



UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY



Universidad de la República
Facultad de Ciencias

TESIS DE GRADO DE
LICENCIATURA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
PROFUNDIZACIÓN EN ECOLOGÍA

Intensificación de la ganadería sobre pastizales
naturales: impactos de la siembra de una
leguminosa exótica y la fertilización fosforada sobre
la diversidad de plantas

Estudiante: Pedro Pañella

Orientador: Dr. Felipe Lezama

Co-orientador: Ing. Agr. Gerónimo Cardozo

Tribunal: Dra. Claudia Rodríguez y Dra. Anaclara Guido

ÍNDICE

Resumen.....	3
1. Introducción.....	4
1.1 La biodiversidad en los pastizales.....	4
1.2 Mecanismos que sustentan la biodiversidad.....	6
1.3 Los pastizales como agroecosistemas.....	7
1.4 Los pastizales de Uruguay.....	8
2. Materiales y Métodos.....	10
2.1 Sitios de estudio.....	10
2.2 Diseño experimental.....	13
2.3 Breve descripción de <i>Lotus angustissimus</i>	13
2.4 Obtención y análisis de datos.....	14
3. Resultados.....	14
3.1 Características florísticas generales de los sitios.....	14
3.2 Cobertura de <i>Lotus angustissimus</i>	15
3.3 Riqueza.....	15
3.4 Productividad primaria neta aérea.....	16
4. Discusión.....	16
4.1 Efectos sobre la riqueza total y la PPNA: evaluación de las hipótesis de diversidad	16
4.2 Efecto sobre la riqueza de especies exóticas.....	18
4.3 Consideraciones sobre el diseño experimental.....	20
4.4 Conclusiones e implicancias aplicadas.....	22
5. Agradecimientos.....	24
6. Bibliografía.....	24
7. Tablas y Figuras.....	31
8. Anexos.....	39
8.1 Listado de especies encontradas en PA.....	39
8.2 Listado de especies encontradas en GL.....	40

Resumen

Uruguay forma parte de los Pastizales del Río de la Plata, una de las áreas más extensas de pastizal en el mundo, de gran relevancia como sitio de conservación de la biodiversidad y por los beneficios que provee (desde provisión de forraje a, por ejemplo, secuestro de carbono). En los últimos años, la mayor presión derivada de la intensificación en el uso del suelo ha llevado a que estos ecosistemas sean más vulnerables, peligrando su riqueza nativa, y aumentando el ingreso de especies exóticas no deseadas. Una de las prácticas utilizadas a nivel productivo en el país es la siembra en cobertura de leguminosas exóticas con fertilización fosforada sobre campo natural (CN-LP). El objetivo de este trabajo es observar cómo esta práctica incide sobre la riqueza total de especies de plantas, la riqueza de plantas exóticas y la productividad primaria neta aérea. Se valió de dos sitios experimentales: PA, ubicado en Sierras del Este; y GL, ubicado en la Cuesta Basáltica. Se dispuso de tratamientos con niveles crecientes de fertilización fosforada (desde 0 kg/ha a 120 kg/ha en una primera fertilización, así como parcelas que recibían o no una refertilización anual de 45 kg/ha), sobre parcelas sembradas con *Lotus angustissimus*, una leguminosa anual exótica, así como una parcela control de campo natural a la cual no se le sembró *L. angustissimus* ni se la fertilizó. Se realizaron cosechas de biomasa durante el tercer año de comenzado el experimento, con el fin de calcular la productividad primaria neta aérea (PPNA). Por otro lado, se realizó un muestreo florístico al 3° año y medio de comenzado el experimento. Con estos datos, para cada sitio se realizó la descripción florística, se calculó la cobertura de *L. angustissimus*, la riqueza total y de exóticas. Los datos de riqueza se ajustaron a un modelo lineal contra la cantidad fósforo acumulado en las parcelas durante la duración del experimento. También se evaluó el efecto de los tratamientos sobre la PPNA total y la PPNA de *L. angustissimus* al tercer año de comenzado el experimento, los cuales fueron ajustados a un modelo lineal donde la variable predictora fue el fósforo acumulado en las parcelas durante la duración del experimento. Se encontró que la cobertura de *L. angustissimus* aumentó en los tratamientos más fertilizados para PA, pero no para GL. La riqueza total disminuyó con la fertilización en ambos sitios, pero no así la productividad primaria neta, que aumentó con la fertilización para PA, pero no para GL. Esto lleva a pensar que en GL, mecanismos del tipo de la “hipótesis del dimensionamiento del nicho” están entrando en juego, visto que no hay una respuesta de la riqueza mediada por cambios en la biomasa, y la competencia se debe dar a nivel de adquisición de recursos. Para PA no es posible afirmar si la respuesta observada se debe a un efecto de la biomasa, o de captación de nutrientes. A su vez, el aumento en la fertilización llevó a un incremento en la presencia de especies exóticas en ambos sitios, de manera más pronunciada en PA. Se hace aparente que el pulso de nutrientes lleva a una pérdida de especies nativas. A su vez, los pulsos de nutrientes (y posiblemente, la pérdida de especies nativas) aumentan la invasibilidad de ambos sitios, permitiendo el ingreso de exóticas. Por otra parte, el efecto amortiguado de aumento de exóticas de GL frente a PA puede deberse a que PA es un sitio donde hay una mayor presencia de caminería en la zona, una más pronunciada pérdida de campo natural a nivel de paisaje, y un mayor déficit hídrico que la hace más proclive al ingreso de exóticas. Encontramos que se debe realizar más estudios previo a la aplicación de los CN-LP, buscando umbrales de fertilización más precisos para lograr mejoras en la productividad sin comprometer la diversidad.

Palabras clave: campo natural; biodiversidad; riqueza; exóticas; leguminosas; mejoramiento

1. Introducción

1.1 La biodiversidad en los pastizales

La biodiversidad de los pastizales naturales tiene gran relevancia, tanto *per se* como indirectamente por los servicios asociados que presta (Loureau et al., 2001; Gibson, 2009; Weigelt et al., 2009). Las comunidades de pastizal suelen contar con una gran cantidad de especies, por lo que este bioma es de gran interés para la conservación. Esto es particularmente cierto para regiones como Uruguay, donde los pastizales tienen una gran extensión (Soriano, 1991), y cuentan con una gran diversidad de especies vegetales y animales, lo que los hace clave como reserva de la biodiversidad (Jaurena et al., 2016; Modernel et al., 2016; Andrade et al., 2018).

Desde el punto de vista productivo, se han registrado en los pastizales numerosos casos donde una mayor biodiversidad se encuentra estrechamente ligada a un aumento en la producción de biomasa (Loureau et al., 2001; Bullock et al., 2007; Weigelt et al., 2009), lo cual se traduciría a un mayor beneficio económico a quien explote ese pastizal, por ejemplo, por medio de la ganadería. Según varios autores, esta relación diversidad - productividad estaría basada en dos mecanismos diferentes, funcionando independientemente o en conjunto: la complementariedad (y facilitación) y el efecto de dominancia (Loureau et al., 2001; Weigelt et al., 2009). El primero, plantea que el efecto de la diferenciación del nicho y la facilitación podrían llevar a que ciertos ensambles de especies presentasen un mejor aprovechamiento de los recursos que el que presentarían en conjunto las mismas especies de encontrarse aisladas unas de otras (Tilman et al., 1996; Hector et al., 1999). El segundo, responde a efectos estocásticos del ensamble de una comunidad (o en caso de experimentos, la elección aleatoria de las distintas especies a sembrar), que lleva a que puedan aparecer especies particularmente buenas para el hábitat en el que se encuentran, aumentando su producción, sin que esto se correlacione con las otras especies en esa comunidad (Aarssen, 1997; Huston, 1997; Loureau & Hector, 2001). Se debe tener en cuenta que, en términos generales, esta relación se observa en experimentos donde se manipula el número de especies (en general con el sembrado de distinto número de estas), con una riqueza relativamente reducida. Por ejemplo, el experimento de Weigelt et al. (2009) compara entre parcelas de 1, 2, 4, 8 y 16 especies, que podrían considerarse comunidades simplificadas. Se tiene un menor conocimiento sobre los efectos sobre la productividad de una más baja magnitud de pérdida de especies, asociados a comunidades de pastizales con alta diversidad. De todos modos, el efecto de la diversidad sobre la productividad debería tenerse en cuenta a la hora de los posibles efectos adversos de la degeneración pronunciada de una comunidad que es originalmente de una gran riqueza.

También existe evidencia para afirmar que una mayor biodiversidad implica una mayor estabilidad frente a fluctuaciones ambientales, por medio de la respuesta diferencial de las distintas especies a estas fluctuaciones. Esta es la llamada “hipótesis del seguro” (Yachi & Loureau, 1999), de particular importancia hoy en día, visto que brindaría una estabilidad al forraje frente a los cambios climáticos a los que nos enfrentamos a nivel global y local, que hacen las condiciones ambientales cada vez más inestables en el corto y mediano plazo (Weigelt et al., 2009). Ya existen observaciones para Uruguay sobre, por ejemplo, el aumento en la demanda atmosférica entre 1991 y 2014, lo cual implica aumentos paulatinos en el riesgo

de sequía (Alvariño et al., 2018).

A su vez, se ha registrado una conexión de la biodiversidad a otra cantidad de características ecosistémicas beneficiosas, como lo son una mayor comunidad asociada de insectos y organismos que habitan el suelo, una mayor efectividad en el uso del nitrógeno del suelo, una mayor estabilidad en la composición de especies de la comunidad vegetal, mayor estabilidad en la provisión de forraje, y una menor susceptibilidad al ingreso de especies no deseables a nivel productivo (Weigelt et al., 2009). Esto último implica que existe una relación entre una mayor biodiversidad y un menor ingreso de especies no-nativas a una comunidad natural (Elton, 1958), las cuales pueden implicar efectos negativos sobre el funcionamiento de un ecosistema (Richardson et al., 2000).

Se entiende como especies no-nativas (exóticas) aquellas que fueron transportadas a una región cruzando barreras que han prevenido su expansión natural hasta la fecha, como resultado de la actividad humana (Alpert et al., 2000; Richardson et al., 2000; Bresciano et al., 2014). Las especies exóticas que logran sustentar sus poblaciones por varios ciclos de vida serán consideradas como naturalizadas. De estas, aquellas capaces de producir descendencia reproductiva, en grandes números (y para el caso de las plantas, a grandes distancias de su punto de origen), y por ende con el potencial de abarcar grandes áreas, serán consideradas como invasoras (Richardson et al., 2000). Entenderemos como especies transformadoras aquellas que no solamente son invasoras, sino que además, según Wells et al. (1986): “generan cambios sobre el carácter, la condición, la forma y la naturaleza de los ecosistemas en un área sustancial relativo al área del ecosistema dado”. Esto implica que serán taxones que muestran un claro impacto sobre los ecosistemas invadidos, los cuales se podrán medir, como puede ser: el uso excesivo de recursos, la promoción de la erosión, la acumulación de hojarazca u broza, etc. Estos taxones generarán efectos negativos sobre las especies presentes en el lugar al que llegan, incluyendo la extinción local de las especies nativas (Alpert et al., 2000; Richardson et al., 2000; Fridley et al., 2007).

Se entenderá por invasibilidad a la susceptibilidad de un ambiente a la entrada de nuevas especies, siendo esto una propiedad emergente de los ecosistemas afectados por múltiples factores bióticos y abióticos (Richardson & Pyšek, 2006). El carácter de transformadora e invasora será dependiente de las características de la especie, pero la posibilidad de que esto se exprese dependerá de la invasibilidad del entorno (Fridley et al., 2007).

El proceso de invasión por exóticas se puede descomponer en tres etapas (Richardson et al., 2000), según las barreras que deben ser atravesadas por las especies: introducción, que implica que la planta o sus propágulos debe atravesar una gran barrera geográfica a través del humano; naturalización, que implica que el taxón superó las barreras ambientales del sitio de introducción y de reproducción regular, sustentando una población lo suficientemente grande para que la extinción por pura estocasticidad sea rara; invasión, donde se esparce a sitios lejos de la introducción, que requieren a las plantas superar barreras de dispersión en la nueva región y que pueden soportar la barrera abiótica y biótica de las nuevas áreas. La distinción entre una especie naturalizada invasiva o no invasiva no es sencilla, y puede que una especie se presente en un continuo entre ambas situaciones a lo largo del tiempo y el espacio. Las barreras bióticas a los procesos de invasión son entendidas bajo el concepto de la resistencia biótica, que incluye todos los efectos negativos de las especies residentes sobre las invasoras, siendo el principal la competencia por recursos. Estos se encontrarán menos disponibles de haber un mayor número de especies utilizándolos, emergiendo la correlación negativa entre

invasibilidad y diversidad (Elton, 1958; Alpert et al., 2000; Bresciano et al., 2014). Esto implica que, hipotéticamente, las comunidades con mayor riqueza de especies presentan una mayor resistencia biótica, lo que supone una menor invasibilidad, y por lo tanto un menor número de exóticas.

1.2 Mecanismos que sustentan la biodiversidad

Para mantener la biodiversidad de plantas, es necesario conocer los mecanismos que permiten sostener la misma. Existen múltiples teorías que intentan explicar la gran cantidad de especies que coexisten en un mismo hábitat, varias enfocadas particularmente a la coexistencia de plantas (Tilman, 2004; Harpole et al., 2007). La dificultad radica en que esencialmente todas las especies vegetales se valen del mismo conjunto reducido de nutrientes (Harpole et al., 2016). Esto genera la incógnita de cómo no sobreviven únicamente unas pocas especies que sean las mejores compitiendo por esos recursos, desplazando al resto. En otras palabras, surge la duda de dónde se da la diferenciación de nicho entre especies, diferenciación necesaria para que no ocurra exclusión competitiva (MacArthur & Levins, 1967). Una posible explicación es la llamada “hipótesis del dimensionamiento del nicho” (Tilman, 2004; Harpole et al., 2007). Esta dice que las comunidades que se ensamblan en torno a la disponibilidad de recursos, se encontrarán restringidas de manera estocástica sobre cuán similares pueden ser las especies que coexisten, debido a que se limitan la cantidad de compensaciones que pueden haber sobre la adquisición de distintos recursos por los que compiten. Este compromiso en la adquisición de unos recursos sobre los otros se da en las distintas especies de manera diferencial, y es lo que permite que estas coexistan (Tilman, 2004; Harpole et al., 2007). Una adición de nutrientes implicará una disminución en el número de compromisos, y favorecerá a algunas especies sobre otras. Adicionalmente, un incremento en la cantidad de recursos limitantes podrá tener un efecto en la estequiometría del suelo o en la heterogeneidad de formas de los recursos limitantes del suelo, reduciendo la región de los nichos donde es posible la coexistencia, sin necesariamente reducir la cantidad de factores limitantes. Por lo tanto, esta hipótesis predice que ante un decrecimiento en el número de factores limitantes (como podría ser la aplicación de un fertilizante o la incorporación de nitrógeno por fijación biológica), habrá un decrecimiento en el número de especies (Harpole et al., 2007). A su vez, se espera que una adición de nutrientes (en particular si se encuentra ligada a un régimen de disturbios distinto del natural) lleve a una mayor invasibilidad (Huenneke et al., 1990; Foster & Gross, 1998; Alpert et al., 2000; Davis et al., 2000; Fridley et al., 2007; Biederman et al., 2017), aumentando el número de exóticas presentes en el sitio.

Dado que el decrecimiento en el número de especies ante un aumento de nutrientes es un fenómeno documentado, existen otras teorías que intentan explicar cuáles son los mecanismos detrás de dicho suceso, tales como: la “hipótesis de la asimetría lumínica”, que establece que ante un incremento de nutrientes habrá un incremento en la biomasa, que llevará a una competencia por luz debido a las asimetrías de tamaño entre especies (por un crecimiento desigual) y el sombreado entre estas (DeMalach, 2018); la “hipótesis de la competencia total”, que adhiere a la competencia por luz, pero también establece que hay un desarrollo de mayor biomasa subterránea, llevando a una competencia por la captación de nutrientes (DeMalach, 2018); y la “hipótesis de la densidad”, que establece que por el sombreado debido a la mayor biomasa, se perderán plantas de manera azarosa, disminuyendo

la riqueza (Rajaniemi, 2002). Estas cuatro teorías pueden ser complementarias entre sí.

1.3 Los pastizales como agroecosistemas

Lo expuesto anteriormente lleva a concebir los pastizales como un agroecosistema multifuncional, donde es posible compatibilizar la provisión de servicios ecosistémicos que ofrecen un beneficio económico directo como es la producción primaria neta, con otras funcionalidades como ser una efectiva descomposición de la materia orgánica, evitar el lixiviado de nutrientes, la polinización, la protección contra erosión, la resistencia a la invasión de especies exóticas que implican un detrimento para la producción, la estabilidad del forraje, el secuestro de carbono, con la concomitante mitigación de gases de efecto invernadero, la estructura del paisaje, así como servicios culturales y de valor estético (Weigelt et al., 2009). Esta multifuncionalidad depende de una alta biodiversidad (Weigelt et al., 2009), por lo que requiere de una conciliación entre la producción y la conservación (Jaurena et al., 2016; Modernel et al., 2016). Por otro lado, no sólo una mayor diversidad ayuda a evitar la presencia de exóticas en una comunidad, sino que el ingreso de éstas es una de las causas principales de pérdida de la biodiversidad en los ecosistemas naturales (Vitousek et al., 1996; Bai et al., 2010; Pyšek et al., 2012), y por ende son una amenaza a los mismos. Todo esto indica que se debe tener un acercamiento cauteloso hacia las prácticas agrícolas, en particular aquellas que conllevan un enriquecimiento de nutrientes, con el fin de no comprometer la biodiversidad de una comunidad, y los beneficios previamente mencionados que ésta provee.

Se puede ver un ejemplo práctico de los distintos compromisos de esta multifuncionalidad (y en cierta medida, de la incidencia de distintos grados de biodiversidad, junto a otras variables) en un trabajo de Modernel et al. (2013) en Rocha, Uruguay. En este, se compara los impactos ambientales de la ganadería con tres tipos productivos: feedlot, pastura implantada y pastizal; sobre distintas variables ambientales: la emisión de gases de efecto invernadero, la tasa de erosión, el consumo de energía, el balance de nutrientes y la contaminación por pesticidas. Se podría tomar la pastura implantada como un sistema menos diverso que el pastizal (además de presentar otras diferencias, como ser la aplicación de fertilizantes en la pastura, y no así en el pastizal). Se observó que, mientras la emisión de gases de efecto invernadero disminuye con la mayor intensificación de los sistemas (siendo más baja en pasturas y feedlot, y más alta en el pastizal), los sistemas menos intensivos no consumen combustibles fósiles, no presentan riesgo de contaminación por pesticidas (visto que no los utilizan), presentan las tasas más bajas de erosión y a su vez fueron el único manejo que presenta un balance de nutrientes negativo. Mientras esto último podría implicar un riesgo de estar minando P y N, es mitigable con un correcto monitoreo de los recursos del suelo, y se encuentra conectado a efectos positivos sobre la calidad de agua de la cuenca en la que se disponen los establecimientos ganaderos (Powers et al., 2016; Peterson et al., 2017). En cambio, los sistemas más intensivos presentan un mayor consumo de combustibles fósiles, mayores tasas de erosión y un aumento en el riesgo de contaminación por pesticidas. Por último, los sistemas más intensivos presentaron mayor cantidad de entrada de N (debido la fijación por leguminosas exóticas), y de P (principalmente por la fertilización de cultivos en el caso del feedlot), siendo en ambos casos un balance de nutrientes positivo, que podría llevar al detrimento de la calidad de agua de la región (Powers et al., 2016; Peterson et al., 2017). Este trabajo demuestra que ante la intensificación y aumento del uso de entradas en los

agroecosistemas, se mejora la productividad y se disminuye la emisión de gases de efecto invernadero, pero empeora el ciclado de nutrientes, el consumo de combustibles fósiles, la erosión del suelo y el riesgo de contaminación por pesticidas. Por ende, esta intensificación conlleva una simplificación de la comunidad vegetal, que obliga al uso de insumos externos para poder mantener su funcionamiento, comprometiendo algunos servicios ecosistémicos en oposición únicamente a una mejora en la provisión de forraje. Este trabajo es de interés como ejemplo de que se deben tener en cuenta múltiples dimensiones a la hora de evaluar como positivas o negativas distintas prácticas agrícolas, debido a la multifuncionalidad de los agroecosistemas, y teniendo en cuenta la distinción entre el impacto local y global (Modernel et al., 2013). La conservación de la biodiversidad de un ambiente juega un rol muy importante, como objetivo en sí mismo y como herramienta para mantener la salud de un ecosistema.

1.4 Los pastizales de Uruguay

Los Pastizales del Río de la Plata (PRP; **Figura 1**) son una región fitogeográfica que ocupa un área de 700000 km². Comprende la porción Noreste de Argentina, la totalidad del Uruguay y el Sur de Brasil, formando un arco que rodea el Río de la Plata (Soriano, 1991). Es una de las áreas más extensas del bioma pastizal en el mundo (Soriano, 1991). Estos pastizales se encuentran muy bien representados en Uruguay, ocupando actualmente un área de 11.5 millones de hectáreas (73% de la superficie del país) (DICOSE, 2017). En consecuencia, este ha sido históricamente un país ganadero (Milot et al., 1987), y actualmente es una de sus principales actividades económicas (MGAP, 2017).

Con una superficie menor al 3% de toda América Latina, los PRP guardan un 5% del stock total de carbono del subcontinente en sus suelos. De estos, unos 2300 Tg (en un perfil de 0-100 cm) corresponden a Uruguay, lo cual implicaría que 1,2% del carbono se encuentra guardado en un 0,6% del área de América Latina (Durán, 1998; Modernel et al., 2016). Por otro lado, los PRP albergan una gran diversidad animal, con números reportados de entre 300 a 460 aves, 70 a 90 mamíferos, 49 reptiles y 35 anfibios (Modernel et al., 2016).

En total para los PRP, se reportan unas 4864 especies nativas de plantas vasculares, pertenecientes a 194 familias y 1324 géneros, que incluye arbustivas y árboles, siendo las familias más abundantes Asteraceae, Poaceae y Fabaceae. Cuenta con unas 403 especies endémicas, y 496 especies no nativas (Andrade et al., 2018). En cuanto a la comunidad vegetal del Uruguay, esta cuenta con unas 2756 especies, 126 de las cuales sólo se encuentran en este territorio (Andrade et al., 2018). Sus pastizales están dominados por gramíneas, mayoritariamente con metabolismo fotosintético C4, acompañadas por hierbas y graminoides como especies subordinadas. También están presentes géneros de especies arbustivas como *Eupatorium* y *Baccharis*, que dependiendo principalmente del régimen de pastoreo podrán incluso llegar a ser dominantes (Altesor et al., 2006). Las principales amenazas a esta diversidad se deben a las altas cargas animales, el cambio en el uso del suelo a cultivos o pasturas implantadas, y la invasión por especies exóticas (Modernel et al., 2016).

Bresciano et al. (2014) describen una baja incidencia de especies exóticas en los pastizales del Uruguay. Se observan patrones que sugieren una fuerte resistencia biótica, donde se observa que en los sitios con mayor proporción de gramíneas C4 nativas existe una menor incidencia de exóticas. Se encontró un escaso solapamiento entre la composición de

grupos funcionales de nativas (principalmente perennes) y exóticas (principalmente hierbas anuales C3). También se registró una mayor incidencia de las especies exóticas en regiones geomorfológicas con una mayor extensión de suelo bajo uso agrícola (implicando una menor disponibilidad de propágulos).

Hoy día, grandes extensiones de suelo que solían estar bajo pastizal (también referido como “Campos” o “campo natural”; Allen et al., 2011) han sido y siguen siendo utilizadas, principalmente con fines agrícolas o forestales, a raíz de una acelerada intensificación en el uso del suelo a nivel país (Díaz et al., 2008; Modernel et al., 2016). Todo esto trae aparejados problemas de índole social, económicos y ambientales (Paruelo et al., 2006; Carámbula & Piñeiro., 2006). Para la dimensión ambiental, los ejemplos más prominentes son la pérdida de la biodiversidad, el aumento del riesgo de invasiones biológicas, la fragmentación del paisaje y el comprometer el ciclado de nutrientes (Guido et al., 2016; Modernel et al., 2016). A su vez, teniendo en cuenta que el pastizal es explotado por medio de la ganadería, la cual ha tenido una tendencia a aumentar su producción de carne en los últimos 50 años, en superficies cada vez más reducidas (Díaz et al., 2008; MGAP, 2017), podemos afirmar que hay una mayor presión de uso sobre el campo natural (Modernel et al., 2016), aumentando los riesgos de deterioro de estos ecosistemas.

Esta presión de uso se ha traducido en distintas opciones de manejo. Una de las más ampliamente utilizadas dentro de la ganadería extensiva es el del denominado “mejoramiento extensivo en campo natural” o “siembra en cobertura”, ocupando casi 670 mil hectáreas (casi un 4% del territorio nacional; DICOSE, 2017). Esta estrategia es utilizada con el fin de eliminar las restricciones de producción en calidad y cantidad de forraje del campo natural asociada principalmente a limitaciones de fósforo y nitrógeno. Esto se logra por medio de la siembra de leguminosas exóticas (fijadoras de nitrógeno) en un área, sin la previa remoción de la cobertura aérea de la vegetación natural del pastizal, y al cual además se le adiciona fertilizantes fosforados (Jaurena et al., 2016). En adelante será referenciado como campo natural con leguminosas y fertilización fosforada (CN-LP).

Más allá de la amplia difusión y promoción de esta práctica por entes públicos y privados, y que explican aumentos en múltiples índices de producción animal en los últimos años, la tecnología de CN-LP aparenta encontrarse en conflicto con el mantenimiento de la diversidad (Jaurena et al., 2016), y con la idea de mantener los pastizales como agroecosistemas multifuncionales, con elevada productividad a lo largo del tiempo, más allá de que en el corto plazo aparentan ser una buena medida (Aydin et al., 2005). Existe evidencia empírica de los problemas que los fertilizantes pueden traer sobre la composición de especies de una comunidad de pastizal, el decrecimiento en riqueza que este manejo puede conllevar, e incluso como esto puede repercutir en un descenso en la productividad primaria neta aérea (Weigelt et al., 2009; Ceulemans et al., 2011; Ceulemans et al., 2013; Avolio et al., 2014; Harpole et al., 2016; Jaurena et al., 2016). A nivel local, Jaurena et al. (2016) encontraron que en los manejos de CN-LP durante diez años con dos regímenes de fertilización (uno medio y uno elevado), la diversidad desciende y el número de exóticas aumenta con respecto al campo natural, dejando una comunidad potencialmente susceptible a la sequía.

Por otro lado, del Pino et al. (2016) evaluaron por seis años los efectos sobre la productividad del pastizal y del ganado en parcelas sembradas con *Lotus corniculatus* y *Trifolium repens* sobre campo natural, expuestas a niveles medios y altos de fertilizantes

fosforados durante los primeros cuatro años del experimento, sobre suelos originados en roca basáltica de Salto. En estos, se registró un aumento en la producción primaria neta aérea total y de leguminosas, así como un aumento en la producción animal. El aumento en la productividad primaria neta aérea total se hizo considerablemente menor en los últimos años del experimento (concomitantemente al cese de la fertilización), a la vez que la porción de las leguminosas pasó a ser un aporte marginal frente al de las gramíneas, que comenzaron a abarcar una proporción cada vez más grande de la producción total. A su vez, se registró una mayor cantidad de P y N por kilogramo de herbáceas en las pasturas de CN-LP, aunque esto también decayó con el correr de los años.

El objetivo general de este trabajo fue estudiar cómo afecta la fertilización fosforada (CN-P), la incorporación de leguminosas al tapiz natural (CN-L) y el efecto conjunto (CN-LP) bajo diferentes dosis y estrategias de fertilización, en la riqueza de especies (totales y exóticas) del pastizal y en la productividad. Como objetivo secundario, se buscará ver qué mecanismos explican los cambios en la riqueza de especies según las distintas hipótesis de la diversidad. Se espera que la riqueza descienda al aumentar la fertilización fosforada. A su vez, se espera que la productividad primaria neta aumente acorde con el aumento en la fertilización fosforada, vislumbrando distintos mecanismos de pérdida de diversidad. Por último, se espera encontrar un aumento en el número de especies exóticas al aumentar la fertilización fosforada. Desde el punto de vista aplicado, se busca estudiar si existe un punto de quiebre en el que se pueda fertilizar sin que esto sea particularmente perjudicial para la biodiversidad, o modifique sustancialmente la composición de especies, y que a su vez sea benéfico para la productividad. El estudio abarcó dos sitios con características de suelo y vegetación distintas, siendo uno de una productividad primaria neta alta y el otro baja, y siendo ambos representativos de las regiones eminentemente ganaderas del país.

2. Materiales y métodos

2.1 Sitios de estudio

El clima de Uruguay se caracteriza por una precipitación media anual que varía desde los 1100 mm.año⁻¹ en el sur, a 1600 mm.año⁻¹ en la porción norte. Las temperaturas promedio para enero (el mes más cálido) oscilan entre los 30°C a 32°C en el norte del país, y 27°C a 28°C en el sur. En cambio, para el mes más frío se registra un promedio homogéneo en todo el país de entre 7°C y 8°C (Durán et al., 2007).

La subregión denominada Campos de los PRP comprende a Uruguay en su totalidad (Soriano, 1991), pero esta no es una región homogénea, sino que presenta una variación de clima (ya mencionada), geomorfología, y diferencia de suelos que tienen un efecto sobre la vegetación en las distintas regiones. El territorio de Uruguay se puede dividir en 9 regiones geomorfológicas (Panario, 1988; **Figura 2**). Este trabajo se ubicará en la Cuesta Basáltica y la Región Sierras del Este, dos de las regiones predominantemente ganaderas, que a su vez han visto un incremento en su área cultivada (con el concomitante descenso en el área ganadera) junto a un incremento en el número de cabezas de ganado en el período 2000-2010 (Modernel et al., 2016). En términos generales, se encuentra documentado que la Región Sierras del Este

presenta una mayor productividad primaria neta aérea (PPNA) que la Cuesta Basáltica, rondando la primera en promedio por los 4630 kg/ha*año, y la segunda en promedio por los 3990 kg/ha*año (Guido et al., 2014).

La Cuesta Basáltica ocupa unos 4.39 millones de hectáreas, abarcando buena parte de los departamentos de Artigas, Salto, Paysandú, el este de Río Negro, el norte de Durazno y el suroeste de Tacuarembó (Baeza et al., 2010). Se caracteriza por un material parental de basalto Cretácico. Dominan las formas horizontales, con planos, lomadas y sierras generalmente aplanadas (aunque no siempre) que pueden llegar a grandes alturas (Panario, 1988). Los suelos varían de superficiales a profundos, predominando los leptosoles líticos y los phaeozems (Brazeiro et al., 2012; Modernel et al., 2016). La vegetación dominante son los pastizales naturales, que ocupan un 89% de la superficie, por lo que en esta se desarrolla la ganadería extensiva de bovinos y ovinos como la actividad productiva principal (Modernel et al., 2016).

En una descripción fitosociológica realizada por Lezama et al. (2010) donde se caracterizó la vegetación presente en los pastizales naturales, se identificó a las especies más frecuentes como: *Dichondra sericea*, *Plantago myosurus*, *Vulpia australis*, *Briza subaristata* y *Sisyrinchium* sp. Hablando únicamente de las gramíneas del Basalto, Millot et al. (1987) señalan como especies de gran frecuencia y abundancia a las invernales: *Piptochaetium stipoides*, *Nassella neesiana* y *Piptochaetium montevidense*; y a las estivales: *Paspalum notatum*, *Axonopus* spp., *Andropogon ternatus*, *Aristida murina*, *Paspalum plicatulum*, *Paspalum dilatatum* y *Steinchisma hians*.

Bresciano et al. (2014) no encontraron una relación (positiva o negativa) entre el número de especies nativas y exóticas para la región, con un promedio de 55 especies nativas y 2,2 exóticas por cuadrante de 25 m².

La Región Sierras del Este ocupa una superficie de 2.52 millones de hectáreas, y abarca gran parte de los departamentos de Treinta y Tres, Lavalleja, Maldonado, Cerro Largo, noreste de Florida, centro sur de Rocha y este de Durazno (Baeza et al., 2010). Presenta un material parental compuesto de materiales emergidos y plegamientos que dan una gran variedad, siendo lo más abundante lavas ácidas (Ánimas), rocas metamórficas (filitas Lavalleja), granitos y granitoides (Carapé), metamórficas de alto grado, cuarcitas y basaltos. Es el paisaje con la mayor energía de relieve del país, presentando colinas, serranías y valles de lomadas (Panario, 1988; Brazeiro et al., 2012). Los suelos son moderadamente superficiales y superficiales rocosos, dominando los phaeozems (Brazeiro et al., 2012; Modernel et al., 2016). Abundan los pastizales y los pastizales arbustivos naturales, representando un 79% de las formaciones vegetales de la región, por lo que la actividad agropecuaria principal es la ganadería de ovinos y bovinos (Modernel et al., 2016).

En una descripción fitosociológica realizada por Lezama et al. (2010) donde se caracterizó la vegetación presente en el campo natural, las especies más frecuentes del relevamiento fueron: *Piptochaetium montevidense*, *Richardia humistrata*, *Chevreulia sarmentosa*, *Dichondra sericea* y *Paspalum notatum*. Por otro lado, Millot et al. (1987) señalan como especies de gramíneas de gran frecuencia y abundancia para la Sierras del Este a las invernales: *Danthonia* spp. y *Stipa charruana*; y a las estivales: *Paspalum notatum*, *Axonopus*

spp., *Bothriochloa laguroides*, *Aristida murina*, *Paspalum plicatulum*, *Andropogon ternatus*, *Sporobolus indicus* y *Paspalum dilatatum*.

Bresiano et al. (2014) no encontraron una relación entre el número de especies nativas y exóticas para la región, con un promedio de 54,1 especies nativas y 2,6 exóticas por cuadrante de 25 m².

Con el fin de incorporar la heterogeneidad del campo uruguayo, se dispuso de dos sitios experimentales (**Figura 2**), cada uno ubicado en una de las subregiones previamente descritas. Ambos desarrollados por el Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA), el correspondiente a las Sierras del Este en el sitio experimental de Pasturas y Forrajes ubicado cerca de la ciudad de Pan de Azúcar (de ahora en adelante PA), en el departamento de Maldonado, con ubicación 34°46'26"S, 55°9'47"O; y el correspondiente al Basalto en la Unidad Experimental Glencoe (de ahora en adelante GL), en el departamento de Paysandú, con ubicación 32°0'26"S, 57°8'2"O.

El Sitio experimental de Pasturas y Forrajes ubicado en Maldonado se caracteriza por suelos medianamente profundos a superficiales, donde se observan afloramientos rocosos, correspondientes a la Unidad Santa Clara, CONEAT 2.11a. Pertenece a sitios de sierras rocosas con paisaje ondulado, aunque el sitio del experimento presentaba una pendiente leve. El material geológico son rocas ígneas, metamórficas y algunas efusivas ácidas. En los primeros 15 cm de su perfil, presenta por P (bray) 2.5 µg P/g de suelo, y por P (ácido cítrico) 3.3 µg P/g.

Basándonos en Lezama et al. (2018) se puede encuadrar al sitio de estudio sobre la subcomunidad de pastizales ralos IIc *Stenachaenium campestre-Andropogon ternatus*, típica de suelos convexos, con pendientes leves a moderadas, con baja o nula rocosidad y pedregosidad en superficie. Presenta en general una fisonomía de doble estrato, con un estrato bajo de 5 cm constituido por gramíneas y hierbas postradas, y un estrato alto de 30 cm constituido por gramíneas erectas y subarbustos. Las especies indicadoras principales son: *Stenachaenium campestre*, *Andropogon ternatus*, *Aristida murina* y *Richardia humistrata*.

El lugar de estudio dentro de la Unidad Experimental Glencoe se caracteriza por suelos profundos correspondientes a la Unidad Queguay Chico, grupo CONEAT 1.10b. Topográficamente se caracteriza por sitios de sierras y valles, con pendientes moderadas, aunque puntualmente el sitio del experimento presenta una pendiente nula. El material geológico son rocas basálticas. Para los primeros 15 cm de su perfil, presenta niveles de fósforo por P (bray) iguales a 2.1 µg P/g de suelo, y por P (ácido cítrico) iguales a 4.0 µg P/g de suelo.

Nuevamente, basándonos en Lezama et al. (2018) se puede encuadrar al sitio de estudio sobre la subcomunidad de pastizales densos IIIb *Ruellia morongii-Steinchisma hians*, típica de suelos profundos de Basalto, posicionada en interfluvios planos o de pendientes suaves, para puntos altos o bajos del paisaje. Las especies indicadoras principales son: *Ruellia morongii*, *Steinchisma hians*, *Mnesithea selloana*, y *Piptochaetium stipoides*.

2.2 Diseño experimental

El experimento cuenta con dos factores: leguminosas (L) y fósforo (P), combinados en 8 tratamientos distintos, con tres réplicas cada uno. Por ende, en cada sitio se dispusieron de 24 parcelas de 6 m² (2x3 m) divididas en tres bloques iguales correspondientes a cada réplica, a los que el ganado no accede. Las mismas fueron sembradas con *Lotus angustissimus* cv. INIA Basalto, a excepción de uno de los tratamientos control, a una densidad de 5 kg/ha en abril de 2014. Se aplicaron seis modalidades de fertilización fosforada (P₂O₅) otoñal diferentes, diferenciándose estas en la cantidad de fertilizante utilizado en el primero y los siguientes años desde la siembra, habiendo parcelas con cantidades bajas (0 o 30 kg/ha), medias (60 kg/ha) o altas (120 kg/ha) de fertilizado en el primer año, así como con (45 kg/ha) o sin fertilizado para cada tratamiento en el segundo, tercer y cuarto año. Además, se cuenta con dos parcelas control (con sus respectivas réplicas), una de Campo Natural sin siembra de *L. angustissimus* y sin fertilizado, y otra de Campo Natural sin siembra de *L. angustissimus* y con fertilizado medio y refertilización. Visto que el número de aplicaciones de fertilización fosforada no era igual para todos los tratamientos, estos fueron acumulando fósforo de manera diferencial a lo largo de los tres años y medio de experimento, siendo esta cantidad máxima con 195 kg/ha de P₂O₅, y mínima con 0 kg/ha de P₂O₅. En la **Tabla 1** se presentan los nombres de los distintos tratamientos, las distintas concentraciones de fertilizante utilizadas por tratamiento y las cantidades de fósforo acumulado (Pac) de los distintos tratamientos.

Las parcelas están sujetas a entre tres y cinco cortes al año, definiendo el momento de corte en función de la altura del canopeo (realizado al alcanzar todas las parcelas en promedio alrededor de 15 cm de altura). El corte se realiza con una tijera de esquilar eléctrica, dejando un remanente de 2 cm de vegetación. El material cosechado no es reintegrado a las parcelas.

2.3 Breve descripción de *Lotus angustissimus*

Lotus angustissimus es una leguminosa herbácea anual a bianual invernifera. Generalmente pilosa (aunque esto es variable), con tallos largos, de 5 a 40 cm. De hoja compuesta de folíolos oblanceolados a obovados, e inflorescencia con 1 a 3 flores, de color amarilla. Presenta una legumbre larga, de 12 a 25 mm, glabra, negra. Es endémica del Mediterráneo, Europa del Oeste, Europa del Suroeste y las regiones del Cercano Oriente, Oriente Medio y el Oeste de Rusia (Chrtková-Žertová, 1968).

La especie cercana *Lotus subbiflorus* tiene una larga historia de estudio y uso en Uruguay, por lo que nos referiremos a sus características productivas a nivel país como aproximación a lo esperable para *L. angustissimus*. Se caracteriza por su rusticidad, competitividad y rápido crecimiento, que favorece su integración a la vegetación nativa sin dificultades, adaptándose a un amplio rango de suelos (Ayala & Carámbula, 2009).

El género *Lotus* en general tiene bajos requerimientos de fósforo. Para el caso de *L. subbiflorus*, las recomendaciones generales en cuanto a fertilización fosforada son de 20 a 50 unidades de P₂O₅/ha a la siembra y refertilizaciones en el entorno de 30 a 50 unidades de P₂O₅/ha, anuales o realizadas en años salteados o cada tres años (Carámbula et al., 1994).

2.4 Obtención y análisis de datos

En el marco del presente estudio, se realizaron muestreos florísticos al tercer año y medio de comenzado el experimento, identificando y registrando todas las especies presentes dentro de un área de 1 m² en el centro de la parcela. A cada especie se le asignó un valor de cobertura-abundancia, estimado visualmente (Dengler et al., 2008).

A su vez, bajo el protocolo de t'Mannetje (2000) se valió de submuestras de los cortes del tercer año de comenzado el experimento (2016-2017), bajo los supuestos de herbivoría y senescencia mínimas (visto que los grandes herbívoros se encontraban excluidos de las parcelas), para realizar estimaciones de la productividad primaria neta aérea total (PPNAt) y de *Lotus angustissimus* (PPNALa) de todas las parcelas, a partir de la biomasa generada entre cada fecha de corte. Para estimar dicha productividad, se realizó una suma de la biomasa extraída de cada una de las submuestras de los cortes de ese año para cada bloque (obteniéndose la biomasa total generada durante un año por bloque), y luego se promedió dicha biomasa generada durante un año entre los tres bloques, estimándose así la productividad primaria neta aérea anual. Los datos de cortes se obtuvieron en las fechas: 3/10/2016, 28/12/2016 y 31/3/2017 para PA; y en las fechas 3/5/2016, 28/9/2016 y 28/2/2017 para GL.

Con los datos recopilados, se realizó una descripción florística general del sitio. También se observó el efecto de los distintos tratamientos sobre la cobertura de *L. angustissimus*, evaluado con un ANOVA. Además, a partir de los datos de las distintas especies, se evaluó la riqueza total (St) y de exóticas (Sex) de las parcelas. El análisis de riqueza de exóticas incluía a la especie *L. angustissimus*, dado que más allá de su siembra la misma no siempre se encontraba presente en las parcelas. Los efectos de los tratamientos sobre la riqueza (total y de exóticas) también fueron evaluados a través de un ANOVA, y por regresiones lineales de riqueza contra el fósforo acumulado (Pac; **Tabla 1**), trabajando en ambos casos con los logaritmos naturales de las riquezas (LnSt y LnSex), con el fin de homogeneizar la varianza de las muestras. Por último, se evaluaron las estimaciones de productividad primaria neta aérea total (PPNAt) y productividad primaria neta aérea de *L. angustissimus* (PPNALa) al tercer año del experimento para cada tratamiento a través de un ANOVA, y a su vez se compararon al Pac mediante un análisis de regresión. Para los análisis estadísticos y realización de gráficas se utilizó el programa GraphPad Prism 6.0.

Debido a que se registraron altas coberturas de la leguminosa exótica *L. angustissimus* en el tratamiento de "CN 60/45" de PA, el cual no fue sembrado con esta, se tomó a estas parcelas como contaminadas y tanto este tratamiento como su contraparte en GL fueron descartados y no fueron tomados en cuenta en los subsiguientes análisis. Las parcelas de los distintos tratamientos del experimento se ubican adyacentes entre sí, por lo que es evidente que existía una fuerte presión de propágulos de *L. angustissimus*, que hizo proclive al tratamiento a esta contaminación.

3. Resultados

3.1 Características florísticas generales de los sitios

Se registró un total de 150 especies distintas para PA y 109 para GL. De estas, 15 eran

exóticas para PA y 12 para GL (listado en Anexo).

Las especies dominantes del Campo Natural en PA, fueron las siguientes: *Trachypogon spicatus*, *Aristida murina*, *Stenachaenium campestre*, *Axonopus fissifolius*, *Paspalum plicatulum* y *Aristida venustula*. El Campo Natural de GL se caracterizó por las siguientes especies: *Paspalum dilatatum*, *Rhynchospora megapotamica*, *Dichondra sericea*, *Mnesithea selloana*, *Bothriochloa laguroides* y *Bothriochloa imperatoides*.

Para la situación con mayor acumulación de P con siembra de *L. angustissimus* (tratamiento “La 60/45”; **Tabla 1**), las especies con mayores valores de cobertura de PA fueron: *Lotus angustissimus*, *Vulpia* sp., *Paspalum plicatulum*, *Bothriochloa laguroides*, *Gaudinia fragilis*, *Axonopus fissifolius* y *Briza minor*.

En cambio, para GL las especies dominantes en orden de importancia fueron: *Lotus angustissimus*, *Bothriochloa imperatoides*, *Paspalum dilatatum*, *Mnesithea selloana*, *Dichondra sericea* y *Steinchisma hians*. Los respectivos valores de cobertura de las distintas especies dominantes se encuentran en la **Tabla 2**.

3.2 Cobertura de *Lotus angustissimus*

La cobertura promedio de *L. angustissimus* (**Figura 3**) varió según el tratamiento de manera significativa para PA ($p=0,0033$), pero no así para GL ($p=0,1542$). Para PA, el análisis post hoc indica diferencias en la comparación de los tratamientos “CN 0/0” vs “La 30/45”; “La 0/0” vs “La 30/45”; “La 30/0” vs “La 30/45”; y “La 60/0” vs “La 30/45”. En PA, fue máxima para el tratamiento “La 30/45” ($58,3 \pm 22,5$ %), y en GL para el tratamiento “La 120/0”. También se registró un nivel elevado de cobertura para ambos sitios en el tratamiento “La 60/45” ($33,3 \pm 36,17$ % para PA y $37,3 \pm 31$ % para GL). La cobertura mínima para los tratamientos sembrados se encontró en “La 0/0” para PA ($0,2 \pm 0,2$ %), al igual que para GL.

Vale mencionar que el “CN 0/0” presentó coberturas mínimas de *L. angustissimus* para ambos sitios, encontrándose de manera rara en una y dos réplicas para PA y GL respectivamente.

3.3 Riqueza

Tanto en PA como en GL el tratamiento con mayor número de especies (en promedio entre los 3 bloques para las parcelas de 1 m²) (**Figura 4a**) fue “La 0/0”. Este se encontró seguido por el “CN 0/0” para ambos sitios. Los tratamientos con menor número de especies fueron el “La 30/45” para Pan de Azúcar, y el “La 30/45” y “La 60/45” para Glencoe. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas para la riqueza total entre tratamientos ($p=0.1508$ para PA y $p=0.5054$ para GL).

A su vez, se encontró un mayor número de exóticas (**Figura 4b**) en PA para el tratamiento “La 60/45”, con 7 ± 2 especies en promedio (13 en total), y en los tratamientos “La 60/45” y “La 120/0” para GL. Los números mínimos de exóticas corresponden al tratamiento “La 0/0”, con 3 ± 6 especies para PA (6 en total), y “CN 0/0” y “La 0/0” para GL. Con respecto a esta variable de respuesta, se encuentra un comportamiento diferente en los dos sitios, observándose diferencias significativas en PA ($p=0.016$), pero no así en GL ($p=0.2706$). Para PA, el análisis post hoc indica diferencias en la comparación de tratamientos “La 0/0” vs “La 60/45”.

A partir de los datos de Pac (**Tabla 1**), se realizó una regresión lineal relacionando estos a los datos de LnSt (**Figura 5a**) y de LnSex (**Figura 5b**). La misma mostró desviarse de la pendiente 0 de manera significativa en los cuatro casos (para LnSt en PA, $p=0.0081$; para LnSt en GL, $p=0.0391$; para LnSex en PA, $p=0.0002$; para LnSex en GL, $p=0.01$). Se observa que para el total de especies de ambos sitios existe una relación inversamente proporcional entre el número de especies y la cantidad de fósforo acumulado. Por el contrario, existe una relación

positiva entre el número de especies exóticas y la cantidad de fósforo acumulado por tratamiento. En ambos casos, las pendientes son más pronunciadas para PA que para GL (ecuaciones de las rectas y ajustes en **Figura 5**).

3.4 **Productividad Primaria Neta Aérea**

La productividad primaria neta aérea total (PPNAt; **Figura 6a**) del tercer año de comenzado el experimento fue máxima para el tratamiento “La 60/45” en Pan de Azúcar, y el tratamiento “La 120/0” en Glencoe. La PPNAt fue mínima para el tratamiento “La 30/0” para PA, y el tratamiento “CN 0/0” para GL. La PPNAt de GL presenta mucha menos variación entre tratamientos que la de PA, y tendió a ser más alta que la de PA, salvo en los dos tratamientos más fertilizados, donde PA tiene valores similares o ligeramente más altos. Dicho esto, el ANOVA de la PPNAt no dio diferencias significativas para ninguno de los dos sitios.

Por otra parte, el ANOVA sí encontró diferencias significativas para la productividad de *L. angustissimus* (PPNALa) de PA ($p < 0.0001$), no así en GL ($p = 0.4877$). Para PA, el análisis post hoc indica diferencias en la comparación de los tratamientos “CN 0/0” vs “La 120/0”; “CN 0/0” vs “La 30/45”; “CN 0/0” vs “La 60/45”; “La 0/0” vs “La 120/0”; “La 0/0” vs “La 30/45”; “La 0/0” vs “La 60/45”; “La 30/0” vs “La 120/0”; “La 30/0” vs “La 30/45”; “La 30/0” vs “La 60/45”; “La 60/0” vs “La 120/0”; “La 60/0” vs “La 30/45”; “La 60/0” vs “La 60/45”; “La 120/0” vs “La 30/45”; y “La 120/0” vs “La 60/45”. La PPNALa demostró ser muy baja para GL en todas las situaciones, y de muy baja a muy elevada en PA (**Figura 6b**), llegando a ser máxima en el caso del tratamiento “La 60/45” de PA, donde con 1781 ± 224 kg/ha, representa un 38% de la PPNAt. En cambio, la máxima PPNALa de GL es para el tratamiento “La 60/0”, donde representa el 2% de la PPNAt de ese tratamiento. La productividad mínima para PA fue en el tratamiento “La 0/0”, con 0 ± 0 kg/ha. Vale mencionar que el “CN 0/0” de PA tuvo una productividad de 0 kg/ha de *L. angustissimus* para todos los bloques y fechas a excepción de uno de los bloques para la segunda fecha de muestreo (28/12/2016), lo que llevó a que en promedio este tratamiento tenga una PPNALa de 60 ± 104 kg/ha. Sin embargo, a la hora de los muestreos florísticos, *L. angustissimus* no presentó un valor considerable de la cobertura de “CN 0/0” para ningún bloque (ausencia o menos del 1%). Obviando el “CN 0/0” (donde esta era 0 kg/ha), la productividad mínima para GL es en el tratamiento “La 0/0”.

Los análisis de regresión lineal entre PPNAt (**Figura 7a**) y PPNALa (**Figura 7b**) en función del Pac de los distintos tratamientos, mostraron que estos divergían del cero de manera significativas en ambos casos para PA y de manera no significativa en ambos casos para GL. Tanto la PPNAt y la PPNALa de PA se verían relacionadas positivamente con un aumento en el Pac ($p = 0.0012$ y $p = 0.0001$ respectivamente), de manera más acentuada para la PPNALa (ecuaciones de la recta y ajustes en **Figuras 7a y b**). En cambio, la PPNAt y la PPNALa de GL no se vieron afectada por el aumento en la Pac ($p = 0.7222$ y $p = 0.4127$ respectivamente) (**Figuras 7a y b**).

4. **Discusión**

4.1 **Efectos sobre la riqueza total y la PPNA: evaluación de las hipótesis de diversidad**

Se observó que, ante un aumento en la fertilización fosforada, decayó la riqueza de especies en ambos sitios estudiados, siendo esto coherente con lo formulado en la primera predicción. No se encontró una respuesta diferencial clara entre sitios. Si bien en PA, la pérdida mayor (entre el tratamiento con mayor y el de menor número total) fue de 18 especies, mientras para GL fue de 11, PA presentaba un mayor número de especies, por lo que en términos relativos la pérdida de especies entre sitios es similar, en el entorno del 20%.

Es de interés resaltar que la diferencia encontrada fue una respuesta lineal entre la cantidad de fósforo acumulado a lo largo de los años y la pérdida de especies (**Figura 5a**). En otras palabras, para estos tratamientos lo relevante fue la cantidad de fósforo total incorporado al sistema al final de los tres años y medio de experimentación a la hora de evaluar cambios en la riqueza.

También es destacable el que se observe una respuesta de la riqueza al P, dado que esto no es lo más usual para los ecosistemas de pastizal, por más que se encuentre documentado (Ceulemans et al., 2011; Ceulemans et al., 2013). Por lo general, este tipo de relación entre los nutrientes y la diversidad en el pastizal se observa para el nitrógeno, el cual se ve como el “limitante universal” de la vegetación, y por ende el que suele estudiarse (Maron & Jefferies, 2001; Bai et al., 2010; Soons et al., 2016; DeMalach, 2018). Para nuestro caso, es posible que en realidad la adición de fósforo simplemente permitió un mayor desarrollo de la leguminosa, la cual fijó mayor cantidad de nitrógeno, y fue este incremento en nitrógeno lo que impactó en la diversidad de especies; o en última instancia, se dió este efecto y lo observado es el impacto de la combinación de un enriquecimiento de P y N sobre la diversidad directamente, para la cual también existen efectos documentados (Avolio et al., 2014; Harpole et al., 2016). La fijación de nitrógeno por *L. angustissimus* no fue evaluada, pero visto que la tasa de fijación biológica de nitrógeno para esta especie es elevada, es esperable que no exista una falta de nitrógeno en el medio, y que lo observado seguramente respondiera a una acción en conjunto del P y el N.

En cuanto a la productividad primaria neta aérea, se debe destacar que la PPNA de GL fue superior a PA en los tratamientos de “CN 0/0”, lo cual implica una situación inicial de mayor productividad. Mientras esto no se condice con lo descripto para ambas regiones, es de esperarse, dado que GL presentaba un perfil de suelo profundo, y PA un perfil superficial. Paruelo et al. (2010) realiza una recopilación de trabajos que describen la PPNA de grandes regiones (divide el país en Campos del Norte y Campos del Sur, no en unidades geomorfológicas) y observa esta relación, en que suelos superficiales de Campos del Sur (donde correspondería PA) presentan una PPNA que ronda los 3400 kg/ha*año, y suelos profundos de Campos del Norte (donde correspondería GL) tienen una PPNA que ronda los 4500 kg/ha*año.

Encontramos efectos de los tratamientos sobre la PPNA en PA, pero no así en GL. Esto va contrario a lo predicho, donde se esperaba observar un aumento en la productividad concomitantemente con un aumento en la fertilización sin importar el sitio. La PPNA de GL fue superior a PA en casi todos los casos, a excepción de los tratamientos con alta carga de fósforo, situación en la cual PA logra alcanzar e incluso superar marginalmente a GL en productividad.

Las diferencias (o ausencia de diferencias) en productividad entre tratamientos se encuentran claramente explicadas por la biomasa de *L. angustissimus* de ambos sitios, donde en GL la leguminosa logra una productividad muy baja (y por ende no se ve una diferencia clara entre tratamientos), mientras que en PA hay una fuerte presencia de *L. angustissimus* con una clara respuesta a la fertilización (**Figura 6**). Estos patrones de productividad se asocian con la cobertura de *L. angustissimus* al momento de muestreo para PA, pero no así para GL, que presenta una mayor cobertura de la esperada vista su poca incidencia en la productividad primaria neta a lo largo del año, pero de todos modos no muestra un patrón claro de cobertura entre tratamientos. Además de esto, el momento de muestreo de la cobertura corresponde al comienzo del cuarto año del experimento, mientras que los valores de productividad corresponden al tercer año del mismo.

A la luz de los efectos de los tratamientos sobre la riqueza total y productividad, se revisaron las distintas hipótesis que explican la pérdida de diversidad. Debido a que no hubo un aumento en la PPNA_t de GL en respuesta al Pac (al menos en el tercer año del experimento), podemos descartar la “hipótesis de la asimetría de luz” para este sitio como mecanismo que

explica la exclusión de especies, debido que no habría un mayor desarrollo de biomasa que lleve al sombreado de especies en los distintos tratamientos, que explicara la pérdida diferencial de especies (DeMalach, 2018). De la misma forma, tampoco se debería esperar un efecto como el predicho por la “hipótesis de la densidad”, dado que al no haber tal sombreado no habría pérdida de plantas, sea esta aleatoria o direccionada (Rajaniemi, 2002). Para PA, no es posible descartar ninguna de estas dos opciones, dado que el aumento en la fertilización fosforada llevaba a un aumento en la PPNAt (particularmente debido a un aumento en la PPNALa), por lo que no se puede descartar el efecto del sombreado de algunas especies (particularmente de *L. angustissimus*) sobre otras (DeMalach, 2018). Con el fin de cuantificar cuál es el efecto de la PPNAt sobre la diversidad, y bajo qué mecanismos actuaba, a futuro podría realizarse un experimento similar, pero midiendo la densidad de plantas y la incidencia de la luz por encima y por debajo de la cobertura vegetal, con el fin de ver cuánto de ésta es retenida (ver por ej. Rajaniemi, 2002).

Para ambos sitios no se puede descartar la “hipótesis de la competencia total”, debido a que no se midió la biomasa subterránea (DeMalach, 2018). Dicho eso, sería de esperar que, si no hubo ninguna clase de efecto sobre la PPNAt de GL, tampoco lo haya en la productividad primaria neta subterránea, visto que existen evidencias para afirmar que ambos flujos se encuentran conectados (Bray, 1963; Whigham & Simpson, 1978; Ni, 2004). Por lo tanto, este mecanismo no aplicaría para GL. Nuevamente, no es posible descartar esta opción para PA. A futuro también sería interesante medir los cambios en la biomasa subterránea (si los hay) ocasionados por las prácticas del tipo CN-LP.

Por último, los resultados para ambos sitios podrían respaldar la “hipótesis del dimensionamiento del nicho” (Tilman, 2004; Harpole et al., 2007), dado que una menor limitación por recursos llevó a una menor riqueza de especies. Ya que no se aisló los posibles efectos de la PPNAt en PA (por lo que no se puede descartar una opción o la otra), esta podría ser una explicación tan válida como las otras, e incluso estas pueden complementarse. En cambio, para el caso de GL la pérdida de especies no fue concomitante a una respuesta en biomasa aérea, por lo que esta hipótesis es la más plausible para explicar la pérdida en diversidad. Ante un enriquecimiento en nutrientes, las especies con capacidad de aprovechar de mejor manera la nueva estequiometría del suelo compitieron por estos recursos, principalmente P y N, y lograron excluir a las peores competidoras, disminuyendo la riqueza total.

4.2 Efecto sobre la riqueza de especies exóticas.

De acuerdo con la tercera predicción, se encontró que hubo un aumento de las especies exóticas concomitantemente con un aumento de la fertilización fosforada (**Figura 5b**). Esto significa que la pérdida total de especies impacta exclusivamente sobre las nativas, visto que, pese a la pérdida de riqueza total, existe una ganancia de exóticas. Esto fue cierto tanto para PA como GL, aunque fue un cambio de mayor magnitud para el primer sitio (una diferencia de 7 especies exóticas entre el sitio con mayor y menor presencia para PA, y de 3 especies exóticas para GL), que a su vez era el que presentaba mayor número de especies exóticas en su totalidad (15 especies exóticas entre todos los tratamientos de PA, contra 12 en GL). Ya se ha documentado cambios de este tipo en comunidades similares, donde la adición de nutrientes lleva a un aumento en las especies exóticas (Huenneke et al., 1990; Foster & Gross, 1998; Alpert et al., 2000; Davis et al., 2000; Fridley et al., 2007; Bai et al., 2010; Biederman et al., 2017). Esto se podría explicar visto la oportunidad de ingreso generada por la pérdida de nativas ante el aumento de nutrientes, o por el simple aprovechamiento del pulso de recursos por parte de las especies exóticas, las cuales pueden aprovechar rápidamente la adición de nutrientes “sobrantes” (Davis et al., 2000), *a priori* independientemente de la dinámica de las especies nativas. Es interesante que, contrario a lo que uno podría esperar a

primera vista, dado el concepto más simple de resistencia biótica, el sitio con menor riqueza (Glencoe) fue el que presentó menor incidencia de exóticas. Esto probablemente se deba a que la invasibilidad de un ambiente se explica por una panoplia de características, y no únicamente un atributo como podría ser el número de especies, pero es interesante teorizar cuál de estos atributos es el que lo hace particularmente resistente al ingreso de exóticas. El antecedente a nivel de región geomorfológica de Bresciano et al. (2014) no había registrado diferencias significativas entre la riqueza de especies nativas de ambos sitios, aunque sí de las exóticas (habiendo una menor cantidad de especies exóticas en la Cuesta Basáltica que en las Sierras del Este, al igual que una menor cobertura), y no se encontró una relación significativa entre riqueza de nativas y exóticas para ninguno de los dos sitios. También se debe recordar que, en términos absolutos, Glencoe tenía una menor cantidad de especies que Pan de Azúcar. Si se compara los números de exóticas en términos relativos (como una fracción del total de especies), ambos sitios presentan el mismo número de exóticas.

Una explicación posible a la diferencia de especies exóticas entre sitios, se encuentra en un trabajo de Guido et al. (2016), que registró que, para la zona de Campos del Norte correspondiente a Brasil, el mayor déficit hídrico (que generaría aperturas en el tapiz, llevando a “ventanas de invasibilidad”), la mayor densidad de caminería y el incremento en pérdida de campo natural en la zona circundante (estas dos últimas implicando una mayor cantidad de llegada de propágulos) lleva a un aumento en la aparición de 4 especies exóticas clave (*Ulex europaeus*, *Eragrostis plana*, *Cynodon dactylon* y *Senecio madagascariensis*). Esto sería pertinente debido a que estas descripciones se enmarcan muy bien con lo encontrado para nuestros dos sitios experimentales. PA está ubicado sobre un suelo superficial (que por ende presenta mayor déficit hídrico), al lado de una ruta principal, y en las inmediaciones de una zona que ha sufrido grandes cambios en la cobertura del suelo en los últimos años. No sólo las Sierras del Este es una región en que se ha visto el avance de la agricultura, sino que el sitio se encuentra en el límite de otras regiones geomorfológicas que han sido profundamente transformadas (Modernel et al., 2016). En cambio, GL presentaba un perfil de suelo profundo, se ubica a varios kilómetros de una ruta principal (además que no presentaba gran cantidad de caminería interna, ni es muy transitada), y se ubica en una zona que se ha mantenido prácticamente no modificada en cuanto a su cobertura del suelo en los últimos años (Modernel et al., 2016). Es de esperar que un menor número de propágulos llegue a la zona de GL, y que de estos una menor cantidad logra establecerse debido a que no son las condiciones propicias para esto, no abriéndose las mencionadas “ventanas de invasibilidad” bajo eventos de sequía.

Visto bajo la óptica del proceso de invasión presentado por Richardson et al. (2000), un menor número de especies estarían logrando la introducción y naturalización en Glencoe con respecto a Pan de Azúcar. Las especies exóticas presentes ya se encontrarían naturalizadas. Creemos que esto podría llegar a ser extrapolable para el caso del resto de las exóticas no transformadoras. Otras dinámicas también deben estar dándose para explicar esta diferencia en exóticas, como ser lo encontrado por Bresciano et al. (2014) para Uruguay, que registra que hay una relación negativa entre la cantidad de gramíneas C4 y el número de exóticas de una comunidad, debido a la eficiencia en el uso de recursos que presenta el primer grupo funcional. Podría ser interesante analizar los resultados obtenidos a la luz de los distintos grupos funcionales presentes en las parcelas y en las comunidades, y observar si esto se comprueba. De todos modos, la presente investigación sólo permite atestiguar este aumento en exóticas y esta diferencia entre comunidades, pero no es posible afirmar las razones detrás de estas diferencias. Serían necesarios más estudios, contemplando mayor número de variables, con el fin de lograr respuestas definitivas sobre la dinámica de las especies exóticas del campo natural.

Por último, el hecho que en el experimento se hayan registrado relaciones negativas entre la diversidad de especies nativas y de exóticas, puede verse como contradictorio a el patrón observado para las dos regiones por Bresciano et al. (2014), que encontraron una

relación neutra. Para empezar, se debe aclarar que no es correcto realizar una inferencia tan simple, debido a la manipulación de nutrientes implicada en el experimento, que puede haber llevado a dinámicas nuevas no esperadas en la comunidad. Además, esta incongruencia no necesariamente implica un error por parte de uno de los trabajos, sino que responde a un fenómeno conocido como la “paradoja de la invasión”. Consiste en que a pequeña escala, se observe una correlación negativa entre especies exóticas y nativas, siguiendo la teoría del nicho, mientras que a grandes escalas se espera una correlación positiva entre estas (a mayor riqueza de nativas, mayor riqueza de exóticas) (Fridley et al., 2007; Bresciano et al., 2014). Se cree que esto responde a múltiples factores, entre otros: la diversidad de mecanismos que llevan a la coexistencia local dando inconsistencia en los resultados de las investigaciones; la mayor heterogeneidad de hábitat abarcada en grandes extensiones, que desdibuja los sesgos de muestra a pequeña escala y abre a una mayor variabilidad; el mayor peso a pequeña escala de factores bióticos, en particular la exclusión competitiva e interacciones de facilitación entre exóticas en detrimento de las nativas (denominado “invasional meltdown”); las distintas tasas de disturbios, la variabilidad espacial en tasas de inmigración y la facilitación por generalistas observadas a grandes escalas, y más (Fridley et al., 2007).

4.3 Consideraciones sobre el diseño experimental

Existen múltiples limitantes del experimento, que dificultan su análisis y aplicabilidad directa. Para comenzar, siendo esto algo que se mencionó a lo largo del trabajo, es notoria la dificultad de comparar sitios (GL y PA), debido a las diferencias entre ambos. No sólo se encuentran sobre distintas regiones geomorfológicas (con la diferencia en comunidades vegetales pertinentes al caso), con una roca madre distinta (esto a priori podría permitir comparaciones que enriquecerían los resultados), sino que esto sumado a las distintas características de los suelos (uno de un perfil más profundo y otro más superficial) complejiza las conclusiones que se pueden extraer de las comparaciones. Hubiese sido ideal establecer el experimento sobre dos suelos con perfiles de profundidad similares en regiones geomorfológicas distintas, para limitar la cantidad de factores diferentes a la hora de comparar entre sitios.

Para seguir, el que fuese un recorte en lugar de un pastoreo hace más sencillo la delimitación de las parcelas y el mantenimiento de las mismas, pero lo hace menos extrapolables a las condiciones “reales” de uso del pastizal a nivel país, y en particular, del uso del CN-LP. Esta diferencia podría llevar a que se observen efectos distintos sobre la comunidad de haber un pastoreo en lugar de un corte (Tälle et al., 2016). Para empezar, los cortes no contemplan otros efectos del ganado que no sean únicamente el consumo, como el pisoteo (Lezama & Paruelo, 2016). Además, los cortes llevan a distintas dinámicas de crecimiento, con un período acotado donde la cobertura vegetal adquiere cierta altura vertical, previo a que se la corte y vuelva a estar al ras, distinto a la dinámica del pastoreo, donde podemos esperar una configuración espacial y temporal variable en la altura del tapiz, con parches que presentan una altura más homogénea (sea esa alta o al ras), o incluso parches de una mayor acumulación de biomasa que la vista en las parcelas. Visto que se cortaba las parcelas cuando alcanzaban alturas relativamente bajas (cercano a los 15 cm), esto podría ser una limitante menor, y no se esperarían mayores efectos, por ejemplo, del sombreado, como el reportado para situaciones de clausura (Altesor et al., 2005). Sin embargo, no se cuenta con otros efectos importantes del pastoreo, como el consumo diferencial de distintas especies de plantas que hacen los herbívoros, sino que en este caso la presión de corte era homogénea en cuanto a la altura máxima en la que se dejaba la vegetación. Esto puede ser un gran factor de cambio en las comunidades vegetales, como se observa en el caso de comparaciones entre exclusiones y sitios pastoreados, donde tienden a aumentar la cantidad de especies más palatables para el ganado, visto que no son consumidas (Rodríguez et al., 2003). De todos modos, se encuentra

que la aproximación experimental es suficiente para ver las posibles tendencias de deterioro de la comunidad que se podría encontrar de enfrentarse a una situación pastoreada.

Se debe resaltar que la biomasa que se cortaba de las parcelas no era retornada a las mismas. Esto tiene implicancias debido a la extracción constante de macro y micronutrientes que esto supone, distinto a las dinámicas que habría bajo pastoreo. Existen casos documentados de los efectos de la herbivoría sobre el ciclado de nutrientes (Mazancourt et al., 1999; Waal et al., 2011; Barthelemy et al., 2014), y en situaciones bajo pastoreo, es esperable que un porcentaje de los nutrientes removidos retornen al sistema en forma de heces y excretas, sin mencionar que parte de la biomasa no consumida se seca y al descomponerse sus nutrientes se pueden reincorporar al sistema. Este no es el caso para nuestra situación experimental, donde todo aquello que superaba la altura de corte era periódicamente extraído y exportado de las parcelas, pudiendo llegar a impactar sobre la disponibilidad de algunos elementos. Por otro lado, también es cierto que el retorno de biomasa a las parcelas lleva a otras dinámicas, también distintas del pastoreo (Foster & Gross, 1998).

De todos modos, es posible que la remoción de biomasa estuviese afectando los niveles de nitrógeno que potencialmente podrían haber en las parcelas. Dicho esto, existen registros de situaciones similares donde la cosecha no lleva a una disminución en la cantidad de nitrógeno final. En un trabajo de Maron & Jefferies (2001) donde se esperaba que parcelas enriquecidas en nitrógeno a las que se les cosechaba su biomasa disminuyesen sus niveles de nitrógeno en el suelo (esto se realizaba con el fin de recuperar sitios que eran antiguas explotaciones agrícolas, con suelos eutrofizados) en comparación con sitios enriquecidos donde no se realizaban cortes, se encontró que las parcelas a las que se les extraía biomasa terminaban presentando una menor lixiviación de nutrientes, equilibrando la cantidad de nitrógeno que se perdía por remoción de biomasa. Al final de este experimento, los niveles de nitrógeno en el suelo para sitios con y sin corte eran prácticamente iguales. Esto tiene implicancias interesantes a la hora de evitar la pérdida de nutrientes hacia cauces de agua, un tipo de contaminación difusa, pero implicaría el mismo efecto observado del enriquecimiento de nutrientes sobre la biodiversidad para ambas situaciones. Para comprobar si este era el caso para nuestro experimento, hubiese sido de gran interés el obtener una muestra de suelo a posteriori de los experimentos, con el fin de evaluar cuánto nitrógeno y fósforo efectivamente se encontraba disponible para las plantas en los distintos tratamientos. A su vez, sería interesante obtener muestras de suelo del campo natural pastoreado adyacente a las parcelas experimentales, para poder comparar este con nuestro tratamiento de "CN 0/0" y ver qué tantos nutrientes se estaban perdiendo (o no) con la extracción de biomasa.

En retrospectiva, el diseño experimental permitió ver el efecto sobre la comunidad, pero hizo difícil discernir entre el impacto en cada tratamiento por su régimen de aplicación del fósforo (refertilizado o no), y por cantidad de fósforo total acumulado. Esto se debe a que todas las parcelas que eran refertilizadas terminaron teniendo en sumatoria una mayor cantidad de fósforo que las parcelas a las que se les hizo una aplicación puntual al principio del experimento, por lo que es difícil saber si los efectos observados son únicamente por las cantidades absolutas, o si la refertilización facilita la absorción del fósforo generando un mayor impacto en la comunidad. Cabe destacar que de todos modos, la parcela "La 60/45" es la que se considera como "de aplicación comercial", es decir, es la que es indicada cuando uno aplica el paquete tecnológico CN-LP, por lo que es relevante el impacto medido. Sería interesante realizar parcelas de similares características a las de este experimento, pero disponer sitios donde se refertiliza en una cantidad donde el acumulado de fósforo a lo largo de los años es menor o igual al máximo de aplicación puntual de las otras parcelas (para el caso trabajado, una parcela que en cantidad acumulada llegue a un número menor o igual de 120 kg/ha de P).

En cuanto al fertilizante en sí mismo, encontramos que podría ser interesante apelar a otros tipos de fuentes de nutrientes, y no únicamente a la fijación de nitrógeno por leguminosas y el P_2O_5 en forma inorgánica. Se ha visto en contextos de cultivo que la disponibilidad de

nutrientes bajo distintas formas (por ejemplo, aquellos recursos provenientes de fertilizantes orgánicos, estiércoles, compostaje, e incluso de los exudados de raíces de distintas especies provenientes de distintos cultivos bajo dinámicas de rotación) lleva a la existencia de ecosistemas más diversos, sin comprometer la productividad de estos, e incluso potenciándola, debido a que (se hipotetiza) las especies apelan a las distintas fuentes de acuerdo con su nicho, evitando la competencia. Esto es la llamada “hipótesis de la diversidad de fuentes de recursos” (Smith et al., 2009). Sería interesante ver cómo esta hipótesis se desarrolla en otros agroecosistemas como puede ser un pastizal, y como esta se contrapone con la “hipótesis del dimensionamiento del nicho”, que nos habla simplemente de las cantidades netas de nutrientes, no las distintas fuentes, y simplemente dice que una mayor cantidad de estos llevará a una reducción en la diversidad.

Como detalle menor, hubiese sido deseable poder mantener este experimento por un plazo más largo, y ver los efectos de este tipo de prácticas en un marco temporal aún más grande que tres años y medio. Lamentablemente, este es un problema de carácter logístico ante todo, y no de diseño, dada la dificultad de mantener a largo plazo un experimento de estas características. De todos modos, en situaciones de comparación de exclusión contra pastoreo del ganado en el campo natural de Uruguay, está documentado que la mayor parte de los cambios en la comunidad se registran en los primeros tres años de la exclusión (Rodríguez et al., 2003). Más allá de que estos son modificaciones del ecosistema distintas, llevaría a suponer que el marco temporal contemplado es el suficiente para al menos ver las primeras tendencias de los efectos de los CN-LP. Además, hubiese sido de interés observar los posibles efectos que el deterioro de la diversidad podían tener sobre la productividad del sistema, en particular a la luz de las fluctuaciones climáticas observables en el largo plazo, donde por ejemplo podríamos ver cómo se enfrentan estas parcelas que cuentan con nuevas comunidades a situaciones de sequía, frente al campo natural. Vista la bibliografía consultada (Weigelt et al., 2009; Ceulemans et al., 2011; Ceulemans et al., 2013; Avolio et al., 2014; Harpole et al., 2016; Jaurena et al., 2016), y casos como el trabajo de Del Pino et al. (2016) donde las leguminosas sembradas en cobertura dejaron de aportar a la productividad al cabo de los seis años, podría esperarse que pasado el suficiente tiempo, nos encontráramos con una comunidad de pastizal igual o más productiva debido únicamente a sus subsidios de P e indirectamente de N, y más empobrecido en especies, y por ende menos resistente y resiliente a los disturbios y/o fluctuaciones climáticas.

Lamentablemente sólo se pudo evaluar el efecto de las leguminosas sobre el tapiz natural (CN-L) y la fertilización sobre el tapiz natural sembrado con leguminosas (CN-LP) y no el de la fertilización sobre el campo natural (CN-P) debido a que este último se vio severamente invadido por *L. angustissimus* en Pan de Azúcar, no haciéndolo un tratamiento aislado de *L. angustissimus* réplica válido. Esto probablemente se deba a limitantes en el diseño experimental. Se debe tener en cuenta que, por ende, no fue posible aislar el efecto del fósforo al efecto de *L. angustissimus* en los tratamientos trabajados (más allá de la situación de Glencoe, en la cual la leguminosa exótica tuvo una presencia marginal). De todos modos, no es banal el poder afirmar que, ante un enriquecimiento de P, el campo natural se hace más proclive a la invasión de especies exóticas (como se observó en los tratamientos con siembra de *L. angustissimus*), de haber presente en las inmediaciones un foco de propágulos.

En esas líneas, vale la pena mencionar que el efecto de la leguminosa sobre el campo natural sin el aporte de fertilizantes (CN-L, tratamiento “La 0/0”) fue muy bajo, y para nuestros análisis este se comportaba de manera muy similar al campo natural (“CN 0/0”). Esto no permitió aislar el efecto de la leguminosa del efecto del fertilizante, debido a que la misma no lograba expresarse sin la adición de P. Se hace evidente que el crecimiento de *L. angustissimus* es dependiente de la fertilización fosforada.

4.4 Conclusiones e implicancias aplicadas

En conclusión, teorizamos que la dinámica de diversidad total, de exóticas y de nutrientes observada podría resumirse bajo el siguiente mecanismo: ante un aumento en la disponibilidad de recursos (sea esto de forma directa, por la adición de P, o indirecta, por la fijación biológica de nitrógeno de *L. angustissimus*), se pierden especies nativas de la comunidad (sea esto por cualquiera de las hipótesis previamente mencionadas). Esta pérdida de especies abre una ventana en la comunidad, la cual puede ser rápidamente aprovechada por especies exóticas, que encuentran su nicho contemplado en estas nuevas condiciones. Por exclusión competitiva, estas exóticas junto a las nativas que perduraron en la comunidad bajo esta nueva estequiometría no permiten el reingreso de las especies perdidas, perdurando este nuevo estado de la comunidad. También es posible que tanto la pérdida de nativas ante el pulso de nutrientes, como la ganancia de exóticas por este mismo pulso, sean dos eventos independientes *a priori*, más allá de que luego se retroalimenten (el establecimiento de ciertas exóticas hace menos propicio el que especies nativas perduren o reingresen). En términos netos, se observa una pérdida de especies, dado que la ganancia de exóticas no compensa la pérdida de nativas.

Encontramos que los resultados permiten vislumbrar los efectos adversos de la implementación de los CN-LP sobre la diversidad de especies del campo natural, algo para lo que no existen muchos registros a nivel país (Jaurena et al., 2016). Esto es relevante, debido a que como ya se mencionó, los ecosistemas menos diversos son también menos resistentes y resilientes (Loreau et al., 2001), lo cual no garantiza la permanencia en el tiempo de los servicios que estos ofrecen. Esto se puede observar de forma más directa con los problemas que implican el cambio climático a la provisión de forraje, problemas que pueden agravarse de tener una comunidad simplificada (Loreau et al., 2001; Jaurena et al., 2016; Modernel et al., 2016). A su vez, como se encontró en este trabajo, estas prácticas favorecen el ingreso de exóticas (incluyendo especies de importancia por su carácter de transformadoras), las cuales aparentarían ser un detrimento para la diversidad de especies nativas y potencialmente para la correcta provisión de servicios ecosistémicos de interés.

No sólo esto, sino que no debemos olvidar que las prácticas que incluyen fertilización tienen otros efectos adversos sobre el ambiente, ante todo sobre los cuerpos lénticos y lóticos. Mientras la lixiviación del nitrógeno fijado es una posibilidad menor en este tipo de prácticas, sí existe un mayor riesgo de escape de fósforo por escorrentía. La llegada de estos nutrientes a los cuerpos de agua, puede llevar a la eutrofización y el deterioro de la calidad de agua y sus ecosistemas asociados (Modernel et al., 2013; Peterson et al., 2017).

Sin embargo, para las Sierras del Este (al menos en los tipos de suelo y comunidades donde se realizó el experimento) es evidente que la práctica lleva a una mejora en la producción de forraje, visto el aumento de la productividad primaria neta observado al tercer año, que permite incluso llegar a alcanzar la productividad de un perfil profundo de la Cuesta Basáltica, sitios entre los cuales tienden a esperarse grandes diferencias, observables en los tratamientos de campo natural (siendo la productividad del campo natural de Basalto superior a la de Sierras del Este). Además de la productividad en sí, *Lotus angustissimus* es de un gran valor nutricional, por lo que sería de interés por su aporte a la dieta del ganado. Podrían realizarse nuevos experimentos donde se busque un rango de fertilización menos perjudicial para la biodiversidad y que logre mejorar este rendimiento. De acuerdo a lo visto en nuestros resultados, en niveles cercanos al “La 60/0” la comunidad no se encuentra particularmente comprometida, y se observa una mejora en productividad (aunque esta no es demasiado pronunciada). Se podría jugar con niveles cercanos de fertilización, y distintos regímenes de refertilización (por ejemplo, bianuales en lugar de anuales, o de una dosis menor a la contemplada en nuestros tratamientos), en busca de condiciones que logran mantener una comunidad relativamente estable y diversa, con un aumento en la productividad primaria neta

aérea beneficioso para la explotación ganadera. Dicho esto, deberían medirse otras dimensiones del posible impacto de estas prácticas, como ser la ya mencionada pérdida de nutrientes, previo a poder afirmar con prudencia cualquier clase de umbral de uso.

Para el caso de la Cuesta Basáltica, la expresión de la leguminosa al tercer año de comenzado el experimento se veía muy disminuida, no impactando de manera significativa en la productividad del sistema. Esto llevaría a pensar que ésta debería sembrarse, o se debería apelar a otras mecánicas de fertilización que permitieran su establecimiento y permanencia de manera más estable. Por otro lado, los tratamientos sí demostraron afectar la dinámica de la comunidad presente, llevando a una menor diversidad y un concomitante aumento de especies exóticas. Por ende, de acuerdo a nuestros resultados sería recomendable explorar más a fondo la implementación de *L. angustissimus* y su funcionamiento en el Basalto a largo plazo previo a su uso en los sistemas agrarios de esta región.

5. Agradecimientos

Se agradece encarecidamente al Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, en particular al Ing. Agr. Robin Cuadro y el Ing. Agr. Rafael Reyno del Programa Pasturas y Forrajes por permitir el acceso a sus experimentos. También se agradece al Ing. Agr. Martín Baez y a la Dra. Bianca Andrade por la colaboración durante los eventos de muestreo, y a la Dra. Claudia Rodríguez y la Dra. Anaclara Guido por la revisión y corrección del manuscrito.

6. Bibliografía

Aarssen, L. W. 1997. High productivity in grassland ecosystems: affected by species diversity or productive species? *Oikos* 80, 183–184

Altesor, A.; Oesterheld, M.; Leoni, E.; Lezama, F.; Rodríguez, C. 2005. Effect of grazing exclosure on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology* 179: 83–91.

Andrade, B. O.; Marchesi, E.; Burkart, S.; Setubal, R. B.; Lezama, F.; Perelman, S.; Schneider, A. A.; Trevisan, R.; Overbeck, G. E.; Boldrini, I. I. 2018. Vascular plant species richness and distribution in the Río de la Plata grasslands. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 188 (3): 250-256.

Allen, V.G.; Batello, C.; Berretta, E.J.; Hodgson, J.; Kothmann, M.; Li, X.; Mclvor, J.; Milne, J.; Morris, C.; Peeters, A.; Sanderson, M. 2011. An international terminology for grazing lands and grazing animals. *Grass and Forage Science*, 66: 2–28.

Alpert, P; Bone, E.; Holzapfel, C. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3(1): 52–66

Altesor, A.; Piñeiro, G.; Lezama, F.; Jackson, R.B.; Sarasola, M.; Paruelo, J.M. 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 17: 323-332.

Alvariño, S.; Bocco, A.; Terra, R.; Bidegain, M.; Cruz, G. 2018 Caracterización de la variabilidad espacial y temporal de la evapotranspiración de referencia (ET₀) en Uruguay. INIA Serie Técnica; 246.

Avolio, M. L.; Koerner, S. E.; La Pierre, K. J.; Wilcox, K. R.; Wilson, G. W. T.; Smith, M. D.; Collins, S. L. 2014. Changes in plant community composition, not diversity, during a decade of nitrogen and phosphorus additions drive above-ground productivity in a tallgrass prairie. *Journal of Ecology*, 102: 1649–1660.

Ayala, W.; Carámbula, M. 2009. El valor agronómico del Género *Lotus*. I.N.I.A., Montevideo, Uruguay.

Aydin, I.; Uzun, F. 2005. Nitrogen and phosphorus fertilization of rangelands affects yield, forage quality and the botanical composition. *European Journal of Agronomy*, 23(1): 8-14.

Baeza, S.; Gallego, F.; Lezama, F.; Altesor, A.; Paruelo, J. M. 2010. Cartografía de los pastizales naturales en las regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas. Bases Ecológicas y Tecnológicas para el Manejo en Pastizales. INIA, Serie 26 FPTA-INIA.

Bai, Y.; Wu, J.; Clark, C. M.; Naeem, S.; Pan, Q.; Huang, J.; Zhang, L.; Han, X. 2010. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: evidence from inner Mongolia Grasslands. *Global Change Biology*, 16: 358-372.

Barthelemy, H.; Stark, S.; Olofsson, J. 2014. Strong Responses of Subarctic Plant Communities to Long-Term Reindeer Feces Manipulation. *Ecosystems*, 18: 740-751

Biederman, L.; Mortensen, B.; Fay, P.; Hagenah, N.; Knops, J.; La Pierre, K.; Laungani, R.; Lind, E.; McCulley, R.; Power, S.; Seabloom, E.; Tognetti, P. 2017. Nutrient addition shifts plant community composition towards earlier flowering species in some prairie ecoregions in the U.S. Central Plains. *PLoS ONE*, 12(5).

Bray, J. R. 1963. Root production and the estimation of net productivity. *Canadian Journal of Botany*, 41(1): 65-72.

Brazeiro, A.; Panario, D.; Soutullo, A.; Gutierrez, O.; Segura, A.; y Mai, P. 2012. Clasificación y delimitación de las eco-regiones de Uruguay. Informe Técnico. Convenio MGAP/PPR – Facultad de Ciencias/Vida Silvestre/ Sociedad Zoológica del Uruguay/CIEDUR. 40p.

Bresciano, D.; Rodríguez, C.; Lezama, F.; Altesor, A. 2014. Patrones de invasión de los pastizales de Uruguay a escala regional. *Ecología Austral*, 24: 83-93.

Bullock, J. M.; Pywell, R. F.; Walker, K. J. 2007. Long-term enhancement of agricultural production by restoration of biodiversity. *Journal of Applied Ecology*, 44: 6-12.

- Carámbula, M.; Ayala, W.; Carriquiry, E. 1994. *Lotus pedunculatus*. Adelanto sobre una forrajera que promete. INIA Treinta y Tres, Uruguay. Serie Técnica, 45, 13 p.
- Carámbula, M.; Piñeiro, D. 2006. La forestación en Uruguay: cambio demográfico y empleo en tres localidades. *Agrociencia*, 10(2): 63-73.
- Ceulemans, T.; Merckx, R.; Hens, M. ; Honnay, O. 2011. A trait-based analysis of the role of phosphorus vs. nitrogen enrichment in plant species loss across North-west European grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 48: 1155-1163.
- Ceulemans, T.; Merckx, R.; Hens, M. ; Honnay, O. 2013. Plant species loss from European semi-natural grasslands following nutrient enrichment – is it nitrogen or is it phosphorus? *Global Ecology and Biogeography*, 22: 73–82.
- Chrtková-Žertová, A. 1968. The Variability of Critical Species of *Lotus* L. in Iran and in the Neighbouring Countries II. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, 3(1): 99-110.
- Davis, M. A., J. P. Grime, and K. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88:528–534.
- Del Pino, A.; Rodríguez, T.; Andión, J. Production improvement through phosphorus fertilization and legume introduction in grazed native pastures of Uruguay. 2016. *Journal of Agricultural Science*, 154: 347–358.
- DeMalach, N. 2018. Toward a mechanistic understanding of the effects of nitrogen and phosphorus additions on grassland diversity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 32: 65-72.
- Dengler, J.; Chytrý, M.; Ewald, J. 2008. Phytosociology. In: Jorgensen, S.E. & Fath, B.D. (eds.) *Encyclopedia of Ecology*: 2767–2779. Elsevier, Oxford, UK.
- Díaz, R.; Jaurena, M.; Ayala, W. 2008. Impacto de la intensificación productiva sobre el campo natural en Uruguay. *Revista INIA - Nº14*: 16-21.
- DICOSE. 2017. Datos de la declaración jurada. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca.
- Durán, A. 1998. Contenido y distribución geográfica de carbono orgánico en suelos del Uruguay. *Agrociencia Uruguay*, 2: 37–47.
- Durán, A.; Préchac, F. 2007. Capítulo 1. Factores ambientales. En: *Suelos del Uruguay - Origen, clasificación, manejo y conservación. Volumen 1*. Editorial Agropecuaria Hemisferio Sur: 43-62.

Elton, C.S. 1958. The ecology of invasions by animals and plants, pp.181. Methuen, London, UK.

Foster, B; Gross, K. 1998. Species richness in a successional grassland: effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology*, 79(8): 2593-2602.

Fridley, J. D.; Stachowicz, J. J.; Naeem, S.; Sax, D. F.; Seabloom, E. W.; Smith, M. D.; Stohlgren, T. J.; Tilman, D., B.; Von Holle, B. 2007. The invasion paradox: Reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology*, 88(1): 3-17.

Gibson, D. J. 2009. *Grasses and Grassland Ecology*. Oxford University Press

Guido, A.; Díaz Varela, R.; Baldassini, P.; Paruelo, J. 2014. Spatial and temporal variability in aboveground net primary productivity of Uruguayan grasslands. *Rangeland Ecology Management*, 67: 30-38.

Guido, A.; Vélez-Martin, E.; Overbeck, G. E.; Pillar, V. D. 2016. Landscape structure and climate affect plant invasion in subtropical grasslands. *Applied Vegetation Science*, 19: 600-610.

Harpole, W. S.; Tilman, D. 2007. Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature*, 446(7137): 791-793.

Harpole, W. S.; Sullivan, L. L.; Lind, E. M.; Firn, J.; Adler, P. B.; Borer, E. T.; Chase, J.; Fay, P. A.; Hautier, Y.; Hillebrand, H.; MacDougall, A. S.; Seabloom, E. W.; Williams, R.; Bakker, J. D.; Cadotte, M. W.; Chanton, E. J.; Chu, C.; Cleland, E. E.; D'Antonio, C.; Davies, K. F.; Gruner, D. S.; Hagenah, N.; Kirkman, K.; Knops, J. M.; La Pierre, K. J.; McCulley, R. L.; Moore, J. L.; Morgan, J. W.; Prober, S. M.; Risch, A. C.; Schuetz, M.; Stevens, C. J.; Wragg, P. D. 2016. Addition of multiple limiting resources reduces grassland diversity. *Nature*, 537(7618): 93-96.

Hector, A.; Schmid, B.; Beierkuhnlein, C.; Caldeira, M. C.; Diemer, M.; Dimitrakopoulos, P.G.; Finn, J. A.; Freitas, H.; Giller, P.S.; Good, J.; Harris, R.; Höglberg, P.; Huss-Danell, K.; Joshi, J.; Jumpponen, A.; Körner, C.; Leadley, P. W.; Loreau, M.; Minns, A.; Mulder, C. P. H.; O'Donovan, G.; Otway, S. J.; Pereira, J. S.; Prinz, A.; Read, D. J.; Scherer-Lorenzen, M.; Schulze, E. -D.; Siamantziouras, A. -S. D.; Spehn, E. M.; Terry, A. C.; Troumbis, A. Y.; Woodward, F. I.; Yachi, S.; Lawton, J. H. 1999. Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science*, 286: 1123-1127.

Huenneke, L. F.; Hamburg, S. P.; Koide, R.; Mooney, H. A.; Vitousek, P. M. 1990. Effects of Soil Resources on Plant Invasion and Community Structure in Californian Serpentine Grassland. *Ecology*, 71(2): 478-491.

Huston, M. A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110: 449-460.

Jaurena, M., Lezama, F., Salvo, L., Cardozo, G., Ayala, W., Terra, J., & Nabinger, C. 2016. The

Dilemma of Improving Native Grasslands by Overseeding Legumes: Production Intensification or Diversity Conservation. *Rangeland Ecology & Management*, 69(1), 35-42.

Lezama, F.; Altesor, A.; Pereira, M.; Paruelo, J. 2010. Descripción de la heterogeneidad florística en los pastizales naturales de las principales regiones geomorfológicas de Uruguay. *Bases Ecológicas y Tecnológicas para el Manejo en Pastizales*. INIA, Serie 26 FPTA-INIA.

Lezama, F.; Paruelo, J. M. 2016. Disentangling grazing effects: trampling, defoliation and urine deposition. *Applied Vegetation Science*, 19 (4): 557-566.

Lezama, F.; Altesor, A.; Pereira, M.; Paruelo, J. M. 2018 (en prensa). Grasslands of Uruguay: classification based on vegetation plots.

Loreau, M.; Hector, A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412: 72-76

Loreau, M.; Naeem, S.; Inchausti, P.; Bengtsson, J.; Grime, J. P.; Hector, A.; Hooper, D. U.; Huston, M. A.; Raffaelli, D.; Schmid, B.; Tilman, D.; Wardle, D. A. 2001. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science*, 294: 804-808.

Macarthur, R.; Levins, R. 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, 101(921): 377-385.

Maron, J. L.; Jefferies, R. L. 2001. Restoring enriched grasslands: effects of mowing on species richness, productivity, and nitrogen retention. *Ecological Applications*, 11(4): 1088-1100.

Mazancourt, C.; Loreau, M.; Abbadie, L. 1999. Grazing optimization and nutrient cycling: potential impact of large herbivores in a savanna system. *Ecological Applications*, 9(3): 784-797.

Millot J.C., Risso D. y Methol R. 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. Informe técnico para la Comisión Honoraria del Plan Agropecuario. Montevideo, Uruguay.

Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. 2017. Anuario Estadístico Agropecuario 2017. Dirección de Estadística Agropecuaria.

Modernel, P.; Astigarraga, L.; Picasso, V. 2013. Global versus local environmental impacts of grazing and confined beef production systems. *Environmental Research Letters*, 8.

Modernel, P.; Rossing, W. A. H.; Corbeels, M.; Dogliotti, S.; Picasso, V.; Tiftonell, P. 2016. Land use change and ecosystem service provision in Pampas and Campos grasslands of southern South America. *Environmental Research Letters*, 11(11).

Ni, J. 2004. Estimating net primary productivity of grasslands from field biomass measurements in temperate northern China. *Plant Ecology*, 174(2): 217-234.

Panario, D. 1988. Geomorfología del Uruguay. Propuesta de un marco estructural y un esquema de evolución del modelado del relieve uruguayo. Departamento Publicaciones - Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, 44 p.

Paruelo, J. M.; Guerschman, J. P.; Piñeiro, G.; Jobbágy, E. G.; Verón, S. R.; Baldi, G.; S., Baeza. 2006. Cambios en el uso de la tierra en Argentina y Uruguay: marcos conceptuales para su análisis. *Agrociencias*, 10(2):42-62.

Paruelo J. M.; Piñeiro, G.; Baldi, G.; Baeza, S.; Lezaman, F.; Altesor, A.; Oesterheld, M. 2010. Carbon Stocks and Fluxes in Rangelands of the Río de la Plata Basin. *Rangeland Ecology & Management*, 63(1): 94-108.

Peterson, H. M.; Baker, L. A.; Bruening, D.; Nieber, J. L.; Ulrich, J. S.; Wilson, B. N. 2017. Agricultural Phosphorus Balance Calculator: A tool for watershed planning. *Journal of Soil and Water Conservation*, 72(4), 395-404.

Powers, M. S.; Bruulsema, T. W.; Burt, T. P.; Chan, N. I.; Elser, J. J.; Haygarth, P. M.; Howden, N. J. K.; Lyu, J. Y.; Peterson, H. M.; Sharpley, A. N.; Shen, J.; Worrall, F.; Zhang, F.. 2016. Long-term accumulation and transport of anthropogenic phosphorus in three river basins. *Nature Geoscience*, 9(5).

Pyšek, P.; Jarošík, P.; Hulme, P. E.; Pergl, J.; Hejda, M.; Schaffner, U.; Vilà, M. 2012. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology*, 18(5): 1725-1737.

Rajaniemi, T. K. 2002. Why Does Fertilization Reduce Plant Species Diversity? Testing Three Competition-Based Hypotheses. *Journal of Ecology*, 90(2): 316-324.

Richardson, D. M.; Pyšek, P.; Rejmánek, M.; Barbour, M. G.; Panetta, F. D.; West, C. J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2): 93-107.

Richardson, D. M.; Pyšek, P. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, 30 (3): 409-431.

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.

Smith, R. G.; Mortensen, D. A.; Ryan, M. R. 2009. A new hypothesis for the functional role of diversity in mediating resource pools and weed-crop competition in agroecosystems. *Weed Research*, 50: 37-48

Soons, M. B.; Hefting, M. M.; Dorland, E.; Lamers, L. P. M.; Versteeg, C.; Bobbink, R. 2016. Nitrogen effects on plant species richness in herbaceous communities are more widespread and stronger than those of phosphorus. *Biological Conservation*, 212: 390-397.

Soriano, A. 1991. Rio De Plata Grasslands. In "Ecosystems of the World: Natural Grasslands", Vol. 8A, pp. 367-408. Elsevier, Amsterdam. Van Auken y Bush 1997.

Tälle, M.; Deák, B.; Poschlod, P.; Valkó, O.; Westerberg, L.; Milberg, P. 2016. Grazing vs. mowing: A meta-analysis of biodiversity benefits for grassland management. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 222: 200–212.

Tilman, D.; Wedin, D.; Knops, J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379: 718-720.

Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101 (30): 10854-10861.

t'Mannetje, L., 2000. Measuring biomass of grassland vegetation. In: t'Mannetje, L., Jones, R. (Eds.), "Field and laboratory methods for grassland and animal production research". CABI Publishing, Wallingford, England, pp. 151–177.

Vitousek, P. M.; D'Antonio, C. M.; Loope, L. L.; Westbrooks, R. 1996. Biological invasions as global change. *American Scientist*, 84(5):468-478.

Waal, C. van der; Kool, A.; Meijer, S.S.; Kohi, E.; Heitkonig, I.M.A.; Boer, W.F. de; Langevelde, F. Van; Grant, R.C.; Peel, M.J.S.; Slotow, R.; Knecht, H.J. de; Prins, H.H.T.; Kroon, H. de. 2011. Large herbivores may alter vegetation structure of semi-arid savannas through soil nutrient mediation. *Oecologia*, 165(4): 1095-1107.

Weigelt, A.; Weisser, W. W.; Buchmann, N.; Scherer-Lorenzen, M. 2009. Biodiversity for multifunctional grasslands: equal productivity in high-diversity low-input and low-diversity high-input systems. *Biogeosciences*, 6: 1695–1706.

Wells, M.J.; Poynton, R.J.; Balsinhas, A.A; Musil, C.F.; Joffe, H.; van Hoepen, E.; Abbott, S.K. 1986. The history of introduction of invasive alien plants to southern Africa. *The Ecology and Management of Biological Invasions in Southern Africa* (ed. by I.A.W. Macdonald, F.J. Kruger & A.A. Ferrar), pp. 21–35. Oxford University Press, Cape Town.

Wigham, D. F.; Simpson, R. L. The relationship between aboveground and belowground biomass of freshwater tidal wetland macrophytes. *Aquatic Botany*, 5: 355-364.

Yachi & Loreau 1999: Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(4):1463-1468.

7. Tablas y Figuras

Tabla 1. Parcelas experimentales con sus distintos tratamientos de siembra con *Lotus angustissimus*, y fertilizante fosforado. Cantidad de P₂O₅ potencialmente acumulado en los distintos tratamientos a lo largo de los tres años de fertilización.

Nº	Código	Tratamiento	P ₂ O ₅ 1º año (kg/ha)	P ₂ O ₅ siguientes años (kg/ha)	P ₂ O ₅ acumulado (kg/ha)
1	La 0/0	Campo con <i>L. angustissimus</i>	0	0	0
2	La 30/0	Campo con <i>L. angustissimus</i>	30	0	30
3	La 30/45	Campo con <i>L. angustissimus</i>	30	45	165
4	La 60/0	Campo con <i>L. angustissimus</i>	60	0	60
5	La 60/45	Campo con <i>L. angustissimus</i>	60	45	195
6	La 120/0	Campo con <i>L. angustissimus</i>	120	0	120
7	CN 0/0	Campo Natural	0	0	0
8	CN 60/45	Campo Natural	60	45	195

Tabla 2. Listado de especies dominantes y respectivas coberturas promedio para el campo natural (CN 0/0) y el tratamiento de mayor carga de fósforo acumulado (La 60/45) en Pan de Azúcar y Glencoe.

CN 0/0				La 60/45			
PA		GL		PA		GL	
Especies	Cobertura (%)	Especies	Cobertura (%)	Especies	Cobertura (%)	Especies	Cobertura (%)
<i>Trachypogon spicatus</i>	26,7	<i>Paspalum dilatatum</i>	21,7	<i>Lotus angustissimus</i>	33,3	<i>Lotus angustissimus</i>	37,3
<i>Aristida murina</i>	10,5	<i>Rhynchospora megapotamica</i>	15	<i>Vulpia</i> sp.	14,3	<i>Bothriochloa imperatoides</i>	10,3
<i>Stenachaenium campestre</i>	8,5	<i>Dichondra sericea</i>	11	<i>Paspalum plicatulum</i>	8,3	<i>Paspalum dilatatum</i>	8,3
<i>Axonopus fissifolius</i>	7,7	<i>Mnesithea selloana</i>	7	<i>Bothriochloa laguroides</i>	5,8	<i>Mnesithea selloana</i>	6,3
<i>Paspalum plicatulum</i>	7,5	<i>Bothriochloa laguroides</i>	5,3	<i>Gaudinia fragilis</i>	4,2	<i>Dichondra sericea</i>	5,3
<i>Aristida venustula</i>	5	<i>Bothriochloa imperatoides</i>	5	<i>Axonopus fissifolius</i> / <i>Briza minor</i>	3,7	<i>Steinchisma hians</i>	5

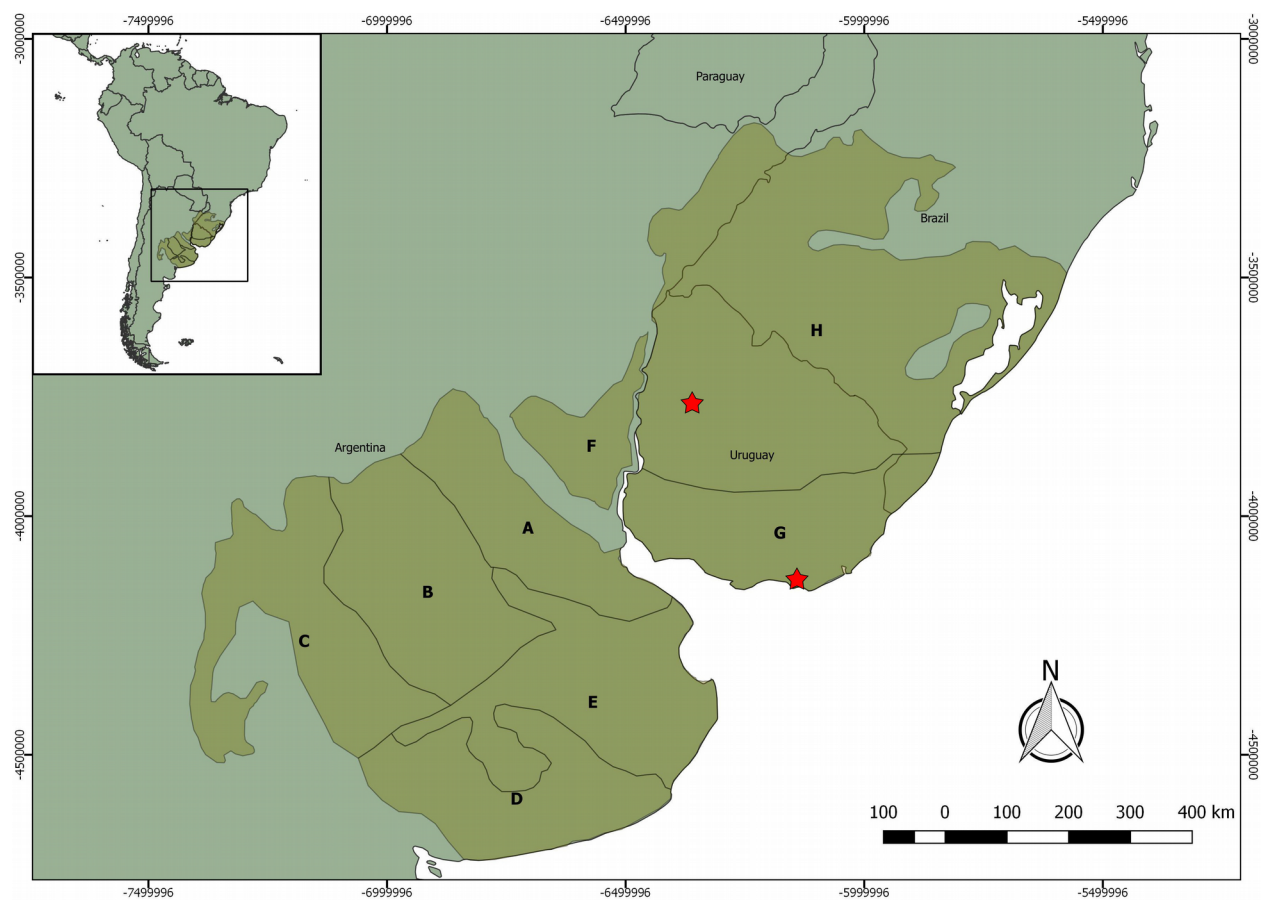


Figura 1. Pastizales del Río de la Plata y subregiones: A) Pampa Ondulada, B) Pampa Interior Plana, C) Pampa Interior Oeste, D) Pampa Sur o Austral, E) Pampa Deprimida, F) Pampa mesopotámica, G) Campos del Sur, H) Campos del Norte. En rojo se observan los dos sitios experimentales trabajados.

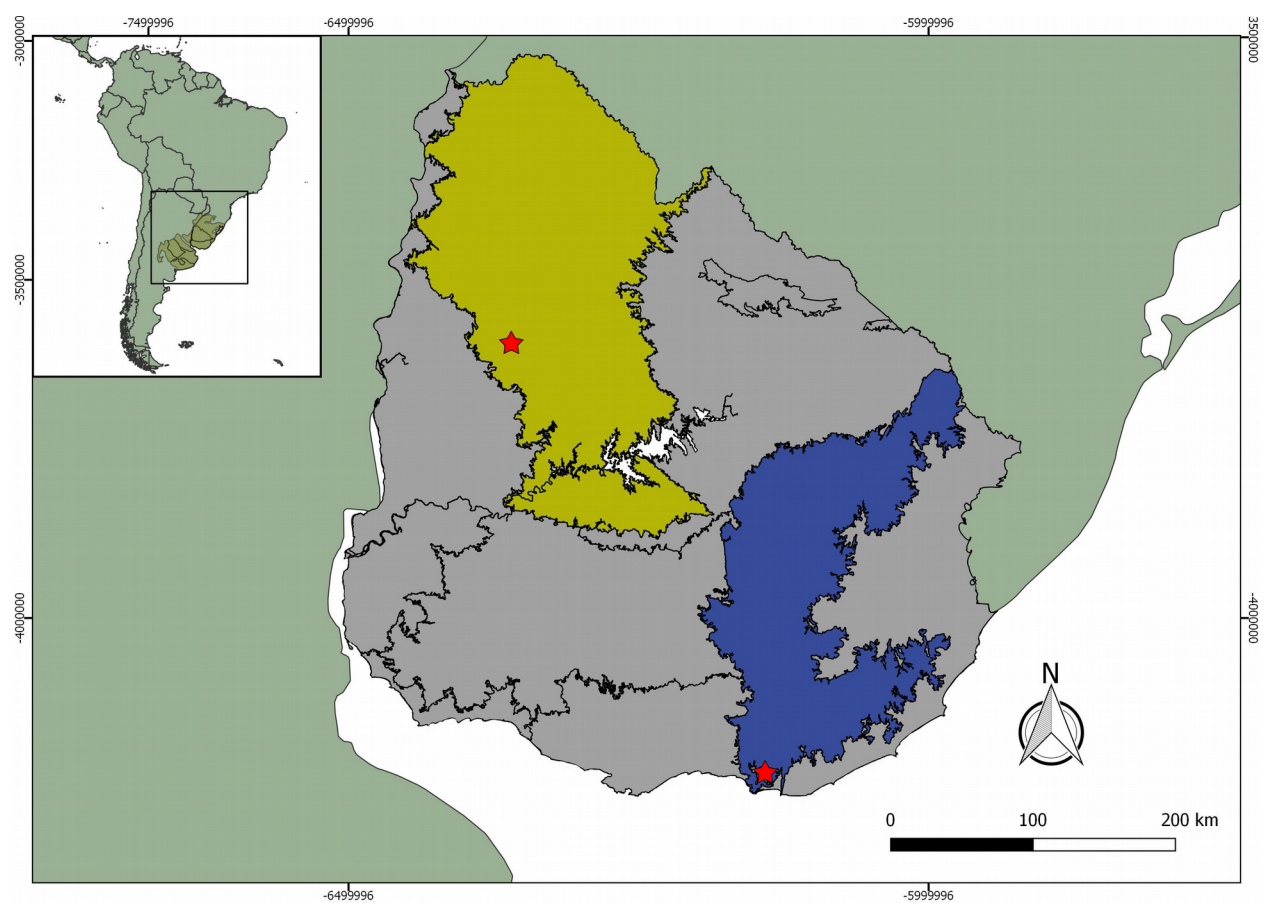


Figura 2. Regiones geomorfológicas del Uruguay, en el contexto de los PRP. En amarillo, la Cuesta Basáltica, con una estrella roja marcando la Unidad Experimental Glencoe (GL). En azul, las Sierras del Este, con una estrella roja marcando el sitio experimental de Pasturas y Forrajes (PA).

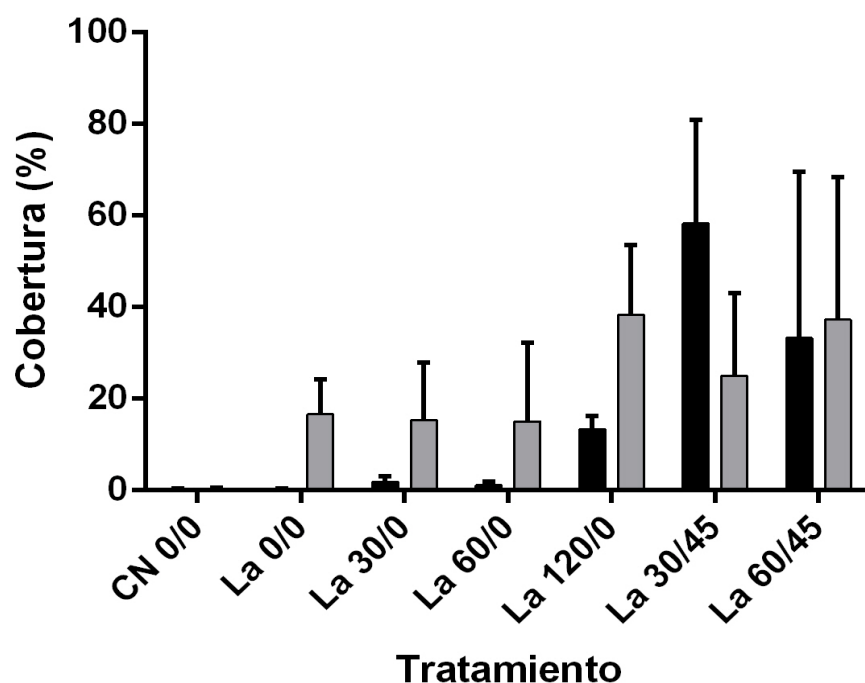


Figura 3. Media y error de cobertura de *Lotus angustissimus* por tratamiento. “CN 0/0” corresponde al tratamiento de campo natural sin fertilizar, “La 0/0” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus* sin fertilizar; “La 30/0” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus* y fertilizado una vez con 30 kg/ha de P_2O_5 ; “La 60/0” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus* y fertilizado una vez con 60 kg/ha de P_2O_5 ; “La 120/0” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus* y fertilizado una vez con 120 kg/ha de P_2O_5 ; “La 30/45” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus*, fertilizado una vez con 30 kg/ha de P_2O_5 , y refertilizado los siguientes años con 45 kg/ha de P_2O_5 ; “La 60/45” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus*, fertilizado una vez con 60 kg/ha de P_2O_5 , y refertilizado los siguientes años con 45 kg/ha de P_2O_5 . En negro, Pan de Azúcar. En gris, Glencoe.

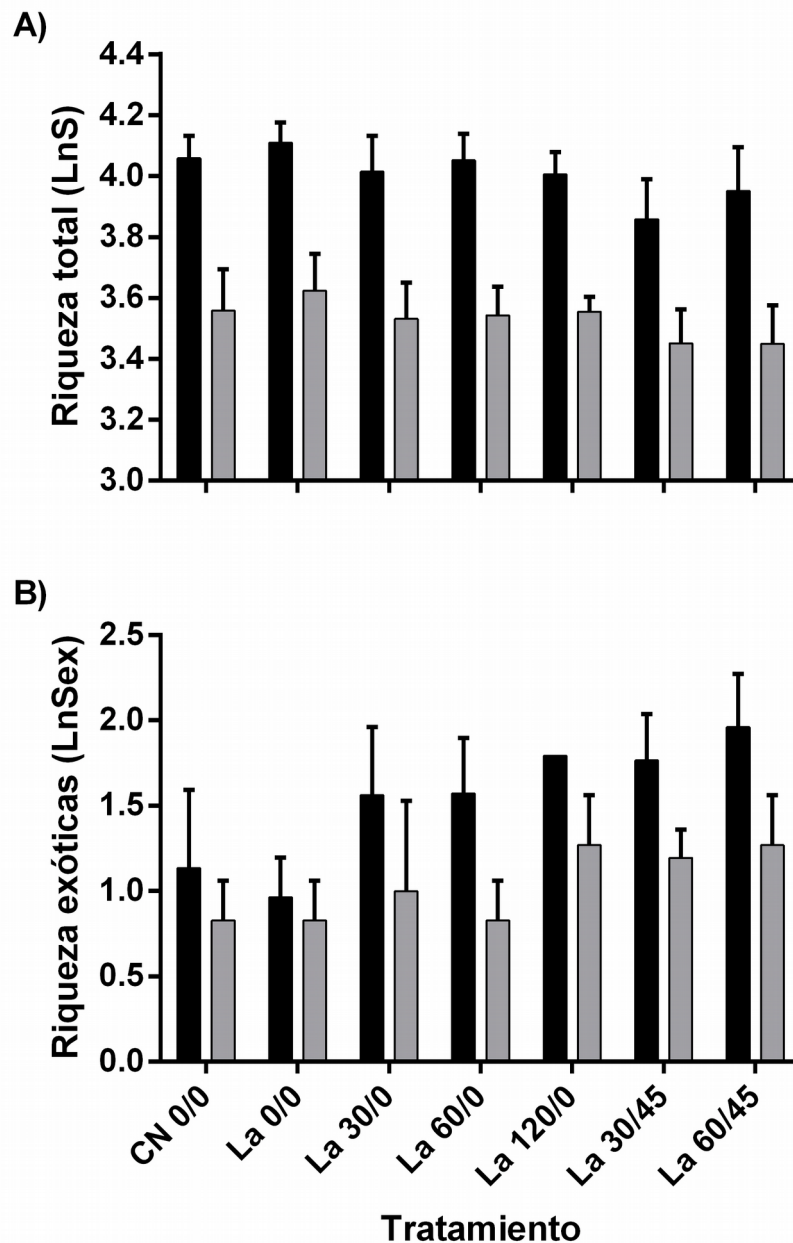
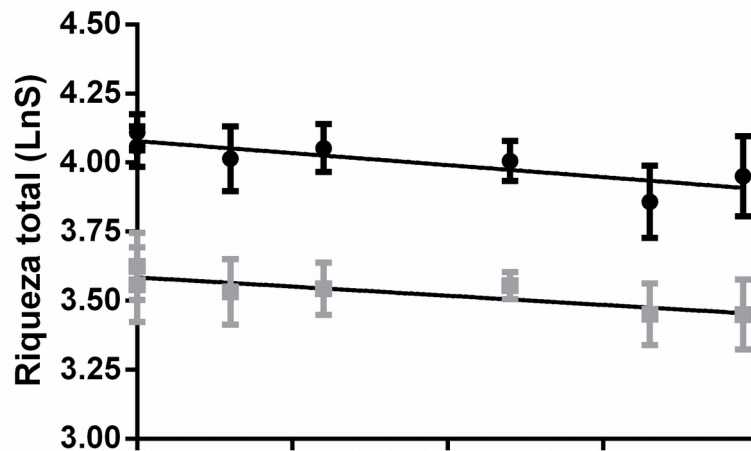


Figura 4. Efecto de los distintos tratamientos sobre el logaritmo de la riqueza de especies: A) riqueza total (LnS) de especies por tratamiento, B) riqueza de especies exóticas (LnSex) por tratamiento. Se encuentran diferencias significativas para la LnSex de PA entre el tratamiento La 0/0 y La 60/45 ($p=0,016$). Se muestran los resultados para Pan de Azúcar en negro, y los resultados para Glencoe en gris. “CN 0/0” corresponde al tratamiento de campo natural sin fertilizar, “La 0/0” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus* sin fertilizar; “La 30/0” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus* y fertilizado una vez con 30 kg/ha de P_2O_5 ; “La 60/0” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus* y fertilizado una vez con 60 kg/ha de P_2O_5 ; “La 120/0” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus* y fertilizado una vez con 120 kg/ha de P_2O_5 ; “La 30/45” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus*, fertilizado una vez con 30 kg/ha de P_2O_5 , y refertilizado los siguientes años con 45 kg/ha de P_2O_5 ; “La 60/45” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus*, fertilizado una vez con 60 kg/ha de P_2O_5 , y refertilizado los siguientes años con 45 kg/ha de P_2O_5 .

A)



B)

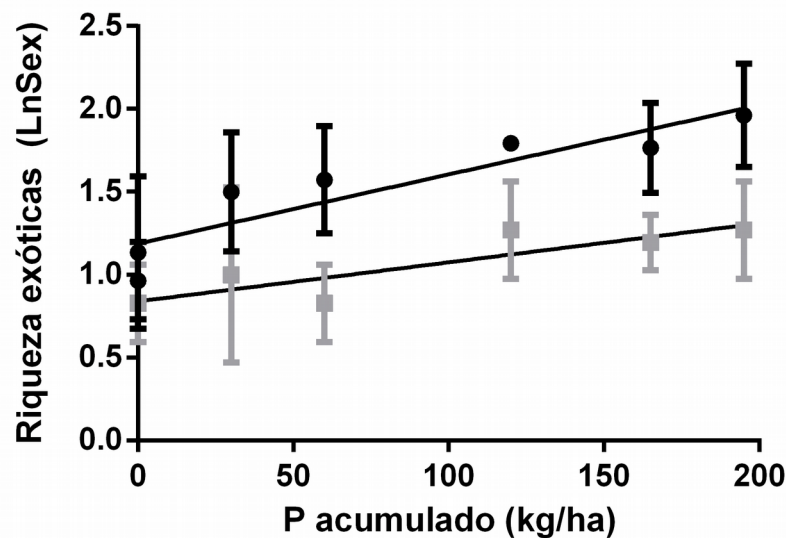


Figura 5. Regresión lineal del efecto del fósforo acumulado por tratamiento (Pac) sobre el logaritmo de la riqueza de especies: A) riqueza total (LnSt) de especies por cantidad de fósforo, B) riqueza de especies exóticas (LnSex) por cantidad de fósforo. Se muestran los resultados para Pan de Azúcar (PA) en negro, y los resultados para Glencoe (GL) en gris. Ecuaciones de la recta y ajustes: A-PA) $y = -0,0008681 \cdot x + 4,078$, $r^2=0,3154$; A-GL) $y = -0,0006642 \cdot x + 3,584$, $r^2=0,2053$; B-PA) $y = 0,004185 \cdot x + 1,186$, $r^2=0,5339$; B-GL) $y = 0,002355 \cdot x + 0,8390$, $r^2=0,3013$. "CN 0/0" corresponde al tratamiento de campo natural sin fertilizar, "La 0/0" corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus* sin fertilizar; "La 30/0" corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus* y fertilizado una vez con 30 kg/ha de P_2O_5 ; "La 60/0" corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus* y fertilizado una vez con 60 kg/ha de P_2O_5 ; "La 120/0" corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus* y fertilizado una vez con 120 kg/ha de P_2O_5 ; "La 30/45" corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus*, fertilizado una vez con 30 kg/ha de P_2O_5 , y refertilizado los siguientes años con 45 kg/ha de P_2O_5 ; "La 60/45" corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus*, fertilizado una vez con 60 kg/ha de P_2O_5 , y refertilizado los siguientes años con 45 kg/ha de P_2O_5 .

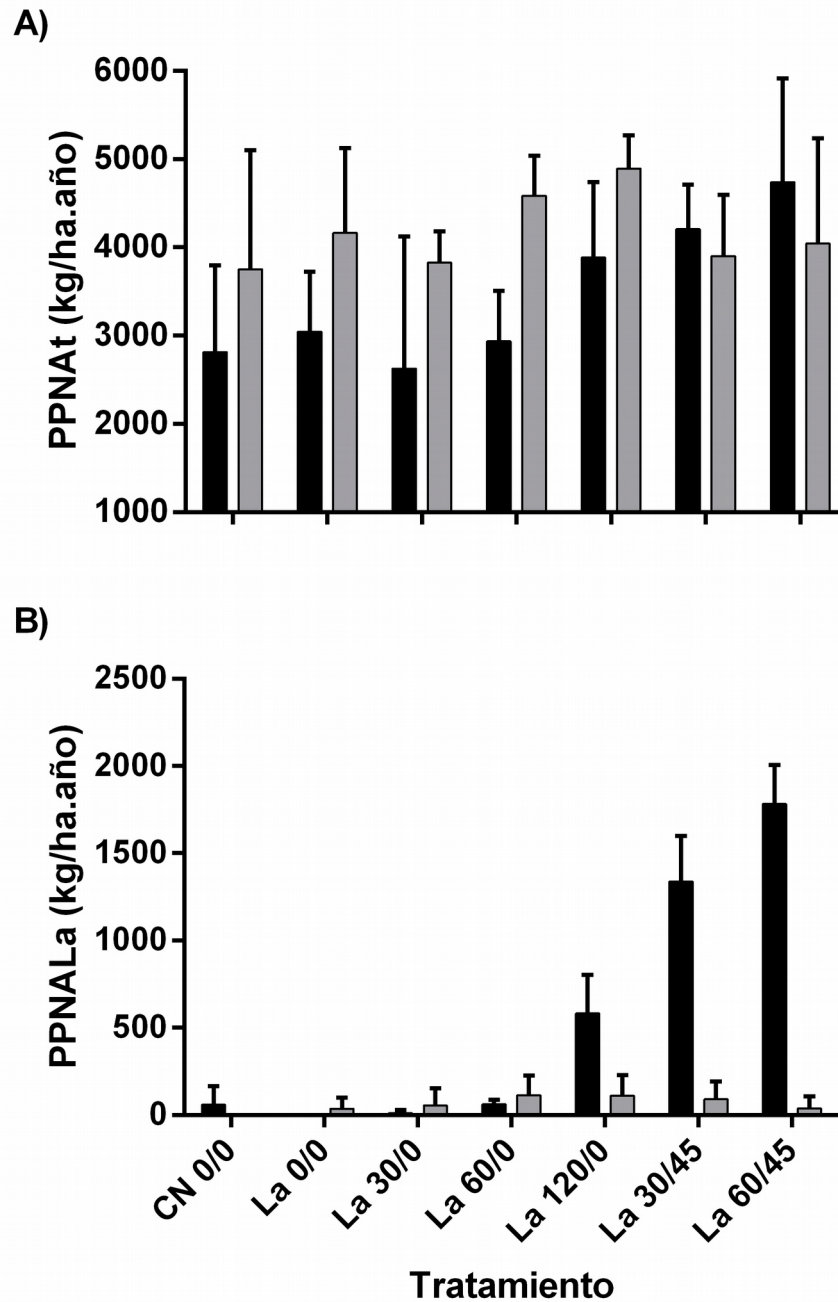


Figura 6. Efecto de los distintos tratamientos sobre el promedio de la productividad primaria neta aérea: A) productividad primaria neta aérea total (PPNAt) por tratamiento, B) productividad primaria neta aérea de *Lotus angustissimus* (PPNALa) por tratamiento. Se muestran los resultados para Pan de Azúcar en negro, y los resultados para Glencoe en gris. “CN 0/0” corresponde al tratamiento de campo natural sin fertilizar, “La 0/0” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus* sin fertilizar; “La 30/0” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus* y fertilizado una vez con 30 kg/ha de P_2O_5 ; “La 60/0” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus* y fertilizado una vez con 60 kg/ha de P_2O_5 ; “La 120/0” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus* y fertilizado una vez con 120 kg/ha de P_2O_5 ; “La 30/45” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus*, fertilizado una vez con 30 kg/ha de P_2O_5 , y refertilizado los siguientes años con 45 kg/ha de P_2O_5 ; “La 60/45” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus*, fertilizado una vez con 60 kg/ha de P_2O_5 , y refertilizado los siguientes años con 45 kg/ha de P_2O_5 .

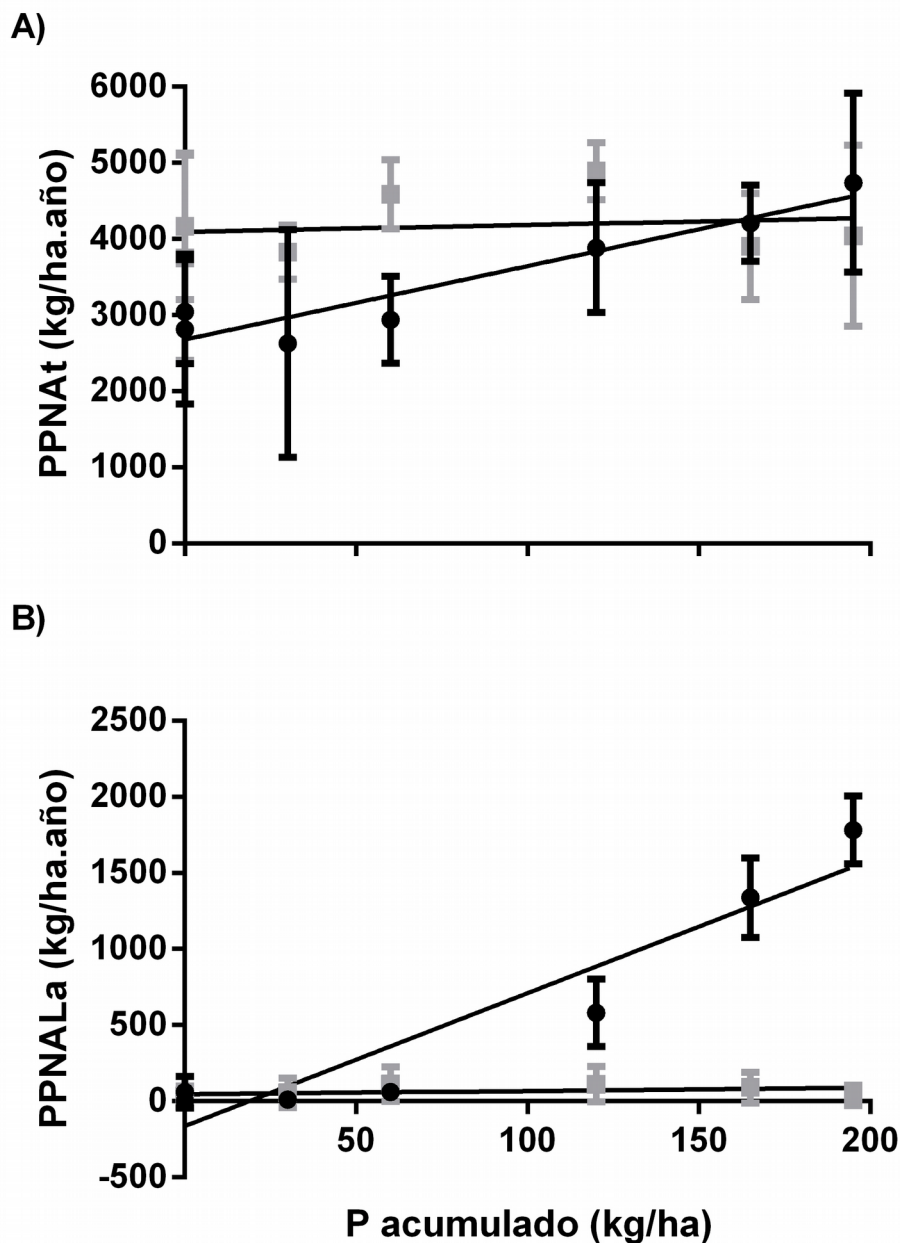


Figura 7. Regresión lineal del efecto del fósforo acumulado por tratamiento (Pac) sobre el promedio de la productividad primaria neta aérea: A) productividad primaria neta aérea total (PPNAt) por cantidad de fósforo, B) productividad primaria neta aérea de *Lotus angustissimus* (PPNALa) por cantidad de fósforo. Se muestran los resultados para Pan de Azúcar en negro, y los resultados para Glencoe en gris. Ecuaciones de la recta y ajustes: A-PA) $y = 9,664 \cdot x + 2678$, $r^2=0,4313$; A-GL) $y = 0,9000 \cdot x + 4094$, $r^2=0,0068$ B-PA) $y = 8,737 \cdot x - 163,5$, $r^2=0,8658$; B-GL) $y = 0,2116 \cdot x + 46,66$, $r^2=0,0356$. “CN 0/0” corresponde al tratamiento de campo natural sin fertilizar, “La 0/0” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus* sin fertilizar; “La 30/0” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus* y fertilizado una vez con 30 kg/ha de P_2O_5 ; “La 60/0” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus* y fertilizado una vez con 60 kg/ha de P_2O_5 ; “La 120/0” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus* y fertilizado una vez con 120 kg/ha de P_2O_5 ; “La 30/45” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus*, fertilizado una vez con 30 kg/ha de P_2O_5 , y refertilizado los dos años siguientes con 45 kg/ha de P_2O_5 ; “La 60/45” corresponde al tratamiento sembrado con *L. angustissimus*, fertilizado una vez con 60 kg/ha de P_2O_5 , y refertilizado los dos años siguientes con 45 kg/ha de P_2O_5 .

8. Anexos

8.1 Listado de especies encontradas en PA

- *Acanthostyles buniifolius leptophyllum*
- *Acmella decumbens*
- *Agalinis communis*
- *Agrostis montevidensis*
- *Aira elegantissima*
- *Alliacea indeterminada*
- *Ambrosia tenuifolia*
- *Andropogon ternatus*
- *Anemone decapetala*
- *Anthraenantia lanata*
- *Aristida murina*
- *Aristida venustula*
- *Aspilia montevidensis*
- *Axonopus fissifolius*
- *Baccharis punctulata*
- *Baccharis spicata*
- *Baccharis trimera*
- *Berroa gnaphalioides*
- *Bothriochloa laguroides*
- *Briza minor*
- *Buchnera integrifolia*
- *Bulbostylis sp.*
- *Carex phalaroides*
- *Centunculus minimus*
- *Cerastium glomeratum*
- *Chaptalia exscapa*
- *Chaptalia piloselloides*
- *Chascolytrum brizoides*
- *Chascolytrum lamarckianum*
- *Chascolytrum poomorphum*
- *Chascolytrum subaristatum*
- *Chevreulia sarmentosa*
- *Cliococa selaginoides*
- *Conyza primulifolia*
- *Crocantemum brasiliense*
- *Cuphea glutinosa*
- *Cyclospermum*
- *Cynodon dactylon*
- *Cyperus obtusatus*
- *Cyperus reflexus*
- *Dactylis glomerata*
- *Danthonia cirrata*
- *Danthonia montevidensis*
- *Danthonia rhizomata*
- *Daucus pusillus*
- *Deyeuxia viridiflavescens*
- *Dichantheium sabulorum*
- *Dichondra sericea*
- *Digitaria enodis*
- *Dorstenia brasiliensis*
- *Eragrostis neesii*
- *Eryngium horridum*
- *Eryngium nudicaule*
- *Eryngium sanguisorba*
- *Evolvulus sericeus*
- *Facelis retusa*
- *Galactia marginalis*
- *Galianthe fastigiata*
- *Galium richardianum*
- *Galium uruguayense*
- *Gamochaeta americana*
- *Gaudinia fragilis*
- *Glandularia selloi*
- *Gymnopogon sp.*
- *Herbertia lahue*
- *Holcus lanatus*
- *Hypochaeris microcephala*
- *Hypochaeris radicata*
- *Hypochaeris sp.*
- *Hypoxis decumbens*
- *Jaegeria hirta*
- *Jarava filifolia*
- *Juncus bufonius*
- *Juncus capillaceus*
- *Juncus marginatus*
- *Juncus pallescens*
- *Juncus sp.*
- *Juncus uruguensis*
- *Krapovickasia flavescens*
- *Lolium multiflorum*
- *Lotus angustissimus*
- *Lotus corniculatus*
- *Lotus subbiflorus*
- *Margyricarpus pinnatus*
- *Mecardonia sp.*
- *Medicago lupulina*
- *Melica brasiliana*
- *Micropsis spathulata*
- *Mnesithea selloana*
- *Nassella neesiana*
- *Nassella pauciciliata*
- *Nothoscordum sp.*
- *Ornithopus pinnatus*
- *Orchidaceae indeterminada*
- *Oxalis eriocarpa*
- *Oxalis lasiopetala*
- *Oxalis sp.*
- *Oxypetalum schulzii*
- *Pamphalea heterophylla*
- *Parentuccelia viscosa*
- *Paspalum dilatatum*
- *Paspalum lepton*
- *Paspalum notatum*
- *Paspalum plicatulum*
- *Paspalum pumilum*
- *Pavonia glechomoides*
- *Phyla canescens*
- *Piptochaetium montevidense*
- *Piptochaetium stipoides*
- *Plantago myosurus*
- *Plantago sp.*
- *Polygala australis*
- *Polygala linoides*
- *Psidium luridum*
- *Pterocaulon sp.*
- *Rhynchosia*
- *Rhynchospora megapotamica*
- *Richardia humistrata*
- *Richardia stellaris*
- *Schizachyrium microstachyum*
- *Schizachyrium spicatum*
- *Scoparia montevidensis*
- *Senecio madagascariensis*
- *Senecio selloi*
- *Setaria parviflora*
- *Sisyrinchium sp. 1*
- *Sisyrinchium sp. 2*
- *Sisyrinchium sp. 3*
- *Soliva sessilis*
- *Sommerfeltia spinulosa*
- *Sporobolus indicus*
- *Steinchisma hians*
- *Stenachaenium campestre*
- *Stenandrium sp.*
- *Stenotaphrum secundatum*
- *Stylosanthes leiocarpa*
- *Stylosanthes montevidensis*
- *Symphyotrichum squamatum*
- *Trachypogon montufari*
- *Tragia geraniifolia*
- *Trifolium polymorphum*
- *Trixis stricta*
- *Verbena montevidensis*
- *Vulpia sp.*
- *Zygostigma australe*

8.2 Listado de especies encontradas en GL

• <i>Acmella decumbens</i>	• <i>Cyclospermum leptophyllum</i>	• <i>Lolium multuflorum</i>	• <i>Richardia stellaris</i>
• <i>Adesmia bicolor</i>	• <i>Danthonia montevidensis</i>	• <i>Lotus angustissimus</i>	• <i>Ruellia morongii</i>
• <i>Agalinis communis</i>	• <i>Deyeuxia viridiflavescens</i>	• <i>Lotus corniculatus</i>	• <i>Schizachyrium spicatum</i>
• <i>Agrostis montevidensis</i>	• <i>Dichondra sericea</i>	• <i>Lotus subbiflorus</i>	• <i>Scoparia montevidensis</i>
• <i>Amaryllidaceae</i> indeterminada	• <i>Digitaria phaeotrix</i>	• <i>Medicago sp.</i>	• <i>Scutellaria racemosa</i>
• <i>Andropogon lateralis</i>	• <i>Dorstenia brasiliensis</i>	• <i>Melica brasiliensis</i>	• <i>Setaria geniculata</i>
• <i>Andropogon ternatus</i>	• <i>Eleocharis sp.</i>	• <i>Mnesithea selloana</i>	• <i>Sisyrinchium sp. 1</i>
• <i>Anemone decapetala</i>	• <i>Eragrostis lugens</i>	• <i>Nassella neesiana</i>	• <i>Sisyrinchium sp. 2</i>
• <i>Anthaenantia lanata</i>	• <i>Eragrostis retinens</i>	• <i>Nothoscordum sp.</i>	• <i>Sisyrinchium sp. 3</i>
• <i>Aristida uruguayensis</i>	• <i>Eryngium echinatum</i>	• <i>Ornithopus pinnatus</i>	• <i>Sisyrinchium sp. 4</i>
• <i>Axonopus fissifolius</i>	• <i>Eryngium nudicaule</i>	• <i>Oxalis sp.</i>	• <i>Sisyrinchium sp. 5</i>
• <i>Borreria eryngioides</i>	• <i>Eustachys paspaloides</i>	• <i>Paspalum dilatatum</i>	• <i>Solidago chilensis</i>
• <i>Bothriochloa imperatoides</i>	• <i>Evolvulus sericeus</i>	• <i>Paspalum notatum</i>	• <i>Sonchus asper</i>
• <i>Bothriochloa laguroides</i>	• <i>Facelis retusa</i>	• <i>Paspalum plicatulum</i>	• <i>Sporobolus afin platensis</i>
• <i>Bouchetia anomala</i>	• <i>Festuca arundinacea</i>	• <i>Phalaris platensis</i>	• <i>Steinchisma hians</i>
• <i>Briza minor</i>	• <i>Galium richardianum</i>	• <i>Piptochaetium montevidensis</i>	• <i>Stipa af. Rosengurtti</i>
• <i>Calamagrostis sp</i>	• <i>Gamochaeta spicata</i>	• <i>Piptochaetium stipoides</i>	• <i>Stipa afin hyalina</i>
• <i>Carex phalaroides</i>	• <i>Heimia myrtifolia</i>	• <i>Plantago afin tormentosa</i>	• <i>Symphotrichum squamatum</i>
• <i>Chaptalia exscapa</i>	• <i>Herbertia lahue</i>	• <i>Plantago myosurus</i>	• <i>Trifolium campestre</i>
• <i>Chaptalia piloselloides</i>	• <i>Hierba indeterminada</i>	• <i>Plantago sp.</i>	• <i>Trifolium polymorphum</i>
• <i>Chascolytrum subaristatum</i>	• <i>Hordeum pusillum</i>	• <i>Plantago tomentosa</i>	• <i>Trifolium repens</i>
• <i>Conyza bonariensis</i>	• <i>Hypochaeris microcephala</i>	• <i>Poa lanigera</i>	• <i>Verbena montevidensis</i>
• <i>Conyza primulifolia</i>	• <i>Hypochaeris sp.</i>	• <i>Polygala australis</i>	• <i>Verbena gracilescens</i>
• <i>Conyza sp.</i>	• <i>Juncus imbricatus</i>	• <i>Polygala bonariensis</i>	• <i>Verbena sp.</i>
• <i>Conyza sumatrensis</i>	• <i>Juncus pallescens</i>	• <i>Polygala linoides</i>	• <i>Veronica polita</i>
• <i>Cuphea glutinosa</i>	• <i>Linum littorale</i>	• <i>Ranunculus bonariensis</i>	• <i>Vulpia sp.</i>
		• <i>Rhynchospora megapotamica</i>	