevante evaluar el impacto relativo de esta práctica a través del tiempo y compararla con la de fertilización.

6. Bibliografía

- Abassi, M. K., Kazmi, M. y Hussan, F. U. 2005. Nitrogen use efficiency and herbage production of an established grass sward in relation to moisture and nitrogen fertilization. *Journal of plant nutrition*, 28: 1693-1708.
- Abatzoglou, J. T., Dobrowski, S. Z., Parks, S. A. y Hegewisch, K. C. 2018. TerraClimate, a high-resolution global dataset of monthly climate and climatic water balance from 1958-2015. *Scientific Data*, 5: 1–12.
- Aguiar, M. y Paruelo, J. 2003. Impacto humano sobre los ecosistemas: El caso de la desertificación. *Ciencia hoy*, 13: 48–59.
- Alcoser Cabascango, L. R. 2016. Evaluación de la eficiencia agronómica de nitrógeno en Rye Grass perenne (*Lolium perenne*) var. One 50. Tesis de Licenciatura. Quito: UCE.
- Allen, A. P., Brown, J. H. y Gillooly, J. F. 2002. Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science*, 297: 1545–1548.
- Allen, J. A., Brown, C. S. y Stohlgren, T. J. 2009. Non-native plant invasions of United States National parks. *Biological Invasions*, 11: 2195–2207.
- Álvarez, R., Prystupa, P., Rodríguez, M. B. y Álvarez, C. R. 2013. Fertilización de cultivos y pasturas. Diagnóstico y Recomendación en la Región Pampeana. Editorial Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Aragón, R., Oesterheld, M., Irisarri, G. y Texeira, M. 2011. Stability of ecosystem functioning and diversity of grasslands at the landscape scale. *Landscape Ecology*, 26: 1011–1022.
- Avolio, M. L., Forrestel, E. J., Chang, C. C., La Pierre, K. J., Burghardt, K. T., y Smith, M. D. 2019. Demystifying dominant species. *New Phytologist*, 223: 1106-1126.
- Avolio, M. L., S. E. Koerner, K. J. La Pierre, K. R. Wilcox, G. W. T. Wilson, M. D. Smith, y S. L. Collins. 2014. Changes in plant community composition, not diversity, during a decade of nitrogen and phosphorus additions drive above-ground productivity in a tallgrass prairie. *Journal of Ecology*, 102:1649–1660.
- Ayasa, J., Bran, D., López, C., Marcolín, A. y Barrios, D. 1999. Aplicación de la teledetección para la caracterización y tipificación utilitaria de valles y mallines. *Revista Argentina de Producción Animal*, 19: 133–138.
- 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*, 89: 2140–2153.
- Bakker, E. S., Ritchie, M. E., Olf, H., Milchunas, D. G. y Knops, J. M. H. 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters*, 9: 780–788.
- Baldassini, P., Irisarri, G., Oyarzábal, M. y Paruelo, J. M. 2012. Eficiencia en el uso de la radiación y controles de la productividad de las estepas patagónicas. Reunión Argentina de Ecología. Luján.
- Barber, S. A. 1995. Soil nutrient bioavailability: a mechanistic approach. John Wiley y Sons.
- Barker, A. V. y Pilbeam, D. J. 2015. Handbook of plant nutrition. CRC press.
- Barrow, N. J. 2017. The effects of pH on phosphate uptake from the soil. *Plant and soil*, 410: 401-410.
- Batista, W. y León, R. 1992. Asociación entre comunidades vegetales y algunas propiedades del suelo en el centro de la Depresión del Salado. *Ecología Austral*, 2: 47–55.

- Begon, M., Colin, R. T. y Harper, J. L. 2006. *Ecology: From individuals to Ecosystems*. John Wiley y Sons.
- Bellard, C., Cassey, P. y Blackburn, T. M. 2016. Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology letters*, 12: 20150623.
- Belsky, A. J., Matzke, A., Uselman, S. 1999. Survey of livestock influences on stream and riparian ecosystems in the western United States. *Journal of Soil and Water Conservation*, 54: 419–431.
- Berendse, F., Oomes, M. J. M., Altena, H. J., De Visser, W. 1994. A comparative study of nitrogen flows in two similar meadows affected by different groundwater levels. *Journal of Applied Ecology*, 31: 40–48.
- Bernal, J. 2003. *Manual de Nutrición y Fertilización de Pastos*. Bogotá, Colombia: INPOFOS.
- Bernal, B., Anderson, C. J., y Mitsch, W. J. 2017. Nitrogen dynamics in two created riparian wetlands over space and time. *Journal of Hydrologic Engineering*, 22(1), D5016002.
- Boelcke, O. 1957. Comunidades herbáceas del norte de Patagonia y sus relaciones con la ganadería. *Revista de Investigaciones Agrícolas*, 11: 5-98.
- Boggio, F., Cremona, M. V., Aramayo, M. V. D. L., Girardin, L., Raffo, F., Fariña, C. M. y Enriquez, A. S. 2019. Guía para el curso: “Restauración y mejoramiento de mallines mediante obras de redistribución del agua de escurrimiento”. Ediciones INTA, Argentina.
- Bonvissuto, G., Somlo, R., Ayesa, J., Lanciotti, M. L. y Moricz de Tecso, E. 1992. La condición de los mallines del área ecológica sierras y mesetas de Patagonia. *Revista Argentina de Producción Animal*, 12: 391–400.
- Bonvissuto, G. L., Somlo, R. C., Lanciotti, M. L., Carreau, A. G. y Busso, C. A. 2008. Guías de condición para pastizales naturales de “Precordillera”, “Sierras y Mesetas” y “Monte Austral” de Patagonia. En: Griselda Luz Bonvissuto (ed) INTA EEA Bariloche, p 48.
- Bran, D. 2004. Los mallines de la Patagonia extrandina. Documentos del curso taller Bases ecológicas para la clasificación e inventario de humedales en Argentina. FCEN UBA-Ramsar-USFWS-USDS, Buenos Aires: 59-70.
- Bran, D., Gaitán, J. y López, J. A. C. 2004. La vegetación de los mallines del Noroeste de Patagonia. *Comunicación Técnica de Relevamiento Integrado, Área Recursos Naturales*. INTA (Eds.), Bariloche, 88.
- Bran, D., Lopez, C., Marcolín, A., Ayesa, J. y Barrios, D. 1998. Valles y mallines de la comarca de Ingeniero Jacobacci (Río Negro). Distribución y tipificación utilitaria. Módulo I- Relevamiento, cartografía, clasificación y caracterización, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), 277: 28.
- Braun-Blanquet, J. 1950. *Sociología vegetal: estudio de las comunidades vegetales*. Acme, 581.524.
- Bray, J. R. y Curtis, J. T. 1957. An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27: 325-349.
- Bridgham, S. D., Pastor, J., Janssens, J. A., Chapin, C. y Malterer, T. J. 1996. Multiple limiting gradients in peatlands: a call for a new paradigm. *Wetlands*, 16: 45-65.
- Brinson, M. M. 1993. A hydrogeomorphic classification for wetlands. East Carolina Univ. Greenville NC.
- Brinson, M. M. y Malvárez, A. I. 2002. Temperate freshwater wetlands: Types, status, and threats. *Environmental Conservation*, 29: 115-133.

- Bruce, A. y Dufilho, A. C. 2002. Los mallines en Patagonia: una perspectiva histórico cultural de los recursos naturales. *Mundo agrario*, 2: 11.
- Bui, E. N. 2013. Soil salinity: A neglected factor in plant ecology and biogeography. *Journal of Arid Environments*, 92: 14-25.
- Buono, G., Oesterheld, M., Nakamatsu, V. y Paruelo, J. M. 2010. Spatial and temporal variation of primary production of Patagonian wet meadows. *Journal of Arid Environments*, 74: 1257-1261.
- Burkart, S. E., León, R. J. C., Perelman, S. B. y Agnusdei, M. 1998. The grasslands of the Flooding Pampa (Argentina): Floristic heterogeneity of natural communities of the southern Rio Salado basin. *Coenoses*, 13: 17-27.
- Campana, M. S. 2020. Interacción entre los recursos y el pastoreo como controles de la estructura y la dinámica de pastizales naturales. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires.
- Cardenas, L. M., Bhogal, A., Chadwick, D. R., McGeough, K., Misselbrook, T., Rees, R. M., et al. 2019. Nitrogen use efficiency and nitrous oxide emissions from five UK fertilised grasslands. *Science of the Total Environment*, 661: 696-710.
- Censo nacional agropecuario 2002. Disponible en <https://datos.gob.ar/dataset/agroindustria-censo---ganaderia-cna-02> [visitado el 1 de agosto de 2022].
- Censo nacional agropecuario 2018. Disponible en <https://www.indec.gob.ar/indec/web/Nivel4-Tema-3-8-87> [visitado el 1 de agosto de 2022].
- Chander, G., Markham, B. L. y Helder, D. L. 2009. Summary of current radiometric calibration coefficients for Landsat MSS, TM, ETM+, and EO-1 ALI sensors. *Remote Sensing of Environment*, 113: 893-903.
- Chaneton, E. J., Perelman, S. B. y León, R. J. C. 2007. Floristic heterogeneity of flooding Pampa grasslands: a multi-scale analysis. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 139: 245-254.
- Chapin, F. S., Matson, P. A. y Mooney H. A. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer, New York.
- Chimner, R. A., Bonvissuto, G. L., Cremona, M. V., Gaitan, J. J. y Lopez, C. R. 2011. Ecohydrological conditions of wetlands along a precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Ecologia Austral*, 21: 329-337.
- Chimner, R. A., Lemly, J. M. y Cooper, D. J. 2010. Mountain fen distribution, types and restoration priorities, San Juan Mountains, Colorado, USA. *Wetlands*, 30: 763-771.
- Ciari G. 2009. Transferencia y exportacion de recursos en una cuenca serrana de patagonia extra andina. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata.
- Cipriotti, P., Collantes, M. B., Rauber, R., Escartín, C. y Braun, K. 2017. Inter-Annual and Seasonal Variation de ANPP and leaf Nutrient concentration in cold-Temperate Wetlands of Tierra del Fuego. *Wetlands*, 38: 37-49.
- Collantes, M. B., Anchorena, J. A., Stoffella, S., Escartín, C. y Rauber, R. 2009. Wetlands of the Magellanic Steppe (Tierra del Fuego, Argentina). *Folia Geobotanica*, 44: 227-245.
- Collantes, M. B. y Faggi, A. M. 1999. Los humedales del sur de Sudamérica. Pp. 15-26 en Malvárez, A.I. (eds.) *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. UNESCO-MAB-ORCYT. Montevideo, Uruguay.

- Collantes, M., Diehl, P., Cremona, M. y Rauber, R. 2011. Differences in productivity and nutrient content between Norpatagonian and Magellanic wetlands. In XXXIII Jornadas Argentinas de Botánica,
- Collantes, M. B., Anchorena, J., Stoffella, S., Escartín, C. y Rauber, R. 2009. Wetlands of the magellanic steppe (Tierra del Fuego, Argentina). *Folia Geobotanica*, 44: 227-245.
- Collantes, M. B., Escartín, C., Braun, K., Cingolani, A. y Anchorena, J. 2013. Grazing and grazing exclusion along a resource gradient in magellanic meadows of tierra del fuego. *Rangeland Ecology and Management*, 66: 688–699.
- Colman, B. P. y Schimel, J. P. 2013. Drivers of microbial respiration and net N mineralization at the continental scale. *Soil Biol. Biochem*, 60: 65-76
- Correa, M.N. 1999. Flora patagónica, 7-15.
- Cowardin, L. M., Carter, V., Golet, F. C. y LaRoe, E. T. 1979. Classification of wetlands and deepwater habitats of the United States. US Department of the Interior, US Fish and Wildlife Service.
- Cowling, D. W. 1982. Biological nitrogen fixation and grassland production in the United Kingdom. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 296: 397-404.
- Crawley, M. 2012. The R book. John Wiley y Sons.
- Crego, R. D., Didier, K. A. y Nielsen, C. K. 2014. Modeling meadow distribution for conservation action in arid and semi-arid Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 102: 68-75.
- Cui, H., Sun, W., Delgado-Baquerizo, M., Song, W., Ma, J. Y., Wang, K., y Ling, X. 2020. Phosphorus addition regulates the responses of soil multifunctionality to nitrogen over-fertilization in a temperate grassland. *Plant and Soil*, 1-15.
- Daly, A. J., Baetens, J. M. y Baets, B. De. 2018. Ecological Diversity: Measuring the Unmeasurable. *Mathematics* 2018, 6: 119.
- Davis, M. A., Grime, J. P. y Thompson, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88: 528-534.
- Dawson, T. P., Berry, P. M. y Kampa, E. 2003. Climate change impacts on freshwater wetland Hábitats *J. Nat. Conserv.* 11: 25–30.
- De Tezanos Pinto, P. y E. Litchman. 2010. Interactive effects of N:P ratios and light on nitrogen-fixer abundance. *Oikos*, 119: 567-575.
- Del Grosso, S., Parton, W., Stohlgren, T., Zheng, D., Bachelet, D., Prince, S., Hibbard K. y Olson, R. 2008. Global potential net primary production predicted from vegetation class, precipitation, and temperature. *Ecology*, 89: 2117-2126.
- Del Valle, H. F. 1993. Mallines de ambiente árido. Pradera salina y estepa arbustiva graminosa en el NO del Chubut. Secuencias de deterioro de distintos ambientes patagónicos. Su caracterización mediante el modelo de estados y transiciones. 31–39.
- Denda, S. S. 2017. Impacto de la fertilización nitrogenada sobre la producción y la composición química de trigo doble propósito y otros forrajes invernales: revisión bibliográfica. *Ciencia Veterinaria*, 7: 65-81.
- Di Bella, C. E., Jacobo E., Golluscio R. A. y Rodríguez A. M. 2014a. Effect of cattle grazing on soil salinity and vegetation composition along an elevation gradient in a temperate coastal salt marsh of Samborombon Bay (Argentina). *Wetlands Ecology and Management*, 22: 1-13.

- Di Bella, C. E., Striker G. G., Escaray, F. J., Lattanzi F. A., Rodríguez A. M. y Grimoldi, A. A. 2014b. Saline tidal flooding effects on *Spartina densiflora* plants from different positions of the salt marsh. Diversities and similarities on growth, anatomical and physiological responses. *Environmental and Experimental Botany*, 102: 27-36.
- Didham, R. K., Tylianakis, J. M., Hutchison, M. A., Ewers, R. M. y Gemmill, N. J. 2005. Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 470-474.
- Digby, P. G. N. y Kempton, R. A. 1987. *Multivariate Analysis of Ecological Communities*. Springer Science y Business Media.
- Dobermann, A. R. 2005. Nitrogen use efficiency-state of the art. *Agronomy-Faculty Publications*, 316.
- Drechsel, P., Heffer, P., Magen, H., Mikkelsen, R., y Wichelns, D. 2015. Managing water and fertilizer for sustainable agricultural intensification (No. 613-2016-40784).
- Drechsel, P., Heffer, P., Magen, H., Mikkelsen, R. y Wichelns, D. 2015. *Managing Water and Fertilizer for Sustainable Agricultural Intensification*. International Fertilizer Industry Association (IFA), International Water Management Institute (IWMI), International Plant Nutrition Institute (IPNI), and International Potash Institute (IPI). Primera edición, Paris, Francia.
- Durante, M., Piñeiro, G., Irisarri, J. G. N. y Oesterheld, M. 2017. Primary production of lowland natural grasslands and upland sown pastures across a narrow climatic gradient. *Ecosystems*, 20: 543-552.
- Easdale, M. H. y Gaitán J. J. 2010. Relación entre la superficie y clase de mallines y la composición de la estructura ganadera en establecimientos del noroeste de la Patagonia. *Revista Argentina de Producción Animal*, 30: 69-80.
- Echeverría, H. E. y F. O. García, 2014. *Fertilidad de suelos y fertilización de cultivos*. Ediciones INTA, Argentina.
- Eldridge, D. J., Delgado-Baquerizo, M., Travers, S. K., Val, J., Oliver, I., Dorrough, J. W. y Soliveres, S. 2018. Livestock activity increases exotic plant richness, but wildlife increases native richness, with stronger effects under low productivity. *Journal of Applied Ecology*, 55: 766-776.
- Elser, J. J., Bracken, M. E. S., Cleland, E. E., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., et al. 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10: 1135 – 1142.
- Elton, C. S. 1958. The reasons for conservation. Pp. 143-153 en *The ecology of invasions by animals and plants*. Springer, Boston, MA.
- Enriquez, A. S. 2008. Caracterización del reservorio de carbono (C) y nutrientes (N y P) en mallines del Norte de Patagonia, a lo largo de un gradiente de precipitaciones Oeste-Este. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche.
- Enriquez, A. S., Chimner, R. A., Cremona, M. V., Diehl, P. y Bonvissuto, G. L. 2015. Grazing intensity levels influence C reservoirs of wet and mesic meadows along a precipitation gradient in Northern Patagonia. *Wetlands ecology and management*, 23: 439-451.
- Enriquez, A. S., Chimner, R. A., y Cremona, M. V. 2014. Long-term grazing negatively affects nitrogen dynamics in Northern Patagonian wet meadows. *Journal of arid environments*, 109: 1-5.
- Enriquez A. S., Cremona M. V y Peri P. L. 2016. Uso de “Open Top Chambers” para simular escenarios de cambio climático en pastizales naturales de la Patagonia (sistema de mallines): resultados preliminares. XVI Reunión Argentina y VIII Latinoamericana de Agrometeorología. Puerto Madryn.

- Enriquez, A. S. y Cremona, M. V. 2017a. Humedales patagónicos como reservorios de carbono. *Serie de divulgación*, 3: 10-14.
- Enriquez, A. S. y Cremona M. V. 2017b. Particulate organic carbon is a sensitive indicator of soil degradation related to overgrazing in Patagonian wet and mesic meadows. *Wetlands Ecol Management*, 26: 345-357.
- Enriquez A.S. y Cremona M.V. 2018a. Relación entre la precipitación y variables edáficas y biológicas de humedales de la Patagonia árida y semiárida. En: *Actas XXVI Congreso Argentino de las Ciencias del Suelo*. Del 15-18 mayo, Tucumán, Argentina.
- Enriquez, A. S. y Cremona, M. V. 2018b. El rol de los suelos en la restauración ecológica. Editorial de la Universidad Nacional del Comahue.
- Enriquez A. S., Necpalova M., Cremona M. V., Peri P. L. y Six., J. 2021. Immobilization and stabilization of volcanic ash in soil aggregates in semiarid meadows in Northern Patagonia. *Geoderma*. 392: 114987.
- Enriquez, A. S., Vangeli S. y Posse, G. 2020. Dinámica de las emisiones de N₂O, CH₄ y CO₂ en mallines de Patagonia Norte. En: *Actas XXVII Congreso Argentino de las Ciencias del Suelo*. Corrientes, Argentina. 13 -16 de octubre, modalidad virtual, por pandemia.
- Epele, L. B., Grech, M. G., Manzo, L. M., Macchi, P. A., Hermoso, V., Miserendino, M. L., et al. 2021. Identifying high priority conservation areas for Patagonian wetlands biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 30: 1359-1374.
- Erize E. 1960. *Diccionario comentado Mapuche-Español*. Cuadernos del Sur. Instituto de Humanidades. Universidad Nacional del Sur.
- Fabricante I., Oesterheld M. y Paruelo J. M. 2009. Annual and seasonal variation of NDVI explained by current and previous precipitation across Northern Patagonia. *Journal of Arid Environment*, 73: 745-53.
- Fargione, J. E. y Tilman, D. 2005. Diversity decreases invasion via both sampling and complementarity effects. *Ecology Letters*, 8: 604-611
- Fay, P. A., Prober, S. M., Harpole, W. S., Knops, J. M., Bakker, J. D., Borer, E. T., et al. 2015. Grassland productivity limited by multiple nutrients. *Nature Plants*, 1: 15080.
- Field, R., Hawkins, B. A., Cornell, H. V., Currie, D. J., Diniz-Filho, J. A. F., Guégan, J. F., et al. 2009. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of biogeography*, 36: 132-147.
- Filipová, L., Hédli, R. y Dančák, M. 2013. Magellanic Wetlands: More than Moor. *Folia Geobotanica* 48: 163–188.
- Fixen, P., Brentrup, F., Bruulsema, T., Garcia, F., Norton, R. y Zingore, S. 2015. Nutrient/fertilizer use efficiency: Measurement, current situation and trends. *Managing Water and Fertilizer for Sustainable Agricultural Intensification*, 270.
- Flores-Moreno, H., Reich, P. B., Lind, E. M., Sullivan, L. L., Seabloom, E. W., Yahdjian, L., et al. 2016. Climate modifies response of non-native and native species richness to nutrient enrichment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371: 20150273.
- Freestone, A. L., Osman, R. W., Ruiz, G. M. y Torchin, M. E. 2011. Stronger predation in the tropics shapes species richness patterns in marine communities. *Ecology*, 92: 983-993.
- Fuentes Hidalgo, V. N. 2019. Evaluación de la eficiencia agronómica de nitrógeno en pasto miel (*Setaria sphacelata*) en Nanegalito. Pichincha. Tesis de Licenciatura. Quito: UCE.

- Gaitán, J. J., Bran, D., Oliva, G., Maestre, F. T., Aguiar, M. R., Jobbágy, E. y Salomone, J. 2014. Plant species richness and shrub cover attenuate drought effects on ecosystem functioning across Patagonian rangelands. *Biology letters*, 10: 20140673.
- Gaitán, J., Bran, D., Raffo, F., Ayesa, J. y Umaña, F. 2015. Evaluación y cartografía de mallines de las zonas de Loncopué y Chos Malal, provincia del Neuquén. *Comunicación técnica*, 131.
- Gaitán, J. J., López, C. R. y Bran, D. E. 2011. Vegetation composition and its relationship with the environment in mallines of north Patagonia, Argentina. *Wetlands Ecology and Management*, 19: 121-130.
- Gaitán, J. J., Oliva, G. E., Bran, D. E., Maestre, F. T., Aguiar, M. R., Jobbágy, E. G., Buono, G. G., et al. 2014. Vegetation structure is as important as climate for explaining ecosystem function across patagonian rangelands. *Journal of Ecology*, 102: 1419-1428.
- Galatowitsch, S. M., Whited, D. C., Lehtinen, R., Husveth, J. y Schik, K. 2000. The vegetation of wet meadows in relation to their land-use. *Environmental Monitoring and Assessment*, 60: 121-144.
- Gandullo, R., Schmid, P. y Peña, O. 2011. Dinámica de la vegetación de los humedales del Parque Nacional Laguna Blanca (Neuquén, Argentina). *Propuesta de un modelo de estados y transiciones. Multequina*, 20: 43-62.
- Gandullo, R. y Faggi, A. N. A. M. 2005. Interpretación sintaxonómica de los humedales del noroeste de la provincia de Neuquén, Argentina. *Darwiniana*, 43: 10-29.
- Gandullo, R. y Schmid, P. 2001. Análisis Ecológico De Mallines Del Parque Provincial Copahue, Neuquén, Argentina. *Agro Sur*, 29: 83-99.
- García Martínez, G. C., Ciari G., Gaitán J., Caruso C., Nagahama N., Opazo W., et al. 2017a. Análisis de la evolución del clima y los pastizales naturales en el noroeste de la provincia de Chubut, Argentina, durante el período 2000-2014: identificación de variables asociadas a la disminución de las existencias ganaderas en la región. *Agriscientia*, 24: 47-57.
- García Martínez, G. C., Ciari G. y Nakamatsu V. B. 2017b. Manual de fertilización de mallines en el Noroeste de Chubut: evaluación de casos reales. Esquel, Chubut: Ediciones INTA, 2017.
- García Martínez, G. C., Ciari, G., Buduba, C., Opazo, W. y Caruso, C. 2016. Efectos de la fertilización nitrogenada y fosforada en un mallín dulce del noroeste del Chubut, Patagonia. *Encuentro de Ganaderos de Pastizales del Cono Sur y el VII Congreso de Argentino de Pastizales Naturales del 4 al 6 de noviembre de 2016. Gobernador Virasoro, Corrientes.*
- Gaucherel, C., Tramier, C., Devictor, V., Svenning, J. C. y Hély, C. 2018. Where and at which scales does the latitudinal diversity gradient fail? *Journal of Biogeography*, 45: 1905-1916.
- Golluscio, R. A., Deregibus, V. A. y Paruelo, J. M. 1998. Sustainability and range management in the Patagonian steppes. *Ecologia Austral*, 8: 265-284.
- Gorelick, N., Hancher, M., Dixon, M., Ilyushchenko, S., Thau, D. y Moore, R. 2017. Google Earth Engine: Planetary-scale geospatial analysis for everyone. *Remote Sensing of Environment*, 202: 18-27.
- Goulding, K., Jarvis, S., y Whitmore, A. 2008. Optimizing nutrient management for farm systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363: 667-680.
- Gower, J.C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53: 325-338.
- Gradwell, M. W. 2012. Available-water capacities of some intrazonal soils of New Zealand. *New Zealand journal of agricultural research*, 19: 69-78.

- Graham, J. H. y Duda, J. J. 2011. The humpbacked species richness-curve: a contingent rule for community ecology. *International Journal of Ecology*, 2011.
- Greb, S. F., DiMichele, W. A. y Gastaldo, R. A. 2006. Evolution and importance of wetlands in earth history. *Special Papers-Geological Society of America*, 399: 1.
- Grigera, G. y Oesterheld, M. 2021. Variability of radiation use efficiency in mixed pastures under varying resource availability, defoliation and time scale. *Grassland Science*, 67: 156-166.
- Grima, D., Vázquez, M. L. y Diez, P. G. 2015. Composición florística de pequeñas aéreas de mallines con distintas exposición y pendiente. *Informes Científicos Técnicos-UNPA*, 7: 144-161.
- Grime, J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86: 902–910.
- Grman, E., Lau J. A., Schoolmaster D. R., y Gross K. L. 2010. Mechanisms contributing to stability in ecosystem function depend on the environmental context. *Ecology Letters*, 13: 1400–1410.
- Grootjans A. P., Schipper P. C. y Van der Windt. 1985. Influence of drainage on N-mineralization and vegetation response in wet meadows. *Acta Oecol. Planta*, 6: 403-417.
- Guía de estudios de la cátedra de forrajicultura. Clase de discusión N° 10: Mejoramiento de pasturas y pastizales. Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (FAUBA).
- Gutiérrez, F., Gallego, F., Paruelo, J. M. y Rodríguez, C. 2020. Damping and lag effects of precipitation variability across trophic levels in Uruguayan rangelands. *Agricultural Systems*, 185: 102956.
- Harpole, W. S., Sullivan, L. L., Lind, E. M., Firn, J., Adler, P. B., Borer, E. T., et al. 2016. Addition of multiple limiting resources reduces grassland diversity. *Nature*, 537: 93-96.
- Hautier, Y., D. Tilman, F. Isbell, E. W. Seabloom, E. T. Borer, y P. B. Reich. 2015. Anthropogenic environmental changes affect ecosystem stability via biodiversity. *Science*, 348: 336–340.
- Hautier, Y., Isbell, F., Borer, E. T., Seabloom, E. W., Harpole, W. S., Lind, E. M., et al. 2018. Local loss and spatial homogenization of plant diversity reduce ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology and Evolution*, 2: 50-56.
- Hefting, M., Clément, J. C., Dowrick, D., Cosandey, A. C., Bernal, S. y Cimpian, C., et al. 2004. Water table elevation controls on soil nitrogen cycling in riparian wetlands along a European climatic gradient. *Biogeochemistry*, 67: 113-134.
- Hillebrand, H. 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *American Naturalist*, 163: 192-211.
- Hillebrand, H., Bennett D. M. y Cadotte M. W. 2008. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology*, 89: 1510-1520.
- Hillebrand, H., Gruner, D. S., Borer, E. T., Bracken, M. E. S., Cleland, E. E., Elser, J. J., et al. 2007. Consumer versus resource control of producer diversity depends on ecosystem type and producer community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 10904-10909.
- Hodapp, D., Borer, E. T., Harpole, W. S., Lind, E. M., Seabloom, E. W., Adler, P. B., et al. 2018. Spatial heterogeneity in species composition constrains plant community responses to herbivory and fertilisation. *Ecology Letters*, 21: 1364-1371.
- Honsová, D., Hejzman, M., Klauisová, M., Pavlů, V., Kocourková, D. y Hakl, J. 2007. Species composition of an alluvial meadow after 40 years of applying nitrogen, phosphorus and potassium fertilizer. *Preslia*, 79: 245-258.

- Horne, F. 2010. Manejo hidrológico de mallines: aplicación al manejo sustentable del Mallín Genoa. Educo, Universidad Nacional del Comahue, Neuquén.
- Hotelling, H. 1933. Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *Journal of educational psychology*, 24: 417.
- Hou, S. L., Yang, J. J., Yin, J. X., Wei, H. W., Hu, Y. Y., Zhang, Z. W., et al. 2020. Changes of community composition strengthen the positive effects of nitrogen deposition on litter N: P stoichiometry in a semi-arid grassland. *Plant and Soil*, 1-9.
- Houlahan, J. E., Keddy, P. A., Makkay, K. y Findlay, C. S. 2006. The effects of adjacent land use on wetland species richness and community composition. *Wetlands*, 26: 79-96.
- Howard, D. M. y Howard, P. J. A. 1993. Relationships between CO₂ evolution, moisture content and temperature for a range of soil types. *Soil Biology and Biochemistry*, 25: 1537-1537.
- Huang, L., Wang, D., Yao, L., Li, X., Wang, D., Du, Q., et al. 2019. Primary limitation on vegetation productivity shifts from precipitation in dry years to nitrogen in wet years in a degraded arid steppe of Inner Mongolia, northern China. *Journal of Soils and Sediments*, 19: 544-556.
- Huxman, T. E., Smith, M. D., Fay, P., Knapp, A. K., Shaw, M. R., Loik, M. E., et al. 2004. Convergence across biomes to a common rain-use efficiency. *Nature*, 429: 651-654.
- IDE Chile 2017. Pisos vegetacionales de Luebert y Pliscoff 2017. Disponible en <http://www.ide.cl/descargas/capas/MMA/PisosVegetacionalesPliscoff2017.zip> [visitado el 20 enero 2020].
- Irisarri J. G. N., Oyarzabal M., Arocena D., Vassallo M. y Oesterheld M. Focus: software de gestión de información satelital para observar recursos naturales (versión 2018). LART, IFEVA, Universidad de Buenos Aires, CONICET, Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina. URL <http://focus.agro.uba.ar>.
- Irisarri, J. G. N., Cipriotti, P. A., Texeira, M. y Curcio, M. H. 2022. Trends in ANPP Response to Temperature in Wetland Meadows across a Subcontinental Gradient in Patagonia. *Meteorology*, 1: 220–230.
- Irisarri, J. G. N., Oesterheld, M., Paruelo, J. M. y Texeira, M. A. 2012. Patterns and controls of above-ground net primary production in meadows of Patagonia. A remote sensing approach. *Journal of Vegetation Science*, 23: 114-126.
- Irisarri, J. G. N., Texeira, M., Oesterheld, M., Verón, S. R., Della Nave, F. y Paruelo, J. M. 2021. Discriminating the biophysical signal from human-induced effects on long-term primary production dynamics. The case of Patagonia. *Global Change Biology*, 27: 4381-4391.
- Irisarri, J. G. N. y Oesterheld, M. 2020. Temporal variation of stocking rate and primary production in the face of drought and land use change. *Agricultural Systems*, 178: 102750.
- Isbell, F., Reich, P. B., Tilman, D., Hobbie, S. E., Polasky, S. y Binder, S. 2013. Nutrient enrichment, biodiversity loss, and consequent declines in ecosystem productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110: 11911-11916.
- Islam, M. A., y Adjesiwor, A. T. 2020. Nitrogen fertilization in tall fescue: Productivity, agronomic efficiency and relative profitability. *Grassland science*, 66: 67-73.
- Ivelic-Sáez, J., Cisternas, P., Dörner, J., Arumí, J., Valenzuela, J., Muñoz, E., et al. 2022. Soil Water Movement in a Watershed in the Chilean Patagonia. UKnowledge, University of Kentucky.
- Iversen, C. M., Bridgham, S. D. y Kellogg, L. E. 2010. Scaling plant nitrogen use and uptake efficiencies in response to nutrient addition in peatlands. *Ecology*, 91: 693-707.

- Jaramillo, M. E. 2018. Características funcionales de mallines del Noroeste de Patagonia: adaptaciones de dos especies vegetales a la absorción preferencial de formas de nitrógeno inorgánico. Tesis de grado, Universidad Nacional del Comahue.
- Jenny, H. 1941. Factors of soil formation: a system of quantitative pedology. Dover publications, New York.
- Jensen, K. 1998. Species composition of soil seed bank and seed rain of abandoned wet meadows and their relation to aboveground vegetation. *Flora*, 193: 345-359.
- Jobbágy, E.G. y Sala, O.E. 2000. Controls of grass and shrub aboveground production in the Patagonian steppe. *Ecological Applications* 10: 541-549.
- Jobbágy, E. G., Paruelo, J. M. y León R. J. C. 1995. Estimación del régimen de precipitación a partir de la distancia a la cordillera en el noroeste de la Patagonia. *Ecología Austral*, 5: 47-54.
- Jobbágy, E. G., Paruelo, J. M. y León, R. J. 1995. Estimación del régimen de precipitación a partir de la distancia a la cordillera en el noroeste de la Patagonia. *Ecología Austral*, 5: 047-053.
- Jobbágy, E. G., Sala, O. E. y Paruelo, J. M. 2002. Patterns and controls of primary production in the patagonian steppe: a remote sensing approach. *Ecology*, 83: 307-319.
- Junk, W. J. 2002. Long-term environmental trends and the future of tropical wetlands. *Environmental Conservation*, 29: 414-435.
- Jun-Qin, G. A. O., Ouyang, H., Xing-Liang, X. U., Cai-Ping, Z. H. O. U. y Zhang, F. 2009. Effects of temperature and water saturation on CO₂ production and nitrogen mineralization in alpine wetland soils. *Pedosphere*, 19: 71-77.
- Kandus, P. y Minotti, P. 2018. Propuesta de un marco conceptual y lineamientos metodológicos para el Inventario Nacional de Humedales. Informe final elaborado por solicitud del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable. 3iA-UNSAM, 124 pp.
- Kandus, P., Quintana, R., Minotti, P. G., Oddi, J. del P., Baigún, C., Gonzales Trilla, G. y Ceballos, D. 2011. Ecosistemas de humedal y una perspectiva hidrogeomórfica como marco para la valoración ecológica de sus bienes y servicios. Pp 28 en Lateral, P., Jobbágy, E. G. y Paruelo, J. M. (eds.), Valoración de servicios ecosistémicos. Conceptos, herramientas y aplicaciones para el ordenamiento territorial. INTA, Buenos Aires.
- Kätterer, T., Bolinder, M. A., Andrén, O., Kirchmann, H. y Menichetti, L. 2011. Roots contribute more to refractory soil organic matter than above-ground crop residues, as revealed by a long-term field experiment. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 141: 184-192.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3: 157-164.
- Keddy, P. A. 2000. *Wetland Ecology: Principles and Conservation*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Kinlock, N. L., Prowant, L., Herstoff, E. M., Foley, C. M., Akin-Fajiye, M., Bender, N., et al. 2018. Explaining global variation in the latitudinal diversity gradient: Meta-analysis confirms known patterns and uncovers new ones. *Global Ecology and Biogeography*, 27: 125-141.
- Knapp, A. K., Smith, M. D. 2001. Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, 291: 481-484.
- Koerner, S. E., Smith, M. D., Burkepille, D. E., Hanan, N. P., Avolio, M. L., Collins, S. L., et al. 2018. Change in dominance determines herbivore effects on plant biodiversity. *Nature Ecology y Evolution*, 2: 1925-1932.
- Kolasa, J. y Pickett, S. 1991. *Ecological heterogeneity*. Springer Verlag, New York.

- Kuzyakov, Y. y Xu, X. 2013. Competition between roots and microorganisms for nitrogen: Mechanisms and ecological relevance. *New Phytologist*, 198: 656-669.
- La Pierre, K. J. y Smith, M. D. 2015. Functional trait expression of grassland species shift with short- and long-term nutrient additions. *Plant Ecology*, 216: 307-318.
- Lauenroth W. K. y Sala O. E. 1992. Long-term forage production of North American shortgrass steppe. *Ecological applications*, 2: 397-403.
- LeBauer D. S. y Treseder, K. K. 2008. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecological Society of America*, 89: 371-379.
- Ledgard, S. F., Sprosen, M. S., Penno, J. W., y Rajendram, G. S. 2001. Nitrogen fixation by white clover in pastures grazed by dairy cows: Temporal variation and effects of nitrogen fertilization. *Plant and Soil*, 229(2), 177-187.
- Ledgard, S. F. y Steele, K. W. 1992. Biological nitrogen fixation in mixed legume/grass pastures. *Plant and soil*, 141: 137-153.
- Legendre, P. y Legendre, L. 1998. *Developments in Environmental Modelling*. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier, 20: 1-853.
- Leishman, M. R. y Thomson, V. P. 2005. Experimental evidence for the effects of additional water, nutrients and physical disturbance on invasive plants in low fertility Hawkesbury Sandstone soils, Sydney, Australia. *Journal of Ecology*, 93: 38-49.
- León, R. J., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J. M. y Soriano, A. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología austral*, 8: 125-144.
- Lewandowska, A. M., Biermann, A., Borer, E. T., Cebrián-Piqueras, M. A., Declerck, S. A. J., et al. 2016. The influence of balanced and imbalanced resource supply on biodiversity – functioning relationship across ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371: 20150283.
- Liao, C., Peng, R., Luo, Y., Zhou, X., Wu, X., Fang, C., Chen, J. y Li, B. 2008. Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. *New Phytologist*, 177: 706-714.
- Lindsay, W.L. 1979. *Chemical equilibria in soils*. John Wiley y Sons, New York
- Lindsey, R. y Dahlman, L. 2020. *Climate change: Global temperature*. Climate. gov, 16.
- Liu, Y., Jiang, M., Lu, X., Lou, Y., y Liu, B. 2017. Carbon, nitrogen and phosphorus contents of wetland soils in relation to environment factors in Northeast China. *Wetlands*, 37(1), 153-161.
- Lonsdale, W. M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80: 1522-1536.
- López, C., Gaitán, J., Ayesa, J., Siffredi, G., Bran, D., et al. 2005. Evaluación y clasificación de valles y mallines. Sudoeste de Río Negro. INTA EEA Bariloche. AIRN.
- Luque, J. 1997. Características de los suelos e hídricas de los mallines. INTA, EEA Chubut.
- Madeira de Quadros, W. 2019. Efectos de la fertilización primavera-estival nitrógeno-fosfatada y del riego suplementario en la productividad y eficiencia de uso de nutrientes del campo natural. Tesis de maestría. Montevideo. Udelar, FA.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton university press.
- Marcolín, A., Durañona, G., Ortiz, R., Sourrouille, E., Latur, M. y Larrama, G. 1978. Caracterización de Mallines en un área del sudoeste de la Provincia de Río Negro. VIII Reunión Argentina de la Ciencia del Suelo.

- Marini, L., Scotton, M., Klimek, S., Isselstein, J. y Pecile, A. 2007. Effects of local factors on plant species richness and composition of Alpine meadows. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 119: 281-288.
- Mazzoni, E. y Rabassa, J. 2013. Types and internal hydro-geomorphologic variability of mallines (wet-meadows) of Patagonia: Emphasis on volcanic plateaus. *Journal of South American Earth Sciences*, 46: 170-182.
- Mazzoni, E. y Rabassa, J. 2018. Wetlands Associated with Basaltic Plateaus and Their Identification by Means of Remote Sensing Techniques. Pp. 177-198 en *Volcanic Landscapes and Associated Wetlands of Lowland Patagonia*. Springer, Cham.
- Mazzoni, E. y Vazquez, M. 2001. Evaluación de pastizales húmedos para un aprovechamiento sustentable en la cuenca del río Gallegos (Provincia de Santa Cruz, Argentina). VIII Encuentro Latinoamericano de Geógrafos, 175-182.
- Mazzoni, E. y Vázquez, M., 2004. Ecosistemas de mallines y paisajes de la Patagonia Austral (Provincia de Santa Cruz). Ediciones INTA, Argentina.
- McNaughton, S. J. 1974. Developmental control of net productivity in *Typha latifolia* ecotypes. *Ecology*, 55: 864-869.
- McNaughton, S. J. 1977. Diversity and Stability of Ecological Communities: A Comment on the Role of Empiricism in Ecology. *The American Naturalists*, 111: 515-525.
- Merlo, L. R. 2017. Variación espacial y temporal de la producción primaria neta aérea de mallines de la Patagonia. Tesis de Grado. Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires.
- Milchunas, D. G. y Lauenroth, W. K. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments: Ecological Archives M063-001. *Ecological monographs*, 63: 327-366.
- Mitsch, W., Gosselink, J. G., Adger, W. N. y Luttrell, C. 2000. The values of wetlands: Landscapes and institutional perspectives - The values of Wetlands; importance of scale and landscape setting. *Ecological Economics*, 35: 25-33, 75-89.
- Mitsch, W.J. y Gosselink, J.G. 2007. *Wetlands*. John Wiley y Sons, Hoboken, New Jersey.
- Montaldo P. 1976. Análisis ecológico de mallines de Aysén. *Agro Sur*, 4: 106-110.
- Monteith, J. L. 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 281: 277-294.
- Moomaw, W. R., Chmura, G. L., Davies, G. T., Finlayson, C. M., Middleton, B. A., Natali, S. M. et al. 2018. Wetlands In a Changing Climate: Science, Policy and Management. *Wetlands*, 38: 183-205.
- Mooshammer, M., Wanek, W., Hämmerle, I., Fuchslueger, L., Hofhansl, F., Knoltsch, A., et al. 2014. Adjustment of microbial nitrogen use efficiency to carbon: nitrogen imbalances regulates soil nitrogen cycling. *Nature communications*, 5: 1-7.
- Movia C., Ower G., Perez C. 1978. Praderas y matorrales de hidrófitas (mallines). Pp. 128 -129 en *Estudio de la Vegetación de la Provincia de Neuquén*.
- Mucina, L. y Rutherford, M. C. 2006. The vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland. *The vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland*.
- Murphy, G. E. y Romanuk, T. N. 2014. A meta-analysis of declines in local species richness from human disturbances. *Ecology and evolution*, 4: 91-103.

Nakamatsu, V., Buduba, C., Opazo W. y Villa M. 2011. Effect of nitrogen (N) fertilization on forage yield and plant composition in alkaline meadow of Patagonia. IX Congreso Internacional de Pastizales Naturales. Rosario, Argentina.

Nakamatsu, V., Opazo W. y Ciari G. 2013. Efectos de la fertilización nitrogenada sobre la producción y calidad forrajera de un mallín dulce. "Los Pastizales y el Hombre, producir y conservar", VI Congreso Nacional III Congreso del Mercosur y II Jornada Técnica de productores. Santa Rosa, La Pampa.

National Research Council (NRC). 1995. Wetlands: characteristics and boundaries. National Academy Press. Washington, DC, USA.

Navarro, M. F., Navarro, C. S., Barrios, R., Calamari, N., Dieta, V., García Martínez, G. C., et al. 2022. Mapa de distribución potencial de humedales en Argentina. Informe técnico. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Disponible app en: <https://intahumedales.users.earthengine.app/view/mapahumedalesargentina>

Neiff J. J. 2001. Humedales de la Argentina: sinopsis, problemas y perspectivas futuras. Pp. 83–112 en Cirelli AF (eds.). El agua en Iberoamérica. Funciones de los humedales, calidad de vida y agua segura. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo.

Ni, J. 2002. Carbon storage in grasslands of China. *Journal of Arid Environments*, 50: 205-218.

Ni, J. 2004. Estimating net primary productivity of grasslands from field biomass measurements in temperate northern China. *Plant Ecology*, 174: 217-234.

Oesterheld M., Loreti J., Semmartin M. y Sala O. E. 2001. Interannual variation in primary production of a semi-arid grassland related to previous-year production. *Journal of Vegetation Science*, 12: 137-42.

Oesterheld, M. 2008. Impacto de la agricultura sobre los ecosistemas. Fundamentos ecológicos y problemas más relevantes. *Ecología Austral*, 18: 337-346.

Oesterheld, M., DiBella, C. M. y Kerdiles, H. 1998. Relation between noaa-avhrr satellite data and stocking rate of rangelands. *Ecological Applications*, 8: 207-212.

Oesterheld, M. y McNaughton, S. J. 2000. Herbivory in terrestrial ecosystems. Pp. 151-157 en *Methods in ecosystem science*. Springer, New York.

Oesterheld, M. y Semmartin, M. 2011. Impact of grazing on species composition: Adding complexity to a generalized model. *Austral Ecology*, 36: 881-890.

Ojeda, J. J., Caviglia, O. P., Irisarri, J. G. N., y Agnusdei, M. G. 2018. Modelling inter-annual variation in dry matter yield and precipitation use efficiency of perennial pastures and annual forage crops sequences. *Agricultural and forest meteorology*, 259: 1-10.

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P. y McGlenn, D. 2020. vegan: community ecology package. R package version 2.5-7.

Oliva, G., Dos Santos, E., Sofía, O., Umaña, F., Massara, V., García Martínez, G., et al. 2020. The MARAS dataset, vegetation and soil characteristics of dryland rangelands across Patagonia. *Scientific Data*, 7: 1-14.

Oliva, G., Gaitán, J. y Ferrante, D. 2016. Humans Cause Deserts: Evidence of Irreversible Changes in Argentinian Patagonia Rangelands. Pp. 363-386 en *The End of Desertification*. Springer Berlin Heidelberg.

Oliva, G., Garcia, G., Ferrante, D., Massara, V., Rimoldi, P., Díaz, B., Paredes, P. y Gaitán, J. 2017. Estado de los Recursos Naturales Renovables en la Patagonia Sur Extraandina. INTA Centro Regional Patagonia Sur. Trelew.

- Oliva, G., Paredes, P., Ferrante, D., Cepeda, C. y Rabinovich, J. 2019. Remotely sensed primary productivity shows that domestic and native herbivores combined are overgrazing Patagonia. *Journal of Applied Ecology*, 56: 1575-1584.
- Oliva, G. E. y Gaitan, J. 2021. Positive Changes in Regional Vegetation Cover in Patagonia Shown by MARAS Monitoring System. UKnowledge, University of Kentucky.
- Ormaechea S. G., Utrilla V. R., Suárez D. D. y Peri P. L. 2010. Evaluación objetiva de la condición de mallines de Santa Cruz. *Carpeta Técnica EEA INTA Santa Cruz*, pp. 47-52, Sección 9. Producción Animal, Edición EEA Santa Cruz.
- Oyarzabal, M., Clavijo, J. R., Oakley, L. J., Biganzoli, F., Tognetti, P. M., Barberis, I. M., et al. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología austral*, 28: 40-63.
- Palmer, M. W. 1990. The Estimation of Species Richness by Extrapolation. *Ecology*, 71: 1195-1198.
- Parker, J. D., Burkepile, D. E. y Hay, M. E. 2006. Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasions. *Science*, 311: 1459-1461.
- Paruelo, J., Jobbágy, E., Oesterheld, M., Golluscio, R. A. y Aguiar, M. R. 2007. The grasslands and steppes of Patagonia and the Rio de la Plata plains. *The physical geography of South America*, 232-248.
- Paruelo, J. M. y Aguiar, M. R. 2003. Impacto humano sobre los ecosistemas: El caso de la desertificación. *Ciencia Hoy*, 13: 48-59.
- Paruelo, J. M., Beltrán, A., Jobbágy, E., Sala, O. E. y Golluscio, R. A. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral*, 8: 85-101.
- Paruelo, J. M., Golluscio, R. A., Guerschman, J. P., Cesa, A., Jouve, V. V. y Garbulsky, M. F. 2004. Regional scale relationships between ecosystem structure and functioning: the case of the Patagonian steppes. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 385-395.
- Paruelo, J. M., Lauenroth, W. K., Burke, I. C. y Sala, O. E., 1999. Grassland precipitation use efficiency varies across a resource gradient. *Ecosystems*, 2: 64-68.
- Paruelo, J. M., R. A. Golluscio, J.P. Guerschman, A. Cesa, V. Jouve y M.F. Garbulsky. 2004. Regional scale relationships between ecosystem structure and functioning: the case of the Patagonian steppes. *Global Change Biology*, 13: 385-395.
- Peralta, G., Dietrich, M., Becker, G., Sarmiento, A., Hafford, M. y Gil, R. 2014. Fertilización de mallines patagónicos. Efecto de la aplicación de nitrógeno y fósforo sobre la oferta y composición forrajera de mallines de Precordillera y Sierras-Mesetas de Neuquén. Pp. 70-80 en *Revista Técnica Planteos Ganaderos*, Aapresid, Marzo 2014.
- Perelman, S. B., Batista, W. B., y León, R. J. 2005. El estudio de la heterogeneidad de la vegetación. *Fitosociología y técnicas relacionadas*. Pp. 321-347 en Oesterheld, M., Aguiar, M., Ghersa, C. y Paruelo, J.M (eds.). *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas, un homenaje a Rolando JC León*. Ed. Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires.
- Perelman, S. B., Burkart, S. E., Oyarzabal, M., Bagnato, C. y Batista, W. 2017. Climatic and land-use drivers along a latitudinal gradient: species diversity in temperate grasslands on agricultural soils. *Journal of Vegetation Science*, 28: 1230-1239.
- Perelman, S. B., Chaneton, E. J., Batista, W. B., Burkart, S. E. y León, R. J. C. 2007. Habitat stress, species pool size and biotic resistance influence exotic plant richness in the Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology*, 95: 662-673.
- Perelman, S. B., León, R. J. C. y Oesterheld, M. 2001. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology*, 89: 562-577.

- Perotti M. G., Diéguez M. C. y Jara F. G. 2005. Estado del conocimiento de humedales del norte patagónico (Argentina): aspectos relevantes e importancia para la conservación de la biodiversidad regional. *Revista Chilena de Historia Natural*, 78: 723-737.
- Pessacq, N., Flaherty, S., Solman, S. y Pascual, M. 2020. Climate change in northern Patagonia: critical decrease in water resources. *Theoretical and Applied Climatology*, 140: 807-822.
- Polley, H. W., Wilsey, B. J. y Derner J. D. 2007. Dominant species constrain effects of species diversity on temporal variability in biomass production of tallgrass prairie. *Oikos*, 116: 2044-2052.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Raffaele, E. 1999. *Mallines: Aspectos Generales y Problemas Particulares. Tópicos sobre humedales subtropicales y Templados de Sudamérica*, 27-33.
- Raffaele, E. 2004. Susceptibility of a Patagonian mallín flooded meadow to invasion by exotic species. *Biological Invasions*, 6: 473-481.
- Reddy K. R. y DeLaune R. D. 2008. *Biogeochemistry of Wetlands: science and application*. CRC Press, Taylor and Francis Group, Boca Raton, FL.
- Ren, Z., Li, Q., Chu, C., Zhao, L., Zhang, J., Ai, D., Yang, Y. y Wang, G. 2010. Effects of resource additions on species richness and ANPP in an alpine meadow community. *Journal of Plant Ecology*, 3: 25-31.
- Richardson, C. J. y Marshall, P. E. 1986. Processes controlling movement, storage, and export of phosphorus in a fen peatland. *Ecological Monographs*, 56: 279-302.
- Richardson, J. L. y Vepraskas, M. J. 2001. *Wetland soils: genesis, hydrology, landscapes, and classification*.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal Gradients in Species Diversity: The Search for the Primary Cause. *Oikos*, 65: 514.
- Ros, M. B., Koopmans, G. F., van Groenigen, K. J., Abalos, D., Oenema, O., Vos, H. M. y van Groenigen, J. W. 2020. Towards optimal use of phosphorus fertiliser. *Scientific reports*, 10: 1-8.
- Rubio, G., Micucci F. y García F., 2013. Ciclado de nutrientes y fertilización de pasturas. Pp. 263-292 en Álvarez, R., Prystupa, P., Rodríguez, M. B., y Álvarez, C. R. (eds.) *Fertilización de cultivos y pasturas. Diagnóstico y Recomendación en la Región Pampeana*. Editorial Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Rusticucci, M. y Barrucand, M. 2004. Observed trends and changes in temperature extremes over Argentina. *Journal of Climate*, 17, 4099-4107.
- Sala, O. E., Gherardi L. A., Reichmann L., Jobbágy E. G. y Peters D. P. C. 2012. Legacies of precipitation fluctuations on primary production: theory and data synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367: 3135-44.
- Sala, O. E., Parton, W. J., Joyce, L. A. y Lauenroth, W. K. 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, 69: 40-45.
- San Martino, L. 2003. *Fertilización de mallines en la Patagonia*. EEA-INTA Santa Cruz, Argentina.
- Scheneiter, J. O., Camarasa, J. N., Mattera, J. y Pacente, E. M. 2020. Fertilización de pasturas y pastizales naturales en otoño: posibilidades y limitaciones en el norte de la provincia de Buenos Aires. EEA Pergamino, INTA.

- Schlingmann, M., Tobler, U., Berauer, B., Garcia-Franco, N., Wilfahrt, P., Wiesmeier, M., et al. 2020. Intensive slurry management and climate change promote nitrogen mining from organic matter-rich montane grassland soils. *Plant and Soil*, 456: 81-98.
- Seabloom, E. W., Borer, E. T., Buckley, Y. M., Cleland, E. E., Davies, K. F., Firn, J., et al. 2015. Plant species' origin predicts dominance and response to nutrient enrichment and herbivores in global grasslands. *Nature Communications*, 6: 1-8.
- Segovia, R. A. y Armesto, J. J. 2015. The Gondwanan legacy in South American biogeography. *Journal of Biogeography*, 42: 209-217.
- Sieben, E. J. J. 2019. Zonal and azonal vegetation revisited: How is wetland vegetation distributed across different zonobiomes. *Austral Ecology*, 44: 449-460.
- Šimová, I., Storch, D., Keil, P., Boyle, B., Phillips, O. L. y Enquist, B. J. 2011. Global species-energy relationship in forest plots: Role of abundance, temperature and species climatic tolerances. *Global Ecology and Biogeography*, 20: 842-856.
- Soriano, A. 1956. Los distritos florísticos de la provincia patagónica. *Revista de Investigaciones agrícolas*, 10: 323-347.
- Spinoni, J., Barbosa, P., De Jager, A., McCormick, N., Naumann, G., Vogt, J. V., Magni, D., Masante, D. y Mazzeschi, M. 2019. A new global database of meteorological drought events from 1951 to 2016. *Journal of Hydrology: Regional Studies*, 22: 100593.
- Stegen, J. C., Enquist, B. J. y Ferriere, R. 2009. Advancing the metabolic theory of biodiversity. *Ecology Letters*, 12: 1001-1015.
- Stevens, G. C. 1989. The Latitudinal Gradient in Geographical Range: How so Many Species Coexist in the Tropics. *The American Naturalist*, 133: 240-256.
- Stevens, R. D. y Willig, M. R. 2002. Geographical ecology at the community level: perspectives on the diversity of New World bats. *Ecology*, 83: 545-560.
- Stohlgren, T. J., Binkley, D., Chong, G. W., Kalkhan, M. A., Schell, L. D., Bull, K. A., et al. 1999. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological monographs*, 69: 25-46.
- Suárez, D., Ormaechea, S. G., Peri, P. L. y Utrilla, V. R. 2010. Caracterización objetiva de la condición en mallines de Santa Cruz. Inf-técnico. EEA INTA Santa Cruz.
- Suding, K. N., Collins, S. L., Gough, L., Clark, C., Cleland, E. E., Gross, K. L., et al. 2005. Functional and abundance based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 4387-4392.
- Tadono, T., Ishida, H., Oda, F., Naito, S., Minakawa, K. y Iwamoto, H. 2014. Precise global DEM generation by ALOS PRISM. *ISPRS Annals of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, 2: 71-76.
- Tilman, D., Isbell, F. y Cowles, J. M. 2014. Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45: 471-493.
- Trott, H., Wachendorf, M., Ingwersen, B. y Taube, F. 2004. Performance and environmental effects of forage production on sandy soils. I. Impact of defoliation system and nitrogen input on performance and N balance of grassland. *Grass and Forage Science*, 59: 41-55.
- Utrilla, V. y Jaurena, G. 2017. Productividad y calidad nutricional de especies forrajeras típicas en mallines de la Patagonia Austral (Argentina). *Revista Argentina de Producción Animal*, 37: 55-60.

- Utrilla, V. R., Andrade, M., Billoni, S., Peri, P. L., Sturzenbaum, M. V. y Rogel, B. 2014. Monitoreo de indicadores de degradación en mallines bajo pastoreo ovino en el Sur de Santa Cruz. EEA INTA Santa Cruz.
- Utrilla, V. R., Ferrante D., Peri P., Kofalt J. y Humano, G. 2004. Efecto de la dinámica hídrica edáfica y ambiental sobre la productividad y calidad forrajera de mallines en la Patagonia Austral. Informe técnico final, EEA INTA Santa Cruz.
- Utrilla, V. R., Ferrante, D., Peri, P. L., Kofalt, J. C., y Humano, G. 2008. Efecto de la dinámica hídrica edáfica y ambiental sobre la productividad y calidad forrajera de mallines en la Patagonia Austral. informe técnico final [ciclos 2004/05 y 2005/06], EEA INTA Santa Cruz.
- Van Duren, I. C. y Pegtel, D. M. 2000. Nutrient limitations in wet, drained and rewetted fen meadows: evaluation of methods and results. *Plant and soil*, 220: 35-47.
- Vargas, P. y Mazzoni, E. 2014. Caracterización de la composición florística y productividad primaria del mallín Pali Aike, Patagonia Austral Argentina. X Jornadas Nacionales de Geografía Física.
- Vargas, P. P. 2017. Mallines del sur de la patagonia: interacciones entre unidades fisiográficas y productividad en diversos ambientes geomorfológicos. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Luján.
- Venterink, H. O., Van der Vliet, R. E. y Wassen, M. J. 2001. Nutrient limitation along a productivity gradient in wet meadows. *Plant and soil*, 234: 171-179.
- Venterink, H. O., Pieterse, N. M., Belgers, J. D. M., Wassen, M. J. y De Ruiter, P. C. 2002. N, P, and K budgets along nutrient availability and productivity gradients in wetlands. *Ecological Applications*, 12: 1010-1026.
- Verhoeven, J. T. A., Koerselman, W. y Meuleman, A. F. M. 1996. Nitrogen or phosphorus limited growth in herbaceous, wet vegetation: relations with atmospheric inputs and management regimes. *Trends in Ecology y Evolution*, 11: 494-497.
- Verón, S. R., Oosterheld, M. y Paruelo, J. M., 2005. Production as a function of resource availability: Slopes and efficiencies are different. *Journal of Vegetation Science*, 16: 351-354.
- Verón, S. R. y Paruelo, J. M. 2010. Desertification alters the response of vegetation to changes in precipitation. *Journal of Applied Ecology*, 47: 1233-1241.
- Visser, V., Clayton, W. D., Simpson, D. A., Freckleton, R. P. y Osborne, C. P. 2014. Mechanisms driving an unusual latitudinal diversity gradient for grasses. *Global Ecology and Biogeography*, 23: 61-75.
- Vuckovic, S., Cupina, B., Simic, A., Prodanovic, S. y Zivanovic, T. 2005. Effect of nitrogen fertilization and undersowing on yield and quality of *Cynosuretum cristati*-type meadows in hilly-mountainous grasslands in Serbia. *Journal of Central European Agriculture*, 6: 509-5014.
- Westoby, M., Walker, B. y Noy-Meir, I. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Rangeland Ecology y Management/Journal of Range Management Archives*, 42: 266-274.
- Whittaker R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 213–251.
- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and ecosystems*. Mac Millan, New York, 383 Pp.
- Xia, J. y Wan, S. 2008. Global response patterns of terrestrial plant species to nitrogen addition. *New Phytologist*, 179: 428-439.
- Xu, M., Zhang, T., Zhang, Y., Chen, N., Zhu, J., He, Y., et al. 2021. Drought limits alpine meadow productivity in northern Tibet. *Agricultural and Forest Meteorology*, 303: 108371.

- Yadav, M. R., Kumar, R., Parihar, C. M., Yadav, R. K., Jat, S. L., Ram, H., et al. 2017. Strategies for improving nitrogen use efficiency: A review. *Agricultural Reviews*, 38.
- Yahdjian L., Gherardi L. y Sala O. E. 2011. Nitrogen limitation in arid-subhumid ecosystems: A meta-analysis of fertilization studies. *Journal of Arid Environments*, 75: 675-68.
- Yannelli, F. A., Koch, C., Jeschke, J. M. y Kollmann, J. 2017. Limiting similarity and Darwin's naturalization hypothesis: understanding the drivers of biotic resistance against invasive plant species. *Oecologia*, 183: 775–784.
- Yuan, Z. Q., Jiang, X. J., Liu, G. J., Jin, H. J., Chen, J. y Wu, Q. B. 2019. Responses of soil organic carbon and nutrient stocks to human-induced grassland degradation in a Tibetan alpine meadow. *Catena*, 178: 40-48.
- Zechmeister, H. G., Schmitzberger, I., Steurer, B., Peterseil, J. y Wrbka, T. 2003. The influence of land-use practices and economics on plant species richness in meadows. *Biological Conservation*, 114: 165-177.
- Zedler, J. B. y Kercher, S. 2004. Causes and consequences of invasive plants in wetlands: opportunities, opportunists, and outcomes. *critical Reviews in Plant sciences*, 23(5), 431-452.
- Zelikova, T. J., Blumenthal, D. M., Williams, D. G., Souza, L., LeCain, D. R., Morgan, J. y Pendall, E. 2014. Long-term exposure to elevated CO₂ enhances plant community stability by suppressing dominant plant species in a mixed-grass prairie. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111: 15456-15461.
- Zhao, M. y Running, S.W. 2010. Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *Science*, 329: 940–943.
- Zistl-Schlingmann, M., Kwatcho Kengdo, S., Kiese, R. y Dannenmann, M. 2020. Management intensity controls nitrogen-use-efficiency and flows in grasslands—a 15N tracing experiment. *Agronomy*, 10: 606.

7. Apéndice A

Cuadro A1. Total de especies registradas en la base de datos completa (546 censos) y sus atributos. Además, se presenta la constancia relativa de especies, cobertura media y cobertura máxima para las especies registradas con información detallada (472 censos). Las especies se listan en orden alfabético, excepto por las especies con división no fanerógama que se encuentran al final del cuadro. Referencias: N = Nativo; E = Exótico; H = Hierbas; Ar = Arbusto; Mu = Musgo; P = Perenne; A = Anual o bianual; LD = Leguminosas dicotiledóneas; NLD = No leguminosas dicotiledóneas; G = Gramíneas monocotiledóneas; Gde = Graminoides monocotiledóneas; M = Otras monocotiledóneas; Co = Conífera; sd = Sin dato.

Especie	Género	Familia	División	Origen	Hábito	Ciclo de crecimiento	Grupo taxonómico	Constancia relativa (%)	Cobertura media (%)	Cobertura máxima (%)
Acaena caespitosa	Acaena	Rosaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.2	2.8	2.8
Acaena macrocephala	Acaena	Rosaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
Acaena magellanica	Acaena	Rosaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	21.6	6	61
Acaena ovalifolia	Acaena	Rosaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.2	4	4
Acaena pinnatifida	Acaena	Rosaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	3.8	5.6	18.8
Acaena platyacantha	Acaena	Rosaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.6	2	2.5
Acaena poeppigiana	Acaena	Rosaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.4	0.7	1.1
Acaena sericea	Acaena	Rosaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
Acaena sp	Acaena	Rosaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	1.3	6.3	18.8
Acaena splendens	Acaena	Rosaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	2.3	18.6	62.5
Acaena tenera	Acaena	Rosaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.8	8.7	30.5
Achillea millefolium	Achillea	Asteraceae	Fanerógama	E	H	P	NLD	0.2	0.4	0.4
Adesmia lotoides	Adesmia	Fabaceae	Fanerógama	N	H	P	LD	0.4	1.8	2.5
Adesmia parviflora	Adesmia	Fabaceae	Fanerógama	N	H	A	LD			
Adesmia sp	Adesmia	Fabaceae	Fanerógama	N	sd	sd	LD	0.6	1.9	4.7
Agoseris coronopifolia	Agoseris	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
Agropyron sp	Agropyron	Poaceae	Fanerógama	E	H	P	G	0.4	0.6	1.1
Agrostis capillaris	Agrostis	Poaceae	Fanerógama	E	H	P	G	2.8	8.1	72.7
Agrostis glabra	Agrostis	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	0.4	0.6	1.1
Agrostis imberbis	Agrostis	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G			
Agrostis inconspicua	Agrostis	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	1.3	2.6	5
Agrostis leptotricha	Agrostis	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	0.2	1.1	1.1
Agrostis mertensii	Agrostis	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	0.2	1.2	1.2
Agrostis meyenii	Agrostis	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	1.3	1.6	2.5
Agrostis perennans	Agrostis	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	2.8	2.4	8.8
Agrostis serranoi	Agrostis	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	0.2	2.5	2.5
Agrostis sp	Agrostis	Poaceae	Fanerógama	sd	H	sd	G	4.4	4.9	27.5
Agrostis stolonifera	Agrostis	Poaceae	Fanerógama	E	H	P	G	4.4	22	90.2
Alopecurus aequalis	Alopecurus	Poaceae	Fanerógama	E	H	A	G			
Alopecurus magellanicus	Alopecurus	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	9.1	3.7	29.7
Alopecurus pratensis	Alopecurus	Poaceae	Fanerógama	E	H	P	G	1.3	9.6	25
Alopecurus sp	Alopecurus	Poaceae	Fanerógama	sd	H	sd	G	1.9	2.6	10.3
Anagallis alternifolia	Anagallis	Primulaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
Anemone multifida	Anemone	Ranunculaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.2	13.8	13.8
Anthoxanthum odoratum	Anthoxanthum	Poaceae	Fanerógama	E	H	P	G	0.2	37.5	37.5
Anthoxanthum pusillum	Anthoxanthum	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	0.6	3.6	8.8
Anthoxanthum sp	Anthoxanthum	Poaceae	Fanerógama	sd	H	P	G	0.2	0.2	0.2
Apera interrupta	Apera	Poaceae	Fanerógama	E	H	A	G	1.3	0.5	1.3

Arenaria serpens	Arenaria	Caryophyllaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.4	1	1.1
Arjona patagonica	Arjona	Schoepfiaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.4	0.5	1.1
Arjona pusilla	Arjona	Schoepfiaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	1.3	2.1	6.7
Armeria marítima	Armeria	Plumbaginaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	2.1	2.6	8.4
Aster sp	Aster	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.2	0.1	0.1
Aster vhalii	Aster	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
Austrocedrus chilensis	Austrocedrus	Cupressaceae	Fanerógama	N	AR	P	Co			
Avenella flexuosa	Avenella	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	1.1	1.3	2.4
Azorella cespitosa	Azorella	Apiaceae	Fanerógama	N	sd	P	NLD	0.2	1.9	1.9
Azorella filamentosa	Azorella	Apiaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	6.8	4.9	62.5
Azorella fuegiana	Azorella	Apiaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	2.1	2.7	18.8
Azorella lycopodioides	Azorella	Apiaceae	Fanerógama	N	sd	P	NLD	1.3	1.6	2.5
Azorella monantha	Azorella	Apiaceae	Fanerógama	N	sd	P	NLD	1.9	3.2	14
Azorella nivalis	Azorella	Apiaceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD			
Azorella prolifera	Azorella	Apiaceae	Fanerógama	N	sd	P	NLD	0.6	2.1	2.5
Azorella ranunculus	Azorella	Apiaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.2	0	0
Azorella sp	Azorella	Apiaceae	Fanerógama	N	sd	P	NLD	0.2	5.9	5.9
Azorella trifoliolata	Azorella	Apiaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
Azorella trifurcata	Azorella	Apiaceae	Fanerógama	N	sd	P	NLD	20.1	10.2	57.7
Baccharis magellanica	Baccharis	Asteraceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD	0.2	0.3	0.3
Baccharis salicifolia	Baccharis	Asteraceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD	0.4	32.5	55
Baccharis sp	Baccharis	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.4	1	1.9
Berberis empetrifolia	Berberis	Berberidaceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD			
Berberis laurina	Berberis	Berberidaceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD			
Berberis microphylla	Berberis	Berberidaceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD	2.5	2	3.4
Boopis gracilis	Boopis	Calyceraceae	Fanerógama	N	H	A	NLD			
Boopis graminea	Boopis	Calyceraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
Boopis sp	Boopis	Calyceraceae	Fanerógama	N	H	sd	NLD	0.4	0.1	0.2
Bromus araucanus	Bromus	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	0.4	1.1	1.3
Bromus catharticus	Bromus	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	2.8	1.7	6.6
Bromus coloratus	Bromus	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	0.8	2.8	8.4
Bromus hordeaceus	Bromus	Poaceae	Fanerógama	E	H	A	G	0.4	1	1.3
Bromus setifolius	Bromus	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	1.5	3.7	14.8
Bromus sp	Bromus	Poaceae	Fanerógama	sd	H	sd	G	2.1	1	3.3
Bromus tectorum	Bromus	Poaceae	Fanerógama	E	H	A	G	3.4	1.4	6.3
Bromus tunicatus	Bromus	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G			
Bromus unioloides	Bromus	Poaceae	Fanerógama	N	H	sd	G	0.4	0.9	1.7
Calceolaria crenatiflora	Calceolaria	Calceolariaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.4	0.1	0.1
Calceolaria filicaulis	Calceolaria	Calceolariaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
Calceolaria sp	Calceolaria	Calceolariaceae	Fanerógama	N	sd	sd	NLD	0.4	1.6	3.1
Calceolaria uniflora	Calceolaria	Calceolariaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.2	1.1	1.1
Caltha sagittata	Caltha	Ranunculaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	16.9	20.5	87.2
Caltha sp	Caltha	Ranunculaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.6	1.2	2.5
Capsella bursa-pastoris	Capsella	Brassicaceae	Fanerógama	E	H	A	NLD	0.4	0.9	1.8
Cardamine cordata	Cardamine	Brassicaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	1.1	15.8	20
Cardamine glacialis	Cardamine	Brassicaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.2	1	1
Cardamine vulgaris	Cardamine	Brassicaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
Carduus acanthoides	Carduus	Asteraceae	Fanerógama	E	H	A	NLD	0.2	1.2	1.2

Carduus sp	Carduus	Asteraceae	Fanerógama	E	sd	sd	NLD	3.4	1.3	6.9
Carex aematorhyncha	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	0.4	19.9	38.8
Carex andersonii	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	0.2	1	1
Carex andina	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	1.5	9.8	29.3
Carex argentina	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	0.2	0.5	0.5
Carex atropicta	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	0.4	9.8	18.8
Carex berteriana	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	0.2	1.2	1.2
Carex canescens	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	E	H	P	Gde	1.9	7.8	30.7
Carex capitata	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	0.4	37.4	44.5
Carex chillanensis	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde			
Carex darwinii	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde			
Carex decidua	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	1.5	14.4	35.9
Carex fuscula	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	0.4	14.9	28.7
Carex gayana	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	20.1	10.6	60.7
Carex macloviana	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	10.8	10.1	61.1
Carex macrosolen	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	7.8	7.9	32.3
Carex magellanica	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	1.1	35.2	62.2
Carex maritima	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	0.2	0	0
Carex reichei	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	0.2	18.8	18.8
Carex sagei	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde			
Carex sp	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	sd	H	P	Gde	24.4	18.5	80
Carex subantarctica	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	11.2	5	24.3
Carex vallis-pulchrae	Carex	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	2.8	10.8	60.2
Catabrosa sp	Catabrosa	Poaceae	Fanerógama	E	H	P	G	0.6	46.2	55
Cenchrus sp	Cenchrus	Poaceae	Fanerógama	sd	H	sd	G	0.4	0.9	1.3
Cerastium arvense	Cerastium	Caryophyllaceae	Fanerógama	E	H	P	NLD	8.9	1.6	7.8
Cerastium fontanum	Cerastium	Caryophyllaceae	Fanerógama	E	H	P	NLD	3.4	1	2.2
Cerastium glomeratum	Cerastium	Caryophyllaceae	Fanerógama	E	H	A	NLD			
Cerastium sp	Cerastium	Caryophyllaceae	Fanerógama	sd	H	sd	NLD	0.8	1.1	1.1
Chevreulia diemii	Chevreulia	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
Chiliodactylon diffusum	Chiliodactylon	Asteraceae	Fanerógama	N	sd	sd	NLD	1.5	4.9	17.9
Chloraea magellanica	Chloraea	Orchidaceae	Fanerógama	N	H	P	M			
Chusqueira aurea	Chusqueira	Asteraceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD	0.4	20	37.5
Chusquea culeou	Chusquea	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G			
Cirsium vulgare	Cirsium	Asteraceae	Fanerógama	E	H	A	NLD			
Colobanthus quitensis	Colobanthus	Caryophyllaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	7	2.3	13.1
Colobanthus sp	Colobanthus	Caryophyllaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	NLD	0.6	1.5	2.5
Colobanthus subulatus	Colobanthus	Caryophyllaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	7	2.2	9
Cortaderia egmontiana	Cortaderia	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G			
Cortaderia selloana	Cortaderia	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	1.1	56.8	80.3
Cotula sp	Cotula	Asteraceae	Fanerógama	E	H	P	NLD	0.2	0.7	0.7
Crepis capillaris	Crepis	Asteraceae	Fanerógama	E	H	A	NLD	1.1	0.8	3.1
Cynoglossum creticum	Cynoglossum	Boraginaceae	Fanerógama	E	H	A	NLD	0.6	0.9	1.5
Dactylis glomerata	Dactylis	Poaceae	Fanerógama	E	H	P	G	0.6	7.9	11.8
Deschampsia antarctica	Deschampsia	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	7.6	2.4	8.4
Deschampsia berteriana	Deschampsia	Poaceae	Fanerógama	N	H	A	G			
Deschampsia caespitosa	Deschampsia	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	2.8	3.8	15
Deschampsia patula	Deschampsia	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	2.5	6.6	31.7

<i>Deschampsia</i> sp	<i>Deschampsia</i>	Poaceae	Fanerógama	sd	H	sd	G	1.9	11.3	35.7
<i>Descurainia antarctica</i>	<i>Descurainia</i>	Brassicaceae	Fanerógama	N	H	A	NLD	0.2	5	5
<i>Descurainia sophia</i>	<i>Descurainia</i>	Brassicaceae	Fanerógama	E	H	A	NLD	0.2	4.1	4.1
<i>Deyeuxia diemii</i>	<i>Deyeuxia</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G			
<i>Deyeuxia poaeoides</i>	<i>Deyeuxia</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	2.1	14.5	49.5
<i>Deyeuxia</i> sp	<i>Deyeuxia</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	1.3	6.6	12.1
<i>Discaria chacaye</i>	<i>Discaria</i>	Rhamnaceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD	0.2	33.3	33.3
<i>Distichlis australis</i>	<i>Distichlis</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	2.1	10.1	15
<i>Distichlis scoparia</i>	<i>Distichlis</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	5.9	21.6	59.5
<i>Distichlis</i> sp	<i>Distichlis</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	0.8	15.9	55.8
<i>Distichlis spicata</i>	<i>Distichlis</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	1.5	40.2	80
<i>Draba funiculosa</i>	<i>Draba</i>	Brassicaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.2	0	0
<i>Draba verna</i>	<i>Draba</i>	Brassicaceae	Fanerógama	E	H	A	NLD	0.4	0.7	1.3
<i>Eleocharis melanostachys</i>	<i>Eleocharis</i>	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	0.4	4.6	8.6
<i>Eleocharis nubigena</i>	<i>Eleocharis</i>	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	14.4	23	90
<i>Eleocharis pseudoalbibracteata</i>	<i>Eleocharis</i>	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	5.7	20.9	62.7
<i>Eleocharis</i> sp	<i>Eleocharis</i>	Cyperaceae	Fanerógama	sd	H	sd	Gde	7.4	18.9	81.2
<i>Elymus angulatus</i>	<i>Elymus</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G			
<i>Elymus magellanicus</i>	<i>Elymus</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	0.4	2.5	2.5
<i>Elymus</i> sp	<i>Elymus</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	0.2	1.1	1.1
<i>Empetrum rubrum</i>	<i>Empetrum</i>	Ericaceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD	3.2	3.5	31.5
<i>Epilobium barbeyanum</i>	<i>Epilobium</i>	Onagraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
<i>Epilobium ciliatum</i>	<i>Epilobium</i>	Onagraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
<i>Epilobium</i> sp	<i>Epilobium</i>	Onagraceae	Fanerógama	sd	H	sd	NLD	0.4	0.1	0.1
<i>Eriachaenium magellanicum</i>	<i>Eriachaenium</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	3	7.9	32.3
<i>Erigeron andicola</i>	<i>Erigeron</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
<i>Erigeron imbricatus</i>	<i>Erigeron</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
<i>Erigeron myosotis</i>	<i>Erigeron</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	7.6	1.2	3.8
<i>Erigeron patagonicus</i>	<i>Erigeron</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.6	0.2	0.3
<i>Erodium cicutarium</i>	<i>Erodium</i>	Geraniaceae	Fanerógama	E	H	A	NLD	2.5	2.7	12.2
<i>Erodium</i> sp	<i>Erodium</i>	Geraniaceae	Fanerógama	E	H	A	NLD	0.2	0	0
<i>Erythranthe glabrata</i>	<i>Erythranthe</i>	Phrymaceae	Fanerógama	N	H	A	NLD	0.2	10	10
<i>Erythranthe lutea</i>	<i>Erythranthe</i>	Phrymaceae	Fanerógama	N	H	A	NLD			
<i>Escallonia virgata</i>	<i>Escallonia</i>	Escalloniaceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD			
<i>Euphorbia collina</i>	<i>Euphorbia</i>	Euphorbiaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
<i>Euphrasia antarctica</i>	<i>Euphrasia</i>	Orobanchaceae	Fanerógama	N	H	A	NLD	5.1	1.8	5.6
<i>Euphrasia meiantha</i>	<i>Euphrasia</i>	Orobanchaceae	Fanerógama	N	H	A	NLD			
<i>Euphrasia</i> sp	<i>Euphrasia</i>	Orobanchaceae	Fanerógama	N	sd	sd	NLD	0.2	1.1	1.1
<i>Euphrasia subexserta</i>	<i>Euphrasia</i>	Orobanchaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
<i>Festuca acanthophylla</i>	<i>Festuca</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G			
<i>Festuca arundinacea</i>	<i>Festuca</i>	Poaceae	Fanerógama	E	H	P	G	5.1	8.6	36.6
<i>Festuca bromoides</i>	<i>Festuca</i>	Poaceae	Fanerógama	E	H	A	G			
<i>Festuca gracillima</i>	<i>Festuca</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	4.2	3.4	14.5
<i>Festuca magellanica</i>	<i>Festuca</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	7	2.7	18.8
<i>Festuca megalura</i>	<i>Festuca</i>	Poaceae	Fanerógama	E	H	A	G	0.4	17.5	34.9
<i>Festuca myuros</i>	<i>Festuca</i>	Poaceae	Fanerógama	E	H	A	G			
<i>Festuca pallescens</i>	<i>Festuca</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	14	13.7	61.1
<i>Festuca pyrogea</i>	<i>Festuca</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	4	4.3	28.2

<i>Festuca rubra</i>	<i>Festuca</i>	Poaceae	Fanerógama	E	H	P	G	0.4	1.1	1.1
<i>Festuca</i> sp	<i>Festuca</i>	Poaceae	Fanerógama	sd	H	sd	G	1.7	4.2	8.8
<i>Fitzroya cupressoides</i>	<i>Fitzroya</i>	Cupressaceae	Fanerógama	N	AR	P	Co			
<i>Galium antarcticum</i>	<i>Galium</i>	Rubiaceae	Fanerógama	N	H	A	NLD	0.6	1.2	2.4
<i>Galium aparine</i>	<i>Galium</i>	Rubiaceae	Fanerógama	E	H	A	NLD	0.4	1.7	3
<i>Galium fuegianum</i>	<i>Galium</i>	Rubiaceae	Fanerógama	N	H	A	NLD	0.8	1	1.1
<i>Galium richardianum</i>	<i>Galium</i>	Rubiaceae	Fanerógama	N	H	A	NLD			
<i>Galium</i> sp	<i>Galium</i>	Rubiaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	NLD	0.4	0.9	1
<i>Gamocarpha alpina</i>	<i>Gamocarpha</i>	Calyceraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
<i>Gamocarpha</i> sp	<i>Gamocarpha</i>	Calyceraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	1.9	1.7	2.4
<i>Gamochaeta nivalis</i>	<i>Gamochaeta</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	1.1	0.7	1
<i>Gamochaeta</i> sp	<i>Gamochaeta</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	H	sd	NLD	0.2	1.1	1.1
<i>Gamochaeta stachydifolia</i>	<i>Gamochaeta</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
<i>Gaultheria marticensis</i>	<i>Gaultheria</i>	Ericaceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD			
<i>Gaultheria pumila</i>	<i>Gaultheria</i>	Ericaceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD	0.6	1.5	2.5
<i>Gavilea chica</i>	<i>Gavilea</i>	Orchidaceae	Fanerógama	N	H	P	M			
<i>Gentiana prostrata</i>	<i>Gentiana</i>	Gentianaceae	Fanerógama	N	H	A	NLD	1.3	1.1	1.1
<i>Gentianella magellanica</i>	<i>Gentianella</i>	Gentianaceae	Fanerógama	N	H	A	NLD	5.5	0.9	2.5
<i>Geranium sessiliflorum</i>	<i>Geranium</i>	Geraniaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.2	2.4	2.4
<i>Geranium</i> sp	<i>Geranium</i>	Geraniaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	4.2	1.2	6.6
<i>Geum magellanicum</i>	<i>Geum</i>	Rosaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	1.1	1	2.2
<i>Glycyrrhiza astragalina</i>	<i>Glycyrrhiza</i>	Fabaceae	Fanerógama	N	AR	P	LD	1.1	1.5	3.1
<i>Grindelia chilensis</i>	<i>Grindelia</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD	3	9.5	15
<i>Grindelia prunelloides</i>	<i>Grindelia</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	sd	P	NLD			
<i>Gunnera magellanica</i>	<i>Gunnera</i>	Gunneraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	2.5	7.1	30
<i>Gunnera</i> sp	<i>Gunnera</i>	Gunneraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.2	27	27
<i>Halerpestes cymbalaria</i>	<i>Halerpestes</i>	Ranunculaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.2	0.9	0.9
<i>Halerpestes uniflora</i>	<i>Halerpestes</i>	Ranunculaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.2	0.9	0.9
<i>Hieracium praealtum</i>	<i>Hieracium</i>	Asteraceae	Fanerógama	E	H	P	NLD	0.4	0.7	0.8
<i>Holcus lanatus</i>	<i>Holcus</i>	Poaceae	Fanerógama	E	H	A	G	9.3	14	80
<i>Holcus</i> sp	<i>Holcus</i>	Poaceae	Fanerógama	E	H	A	G	0.2	0.7	0.7
<i>Hordeum comosum</i>	<i>Hordeum</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	4.2	5.8	22.3
<i>Hordeum jubatum</i>	<i>Hordeum</i>	Poaceae	Fanerógama	E	H	P	G	3	14.3	25
<i>Hordeum lechleri</i>	<i>Hordeum</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	1.5	16.1	33.8
<i>Hordeum marinum</i>	<i>Hordeum</i>	Poaceae	Fanerógama	E	H	A	G	1.1	4.3	9.1
<i>Hordeum patagonicum</i>	<i>Hordeum</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	0.2	2.2	2.2
<i>Hordeum pubiflorum</i>	<i>Hordeum</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	17.2	7.6	37.5
<i>Hordeum</i> sp	<i>Hordeum</i>	Poaceae	Fanerógama	sd	H	sd	G	24.6	9.1	57.1
<i>Hydrocotyle chamaemorus</i>	<i>Hydrocotyle</i>	Araliaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.2	16.7	16.7
<i>Hypochoeris acaulis</i>	<i>Hypochoeris</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
<i>Hypochoeris hookeri</i>	<i>Hypochoeris</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.6	0.1	0.1
<i>Hypochoeris incana</i>	<i>Hypochoeris</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.4	3.1	5
<i>Hypochoeris patagonica</i>	<i>Hypochoeris</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
<i>Hypochoeris radicata</i>	<i>Hypochoeris</i>	Asteraceae	Fanerógama	E	H	P	NLD	4.2	4	52.7
<i>Hypochoeris</i> sp	<i>Hypochoeris</i>	Asteraceae	Fanerógama	sd	H	P	NLD	1.9	9.1	32.6
<i>Hypochoeris tenuifolia</i>	<i>Hypochoeris</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
<i>Isolepis cernua</i>	<i>Isolepis</i>	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	A	Gde	1.3	4.3	11.2
<i>Juncus balticus</i>	<i>Juncus</i>	Juncaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	55.1	21.6	95

<i>Juncus bufonius</i>	<i>Juncus</i>	Juncaceae	Fanerógama	N	H	A	Gde	0.2	0.8	0.8
<i>Juncus lesueurii</i>	<i>Juncus</i>	Juncaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	Gde	0.4	18.8	18.8
<i>Juncus scheuchzerioides</i>	<i>Juncus</i>	Juncaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	12.5	9	50.8
<i>Juncus sp</i>	<i>Juncus</i>	Juncaceae	Fanerógama	sd	H	sd	Gde	0.8	14	31.2
<i>Juncus stipulatus</i>	<i>Juncus</i>	Juncaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	1.9	15.4	62.7
<i>Koeleria fueguina</i>	<i>Koeleria</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	5.1	6.6	30.2
<i>Koeleria kurtzii</i>	<i>Koeleria</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G			
<i>Koeleria mendocinensis</i>	<i>Koeleria</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	1.1	2.1	2.6
<i>Koeleria sp</i>	<i>Koeleria</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	0.4	2.7	5
<i>Lactuca serriola</i>	<i>Lactuca</i>	Asteraceae	Fanerógama	E	H	A	NLD	1.1	0.2	0.6
<i>Lathyrus magellanicus</i>	<i>Lathyrus</i>	Fabaceae	Fanerógama	N	H	P	LD	0.4	1.6	3.2
<i>Lathyrus sp</i>	<i>Lathyrus</i>	Fabaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	LD	0.2	0.3	0.3
<i>Lepidium perfoliatum</i>	<i>Lepidium</i>	Brassicaceae	Fanerógama	E	H	A	NLD	0.8	4.3	10.3
<i>Lepidium sp</i>	<i>Lepidium</i>	Brassicaceae	Fanerógama	sd	H	sd	NLD	0.2	1.1	1.1
<i>Lepidophyllum cupressiforme</i>	<i>Lepidophyllum</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD	0.6	26.7	37.5
<i>Leptinella scariosa</i>	<i>Leptinella</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	9.3	8.9	47.9
<i>Leucanthemum vulgare</i>	<i>Leucanthemum</i>	Asteraceae	Fanerógama	E	H	P	NLD	0.2	2.5	2.5
<i>Leucheria nutans</i>	<i>Leucheria</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
<i>Limonium brasiliense</i>	<i>Limonium</i>	Plumbaginaceae	Fanerógama	N	sd	P	NLD	0.4	2.1	2.5
<i>Lobelia oligophylla</i>	<i>Lobelia</i>	Campanulaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	21.4	3.5	41.6
<i>Lobelia sp</i>	<i>Lobelia</i>	Campanulaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	NLD	0.2	0	0
<i>Lomatia hirsuta</i>	<i>Lomatia</i>	Proteaceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD			
<i>Lotus corniculatus</i>	<i>Lotus</i>	Fabaceae	Fanerógama	E	H	P	LD	0.2	5	5
<i>Luzula alopecurus</i>	<i>Luzula</i>	Juncaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	3.2	1.3	5
<i>Luzula chilensis</i>	<i>Luzula</i>	Juncaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	2.1	2.7	20.7
<i>Luzula racemosa</i>	<i>Luzula</i>	Juncaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde			
<i>Lycium chilense</i>	<i>Lycium</i>	Solanaceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD	0.4	2.5	2.5
<i>Lycium repens</i>	<i>Lycium</i>	Solanaceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD	1.3	0.5	2.4
<i>Madia sativa</i>	<i>Madia</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	H	A	NLD	0.2	0.4	0.4
<i>Marsippospermum grandiflorum</i>	<i>Marsippospermum</i>	Juncaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	0.2	18.8	18.8
<i>Matricaria sp</i>	<i>Matricaria</i>	Asteraceae	Fanerógama	E	H	A	NLD	0.2	2	2
<i>Medicago lupulina</i>	<i>Medicago</i>	Fabaceae	Fanerógama	E	H	A	LD	5.7	3.9	21.1
<i>Melilotus albus</i>	<i>Melilotus</i>	Fabaceae	Fanerógama	E	sd	A	LD	0.2	0.1	0.1
<i>Melilotus indicus</i>	<i>Melilotus</i>	Fabaceae	Fanerógama	E	sd	A	LD	0.4	1.2	2.3
<i>Mentha arvensis</i>	<i>Mentha</i>	Lamiaceae	Fanerógama	E	H	P	NLD	0.4	18.6	22.2
<i>Mentha sp</i>	<i>Mentha</i>	Lamiaceae	Fanerógama	E	H	P	NLD	0.2	0.1	0.1
<i>Microsteris gracilis</i>	<i>Microsteris</i>	Polemoniaceae	Fanerógama	N	H	A	NLD	1.1	1.5	2.5
<i>Montia fontana</i>	<i>Montia</i>	Montiaceae	Fanerógama	N	H	A	NLD	1.1	2.1	5.8
<i>Myoschilos oblongum</i>	<i>Myoschilos</i>	Santalaceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD			
<i>Myosotis arvensis</i>	<i>Myosotis</i>	Boraginaceae	Fanerógama	E	H	A	NLD	0.4	1.5	1.8
<i>Myosurus apetalus</i>	<i>Myosurus</i>	Ranunculaceae	Fanerógama	N	H	A	NLD			
<i>Nassauvia aculeata</i>	<i>Nassauvia</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	sd	P	NLD	0.2	0.3	0.3
<i>Nassauvia darwinii</i>	<i>Nassauvia</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	sd	P	NLD	0.2	1.1	1.1
<i>Nassauvia sp</i>	<i>Nassauvia</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	sd	P	NLD	0.2	1.1	1.1
<i>Nasturtium officinale</i>	<i>Nasturtium</i>	Brassicaceae	Fanerógama	E	H	P	NLD	0.4	45	50
<i>Navarretia involucrata</i>	<i>Navarretia</i>	Polemoniaceae	Fanerógama	N	H	A	NLD			
<i>Nicoraepoa andina</i>	<i>Nicoraepoa</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	0.2	1	1
<i>Nicoraepoa stepparia</i>	<i>Nicoraepoa</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	1.9	16	37.4

<i>Nitrophila australis</i>	<i>Nitrophila</i>	Chenopodiaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	5.9	7.1	42.3
<i>Nothofagus antarctica</i>	<i>Nothofagus</i>	Nothofagaceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD			
<i>Nothofagus dombeyi</i>	<i>Nothofagus</i>	Nothofagaceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD			
<i>Ochetophila nana</i>	<i>Ochetophila</i>	Rhamnaceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD			
<i>Ochetophila trinervis</i>	<i>Ochetophila</i>	Rhamnaceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD	3	9.4	47.4
<i>Olsynium junceum</i>	<i>Olsynium</i>	Iridaceae	Fanerógama	N	H	P	M			
<i>Oreopolus glacialis</i>	<i>Oreopolus</i>	Rubiaceae	Fanerógama	N	H	A	NLD			
<i>Oxalis enneaphylla</i>	<i>Oxalis</i>	Oxalidaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.6	0	0
<i>Oxychloe bisexualis</i>	<i>Oxychloe</i>	Juncaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde			
<i>Pappostipa chrysophylla</i>	<i>Pappostipa</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	0.4	25.3	37.5
<i>Pappostipa humilis</i>	<i>Pappostipa</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	3.2	7.3	25.9
<i>Pappostipa speciosa</i>	<i>Pappostipa</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	4.4	15.9	40.5
<i>Paspalum dilatatum</i>	<i>Paspalum</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	0.2	4.9	4.9
<i>Patosia clandestina</i>	<i>Patosia</i>	Juncaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde			
<i>Perezia pilifera</i>	<i>Perezia</i>	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	1.9	1.1	1.1
<i>Phacelia secunda</i>	<i>Phacelia</i>	Boraginaceae	Fanerógama	N	sd	P	NLD			
<i>Phleum alpinum</i>	<i>Phleum</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	6.6	1.4	2.5
<i>Phleum pratense</i>	<i>Phleum</i>	Poaceae	Fanerógama	E	H	P	G	2.3	8	32.5
<i>Phleum sp</i>	<i>Phleum</i>	Poaceae	Fanerógama	sd	H	P	G	4.7	1.8	5
<i>Phragmites australis</i>	<i>Phragmites</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	0.2	4.9	4.9
<i>Plantago australis</i>	<i>Plantago</i>	Plantaginaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	3.6	7.3	25
<i>Plantago barbata</i>	<i>Plantago</i>	Plantaginaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	3.6	23.3	90.9
<i>Plantago lanceolata</i>	<i>Plantago</i>	Plantaginaceae	Fanerógama	E	H	P	NLD	3.6	3.3	35.6
<i>Plantago litorea</i>	<i>Plantago</i>	Plantaginaceae	Fanerógama	N	H	A	NLD	1.1	3.5	9.1
<i>Plantago maritima</i>	<i>Plantago</i>	Plantaginaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.4	3.1	5
<i>Plantago monanthos</i>	<i>Plantago</i>	Plantaginaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.4	0.9	1.1
<i>Plantago sp</i>	<i>Plantago</i>	Plantaginaceae	Fanerógama	sd	H	sd	NLD	3.4	3	25.7
<i>Poa annua</i>	<i>Poa</i>	Poaceae	Fanerógama	E	H	A	G	0.4	7.9	15.4
<i>Poa atropidiformis</i>	<i>Poa</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	0.8	8.2	18.8
<i>Poa lanuginosa</i>	<i>Poa</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	4.7	7.3	15
<i>Poa ligularis</i>	<i>Poa</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	0.2	14.4	14.4
<i>Poa nemoralis</i>	<i>Poa</i>	Poaceae	Fanerógama	E	H	P	G	0.2	44.5	44.5
<i>Poa obvallata</i>	<i>Poa</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G			
<i>Poa pratensis</i>	<i>Poa</i>	Poaceae	Fanerógama	E	H	P	G	55.1	15.5	88.9
<i>Poa sp</i>	<i>Poa</i>	Poaceae	Fanerógama	sd	H	sd	G	2.8	6.1	27.8
<i>Poa spiciformis</i>	<i>Poa</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	1.1	6.5	20.7
<i>Poa trivialis</i>	<i>Poa</i>	Poaceae	Fanerógama	E	H	P	G	0.4	5.5	9.8
<i>Polygala darwiniana</i>	<i>Polygala</i>	Polygalaceae	Fanerógama	N	H	A	NLD	0.4	0.4	0.7
<i>Polygala sp</i>	<i>Polygala</i>	Polygalaceae	Fanerógama	N	sd	sd	NLD	0.6	2.2	2.5
<i>Polygonum sp</i>	<i>Polygonum</i>	Polygonaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	NLD	0.6	12.9	19
<i>Polypogon australis</i>	<i>Polypogon</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G			
<i>Polypogon magellanicus</i>	<i>Polypogon</i>	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	0.2	5.7	5.7
<i>Polypogon sp</i>	<i>Polypogon</i>	Poaceae	Fanerógama	sd	H	sd	G	0.2	0.5	0.5
<i>Potentilla anserina</i>	<i>Potentilla</i>	Rosaceae	Fanerógama	E	H	P	NLD	2.1	5.4	29.4
<i>Potentilla chilensis</i>	<i>Potentilla</i>	Rosaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.2	0.1	0.1
<i>Potentilla sp</i>	<i>Potentilla</i>	Rosaceae	Fanerógama	sd	H	P	NLD	0.4	18	32.5
<i>Pratia sp</i>	<i>Pratia</i>	Campanulaceae	Fanerógama	sd	H	sd	NLD	0.2	0.1	0.1
<i>Primula magellanica</i>	<i>Primula</i>	Primulaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.8	1	1.1

Primula sp	Primula	Primulaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.4	0.9	1.1
Puccinellia biflora	Puccinellia	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	0.2	2.5	2.5
Puccinellia glaucescens	Puccinellia	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	1.1	17	25
Puccinellia magellanica	Puccinellia	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	2.3	10	39.8
Puccinellia pusilla	Puccinellia	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	4	12.7	39
Puccinellia sp	Puccinellia	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	1.1	4.5	14
Ranunculus peduncularis	Ranunculus	Ranunculaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	1.3	3.5	13.9
Ranunculus sp	Ranunculus	Ranunculaceae	Fanerógama	sd	H	sd	NLD	2.5	1.3	2.6
Rorippa philippiana	Rorippa	Brassicaceae	Fanerógama	N	H	A	NLD			
Rosa rubiginosa	Rosa	Rosaceae	Fanerógama	E	AR	P	NLD	3.6	2.7	13.6
Rumex acetosella	Rumex	Polygonaceae	Fanerógama	E	H	P	NLD	4	2.9	15.4
Rumex crispus	Rumex	Polygonaceae	Fanerógama	E	H	P	NLD	4.2	1.1	9.7
Rytidosperma lechleri	Rytidosperma	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G			
Rytidosperma sp	Rytidosperma	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G			
Rytidosperma virescens	Rytidosperma	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	2.1	3.3	7.7
Samolus spathulatus	Samolus	Primulaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	4	4.9	17.8
Sarcocornia ambigua	Sarcocornia	Chenopodiaceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD	0.8	23.4	37.5
Schinus odonelli	Schinus	Anacardiaceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD	0.2	0.1	0.1
Schoenoplectus sp	Schoenoplectus	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	0.4	14.5	19
Schoenus andinus	Schoenus	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde			
Scirpus sp	Scirpus	Cyperaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	0.4	7.5	13
Scutellaria nummulariifolia	Scutellaria	Lamiaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.2	0.8	0.8
Senecio bracteolatus	Senecio	Asteraceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD	3.2	3.1	11.3
Senecio filaginoides	Senecio	Asteraceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD	2.3	5.1	15
Senecio fistulosus	Senecio	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
Senecio linariifolius	Senecio	Asteraceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD			
Senecio magellanicus	Senecio	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.6	1.2	2.5
Senecio miser	Senecio	Asteraceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD	0.2	0	0
Senecio pachyphyllos	Senecio	Asteraceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD			
Senecio sp	Senecio	Asteraceae	Fanerógama	sd	sd	sd	NLD	1.5	4.1	8.8
Senecio subulatus	Senecio	Asteraceae	Fanerógama	N	AR	P	NLD	0.6	9.3	15
Silene antarctica	Silene	Caryophyllaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
Silene magellanica	Silene	Caryophyllaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.2	1.1	1.1
Sisyrinchium chilense	Sisyrinchium	Iridaceae	Fanerógama	N	H	P	M			
Sisyrinchium patagonicum	Sisyrinchium	Iridaceae	Fanerógama	N	H	P	M	1.5	1.5	2.6
Sisyrinchium sp	Sisyrinchium	Iridaceae	Fanerógama	N	H	sd	M	1.9	0.3	0.5
Sorghum sp	Sorghum	Poaceae	Fanerógama	sd	H	sd	G	0.6	0.1	0.1
Stellaria alsine	Stellaria	Caryophyllaceae	Fanerógama	E	H	P	NLD			
Stellaria debilis	Stellaria	Caryophyllaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	2.8	2	6.9
Stellaria media	Stellaria	Caryophyllaceae	Fanerógama	E	H	A	NLD	0.8	0.1	0.1
Stellaria sp	Stellaria	Caryophyllaceae	Fanerógama	sd	H	sd	NLD	0.4	1.1	1.1
Stuckenia filiformis	Stuckenia	Potamogetonaceae	Fanerógama	N	H	P	M	0.8	0.6	1.1
Symphyotrichum glabrifolium	Symphyotrichum	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
Taraxacum gilliesii	Taraxacum	Asteraceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	3	1.7	8.8
Taraxacum officinale	Taraxacum	Asteraceae	Fanerógama	E	H	P	NLD	54.9	10.3	68.6
Taraxacum sp	Taraxacum	Asteraceae	Fanerógama	sd	H	P	NLD	1.3	3.8	16.9
Tomostima australis	Tomostima	Brassicaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
Trifolium dubium	Trifolium	Fabaceae	Fanerógama	E	H	A	LD	0.2	6.6	6.6

Trifolium pratense	Trifolium	Fabaceae	Fanerógama	E	H	P	LD	0.8	8.1	22.9
Trifolium repens	Trifolium	Fabaceae	Fanerógama	E	H	P	LD	28	14.8	60
Trifolium spadicum	Trifolium	Fabaceae	Fanerógama	E	H	A	LD	0.2	0.9	0.9
Triglochin concinna	Triglochin	Juncaginaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	0.4	5.3	9.6
Triglochin palustris	Triglochin	Juncaginaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	0.2	2.4	2.4
Triglochin sp	Triglochin	Juncaginaceae	Fanerógama	N	H	P	Gde	0.2	1.1	1.1
Tripleurospermum inodorum	Tripleurospermum	Asteraceae	Fanerógama	E	H	A	NLD	0.2	0.3	0.3
Trisetum barbinode	Trisetum	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G			
Trisetum caudulatum	Trisetum	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G			
Trisetum sp	Trisetum	Poaceae	Fanerógama	sd	H	P	G	3.6	2.2	18.8
Trisetum spicatum	Trisetum	Poaceae	Fanerógama	N	H	P	G	12.9	4	18.8
Unknown 28_Cyperaceae	sd	Cyperaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	Gde	0.8	3.5	11
Unknown04	sd	sd	Fanerógama	sd	sd	sd	sd	0.2	1.1	1.1
Unknown1	sd	sd	Fanerógama	sd	sd	sd	sd	0.6	7	18.8
Unknown10	sd	sd	Fanerógama	sd	sd	sd	sd	0.2	5	5
Unknown11_Efimera	sd	sd	Fanerógama	sd	sd	sd	sd	0.2	0.3	0.3
Unknown12_Poaceae	sd	Poaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	G	0.2	1	1
Unknown13_Poaceae	sd	Poaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	G	0.2	1.6	1.6
Unknown14_Poaceae	sd	Poaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	G	0.2	7.8	7.8
Unknown15_Poaceae	sd	Poaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	G	0.2	7.8	7.8
Unknown16_Poaceae	sd	Poaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	G	0.2	5	5
Unknown17	sd	sd	Fanerógama	sd	sd	sd	sd	0.2	1	1
Unknown18_Leguminosa	sd	Fabaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	LD	0.2	1.1	1.1
Unknown19_Leguminosa	sd	Fabaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	LD	0.2	1.1	1.1
Unknown2	sd	sd	Fanerógama	sd	sd	sd	sd	0.2	0	0
Unknown20_magellanicum	sd	sd	Fanerógama	sd	sd	sd	sd	0.2	1.1	1.1
Unknown21_Poaceae	sd	Poaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	G	0.8	11.7	15
Unknown22_Dicotiledonea	sd	sd	Fanerógama	sd	H	sd	NLD	3.2	12.5	20
Unknown23	sd	sd	Fanerógama	sd	sd	sd	sd	0.2	0.1	0.1
Unknown24	sd	sd	Fanerógama	sd	sd	sd	sd	0.2	1.7	1.7
Unknown25	sd	sd	Fanerógama	sd	sd	sd	sd	0.2	1.1	1.1
Unknown26	sd	sd	Fanerógama	sd	H	sd	sd	0.2	0.1	0.1
Unknown27	sd	sd	Fanerógama	sd	H	sd	sd	0.2	13.1	13.1
Unknown29_Latifoliada	sd	sd	Fanerógama	sd	sd	sd	NLD	1.3	1.6	2.6
Unknown3	sd	sd	Fanerógama	sd	sd	sd	sd	0.2	1.9	1.9
Unknown30_Poaceae	sd	Poaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	G	0.4	1.3	2
Unknown31_Poaceae	sd	Poaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	G	0.2	2.2	2.2
Unknown32_Polemoniaceae	sd	Polemoniaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	NLD	0.2	6.3	6.3
Unknown33	sd	sd	Fanerógama	sd	sd	sd	sd	0.2	1.1	1.1
Unknown34	sd	sd	Fanerógama	sd	sd	sd	sd	0.2	1.1	1.1
Unknown35	sd	sd	Fanerógama	sd	sd	sd	sd	0.4	1.2	2.3
Unknown36_Cruciferae	sd	Cruciferae	Fanerógama	sd	sd	sd	NLD	0.2	0	0
Unknown37_Patagonicum	sd	sd	Fanerógama	N	sd	sd	sd	0.2	0.8	0.8
Unknown38_Apiaceae	sd	Apiaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	NLD	0.6	1.4	1.9
Unknown5_Caryophyllaceae	sd	Caryophyllaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	NLD	0.6	0.8	2.4
Unknown6_Cyperaceae	sd	Cyperaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	Gde	0.2	28.7	28.7
Unknown7_Cyperaceae	sd	Cyperaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	Gde	0.6	2	2.3
Unknown8_Cyperaceae	sd	Cyperaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	Gde	0.2	61.4	61.4

Unknown9_Asteraceae	sd	Asteraceae	Fanerógama	sd	sd	sd	NLD	0.2	0	0
Valeriana macrorrhiza	Valeriana	Caprifoliaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD			
Veronica arvensis	Veronica	Plantaginaceae	Fanerógama	E	H	A	NLD			
Veronica serpyllifolia	Veronica	Plantaginaceae	Fanerógama	E	H	P	NLD	2.5	7.3	23.5
Vicia magellanica	Vicia	Fabaceae	Fanerógama	N	H	A	LD	0.4	1.4	1.9
Vicia sp	Vicia	Fabaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	LD	2.8	0.9	3.2
Viola maculata	Viola	Violaceae	Fanerógama	N	H	P	NLD	0.2	0.3	0.3
Vulpia sp	Vulpia	Poaceae	Fanerógama	sd	sd	sd	G	0.8	0.9	2.2
Blechnum penna-marina	Blechnum	Blechnaceae	No Phanerógama	N	H	P	Cr	0.2	8.8	8.8
Sphagnum magellanicum	Sphagnum	Sphagnaceae	No Phanerógama	N	Mu	sd	Cr			
Unknown_Bryophyta	sd	sd	No Phanerógama	sd	Mu	sd	Cr	0.8	9.9	27.5
Unknown_Criptogama	sd	sd	No Phanerógama	sd	sd	sd	Cr	2.1	9.2	42.8

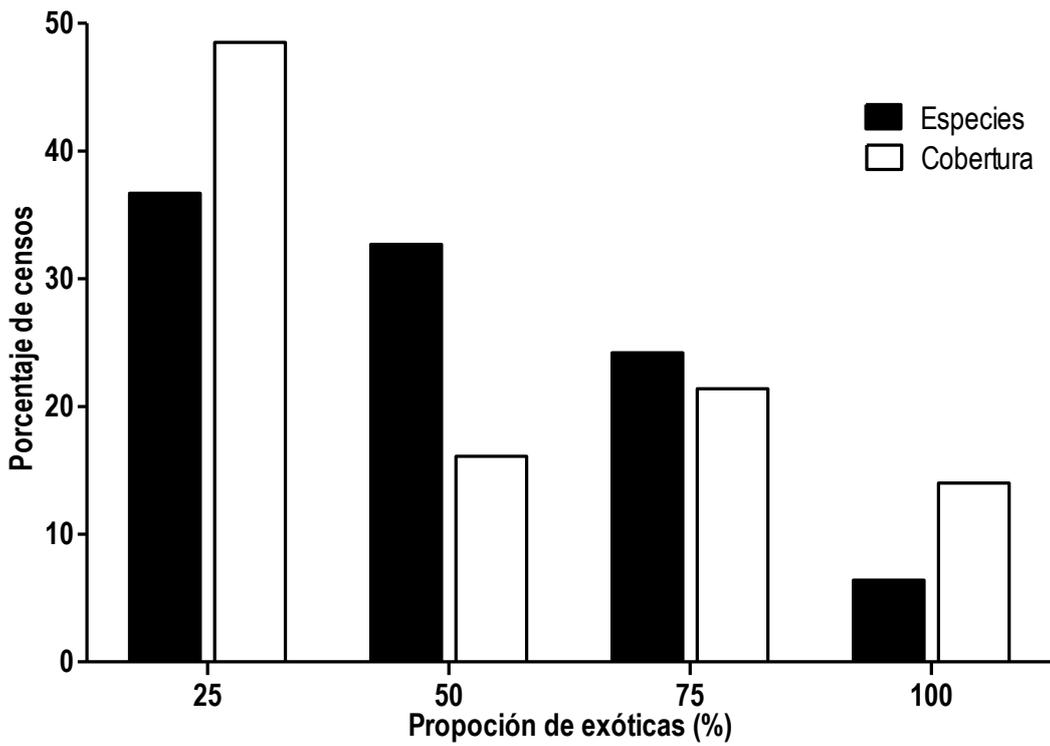


Figura A1. Distribución de frecuencia del porcentaje de censos por abundancia de especies exóticas (0-25%; 25-50%; 50-75%; 75-100%), expresado en número porcentual de especies exóticas (barras negras) y cobertura exótica (barras blancas).

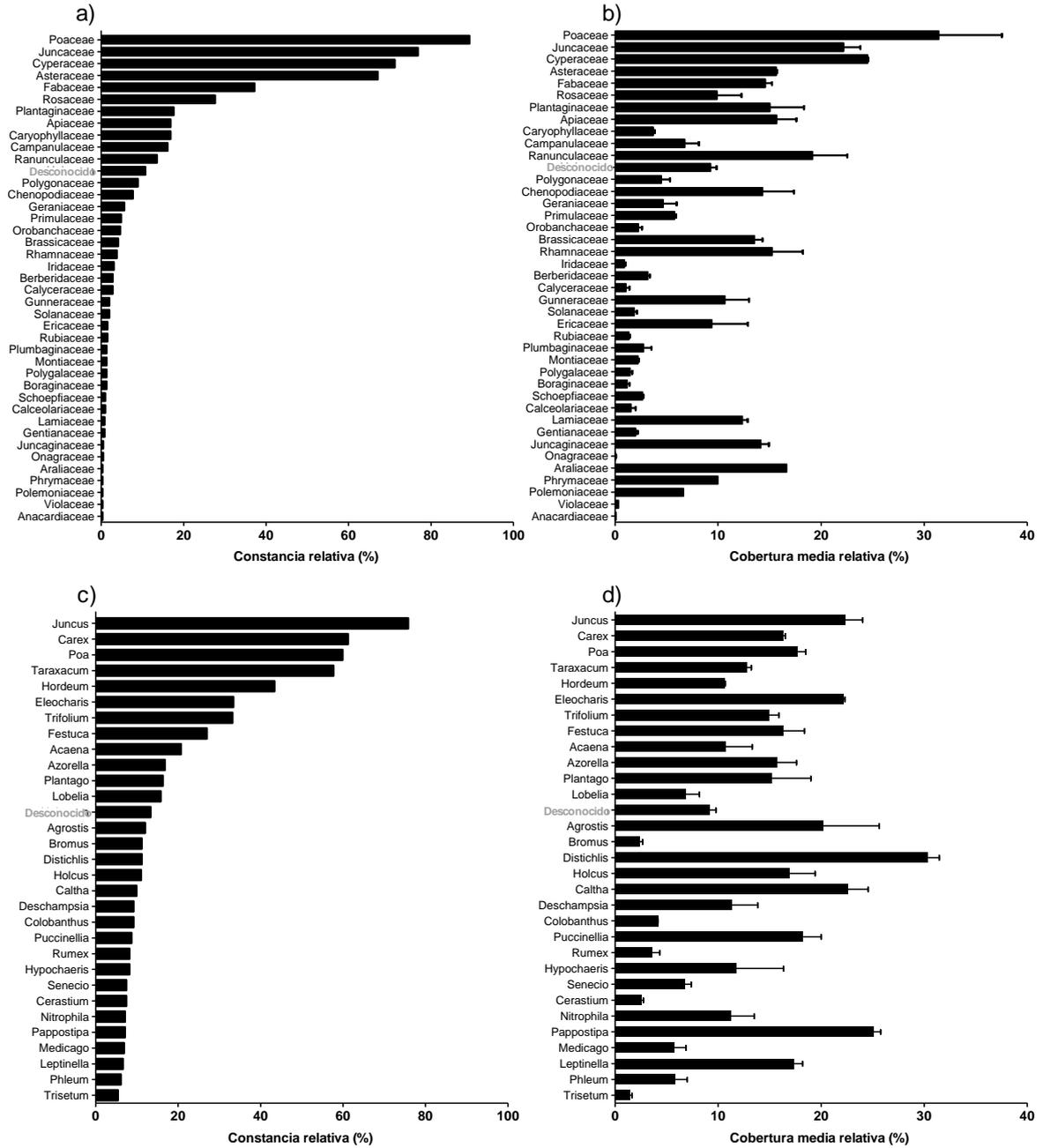


Figura A2. Constancia relativa (a y c) y cobertura media relativa (b y d) por familia (a y b) y género (c y d) para 392 sitios de mallines patagónicos. Las familias y los géneros de las especies que no se pudieron determinar se agrupan como "Desconocido" en letras grises. Las líneas horizontales representan la desviación estándar. En cuanto a los géneros, solo se presentan aquellos con valores de constancia relativa superiores al 5%, lo que representó el 25% del total de géneros presentes en este conjunto de datos.

Comunidad	Género	Constancia relativa (%)	Cobertura media (%)
A	Juncus	100	38.1
A	Taraxacum	69	9.5
A	Poa	62	19.7
A	Carex	62	9.9
B	Poa	100	35.6
B	Taraxacum	80	15.5
B	Juncus	76	13.1
B	Trifolium	72	19.8
B	Carex	64	8.6
C	Poa	92	14.1
C	Taraxacum	86	23.2
C	Hordeum	78	22.7
C	Carex	59	8.3
C	Juncus	57	9.9
D	Caltha	100	49.3
D	Carex	96	11.3
D	Poa	85	2.2
D	Acaena	81	2.8
D	Festuca	77	3.2
D	Hordeum	62	3.4
D	Azorella	58	2.6
D	Juncus	54	11.6
D	Lobelia	54	3.2
D	Phleum	54	1.5
E	Distichlis	85	32.4
E	Juncus	76	13.8
E	Pappostipa	59	21.6
E	Poa	59	7.7
F	Festuca	100	34.9
F	Juncus	91	10.2
F	Poa	86	12.9
F	Taraxacum	86	9.0
F	Carex	82	6.1
G	Juncus	61	10.1
G	Hordeum	57	6.4
H	Acaena	85	17.1
H	Taraxacum	80	6.7
H	Hordeum	75	7.0
H	Azorella	73	27.1
H	Carex	73	9.9
H	Poa	73	4.3
H	Trisetum	70	5.2
H	Agrostis	65	5.5
H	Festuca	63	6.8
I	Eleocharis	100	45.9
I	Carex	69	20.5
I	Juncus	67	23.1
J	Carex	100	49.9
J	Poa	64	13.2
J	Hordeum	61	4.3
J	Juncus	52	11.9

Cuadro A2. Géneros presentes en cada una de las diez comunidades vegetales de mallines (A – J). Se muestra la constancia, relativa a la cantidad de censos que componen cada comunidad, y la cobertura promedio de los géneros en cada comunidad. Solo se muestran los géneros que en la comunidad presentaron una constancia relativa mayor al 50%.

8. Apéndice B

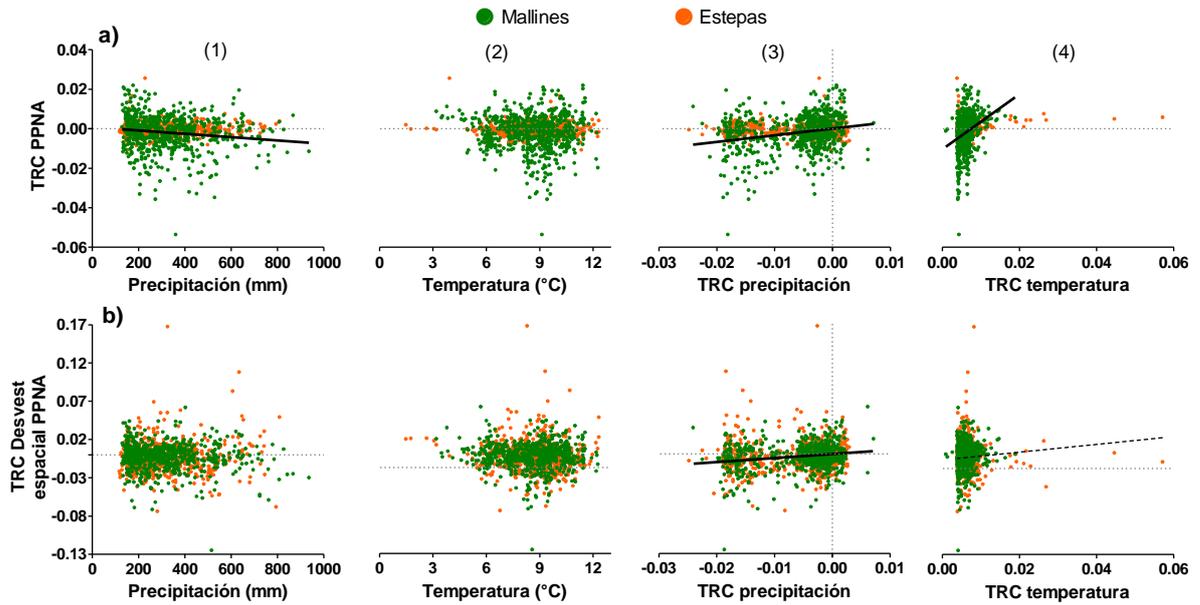


Figura B1. Tasa relativa de cambio (TRC) de la productividad primaria neta aérea (PPNA) (a) y TRC del desvío estándar espacial de la PPNA (b) en función de la precipitación media anual (1), la temperatura media anual (2), la TRC de la precipitación (3), y la TRC de la temperatura (4), en mallines (puntos verdes) y estepas (puntos naranjas). Cada punto corresponde a un área de mallín o estepa evaluada, para el período comprendido entre los años 2000 y 2019. Las líneas negras representan el ajuste de un modelo lineal estadísticamente significativo (valor $p < 0.05$) para mallines o ambos (línea fina discontinua, sin diferencia entre sus pendientes). Paneles a.1, a.3 y a.4 son los mismos representados en la figura 3.4. Para mayor detalle de los modelos representados en esta figura ver cuadro B1.

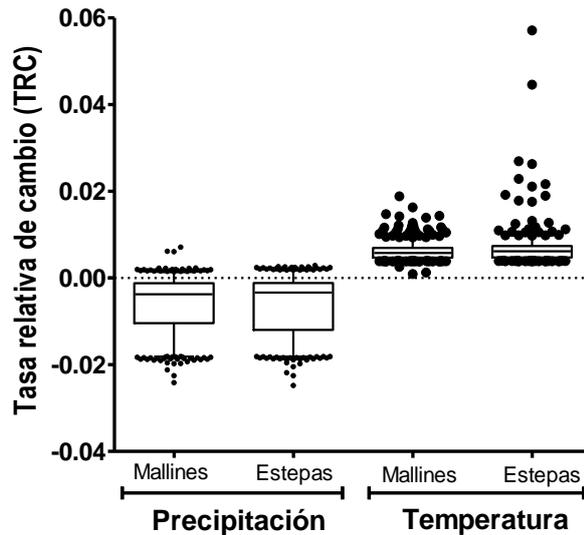


Figura B2. Boxplot de la tasa relativa de cambio (TRC) de la precipitación y la temperatura media anual registradas en áreas de mallín y estepa para el período 2000 – 2019.

Cuadro B1. Modelos de regresión múltiple de (a) la tasa relativa de cambio (TRC) de la productividad primaria neta aérea (PPNA) media anual y (b) la TRC del desvío estándar (desvest) espacial de la PPNA, en función del tipo de vegetación (TVeg, ya sea mallín o estepa), de los controles ambientales, precipitación media anual (PMA) y temperatura media anual (TMA), y sus respectivas TRC (TRC_{PMA} y TRC_{TMA}). En la primera columna se indican los tres tipos de modelos evaluados, a partir de los que se representa la asociación de las variables dependientes mencionadas (a y b) con el TVeg y: (1) la PMA; (2) la TMA; (3) con ambos controles ambientales estandarizados (PMA_{est} y TMA_{est}); (4) la TRC_{PMA} ; (5) la TRC_{TMA} ; (6) con ambas TRC (TRC_{PMA} y TRC_{TMA}). Los modelos (1), (2), (4) y (5) son aquellos representados gráficamente en la figura B1. Para cada variable dependiente incluida en los modelos se reportan los estimadores, el error estándar, el valor p y el R^2 ajustado. El intercepto hace referencia a áreas de estepa sin efecto de las variables independientes. Los efectos significativos (valor $p < 0.05$) se indican en negrita.

Modelo	Variable independiente	a) TRC PPNA media anual				b) TRC Desvest espacial PPNA			
		Estimador	Error estándar	valor p	R2 aj.	Estimador	Error estándar	valor p	R2 aj.
(1) Y f PMA * TVeg	Intercepto	-0.000774	0.000641	0.228	0.03	-0.004181	0.001781	0.019	0.002
	PMA	0.000002	0.000002	0.421		0.000003	0.000005	0.555	
	TVeg_Mallin	0.001664	0.000893	0.063		0.004740	0.002482	0.056	
	PMA * TVeg_Mallin	-0.000010	0.000003	0.000		-0.000014	0.000007	0.055	
(2) Y f TMA * TVeg	Intercepto	0.000023	0.001600	0.989	0.01	0.003873	0.004409	0.380	0.0005
	TMA	-0.000038	0.000182	0.835		-0.000819	0.000501	0.103	
	TVeg_Mallin	-0.000777	0.002111	0.713		-0.003304	0.005817	0.570	
	TMA * TVeg_Mallin	-0.000089	0.000241	0.712		0.000416	0.000664	0.532	
(3) Y f PMA * TMA * TVeg	Intercepto	-0.000272	0.000270	0.314	0.05	-0.003190	0.000755	0.000	0.007
	PMA_est	0.000178	0.000320	0.578		0.000370	0.000894	0.679	
	TMA_est	-0.000001	0.000308	0.999		-0.001369	0.000861	0.112	
	TVeg_Mallin	-0.002435	0.000393	0.000		-0.000763	0.001099	0.488	
	PMA_est * TMA_est	0.000208	0.000410	0.612		-0.000352	0.001145	0.759	
	PMA_est * TVeg_Mallin	-0.000709	0.000336	0.035		-0.000664	0.000939	0.479	
	TMA_est * TVeg_Mallin	-0.000879	0.000417	0.035		-0.000352	0.001167	0.763	
PMA_est * TMA_est * TVeg_Mallin	-0.000487	0.000427	0.255	-0.000564	0.001193	0.636			
(4) Y f TRC_{PMA} * TVeg	Intercepto	-0.000340	0.000356	0.340	0.06	-0.002611	0.001000	0.009	0.02
	TRC_{PMA}	-0.005739	0.040068	0.886		0.102268	0.112580	0.364	
	TVeg_Mallin	0.000448	0.000496	0.367		0.002735	0.001393	0.050	
	TRC_{PMA} * TVeg_Mallin	0.342818	0.056813	0.000		0.417705	0.159628	0.009	
(5) Y f TRC_{TMA} * TVeg	Intercepto	-0.000561	0.000562	0.319	0.09	-0.006496	0.001613	0.000	0.01
	TRC_{TMA}	0.039750	0.077686	0.609		0.508699	0.222815	0.023	
	TVeg_Mallin	-0.009847	0.001003	0.000		-0.003184	0.002877	0.269	
	TRC_{TMA} * TVeg_Mallin	1.358374	0.150748	0.000		0.600986	0.432369	0.165	
(6) Y f TRC_{PMA} * TRC_{TMA} * TVeg	Intercepto	-0.000738	0.000993	0.458	0.1	-0.007068	0.002851	0.013	0.0001
	TRC_{PMA}	-0.024111	0.202306	0.905		-0.197426	0.580609	0.734	
	TRC_{TMA}	0.055110	0.147957	0.710		0.631104	0.424630	0.137	
	TVeg_Mallin	-0.007043	0.001661	0.000		0.007260	0.004767	0.128	
	TRC_{PMA} * TRC_{TMA}	2.105369	40.608732	0.959		44.541787	116.545281	0.702	
	TRC_{PMA} * TVeg_Mallin	0.195890	0.255047	0.443		1.213986	0.731973	0.097	
	TRC_{TMA} * TVeg_Mallin	1.083903	0.246622	0.000		-0.706574	0.707796	0.318	
TRC_{PMA} * TRC_{TMA} * TVeg_Mallin	-0.553675	50.071924	0.991	-153.934277	143.704228	0.284			

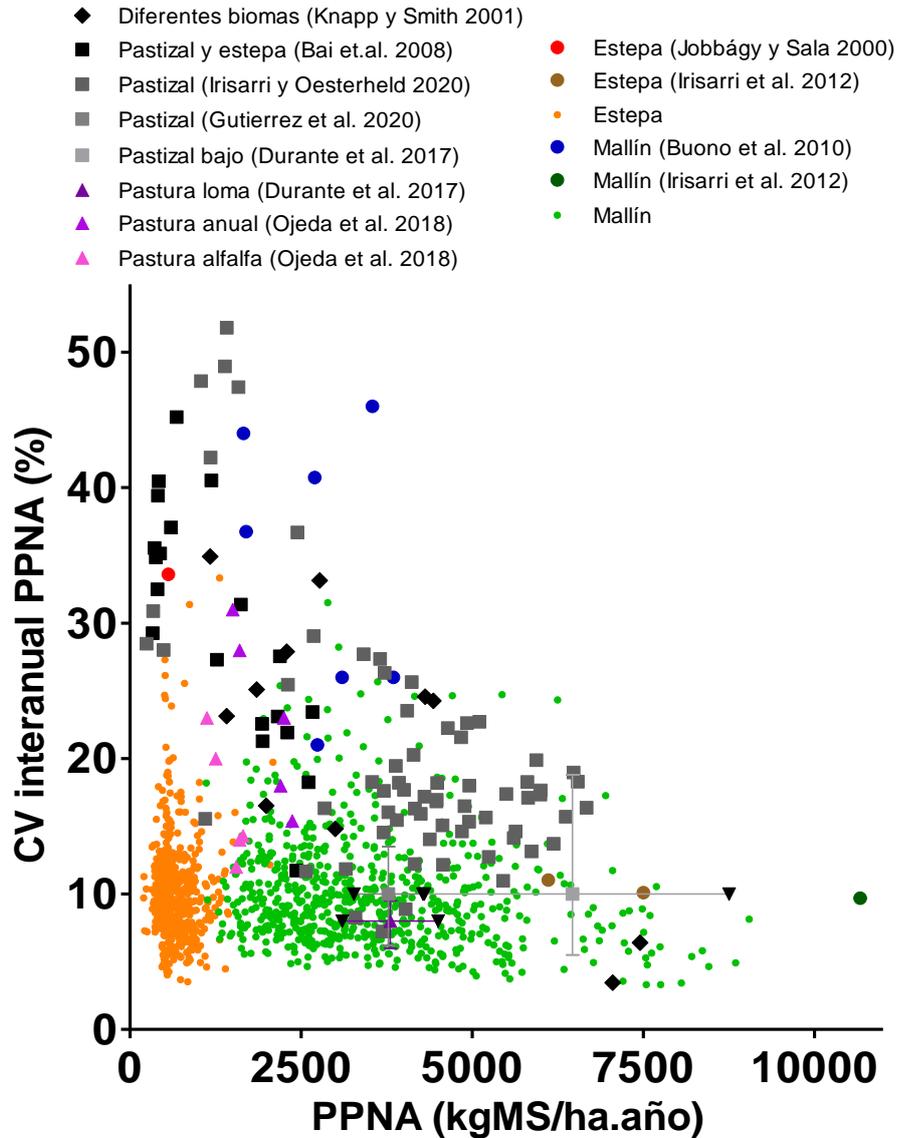


Figura B3. Relación entre el coeficiente de variación (CV) interanual de la productividad primaria neta aérea (PPNA) y la PPNA media anual para diferentes biomas (rombos negros), pastizales (cuadrados en escala gris), pasturas (triángulos en escala violeta), y estepas (escala roja) y mallines (azul, verde claro y verde oscuro) de Patagonia (círculos). Diferentes biomas de norte América (Knapp y Smith 2001); pastizales y estepas de Mongolia (negro, Bai et al. 2008); pastizales templados de Argentina (gris oscuro, Irisarri y Oesterheld 2020); pastizales templados de Uruguay (gris, Gutiérrez et al. 2020); pastizales de zonas bajas (gris claro) y pasturas de loma (violeta) de la Pampa Deprimida argentina (Durante et al. 2017); pasturas anuales (lila) y perennes de alfalfa (rosa) de la región pampeana de Argentina (Ojeda et al. 2018); estepas (rojo, Jobaggy y Sala 2000; marrón, Irisarri et al. 2012; naranja, áreas evaluadas en este capítulo) y mallines (azul, Buono et al. 2010; verde oscuro, Irisarri et al. 2012; verde claro, áreas evaluadas en este capítulo). Líneas verticales y horizontales representan el rango de variación de la variable dependiente e independiente, respectivamente, desde el mínimo al máximo valor registrado, para aquellos casos que no se cuenta con información detallada (Durante et al. 2017; Gutiérrez et al. 2020).

9. Apéndice C

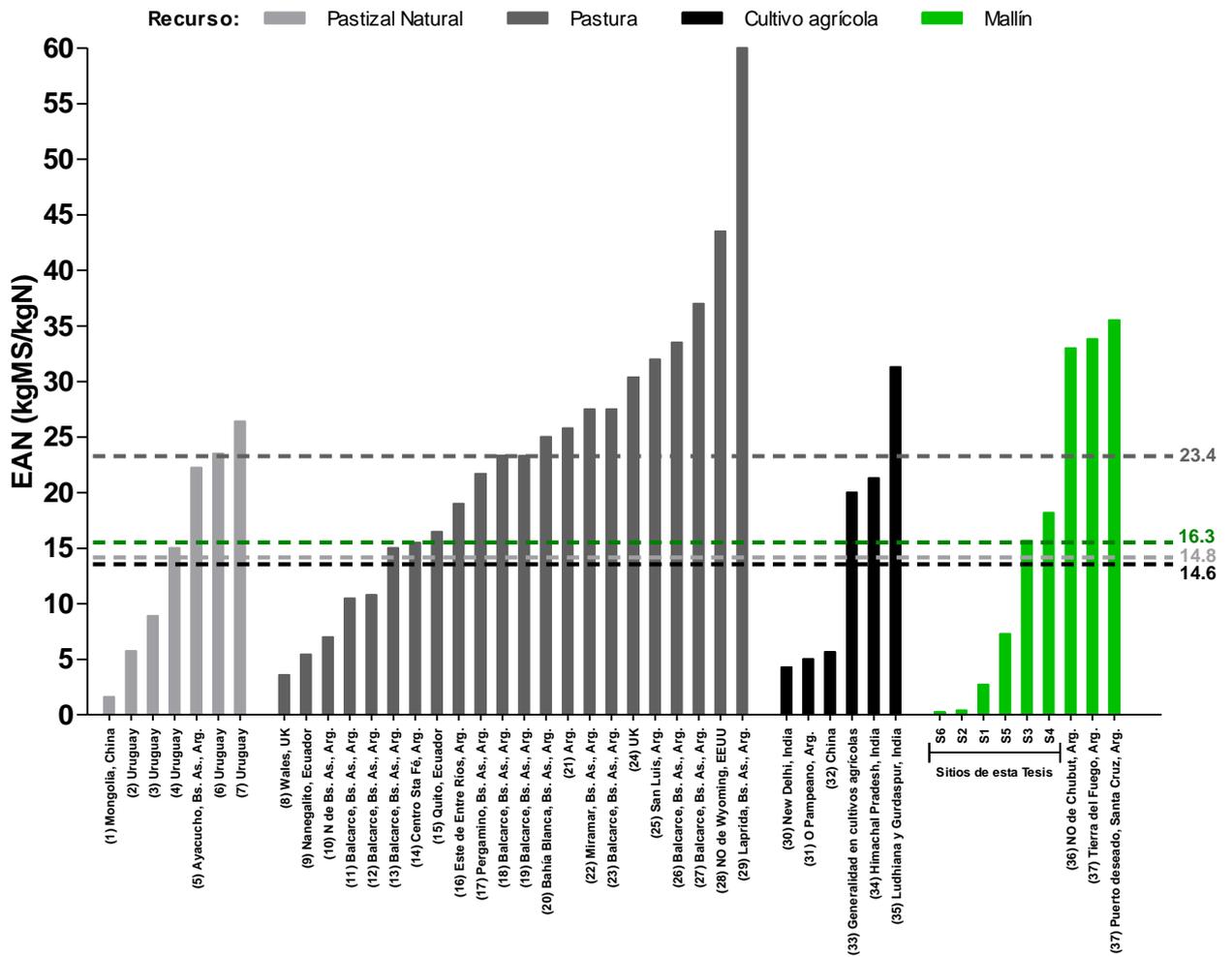


Figura C1. Eficiencia agronómica del nitrógeno (EAN), expresada en kg de materia seca (MS) por kg de N, registrada en diferentes tipos de recurso: pastizal natural (barras en gris claro), pastura (barras en gris oscuro), cultivos agrícolas (barras negras) y mallines (barras verdes). Cada barra corresponde a un valor de EAN para cada sitio o ubicación geográfica considerada, de acuerdo a un único valor informado en la bibliografía o a un promedio de valores. No se discriminan las dosis de N, dado el amplio rango evaluado entre los diferentes sitios (39 - 420 kgN/ha). Líneas punteadas representan el promedio de EAN para cada tipo de recurso (mismos colores mencionados anteriormente), el cual se muestra a la derecha de cada línea. A continuación, se presenta el detalle del tipo de recurso y/o la referencia bibliográfica correspondiente a cada sitio o área (barra): (1) Estepa degradada, Huang et al. 2019; (2) Bottaro y Zavala 1973; (3) Ayala y Carámbula 1994; (4) Castells 1974; (5) Grecco et al. 1995; (6) Berretta 2005; (7) Rodriguez Palma y Rodriguez 2017; (8) Pastura dominada por *Lolium perenne* y *Agrostis capillaries*, Abassi et al. 2005; (9) Pasto miel (*Setaria sphacelata*), Fuentes Hidalgo 2019; (10) Agropiro alargado (*Thinopyrum ponticum*), Scheneiter et al. 2020; (11) Agropiro, Barbieri et al. 2007; (12) Pastura consociada, Berardo y Marino 2000; (13) Pastura degradada (Ryegrass perenne y Trébol rojo), Guaita et al. 1996; (14) Pastura degradada, Fontanetto y Keller 2005; (15) Ryegrass perenne (*Lolium perenne*), Alcoser Cabascango 2016; (16) *Bromus auleticus*, De Battista y Costa 1997; (17) Festuca y Trébol blanco, Scheneiter y Pagano 1998; (18) Agropiro (*Thinopyrum ponticum*), Piaggio et al. 1998; (19) Agropiro, Piaggio et al. 1998; (20) Pasto llorón (*Eragrostis curvula*), Aduriz et al. 1998; (21) Gatton panic (*Panicum maximun*), Candotti et al. 2001; (22) Pastura polifítica, Berardo 1996; (23) Festuca, Lattanzi y Mazzanti

1997; (24) Pastizales establecidos con *Lolium perenne*, Cardenas et al. 2019; (25) *Digitaria eriantha*, Veneciano et al. 1997; (26) Pastura polifítica, Berardo 1998; (27) Agropiro (*Thinopyrum ponticum*), Grecco et al. 1996; (28) Festuca alta (*Schedonorus arundinaceus*), Islam y Adjesiwor 2020; (29) Agropiro (*Thinopyrum ponticum*), Linari 1998; (30) Arroz, Shivay et al. 2001; (31) Girasol, Álvarez et al. 2013; (32) Arroz, Trigo y Maíz, Zhang et al. 2012; (33) Generalidad de cultivos agrícolas, Dobermann 2005; (34) Arroz, Mahajan et al. 2012; (35) Arroz (*Oryza sativa L.*), Singh et al. 2012; (36) García Martínez et al. 2017; (37) San Martino 2003. Algunas de estas referencias fueron recopiladas en otras fuentes: (2 a 4), (6) y (7) en Madeira de Quadros 2019; (5), (11 a 13), (16 a 20), (22), (23), (25), (27), (29) y (31) en Álvarez et al. 2013; (21) en Denda 2005; (26) en Guía de estudios Forrajes FAUBA; (30), (32), (34), (35) en Yadav et al. 2017.