



**Efectos de la exclusión del pastoreo sobre la estructura  
de la vegetación y la materia orgánica del suelo en sabanas de los  
Pastizales del Río de la Plata**

*Tesis de grado presentada para optar por el título de  
Licenciada en Ciencias Ambientales*

*Licenciatura en Ciencias Ambientales. Plan 2008*

**Micaela Yasmín Abrigo**

**Director: Gervasio Piñeiro**

**Codirector: Felipe Lezama**

Facultad de Agronomía  
Universidad de Buenos Aires

Fecha entrega: Agosto 2019

# ÍNDICE

RESUMEN	2
INTRODUCCIÓN	3
MATERIALES Y MÉTODOS	8
Sitio de estudio	8
Relevamiento y análisis de datos de vegetación	9
Colección y análisis de muestras de suelos	10
Análisis estadísticos	12
RESULTADOS	13
Estructura de la vegetación	13
Materia orgánica del suelo	16
Cambios en la cobertura de especies C <sub>3</sub> -C <sub>4</sub> y en el $\delta^{13}\text{C}$ de la materia orgánica del suelo	19
DISCUSIÓN	21
Cambios en la comunidad vegetal	21
Efectos sobre los contenidos de la materia orgánica	23
Relación entre los cambios en la cobertura de C <sub>3</sub> -C <sub>4</sub> y $\delta^{13}\text{C}$ del suelo	24
CONCLUSIONES	26
BIBLIOGRAFÍA	27
ANEXO	32
AGRADECIMIENTOS	36

## RESUMEN

Los Pastizales del Río de la Plata fueron alterados por las actividades humanas desde antes de la colonización europea, pero a partir del siglo XVI con la llegada de los españoles, se modificaron drásticamente con la introducción de la ganadería. Los herbívoros generan cambios en la comunidad vegetal y en los ciclos biogeoquímicos ya que modifican la composición de especies y los contenidos de materia orgánica del suelo a través de distintos mecanismos. El objetivo de este trabajo es evaluar los efectos que provoca la exclusión de los herbívoros domésticos sobre la estructura de la vegetación y los reservorios de materia orgánica del suelo en sabanas pertenecientes a los Pastizales del Río de la Plata. Para ello se realizó un experimento en cinco sitios pareados de clausura-pastoreo ubicados en una reserva con exclusión del pastoreo desde hace 27 años, ubicada en Río Negro, Uruguay. Los resultados indican que la eliminación del pastoreo a largo plazo reduce la riqueza y la diversidad de especies vegetales, y altera la composición florística de las sabanas debido a que se promueve el establecimiento de arbustos. Esto podría deberse a que al eliminar el pastoreo se reduce la frecuencia de disturbios y se facilita el establecimiento de especies con mayor habilidad competitiva pero poco tolerantes a los disturbios. En cuanto a la identidad de las especies se registraron 45 especies comunes a los dos tratamientos, 19 sólo en clausura y 39 sólo en pastoreo. Adicionalmente, la exclusión del ganado generó un efecto diferencial en la formación de materia orgánica lábil y estabilizada. La clausura al pastoreo aumentó el carbono y nitrógeno orgánico del suelo en la fracción de la materia orgánica asociada a los minerales (MAOM), pero tendió a reducirlos levemente en la materia orgánica particulada (POM). Los aumentos observados en la MAOM pueden explicarse debido a una mayor disponibilidad de nitrógeno, producida por el cese de volatilización y lixiviación que se genera desde los parches de orina y estiércol en las áreas pastoreadas. Nuestros resultados obtenidos en sabanas son similares a los obtenidos en pastizales naturales de la región: sugieren que el pastoreo con herbívoros domésticos reduce la arbustización, pero a su vez podrían disminuir los contenidos totales de carbono y nitrógeno en la materia orgánica del suelo. Para conservar la mayor diversidad de especies vegetales, se deberían combinar zonas pastoreadas y clausuradas en el paisaje.

**Palabras claves:** Pastizales del Río de la Plata, exclusión del pastoreo, estructura de la vegetación, riqueza, diversidad, arbustización, materia orgánica del suelo, materia orgánica particulada, materia orgánica asociada a minerales, isótopos de carbono, metabolismo fotosintético.

## INTRODUCCIÓN

Los pastizales y sabanas que ocupan alrededor del 40% de la superficie terrestre global, han sufrido alteraciones debido a la introducción del ganado y a cambios en el uso del suelo (Chapín et al. 2001; White et al. 2000). Estos ecosistemas tienen una larga historia coevolutiva con las poblaciones de ungulados silvestres, ya que coexistieron durante millones de años. Sin embargo, la introducción del ganado doméstico en cargas superiores a las naturales generó importantes transformaciones en los pastizales y sabanas (Oesterheld et al 1992; White et al. 2000). Los herbívoros domésticos producen diversas alteraciones en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Milchunas & Lauenroth 1993). A pesar de que la ganadería es una actividad que implica un menor grado de alteración del ecosistema en comparación con la actividad agrícola o forestal, el pastoreo del ganado doméstico modifica la estructura de la vegetación y los flujos de materia y energía, y genera diversos impactos en los pastizales (Lezama et al. 2014; Piñeiro et al 2006). En las últimas décadas, los pastizales sufrieron una transformación que compromete la sustentabilidad a largo plazo y la provisión de servicios ecosistémicos esenciales para el mantenimiento de la vida humana (Paruelo et al. 2006). Se estima que el 41% de los pastizales, sabanas y matorrales templados fueron transformados a tierras agrícolas (White et al. 2000). Por lo tanto, es necesario disponer de modelos que expliquen el efecto de la herbivoría para compatibilizar la actividad ganadera con la conservación de los ecosistemas, desarrollando sistemas de producción sostenibles que garanticen la provisión de bienes y servicios ecosistémicos a largo plazo (Altesor et al. 2007).

Los Pastizales del Río de la Plata, una de las regiones ganaderas más grandes del mundo, han sido afectados de diversas maneras desde el siglo XVI con la introducción del pastoreo de herbívoros domésticos (Soriano et al. 1991). Los Pastizales del Río de la Plata forman parte de una unidad biogeográfica de praderas, sabanas y estepas que ocupan 70 millones de ha entre Argentina, Uruguay y el sur de Brasil. Diversos trabajos regionales han estudiado cómo la herbivoría afecta la productividad primaria neta aérea (PPNA) a través de distintos mecanismos como los cambios en los atributos de las especies dominantes, en la relación verde seco y en la riqueza de especies (Altesor et al. 2005; Oesterheld et al. 1999). Adicionalmente, se ha observado que en los Pastizales del Río de la Plata el pastoreo aumenta la riqueza y diversidad de especies y produce un recambio florístico (Rusch & Oesterheld 1997; Rodríguez et al. 2003; Altesor et al. 2005, 2006). Sin embargo, existen diversos mecanismos que explican el aumento en la riqueza y

diversidad vegetal. Por ejemplo, en las praderas y estepas de la pampa deprimida, el aumento en la riqueza se produce por la invasión de especies exóticas durante la época invernal (Chaneton et al. 2002; Sala 1988; Poggio et al. 2015; Perelman et al. 2001). En cambio, en los pastizales de Uruguay la presencia de especies exóticas es escasa, independientemente del régimen de pastoreo, por lo que este factor no explicaría los aumentos de la diversidad vegetal (Altesor et al. 2006). Estos trabajos han sido realizados sobre zonas de pastizales y estepas, pero pocos trabajos han evaluado estos cambios en las sabanas de la región (Batista et al. 2018).

La invasión de arbustos es un problema en muchas partes del mundo y constituyen un componente importante en la región (Archer et al. 1988; Altesor et al. 2006). Diversos estudios han encontrado que el pastoreo reduce la diversidad de especies, arbustiza y degrada los pastizales, estepas y sabanas (Cesa & Paruelo 2011; Milchunas & Lauenroth 1993; Briggs et al. 2005). Sin embargo, existen controversias sobre esta afirmación ya que en los Pastizales del Río de la Plata la presencia de arbustos es una característica típica de sitios con exclusión del pastoreo. Particularmente, en los pastizales la presencia de *Eupatorium buniifolium* o “Chirca” ocupa grandes áreas con altas densidades (Paruelo et al. 2007; Rodríguez & Cayssials 2011; Lezama et al. 2014; Altesor et al. 2006). Al parecer, la ausencia de perturbaciones permite que el estrato arbustivo domine y crezca en altura debido a la mayor habilidad competitiva en la absorción de luz en comparación con el estrato herbáceo (Briggs et al. 2005). Sin embargo, existen pocos trabajos que han estudiado el proceso de arbustización y arborización de las sabanas de la región (Batista et al. 2018) y aún se desconocen ciertos mecanismos que están detrás de las interacciones planta-arbusto, la influencia sobre la productividad primaria neta y la formación de materia orgánica del suelo (Piñeiro et al. 2006; Lezama et al. 2014).

La exclusión del pastoreo altera las propiedades físicas y biogeoquímicas del suelo ya que modifica las reservas de materia orgánica del suelo a través de distintos mecanismos (Piñeiro et al. 2006). La presencia de herbívoros en los ecosistemas cambia las variables físicas del suelo como el contenido de humedad y la densidad aparente (Altesor et al. 2006) y altera los ciclos de la materia, debido a que modifica las entradas y salidas de carbono (C) y nitrógeno (N) (Schlesinger 1991). Existen diversos mecanismos que pueden explicar los cambios en los contenidos de materia orgánica del suelo (MOS). Por un lado, la herbivoría produce cambios en los tipos funcionales de plantas debido al pastoreo selectivo y al daño mecánico. Estos cambios en vegetación modifican la productividad primaria neta aérea (Altesor et al. 2005; Oesterheld et al. 1999) y la calidad de la

broza, alterando directamente la entradas de carbono y nitrógeno al suelo y la distribución vertical del carbono orgánico del suelo (Allard et al. 2003; Altesor et al. 2006; Jobbágy & Jackson 2002). Por otro lado, la formación de MOS podría ser afectada por las pérdidas de nitrógeno. Los parches de orina y estiércol que generan los herbívoros aumentan las pérdidas de nitrógeno por volatilización y lixiviación, por lo que se reducen los aportes al suelo (Frank & Evans 1997). Estas reducciones limitan el secuestro de carbono y disminuyen la tasa de mineralización de la materia orgánica (Conant et al. 2005; Piñeiro 2011). Sin embargo, las pérdidas de nitrógeno podrían ser compensadas por el aporte que realiza la biomasa de raíces. Algunos estudios afirman que en los sitios pastoreados, la acumulación de MOS aumenta debido a que la biomasa subterránea aporta grandes cantidades de carbono y aumenta la retención de nitrógeno, reduciendo la lixiviación de nitratos (Piñeiro et al. 2009). Esto sugiere que la acumulación de MOS no sólo depende de factores climáticos y propiedades físicas del suelo, si no que puede ser regulada por la disponibilidad de nitrógeno, la producción de raíces y el tipo de vegetación (Jobbágy & Jackson 2002; Piñeiro et al. 2009).

La materia orgánica del suelo es compleja y heterogénea por lo que es necesario analizar por separado sus distintas fracciones para comprender los procesos de estabilización y descomposición. Un método comúnmente utilizado es el fraccionamiento por tamaño de partícula propuesto por Cambardella & Elliot (1992). Este método divide a la MOS en dos fracciones: la materia orgánica particulada (POM) que posee un tamaño de partícula mayor a 53  $\mu$ , y la materia orgánica asociada a los minerales (MAOM) con un tamaño de partícula menor a 53  $\mu$ . Ambas fracciones se diferencian en su composición, estructura y función. La POM representa entre el 10% y el 50% de la materia orgánica del suelo, está compuesta por restos vegetales muertos y posee una alta relación C/N. Se encuentra protegida químicamente a la descomposición debido a la presencia de compuestos recalcitrantes en los restos vegetales como la lignina y celulosa. En cambio, la MAOM está compuesta por partículas simples que se encuentran adsorbidas a los agregados del suelo. Esta fracción posee una relación C/N cercana a 10 y puede representar hasta el 90% de la materia orgánica. A diferencia de la POM, la MAOM está protegida físicamente a la descomposición debido a que se encuentra absorbida a los limos y arcillas del suelo, por lo que los microorganismos requieren alta energía de activación para descomponerla (Fontaine et al. 2003). La importancia de analizar por separado ambas fracciones recae en las diferencias entre los mecanismos que modifican sus tasas de descomposición y estabilización.

Los regímenes de pastoreo producen reemplazos de especies con diferentes metabolismos fotosintéticos que en consecuencia modifican la relación isotópica del carbono de la materia orgánica. Los Pastizales del Río de la Plata están codominados por especies C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> (Soriano 1991; Paruelo et al. 2007; Perelman et al. 2001). En muchos casos, al excluir el pastoreo, los pastizales tienden a ser dominados por especies herbáceas de crecimiento invernal y arbustos con metabolismo C<sub>3</sub>, mientras que bajo pastoreo la comunidad se torna más estival predominando las especies C<sub>4</sub> (Rodríguez et al. 2003; Altesor et al. 2005). Las especies C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> presentan relaciones isotópicas muy distintas. Las plantas C<sub>3</sub> presentan relaciones de  $\delta^{13}\text{C}$  entre -35 y -20 ‰ y las C<sub>4</sub> de  $\delta^{13}\text{C}$  entre -19 a -9 ‰. Al producirse cambios en el régimen de pastoreo, el reemplazo de especies modifica la composición isotópica de la MOS cambiando el contenido de  $\delta^{13}\text{C}$  del suelo. La MOS formada a partir de los residuos de una planta C<sub>3</sub> tendrá una relación isotópica cercana a -26, mientras que la materia orgánica formada a partir de residuos de plantas C<sub>4</sub> tendrá valores cercanos a -12 (Cerling et al. 1997; Balesdent & Mariotti 1987). De esta manera, los trazadores isotópicos de  $\delta^{13}\text{C}$  permiten evaluar los metabolismos de las especies vegetales que dieron origen al carbono orgánico acumulado en el suelo (Solomon et al. 2002; O'Leary 1988; Farquhar et al. 1989).

El objetivo de esta tesis fue evaluar los efectos de la exclusión del pastoreo en la estructura de la vegetación y los reservorios de materia orgánica del suelo de las sabanas de los pastizales del Río de la Plata. Los objetivos específicos fueron: (a) Evaluar el efecto de la exclusión del pastoreo en la composición, la riqueza, la diversidad de especies y la frecuencia relativa de tipos funcionales de plantas; (b) determinar los contenidos y la distribución vertical de carbono, nitrógeno y las relaciones isotópicas del  $\delta^{13}\text{C}/\delta^{12}\text{C}$  en dos fracciones de la materia orgánica del suelo. Además de la caracterización de estos atributos, se deseó evaluar las predicciones de las siguientes hipótesis.

Hipótesis 1. La disminución en la frecuencia de disturbios que se produce al eliminar el pastoreo, disminuye la riqueza y diversidad de especies debido al aumento de la exclusión competitiva.

Predicción 1: Los sitios clausurados al pastoreo tendrán menor riqueza y diversidad de especies que los sitios pastoreados.

Hipótesis 2: La ausencia de pastoreo aumenta la cobertura de arbustos como consecuencia de la falta de herbivoría y daño mecánico que permite que se desarrollen especies con mayor habilidad competitiva para la captación de luz.

Predicción 2: La cobertura de arbustos será mayor en los sitios clausurados que pastoreados.

Hipótesis 3: La exclusión del pastoreo aumenta el contenido de carbono y nitrógeno orgánico del suelo de la fracción estabilizada de la materia orgánica del suelo (MOAM) debido a la mayor disponibilidad de N, producida por el cese de volatilización y lixiviación que se genera en los parches de orina y estiércol.

Predicción 3: El contenido de MOAM será mayor en sitios clausurados que pastoreados.

Hipótesis 4: La exclusión de pastoreo disminuye el contenido de carbono y nitrógeno orgánico de la fracción lábil de la materia orgánica (POM) en la capa superficial del suelo debido a la disminución de la biomasa subterránea a este nivel.

Predicción 4: El contenido de carbono y nitrógeno orgánico en la fracción lábil (POM) de la materia orgánica en la capa superficial del suelo será menor en las clausuras que en los sitios pastoreados.

Hipótesis 5: La exclusión del pastoreo aumenta la cobertura de especies con metabolismo  $C_3$  afectando el  $\delta^{13}C$  de la materia orgánica del suelo, ya que en presencia de herbívoros las especies  $C_3$  se ven desfavorecidas por su mayor palatabilidad debido a su menor relación C/N.

Predicción 5: La cobertura de especies  $C_3$  será mayor y los valores de  $\delta^{13}C$  de la materia orgánica del suelo serán menores en sitios clausurados con respecto a los sitios pastoreados.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Sitio de estudio*

El sitio de estudio se ubica al oeste departamento de Río Negro, en la República Oriental del Uruguay, dentro de la región de los Pastizales del Río de la Plata. La región presenta un clima templado-subtropical húmedo sin estación seca, siendo la temperatura media anual de 17,5 °C. Las precipitaciones se distribuyen uniformemente a lo largo del año, cuya media anual ronda los 1200 mm. Los Pastizales del Río de la Plata presentan fisonomías de praderas, sabanas y estepas (Perelman et al. 2001; Batista et al. 2018). El área de estudio se encuentra en una sabana natural ubicada en la provincia fitogeográfica de los Campos del Norte, donde predominan los suelos molisoles y vertisoles (Soriano et al. 1991). La introducción del ganado desde comienzo del siglo XVI, estratificó la vegetación en dos niveles: un estrato alto que no supera los 8 metros de altura y un estrato bajo. El estrato alto se compone de árboles del género *Acacia*, *Salix*, *Prosopis* y *Acanthosyris* y abundantes arbustos del género *Baccharis* y *Eupatorium* (Soriano 1991; Altersor et al. 2006). El estrato bajo abarca una combinación de especies C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> (Soriano et al. 1991; Paruelo et al. 2007) y suele caracterizarse por especies de los géneros *Paspalum*, *Stipa*, *Axonopus*, *Bothriochloa* y *Coelorhachis* (Altersor et al. 2006).

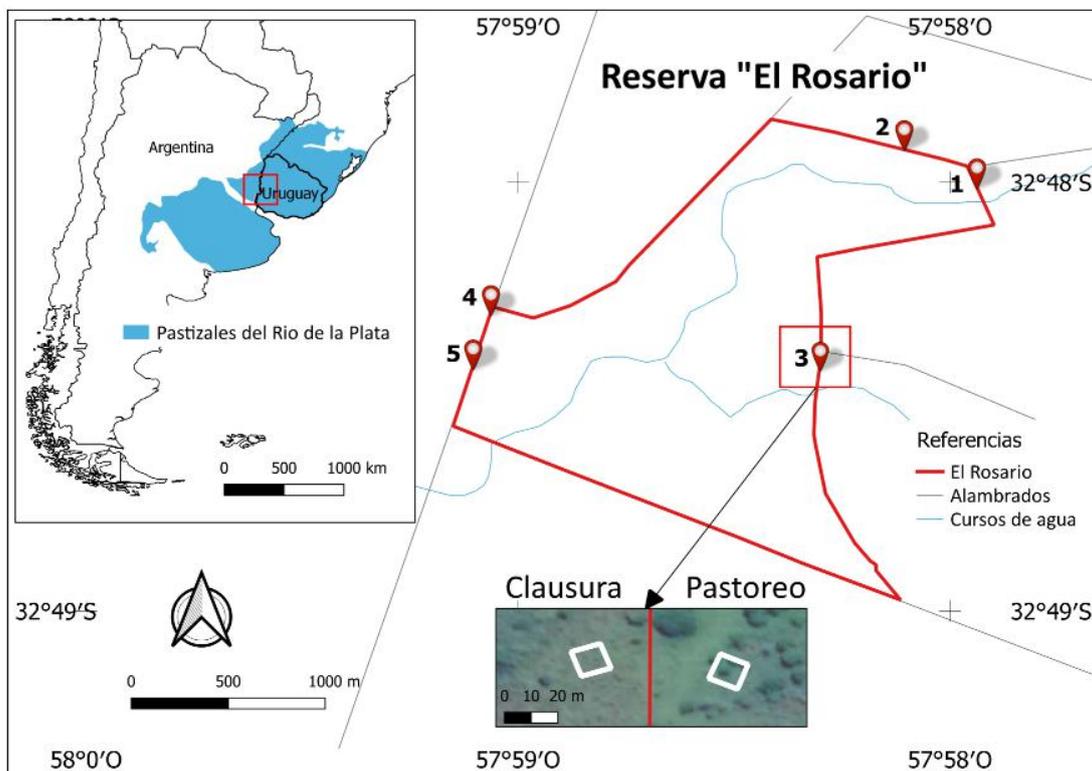


Figura 1. Mapa de ubicación de sitios de muestreo en la reserva "El Rosario", Río Negro, Uruguay, dentro de la región de Pastizales del Río de la Plata. Cada punto corresponde al número de sitio del par clausura-pastoreo.

El diseño experimental consta de cinco sitios pareados de clausura y pastoreo. El experimento se realizó en la reserva “El Rosario”, un área clausurada desde hace 27 años de 250 ha (32°47’59”S; 57°57’00”O; Figura 1). Se seleccionaron cinco sitios pareados de clausura-pastoreo en el contorno de la exclusión y se definieron parcelas de estudio de 10x10 metros. Los cinco sitios se encuentran en promedio a 1 km de distancia y poseen distintos tipos de suelo y topografía. En cada sitio, las dos parcelas de estudio se ubican aproximadamente a 50 metros de distancia entre sí, una en la zona clausurada y la otra en la zona pastoreada adyacente. Para definir la ubicación de los sitios se corroboró que las parcelas pareadas estuvieran sobre los mismos niveles topográficos y tipos de suelos. Adicionalmente, se verificó que no presentaran disturbios de quema, rolado o que se encuentren en zonas de caminos del ganado.

### ***Relevamiento y análisis de datos de vegetación***

El relevamiento de vegetación abarcó el estrato bajo y alto a través de dos técnicas específicas para cada uno. La frecuencia de plantas vasculares del estrato bajo se relevó con el método de transectas que consiste en establecer tres líneas de intercepción de 3 metros de longitud en cada parcela. Las líneas de intercepción fueron trazadas perpendiculares a la diagonal N-S de cada parcela de muestreo y se ubicaron a los 5, 7 y 9 metros sobre la misma. En cada transecta se registraron todas las especies encontradas cada 10 cm. Adicionalmente, se relevó la cobertura de especies arbóreas y arbustivas de estrato alto mediante una estimación visual de cobertura en clases de cobertura/abundancia de Braun Blanquet. Los nombres científicos de las especies fueron corroborados según la base de datos de la Flora del Cono Sur (Zuloaga et al 2008). En la Tabla 1 del anexo se encuentra la lista completa de especies registradas durante el relevamiento.

Los efectos de la exclusión del pastoreo se estimaron sobre la riqueza, la diversidad y la identidad de las especies vegetales. La riqueza se calculó como el promedio de especies de las líneas de intercepción, dentro de cada parcela. La diversidad fue calculada a partir del índice de Shannon-Wiener con la siguiente ecuación (1),

$$H' = -\sum_{i=1}^S pi * (\log 2 pi) \quad (1)$$

pi representa la abundancia proporcional de la iésima especie presente en una parcela, calculada a partir de la relación entre el número de individuos de la especie (ni) y el número total de individuos de todas las especies de la comunidad (Ni) (Shannon 1948).

Las diferencias en identidad de las especies se analizaron mediante un Análisis de Correspondencia Degradado (DCA: Detrended correspondence analysis). La matriz florística incluyó el promedio de 103 especies de las 10 parcelas. La proporción de la varianza explicada por cada eje se estimó con el coeficiente  $r^2$  de Pearson. Conjuntamente, para evaluar la identidad de las especies dominantes de cada tratamiento, se realizó un ranking de las cuatro especies con mayor frecuencia relativa en las áreas clausuradas y pastoreadas.

Las especies del estrato alto y bajo se clasificaron según grupos funcionales y se calculó la cobertura de especies  $C_3/C_4$ . Las especies de plantas vasculares del estrato bajo se clasificaron en cinco grupos funcionales de plantas: sub-arbustos, gramíneas estivales, gramíneas invernales, hierbas y ciperáceas y juncáceas. La cobertura de cada grupo funcional se calculó promediando los valores de cobertura obtenidos en las líneas de intercepción de cada parcela. Para evaluar el proceso de arbustización en los sitios clausurados se calculó la cobertura promedio de las especies arbustivas y arbóreas del estrato alto. Adicionalmente, se calculó el porcentaje de cobertura de especies  $C_3$  y  $C_4$  del estrato alto y bajo. La cobertura del estrato bajo se calculó a partir de la frecuencia relativa calculada como el promedio de los valores de presencia-ausencia en cada punto. Posteriormente, para incorporar la cobertura de árboles y arbustos, se realizó un promedio ponderado entre el porcentaje de cobertura de especies  $C_3$  del estrato bajo y alto, considerando como supuesto una cobertura del 100% de la vegetación del estrato bajo.

### ***Colección y análisis de muestras de suelos***

Las muestras de suelo se extrajeron a campo y luego se procesaron en el laboratorio para estimar la densidad aparente (DAP), el porcentaje de carbono y nitrógeno orgánico del suelo y las relaciones isotópicas de las dos fracciones de materia orgánica. El muestreo de suelos consistió en tomar 3 submuestras compuestas formadas 4 piques en cada parcela. La extracción se realizó con un barreno de 1,8 cm de diámetro hasta los 90 cm de profundidad, dividiendo cada submuestra colectada en 7 intervalos (0-5 cm; 5-10 cm; 10-20 cm; 20-30 cm; 30-50 cm; 50-70 cm; 70-90 cm). La DAP de los primeros 30 cm se estimó para cada submuestra según el método de Elliot. et al. (1999) y luego se calculó el promedio de las tres submuestras para dar un único valor. La densidad aparente de 30 a 90 cm de profundidad se estimó en base a los contenidos de MOS y la textura con el modelo empírico propuesto por Rawls (1938). Posteriormente, las muestras fueron tamizadas a 2 cm, separando las rocas y raíces. La materia orgánica fue separada mediante el método propuesto por Cambardella y Elliot (1992) en las fracciones POM y MOAM para cada

profundidad. Este método consiste en agitar 10 gramos de suelo tamizado en 30 ml de solución dispersante de hexametáfosfato de sodio 0,5% durante 18 horas. Posteriormente, para separar las fracciones se pasó la solución por tamiz de 53  $\mu\text{m}$ . El material tamizado fue colectado en vasos de precipitados que se secaron en una estufa a 60° C. Una vez secas, las muestras fueron molidas y se estimaron los contenidos de carbono, nitrógeno y la relación isotópica  $\delta^{13}\text{C}/\delta^{12}\text{C}$  para cada fracción de MOS mediante el analizador elemental automático en la Universidad de Davis (UC Davis Stable Isotope Facility), Estados Unidos. Por último, los valores de carbono y nitrógeno orgánico del suelo fueron corregidos para eliminar el contenido de hexametáfosfato de sodio.

Los contenidos de carbono y nitrógeno orgánico del suelo de cada fracción y profundidad fueron corregidos en base a un valor de masa constante. Los cambios en la densidad aparente de los distintos tratamientos provocan que las muestras, tomadas a profundidades fijas, tengan distintas masas de suelo y por consecuencia se sobreestiman los contenidos de carbono en suelos compactados. Para evitar este error, los contenidos de carbono y nitrógeno orgánico se expresaron en base a una masa constante equivalente de suelo, para proporcionar una medida independiente del efecto de la compactación o la expansión del suelo (Davison y Ackerman 1993). Para ello se utilizó la fórmula (2) propuesta por Solomon et al. (2002), para cada profundidad, tomando como referencia la clausura.

$$Z_{corrected} = (\rho_{clausura} / \rho_{pastoreo}) * Z \quad (2)$$

Z corresponde a la profundidad en cm del perfil evaluado,  $\rho_{clausura}$  y  $\rho_{pastoreo}$  corresponden a las densidades aparentes de la clausura y pastoreo promedio. En este caso, la densidad aparente fue mayor en las parcelas pastoreadas con diferencias significativas en los primeros 10 cm del suelo (Figura 2). A partir de estos valores se calcularon los contenidos de carbono y nitrógeno en  $\text{mg}/\text{cm}^3$ , y la relación carbono/nitrógeno (C/N) para cada fracción de la materia orgánica del suelo (POM y MAOM).

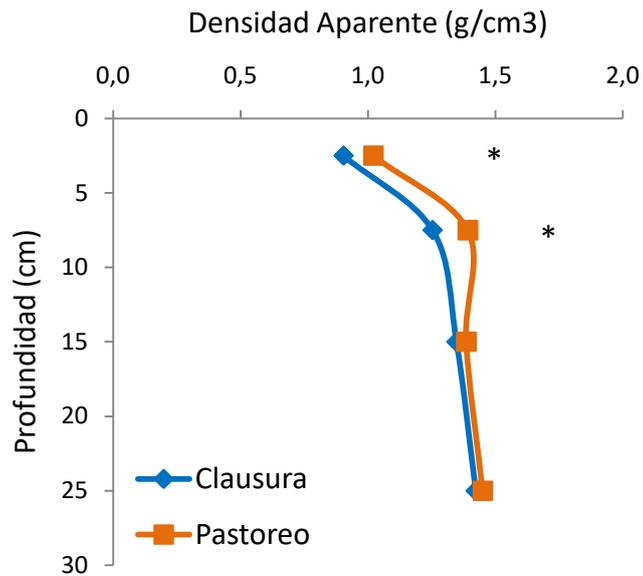


Figura 2. Densidad aparente promedio (g/cm<sup>3</sup>) de Clausura y Pastoreo en función de las profundidad (cm). Las diferencias estadísticamente significativas se indican con \* para  $p < 0.05$  (prueba de t-pareada) en los distintos tratamientos.

### Análisis estadísticos

Las diferencias de las variables de vegetación y materia orgánica del suelo entre clausura-pastoreo se compararon mediante un test de t-pareado. Se consideraron que los efectos fueron significativos entre tratamientos cuando el valor  $p < 0.05$  y marginalmente significativos para  $p < 0.1$ . Se indican con la nomenclatura estadística estándar (\*\*= $p < 0.01$ , \*= $p < 0.05$  y †= $p < 0.1$ ). Todos los análisis se realizaron con el software PAST 3.2. Adicionalmente, se exploró si existen relaciones entre los cambios observados en vegetación y las reservas de materia orgánica. Para ello, se realizó un análisis de correlación entre las diferencias de cambio entre clausura-pastoreo de la cobertura de especies C<sub>3</sub> del estrato herbáceo y el  $\delta^{13}\text{C}$  de los primeros 5 cm del suelo para ambas fracciones de la MOS.

## RESULTADOS

### *Estructura de la vegetación*

La exclusión del pastoreo disminuyó la riqueza y diversidad de especies. En el relevamiento se registraron un total de 103 especies, 84 en las parcelas pastoreadas y 64 en las parcelas con exclusión al pastoreo. Hubo 45 especies comunes a los dos tratamientos, 19 registradas sólo en las clausuras y 39 sólo en pastoreo (Ver tabla 1 de anexo). Del total de las especies relevadas sólo se encontraron 3 especies exóticas: *Lolium multiflorum* presente en una parcela de clausura, *Cirsium vulgare* presente en una parcela de pastoreo y *Cynodon dactylon* común a los dos tratamientos, presente en una parcela de pastoreo y en una de clausura. En las clausuras la riqueza disminuyó un 30% en comparación con los sitios pastoreados (Clausura=23.2 ±2.7; Pastoreo=33.2 ±2.4;  $p<0.01$ ; Figura 3a). La diversidad de especies calculada a partir del Índice de Shannon-Wiener, disminuyó un 16% en las áreas bajo clausura (Clausura=2.42 ±0.14; Pastoreo=2.88 ±0.10,  $p<0.05$ ; Figura 3b).

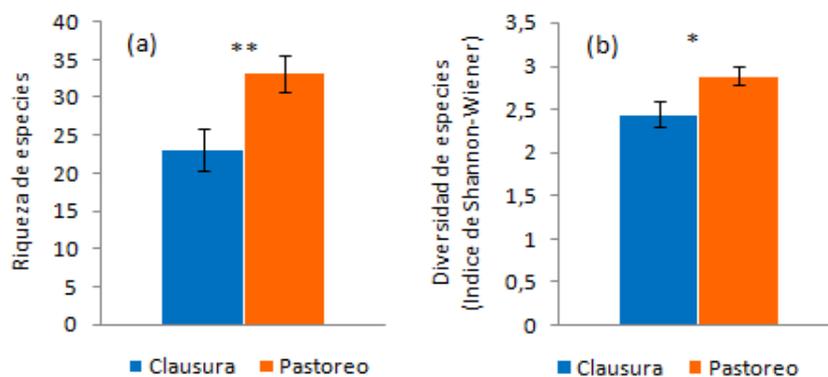


Figura 3. (a) Riqueza de especies y (b) diversidad de especies, promedio de las cinco repeticiones, bajo clausura y pastoreo. Las diferencias estadísticamente significativas se indican con \* para  $p<0.05$  y \*\* para  $p<0.01$  (prueba de t-pareada). Las barras de error indican el error estándar.

El análisis de especies mostró que la exclusión del pastoreo altera significativamente la identidad de las especies que componen la comunidad vegetal. El Análisis de Correspondencia Degradada (DCA) mostró una clara discriminación en la composición florística entre las parcelas clausuradas y pastoreadas. La ordenación muestra que los primeros dos ejes explican la mayor parte de la varianza ( $r^2=0.57$  para el eje 1 y  $r^2=0.31$  para el eje 2; Figura 4). La eliminación del pastoreo provocó un recambio de especies que se reflejó en las frecuencias relativas de las especies dominantes (Figura 5a-b). Los sitios pastoreados estaban dominados por *Paspalum notatum*, una gramínea estival postrada  $C_4$  que estuvo ausente en los sitios clausurados

(Pastoreo=0.27  $\pm$ 0.03; Clausura= 0;  $p<0.05$ ; Figura 5a), *Evolvulus sericeus* una hierba postrada C<sub>4</sub> que tuvo una abundancia 75% mayor en comparación con los sitios sin pastoreo (Pastoreo=0.24  $\pm$ 0.05; Clausura= 0.06  $\pm$ 0.03;  $p<0.05$ ) y *Carex phalaroides* una *Cyperaceae* C<sub>3</sub> que mostró un aumento del 80% en las áreas pastoreadas (Pastoreo= 0.20  $\pm$ 0.05; Clausura=0.04  $\pm$ 0.03;  $p<0.05$ ). *Coelorhachis selloana* estuvo presente en clausura y pastoreo, pero en promedio presentó mayor abundancia en exclusión siendo la especie dominante en tres de las cinco clausuras. Las exclusiones estuvieron dominadas en menor medida por *Adiantopsis chlorophylla*, un hierba con metabolismo C<sub>3</sub>, que presentó una muy baja abundancia en pastoreo (Clausura=0.24  $\pm$ 0.04; Pastoreo=0.01  $\pm$ 0.01;  $p<0.01$ ; Figura 5b) y *Bromus auleticus*, una gramínea de crecimiento invernal con una abundancia 90% superior en las clausuras (Clausura=0.19  $\pm$ 0.9; Pastoreo=0.019  $\pm$ 0.01;  $p<0.1$ ). Finalmente, *Paspalum quadrifarium* fue también abundante en las clausuras, pero presentó mucha variabilidad entre los distintos sitios evaluados. Por ejemplo, el sitio 2 fue dominado por esta especie tanto en las parcelas pastoreadas como clausuradas. Por lo tanto, la composición de especies fue relativamente distinta al resto de los sitios en ambas condiciones (ver resultado del DCA en Figura 4).

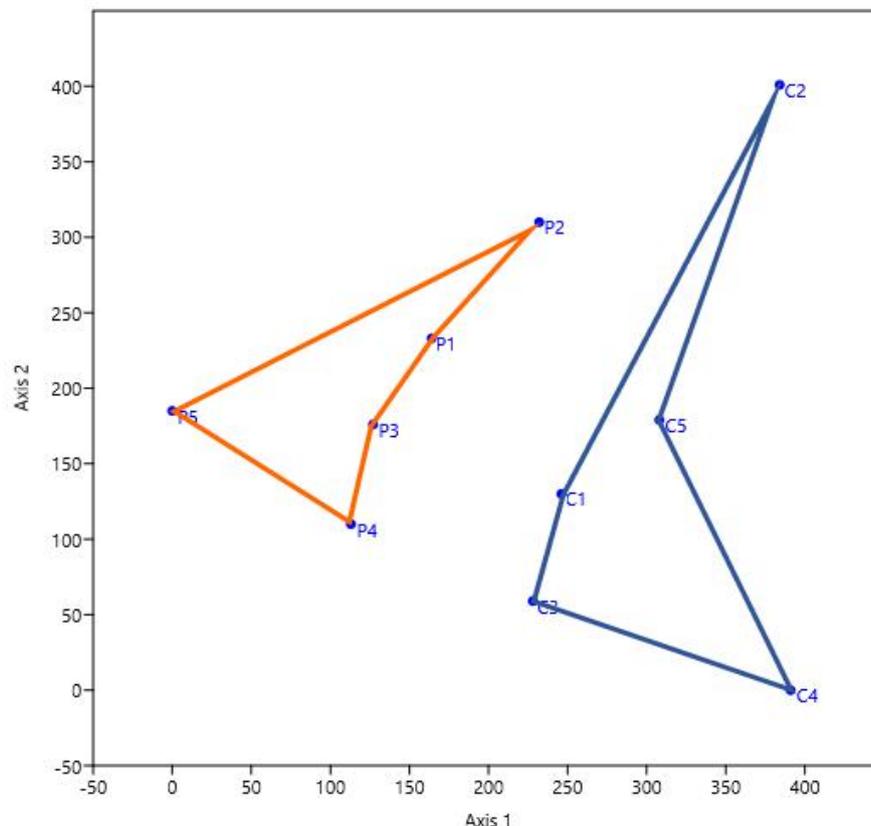


Figura 4. Análisis de correspondencia degradada (DCA) para parcelas de pastoreo (naranja) y clausura (azul) a partir de una matriz de cobertura florística.

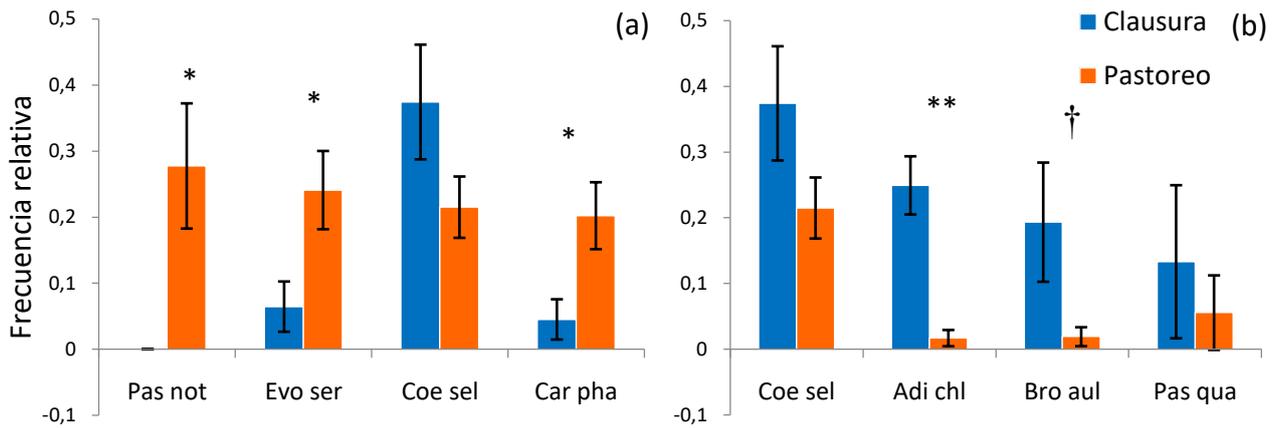


Figura 5. Frecuencia relativa de las cuatro especies dominantes en los sitios (a) pastoreados y (b) clausurados, ordenadas de mayor a menor. Pas not (*Paspalum notatum*), Evo ser (*Evolvulus sericeus*), Car pha (*Carex phalaroides*), Coe sel (*Coelorhachis selloana*), Adi chl (*Adiantopsis chlorophylla*), Bro aul (*Bromus auleticus*), Pas qua (*Paspalum quadrifarium*). Las diferencias estadísticamente significativas se indican con † para  $p < 0.1$ , \* para  $p < 0.05$  y \*\* para  $p < 0.01$  (prueba de t-pareada). Las barras de error indican el error estándar.

La eliminación del pastoreo modificó la frecuencia relativa de los tipos funcionales de plantas (Figura 6). En el estrato bajo, la exclusión del pastoreo redujo significativamente la frecuencia de gramíneas estivales (Pastoreo=  $0.79 \pm 0.03$ ; Clausura=  $0.59 \pm 0.04$ ;  $p < 0.01$ ). Además, aunque no se encontraron diferencias significativas, la abundancia de gramíneas invernales aumentó en promedio y la abundancia de *Cyperaceae-Juncaceae* disminuyó en los sitios clausurados. La abundancia de sub-arbustos y hierbas fue similar en ambos tratamientos. En el estrato alto, la cobertura de arbustos fue ampliamente mayor en las exclusiones que bajo pastoreo (Clausura= $0.68 \pm 0.16$ ; Pastoreo= $0.32 \pm 0.9$ ;  $p < 0.05$ ; Figura 6b), y las especies dominantes fueron *Eupatorium buniifolium* y *Baccharis punctulata*. La cobertura de especies arbóreas no difirió entre tratamientos.

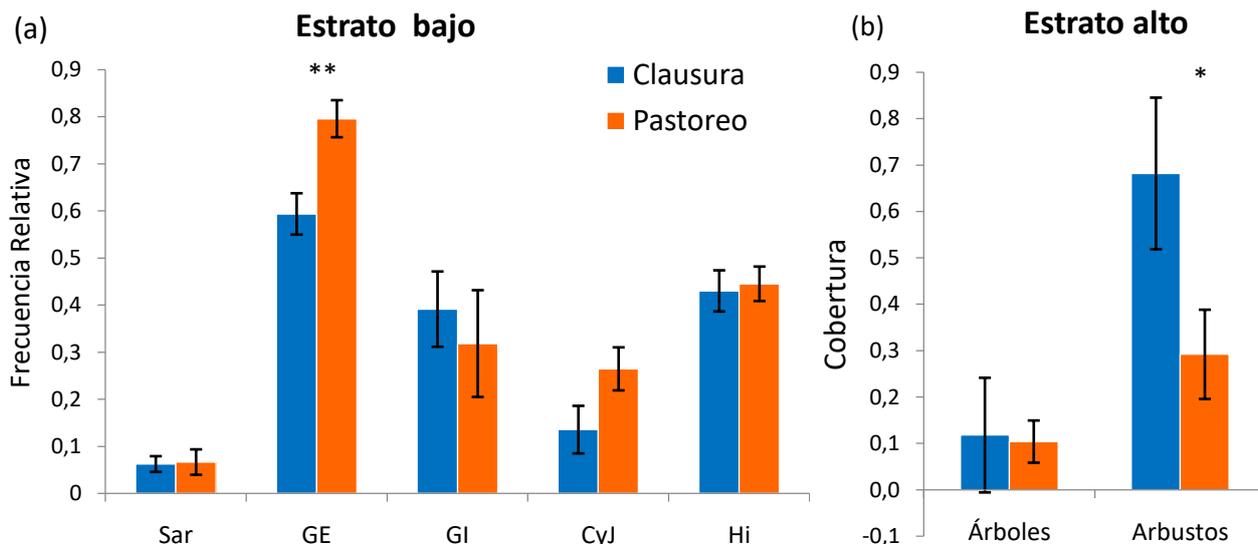


Figura 6. Frecuencia relativa de grupos funcionales de plantas del estrato bajo(a) y cobertura de árboles y arbustos del estrato alto (b) en sitios pastoreados y clausurados. Sar=Sub-arbustos, GE=Gramíneas estivales, GI=Gramíneas Invernales, CyJ=Cyperaceae y Juncaceae, Hi= Hierbas. Las diferencias estadísticamente significativas se indican con \* para  $p < 0.05$  y \*\* para  $p < 0.01$  (prueba de t-pareada). Las barras de error indican el error estándar.

### Materia orgánica del suelo

La exclusión del pastoreo aumentó los contenidos de carbono y nitrógeno en materia orgánica del suelo asociada a los minerales (MAOM) pero los redujo en la materia orgánica particulada (POM) (Figura 7). A pesar de encontrar una respuesta opuesta, el contenido total de materia orgánica del suelo fue consistentemente mayor en los sitios con exclusión al pastoreo. Sin embargo, estas diferencias fueron estadísticamente significativas sólo en los primeros 5 cm del suelo. El carbono en la fracción MAOM (C-MAOM) acumulado de 0-30 cm fue en promedio un 22% superior en la exclusión, pero las diferencias no fueron estadísticamente significativas (Clausura=  $87.0 \pm 12.0$ ; Pastoreo=  $71.1 \pm 6.8$ ;  $p=0.15$ , Figura 7a) mientras que el carbono contenido en la fracción POM (C-POM) disminuyó un 20% en los sitios clausurados (Clausura=  $7.8 \pm 1.3$ ; Pastoreo=  $10.0 \pm 0.94$ ;  $p=0.09$ , Figura 7b). Examinando la distribución vertical, el C-MAOM de los primeros 5 cm fue un 24% mayor en las clausuras (Clausura=  $26.0 \pm 3.1$ ; Pastoreo=  $19.6 \pm 2.1$ ;  $p < 0.01$ , Figura 7a) al igual que el nitrógeno de MAOM (N-MAOM) (Clausura=  $26.0 \pm 3.1$ ; Pastoreo=  $19.6 \pm 2.1$ ;  $p < 0.01$ , Figura 7c). Para el resto del perfil, el C-MAOM fue en promedio mayor en las clausuras hasta los 60 cm de profundidad y el N-MAOM hasta los 30 cm, aunque las diferencias no fueron estadísticamente significativas. Contrariamente, en las clausuras el C-POM y N-POM disminuyeron un 26% a los primeros 5 cm de profundidad en comparación con el pastoreo (Figura 7b-d), presentando diferencias marginalmente significativas ( $p=0.08$ ). No se observaron diferencias en el

resto de las profundidades. Como esperábamos, la relación C/N de la MAOM fue menor en comparación con la POM, disminuyó en profundidad y no presentó diferencias significativas entre tratamientos (Figura 7e). La relación C/N de la fracción POM fue mayor en condiciones pastoreo y las diferencias fueron significativas sólo a los 10 cm de profundidad y marginalmente a los 20 cm (Figura 7f).

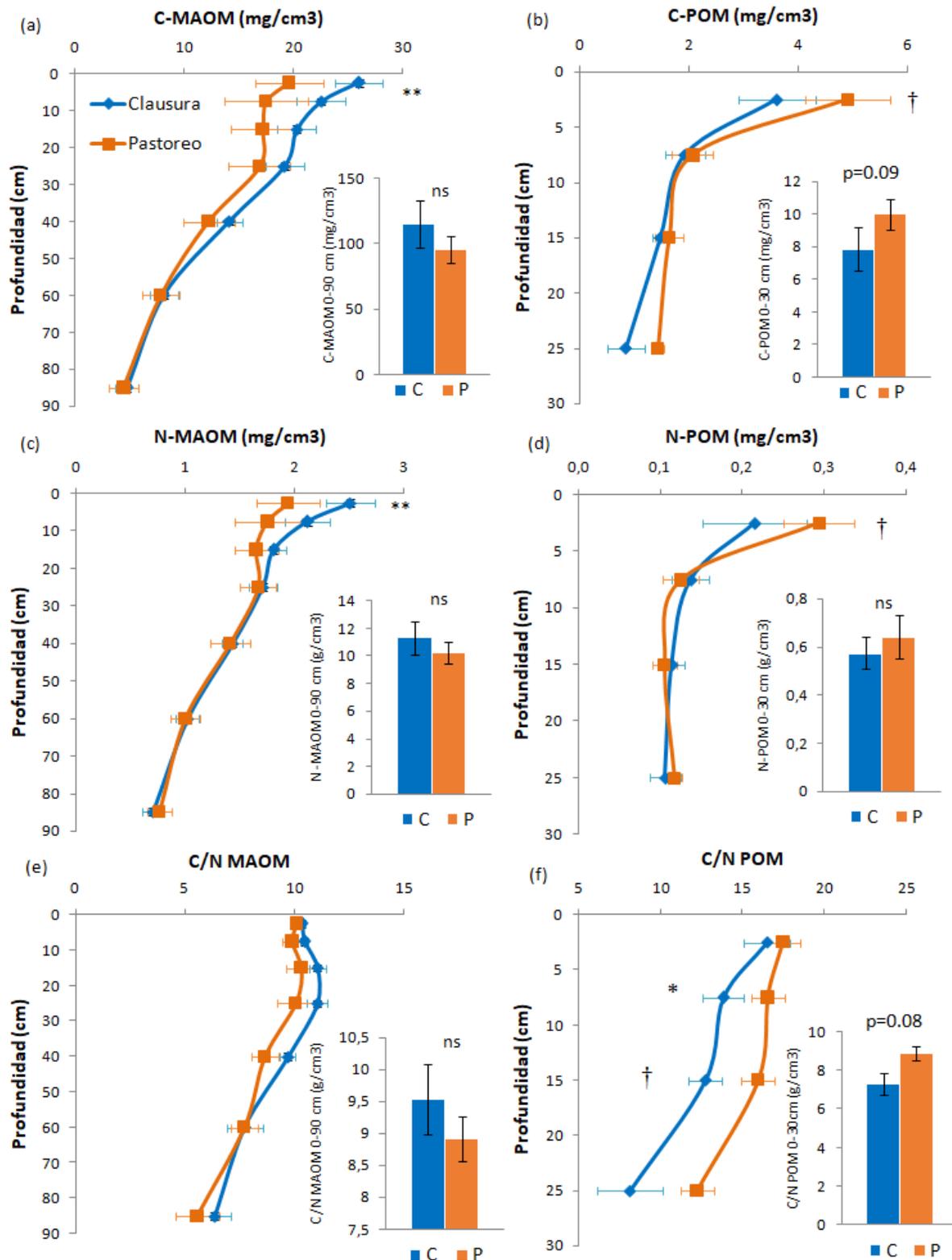


Figura 7. Contenidos de carbono, nitrógeno y relación C/N de la materia orgánica del suelo, para las dos fracciones evaluadas, bajo pastoreo (naranja) y clausura (azul) a diferentes profundidades. Los gráficos de la izquierda muestran las variables para la fracción de la materia orgánica asociada a los minerales (MAOM) y los de la derecha para la fracción de la materia orgánica particulada (POM). En los gráficos a y b se muestra el carbono acumulado en mg/cm<sup>3</sup> de cada fracción. Las diferencias estadísticamente significativas se indican con † para p<0.1 y \* para p<0.05 y \*\* para p<0.01 (prueba de t-pareada). Las barras de error indican el EE.

## Cambios en la cobertura de especies C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> y en el δ<sup>13</sup>C de la materia orgánica del suelo

La eliminación del pastoreo disminuyó la cobertura de especies C<sub>4</sub> y aumentó la cobertura de especies C<sub>3</sub> lo cual se reflejó en los contenidos de δ<sup>13</sup>C de la materia orgánica del suelo, como fue propuesto en la hipótesis 5. Por un lado, la cobertura de especies C<sub>4</sub> del estrato bajo en las clausuras fue un 13% menor en comparación con las parcelas pastoreadas (Pastoreo=0.61 ±0.04; Clausura= 0.53 ±0.03; p<0.05; Figura 8a) mientras que la de especies C<sub>3</sub> fue un 20% mayor (Pastoreo=0.39 ±0.04; Clausura=0.47 ±0.03; p=0.07). Al analizar conjuntamente la cobertura de especies de los dos estratos, las diferencias aumentaron por la elevada presencia de arbustos del estrato alto. La abundancia de especies C<sub>3</sub> fue un 30% mayor bajo clausura (Clausura=0.67 ±0.03; Pastoreo=0.51 ±0.04; p<0.01; Figura 8b), y la abundancia de especies con metabolismo C<sub>4</sub> un 50% menor con respecto al pastoreo (Pastoreo=0.48 ±0.04; Clausura=0.32 ±0.03; p<0.01; Figura 8b). Aunque la vegetación de las clausuras estuvo dominada por el estrato alto arbustivo (todas especies C<sub>3</sub>), la proporción de especies C<sub>4</sub> en el estrato bajo fue mayor al 50% y levemente superior al porcentaje de especies C<sub>3</sub> en ambos tratamientos (Figura 8a). Por otro lado, al analizar los contenidos promedios de δ<sup>13</sup>C de la materia orgánica para ambas fracciones, no se detectaron diferencias significativas en entre tratamientos (Figura 9), a pesar de que el δ<sup>13</sup>C de la POM presentó una leve tendencia a disminuir en las clausuras (Figura 9a). Sin embargo, los valores de δ<sup>13</sup>C de los primeros 5 cm del suelo estuvieron asociados con la proporción de especies C<sub>3</sub> del estrato herbáceo presentes en las parcelas (Figura 10). En general los sitios que aumentaron la proporción de especies C<sub>3</sub> luego de la exclusión del pastoreo, también disminuyeron sus valores de δ<sup>13</sup>C en la materia orgánica del suelo (con excepción del sitio 3), ya que las especies C<sub>3</sub> presentan valores más negativos de δ<sup>13</sup>C (Figura 10). En mismo patrón se observó en las profundidades del suelo mayores a 5 cm, pero las asociaciones fueron más débiles (datos no presentados).

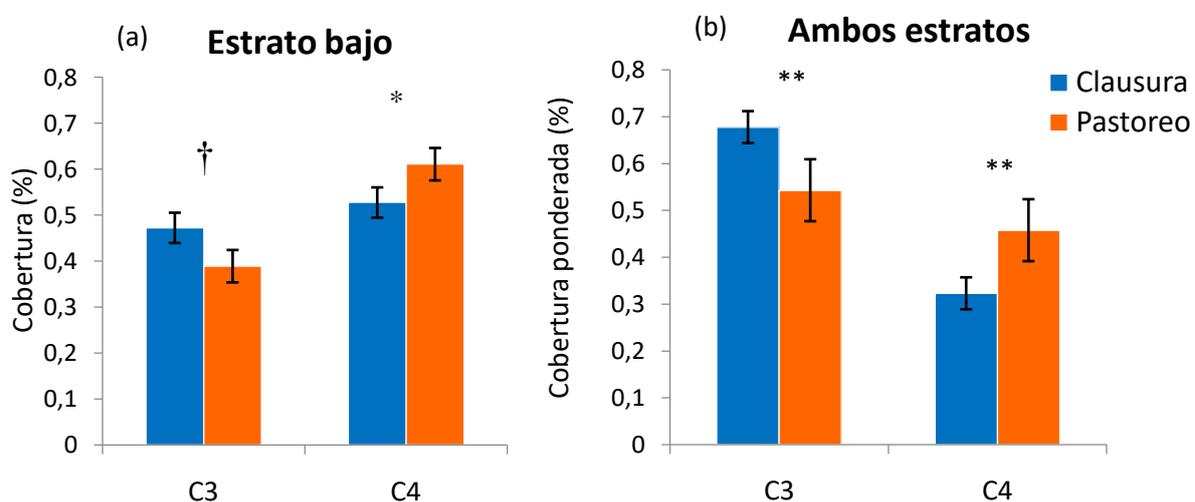


Figura 8. Cobertura de especies  $C_3$  y  $C_4$  del estrato bajo (a), y cobertura ponderada de especies  $C_3$  y  $C_4$  de ambos estratos (b) registrada en parcelas de pastoreo y clausura. Las diferencias estadísticamente significativas se indican con † para  $p < 0.1$ , \* para  $p < 0.05$  y \*\* para  $p < 0.01$  (prueba de t-pareada). Las barras de error indican el error estándar.

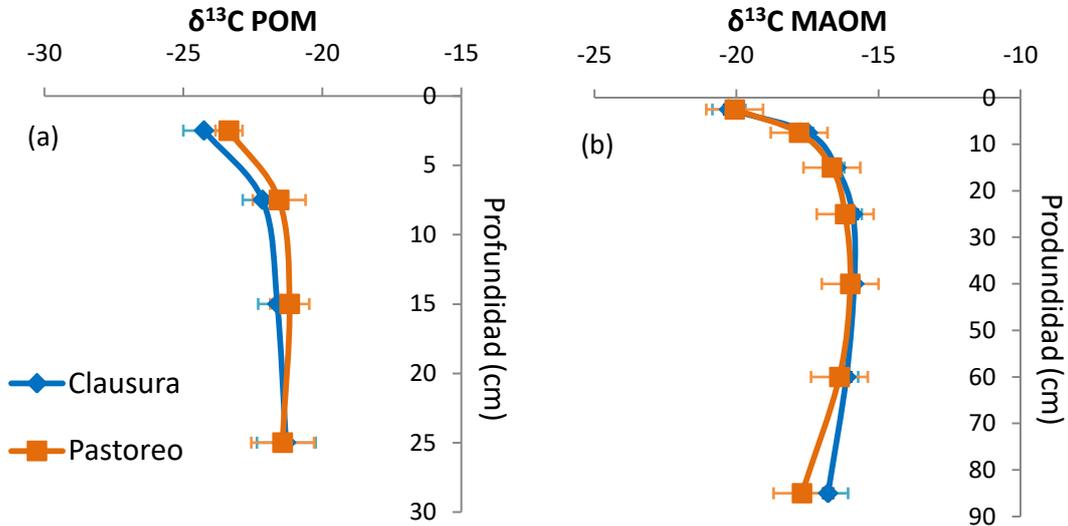


Figura 9. Contenidos de  $\delta^{13}C$  en distintas fracciones de la materia orgánica: POM (a) y MAOM (b), en pastoreo (naranja) y clausura (azul) a diferentes profundidades. Las barras de error indican el error estándar.

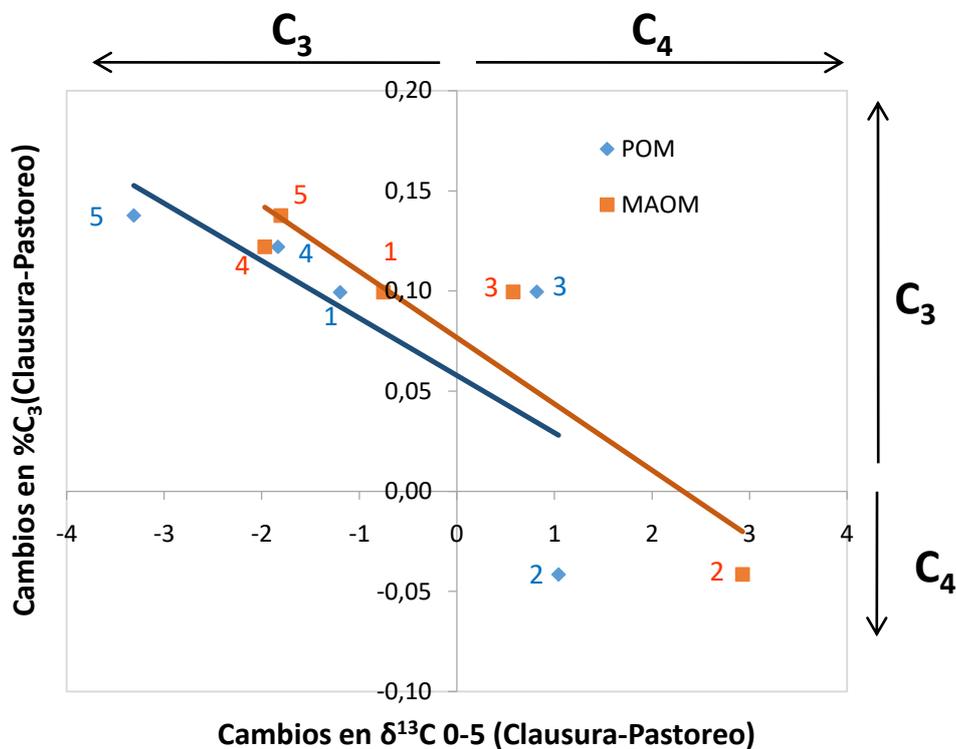


Figura 10. Análisis de correlación entre los cambios en el contenido de  $\delta^{13}C$  de 0-5 en la POM (azul) y en la MAOM (naranja) y los cambios en el porcentaje de especies  $C_3$  del estrato bajo. Los números indican el sitio de muestreo. Los datos se ajustan a un modelo de regresión lineal simple en la fracción POM ( $\delta^{13}C = -0.028 * \%C_3 + 0.057$ ;  $R^2 = 0.53$ ) y en la MAOM ( $\delta^{13}C = -0.033 * \%C_3 + 0.076$ ;  $R^2 = 0.87$ ).

## DISCUSIÓN

### *Cambios en la comunidad vegetal*

Los resultados apoyan la hipótesis que indica que la exclusión del pastoreo disminuye la riqueza y diversidad de especies vegetales debido a que se reduce la frecuencia de disturbios y aumenta la exclusión competitiva. La presencia de herbívoros permite la coexistencia de especies y aumenta la diversidad vegetal ya que al incrementar la frecuencia de disturbios impide la exclusión de plantas con menor habilidad competitiva (Grime 1973). Diversas investigaciones afirman que el pastoreo aumenta la riqueza y diversidad a nivel regional (Alice et al. 2006, Lezama et al. 2014, Rush & Oesterheld 1997) como en otras partes del mundo (Milchunas & Lauenroth 1993). Sin embargo, en Los Pastizales del Río de la Plata los mecanismos que están detrás de estos aumentos no son los mismos en todas las subregiones. En la pampa deprimida el aumento en la riqueza se produce por la invasión de especies exóticas (Chaneton et al. 2002; Sala 1988). En cambio, en las sabanas estudiadas en este trabajo el incremento de la riqueza y diversidad bajo pastoreo se puede asociar a dos factores: la reducción de la cobertura de arbustos y el incremento en la colonización de pastos y hierbas nativas de crecimiento postrado que poseen menor habilidad competitiva (Lezama et al. 2014). La selectividad del ganado produce cambios en la composición de especies, en detrimento de las especies palatables (Mikola et al. 2013) favoreciendo el crecimiento de especies postradas, con baja relación tallo/raíz que desarrollan mecanismos de evasión a la herbívora (Tilman 1993; Striker et al. 2011) como *Paspalum notatum* y *Evolvulus sericeus*. Los resultados obtenidos para las sabanas estudiadas en esta tesis concuerdan con este modelo y se corresponden con otros resultados obtenidos en pastizales de la región, sugiriendo los mismos mecanismos subyacentes (Alice et al. 2005 & 2006; Lezama et al 2013).

Los resultados obtenidos en sabanas de *Butia yatay* de la región coinciden parcialmente con los de este trabajo (Batista et al. 2014 y 2018). Dentro de los Pastizales del Río de la Plata, existe un remanente de sabana de palmeras *Butia yatay* ubicado a 100 km de la reserva El Rosario. Dentro del área remanente de *Butia yatay* existen dos reservas: El Parque Nacional El Palmar, un área protegida con exclusión del pastoreo desde 1970, y La Aurora del Palmar una reserva con presencia de herbívoros domésticos. Se observa que la composición florística de la reserva el Rosario es similar al de del Parque Nacional el Palmar. Ambas reservas poseen un estrato arbustivo dominado por especies del género *Baccharis* y *Eupatorium*, y un estrato herbáceo dominado por *Adiantopsis chlorophylla* y *Bromus auleticus*. A su vez, las zonas pastoreadas de

ambos estudios son dominados por *Paspalum notatum*. Sin embargo, en comparación con nuestros sitios de estudio, los sitios de clausura del Parque Nacional El Palmar presentan una abundancia mayor de *Adiantopsis chlorophylla* (Batista et al. 2018). Además, presentan una alta abundancia de especies exóticas, mientras que nuestros sitios presentan baja invasividad, característica típica de los Campos de Uruguay (Altesor et al. 2006). Por otro lado, la riqueza de especies vegetales en las sabanas de *Butia yatay* se reduce con la introducción del pastoreo (Batista et al. 2018), contrariamente a lo reportado en otros estudios regionales (Rodríguez et al. 2003; Altesor et al. 2005, 2006; Lezama et al. 2014) y a lo observado en este trabajo, ya que se encontraron mayor cantidad de especies totales en sitios pastoreados. Batista et al. (2018), sugieren que estas diferencias podrían ser explicadas por el diseño experimental utilizado en estas investigaciones: pequeñas unidades de muestreo (<10m<sup>2</sup>), exclusión al pastoreo a pequeña escala (recintos de <2500 m<sup>2</sup>) y cortos periodos de tiempo de exclusión (<10 años). Sin embargo, en esta tesis evaluamos los efectos de la exclusión al pastoreo en unidades de muestreo de 100 m<sup>2</sup>, en una reserva de 250 ha y con 27 años de exclusión al pastoreo.

Diversos estudios han encontrado que la presencia de arbustos es una característica típica en las clausuras de los Pastizales del Río de la Plata, que no puede generalizarse para otras regiones del mundo (Altesor et al. 2006; Lezama et al. 2014). En las sabanas templadas de nuestro experimento la eliminación del ganado promovió la arbustización: todas las parcelas de la clausura tuvieron una cobertura de arbustos superior al 25%. Estos resultados contradicen las observaciones realizadas en otras regiones del mundo que indican que el pastoreo promueve la invasión de arbustos (Van Auken et al. 2000; Briggs et al. 2005; Milchunas & Lauenroth 1993). En ambientes áridos y semiáridos de baja productividad el pastoreo favorece el crecimiento de especies leñosas (Archer et al. 1988; Van Auken 2000; Paruelo et al. 2007). Sin embargo, algunos trabajos exponen que en pastizales y sabanas de alta productividad, la herbivoría también promueve la arbustización (Briggs et al. 2005). Históricamente, en los sistemas de pastizales y sabanas, tanto el pastoreo como el fuego fueron dos disturbios críticos para el mantenimiento del ecosistema. Sin embargo, la fragmentación del paisaje de los últimos años y el aumento de la carga ganadera que consume la biomasa combustible, son los dos factores que redujeron la periodicidad de incendios que anteriormente controlaban la abundancia de especies leñosas (Cingolani et al. 2005; Briggs et al. 2005). No obstante, en las sabanas uruguayas el mecanismo de control de la arbustización no es el mismo. Los Pastizales del Río de la Plata poseen un ambiente menos estacional que los del hemisferio norte, que impide que se acumule biomasa seca durante

el invierno (Altesor et al. 2006). A su vez, el pastoreo del ganado es suficiente para impedir la expansión de los árboles y arbustos, a pesar de la baja frecuencia de incendios (Bernardi et al. 2019; Di Bella et al. 2006). Las altas cargas ganaderas consumen la biomasa combustible y a su vez impiden el establecimiento de plántulas de leñosas (Bernardi et al. 2016). Probablemente, la herbivoría y el daño mecánico realizado por el ganado impide que los arbustos se establezcan y excluyan a los pastos del estrato herbáceo por competencia por la luz y el agua disponible en el suelo (Altesor et al. 2006).

### ***Efectos sobre los contenidos de la materia orgánica***

Los resultados indican que la exclusión del pastoreo aumenta la MOS, pero genera un efecto diferencial en la formación de materia orgánica particulada y asociada a los minerales (POM y MAOM). Nuestros resultados se condicen con estudios previos realizados en pastizales de la región que afirman que la eliminación del pastoreo aumenta el contenido total de MOS (Altesor et al. 2006; Piñeiro et al. 2006; Piñeiro et al. 2009). Sin embargo, los tratamientos de clausura y pastoreo generaron un efecto diferencial sobre las fracciones de la materia orgánica: los mayores cambios se observaron en los contenidos de MAOM. En exclusión, el aumento en los contenidos de carbono y nitrógeno orgánico del suelo de la MAOM pueden explicarse por la mayor disponibilidad de nitrógeno, que se produce por el cese de la volatilización y la lixiviación que se genera en los parches de orina y estiércol cuando hay pastoreo. La introducción de ganado en los pastizales aumenta la apertura de los ciclos biogeoquímicos, particularmente del nitrógeno, generando pérdidas desde las excreciones animales, que limitan la formación y el almacenamiento de MOS (Piñeiro et al. 2006). Esto se debe a que las dinámicas del carbono y nitrógeno están estrechamente ligadas: por cada unidad de nitrógeno perdido se pierden 10 unidades de carbono (Piñeiro et al. 2009). Por esta razón, los cambios en carbono en nuestros sitios se asociaron fuertemente con los cambios de nitrógeno y la relación C/N de la fracción estabilizada de la MAOM se mantuvo invariable y cercana a 10 (Figura 7e).

Nuestros resultados apoyan la idea de que la exclusión del pastoreo disminuyó los contenidos de carbono y nitrógeno orgánico de la fracción particulada de la materia orgánica (POM) en la capa superficial del suelo, probablemente debido a la disminución de la biomasa subterránea (Figura 7b-d). La hipótesis de retención de nitrógeno por las raíces afirma que el pastoreo favorece la acumulación de MOS porque promueve el crecimiento de raíces aumentando las entradas de carbono al suelo y la retención de nitrógeno en el sistema, reduciendo la lixiviación de nitratos

(Piñeiro et al. 2009). Los aumentos en los contenidos de carbono y nitrógeno orgánico, y en la relación C/N de la POM en los sitios con pastoreo, podrían ser explicados por los cambios en vegetación. El pastoreo promovió el establecimiento de especies C<sub>4</sub>, que poseen una relación C/N mayor que las C<sub>3</sub> debido a su metabolismo fotosintético. Por lo tanto, las raíces de estas especies podrían aumentar la formación de POM, ya que muchas veces poseen órganos de reserva subterráneos y una baja concentración de N. La respuesta diferencial que se observó en las fracciones de la materia orgánica, resalta la importancia del seguimiento a largo plazo de los contenidos de carbono y nitrógeno en la POM y la MAOM por separado.

### **Relación entre los cambios en la cobertura de C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> y $\delta^{13}\text{C}$ del suelo**

Los resultados indican un aumento en las especies C<sub>3</sub> en áreas sin pastoreo, con diferencias marginalmente significativas en el estrato bajo y marcadamente significativas cuando se consideran los dos estratos, que se ve reflejado en el <sup>13</sup>C del suelo en ambas fracciones de la materia orgánica. La relación de especies C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub> y su relación con la herbivoría es compleja (Sage et al. 1999). Una hipótesis ampliamente aceptada indica que las especies con metabolismo C<sub>3</sub> poseen mayor calidad nutricional por la baja relación C/N en comparación con las especies C<sub>4</sub>. Debido al mayor contenido de nutrientes y a su palatabilidad, el ganado prefiere las plantas C<sub>3</sub> por lo que modifica la composición florística a favor de las plantas C<sub>4</sub> (Zhang et al. 2014). Sin embargo, esta hipótesis no siempre se cumple (Sage et al. 1999). En nuestros sitios, el estrato bajo mostró una abundancia de especies C<sub>4</sub> mayor al 50%, dominado por *Coelorhachis selloana*, una especie erecta C<sub>4</sub> de buena palatabilidad que frecuentemente también se encuentra en zonas de pastoreo (Altesor et al. 2005). Este resultado se condice con un experimento de largo plazo realizado por Rodríguez et al. (2003) que encontró que durante los primeros tres años de sucesión post-clausura, desaparecieron las gramíneas C<sub>4</sub> de crecimiento prostrado y fueron reemplazadas por especies erectas (*Coelorhachis selloana* que aumentó su abundancia del 78 al 98% en las clausuras). Adicionalmente, las clausuras de nuestros sitios estuvieron dominadas por arbustos con metabolismo C<sub>3</sub> de baja palatabilidad. Por otro lado, nuestros resultados apoyan la idea de que el <sup>13</sup>C de la MOS refleja la cobertura de especies C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub> (Sage et al. 1999). Las diferencias observadas en el estrato herbáceo entre la abundancia de especies C<sub>3</sub> se correlacionaron con la relación isotópica del <sup>13</sup>C de los primeros 5 cm del suelo, excepto para el sitio 3. Las diferencias en este sitio podrían ser explicadas por el desfase temporal que existe entre la vegetación, la descomposición de la broza y la formación de MOS, sugiriendo que los cambios medidos en la vegetación son muy recientes.

Conservar la biodiversidad vegetal y la materia orgánica del suelo es posible si se implementan políticas que integren el manejo de áreas protegidas y de establecimientos productivos (Cingolani et al. 2005). Frecuentemente, es difícil comprender los efectos diferenciales que produce la ganadería o la conservación de las sabanas debido a la escasez de grandes áreas con exclusión al pastoreo y la falta de experimentos a largo plazo. La reserva El Rosario constituye una buena oportunidad para realizar este tipo de comparaciones. En la reserva es posible diseñar experimentos de largo plazo con reintroducción del pastoreo que evalúen los efectos sobre la vegetación y la materia orgánica del suelo durante varios años. Según nuestros resultados, la introducción del ganado parece una buena alternativa para evitar el proceso de arbustización de las sabanas en la región, conservar la biodiversidad y promover la coexistencia de especies vegetales. Sin embargo, el pastoreo puede impactar negativamente sobre la acumulación de materia orgánica, ya que se reduce la tasa de mineralización debido a las pérdidas de nitrógeno. Por lo tanto, los programas de conservación de las sabanas de los Pastizales del Río de la Plata deberían tomar en cuenta los efectos diferenciales que produce el pastoreo al momento de diseñar prácticas de manejo en sitios productivos y en áreas protegidas. Probablemente, la conjunción de áreas clausuradas y pastoreadas en un mismo paisaje, sea la forma más apropiada para la conservación de la biodiversidad.

## CONCLUSIONES

Nuestros resultados indican que la exclusión del pastoreo genera diversas respuestas en los ecosistemas de sabana. La ausencia de disturbios de los sitios clausurados modificó la estructura de la vegetación y las reservas de materia orgánica. Por un lado, disminuyó la riqueza y diversidad de especies a la vez que aumentó notablemente la cobertura de arbustos. El análisis de la identidad de las especies mostró una clara diferenciación en la composición florística entre las situaciones pastoreadas y las clausuradas. Los sitios con pastoreo estuvieron dominados por gramíneas estivales de crecimiento postrado como *Paspalum notatum* y *Evolvulus sericeus*. Mientras que las clausuras fueron dominadas principalmente por *Choloraquis selloana*, *Adiantopsis chlorophylla* y *Bromus auleticus*. Por otro lado, la exclusión del pastoreo tuvo un efecto diferencial sobre las fracciones de la MOS: aumentó los contenidos de carbono y nitrógeno orgánico en la fracción MAOM, pero los disminuyó en la POM. Además, la ausencia de pastoreo modificó la cobertura de especies C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub>. En general, los sitios con exclusión del pastoreo presentaron mayor abundancia de especies C<sub>3</sub> y esas diferencias se vieron reflejadas en los contenidos de <sup>13</sup>C del suelo en ambas fracciones de la materia orgánica.

## BIBLIOGRAFÍA

1. Allard, V., Newton, P. C., Lieffering, M., Clark, H., Matthew, C., Soussana, J. F., & Gray, Y. S. (2003). *Nitrogen cycling in grazed pastures at elevated CO<sub>2</sub>: N returns by ruminants*. *Global Change Biology*, 9(12), 1731-1742.
2. Altesor A, Di Landro E, May H, Ezcurra E. (1998). *Long-term species change in a Uruguayan grassland*. *Journal of Vegetation Science* 9: 173-180.
3. Altesor, A., Oesterheld, M., Leoni, E., Lezama, F. & Rodríguez, C. (2005). *Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland*. *Plant Ecology* 179: 83–91.
4. Altesor, A. I., Piñeiro G., Lezama F., Jackson R., Sarasola M. & Paruelo J. (2006), *Ecosystem changes associated with grazing in subhumid grasslands of South America*, *J. Veg. Sci.*, 17, 323–332
5. Altesor, A., Lezama F., Piñeiro G., Leoni E., Rodríguez C., Paruelo J. & Baeza (2007) *El efecto del pastoreo sobre la estructura y el funcionamiento de las praderas naturales uruguayas: ¿Qué sabemos y cómo podemos usar ese conocimiento para manejarlas mejor?*. Serie Técnica INIA v. 151, p. 21-32.
6. Archer, S., Scifres, C., Bassham, C. R., & Maggio, R. (1988). *Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland*. *Ecological monographs*, 58(2), 111-127.
7. Baldi, G., & Paruelo, J. M. (2008). *Land-use and land cover dynamics in South American temperate grasslands*. *Ecology and Society*, 13(2).
8. Balesdent, J., Mariotti, A., & Guillet, B. (1987). *Natural <sup>13</sup>C abundance as a tracer for studies of soil organic matter dynamics*. *Soil Biology and Biochemistry*, 19(1), 25-30.
9. Bernardi, R. E., Holmgren, M., Arim, M., & Scheffer, M. (2016). *Why are forests so scarce in subtropical South America? The shaping roles of climate, fire and livestock*. *Forest Ecology and Management*, 363, 212–217.
10. Bernardi, R. E., M. Buddeberg, M. Arim, and M. Holmgren (2019). *Forests expand as livestock pressure declines in subtropical South America*. *Ecology and Society* 24(2):19. <https://doi.org/10.5751/ES-10688-240219>
11. Briggs, J. M., Knapp, A. K., Blair, J. M., Heisler, J. L., Hoch, G. A., Lett, M. S., & McCarron, J. K. (2005). *An ecosystem in transition: causes and consequences of the conversion of mesic grassland to shrubland*. *BioScience*, 55(3), 243-254.
12. Cambardella, C.A., Elliott, E.T. 1992. *Particulate Soil Organic-Matter Changes across a Grassland Cultivation Sequence*. *Soil Science Society of America Journal*. 56, 777-783.
13. Cerling, T. E., Harris, J. M., MacFadden, B. J., Leakey, M. G., Quade, J., Eisenmann, V., &

Ehleringer, J. R. (1997). *Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary*. *Nature*, 389(6647), 153.

14. Cesa A. & Paruelo J. (2011). *Changes in vegetation structure induced by domestic grazing in Patagonia (southern Argentina)*. *Journal of Arid Environments* 75:1129-1135.

15. Chaneton E., Perelman S., Omacini, M. & León, R. (2002). *Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands*. *Biological Invasions* 4:7-24.

16. Chapin, F. S., Sala, O. E., & Huber-Sannwald, E. (Eds.). (2001). *Global biodiversity in a changing environment: scenarios for the 21st century* (Vol. 152). Springer Science & Business Media.

17. Conant, R. T., K. Paustian, S. J. Del Grosso, and W. J. Parton (2005), *Nitrogen pools and fluxes in grassland soils sequestering carbon*, *Nutr. Cycl. Agroecosyst.*, 71, 239– 248, doi: 10.1007/s10705-004-5085-z.

18. Fargione, J., & Tilman, D. (2005). *Niche differences in phenology and rooting depth promote coexistence with a dominant C4 bunchgrass*. *Oecologia*, 143(4), 598-606.

19. Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R., & Hubick, K. T. (1989). *Carbon isotope discrimination and photosynthesis*. *Annual review of plant biology*, 40(1), 503-537.

20. Fernández, G., & Altesor, A. (2019). *Differential responses of C3 and C4 grasses to shrub effects in a sub-humid grassland of South America*. *Journal of Vegetation Science*, 30(2), 203-211.

21. Frank, D. A. & Evans, R. D. (1997). *Effects of native grazers on grassland N cycling in Yellowstone National Park*. *Ecology* 78:2238-2248

22. Grime, JP. (1973). *Competitive exclusion in herbaceous vegetation*. *Nature* vol 242 pag 344-347.

23. Jobbágy, E. G., & Jackson, R. B. (2000). *The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation*. *Ecological applications*, 10(2), 423-436.

24. Lezama F., Baeza S., Altesor A., Cesa A., Chaneton E. & Paruelo J. (2014) *Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient*. *Journal of Vegetation Science*. Doi: 10.1111/jvs.1205

25. Mikola, J. Seala H., Virkajarvi P., Saarijarvi K., Ilmarienen K. & Voigt W. (2009). *Defoliation and patchynutrientreturn drive grazing effects on plant and soil properties in a dairy cow pasture*. *Ecological Monographs*. 79 (2): 221-224

26. Milchunas D. & Lauenroth W. (1993). *Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments*, *Ecol. Monogr.*,63 pp.327–366,doi:10.2307/2937150

27. Oesterheld, M., Sala, O. E., & McNaughton, S. J. (1992). *Effect of animal husbandry on*

*herbivore-carrying capacity at a regional scale. Nature, 356(6366), 234.*

28. Oesterheld M., Loreti J., Semmartin M. & Paruelo J. (1999). *Grazing, fire, and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas.* En L. Walker, ed. *Ecosystems of disturbed ground.* Elsevier, Amsterdam. pp. 287-306

29. O'Leary, M. H. (1988). *Carbon isotopes in photosynthesis.* *Bioscience, 38(5), 328-336.*

30. Ota, M., Nagai, H., & Koarashi, J. (2013). *Root and dissolved organic carbon controls on subsurface soil carbon dynamics: A model approach.* *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 118(4), 1646-1659.*

31. Paruelo, J. M., Jobbágy, E. G., Oesterheld, M., Golluscio, R. A., & 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.*

32. Paruelo, J.M., Guerschman, J.P., Piñeiro, G., Jobbágy, E.G., Verón, S.R., Baldi, G. & Baeza, S. (2006) *Cambios en el uso de la tierra en Argentina y Uruguay: Marcos conceptuales para su análisis.* *Agrociencia. Vol. X N° 2 pp. 47 - 61*

33. Perelman, S. B., León, R. J. C., & Oesterheld, M. (2001). *Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands.* *Journal of Ecology, 89(4), 562-577.*

34. Piñeiro G. (2006b). *Biogeoquímica del carbono y el nitrógeno en lo pastizales pastoreados del Río de la Plata: Un análisis basado en sensores remotos, modelos de simulación y experimentos a campo.* Tesis de Doctorado EPG-FAUBA

35. Piñeiro, G. (2011). *Impactos de la ganadería sobre la dinámica del C y N en los pastizales del Río de la Plata. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales.* En: Altesor, A., W. Ayala y J. M. Paruelo (eds). *INIA Serie FPTA (Proyecto FPTA 175.) INIA. Uruguay.*

36. Piñeiro, G., J. M. Paruelo, & M. Oesterheld (2006). *Potential long-term impacts of livestock introduction on carbon and nitrogen cycling in grasslands of Southern South America,* *Global Change Biol., 12, 1267– 1284, doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01173.x.*

37. Piñeiro, G.; Paruelo, J. M.; Jobbágy, E. G.; Jackson, R. B. & Oesterheld, M. (2009). *Grazing effects on belowground C and N stocks along a network of cattle exclosures in temperate and subtropical grasslands of South America.* *Global Biogeochemical Cycles 23: DOI 10.1029/2007GB003168.*

38. Poggio, S. L., Perelman, S. B., Mollard, F. P. O., & León, R. J. C. (2015). *Guests and gatecrashers in a New World's banquet: Old World plant species introduced from the Mediterranean Basin enriched the flora of grasslands and croplands in the Pampas of Argentina.* *Flora Mediterranea, 39.*

39. Rawls, W. J. (1983). *Estimating soil bulk density from particle size analysis and organic matter content* 1. *Soil Science, 135(2), 123-125.*

40. Rizzini, C. T. (1965). *Experimental studies on seedling development of cerrado woody plants*. Annals of the Missouri Botanical Garden, 410-426.
41. Rodriguez C.; Leoni E.; Lezama F. & Altesor A. (2003). *Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay*. Journal of Vegetation Science 14:433-440.
42. Rusch G. & Oesterheld M. (1997). *Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland*. Oikos 78 pp. 519–526.
43. Sage, R. F., & Monson, R. K. (1998). C4 plant biology. Elsevier.
44. Sala O. (1988). *The effect of herbivory on vegetation structure*. In: Werger, M.J.A., van der Aart, P.J.M., During, H.J. and Verboeven, J.T.A. (eds.) Plant form and vegetation structure, pp. 317-330. SPB, The Hague, NL.
45. Schlesinger, W. H. (1991), *Biogeochemistry. An Analysis of Global Change*, 2nd ed., Academic, San Diego, Calif.
46. Schuman G., Reede J., Anley J., Hart H., & Manley A. (1999), *Impact of grazing management on the carbon and nitrogen balance of a mixed-grass rangeland*, Ecol. Appl., 9, 65–71, doi: 10.1890/1051-0761(1999)009[0065:LOGMOT]2.0.CO;2.
47. Shannon, C. E. (1948). *A mathematical theory of communication*. Bell system technical journal, 27(3), 379-423.
48. Solomon, D., Fritzsche, F., Lehmann, J., Tekalign, M., & Zech, W. (2002). *Soil organic matter dynamics in the subhumid agroecosystems of the Ethiopian highlands*. Soil Science Society of America Journal, 66(3), 969-978.
49. Soriano, A. (1991). *Río de la Plata Grasslands* pp. 367-407. En: R. T. Coupland editor Natural grasslands. Introduction and Western Hemisphere. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
50. Striker G., Mollard F., Grimoldi A., León R. & Insausti P. (2011). *Trampling enhances the dominance of graminoids over forbs in flooded grassland mesocosms*. Applied Vegetation Science 14(1): 95-106.
51. Tilman, D. & S. Pacala. (1993). *The maintenance of species richness in plant communities*. Pages 13–25 in R. E. Ricklefs and D. Schluter, editors. Species diversity in ecological communities. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
52. Van Auken, O. W. (2000). *Shrub invasions of North American semiarid grasslands*. Annual review of ecology and systematics, 31(1), 197-215.
53. Wedin, D. A., Tieszen, L. L., Dewey, B., & Pastor, J. (1995). *Carbon isotope dynamics during grass decomposition and soil organic matter formation*. Ecology, 76(5), 1383-1392.
54. White, R. P., Murray, S., Rohweder, M., Prince, S. D., & Thompson, K. M. (2000). *Grassland*

*ecosystems* (p. 81). Washington DC: World Resources Institute.

55. Zhang, Q., Ding, Y., Ma, W., Kang, S., Li, X., Niu, J., & Li, X. (2014). *Grazing primarily drives the relative abundance change of C4 plants in the typical steppe grasslands across households at a regional scale*. *The Rangeland Journal*, 36(6), 565-572.

56. Zuloaga, F. O., Morrone, O., & Belgrano, M. J. (2008). *Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur*. Missouri Botanical Garden Press.

## ANEXO

Tabla 1. Lista de especies registradas en los muestreos florísticos del experimento. Se indica para cada una de ellas el metabolismo y tipo funcional (TFP) al que pertenece: gramínea invernal (GI); gramínea estival (GE); hierba (Hi); y sub-arbusto (Sub-arb); arbusto (Arb); árbol.

### Especies registradas en clausura y pastoreo

<b>Nombre</b>	<b>Metabolismo</b>	<b>Grupo Funcional</b>	<b>Exótica/Nativa</b>
<i>Adiantopsis chlorophylla</i>	C3	Hi	Nativa
<i>Andropogon lateralis</i>	C4	GE	Nativa
<i>Andropogon ternatus</i>	C4	GE	Nativa
<i>Aristida murina</i>	C4	GE	Nativa
<i>Aristida uruguayensis</i>	C4	GE	Nativa
<i>Briza lamarckiana</i>	C3	GI	Nativa
<i>Briza subaristata</i>	C3	GI	Nativa
<i>Bromus auleticus</i>	C3	GI	Nativa
<i>Calamagrostis montevidensis</i>	C3	GI	Nativa
<i>Carex phalaroides</i>	C3	CyJ	Nativa
<i>Centaurium pulchelum</i>	C3	Hi	Nativa
<i>Coelorachis selloana</i>	C4	Hi	Nativa
<i>Conyza bonaerensis</i>	C4	Hi	Nativa
<i>Cuphea glutinosa</i>	C4	GE	Nativa
<i>Cynodon dactylon</i>	C4	CyJ	Exótica
<i>Danthonia montevidensis</i>	C3	Hi	Nativa
<i>Desmanthus sp.</i>	C3	Hi	Nativa
<i>Dichondra sericea</i>	C4	CyJ	Nativa
<i>Eleocharis sp.</i>	C4	GE	Nativa
<i>Eryngium horridum</i>	C3	GE	Nativa
<i>Evolvulus sericeus</i>	C4	GI	Nativa
<i>Fimbristylis sp.</i>	C4	Hi	Nativa
<i>Galactia marginalis</i>	C3	Hi	Nativa
<i>Gamochaeta sp.</i>	C3	Hi	Nativa
<i>Melica brasiliiana</i>	C3	GI	Nativa
<i>Microbriza poa</i>	C3	GI	Nativa
<i>Panicum hians</i>	C4	GE	Nativa

<i>Panicum sabulorum</i>	C4	GE	Nativa
<i>Paspalum plicatulum</i>	C4	GE	Nativa
<i>Paspalum quadrifarium</i>	C4	GE	Nativa
<i>Paspalum urvillei</i>	C4	GE	Nativa
<i>Phafia gnaphalioides</i>	C4	Hi	Nativa
<i>Piptochaetium lasianthum</i>	C3	GI	Nativa
<i>Piptochaetium montevidensis</i>	C3	GI	Nativa
<i>Piptochaetium sp.</i>	C3	GI	Nativa
<i>Piptochaetium stipoides</i>	C3	GI	Nativa
<i>Pterocaulon sp.</i>	C4	Hi	Nativa
<i>Rhynchospora luzulifolia</i>	C4	Hi	Nativa
<i>Schizachyrium microstachyum</i>	C4	Hi	Nativa
<i>Solidago chilensis</i>	C4	Hi	Nativa
<i>Stipa charruana</i>	C3	GI	Nativa
<i>Stipa neesiana</i>	C3	GI	Nativa
<i>Stipa papposa</i>	C3	GI	Nativa
<i>Verbena montevidensis</i>	C4	Hi	Nativa
<i>Wissadula glechomioides</i>	C3	Hi	Nativa

### **Especies registradas sólo en clausura**

<b>Nombre</b>	<b>Metabolismo</b>	<b>Grupo Funcional</b>	<b>Exótica/Nativa</b>
<i>Achyrocline satureioides</i>	C3	Sub-arb	Nativa
<i>Baccharis dracu</i>	C3	Sub-arb	Nativa
<i>Baccharis punctulata</i>	C3	Sub-arb	Nativa
<i>Bouchetia anomala</i>	C4	Hi	Nativa
<i>Briza uniolae</i>	C3	GI	Nativa
<i>Centella asiatica</i>	C3	Hi	Nativa
<i>Festuca ampliflora</i>	C3	CyJ	Nativa
<i>Galium af. noxium</i>	C3	Hi	Nativa
<i>Hyptis mutabilis</i>	C3	CyJ	Nativa
<i>Juncus marginatus</i>	C4	Hi	Nativa
<i>Lolium multiflorum</i>	C3	Hi	Exótica
<i>Mutisia coccinea</i>	C3	Hi	Nativa
<i>Phafia tuberosa</i>	C4	Hi	Nativa

<i>Pithecoctenium cynanchoides</i>	C3	Hi	Nativa
<i>Senecio selloi</i>	C3	GE	Nativa
<i>Solanum chenopodioides</i>	C3	Hi	Nativa
<i>Solanum pseudocapsicum</i>	C3	GE	Nativa
<i>Stipa pauciciliata</i>	C3	Hi	Nativa
<i>Tragia geraniifolia</i>	C4	Hi	Nativa

### **Especies registradas sólo en pastoreo**

<b>Nombre</b>	<b>Metabolismo</b>	<b>Grupo Funcional</b>	<b>Exótica/Nativa</b>
<i>Agalinis communis</i>	C3	Sub-arb	Nativa
<i>Alophia lahue</i>	C3	Hi	Nativa
<i>Aristida venustula</i>	C4	GE	Nativa
<i>Aster squamatus</i>	C4	Hi	Nativa
<i>Axonopus affinis</i>	C4	GE	Nativa
<i>Axonopus argentinus</i>	C4	GE	Nativa
<i>Baccharis coridifolia</i>	C4	Sub-arb	Nativa
<i>Baccharis trimera</i>	C4	Sub-arb	Nativa
<i>Borreria dasycephala</i>	C4	Hi	Nativa
<i>Bothriochloa laguroides</i>	C4	GE	Nativa
<i>Briza minor</i>	C3	GI	Nativa
<i>Chaptalia exscapa</i>	C3	Hi	Nativa
<i>Cienfuegosia sulphurea</i>	C3	Hi	Nativa
<i>Cirsium vulgare</i>	C3	GE	Exótica
<i>Cyperus sp.</i>	C4	GI	Nativa
<i>Eleusine tristachya</i>	C4	GE	Nativa
<i>Eragrostis bahiensis</i>	C4	GE	Nativa
<i>Eragrostis retinens</i>	C4	Hi	Nativa
<i>Eragrostis sp.</i>	C4	Hi	Nativa
<i>Eryngium nudicaule</i>	C3	Sub-arb	Nativa
<i>Eupatorium subhastatum</i>	C4	GE	Nativa
<i>Eustachys bahiensis</i>	C4	Hi	Nativa
<i>Gamochoeta spicata</i>	C3	Hi	Nativa
<i>Hypochaeris sp.</i>	C3	CyJ	Nativa
<i>Juncus capillaceus</i>	C4	CyJ	Nativa

<i>Juncus imbricatus</i>	C4	CyJ	Nativa
<i>Krapovickasia flavescens</i>	C3	GE	Nativa
<i>Micropsis spathulata</i>	C3	Hi	Nativa
<i>Panicum bergii</i>	C4	GE	Nativa
<i>Paspalum dilatatum</i>	C4	GE	Nativa
<i>Paspalum notatum</i>	C4	GE	Nativa
<i>Plantago sp.</i>	C3	Hi	Nativa
<i>Relbunium richardianum</i>	C3	CyJ	Nativa
<i>Richardia stellaris</i>	C4	GE	Nativa
<i>Setaria sp.</i>	C4	Sub-arb	Nativa
<i>Stenandrium sp.</i>	C3	Hi	Nativa
<i>Stenachaenium sp.</i>	C3	GI	Nativa
<i>Tridens brasiliensis</i>	C4	Hi	Nativa
<i>Vernonia flexuosa</i>	C4	Hi	Nativa

#### **Especies del estrato alto**

<b>Nombre</b>	<b>Metabolismo</b>	<b>Grupo Funcional</b>	<b>Exótica/Nativa</b>
<i>Acacia dealbata</i>	C3	Árbol	Nativa
<i>Baccharis dracunculifolia</i>	C3	Arb	Nativa
<i>Baccharis punctulata</i>	C3	Arb	Nativa
<i>Baccharis sp.</i>	C3	Arb	Nativa
<i>Eupatorium buniifolium</i>	C3	Arb	Nativa
<i>Gleditsia triacanthos</i>	C3	Árbol	Exótica
<i>Prosopis sp.</i>	C3	Árbol	Nativa
<i>Sapium haematospermum</i>	C3	Árbol	Nativa
<i>Schinus longifolius</i>	C3	Árbol	Nativa
<i>Vachellia caven</i>	C3	Árbol	Nativa

## AGRADECIMIENTOS

A mi familia por acompañarme durante estos años de estudio. A Ofe y Juanca, por ayudarme en cada paso. Por incentivarme a hacer lo que me gusta. Por apoyarme en cada decisión. Pero sobre todo, por el amor de siempre. Gracias viejitos! Y a mis hermanos: Iván, Andrés y Vilma, gracias por el aguante.

A mis directores. Por todo lo que me han enseñado, por el tiempo que han dedicado para que pueda hacer esta tesis y por embarcarse en esta aventura llamada “El Rosario”. A Gervasio por su predisposición para responder mis dudas, por transformar una idea compleja en simple y un problema grande en sencillo. Por su paciencia y su energía positiva. A Felipe por sus consejos, su predisposición para enseñar y por recibirme con tanta amabilidad en cada viaje a Montevideo. Gracias a ambos por guiarme en este camino para que pueda formarme como profesional y también como persona.

A las personas que forman parte del LART. A Lola por estar siempre presente con sus consejos, motivándome a seguir adelante. A Oggi por sus tips de escritura que me ayudaron a encarar la última etapa de la tesis. A los Lartianos: Pau, Sol, Luki, Facu, Lucho y Lauti por la amistad forjada entre risas y mates durante estos años. Especialmente quiero agradecerle a Sol, la querida amiga que hice en este proceso, por su ayuda en cada momento. Y a todos aquellos que forman parte del laboratorio y participaron directa o indirectamente en este trabajo. Gracias por generar en el LART un cálido ambiente laboral.

A todos aquellos que me acompañaron a los viajes de campo. A Noe, Pau, Sol, Hernán y Bruno que con mucha energía y el mejor humor colaboraron con el muestreo a pesar del calor.

A mis queridas amigas y compañeras de estudio, las chulas, esas personitas que conocí en FAUBA con quienes entre mates, risas y mandarinas compartimos la hermosa carrera que elegimos.

A Emi y Javi, dos hermanos de la vida, por las juntadas de filosofía y ramen.

A Mat, que con su cariño y sus palabras optimistas hace simple la vida.

A las juradas, Elizabeth y Pamela por aceptar ser parte de la defensa.

A la Universidad de Buenos Aires, que me permitió acceder a una educación gratuita y de calidad.