



UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY

Perspectiva de restauración espontánea y asistida en pastizales del Uruguay

Pedro Guillermo Pañella Laniella

Magíster en Ciencias Agrarias,
Opción Ciencias Vegetales

Diciembre 2022

Perspectiva de restauración espontánea y asistida en pastizales del Uruguay

Pedro Guillermo Pañella Laniella

Magíster en Ciencias Agrarias,
Opción Ciencias Vegetales

Diciembre 2022

Tesis aprobada por el tribunal integrado por Pamela Graff, Jean Fedrigo y Sandra Müller el 16 de diciembre de 2022. Autor: Pedro Pañella. Director: Felipe Lezama. Codirectora: Anaclara Guido.

AGRADECIMIENTOS

Mucha gente me ha ayudado a lo largo de todo este proceso. Creo que indefectiblemente me voy a quedar corto, pero aquí va mi mejor intento. Para empezar, no imagino realizar el esfuerzo que supuso esta tesis sin la compañía, contención y cuidado de mi padre y madre, mis hermanos y hermanas, mis sobrinos, mi pareja y mis amigos y amigas. Gracias por escucharme hablar de pasto.

Para seguir, le debo un “gracias” a varias instituciones. A la UdelaR que me permitió y permite formarme, a la ANII y CAP que me dieron una beca para el posgrado, y al INIA que me permitió trabajar en sus ensayos.

También tengo una larga lista de gente que me abrió las puertas, me ayudó a pensar un ensayo o un resultado, me dio una mano en el campo o en el invernáculo, y más cosas que ya ni puedo pensar. Empiezo por agradecer a la gente del INIA que me ayudó en Palo a Pique: Dario Piccioli, Nestor Serrón Duplatt, Gerónimo Cardozo y Martín Jaurena. Igualmente, le debo un enorme gracias a Mariela Brascesco, que me permitió cosechar especies de pastizal en su campo, a los hermanos Jardim, que ayudaron en operar la maquinaria, y por supuesto a Marcelo Pereira, que me prestó la cosechadora de campo natural, junto a invaluable consejos y observaciones. Además, le estoy muy agradecido a toda la gente del grupo de Ecología de Pastizales (o allegados a), pero amerita una mención especial a quienes me ayudaron con los muestreos de campo, el procesamiento de las muestras, o sufrieron el calor del invernáculo (ojalá no me olvide de nadie): Santiago Baeza, Fabrizio Tiscornia, Santiago Regueiro, Micaela Abrigo, Martín Báez, Maira Soares de Lima, Ary Mailhos, Sara Terra, Iramirí Sterling y Carla Ricca. No podría pedir mejor equipo.

Por último, les tengo que agradecer a mis orientadores, Felipe Lezama y Anaclara Guido. En estos últimos años me acompañaron al campo y en el invernáculo, me han dedicado mucho tiempo, me enseñaron mucho, y siento que realmente me han dado la oportunidad de opinar y trabajar a su lado, que es algo que no me tomo a la ligera. Sepan que aprecio mucho su esfuerzo.

TABLA DE CONTENIDO

	página
PORTADA	II
PÁGINA DE APROBACIÓN	III
AGRADECIMIENTOS	IV
RESUMEN	VII
SUMMARY	VIII
1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1. OBJETIVOS	7
2. FERTILIZACIÓN E INTERSIEMBRA DE LEGUMINOSAS EN PASTIZALES LLEVA A	
<u>ESTADO DEGRADADO DE DIFÍCIL REVERSIÓN</u>	9
2.1. RESUMEN	9
2.2. SUMMARY	10
2.3. INTRODUCCIÓN.....	11
2.4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	15
2.4.1. <u>Sitio de estudio</u>	15
2.4.2. <u>Muestreo de la vegetación, suelos y banco de semillas</u>	17
2.4.3. <u>Procesamiento y análisis de datos</u>	19
2.4.3.1. Dinámica de la vegetación establecida	20
2.4.1.2. Banco de semillas del suelo y similitud con la vegetación	
establecida.....	21
2.5. RESULTADOS	22
2.5.1. <u>Dinámica de la vegetación establecida</u>	22
2.5.2. <u>Banco de semillas del suelo y su similitud con la vegetación</u>	
<u>establecida</u>	27
2.6. DISCUSIÓN.....	34
2.6.1. <u>Pastizal nativo y pastizal intersembrado en estados alternativos</u> ..	34
2.6.2. <u>Banco de semillas y similitud con la vegetación establecida</u>	37
2.6.3. <u>Conclusiones en miras de restauración</u>	40

2.7. BIBLIOGRAFÍA	41
3. <u>COSECHA DE SEMILLAS PARA LA RESTAURACIÓN DE PASTIZALES: IMPORTANCIA DEL MÉTODO Y LA FECHA DE COLECTA</u>	56
3.1. RESUMEN	56
3.2. SUMMARY	57
3.3. INTRODUCCIÓN.....	58
3.4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	64
3.4.1. <u>Sitio donante</u>	64
3.4.2. <u>Ensayo de cosecha</u>	64
3.4.3. <u>Procesamiento y análisis de datos</u>	67
3.5. RESULTADOS	70
3.6. DISCUSIÓN.....	82
3.6.1. <u>Generalidades de la cosecha, e importancia de método y fecha</u>	82
3.6.2. <u>Desempeño de los diversos métodos</u>	84
3.6.3. <u>Especies asociadas a los métodos y fechas de cosecha</u>	85
3.6.4. <u>Conclusiones</u>	88
3.7. BIBLIOGRAFÍA	89
4. <u>DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES</u>	98
4.1. DISCUSIÓN GENERAL	98
4.1. CONCLUSIONES	100
5. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	101
6. <u>ANEXOS</u>	114
6.1. LISTA DE ESPECIES DE LA VEGETACIÓN ESTABLECIDA Y EL BANCO DE SEMILLAS	114
6.2. LISTA DE ESPECIES PRESENTES EN LA VEGETACIÓN ESTABLECIDA Y LAS DIVERSAS COSECHAS	119

RESUMEN

Los pastizales son ecosistemas de gran biodiversidad que proveen numerosos servicios ecosistémicos. Sin embargo, los actuales cambios en el uso del suelo y la adición de insumos pueden llevar a su degradación. Por ende, surge el objetivo de esta tesis: explorar posibilidades de restauración espontánea o asistida de pastizales degradados del Río de la Plata. El primer capítulo estudia las posibilidades de restauración espontánea al analizar la composición botánica y el banco de semillas de un pastizal nativo y de un pastizal intersembrado con leguminosas y fertilizado con fósforo. El pastizal intersembrado se encuentra en un estado estable degradado, con baja diversidad, baja dinámica espacio-temporal y altamente invadido por especies exóticas. Su banco de semillas muestra una baja similitud con la vegetación establecida y una exacerbada densidad de especies exóticas, por lo que parecería ser insuficiente para reestablecer el pastizal nativo. El segundo capítulo estudia insumos para restauración asistida al caracterizar y evaluar mezclas de semillas cosechadas en un pastizal nativo en dos fechas, diciembre y febrero, y con dos métodos, cosechadora de cepillo y heno seco. La cosechadora mostró marcadas diferencias entre fechas, con la mayor germinación en diciembre (64 %), pero una baja colecta de propágulos. En febrero la germinación cayó (20 %), pero hubo una mayor diversidad y número de propágulos. El heno en diciembre y febrero tuvo baja germinación (15 % y 9 %), pero se colectó gran número de especies en gran cantidad. La composición de especies se diferenció entre fechas y métodos. Mientras que la restauración espontánea se muestra inefectiva en sitios degradados, la cosecha de semillas de pastizales nativos muestra potencial como futura herramienta para la restauración, que puede remediar los impactos negativos de las actividades antrópicas y conservar la biodiversidad.

Palabras clave: recambio, banco de semillas, cosecha de pastizales, exóticas, campo natural

PROSPECT OF SPONTANEOUS AND ASSISTED RESTORATION IN URUGUAYAN

GRASSLANDS

SUMMARY

Grasslands are ecosystems of great biodiversity that provide numerous ecosystem services. However, current land use changes and the addition of various inputs into these systems can lead to degradation. Thus, the objective of this thesis, which is to explore possibilities of spontaneous and assisted restoration in degraded Río de la Plata grasslands. On the first chapter, the possibility of spontaneous restoration was studied, analyzing the botanical composition of both aboveground vegetation and seed bank in a native grassland, and a grassland overseeded with legumes and fertilized with phosphorus. The overseeded grassland is in a degraded state of low biodiversity, with low temporal turnover and spatial variability, highly invaded by alien species. Its seed bank shows low similarity with the aboveground vegetation and has a high density of alien species, which makes it insufficient to restore the grassland to a conserved state. The second chapter studies tool for assisted restoration, characterizing and evaluating various seed mixtures from a native grassland harvested at two different dates, December and February, with two different methods, a brush harvester and dry hay. The brush harvester performed very differently in each date, with a greater germination in December (64 %), but a low number of propagules. In February, the germination was lower (20 %), but the diversity and number of propagules collected was greater. The hay in December and February had low germination (15 % and 9 %), but several species were collected in large numbers. The composition varied strongly between dates and methods. While spontaneous restoration seems ineffective for degraded grasslands, the harvest of native grasslands shows potential as a future strategy for restoration, a vital tool to remedy the negative impact of anthropic activities.

Keywords: turnover, seed bank, seed harvesting, alien species, native grasslands

1. INTRODUCCIÓN

Los pastizales son entendidos como ecosistemas abiertos donde dominan las especies gramíneas (principalmente Poaceae, junto a Cyperaceae, Juncaceae y otras monocotiledóneas de hoja fina), aunque ocasionalmente pueden dominar o codominar otras hierbas (Dixon et al., 2014). Los pastizales nativos serán aquellos donde procesos geofísicos y bióticos no-antrópicos sean los determinantes principales de sus características, con una comunidad vegetal espontánea donde dominan las especies nativas. La actividad humana puede influir sobre estos ecosistemas (a través del pastoreo, la quema u otras intervenciones), pero no elimina o domina sobre los procesos espontáneos (Dixon et al., 2014, Oyarzabal, 2014). Estos son unos de los ecosistemas con mayor diversidad de plantas a nivel mundial (Wilson et al., 2012, Andrade et al., 2018), fundamentales para la conservación de la biodiversidad de múltiples niveles tróficos (Gossner et al., 2016). Esta biodiversidad ayuda a sostener gran cantidad de servicios ecosistémicos (Loreau et al., 2001). Sin embargo, actualmente se encuentran amenazados por numerosos factores de origen humano (Squires et al., 2018), donde las principales causas son el reemplazo por el cambio en el uso del suelo (transformación de la cobertura) y la degradación ecosistémica de las áreas remanentes (Vitousek et al., 1996, Sala et al., 2000, Haines-Young, 2009, Tiscornia et al., 2019).

En lo que respecta a cambios en el uso del suelo, los pastizales se encuentran amenazados ante todo por el rápido avance del frente agrícola y la forestación industrial de las últimas décadas, que se traducen en un aumento a escala global de áreas bajo cultivo a costas de ecosistemas nativos, principalmente pastizales (Sala et al., 2000, Baldi y Paruelo, 2008, Wimberly et al., 2017, Gao et al., 2019, Baeza et al., 2022). Esto no significa únicamente una amenaza a la biodiversidad, sino que trae aparejado un deterioro de los servicios ecosistémicos que los pastizales ofrecen (Overbeck et al., 2007, Paruelo et al., 2016, Castaño-Sánchez et al., 2021). A su vez, el abandono de campos agrícolas, ya sea por la oscilación de los precios de las *commodities*, cambios en la

coyuntura económica y social o fenómenos de otro tipo, es un evento cada vez más frecuente, particularmente en campos de productividad marginal (Ramankutty y Foley, 1999, Cramer et al., 2008).

Por otra parte, es común que bajo uso pastoril exista una degradación del pastizal, ocasionada por la intensificación en el uso, ya sea por la aplicación de insumos externos como herbicidas y fertilizantes (Smith et al., 1999) o por sobrepastoreo (Tiscornia et al., 2019). En lo que respecta a la aplicación de fertilizantes, esto significa un enriquecimiento en nutrientes (principalmente nitrógeno y fósforo), utilizados para aumentar la productividad del pastizal y la calidad del forraje (Vitousek et al., 1997, Fay et al., 2015). Sin embargo, se ha observado que la eutrofización de pastizales comúnmente impacta sobre la comunidad vegetal, modificando la composición y ocasionando una pérdida neta de especies de plantas y una ganancia de especies exóticas, lo cual tiene importantes consecuencias en el funcionamiento ecosistémico (Huenneke et al., 1990, Alpert et al., 2000, Ceulemans et al., 2013, Harpole et al., 2016).

Se debe tener en cuenta que mientras que un pastizal degradado o un campo agrícola abandonado pueden encontrarse dominados por herbáceas graminoides y, por ende, ser entendidos como un pastizal (Dixon et al., 2014), estos sitios generalmente distan notablemente en riqueza y composición de un pastizal nativo (en inglés, *old-growth grassland*) (Feller y Brown, 2000, Veldman et al., 2015). Entenderemos un pastizal como degradado cuando su estructura y funcionamiento ecosistémico se encuentra alterado con respecto a un pastizal nativo, donde su dinámica es fruto del manejo antrópico (actual o del pasado) y dominan especies exóticas (Dixon et al., 2014, Oyarzabal, 2014). Generalmente, estos agroecosistemas degradados no necesariamente retornan a una condición de pastizal nativo de manera espontánea (Omacini et al., 1995, Tognetti y Chaneton, 2012) o este retorno puede tomar desde décadas a cientos de años (Valkó et al., 2017, Redhead et al., 2014) y será dependiente de la matriz que lo rodea (Fensham et al., 2016). Cuando existen especies exóticas invasoras o ha habido cambios drásticos

en las condiciones biofísicas del ecosistema, es posible que el sitio jamás retorne a su condición de pastizal nativo sin una intervención (Stromberg y Griffin, 1996). Numerosos estudios sugieren que las especies características de los pastizales nativos tienen dificultades para restablecerse y que estos agroecosistemas degradados se diferencian ecológicamente de los pastizales nativos (Stromberg y Griffin, 1996, Veldman y Putz, 2011, Zaloumis y Bond, 2011, Redhead et al., 2014, Jaurena et al., 2016).

De lo anteriormente dicho, surge la necesidad de conocer técnicas de restauración que nos permitan llevar sitios degradados o transformados a condiciones similares a las de un pastizal nativo. La restauración puede ser entendida como el proceso de asistir la recuperación de un ecosistema que ha sido degradado o transformado restableciendo o aproximando sus aspectos estructurales y/o funcionales a un sistema de referencia (SER, 2004). Un método común es a través del restablecimiento de su flora, ya sea apuntando a abarcar el elenco más amplio posible de especies o a unas pocas especies objetivo de interés ecológico (Jackson, et al., 1995, Bakker y Wilson, 2004, SER, 2004, Nery et al., 2013). Según las estrategias que se adopten, la restauración puede ser espontánea, asistida o reconstructiva (Gann et al., 2019). La primera consiste en eliminar el factor antrópico que ocasionó su estado de degradación, apostando a la resiliencia intrínseca del sistema y su capacidad de recuperarse. Esto apunta a que las comunidades de animales y plantas se restablezcan principalmente por migración o dispersión o, en el caso de la comunidad vegetal, también a través del rebrote de meristemas subterráneos o de la germinación desde el banco de semillas (Gann et al., 2019, Chazdon et al., 2021). Por otro lado, existe la restauración asistida, en la que se apela a una intervención de mayor magnitud, donde la acción que degrada el ambiente es detenida y, además, se deben tomar medidas activas de intervención para revertir daños bióticos y abióticos ocasionados y disparar una recuperación. Medidas de control de especies invasoras y la reintroducción de especies nativas se encuentran contempladas bajo este concepto (Gann et al., 2019, Chazdon et al., 2021). Por último, existe la restauración reconstructiva,

entendida como una restauración asistida de mayor magnitud. Supone eliminar o revertir todo factor degradante y enmendar todo daño biótico y abiótico comparado a un sitio de referencia. En este proceso, es necesario reintroducir una gran proporción de la biota deseada, e incluso esta reintroducción puede estar organizada de manera secuencial contemplando una sucesión ecológica (Gann et al., 2019, Chazdon et al., 2021).

Los pastizales del Río de la Plata (PRP) son una región fitogeográfica que ocupa un área de 700000 km². Comprende la porción noreste de la Argentina, la totalidad del Uruguay y el sur de Brasil, y es una de las áreas más extensas del bioma pastizal [*i. e.*, campo (Allen et al., 2011)] en el mundo (Soriano et al., 1992). Estos se subdividen en la subregión de los Campos, que comprende el sur de Brasil, Uruguay y Corrientes (Argentina) y la subregión de la Pampa, que comprende el noreste de Argentina (Soriano et al., 1992). En total, para los PRP se reportan unas 4864 especies nativas de plantas vasculares, pertenecientes a 194 familias y 1324 géneros, con 403 endémicas (Andrade et al., 2018). La flora del Uruguay cuenta con ~2756 especies, 126 de las cuales sólo se encuentran en este territorio (Andrade et al., 2018). En términos de número de especies, dominan las familias Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Cyperaceae y Orchidaceae (Andrade et al., 2018). La alta diversidad de especies probablemente se vea explicada por encontrarse ubicado en una zona de transición, con condiciones de precipitación y temperatura que permiten el codominio de especies invernales y estivales. Esto caracteriza a los pastizales de la región como mesotérmicos (Burkart, 1975, León y Bertiller, 1982), con actividad fotosintética a lo largo de todo el año, más allá de presentar una marcada estacionalidad (Ehleringer, 2005, Oyarzabal et al., 2019). El registro fósil de mamíferos y polen, así como la datación de carbono, evidencian que los PRP han coevolucionando con herbívoros desde hace unos 25 millones de años (MacFadden, 2006) y demuestra que los pastizales han dominado en extensión para la región desde el cuaternario tardío (Behling y Pillar, 2007, Mourelle y Prieto, 2016, Mourelle et al., 2020).

En lo que respecta a Uruguay, ha sido históricamente un país ganadero (Milot et al., 1987), y actualmente la cría de ganado es una de las actividades económicas principales del país (DICOSE, 2021). Se estima que hoy día el pastizal nativo abarca un 60 % de su superficie (Baeza et al., 2019). Sin embargo, la ganadería ha aumentado su producción de carne en los últimos años en superficies cada vez más reducidas, lo que ha llevado a una intensificación de la producción, no sólo por el aumento de la carga, sino también en la adopción de diversas tecnologías, muchas de las cuales requieren del uso de insumos externos (Díaz et al., 2008, Baeza et al., 2019, DICOSE, 2021). Esto trae aparejado múltiples impactos sobre los pastizales y su biodiversidad, reflejados en cambios en composición, pérdidas de riqueza de especies y aumento de invasión de especies exóticas (Jaurena et al., 2016, Tiscornia et al., 2019, Pañella et al., 2020). En la región también se registran aumentos en la cobertura de cultivos anuales (*e. g.*, soja, maíz) y forestación industrial (Jobbágy et al., 2006, Baldi y Paruelo, 2008, Henwood, 2010, Baeza y Paruelo, 2020), que también representan amenazas para los pastizales nativos. Se desconoce en profundidad el impacto a largo plazo que estos tipos de degradación o transformación tienen sobre los pastizales y los ecosistemas circundantes, pero se debe entender que la alteración de un pastizal nativo generalmente trae consecuencias ambientales negativas graves que son invisibilizadas (Veldman et al., 2015).

Mitigar los impactos negativos de estas prácticas sobre los pastizales requiere explorar vías de restauración. Para conocer la oportunidad de restauración espontánea, será de importancia conocer la dinámica espacio-temporal de los pastizales de la zona, cómo es en ecosistemas conservados y degradados y qué oportunidad de restauración brinda con base en la variabilidad intrínseca del sitio. Es esperable que un pastizal bien conservado presente un alto recambio temporal y una alta heterogeneidad espacial (*e. g.*, Bakker et al., 2003, Diekmann et al., 2014), mientras que sitios degradados pueden encontrar esta dinámica alterada, presentando un mayor o menor recambio y heterogeneidad de la esperada dependiendo del tipo de modificación (*e. g.*, Fernandez-

Going et al., 2012, Hodapp et al., 2018, Stotz et al., 2019). Sin embargo, la dinámica temporal y espacial de los pastizales son poco conocidas en la región para ecosistemas conservados, y más aún para sitios degradados (*e. g.*, Texeira y Altesor, 2009, Molina et al., 2021), por lo que debe ser estudiada. De igual modo, se debe conocer la dinámica de los bancos de semilla para entender qué oportunidad de restauración espontánea o asistida estos brindan. Es sabido que estos pueden jugar un rol importante en la restauración de pastizales, en combinación con medidas de manejo y la lluvia de semillas (Harper, 1977, Roberts, 1981, Willems y Bik, 1998, von Blanckenhagen y Poschlod, 2005). Estudios regionales y locales se han concentrado principalmente en los efectos sobre el banco de semillas del pastoreo (Mayor et al., 2003, Haretche y Rodríguez, 2006, Loydi et al., 2012, Minnervini-Silva y Overbeck, 2020), el fuego (Cuello et al., 2020) y la agricultura (Vieira et al., 2015, Vieira y Overbeck, 2020). En términos generales, se ha encontrado que la vegetación establecida en pastizales pastoreados no coincide con aquella presente en el banco de semillas en composición o abundancia. Sin embargo, no hay trabajos regionales que hayan estudiado los efectos de otros tipos de degradación, como las ocasionadas por el enriquecimiento de nutrientes y la invasión de especies exóticas. Los bancos de semilla de la región y sus respuestas frente a la transformación y la degradación deben ser analizados en mayor profundidad para conocer qué oportunidades de restauración espontánea brindan junto al recambio temporal y espacial de los pastizales o qué rol pueden cumplir en el proceso de restauración asistida.

Por otra parte, para contemplar procesos de restauración asistida de sitios degradados o transformados hacia pastizales de referencia, es necesario contar con medios para reintroducir especies propias de los pastizales nativos. La reintroducción de especies en un sitio presupondrá múltiples etapas: la obtención de propágulos de especies nativas en un vector que permita su diseminación, la preparación adecuada de un sitio a restaurar previo a la siembra, el desarrollo de técnicas adecuadas para su siembra y el monitoreo y manejo posterior que propenda el establecimiento de las

especies sembradas (Shaw et al., 2020). Para idear estrategias de reintroducción de especies, debemos atender las distintas etapas de este proceso de restauración, donde un cuello de botella infranqueable será la obtención de propágulos (de ahora en más, semillas) de especies nativas. Una estrategia para lograr esto es el cultivo de semillas nativas con salida comercial, una práctica usual en algunos países, que tiene como desventaja la necesidad de una infraestructura desarrollada con estos fines, los peligros de erosión genética y la pérdida de especies raras (Rometsch., 2009, Scotton et al., 2012). Para condiciones como las de Uruguay, donde aún existe una gran extensión de pastizales bien conservados de fácil acceso, la obtención de semillas directamente de pastizales nativos (*i. e.* la cosecha de pastizales, entendidos como sitios donantes) parece una alternativa más sencilla (Scotton et al., 2012). Sin embargo, esta es una metodología que ha sido poco probada a nivel regional. Una de las alternativas más usuales para hacer esta cosecha es la transferencia de heno fresco o seco (Kiehl et al., 2010), un método que parecería brindar los resultados más prometedores a nivel global debido a su simpleza y efectividad (Scotton et al., 2012, Albert et al., 2019, Valkó et al., 2022). Regionalmente, este método ha sido poco explorado y ha demostrado resultados contrastantes, con poco (Thomas et al., 2019) y gran impacto (Porto et al., 2022), lo cual indica la necesidad de explorar más esta metodología probando diversas fechas de cosecha y siembra, así como buscando cantidades ideales de heno a aplicar (Porto et al., 2022). Paralelamente, el desarrollo de una cosechadora de cepillo de índole local (Taita; Pereira, 2017) posibilita la puesta a prueba de esta tecnología ampliamente utilizada a nivel mundial para la cosecha de pastizales (*e. g.*, Kiehl et al., 2010, Scotton et al., 2012), para la cual no existen evaluaciones sistemáticas y rigurosas en América del Sur.

1.1. OBJETIVOS

Lo anteriormente expuesto nos lleva al objetivo de esta tesis, que es explorar las posibilidades de restauración espontánea o asistida de pastizales degradados. La primera implica valerse de su dinámica espacio-temporal y su banco de semillas, mientras que la

segunda comprende estudiar técnicas y fechas de cosecha de semillas de pastizales nativos. El primer capítulo de esta tesis, enfocado en la restauración espontánea, busca conocer el estado de degradación de un pastizal sujeto a la intersemebra con leguminosas exóticas y fertilización fosforada (denominados localmente «mejoramientos») ahondando en la dinámica espacio-temporal de su composición y en el impacto sobre el banco de semillas, explorando qué posibilidades de restauración sin intervención existen en estos sitios. El segundo capítulo, enfocado en la restauración asistida, busca caracterizar y evaluar las mezclas de semillas obtenidas de dos fechas y dos métodos de cosecha de un pastizal nativo, así como su semejanza con la vegetación en pie del sitio donante.

2. FERTILIZACIÓN E INTERSIEMBRA DE LEGUMINOSAS EN PASTIZALES LLEVA A ESTADO DEGRADADO DE DIFÍCIL REVERSIÓN

Corresponde a un artículo aceptado, próximo a ser publicado por *Applied Vegetation Science* (Pañella et al., 2022).

2.1. RESUMEN

Diversas prácticas asociadas a la intensificación productiva impactan sobre la diversidad de plantas de los pastizales nativos. Como resultado, se observan estados estables alternativos degradados de difícil reversión, caracterizados por comunidades de menor diversidad y dinámica espacio-temporal, dominadas por especies exóticas. Surge entonces la necesidad de conocer la dinámica de la vegetación establecida, y el potencial del banco de semillas como posible modo de revertirlo. En este trabajo analizamos la composición botánica de un pastizal nativo y de un pastizal intersembrado con leguminosas y fertilizado con fósforo, y evaluamos su impacto sobre el banco de semillas. Se valió de un experimento de largo plazo, en el que se realizaron muestreos florísticos en 2009 y 2019, y se caracterizó el banco de semillas del suelo en 2019. El pastizal nativo presentó una mayor riqueza total, y riqueza y cobertura de plantas nativas en ambos años, y una mayor variabilidad temporal y espacial en su composición. La especie dominante del pastizal intersembrado fue la gramínea exótica *Cynodon dactylon*. El banco de semillas no varió entre tratamientos en densidad de semillas o riqueza, pero sí en su composición botánica, con una mayor abundancia de especies exóticas en el pastizal intersembrado, donde la dominante fue *Cynodon dactylon*. Ambos bancos de semillas presentaron una baja similitud con la vegetación establecida. Se observa que el pastizal intersembrado se encuentra en un estado estable degradado de baja diversidad, baja dinámica espacio-temporal y altamente invadido por especies exóticas, en el cual las semillas presentes en el suelo parecerían ser insuficientes para reestablecer el pastizal original, y además podrían traer dificultades por la mayor abundancia de especies exóticas. La restauración de pastizales degradados de este modo implica el doble desafío

de controlar la alta dominancia de una especie invasora y reintroducir propágulos de especies nativas.

Palabras clave: banco de semillas, recambio, restauración, diversidad, invasión

2.2. SUMMARY

Diverse practices related to livestock intensification often have a deep impact on grassland diversity. Moreover, alternative degraded states that are hardly reversible can be observed, resulting in low-diversity communities, dominated by invasive alien species. Therefore, the need arises to understand aboveground vegetation dynamics in these communities, and the potential of the seed bank to revert this degradation. In this study, we evaluated the impact of overseeding alien legumes coupled with phosphorus fertilization over natural grasslands, in terms of aboveground vegetation composition and soil seed bank. This was performed in a long-term experiment (23 years) in eastern Uruguay with three treatments: (1) native grasslands and native grasslands overseeded with alien legumes and fertilized at a (2) moderate or (3) high phosphorus dosage. Vegetation surveys were done in 2009 and 2019 to evaluate changes, and the seed bank was sampled in 2019. Native grasslands had higher total richness, native species richness and abundance for both years, as well as a higher species turnover in both temporal and spatial dimensions. The dominant species in overseeded treatments was the invasive alien grass *Cynodon dactylon*. The seed bank was similar between treatments in terms of seed density and richness, but differed in composition, with a higher abundance of alien species in the overseeded grassland. Seed banks showed low similarity with the aboveground vegetation. The overseeded grassland appears to be in a degraded state of low species diversity, with low turnover and invaded by alien species. The seeds in the soil appear to be insufficient to revert this condition and might be a hindrance for restoration due to the high abundance of alien species. Grasslands that have been degraded by long periods of fertilization and overseeding legumes present a great

challenge for ecological restoration, since invasive alien species should be controlled before native species are reintroduced.

Keyword: seed bank, turnover, restoration, diversity, invasion.

2.3. INTRODUCCIÓN

Los pastizales son ecosistemas de una gran biodiversidad (Wilson et al., 2012; Andrade et al., 2018). Esto supone un gran valor de conservación *per se*, y permite la provisión de numerosos servicios ecosistémicos (Loureau et al. 2001; Weigelt et al. 2009). Sin embargo, el cambio de uso del suelo y la degradación de los ecosistemas naturales ponen en riesgo a los pastizales, al ser las principales causas de pérdida de biodiversidad y funciones ecosistémicas (Sala et al., 2000). Es común que esta degradación se deba a fenómenos asociados al cambio climático (Gang et al., 2014) o la intensificación de uso, que trae aparejados forzantes como el sobrepastoreo (Tiscornia et al., 2019), el uso creciente de insumos como herbicidas y fertilizantes (Smith et al., 1999), y el establecimiento de especies exóticas (Vitousek et al., 1996). Bajo uso agropecuario, el enriquecimiento en nutrientes (principalmente nitrógeno y fósforo) es una práctica usual, con el fin de disminuir las limitantes de productividad de los pastizales nativos (Vitousek et al., 1997; Fay et al., 2015; Ineichen et al., 2020). Sin embargo, es sabido que esto lleva a descensos en la riqueza y cambios en la composición de especies, desestabiliza el funcionamiento del ecosistema, facilita el ingreso de especies exóticas y compromete la provisión de servicios ecosistémicos (Huenneke et al., 1990; Alpert et al., 2000; Weigelt et al., 2009; Harpole et al., 2016; Ma et al., 2021a).

Es usual que los pastizales nativos muestren un recambio en la dominancia o presencia de especies a lo largo del tiempo (recambio) y el espacio (diversidad beta) (e.g., Sykes et al., 1994; Bakker et al., 2003; Texeira y Altesor, 2009; Cleland et al., 2013; Diekmann et al., 2014 Conradi et al., 2017), debido a la acción conjunta de procesos determinísticos y estocásticos (van der Maarel y Sykes, 1993; Adler et al., 2007; Vellend

et al., 2014), que garantiza la provisión de servicios y el funcionamiento del ecosistema en un ambiente cambiante (Yachi y Loureau, 1999, Caldeira et al., 2005; Wilsey et al., 2005; Allan et al., 2011; Martin & Wilsey, 2012; Hautier et al., 2020; Yang et al., 2021). Esto es entendido como un cambio de composición “basal”, no necesariamente vinculado a cambios en la riqueza de especies, sino que a cambios en la composición o dominancia de distintas especies presentes en la comunidad (Hillebrand et al., 2018; Hodapp et al., 2018). Sin embargo, el enriquecimiento en nutrientes impacta sobre la dinámica espacial y temporal de los pastizales al alterar los filtros que determinan el proceso de ensamble de una comunidad (Xu et al., 2012; Conradi et al., 2017). A su vez, se ha visto que las especies exóticas tienden a modificar el recambio espacio-temporal de los sitios que invaden (Fernandez-Goñi et al., 2012; Stotz et al., 2019).

Los cambios en el funcionamiento, la diversidad y la estructura de los pastizales pueden ser entendidos bajo los modelos de estados y transiciones (METs, Bestelmeyer et al., 2003). Por un lado, encontramos estados propios de un pastizal nativo conservado (i.e., comunidad de referencia), de una gran diversidad de especies donde las dinámicas espacio-temporales están dominadas por cambios estocásticos en la composición de especies, fruto de condiciones ambientales fluctuantes (Hubbell, 2001; Fisher & Mehta, 2014; Laliberté et al., 2014; Conradi et al., 2017). Por otro lado, estados degradados, de baja diversidad, donde las dinámicas espaciales y temporales están dictadas ante todo por la selección basada en nichos debido a la homogeneización de cierta variable ambiental que impone un filtro determinístico sobre las especies presentes (Keddy, 1992; Laliberté et al., 2014; Zobel, 2016; Conradi & Kollmann, 2016; Conradi et al., 2017; Hodapp et al., 2018). La transición entre estados sucede cuando la mencionada variable ambiental cambia más allá de lo que es soportado por el sistema, cruzando un umbral que lleva a modificaciones funcionales o estructurales de difícil reversión (Briske et al., 2005; Briske et al., 2006). En términos de manejo, cruzar este umbral puede traducirse, por ejemplo, a la adición de nutrientes en un sistema (usualmente nitrógeno, fósforo o

potasio) a través de la fertilización, sobrepasando la concentración en el suelo que el estado conservado puede soportar. En pastizales conservados, la heterogeneidad en la disponibilidad de recursos lleva a un parcheado espacial en la composición de especies y una oscilación temporal en la composición y dominancia. Con la fertilización, esto es alterado a través de un drástico enriquecimiento de nutrientes que homogeniza el ambiente respecto a la disponibilidad de recursos, haciéndolos más ampliamente disponibles. Esto puede imponer un filtro determinístico, seleccionando aquellas especies de la región (usualmente exóticas invasoras) capaces de establecerse en estos sitios y excluir competitivamente a la mayoría de las otras especies (usualmente nativas) en ambientes eutrofizados por otros recursos limitantes (e.g., luz, espacio), dando como resultante una cohorte reducida de especies, de bajo recambio temporal y diversidad beta (Conradi et al., 2017; Hodapp et al., 2018).

Mientras la vegetación en pie puede pasar de una condición de pastizal nativo a un estado alternativo degradado, la reserva de semillas viables presentes en el suelo o superficie (el banco de semillas) puede brindar resiliencia, siendo reservorio de especies que pueden no encontrarse en la comunidad aérea (von Blanckenhagen & Poschlod, 2005). Esto lo transforma en una “memoria ecológica”, que permite a las especies dispersarse en el tiempo, e influenciará sobre el recambio temporal de una comunidad (von Blanckenhagen & Poschlod, 2005; Bossuyt & Honnay, 2008; Brown et al., 2020). Esto, junto a la lluvia de semillas y medidas de manejo, podría brindar la posibilidad de retorno de un pastizal degradado a uno conservado (Harper, 1977; Roberts, 1981; Willems & Bik, 1998; von Blanckenhagen & Poschlod, 2005; Loydi et al., 2012; Ma et al., 2021b). Sin embargo, existe un efecto de la adición de nutrientes sobre el banco de semillas de manera indirecta, por cambios sobre la comunidad vegetal (e.g., Harpole et al., 2016), y de manera directa, por cambios en la producción de semillas de las plantas (Scotton & Rossetti, 2021) y la dormancia de las semillas (e. g., Hilhorst & Karssen, 1989; Pons, 1989; Sharif-Zadeh & Murdoch, 2000; Alboresi et al., 2005), llevando a cambios en la tasa de

germinación y el establecimiento de plántulas (Ochoa-Hueso & Manrique, 2008). La dinámica del banco de semillas también es afectada por la presencia de especies exóticas invasoras, ya sea por los efectos sobre la comunidad de plantas nativas (su diversidad, producción de semillas o las características abióticas del sistema que afectan las tasas de reclutamiento de especies), como por la producción de semillas de la propia invasora. Los efectos del enriquecimiento de nutrientes y la invasión de especies exóticas pueden estar concatenados y podrán generar una retroalimentación positiva, que agudiza la invasión y refuerza un estado estable degradado (Gioria & Osborne, 2010; Gioria et al., 2012).

Se estima que hoy día en Uruguay, en las zonas geomorfológicas eminentemente ganaderas, el pastizal nativo abarca un 60% de la superficie del país (Baeza et al., 2019). A su vez, la ganadería ha aumentado su producción de carne en los últimos años en superficies cada vez más reducidas, llevando a una intensificación de la producción ganadera (Díaz et al., 2008; Baeza et al., 2019; DICOSE, 2021). Un ejemplo de esto es la generalización de la práctica denominada “siembra en cobertura”, que se logra al sembrar leguminosas exóticas y fertilizar con fósforo el pastizal nativo (de ahora en adelante, pastizales intersembrados). Utilizada para reducir las restricciones de producción en calidad y cantidad de forraje del pastizal, se estima que en la actualidad esta práctica abarca al menos 4% del territorio nacional (DICOSE, 2021). Jaurena et al. (2016) encontraron que en los manejos de pastizales intersembrados durante más de diez años con dos regímenes de fertilización (medio y elevado), la productividad aumentó, pero la diversidad descendió y el número de exóticas aumentó. Estos autores proponen que los pastizales intersembrados se encuentra en un estado estable de pastizal invadido (estado degradado) de difícil reversión, caracterizado por un alto contenido de fósforo y baja diversidad, y dominado por las gramíneas exóticas *Cynodon dactylon* y *Lolium multiflorum*. Sin embargo, no existe información disponible de los efectos a largo plazo de estas prácticas sobre las dinámicas espacio-temporales de las comunidades y el banco

de semillas, o el potencial que estos brindan para la restauración de la comunidad de pastizal nativo. Modificaciones persistentes en el recambio y la diversidad beta han sido registrados en pastizales sujetos a un enriquecimiento en nutrientes, llevando a la pérdida de especies y la desestabilización del funcionamiento ecosistémico (Xu et al., 2012; Harpold et al., 2016; Hoddap et al., 2018). Estudios de larga duración son necesarios para comprender mejor el impacto de los pastizales intersembrados, su permanencia en el tiempo y la posibilidad de restauración espontánea o asistida, sin la reintroducción de nuevos propágulos (Bakker & Berendse, 1999; Bossuyt & Honnay, 2008). Los objetivos de este trabajo son: (i) evaluar si el mismo pastizal estudiado por Jaurena et al. (2016) aún se encuentran en un estado degradado, (ii) ahondar en la dinámica espacio-temporal de pastizales nativos y pastizales intersembrados y el rol de las especies presentes, (iii) explorar cómo impactan estas prácticas en el banco de semillas y (iv) qué posibilidades de restauración de estos sitios existen a través del banco, en función de cuánto se asemeja este a la vegetación del pastizal nativo. Para esto, se valdrá del mismo experimento de Jaurena et al. (2016), con diez años de diferencia entre muestreos (2009-2019). Se espera que los sitios enriquecidos en nutrientes se encuentran en un estado alternativo con respecto al pastizal nativo, caracterizado por una baja riqueza y dinámica espacio-temporal, dominado por especies exóticas. A su vez, se espera que el banco de semillas pueda servir como herramienta para restaurar estos pastizales, al presentar especies que actualmente se encuentran ausentes en la vegetación establecida.

2.4. MATERIALES Y MÉTODOS

2.4.1. Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Unidad Experimental Palo a Pique de INIA Treinta y Tres (UEPP, 33°15'44"S, 54°28'59"W), localizado en la región geomorfológica Sierras y Lomadas del Este (Panario et al., 2015). La precipitación promedio varía entre 1000 y

1600 mm al año, con temperaturas mensuales promedios que van de 11°C en invierno y 23°C en verano (INIA-GRASS, 2022). La topografía es ligeramente lomada (pendientes de 2-3%), con suelos que son una mezcla de Argiaquolls Abrúpticos y Argiudolls Vérticos Oxyaquic (fino, seméctico y térmico) (Jaurena et al., 2016). La región forma parte de los Pastizales del Río de la Plata, un bioma donde dominan pastos perennes C3 y C4, desde el este central de Argentina al Sur de Brasil, e incluye a todo Uruguay (Soriano, 1991). El sitio de estudio corresponde a la comunidad de pastizal denso IVc – *Senecio selloi* – *Nassella pauciciliata* (Lezama et al., 2019).

El experimento fue establecido en 1996 en un diseño completo de bloques al azar con tres réplicas. Cada bloque consiste en tres potreros de 2 ha cada uno, donde se aplicó de forma aleatoria uno de estos tres tratamientos: (i) pastizal nativo (PN), y pastizal nativo intersembrado con 4 kg.ha⁻¹ de *Trifolium repens* cv Zapicán y 8 kg.ha⁻¹ de *Lotus corniculatus* cv San Gabriel (cada uno inoculado con su *Rhizobium* específico) fertilizado con niveles (ii) moderados o (iii) altos de fósforo (MP y AP respectivamente). El MP recibió 19.6 kg P.ha⁻¹ a la siembra y luego siguió siendo refertilizado hasta la actualidad con 13.1 kg P.ha⁻¹.año⁻¹, mientras que el AP recibió 39.3 kg P.ha⁻¹ a la siembra y luego siguió siendo refertilizado hasta la actualidad con 26.2 kg P.ha⁻¹.año⁻¹. Durante los primeros tres años se utilizó superfosfato (21% P₂O₅ soluble–23% P₂O₅ total), y luego se cambió a roca fosfatada (0% P₂O₅ soluble–29% P₂O₅ total). Todas las unidades experimentales (nueve potreros de 2 ha cada uno) fueron pastoreados de manera moderada a lo largo de los años. Se presentan los datos de fósforo y nitrógeno de cada sitio en la Tabla 1, obtenidos a partir de muestras de suelo de los seis potreros de PN y MP. Entendemos que la concentración de P en AP sería igual o mayor a la de MP, como ya registraba Jaurena et al. (2016).

Tabla 1. Fósforo extraíble por ácido cítrico en muestras secadas (45°C por 72 horas) y nitrógeno potencialmente mineralizable en muestras frescas de suelo, obtenido de muestra compuesta de 20 submuestras por potrero, extraído con taladro de 2.5 cm de diámetro. PN: Pastizal nativo. MP: Pastizal intersembrado con leguminosas y fertilizado con fósforo en nivel moderado.

	PN (mg.kg ⁻¹)	MP (mg.kg ⁻¹)
Profundidad 0-5 cm		
Fósforo	2.93±0.45	39.03±19.31
Nitrógeno	78±15.71	81±10.58
Profundidad 5-15 cm		
Fósforo	2.03±0.50	3.4±1.08
Nitrógeno	15±2	12±1.73

2.4.2. Muestreo de la vegetación, suelos y banco de semillas

En la primavera tardía (noviembre) de 2019, se realizaron muestreos florísticos en seis parcelas permanentes por potrero, donde se registraron todas las especies presentes dentro de 1 m² (unidad muestral) y se les asignó un valor de cobertura-abundancia estimado visualmente (Dengler et al., 2008). A su vez, se utilizaron los datos de muestreos florísticos de las mismas parcelas en la primavera tardía de 2009 realizados por Jaurena et al. (2016). Pese a que en 2009 se habían realizado 11 censos por potrero, sólo seis fueron utilizados para este estudio, que coincidían con los muestreados en 2019. En total, se obtuvieron 108 parcelas de muestreo (54 por cada año).

Para el banco de semillas, se trabajó únicamente con los tratamientos de PN y MP, dado que Jaurena et al. (2016) encontraban a MP y AP similares florísticamente. Se realizó un muestreo de suelo en octubre de 2019, previo al período de dispersión de la mayoría de las especies, con el fin de evaluar principalmente el banco de semillas permanente (Thompson & Grime, 1979). Este es considerado como el más relevante para conocer la capacidad de persistencia de una comunidad a través del banco (Funes et al.,

2001; Sternberg et al., 2003). Se extrajeron muestras de suelo en ocho puntos distribuidos regularmente en cada potrero (48 puntos en total), seis de los cuales coincidían con las parcelas donde se realizaron los muestreos florísticos de 2009 y 2019 (Figura 1). En cada punto de muestreo se tomaron tres testigos en un radio de 1 m con un barreno de 8 cm de diámetro a una profundidad de 5 cm, los cuales se seccionaban longitudinalmente y se conservaba la mitad, totalizando 377 cm³ de suelo por punto.

El banco de semillas fue evaluado a través del método de emergencia (Roberts, 1981). Desde que fueron colectadas y llevadas al laboratorio, las muestras se mantuvieron a oscuras y refrigeradas a 5°C. Luego se dejaron secar expuestas al ambiente en un cuarto oscuro, hasta que fue posible tamizarlas a través de una malla de 2 mm, donde se disgregó el suelo para facilitar la germinación, y se extrajeron fragmentos vegetales, animales y pequeñas piedras. Posteriormente, cada muestra fue esparcida en bandejas rectangulares de 180 cm², sobre una capa de arena esterilizada, a una altura promedio de 3 cm. Las bandejas fueron distribuidas de manera aleatoria en un invernáculo, donde se las puso a germinar, regándolas diariamente para mantener el sustrato húmedo. Semanalmente se registró el número de emergencias, las cuales fueron identificadas y removidas. Las plántulas no identificadas *a priori* eran trasplantadas a una maceta, donde permanecían hasta poder ser identificadas a nivel de especie, género o familia. El experimento de germinación fue sostenido durante 3 meses (noviembre del 2019 a enero del 2020). Al cabo de este tiempo, la germinación semanal era despreciable, y se consideró innecesario prolongar el experimento.

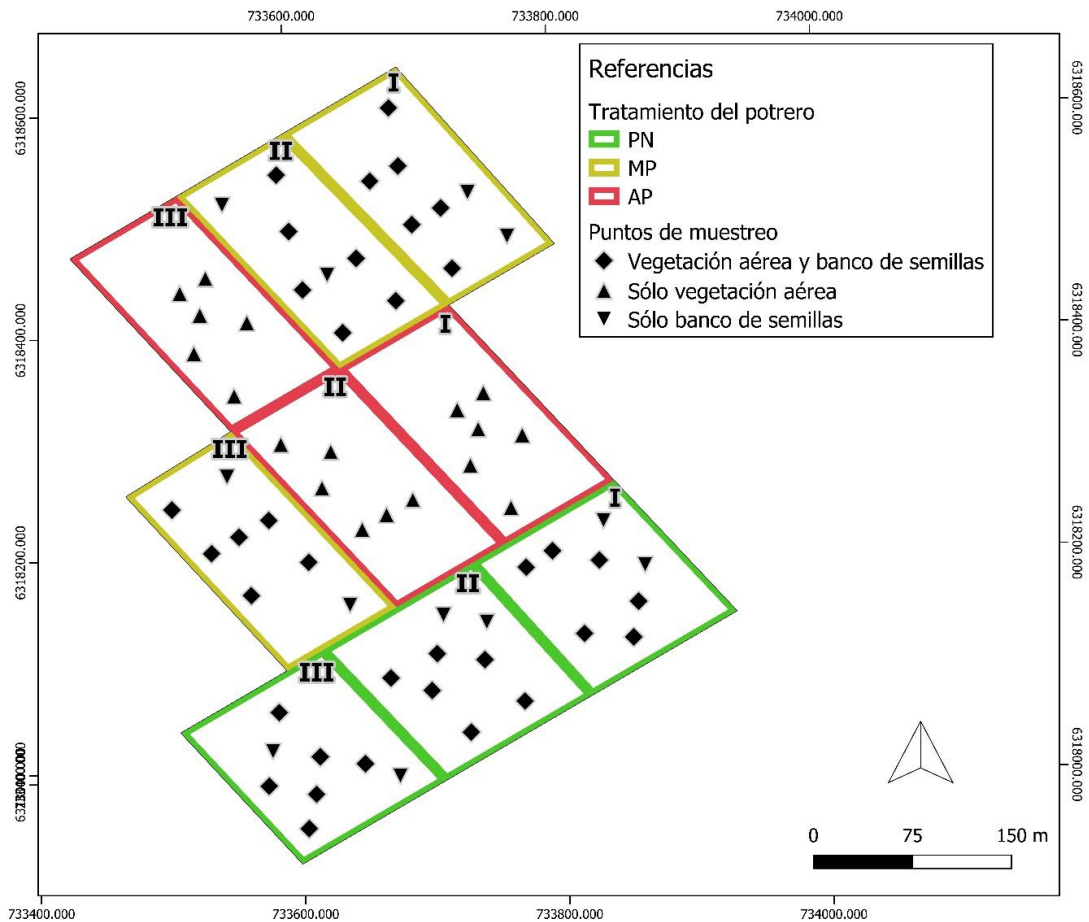


Figura 1. Mapa mostrando puntos donde se muestreó la vegetación aérea, el banco de semillas o ambos componentes. Los puntos donde se muestreó la vegetación coincidían para 2009 y 2019. Los números romanos (I, II y III) en la esquina superior derecha de cada potrero representa a que bloque pertenece. PN: Pastizal nativo. MP: Pastizal intersebrado con leguminosas y fertilizado con fósforo a nivel moderado. AP: Pastizal intersebrado con leguminosas y fertilizado con fósforo a nivel alto.

2.4.3. Procesamiento y análisis de datos

Todos los análisis fueron realizados a través del programa RStudio (2020). Las variables analizadas por medio de ANOVA fueron transformadas por la raíz cuadrada cuando fue necesario para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad,

y siempre incluyeron al bloque como factor aleatorio. En el caso del PERMANOVA, se incluyó el bloque como factor limitante de las permutaciones (argumento *strata* en función *adonis*, paquete de *r* *vegan*; Oksanen et al., 2020)

2.4.3.1. Dinámica de la vegetación establecida

Para 2009 y 2019, se calculó la riqueza promedio total, de especies nativas y la cobertura promedio de especies nativas de la vegetación aérea por tratamiento. Estas fueron analizadas por medio de un ANOVA de medidas repetidas de dos vías con Año y Tratamiento como variables explicativas, con posterior comparación de Tukey HSD. La composición de especies fue comparada por medio de un PERMANOVA, donde se comparó entre tratamientos por fecha (para ver el efecto de los tratamientos), y entre fechas por tratamiento (para ver el efecto del año).

Los datos de cobertura promedio de todas las especies por potrero en cada fecha y tratamiento fueron transformados por $\log(x+1)$, y luego se calculó la matriz de distancia de Bray-Curtis, la cual fue transformada por la raíz cuadrada, para luego realizar un escalamiento no-paramétrico multidimensional (NMDS; paquete de *r* *vegan*; Venables & Ripley, 2002; Oksanen et al., 2020). Se aceptaron dos ejes con 999 permutaciones y un estrés mediano. Se proyectaron los valores de las ocho especies que ajustaban de manera significativa con la mejor correlación (correlación de Pearson, $r^2 > 0.3$). Se trazó la trayectoria entre fechas por potrero (PN1 en 2009 a PN1 en 2019, MP1 en 2009 a MP1 en 2019, etc.), vista como una medida de la variabilidad temporal de la comunidad. Luego se compararon la magnitud de las trayectorias por tratamiento a través de un ANOVA, con posterior comparación de Tukey HSD.

Por otro lado, se calculó la beta-diversidad de los potreros para 2019, tomada como la variación en la composición de la comunidad de cada tratamiento entre las parcelas de muestreo (Vellend, 2001; Anderson et al., 2011). Esta fue calculada como la varianza total de la matriz de cada comunidad, según el método reportado por Legendre &

Cáceres (2013). Basándose en la matriz de distancia de Bray-Curtis de los datos de la comunidad, se sumaron las distancias al cuadrado de la mitad inferior de dicha matriz (que es simétrica), dividiendo esto por el número de objetos (n) en la matriz (computando la suma total de los cuadrados), y luego dividiendo esto por el número de objetos menos uno (n-1).

2.4.3.2. Banco de semillas del suelo y similitud con la vegetación establecida

En función del área de suelo muestreada, se valió del número de plántulas por bandeja para calcular la densidad de semillas del banco de semillas (semillas.m⁻²) y la densidad de semillas de especies nativas y exóticas. A su vez, se computó la riqueza total, de especies nativas y exóticas del banco de semillas. Estas variables fueron comparadas entre tratamientos a través de un ANOVA. A su vez, se comparó la composición de especies entre tratamientos a través de un PERMANOVA.

Los datos de abundancia promedio de las diversas especies fueron transformados por $\log(x+1)$, para luego construir una matriz de distancia de Bray-Curtis, la cual fue transformada por la raíz cuadrada para luego realizar un NMDS. Se aceptaron dos ejes con 999 permutaciones y un estrés mediano. Se proyectaron los valores de las ocho especies que ajustaban de manera significativa con la mejor correlación (correlación de Pearson, $r^2 > 0.15$). Se evaluó el efecto de los tratamientos en cada eje a través de un ANOVA.

Por último, se utilizó el índice de similitud de Sørensen para conocer cuán parecidas eran las distintas comunidades entre sí (VE-PN, vegetación establecida de PN; VE-MP, vegetación establecida de MP; BS-PN, banco de semillas de PN; BS-MP, banco de semillas de MP). Se computó la similitud entre ambas comunidades establecidas y entre los bancos de semillas, la similitud de la vegetación establecida con su respectivo banco de semillas, y la similitud entre la vegetación establecida de PN y el banco de MP, y la vegetación establecida de MP y el banco de PN. El objetivo de la última comparación fue

conocer cuál es el potencial del banco de semillas de MP de expresar una comunidad similar a la del PN, sirviendo como herramienta para la restauración. Se comparó por ANOVA la similitud entre ambas vegetaciones y ambos bancos (VE-PN/VE-MP vs BS-PN/BS-MP), así como las diversas similitudes entre vegetación establecida y banco de semillas (VE-PN/BS-PN vs VE-MP/BS-MP vs VE-PN/BS-MP vs VE-MP/BS-PN).

2.5. RESULTADOS

2.5.1. Dinámica de la vegetación establecida

Se registró un total de 162 especies en la vegetación establecida (Anexo 1), de las cuales 132 se encontraron en 2009 y 120 en 2019. Se encontraron diferencias significativas para la riqueza total y de especies nativas, así como para la cobertura de especies nativas (Tabla 2a, b y c). No se encontraron diferencias entre fechas para las variables analizadas, ni se encontró una interacción Año:Tratamiento (Tabla 2a, b y c). La riqueza total y de nativas de PN era casi dos veces la de MP y AP, mientras que la cobertura de nativas era prácticamente el triple de MP, y seis veces la de AP. MP y AP eran similares en términos de riqueza total de especies, pero MP tenía una riqueza y cobertura de especies nativas ligeramente mayor que AP (Figura 2). La riqueza total, de especies nativas y la cobertura de especies nativas promedio fue mayor en el PN en ambas fechas, y similares entre MP y AP (Figura 2). Se enfatiza que las leguminosas exóticas sembradas estaban apenas presentes en los relevamientos de 2019, al igual que en los relevamientos de 2009 reportados por Jaurena et al. (2016).

Tabla 2. Estadísticos de las diversas comparaciones para la vegetación establecida comparado por ANOVA (excepto para la composición, que fue analizada por PERMANOVA), transformados por raíz cuadrada cuando necesario para cumplir supuestos del modelo. PN: Pastizal nativo. MP: Pastizal intersembrado con leguminosas fertilización moderada. AP: Pastizal intersembrado con fertilización alta.

	p-valor	F
a) Riqueza total de especies		
Tratamiento	<0.001	81.891
Año	0.647	0.218
Tratamiento:Año	0.087	2.658
b) Riqueza de especies nativas		
Tratamiento	<0.001	107.79
Año	0.961	0.002
Tratamiento:Año	0.134	2.153
c) Cobertura de especies nativas		
Tratamiento	<0.001	170.744
Año	0.481	0.522
Tratamiento:Año	0.842	0.173
d) Composición		
Composición por tratamiento – 2009	0.001	22.441
Composición por tratamiento – 2019	0.001	28.098
Composición por año – PN	0.001	7.705
Composición por año – MP	0.002	3.623
Composición por año – AP	0.061	1.747
e) Trayectoria de cada potrero	0.0055	25.047
f) Diversidad beta	0.0004	36.096

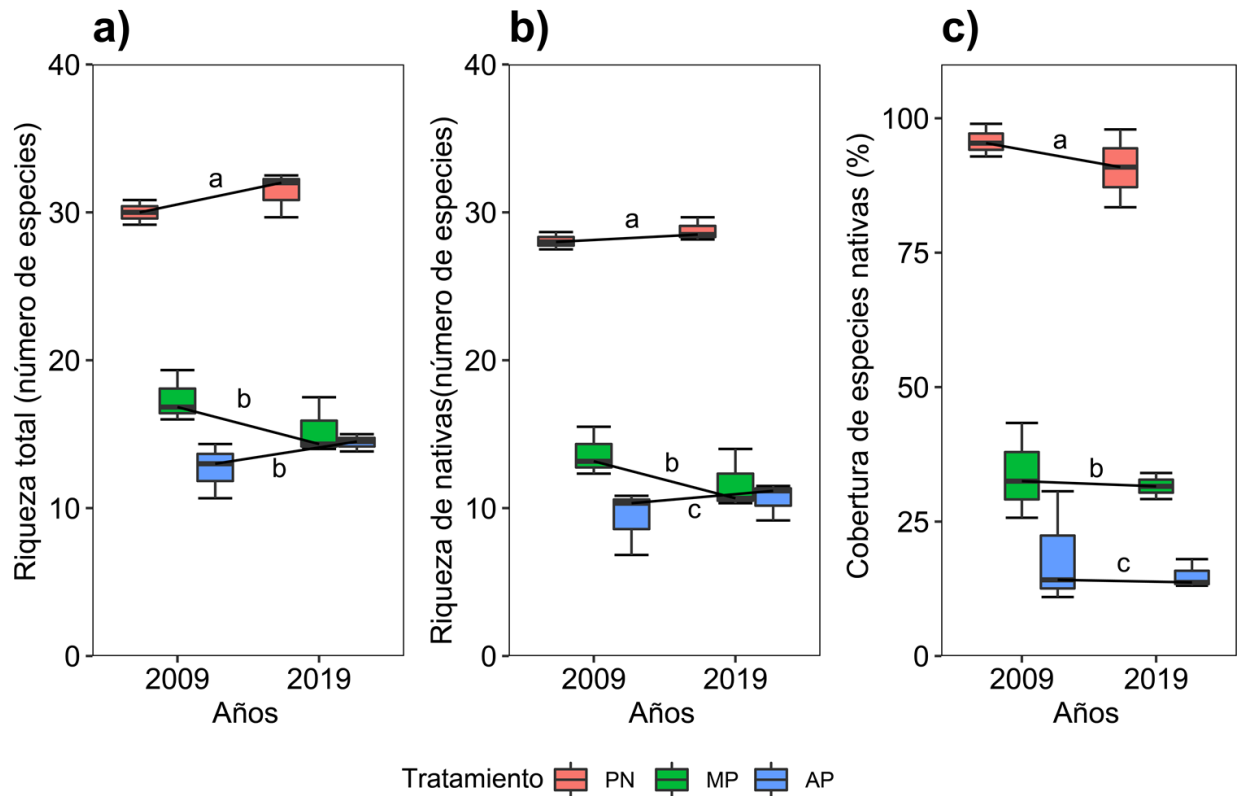


Figura 2. A) Gráfico de la riqueza total promedio (n=3) por tratamiento y año; b) gráfico de riqueza de especies nativas promedio (n=3) por tratamiento y año; c) gráfico de cobertura de especies nativas promedio (n=3) por tratamiento y año. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. No hay diferencias significativas entre años o para la interacción (Año:Tratamiento). PN: Pastizal nativo. MP: Pastizal intersechado con leguminosas y fertilizado con fósforo a nivel moderado. AP: Pastizal intersechado con leguminosas y fertilizado con fósforo a nivel alto.

La composición de especies cambió entre tratamientos tanto para 2009 como 2019. A su vez, la composición varió entre fechas para PN y MP, pero no para AP (Tabla 2d). La distribución de los potreros en el NMDS (Figura 3) refleja la trayectoria de la comunidad a lo largo de los años. El primer eje discrimina entre los potreros de PN (hacia valores negativos) y los de pastizales intersechados (hacia valores positivos) en ambas fechas.

El segundo eje refleja ante todo el cambio temporal de cada potrero, en donde se observa que a potreros de PN en 2009 hacia valores positivos, y los potreros de PN en 2019 hacia valores negativos. Los potreros de MP y AP están pobremente distribuidos en este segundo eje, implicando un bajo recambio temporal. Las especies más correlacionadas con la ordenación fueron *Aristida murina* y *Andropogon ternatus* asociado con PN en 2009, *Paspalum plicatulum*, *Paspalum notatum*, *Mnesithea selloana* y *Microbriza poimorpha* asociado con PN en 2019, y *Cynodon dactylon* y *Lolium multiflorum* asociado a MP y AP. Esto es coherente con lo observado para la vegetación establecida en ambas fechas, donde la especie dominante de MP y AP fue *C. dactylon*. Se encontraron diferencias significativas en la trayectoria de los potreros (Tabla 3) entre el PN (el mayor, con una distancia de 0.403 ± 0.053) con MP y AP (0.218 ± 0.083 y 0.113 ± 0.058 respectivamente, no diferenciándose entre sí; Tabla 2e). Los datos en conjunto atestiguan una baja variabilidad temporal para MP y AP, y un alto recambio para PN. La beta-diversidad en 2019 (Figura 4) fue mayor para los potreros de PN (0.216 ± 0.018), y no se encontraron diferencias significativas entre MP (0.061 ± 0.037) y AP (0.04 ± 0.025) (Tabla 2f).

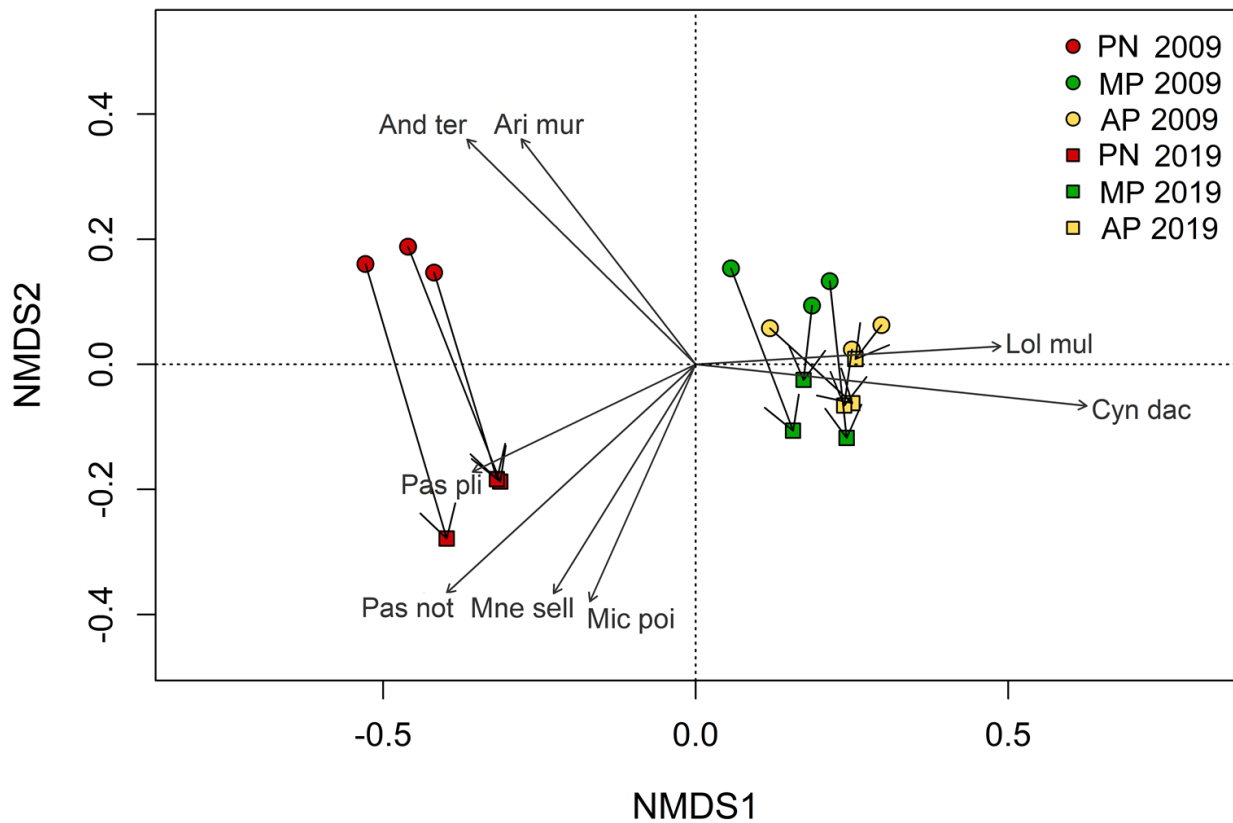


Figura 3. NMDS basado en la composición y abundancia de las especies muestreadas, con un estrés de 0.15. Los puntos representan a cada potrero. Las flechas apuntan desde un potrero en 2009, al mismo potrero en 2019, representando su trayectoria en el transcurso de 10 años. Las etiquetas representan los tratamientos (PN: pastizal nativo; MP: pastizal intersembrado con leguminosas y fertilizado con fósforo a nivel moderado; AP: pastizal intersembrado con leguminosas y fertilizado con fósforo a nivel alto) y el año (2009 y 2019). Las flechas representan las especies con mayor correlación en la ordenación: *Aristida murina*, *Andropogon ternatus*, *Microbriza poimorpha*, *Cynodon dactylon*, *Lolium multiflorum*, *Mnesithea selloana*, *Paspalum notatum* y *Paspalum plicatulum*.

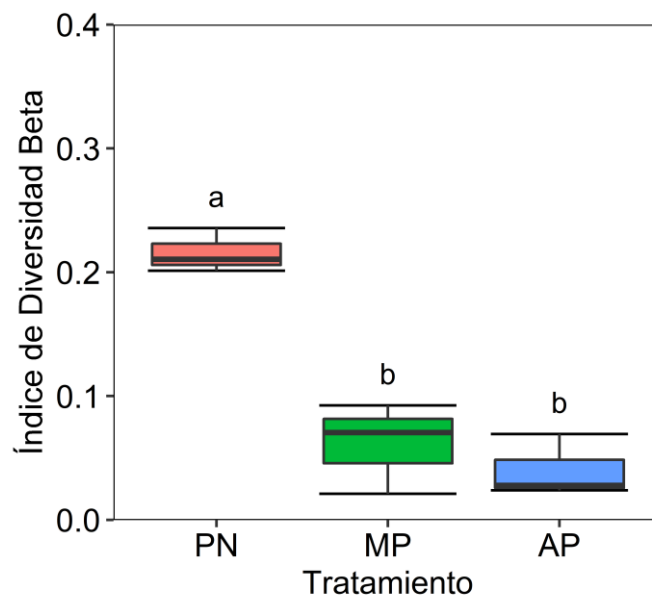


Figura 4. Gráfico de cajas del índice de diversidad beta (n=3). Las letras minúsculas representan las diferencias significativas entre tratamientos. PN: Pastizal nativo. MP: Pastizal intersembrado con leguminosas y fertilizado con fósforo a nivel moderado. AP: Pastizal intersembrado con leguminosas y fertilizado con fósforo a nivel alto.

2.5.2. Banco de semillas del suelo y su similitud con la vegetación establecida

Se registraron 3536 emergencias totales, distribuidas en 52 categorías taxonómicas (especie, género o familia), y 5 a morfotipos (correspondientes a 154 emergencias) que murieron previo a ser identificados, clasificados como monocotiledóneas o dicotiledóneas (Anexo 1). La riqueza total y la densidad de semillas fue similar entre tratamientos, con un promedio de 11.9 ± 3.40 especies por muestra y 9416 semillas/m² para el PN, y de 13.1 ± 4.28 especies por muestra y 8871 semillas/m² para MP, sin diferencias significativas (Tabla 3a). Sin embargo, sí se encontró un cambio en la composición entre tratamientos, reflejado en los resultados del PERMANOVA, y el segundo eje del NMDS (Tabla 3a), que discriminó entre tratamientos, con PN asociado a valores negativos y MP a valores positivos (Figura 5). Las especies que mostraban una

mayor correlación fueron *Cyperus rigens*, *Cyperus obtusatus* y *Juncus capillaceus* a MP, *M. selloana*, *P. plicatulum*, *Fimbristylis dichotoma* y *Bulbostylis subtilis* a NG, y *Juncus marginatus* asociado a la variabilidad intrínseca de cada sitio. Aun así, la cercanía de los puntos de ambos tratamientos no permite asociarlos netamente a ninguna especie. Esto probablemente se explique por el relativamente elevado estrés de la ordenación (0.22), que dificulta su interpretación (Clarke, 1993).

Tabla 3. Estadísticos de las diversas comparaciones para el banco de semillas, y la similitud de esta con la vegetación establecida. Los datos fueron transformados por raíz cuadrada cuando necesario para cumplir supuestos del modelo. PN: pastizal nativo. MP: pastizal intersembrado con fertilización moderada. VE-PN: vegetación establecida del pastizal nativo. VE-MP: vegetación establecida del pastizal intersembrado con leguminosas y fertilizado con fósforo en nivel moderado. BS-PN: banco de semillas del pastizal nativo. BS-MP: banco de semillas del pastizal intersembrado con leguminosas y fertilizado con fósforo en nivel moderado.

	p-valor	F
a) Comparación entre tratamientos		
Densidad de semillas totales	0.609	0.2952
Riqueza total	0.3242	0.9933
Composición	0.001	5.6462
NMDS Eje 1	0.321	1.7095
NMDS Eje 2	0.0170	57.237
Densidad de semillas nativas	0.8313	0.0459
Densidad de semillas exóticas	0.0004	14.505
Riqueza de semillas nativas	0.9514	0.0037
Riqueza de semillas exóticas	0.0004	14.621
b) Comparación por origen		
Densidad de semillas nativas/ exóticas		
PN	0.0078	44.992
MP	0.0072	50.717
Riqueza de semillas nativas/exóticas		
PN	<0.0001	475.09
MP	0.0005	173.94.
c) Similitud		
VE-PN/VE-MP vs BS-PN/BS-MP	0.0336	10.094
VE/BS vs VE/BS	0.4154	1.1109

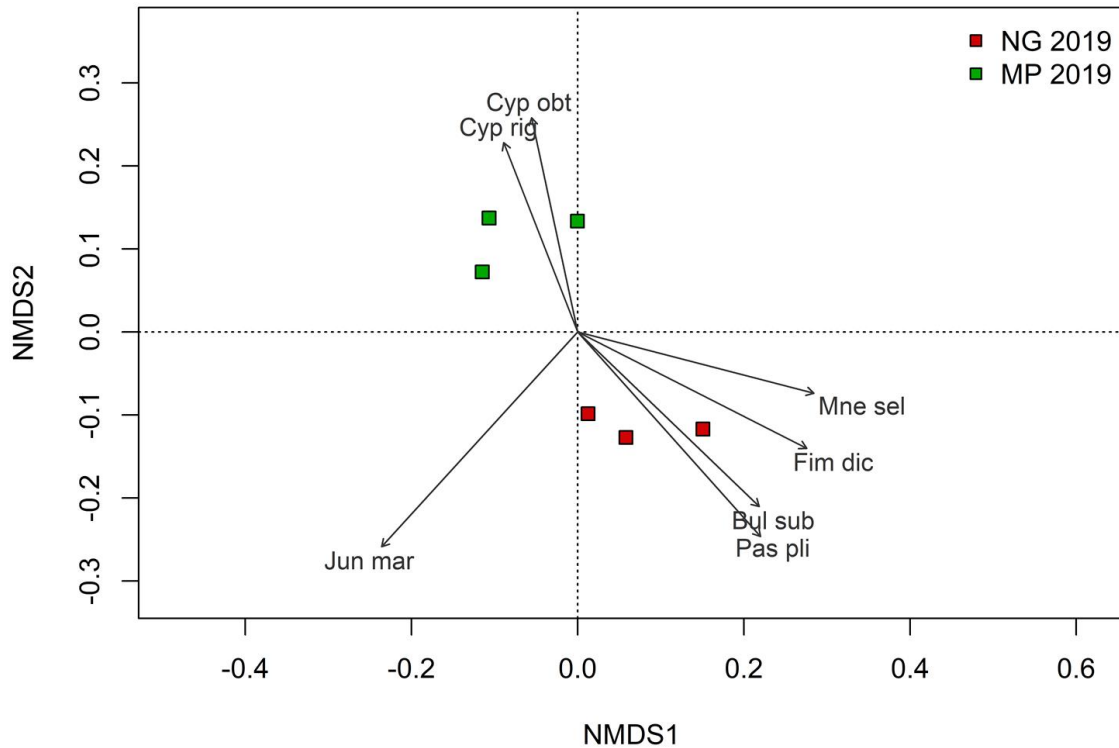


Figura 5. NMDS basado en la composición y abundancia de especies en el banco de semillas, con un estrés de 0.22. Los puntos representan a cada potrero. Las etiquetas representan a cada tratamiento (PN: pastizal nativo; MP: pastizal intersembrado con leguminosas y fertilizado con fósforo a nivel moderado) en 2019. Las flechas representan a las ocho especies que se correlacionaban mejor con la ordenación: *Bulbostylis subtilis*, *Cyperus rigens*, *Cyperus obtusatus*, *Fimbristylis dichotoma*, *Juncus capillaceus*, *Juncus marginatus*, *Mnesithea selloana* y *Paspalum plicatulum*.

Se encontraron seis especies exóticas en el banco de semillas: *Cynodon dactylon*, *Holcus lanatus*, *Lotus subbiflorus*, *Lotus corniculatus*, *Senecio madagascariensis* y *Trifolium pratense*. De estas, *H. lanatus*, *L. corniculatus* y *T. pratense* fueron exclusivas del

banco de semillas de MP. La densidad de semillas exóticas fue diez veces mayor en MP respecto a PN (de 82.9 ± 224 semillas.m⁻² a 828.9 ± 888.6 semillas.m⁻²) (Figura 6a; Tabla 3b). La riqueza de exóticas también aumentó, de 0.3 ± 0.5 en PN a 1.6 ± 0.8 en MP (Figura 6b; Tabla 3b). No hubo diferencia significativa para la densidad o riqueza de especies nativas (Tabla 3b). La densidad de semillas de exóticas fue dominada por la invasora *C. dactylon*.

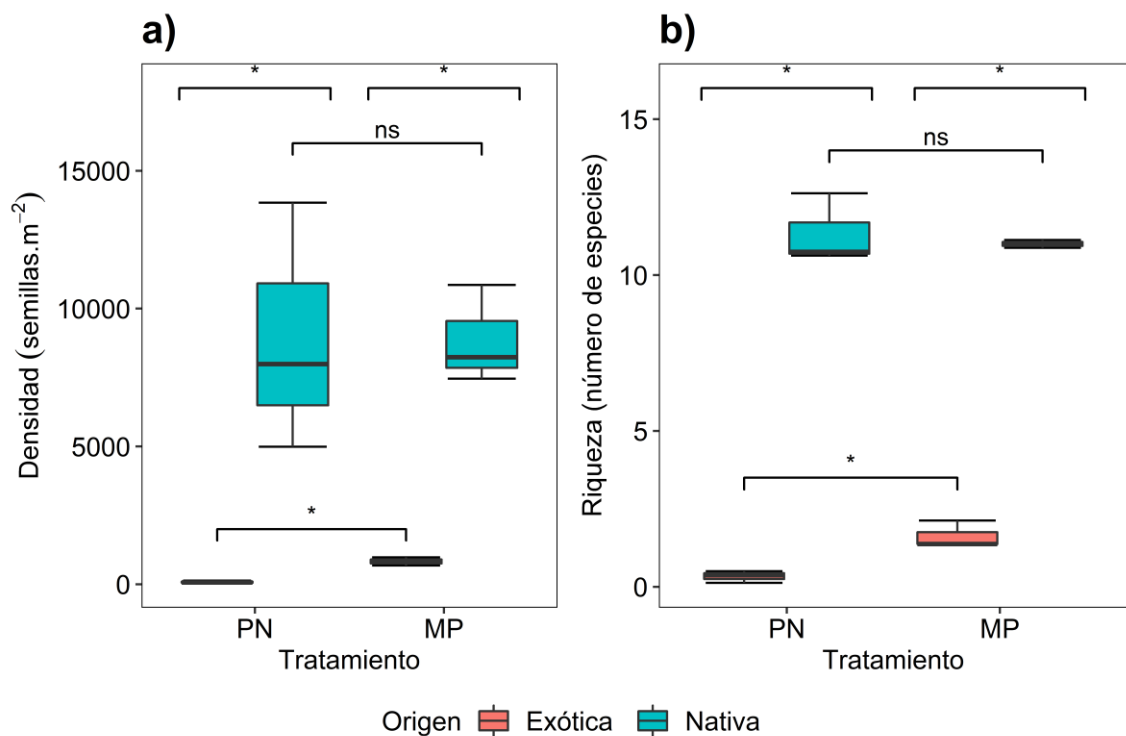


Figura 6. A) Gráfico de cajas del promedio (n=3) de la densidad de semillas de especies exóticas y nativas en el banco de semillas; b) Gráfico de cajas del promedio (n=3) de riqueza de especies exóticas y nativas en el banco de semillas. Las comparaciones significativas son representadas con un “*”, mientras que las no significativas son representadas con un “ns”. PN: Pastizal nativo. MP: Pastizal intersembrado con leguminosas y fertilizado con fósforo a nivel moderado.

En el diagrama de Venn (Figura 7) se representa el número de especies singulares o compartido por cada comunidad, donde las flechas exteriores del diagrama representan el valor del índice de similitud de Sørensen entre cada una de las comunidades señaladas. Se destacan los valores más conspicuos: el gran número de especies exclusivas de la vegetación establecida del PN (39 especies), seis veces la cantidad de exclusivas de MP; la alta similitud entre bancos de semillas, mayor a la similitud entre la vegetación aérea de PN y MP (la comparación entre ambas es significativamente distinta; Tabla 3c); y la baja similitud entre todas las comparaciones de vegetación aérea y banco de semillas (con ninguna diferencia significativa; Tabla 3c). Respecto a la lista de especies, los siguientes taxones fueron considerados de particular importancia debido a su relativamente alta abundancia o ausencia en ciertos compartimentos: la vegetación aérea y el banco de semillas de PN y MP compartían en común a las gramíneas *Axonopus fissifolius*, *C. dactylon*, *Dichantelium sabulorum*, *M. selloana* y *Steinchisma hians*; la vegetación aérea de PN y MP tenían exclusivamente a las gramíneas invernales *Festuca australis*, *Gaudinia fragilis*, *L. multiflorum* y *Nassella charruana*; tres de las especies más abundantes del banco de semillas eran exclusivas a este compartimento, que eran dos Cyperaceae (*F. dichotoma* y *C. obtusatus*) y una Juncaceae (*J. marginatus*); y por último, ciertas especies que estaban presentes en ambos bancos de semillas y la vegetación aérea de PN, pero estaban ausentes en la vegetación aérea de MP, como la Cyperacea *Bulbostylis subtilis* y las gramíneas *Paspalum notatum*, *P. plicatulum*, *Setaria parviflora* y *Tridens brasiliensis*.

Cabe mencionar que en las parcelas de muestreo y en el banco de semillas se encontró la especie *Bulbostylis subtilis* M.G. López, que constituye el primer registro para el país (P. Pañella 24, MVFA).

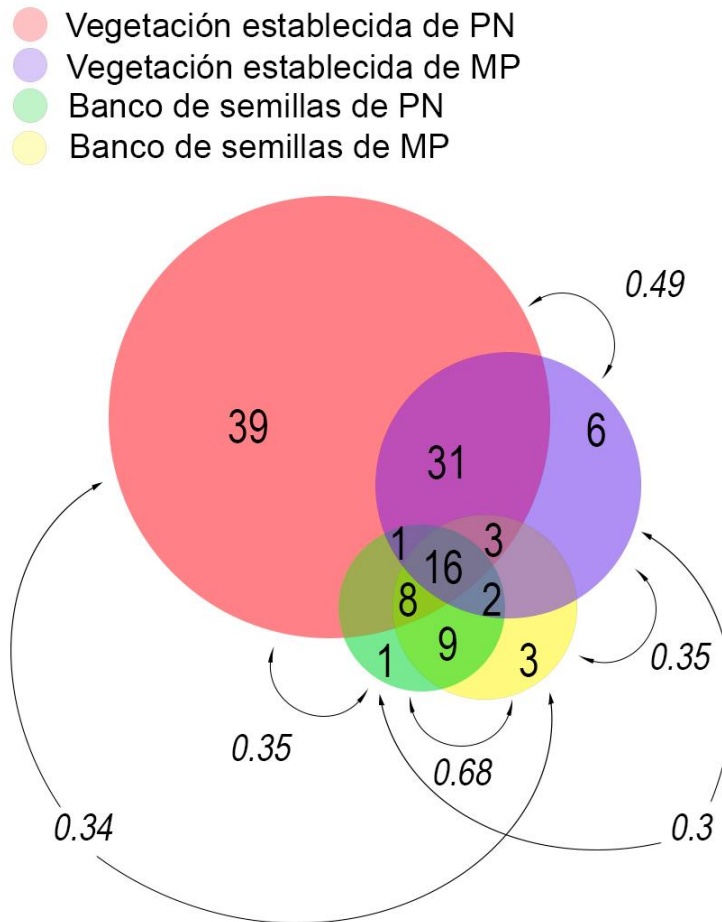


Figura 7. Diagrama de Venn mostrando las especies exclusivas y compartidas entre la vegetación establecida del pastizal nativo (PN), la vegetación establecida del pastizal intersembrado con leguminosas y fertilizado con fósforo a nivel moderado (MP), el banco de semillas de PN y el banco de semillas de MP. El tamaño de los círculos es proporcional al número de especies de cada grupo. Las flechas que apuntan a una comunidad en cada extremo con números en *itálica* representan la similitud de Sørensen entre estas. La especie *Schizachyrium microstachyum* fue excluida de este diagrama porque era compartida por el banco de semillas de MP y la vegetación establecida de PN, un compartimento no contemplado en el diagrama.

2.6. DISCUSIÓN

2.6.1. Pastizal nativo y pastizal intersembrado en estados alternativos

La intersemebra de leguminosos y la fertilización del pastizal nativo, tradicionalmente utilizados para “mejorar” las características del forraje, afectaron negativamente las comunidades de plantas ya que redujeron la riqueza de especies, promovieron la invasión de especies exóticas y disminuyeron su dinámica espacio-temporal. Nuestros resultados confirman el modelo de dos estados estables alternativos debido al enriquecimiento en nutrientes (pastizales nativos y pastizales invadidos por exóticas) propuesto por Jaurena et al. (2016), a la vez que profundiza sobre los mecanismos en juego en ambos estados. Mientras que la composición de especies del pastizal nativo varió de manera pronunciada a lo largo de diez años, junto a una pronunciada heterogeneidad espacial, los pastizales intersembrados mostraron una homogeneidad temporal y espacial, manteniendo el estado degradado a lo largo del tiempo, que en combinación con la invasión por exóticas del banco de semillas hace la degradación difícilmente reversible sin una intervención.

En el marco de los METs, parecería que el pastizal nativo se encuentra en un estado esperable para un sitio conservado, de alta riqueza y dinámica espacio-temporal, dominado por especies nativas, y un bajo tenor de nutrientes, donde domina la deriva ecológica (Fisher & Mehta, 2014; Conradi et al., 2017; Altesor et al., 2019). La variabilidad de composición de especies del pastizal nativo en su dimensión temporal no parecería escapar de lo esperable por cambios al azar de las especies presentes en la región, explicado ante todo por cambios en la abundancia de gramíneas estivales nativas. *A priori*, esto parecería ser no direccionado, dado que no está vinculado a fenómenos de degradación, cambios de orden climático o de otra índole, sino que dan cuenta de la variabilidad intrínseca de los pastizales (e.g., Rusch & van der Maarel, 1992; Adler et al., 2007; Diekmann et al., 2014; Conradi et al., 2017), que puede responder a cambios no controlados en condiciones locales o globales (Bauer & Albrecht, 2020). La acumulación

de fósforo (junto a la siembra de leguminosas exóticas) parecería definir el umbral del sistema a un estado estable degradado. Esto se puede observar en los cambios de composición de MP entre 2009 y 2019, que sólo atestigua una mayor degradación, llevando a un sistema igual a AP. Los valores de fósforo reportados para MP parecerían reflejar una acumulación a lo largo de los años que lleva a atravesar los umbrales descritos por Jaurena et al. (2016) de entre 27 y 36 mg.kg⁻¹ de P en el suelo (definido a 5 cm de profundidad), más allá de los cuales la riqueza alcanza un mínimo y el sistema se encuentra en un estado degradado. Pañella et al. (2020) reportan los efectos cumulativos de la fertilización con P en pastizales intersebrados, donde la acumulación a lo largo de los años explica las pérdidas de especies nativas y la ganancia de exóticas. El enriquecimiento de nutrientes puede llevar a una acelerada tasa de recambio, que puede culminar en un estado alternativo con una pérdida neta de especies y un cambio en la comunidad, con pocas especies dominantes y una baja variabilidad temporal (Ceulemans et al., 2013; Eskelinen & Harrison, 2015; Jaurena et al., 2016; Hodapp et al., 2018; Altesor et al., 2019; Yang et al., 2020). Los pastizales intersebrados trabajados se encuentran en este nuevo estado invadido degradado, donde la importancia del azar es menor dado que la eutrofización impone un filtro ambiental determinístico, que homogeniza la comunidad en sus dimensiones temporales, seleccionando aquellas especies capaces de excluir competitivamente a otras en este contexto (Laliberté et al., 2014; Zobel, 2016; Conradi & Kollmann, 2016; Conradi et al., 2017).

Acorde con la baja variabilidad temporal, se encontró una menor diversidad beta en los pastizales intersebrados en 2019 en relación a sus contrapartes de pastizal nativo, lo que demuestra que la adición de nutrientes también homogeniza las comunidades de plantas en su dimensión espacial (Conradi et al., 2017; Zhang et al., 2019; Liu et al., 2021; Molina et al., 2021). Esto asocia alto recambio temporal con una alta diversidad beta, mientras que el bajo recambio y diversidad-beta parecerían ser características intrínsecas del pastizal en estado degradado (Hodapp et al., 2018). En AP y MP, la baja diversidad

beta está acompañada de una baja cobertura de especies nativas, algo ya reportado por Martin & Wisley (2015), que señalan que las especies exóticas disminuyen la heterogeneidad espacial. Las exóticas *C. dactylon* y *L. multiflorum* dominaban en los pastizales intersembrados, coexistiendo con pocas especies. En cambio, los pastizales nativos tenían varias especies nativas con una alta abundancia que co-dominaban la vegetación aérea, particularmente *A. fissifolius*, *M. selloana*, *P. notatum* y *P. plicatum*, además que la comunidad contenía múltiples especies con baja abundancia. Esto se tradujo a una mayor heterogeneidad espacial en la distribución de las especies de los pastizales nativos en comparación a los pastizales intersembrados. Se debe tener en cuenta que la baja variabilidad espacio-temporal de los pastizales intersembrados podría tener consecuencias graves en el funcionamiento ecosistémico, comprometiendo la provisión de servicios ecosistémicos (Yachi y Loureau, 1999; Caldeira et al., 2005; Zhang et al., 2019; Hautier et al., 2020; Wang et al., 2020; Yang et al., 2021).

En los pastizales intersembrados, la especie dominante fue *C. dactylon*, generando diferencias contrastantes entre estos y el pastizal nativo. Esta es una especie exótica de gran invasividad, que suele dominar los parches donde se establece, excluyendo a las especies nativas (Rosengurtt et al., 1970; Holm et al., 1991; Altesor et al., 1998; Aber et al., 2014). Destacamos su posible rol en disminuir la variabilidad espacio-temporal en las comunidades en las que se establece. Stotz et al. (2019) observan un patrón similar de disminución de la variabilidad temporal en comunidades invadidas con una gramínea exótica invernal, *Bromus inermis*, lo cual parecería sugerir que este efecto es propio de las exóticas invasoras perennes. Es posible que, dada la baja persistencia de las leguminosas exóticas sembradas, así como las ventanas de oportunidad generadas por la presencia o ausencia de anuales (como *L. multiflorum*), *C. dactylon* se haya transformado en la especie dominante de los pastizales intersembrados por sus características de invasora en ambientes eutrofizados, disminuyendo notablemente la diversidad de los sitios por exclusión competitiva y desmantelando la diversidad temporal

y espacial propia de los pastizales nativos, probablemente por cubrir todas las brechas en la vegetación previniendo el reclutamiento de otras especies, o por exclusión por luz (Hautier et al., 2009). Por lo tanto, esta gramínea invasora podría ser causa y consecuencia de la transición de un estado conservado a degradado.

2.6.2. Banco de semillas y similitud con la vegetación establecida.

Pese a que eran bastante similares, los bancos de semillas de MP y PN se pueden distinguir. PN está correlacionado con *M. selloana* y *P. plicatulum* (ambas gramíneas nativas de verano). Por otra parte, MP muestra un marcado aumento en la densidad y riqueza de especies exóticas. Mientras estas representaban un ~0.9% de las semillas presentes en PN, las exóticas representan un ~8% del total para MP. La especie exótica más abundante fue la invasora *C. dactylon*, pero también se encontró *S. madagascariensis*, otra especie identificada como invasora para la región, generando particulares problemas dada la toxicidad que significa para el ganado, y las pérdidas económicas que esto trae aparejado (Preliasco & Rivero, 2011; Aber et al., 2014).

El que no hubiese diferencias en la riqueza de especies entre los bancos de PN y MP se contradice con los resultados de Ma et al. (2014), pero coincide con los resultados de Kitajima & Tilman (2016), lo cual implica que la respuesta de los bancos de semilla a la fertilización aún no ha sido completamente elucidada, y requiere de más investigación. Resta entender si el banco de semillas se encuentra en un equilibrio dinámico, o si en su lugar se registró una etapa dentro de un proceso de reemplazo de las especies nativas por exóticas, algo sugerido por Ma et al. (2021b) al estudiar el proceso de degradación de pastizales. Estudios del Cerrado de Brasil encontraron que sitios donde se encontraban establecidas gramíneas estivales exóticas (*Urochloa decumbens* y *Melinis minutiflora*) poseían un banco de semillas desprovisto de especies nativas, donde dominaban estas y otras exóticas (Machado et al., 2013). A primera vista los cambios en el banco de semillas de MP no parecen ser tan drásticos, pero podría ir en una dirección

similar, llevando a una invasión por exóticas y un empobrecimiento que fuera a la par con lo observado en la vegetación establecida. Una interrogante similar surge en torno a las especies nativas presentes en el banco de semillas: ¿son estas el resultado de la “memoria” del sistema, reflejo de una vegetación pasada, o un producto de la lluvia de semillas? La lluvia de semillas es considerada la fuente principal de propágulos en una comunidad de pastizal (Harper, 1977; Rabinowitz & Rapp, 1980). Paralelamente, es sabido que el banco de semillas permanente del suelo puede reflejar la vegetación pasada de un sitio, con semillas que pueden durar varios años en el suelo (Thompson & Grime, 1979; D’Angela et al., 1988; von Blanckenhagen & Poschlod, 2005; Bossuyt & Honnay, 2008). Por ende, las semillas encontradas podrían ser testigos de un pasado reciente del ecosistema, o el producto de la dispersión actual de especies de sitios linderos (Ma et al., 2021b). La presencia de ciertas gramíneas estivales (e.g., *P. notatum*, *P. plicatulum*, *T. brasiliensis*) en la vegetación aérea de PN y en los bancos de semillas de PN y MP, pero su ausencia en la vegetación aérea de MP insinúa que esto no es debido a una falta de propágulos, sino que se explica por el filtro biótico que supone la cobertura de *C. dactylon*, que impide la expresión del banco de semillas (Valkó et al., 2021). Estando eso dicho, más estudios sobre la dispersión y lluvia de semillas, y su permanencia en el suelo son cruciales para comprender si el fenómeno de invasión del banco de semillas irá en aumento, con un concomitante empobrecimiento de la diversidad, o si el banco se encuentra en un nuevo estado de equilibrio dinámico.

Los bancos de semillas no parecerían asemejarse ni a la comunidad de PN, ni a la de MP. La exploración de la similitud cruzada (vegetación establecida del PN con el banco de semillas de MP y viceversa) también presentó bajos índices de similitud para ambos casos. La similitud encontrada se encuentra por debajo de la reportada por Hopfensperger (2007) para pastizales nativos, pero se condice con las diferencias observadas entre vegetación y banco en otros trabajos de la región (Vieira et al., 2015; Minervini-Silva & Overbeck, 2020; Vieira & Overbeck, 2020). La discrepancia entre el

banco y la vegetación establecida para comunidades degradadas (como MP) es un registro novedoso para la región.

La disimilitud entre la vegetación aérea y el banco de semillas puede deberse a múltiples causas. En primera instancia, puede ser explicado por la alta abundancia de algunas especies presentes en ambos bancos de semillas que estaban ausentes o presentes con muy baja abundancia en la vegetación aérea, como *Juncus pallescens*, *J. marginatus*, *B. subtilis* y *C. obtusatus*. Pese a que esto es llamativo, se ha registrado que especies de estas familias (Cyperaceae y Juncaceae) producen una gran cantidad de pequeñas semillas que se encuentran sobrerrepresentadas en el banco de semillas (e. g., Eriksson & Eriksson, 1997; Vieira & Overbeck, 2020; Minervini-Silva & Overbeck, 2020), llevando a una disimilitud entre la vegetación aérea y el banco. Al mismo tiempo, varias especies anuales presentes en la vegetación aérea (e.g., *F. australis*, *G. fragilis*, *L. multiflorum*) no se encontraban en el banco de semillas permanente, algo esperado dada nuestra fecha de muestreo de suelos (Thompson & Grime, 1979). Además, dado que las gramíneas perennes tienden a reclutar y establecerse a través del crecimiento vegetativo en lugar de a través de semilla, es comprensible que exista una asimetría entre la vegetación aérea y el banco de semillas (Benson & Hartnett, 2006). Esto parece ser particularmente cierto para las gramíneas perennes invernales (e.g., *N. charruana*, *M. poimorpha*), que estaban completamente ausentes del banco de semillas (a excepción de una exótica, *H. lanatus*). La falta de especies invernales también podría ser explicada por dormancia de las semillas, ya sea por las duras lemas que suelen encerrar el cariopse en estas especies, o porque otras condiciones necesarias para romper la dormancia de estas plantas no fueron logradas en nuestro experimento (Kellog, 2015). Más estudios enfocados en este tema en particular son necesarios para comprenderlo en detalle. Los resultados encontrados sugieren que el banco de semillas de MP es insuficiente como herramienta única para restaurar la vegetación nativa del pastizal nativo, trasladando el foco al desarrollo de estrategias de restauración asistida.

2.6.3. Conclusiones en miras de restauración

Los pastizales intersemebrados con leguminosas y fertilizados con fósforo se encuentran en un estado estable de pastizal invadido, que conllevan un nivel de degradación de difícil reversión. Presentan una baja riqueza, y domina la especie exótica invasora *Cynodon dactylon*. Aunque a nivel local y mundial se alienta el uso de insumos como los fertilizantes, se debe tener presente que estos pueden desencadenar un proceso de degradación e invasión biológica como el que se atestigua en este estudio, llevando a un cambio de un estado nativo a invadido, amenazando la conservación de los pastizales. Cuestionar cómo salir de este estado invadido es de particular importancia para generar herramientas que permitan evitar la degradación y asistir la restauración del pastizal nativo.

La baja persistencia de las leguminosas intersemebradas enfatiza la necesidad de identificar proporciones de leguminosas y umbrales de fertilización fosforada que prevengan la exclusión de especies nativas, y reduzca el riesgo de transición a un estado alternativo dominado por especies invasoras. Si esto falla, los esfuerzos deberían ser dirigidos a restaurar estas comunidades degradadas. Salta a la vista la necesidad de controlar a *C. dactylon* si se busca restaurar estos sitios a una riqueza, composición y dinámica espacio-temporal similar a la de un pastizal nativo de referencia. Para esto, se deben buscar estrategias de remoción de esta especie, y posterior manejo de suelos eutrofizados. En un trabajo de Mau-Crimmins (2007) en campos abandonados luego de la agricultura, la remoción de *C. dactylon* desató un recambio de especies en la comunidad, que concluyó en la suplantación de esta por otras especies exóticas. Esto sugiere la necesidad de poseer medidas de manejo para mitigar este efecto y reintroducir especies nativas de interés, y hace imperante conocer las condiciones del banco de semillas. Para sitios similares al trabajado, la vegetación establecida del pastizal nativo

difiere considerablemente de la del banco de semillas de los sitios fertilizados, lo que las hace insuficientes para reestablecer la vegetación original, más allá de poseer especies de interés. Además, estas presentan especies exóticas, dominando la especie problema *C. dactylon*. Por lo tanto, la restauración del pastizal nativo implica el doble desafío de controlar la alta dominancia de una especie invasora (tanto en cobertura como en el banco de semillas) y de reintroducir propágulos de especies nativas. Emerge la necesidad de estudiar técnicas de restauración asistida, que reintroduzcan especies de interés, a través de la siembra de semillas o el trasplante vegetativo (Scotton et al., 2009; Kiehl et al., 2010; Buisson et al., 2018). Con este fin, en el siguiente capítulo de esta tesis se explorarán técnicas de cosechas de semillas de pastizales naturales.

2.7. BIBLIOGRAFÍA

- Aber A, Ferrari G, Zerbino S, Porcile JF, Brugnoli E, Nuñez L. 2014. Especies exóticas invasoras en el Uruguay. Dirección Nacional de Medio Ambiente, Ministerio de Vivienda, Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente.
- Adler PB, HilleRisLambers J, Levine JM. 2007. A niche for neutrality. *Ecology Letters*, 10(2): 95–104. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00996.x
- Alboresi A, Gestin C, Leydecker MT, Bedu M, Meyer C, Truong HN. 2005. Nitrate, a signal relieving seed dormancy in *Arabidopsis*. *Plant, Cell and Environment*, 28(4): 500–512. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2005.01292.x
- Allan E, Weisser W, Weigelt A, Roscher C, Fischer M, Hillebrand H. 2011. More diverse plant communities have higher functioning over time due to turnover in complementary dominant species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(41): 17034–17039. DOI: 10.1073/pnas.1104015108

- 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: 52-66. DOI: 10.1078/1433-8319-00004.
- Altesor A, Di Landro E, May H, Ecurra E. 1998. Long-term species change in an Uruguayan grassland. *Journal of Vegetation Science* 9: 173-180.
- Altesor A, Gallego F, Ferron M, Pezzani F, López-Mársico L, Lezama F, Baeza S, Pereira M, Costa B, Paruelo JM. 2019. Inductive Approach To Build State-and-Transition Models for Uruguayan Grasslands. *Rangel. Ecol. Manag. J.* 72, 1005–1016.
- Anderson J, Vermeire L, Adler PB. 2011. Fourteen years of mapped, permanent quadrats in a northern mixed prairie, USA. *Ecology*, 92: 1703-1703.
- Andrade BO, Marchesi E, Burkart S, Setubal RB, Lezama F, Perelman S, Schneider AA, Trevisan R, Overbeck GE, Boldrini II. 2018. Vascular plant species richness and distribution in the Río de la Plata grasslands. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 188(3): 250–256. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy063>
- Baeza S, Rama G, Lezama F. 2019. Cartografía de los pastizales naturales en las regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas. Ampliación y actualización. En: A. Altesor, López-Mársico, L. & Paruelo, J. M. (Eds.). Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales II. Serie FPTA Nº 69. Montevideo: Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. 27-47.
- Bakker JP, Berendse F. 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 63–68.
- Bakker C, Blair JM, Knapp AK. 2003. Does resource availability, resource heterogeneity or species turnover mediate changes in plant species richness in grazed grasslands? *Oecologia*, 137(3): 385–391. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1360-y>
- Bauer M, Albrecht H. 2020. Vegetation monitoring in a 100-year-old calcareous grassland reserve in Germany. *Basic and Applied Ecology*, 42, 15–26. DOI: 10.1016/j.baae.2019.11.003

- Belyea LR, Lancaster J. 1999. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, 86: 402–416.
- Benson EJ, Hartnett DC. 2006. The role of seed and vegetative reproduction in plant recruitment and demography in tallgrass prairie. *Plant Ecology*, 187(2): 163–178. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-0975-y>
- Bestelmeyer BT, Brown JR, Havstad KM, Alexander R, Chavez G, Herrick JE, 2003. Development and use of state-and-transition models for rangelands. *Journal of Range Management*, 56(2): 114–126.
- Bossuyt B, Honnay O. 2008. Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities. *Journal of Vegetation Science*, 19(6): 875–884. DOI: 10.3170/2008-8-18462
- Briske DD, Fuhlendorf SD, Smeins FE. 2005. State-and-Transition Models, Thresholds, and Rangeland Health: A Synthesis of Ecological Concepts and Perspectives. In *Rangeland Ecology & Management*, 58: 1-10.
- Briske DD, Fuhlendorf SD, Smeins FE. 2006. A unified framework for assessment and application of ecological thresholds. *Rangeland Ecology and Management*, 59(3): 225–236. <https://doi.org/10.2111/05-115R.1>
- Brown C, Cahill JF. 2020. Standing vegetation as a coarse biotic filter for seed bank dynamics: Effects of gap creation on seed inputs and outputs in a native grassland. *Journal of Vegetation Science*, 31(6): 1006–1016. DOI: 10.1111/jvs.12890
- Buisson E, Jaunatre R, Regnery B, Lucas M, Alignan JF, Heckenroth A, Muller I, Bernez I, Combroux I, Moussard S, Glasser T, Jund S, Lelièvre S, Malaval S, Vécrin-Stablo MP, Gallet S. 2018. Promoting ecological restoration in France: issues and solutions. *Restoration Ecology*, 26(1): 36–44. DOI: 10.1111/rec.12648
- Caldeira MC, Hector A, Loreau M, Pereira JS. 2005. Species richness, temporal variability and resistance of biomass production in a Mediterranean grassland. *Oikos*, 110(1): 115–123. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2005.13873.x

- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, 117–143.
- Cleland EE, Collins SL, Dickson TL, Farrer EC, Gross KL, Gherardi LA, Hallett LM, Hobbs RJ, Hsu JS, Turnbull L, Suding KN. 2013. Sensitivity of grassland plant community composition to spatial vs. temporal variation in precipitation. *Ecology*, 94(8): 1687–1696. DOI: 10.1890/12-1006.1
- Conradi T, Kollmann J. 2016. Species pools and environmental sorting control different aspects of plant diversity and functional trait composition in recovering grasslands. *Journal of Ecology*, 104(5): 1314–1325. DOI: 10.1111/1365-2745.12617
- Conradi T, Temperton VM, Kollmann J. 2017. Resource availability determines the importance of niche-based versus stochastic community assembly in grasslands. *Oikos*, 126(8): 1134–1141. DOI: 10.1111/oik.03969
- Cuello N, López-Mársico L, Rodríguez C. 2020. Field burn versus fire-related cues: germination from the soil seed bank of a South American temperate grassland. *Seed Science Research*, 30(3): 206–214. DOI: 10.1017/S0960258520000288
- D'Angela E, Facelli JM, Jacobo E. 1988. The role of the permanent soil seed bank in early stages of a post-agricultural succession in the Inland Pampa, Argentina. *Vegetatio*, 74(1): 39–45. DOI: 0.1007/BF00045612
- Dengler J, Chytrý M, Ewald J. 2008. Phytosociology. In: Jorgensen SE, Fath BD. (Eds.). *Encyclopedia of Ecology*. Oxford: Elsevier. 2767–2779.
- Díaz R, Jaurena M, Ayala W. 2008. Impacto de la intensificación productiva sobre el campo natural en Uruguay. *Revista INIA*, 14: 16–21.
- DICOSE. 2021. Datos de la declaración jurada. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca, Montevideo, Montevideo, Uruguay.
- Diekmann M, Jandt U, Alard D, Bleeker A, Corcket E, Gowing DJG, Stevens CJ, Duprè, C. 2014. Long-term changes in calcareous grassland vegetation in North-western

- Germany – No decline in species richness, but a shift in species composition. *Biological Conservation*, 172: 170–179. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.02.038>
- Eriksson Å, Eriksson O. 1997. Seedling recruitment in semi-natural pastures: The effects of disturbance, seed size, phenology and seed bank. *Nordic Journal of Botany*, 17(5): 469–482. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1997.tb00344.x>
- Eskelinen A, Harrison SP. 2015. Resource colimitation governs plant community responses to altered precipitation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(42): 13009–13014. DOI: 10.1073/pnas.1508170112
- Fay PA, Prober SM, Harpole WS, Knops JMH, Bakker JD, Borer ET, Lind EM, MacDougall AS, Seabloom EW, Wragg PD, Adler PB, Blumenthal DM, Buckley YM, Chu C, Cleland EE, Collins SL, Davies KF, Du G, Feng X, Firn J, Gruner DS, Hagenah N, Hautier Y, Heckman RW, Jin VL, Kirkman KP, Klein J, Ladwig LM, Li Q, McCulley RL, Melbourne BA, Mitchell CE, Moore JL, Morgan JW, Risch AC, Schütz M, Stevens CJ, Wedin DA, Yang LH. 2015. Grassland productivity limited by multiple nutrients. *Nature Plants*, 1: 1–5. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.80>
- Fernandez-Goñi BM, Anacker BL, Harrison SP, Yavitt JB. 2012. Temporal variability in California grasslands: Soil type and species functional traits mediate response to precipitation. *Ecology*, 93(9): 2104–2114. <https://doi.org/10.1890/11-2003.1>
- Fisher CK, Mehta P. 2014. The transition between the niche and neutral regimes in ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(36): 13111–13116. DOI: 10.1073/pnas.1405637111
- Funes G, Basconcelo S, Díaz S, Cabido M. 2001. Edaphic patchiness influences grassland regeneration from the soil seed-bank in mountain grasslands of central Argentina. *Austral Ecology*, 26(2): 205–212. DOI: 10.1046/j.1442-9993.2001.01102.x

- Gang C, Zhou W, Chen Y, Wang Z, Sun Z, Li J, Qi J, Odeh I. 2014. Quantitative assessment of the contributions of climate change and human activities on global grassland degradation. *Environmental Earth Science*, 72: 4273–4282.
<https://doi.org/10.1007/s12665-014-3322-6>
- Gioria M, Osborne B. 2010. Similarities in the impact of three large invasive plant species on soil seed bank communities. *Biological Invasions*, 12(6): 1671–1683. DOI: 10.1007/s10530-009-9580-7
- Gioria M, Pyšek P, Moravcová L. 2012. Soil seed banks in plant invasions: Promoting species invasiveness and long-term impact on plant community dynamics. *Preslia*, 84(2): 327–350.
- Götzenberger L, de Bello F, Bråthen KA, Davison J, Dubuis A, Guisan A, Lepš J, Lindborg R, Moora M, Pärtel M, Pellissier L, Pottier J, Vittoz P, Zobel K, Zobel M. 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87(1): 111–127. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x
- Harper JL. 1977. *Population biology of plants*. London: Academic Press.
- Harpole WS, Sullivan LL, Lind EM, Firn J, Adler PB, Borer ET, Chase JD, Fay PA, Hautier Y, Hillebrand H, MacDougall AS, Seabloom EW, Williams R, Bakker JD, Cadotte MW, Chaneton EJ, Chu C, Cleland EE, D’Antonio C, Davis KF, Gruner DS, Hagenah N, Kirkman K, Knops JMH, La Pierre KJ, McCulley RL, Moore JL, Morgan JW, Prober SM, Risch AC, Schuetz M, Stevens CJ, Wragg PD. 2016. Addition of multiple limiting resources reduces grassland diversity. *Nature*, 537(7618): 93–96.
<https://doi.org/10.1038/nature19324>
- Hautier Y, Niklaus PA, Hector A. 2009. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*, 324(5927): 636–638.
<https://doi.org/10.1126/science.1169640>
- Hautier Y, Zhang P, Loreau M, Wilcox KR, Seabloom EW, Borer ET, Byrnes JEK, Koerner SE, Komatsu KJ, Lefcheck JS, Hector A, Adler PB, Alberti J, Arnillas CA, Bakker JD,

- Brudvig LA, Bugalho MN, Cadotte M, Caldeira MC, Carroll O, Crawley M, Collins SL, Daleo P, Dee LE, Eisenhauer N, Eskelinen A, Fay PA, Gilbert B, Hansar A, Isbell F, Knops JMH, MacDougall AS, McCulley RL, Moore JL, Morgan, JW, Mori AS, Peri PL, Pos ET, Power SA, Price JN, Reich PB, Risch AC, Roscher C, Sankaran M, Schütz M, Smith M, Stevens C, Tognetti PM, Virtanen R, Wardle GM, Wilfahrt PA, Wang S. 2020. General destabilizing effects of eutrophication on grassland productivity at multiple spatial scales. *Nature Communications*, 11(1): 1–9. DOI: 10.1038/s41467-020-19252-4
- Hilhorst HW, Karssen CM. 1989. Nitrate reductase independent stimulation of seed germination in *Sisymbrium officinale* L.(hedge mustard) by light and nitrate. *Annals of Botany*, 63(1): 131-7.
- Hillebrand H, Blasius B, Borer ET, Chase JM, Downing JA, Eriksson BK, Filstrup CT, Harpole WS, Hodapp D, Larsen S, Lewandowska AM, Seabloom EW, van de Waal DB, Ryabov AB. 2018. Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. *Journal of Applied Ecology*, 55(1): 169–184. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12959>
- Hodapp D, Borer ET, Harpole WS, Lind EM, Seabloom EW, Adler PB, Alberti J, Arnillas CA, Bakker JD, Biederman L, Cadotte M, Cleland SE, Collins S, Fay PA, Firn J, Hagenah N, Hautier Y, Iribarne O, Knops JMH, McCulley RL, MacDougall A, Moore JL, Morgan JW, Mortensen B, La Pierre KJ, Risch AC, Schütz M, Peri P, Stevens CJ, Wright J, Hillebrand H. 2018. Spatial heterogeneity in species composition constrains plant community responses to herbivory and stabilizing47o. *Ecology Letters*, 21(9): 1364–1371. <https://doi.org/10.1111/ele.13102>
- Holm LG, Plucknett DL, Pancho JV, Herberger JP. 1991. *The World's Worst Weeds*. Malabar: Krieger Publication Company.
- Hopfensperger KN. 2007. A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. *Oikos*, 116: 1438–1448.

- Hubbell SP. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. New Jersey: Princeton University Press.
- Huenneke FL, Hamburg SP, Koide R, Mooney HA, Vitousek PM, Huenneke LF, Hamburg SP, Koide R, Mooney HA, Vitousek PM. 1990. Effects of Soil Resources on Plant Invasion and Community Structure in Californian Serpentine Grassland. *Ecology*, 71(2): 478–491.
- Ineichen S, Marquardt S, Kreuzer M, Reidy B. 2020. Forage quality of species-rich mountain grasslands subjected to zero, PK and NPK mineral fertilization for decades. *Grass Forage Science*, 75: 385–397. <https://doi.org/10.1111/gfs.12488>
- INIA-GRASS. 2018. Agroclimatic data bank 1965–2019. Estación experimental Treinta y Tres, Uruguay. [En línea]. 4 abril 2022. <http://www.inia.uy/gras/Clima/Banco-datos-agroclimatico>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2015.10.006>
- Keddy PA. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2): 157–164. DOI: 10.2307/3235676
- Kellogg EA. 2015. Flowering plants. Monocots: Poaceae. En: Kubitzki K. (Ed.). Volume 13 of *The Families and Genera of Vascular Plants*. Switzerland: Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-15332-2>
- Kiehl K, Kirmer A, Donath TW, Rasran L, Hölzel N. 2010. Species introduction in restoration projects – Evaluation of different techniques for the establishment of semi-natural grasslands in Central and Northwestern Europe. *Basic and Applied Ecology*, 11(4): 285–299. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.12.004>
- Kitajima K, Tilman D. 2016. Seed banks and seedling on an experimental establishment productivity gradient. *Oikos*, 76(2): 381–391.

- Laliberté E, Zemimik G, Turner BL. 2014. Environmental filtering explains variation in plant diversity along resource gradients. *Science*, 345(6204): 1602–1605. DOI: 10.1126/science.1256330
- Legendre P, De Cáceres M. 2013. Beta diversity as the variance of community data: Dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, 16(8): 951–963. DOI: 10.1111/ele.12141
- Lezama F, Pereira M, Altesor A, Paruelo JM. 2019. Grasslands of Uruguay: Classification based on vegetation plots. *Phytocoenologia*, 49(3): 211–229.
<https://doi.org/10.1127/phyto/2019/0215>
- Liu W, Liu L, Yang X, Deng M, Wang Z, Wang P, Yang S, Li P, Peng Z, Yang L, Jiang L. 2021. Long-term nitrogen input alters plant and soil bacterial, but not fungal beta diversity in a semiarid grassland. *Global Change Biology*.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA. 2001. Ecology: Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 294(5543): 804–808. <https://doi.org/10.1126/science.1064088>
- Loydi A, Zalba SM, Distel RA. 2012. Viable seed banks under grazing and exclosure conditions in montane mesic grasslands of Argentina. *Acta Oecologica*, 43: 8–15.
<https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.05.002>
- Ma Z, Ma M, Baskin JM, Baskin CC, Li J, Du G. 2014. Responses of alpine meadow seed bank and vegetation to nine consecutive years of soil fertilization. *Ecological Engineering*, 70: 92–101. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2014.04.009
- Ma F, Zhang F, Quan Q, Song B, Wang J, Zhou Q, Niu S. 2021. Common Species Stability and Species Asynchrony Rather than Richness Determine Ecosystem Stability Under Nitrogen Enrichment. *Ecosystems*, 24(3): 686–698. DOI: 10.1007/s10021-020-00543-2

- Ma M, Collins SL, Ratajczak Z, Du G. 2021. Soil Seed Banks, Alternative Stable State Theory, and Ecosystem Resilience. *BioScience*, 71(7): 697–707. DOI: 10.1093/biosci/biab011
- Machado VM, Santos JB, Pereira IM, Lara RO, Cabral CM, Amaral CS. 2013. Avaliação do banco de sementes de uma área em 50tabili de recuperação em cerrado campes- tre. *Planta Daninha*, 31(2): 303–312. <https://doi.org/10.1590/S0100-83582013000200007>
- Martin LM, Wilsey BJ. 2015. Differences in beta diversity between exotic and native grasslands vary with scale along a latitudinal gradient. *Ecology*, 96(4): 1042–1051. DOI: 10.1890/14-0772.1
- Mau-Crimmins TM. 2007. Effects of removing *Cynodon dactylon* from a recently abandoned agricultural field. *Weed Research*, 47(3): 212–221. DOI: 10.1111/j.1365-3180.2007.00556.x
- Mayor MD, Bóo RM, Peláez DV, Elía O. 2003. Seasonal variation of the soil seed bank of grasses in central Argentina as related to grazing and shrub cover *Journal of Arid Environments*, 53: 467–477.
- Minervini-Silva GH, Overbeck GE. 2020. Soil seed bank in a subtropical grassland under different grazing intensities. *Acta Botanica Brasilica*, 34(2): 360–370. <https://doi.org/10.1590/0102-33062019abb0297>
- Ochoa-Hueso R, Manrique E. 2010. Nitrogen fertilization and water supply affect germination and plant establishment of the soil seed bank present in a semi-arid Mediterranean scrubland. *Plant Ecology*, 210(2): 263–273. DOI: 10.1007/s11258-010-9755-4
- Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O’Hara RB. 2020. VEGAN: Community Ecology Package. [En línea]. 7 octubre 2022. <http://cran.r-project.org>.

- Panario D, Gutierrez O, Achkar M, Bartesaghi L, Ceroni M. 2015. Clasificación y mapeo de ambientes de Uruguay. En: Brazeiro A. (Ed.). Eco-regiones de Uruguay: Biodiversidad, presiones y conservación. Aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad. Facultad de Ciencias, CIEDUR, VS-Uruguay, SZU. 32-45.
- Pañella PG, Cardozo G, Cuadro R, Reyno R, Lezama F. 2020. La fertilización fosforada disminuye la riqueza y aumenta el número de especies exóticas de plantas en pastizales intersebrados con leguminosas. *Ecología Austral*, 30(3): 354–365.
<https://doi.org/10.25260/ea.20.30.3.0.1063>
- Pañella PG, Guido A, Jaurena M, Cardozo G, Lezama F. En prensa. Fertilization and over-seeding legumes on native grasslands leads to a hardly reversible degraded state. *Applied Vegetation Science*: e12693. DOI: 10.1111/avsc.12693
- Pons TL. 1989. Breaking of seed dormancy by nitrate as a gap detection mechanism. *Annals of Botany*, 63(1): 139–143. DOI: 10.1093/oxfordjournals.aob.a087716
- Preliasco M, Rivero R. 2011. Poisoning of cattle by *Senecio* spp. In Uruguay. En: Riet-Correa F, Pfister J, Schild AL, Wierenga T. (Eds.). *Poisoning by Plants, Mycotoxins and Related Toxins*. London: CAB. 198 – 206.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [En línea]. 10 octubre 2022.
<https://www.R-project.org/>.
- Roberts HA. 1981. Seed banks in soils. *Advances in Applied Biology*, 6: 1–55.
- Rabinowitz D, Rapp JK. 1980. Seed rain in a North American tall grass prairie. *Journal of Applied Ecology*, 17: 793-802.
- Rosengurtt B, Arrillaga BR, Izaguirre P. 1970. Gramíneas Uruguayas. Colección Ciencias 5, Montevideo. 489 p.
- Rusch G, van der Maarel E. 1992. Species Turnover and Seedling Recruitment in Limestone Grasslands. *Oikos*, 63(1): 139. DOI: 10.2307/3545523

- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NLR, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459): 1770–1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Scotton M, Piccinin L, Dainese M, Sancin F. 2009. Seed harvesting for ecological restoration: Efficiency of haymaking and seed-stripping on different grassland types in the eastern Italian alps. *Ecological Restoration*, 27(1): 66–75. <https://doi.org/10.3368/er.27.1.66>
- Scotton M, Rossetti V. 2021. Effects of stabilizing on grass and forb gamic reproduction in semi-natural grasslands. *Scientific Reports*, 11(1): 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-98756-5>
- Sharif-Zadeh F, Murdoch AJ. 2000. The effects of different maturation conditions on seed dormancy and germination of *Cenchrus ciliaris*. *Seed Science Research*, 10(4): 447–457. DOI: 10.1017/S0960258500000490
- Smith OH, Petersen GW, Needelman BA. 1999. Environmental Indicators of Agroecosystems. *Advances in Agronomy*. 69: 75–97. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60947-5](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60947-5)
- Soriano A, León RJC, Sala OE, Lavado RS, Deregibus VA, Cauhépé MA, Scaglia OA, Velázquez CA, Lemcoff JH. 1992. Rio de la Plata Grasslands. En: R. T. Coupland. (Ed.). *Ecosystems of the World: Natural Grasslands*. Amsterdam: Elsevier. 367 – 407.
- Sternberg M, Gutman M, Perevolotsky A, Kigel J. 2003. Effects of grazing on soil seed bank dynamics: an approach with functional groups. *Journal of Vegetation Science*, 14: 375-386
- Stotz GC, Gianoli E, Cahill JF. 2019. Biotic homogenization within and across eight widely distributed grasslands following invasion by *Bromus inermis*. *Ecology*, 100(7): 1–13. <https://doi.org/10.1002/ecy.2717>

- Sykes MT, van der Maarel E, Peet RK, Willems JH. 1994. High species mobility in species-rich plant communities: An intercontinental comparison. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 29(4): 439–448. DOI: 10.1007/BF02883142
- Texeira M, Altesor A. 2009. Small-scale spatial dynamics of vegetation in a grazed Uruguayan grassland. *Austral Ecology*, 34(4): 386–394.
<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.01940.x>
- Thompson K, Grime JP. 1979. Seasonal Variation in the Seed Banks of Herbaceous Species in Ten Contrasting Habitats. *The Journal of Ecology*, 67(3): 893. DOI: 10.2307/2259220
- Tiscornia G, Jaurena M, Baethgen W. 2019. Drivers, process, and consequences of native grassland degradation: Insights from a literature review and a survey in Río de la Plata grasslands. *Agronomy*, 9(5): 8–12. <https://doi.org/10.3390/agronomy9050239>
- Valkó O, Deák B, Török P, Tóth K, Kiss R, Kelemen A, Migléc T, Sonkoly J, Tóthmérész B. 2021. Dynamics in vegetation and seed bank composition highlight the importance of post-restoration management in sown grasslands. *Restoration Ecology*, 29(1): e13192. <https://doi.org/10.1111/rec.13192>
- van der Maarel E., Sykes MT. 1993. Small-scale plant species turnover in grasslands: the carousel model and a new niche concept. *Journal of Vegetation Science*, 4: 179–188.
- Vellend M. 2001. Do commonly used indices of beta-diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science*, 12: 545–552.
- Vellend M, Srivastava DS, Anderson KM, Brown CD, Jankowski JE, Kleynhans EJ, Kraft NJB, Letaw AD, Macdonald AAM, Maclean JE, Myers-Smith IH, Norris AR, Xue X. 2014. Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos*, 123(12): 1420–1430. DOI: 10.1111/oik.01493
- Venables WN, Ripley BD. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Berlin: Springer.

- Vieira, M. de S., Bonilha, C. L., Boldrini, I. I., & Overbeck, G. E. 2015. The seed bank of subtropical grasslands with contrasting land-use history in southern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 29(4), 543–552. DOI: 10.1590/0102-33062015abb0026
- Vieira M de S, Overbeck GE. 2020. Small seed bank in grasslands and tree plantations in former grassland sites in the South Brazilian highlands. *Biotropica*, 52(4): 775–782. <https://doi.org/10.1111/btp.12785>
- Vitousek PM, D’Antonio CM, Loope LL, Westbrooks R. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84: 468-478
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM. 1997. Human domination of Earth’s ecosystems. *Science*, 277(5325): 494–499. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.494>
- von Blanckenhagen B, Poschold P. 2005. Restoration of calcareous grasslands: the role of the soil seed bank and seed dispersal for stabilizing processes. *Biotechnology, Agronomy and Society and Environment*, 9(2): 143–149.
- Wang Y, Niu X, Zhao L, Liang C, Miao B, Zhang Q, Zhang J, Schmid B, Ma W. 2020. Biotic stability mechanisms in Inner Mongolian grassland: Biotic stability mechanisms in grassland. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1928). DOI: 10.1098/rspb.2020.0675
- Weigelt A, Weisser WW, 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(8): 1695–1706. <https://doi.org/10.5194/bg-6-1695-2009>
- Whittaker RH. 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological monographs*, 30(3): 279-338.
- Willems JH, Bik LPM. 1998. Restoration of high species density in calcareous grassland: the role of seed rain and soil seed bank. *Applied Vegetation Science*, 1(1): 91–100. DOI: 10.2307/1479088

- Wilsey BJ, Martin LM, Polley HW. 2005. Predicting plant extinction based on species-area curves in prairie fragments with high beta richness. *Conservation Biology*, 19(6): 1835–1841. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2005.00250.x
- Wilson JB, Peet RK, Dengler J, Pärtel M. 2012. Plant species richness: The world records. *Journal of Vegetation Science*, 23(4): 796–802. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01400.x>
- Xu Z, Wan S, Ren H, Han X, Li MH, Cheng W, Jiang Y. 2012. Effects of water and nitrogen addition on species turnover in temperate grasslands in northern China. *PloS ONE*, 7(6): 1–9. DOI: 10.1371/journal.pone.0039762
- Yachi S, Loreau M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(4): 1463–1468. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.4.1463>
- Yang G, Zhang Y, Yang X, Liu N, Rillig MC, Veresoglou SD, Wagg C. 2020. Mycorrhizal suppression and phosphorus addition influence the stability of plant community composition and function in a temperate steppe. *Oikos*, 130(3): 354–365. DOI: 10.1111/oik.07610
- Yang G, Ryo M, Roy J, Hempel S, Rillig MC. 2021. Plant and soil biodiversity have non-substitutable stabilizing effects on biomass production. *Ecology Letters*, 24(8): 1582–1593. DOI: 10.1111/ele.13769
- Zhang Y, Feng J, Loreau M, He N, Han X, Jiang L. 2019. Nitrogen addition does not reduce the role of spatial asynchrony in stabilizing grassland communities. *Ecology Letters*, 22(4): 563–571. DOI: 10.1111/ele.13212
- Zobel M. 2016. The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity. *Journal of Vegetation Science*, 27(1): 8–18. DOI: 10.1111/jvs.12333

3. COSECHA DE SEMILLAS PARA LA RESTAURACIÓN DE PASTIZALES: IMPORTANCIA DEL MÉTODO Y LA FECHA DE COLECTA

3.1. RESUMEN

El actual fenómeno de intensificación agrícola-ganadera resulta frecuentemente en la degradación de pastizales. Una de las consecuencias es la pérdida de diversidad. Por lo tanto, la restauración a través de la reintroducción de especies nativas se torna necesaria. Esto puede lograrse por medio de la cosecha de semillas de pastizales nativos, para lo cual existen múltiples métodos descritos a nivel mundial, pero poco se sabe sobre su efectividad en los pastizales del Río de la Plata. En este trabajo, se evaluó el desempeño de la cosecha mecánica de semillas en un pastizal de la región basáltica del Uruguay. El experimento analizó las mezclas de semillas obtenidas en diciembre (primavera) y febrero (verano) con dos métodos: cosechadora de cepillo y heno seco. Se realizaron colectas manuales para conocer la producción de semillas en pie y contrastar los resultados del heno y cepillo. Se evaluó el peso de las mil semillas, su proporción de germinación, la riqueza y el número de diásporas como semillas y emergencias, la transferencia absoluta (riqueza de las emergencias respecto a la riqueza del sitio donante), la similitud con el campo donante y la composición. La cosechadora en diciembre tuvo una alta germinación (64 %) y peso de las mil semillas (0,84 g), una transferencia absoluta baja (43 %), y un 2 % de las semillas y 5 % de las emergencias respecto a la producción de semillas en pie. En febrero, la germinación y el peso de las mil semillas fueron bajos (20 % y 0,19 g), la transferencia absoluta intermedia (66 %), y presenta un 58 % y 44 % de las semillas y emergencias presentes en la producción de semillas en pie. El heno en diciembre tenía una germinación y peso similares (15 % y 0,37 g), una transferencia absoluta intermedia (70 %), y un 42 % de las semillas y 26 % de las emergencias respecto a la producción de semillas en pie. En febrero, la germinación fue baja (9 %), el peso, intermedio (0,39 g), la transferencia absoluta intermedia a alta (80 %)

y se encontró un 154 % y 50 % de semillas y emergencias respecto a la producción de semillas en pie. La similitud de los diversos métodos respecto a la vegetación en pie fue intermedia a baja. La composición de especies se diferenció más entre métodos en diciembre que en febrero. En diciembre, el método tuvo una influencia marcada en la mezcla de semillas cosechada, mientras que en febrero ambas dieron resultados similares. La cosechadora de cepillo brinda el potencial de cosechar mezclas de semillas con un alto poder germinativo, a la vez de ser un método no destructivo. El heno seco es efectivo y similar a la producción de semillas en pie para ambas fechas y colecta un elenco más amplio de especies, pero no garantiza una alta germinación.

Palabras clave: restauración, cosecha, pastizal nativo, semillas, germinación, cosechadora de cepillo, heno seco

3.2 SUMMARY

Current global trends in agricultural intensification often result in degraded grassland communities. Restoration through the reintroduction of native species is needed. This can be achieved through the harvest of seeds from natural grasslands. Various methods are available, but little is known about their performance in the Río de la Plata grasslands. We evaluated the efficiency of mechanical seed harvesting in a grassland of northern Uruguay. The experiment assessed the seed-mixtures obtained in both spring and summer from two harvesting methods: seed stripper with pull-type equipment and the collection of dry hay. Hand collection was done to assess the standing seed yield, used to contrast the results of both seed stripper and hay. We assessed the germination proportion, richness and number of diaspores as seed and seedling, absolute transfer rate (number of species as seedling with respect to species in the donor site), similarity with donor site and composition. Seed-stripper in spring had high germination (64 %), low absolute transfer (43 %), while efficiency in number of seeds and seedlings was 2 % and 5 % in comparison to the standing seed yield. In summer,

germination was low (20 %), absolute transfer was intermediate (66 %), but efficiency for seeds was 58 % and for seedlings 44 % of the amount present in the standing seed yield. Dry hay in spring had similar germination (15 %), intermediate transfer (70 %), while abundance and richness efficiency for seeds was 42 % and 64 %, and for seedlings 26 % and 74 %. Germination was low in summer (9 %), but absolute transfer was high (80%) and efficiency for seeds was 154 % and for seedlings 50 %. Similarity to donor site was intermediate to low depending on the method. In spring, the method has a strong influence on the seed-mixture obtained, while in summer both yield similar results. Seed-stripper entails the potential of harvesting seed-mixtures with high germination, while being non-destructive. Dry hay is effective and similar to standing seed yield in both seasons, but does not guarantee high germination.

Keywords: restoration, harvest, native grasslands, seeds, germination, brush harvester, dry hay

3.3. INTRODUCCIÓN

Los pastizales nativos son uno de los ecosistemas con mayor diversidad de plantas a nivel mundial (Wilson et al. 2012), fundamentales para la conservación de la biodiversidad de múltiples niveles tróficos (Gossner et al. 2016). Esto les da un gran valor de conservación y sostiene gran cantidad de servicios ecosistémicos (Loreau et al. 2001; Bengtsson et al., 2019). Actualmente, los cambios en el uso del suelo y la degradación ecosistémica son dos de las mayores amenazas a esta biodiversidad (Sala et al. 2000; Haines-Young 2009). Paralelamente, el abandono de campos agrícolas por cambios en la coyuntura económica o social es un fenómeno cada vez más frecuente (Ramankutty y Foley 1999). Esto lleva a agroecosistemas degradados, que no necesariamente retornan a una condición de pastizal nativo de manera espontánea (Omacini et al. 1995; Tognetti y Chaneton 2012), o donde este retorno puede tomar un largo período, y será dependiente de la matriz que lo rodea (Fensham et al. 2016).

Los pastizales del Río de la Plata (PRP) son uno de los biomas de pastizal más grandes del mundo, cubriendo 700000 km², incluyendo el sur de Brasil, Uruguay y Corrientes (Argentina), comprendidos en la ecoregión de los Campos, y el noreste de Argentina, comprendido en la ecoregión de la Pampa (Soriano et al. 1992). A la par de las tendencias mundiales, en las últimas décadas se ha registrado una pérdida neta en la cobertura de pastizales nativos, concomitantemente a un aumento en la cobertura de cultivos anuales (*e. g.*, soja, maíz) y forestación (Jobbágy et al. 2006; Baldi y Paruelo 2008; Henwood 2010; Baeza y Paruelo 2020), lo cual implica un decrecimiento en la provisión de servicios ecosistémicos (Overbeck et al. 2007; Paruelo et al. 2016). Esto hace necesario explorar técnicas de restauración para la región como una forma de mitigar y revertir algunos impactos ocasionados por la degradación y el avance del frente agrícola.

La restauración puede ser entendida como el proceso de asistir la recuperación de un ecosistema que ha sido degradado o transformado, restableciendo o aproximando sus aspectos estructurales y/o funcionales a un sistema de referencia (SER 2004). Un método común es el restablecimiento de su flora, ya sea apuntando a abarcar el elenco más amplio posible de especies o a unas pocas especies objetivo de interés ecológico (Jackson et al. 1995; Bakker y Wilson 2004; SER 2004; Nery et al. 2013). En el apartado anterior de esta tesis, se estudió la posibilidad de recuperar sitios degradados por medio de su banco de semillas, lo cual demostró ser infructuoso, dado que el elenco identitario del pastizal nativo no se encontró representado en el banco. Por ende, para asistir a la restauración, se vuelve necesario procurar material de propagación de origen nativo, donde la vegetación que se busca restablecer debe coincidir con la vegetación propia del área.

El método de obtención de diásporas (de ahora en más, semillas) escogido para la restauración será de gran relevancia en función de las especies disponibles y la verosimilitud del método en su contexto (Kiehl et al. 2006; Scotton et al. 2012; Haslgrüble et al. 2014). Un posible modo de obtener semillas es el cultivo de mezclas de semillas nativas con salida comercial, una práctica usual en algunos países (Scotton et al. 2012).

Esta opción tiene como contraindicación la falta de especies raras, el peligro de erosión genética de las poblaciones locales de plantas (Rometsch 2009), y la necesidad de generar una estructura de mercado que lo sostenga en los países donde esto aún no existe. Por otro lado, se puede apelar a la obtención de material de propagación directamente de pastizales nativos. Existen diversos métodos para la cosecha de semillas de pastizales (entendidos como sitios donantes), una alternativa más económica y de fácil acceso donde aún existen relictos de pastizales, garantizando la manutención de la diversidad genética de las poblaciones locales (Höfner et al. 2021). El método más común es la transferencia de heno fresco o seco, en el que la vegetación es cortada y transportada al sitio receptor de manera inmediata en el primer caso o dejándola secar previamente en el segundo (Kiehl et al. 2010). También es común el uso de una cosechadora de cepillo tirada por un vehículo con cerdas que al girar capturan las semillas, que luego almacena en una tolva (Pereira et al. 2017). Este método tiene la ventaja de no ser destructivo y que sólo cosecha el material que se encuentra en un estado óptimo de maduración, que se desprende con facilidad de la vegetación. Por último, la colecta manual es el método de transferencia más fiel del material en pequeñas áreas, que permite ser muy exhaustivo, pero es sumamente laborioso (Steinauer 2003). Los mecanismos de dispersión de las especies presentes en el sitio donante repercutirán sobre la capacidad de los diversos métodos para cosecharlas. En pastizales, es común que dominen especies con estructuras asociadas a la anemocoria, pero también existen múltiples especies adaptadas a la ectozoocoria y endozoocoria (Janzen 1984; Collins y Uno 1985; Minervini-Silva y Overbeck 2021). Estas características llevarán a que los diversos métodos prioricen algunas especies sobre otras, diferenciando la composición del material cosechado (*e. g.*, Kiehl et al. 2010, Albert et al. 2019).

Por otro lado, la elección de las fechas de cosecha también impactará sobre las mezclas de semillas que se obtienen (Bischoff et al. 2018). Una sola instancia de cosecha puede implicar que algunas especies ya hayan semillado, mientras otras aún no se

encuentren en estado reproductivo o sus semillas no estén maduras, resultando en un elenco incompleto (Kiehl et al. 2006; Edwards et al. 2007). La mayoría de los trabajos publicados exploran una única fecha o varias fechas cercanas (lapso de semanas) en busca del momento óptimo de madurez de la mayoría de las semillas (e.g., Scotton et al. 2009; Klimkowska et al. 2010; Scotton et al. 2012; Willand et al. 2013; Scotton y Ševčíková 2017; Pilon et al. 2018; Thomas et al. 2019). En pocos casos es contemplada una estacionalidad en la producción de semillas, con cosechas separadas por márgenes de meses (e.g., Edwards et al. 2007; Le Stradic et al. 2014; Bischoff et al. 2018). Este es un punto que debe ser tenido en cuenta para pastizales de marcada estacionalidad. Dadas las condiciones de precipitación y temperatura, los Campos de los PRP se entienden como templados a subtropicales, codominados por especies C3 y C4 con actividad fotosintética a lo largo de todo el año (Ehleringer 2005; Oyarzabal et al. 2019), con un gran número de especies que no comparten un patrón fenológico (León y Bertiller 1982). Estos pastizales son caracterizados como mesotérmicos, mezclando especies que florecen entre verano y otoño (megatérmicas, entendidas como estivales) con especies que florecen entre primavera y verano temprano (microtérmicas, entendidas como invernales), con picos de fructificación disyunta (Rosengurtt 1970; Burkart 1975; León y Bertiller 1982). En consecuencia, los patrones fenológicos de estos pastizales contrastan fuertemente con los pastizales que tienen una estación de crecimiento marcada, con períodos limitantes bien definidos (invierno frío o estación seca) con etapas fenológicas de cada especie que se suceden regularmente y son casi coetáneas (West y Wein 1971; French y Sauer 1974). La marcada estacionalidad de los PRP implica que, a diferencia de la mayoría de los trabajos de restauración publicados hasta ahora (e. g. Scotton et al. 2009; Klimkowska et al. 2010; Scotton et al. 2012; Willand et al. 2013; Scotton et al. 2017; Pilon et al. 2018; Thomas et al. 2019), las fechas de cosecha para la región requieren contemplar esta fenología particular, teniendo presente que la separación de meses puede apelar a elencos completamente distintos de especies.

La evaluación de una técnica específica de cosecha debe contemplar su desempeño en función de la transferencia de especies, el número de especies cosechadas con respecto a las especies del sitio donante, la eficiencia, el número de propágulos cosechados con respecto a los disponibles en el sitio donante, y la composición obtenida, la identidad y abundancia relativa de las diversas especies. A su vez, será relevante el impacto que la técnica tenga en el campo donante (e.g., la transferencia de terrones junto al horizonte superficial de suelo es un método sumamente efectivo, pero implica un daño pronunciado en el campo donante), y que esta sea flexible en cuanto al sitio de cosecha (e.g., sitios de pendiente pronunciada o gran rocosidad donde no toda maquinaria puede ser utilizada) (Morgan y Collicutt 1994). El desempeño variará según la estructura del pastizal, por la presencia de arbustivas u otras especies que dificulten el pasaje de maquinaria, y la composición de especies en función de sus diversos mecanismos de dispersión, dependiente de técnicas más o menos generalistas, o que prioricen especies con propágulos de características determinadas (Scotton et al. 2018).

En el pasado se han experimentado diversas técnicas de cosecha de pastizales nativos, en ensayos principalmente concentrados en Europa y Estados Unidos (e. g., Edwards et al. 2007; Kiehl et al. 2010; Albert et al. 2019), con la producción de múltiples manuales que guían en las diversas técnicas y formas de evaluación (e. g., Steinauer 2003; Gardner 2011; Scotton et al. 2012; Kiehl et al. 2014). Sin embargo, estos métodos han sido poco utilizados en el cono sur, donde sólo algunas técnicas han sido puestas a prueba a gran escala y las prácticas aún se encuentran en etapas iniciales de evaluación. Vieira (2018) y Thomas et al. (2019) hicieron uso del heno en los Campos de Rio Grande do Sul, Brasil (PRP), y encontraron que no fue un método efectivo para la transferencia de especies. Por otra parte, Porto et al. (2022) encontraron que el heno seco fue sumamente efectivo en pastizales costeros del sur de Brasil. Puthod et al. (2020) probaron la colecta manual de algunas especies de la Pampa argentina, método que demostró ser efectivo en pequeña escala, pero no podría ser usado para una restauración de muchas especies

a gran escala. Urge la necesidad de encontrar modos de propagación de especies efectivos para la restauración de pastizales en la región. Hasta la fecha, tampoco existen muchos trabajos que evalúen la germinación del material cosechado o cuenten las semillas previo a la etapa de siembra, un ejercicio que ayudaría a entender posibles fallos de implantación en el proceso de restauración, dando a conocer la disponibilidad de semillas y su potencial germinativo (Haslgrübler et al. 2014; Wagner et al. 2021).

A partir de este contexto emerge el objetivo de este trabajo: conocer el desempeño de distintos métodos y la fecha de cosecha de un pastizal nativo de los PRP en busca de herramientas para la restauración. Para esto, se valdrá de diferentes combinaciones de cosechas de semillas a partir de dos métodos (heno seco y cepillo) y dos fechas (diciembre y febrero), puestas a prueba en un pastizal nativo de la ecorregión Cuesta Basáltica (Panario et al. 2015). Para evaluarlas, se buscará conocer su peso, germinación, transferencia de especies y eficiencia en número de propágulos cosechados en función de la vegetación del campo donante y la producción de semillas en pie del sitio (el potencial disponible de semillas), conocido por medio de una colecta manual de semillas. Se explorará como se vincula la mezcla obtenida a la composición del campo donante y al potencial de semillas en pie. Asimismo, se buscará interpretar la composición asociada a cada fecha y método a partir de las especies dominantes asociadas a cada fecha y método. Se espera que las cosechas se distingan entre sí en su cantidad, diversidad, capacidad de germinación y similitud con la vegetación en pie en función de las técnicas de cosecha. Específicamente, se espera que especies invernales se encuentren asociadas a las cosechas de diciembre, y que especies estivales se encuentren asociadas a las cosechas de febrero. También se espera que el heno sea un método más generalista, abarcando un elenco amplio de especies sin distinción de acuerdo a sus mecanismos de dispersión, mientras que la cosechadora de cepillo será un método más restringido, cosechando ante todo especies con adaptaciones para la anemocoria y ectozoocoria, o de propágulos livianos. Así mismo, es esperable que al depender de que los propágulos

se desprendan con facilidad de las inflorescencias, y por ende se encuentren más maduras pero en menor cantidad, la cosechadora de cepillo tenga una mayor proporción de germinación y una menor eficiencia con respecto al heno. Por último, es esperable que todo lo anteriormente detallado impacte sobre la composición de la mezcla obtenida con cada técnica, y sobre su similitud con el campo donante.

3.4. MATERIALES Y MÉTODOS

3.4.1. Sitio donante

El sitio donante se ubica en la estancia Las Golondrinas de la colonia Juan Gutiérrez (Paysandú, Uruguay; 57°18'16"O, 32°11'28"S), ubicada en la ecorregión Cuesta Basáltica (Panario et al. 2015). Particularmente, el sitio experimental se caracteriza por suelos medios a profundos. La vegetación dominante de la región es el pastizal nativo, principalmente perteneciente a la subcomunidad IIIb *Ruellia morongii-Steinchisma hians* (Lezama et al. 2019). Se trabajó en un potrero de 16,8 ha, en el que se cultivó trigo en el año 1998 y 1999 y luego se restauró de manera pasiva a un pastizal nativo que cuenta con un pastoreo moderado. La región presenta una temperatura anual promedio de 18 °C, con un promedio de 11,7 °C en el mes más frío y 24 °C en el más caluroso, y una precipitación anual promedio de 1322 mm (Dirección Nacional de Meteorología Uruguay 2022).

3.4.2. Ensayo de cosecha

En septiembre de 2019 se excluyó el pastoreo del potrero para permitir a la vegetación crecer y maximizar la cantidad de semillas obtenidas. A continuación, se definieron cuatro bloques en función de la posición topográfica, dentro de los que se marcaron seis parcelas de 100 m² (24 parcelas en total), con espacio adyacente para transitar sin perturbar los sitios a cosechar. Posteriormente, se asignó de manera aleatoria un tratamiento de cosecha a cada una de las seis parcelas:

- colecta heno en diciembre (H-D): vegetación cortada entre el 5 y 6 de diciembre del 2019 con una segadora de disco a una altura de 2 cm. El material se dejó secar dos horas en el campo y luego fue rastrillado, comprimido manualmente y embolsado;

- colecta de heno en febrero (H-F): vegetación cortada entre el 11 y 12 de febrero del 2020. Se siguió el mismo procedimiento que H-D;

- cosechadora de cepillo en diciembre (C-D): cosecha de semillas realizada entre el 5 y 6 de diciembre del 2019 con una cosechadora de cepillo (Pereira et al. 2017) con una rotación hacia abajo, a una altura de 20 cm del suelo, donde el material colectado fue guardado en bolsas de papel;

- cosechadora de cepillo en febrero (C-F): cosecha realizada entre el 11 y 12 de febrero del 2020. Se siguió el mismo procedimiento que C-D;

- producción de semillas en pie en diciembre (PSP-D): realizada entre el 5 y 6 de diciembre del 2019, entendido como el potencial máximo de semillas disponibles en el momento de muestreo (Scotton et al. 2012). Consistió en la colecta manual de todo material reproductivo encontrado en tres subparcelas de 1 x 1 m por parcela, donde el material colectado fue guardado en bolsas de papel;

- producción de semillas en pie en febrero (PSP-F): realizada entre el 11 y 12 de febrero del 2020. Se siguió el mismo procedimiento que PSP-D.

La PSP funcionó como tratamiento control, utilizado para conocer el potencial del campo, contrastar los valores de C y H en cada variable, y elaborar índices.

Se realizaron muestreos florísticos para cada tratamiento previo a la cosecha de cada parcela en tres subparcelas de 1 x 1 m (para el caso de la colecta manual, estas fueron coincidentes con las subparcelas donde se realizaron las colectas de PSP-D y PSP-F) espaciadas 10 m, donde se registraron las especies presentes y se les asignó un valor de cobertura-abundancia (Dengler et al. 2008). Luego de la cosecha de diciembre, el po-

trero fue pastoreado por 10 días con una carga de 2380 kg PV/ha, disminuyendo la biomasa acumulada. Posteriormente fue excluido nuevamente hasta el siguiente evento de cosecha para dar oportunidad al florecimiento.

Para H-D y H-F, inmediatamente luego de llevar las muestras al laboratorio, estas fueron esparcidas sobre un nylon y se las permitió secar completamente para evitar la posible pérdida de semillas por fermentación o putrefacción del material fresco. Posteriormente, el material fue fraccionado con tijera hasta alcanzar un tamaño de entre 5 y 10 cm, que permitiera generar un material homogéneo para extraer submuestras. El material de la producción de semillas en pie (PSP) fue purificado eliminando hojas y tallos, dejando únicamente diásporas (semillas, cápsulas o, en el caso de gramíneas, cariopses junto a sus estructuras de dispersión; Chapman 1996). El material de C-D y C-F no recibió manipulación alguna luego de cosechado. El material cosechado fue pesado en su totalidad. Todo el material cosechado fue almacenado en bolsas de nylon en un espacio sin luz y a temperatura ambiente hasta que se realizó el ensayo de germinación (10 y 7 meses después de la cosecha para las cosechas de diciembre y febrero respectivamente).

Para obtener el peso de las mil semillas (PMS), se siguió el protocolo de ISTA (2019), con modificaciones debido a que se trataba de una mezcla heterogénea de semillas. Se extrajeron nueve submuestras de cada mezcla de las que se contaron, aproximadamente, 100 semillas. Estas eran identificadas, cuantificadas y pesadas (con y sin materia seca en el caso de H-D y H-F). Luego, se sumaban los pesos de las nueve instancias de conteo de cien semillas, dividiéndole por el número de conteos (nueve) y multiplicando el número resultante por diez, obteniendo así el PMS. Además, se midió el peso de las mil semillas junto a la materia seca (PMST) para el caso de H-D y H-F

Paralelamente, en un invernáculo se realizó un ensayo de germinación con el material cosechado. Para esto, se extrajeron tres submuestras de cada mezcla (6 tratamientos x 4 réplicas x 3 submuestras = 72 en total) que fueron sembradas en bandejas de 0,17 m² de área (0,35 x 0,48 m) con sustrato esterilizado a 5 cm de

profundidad. El material fue sembrado a razón 2:1 (peso equivalente al material cosechado en un área dos veces el área de la bandeja a sembrar). Las bandejas fueron distribuidas por bloque en un invernáculo, donde se las dejó germinar bajo riego diario para mantener el sustrato húmedo. Además, se incluyeron 4 bandejas con sustrato sin sembrar a modo de control, para corroborar que no hubiera contaminación de semillas del ambiente. Se registró de forma periódica el número de plántulas, las cuales fueron identificadas e inmediatamente removidas para evitar efectos negativos de la germinación de algunas especies sobre otras. Las plántulas no identificadas fueron trasplantadas a macetas individuales, donde permanecieron hasta poder ser identificadas a nivel de especie, género o familia. El ensayo de germinación fue sostenido durante un período de cuatro meses (septiembre a diciembre del 2020).

3.4.3. Procesamiento y análisis de datos

Se determinó la riqueza de la vegetación establecida, la cual fue comparada en un ANOVA de dos vías (fecha:método). A su vez, se comparó la composición por PERMANOVA, teniendo en cuenta fecha y método.

A partir del PMS, (y el PMST para H-D y H-F), los datos de composición cada mil semillas, y el peso total sembrado en invernáculo para cada mezcla, se computó la abundancia, riqueza y la composición de semillas para la cantidad sembrada en el invernáculo por mezcla. A su vez, se computaron la abundancia, riqueza y composición de emergencias de todas las mezclas. A partir de la abundancia de emergencias dividido la abundancia de semillas, se calculó la proporción de germinación (PG) para el heno, la cosechadora de cepillo y la producción de semillas en pie. El PMS y la PG fueron comparadas para todos los tratamientos (C-D, H-D, PSP-D, C-F, H-F y PSP-F) a través de un ANOVA de dos vías (fecha:método). El número y la riqueza de semillas y emergencias de la PSP-D y PSP-F fueron comparadas a través de un ANOVA de una vía (fecha).

Se calculó la transferencia absoluta (TA) por tratamiento (C-D, H-D, PSP-D, C-F, H-F y PSP-F), entendida como el porcentaje de las especies transferidas que germinaron en relación con el número total de especies del sitio donante (Kiehl et al. 2010). Por otro lado, se calculó transferencia relativa de semillas (TRS) y emergencias (TRE) para la cosechadora de cepillo y el heno, entendida como el porcentaje de especies transferidas por método en relación con el número de especies de la PSP en esa fecha (Kiehl et al. 2010). Luego se calculó la eficiencia de semillas (ES) o emergencias (EE) para la cosechadora de cepillo y el heno, entendido como el porcentaje del número de semillas o emergencias dividido el número de semillas de la PSP en esa fecha. Estos indicadores fueron comparados a través de un ANOVA de dos vías (fecha:método). Pese a que el área originalmente colectada es mayor para la cosechadora de cepillo y el heno que la PSP, lo que implica que puede haber una mayor variabilidad en las submuestras comparadas a través de los índices propuestos, esta es una limitante común al evaluar el desempeño de maquinaria, difícil de circunvalar (e.g., Scotton et al. 2009; Scotton y Ševčíková 2017), y realizar estos índices se considera de interés al permitir relativizar el número de especies y de diásporas colectadas respecto al potencial disponible como semilla en el sitio donante (la PSP).

Se calculó la similitud cuantitativa de Sørensen para todos los tratamientos (C-D, H-D, PSP-D, C-F, H-F y PSP-F) entre la vegetación establecida y las mezclas de semillas, y la vegetación establecida y las emergencias, comparando los índices a través de un ANOVA de dos vías (fecha:método).

Se realizó un PERMANOVA comparando la composición de semillas y emergencias de las distintas mezclas. Los datos de semillas y emergencias promedio de todas las especies por muestra y tratamiento fueron transformados por $\log x+1$, a partir de la cual se calculó la distancia de Bray-Curtis, que fue transformada por la raíz cuadrada para posteriormente realizar un escalamiento no-paramétrico multidimensional (NMDS; paquete de *r* *vegan*; Venables y Ripley 2002; Oksanen et al. 2020). Se aceptaron dos ejes

con 999 permutaciones y un estrés mediano. Se proyectaron los valores de las cinco especies que ajustaban de manera significativa con la mejor correlación (correlación de Pearson, $r^2 > 0,5$ para semillas y $r^2 > 0,7$ para emergencias). Además, se resaltan las cinco especies dominantes (presentes en mayor número) de la mezcla de semillas y emergencias, analizadas junto a las indicadas por el NMDS, en busca de entender los mecanismos de dispersión que les permiten o no ser colectadas.

Se resumen las variables medidas y sus abreviaturas en tabla 1. Todos los análisis estadísticos fueron realizados en el R Studio (2020). Los análisis incluyeron bloques como variable aleatoria cuando fue necesario, y las variables de respuesta fueron transformados por la raíz cuadrada o logaritmo para que los residuales cumplieran los supuestos de normalidad y homocedasticidad. En el caso del PERMANOVA, se incluyó el bloque como factor limitante de las permutaciones (argumento *strata* en función *adonis*, paquete de *r* *vegan*; Oksanen et al. 2020).

Tabla 1. Abreviatura y definición de las variables calculadas.

Variable	Abreviatura	Definición
Peso de las mil semillas	PMS	Peso de mil semillas, distintivo de cada técnica (g)
Peso de las mil semillas total	PMST	Exclusivo para heno, peso de las mil semillas sumado al peso de la materia seca (g)
Peso total sembrado	PTS	Peso sembrado para germinar en invernáculo por metro cuadrado (g/m ²)
Proporción de germinación	PG	Número de emergencias respecto al número de semillas totales para cada técnica (%)
Transferencia absoluta	TA	Riqueza de emergencias respecto a la riqueza en la vegetación del campo donante para cada técnica (%)
Transferencia relativa de semillas	TRS	Riqueza de semillas respecto a la riqueza de semillas de la proporción de semillas en pie en su fecha correspondiente para cada técnica (%)
Transferencia relativa de emergencias	TRE	Riqueza de emergencias respecto a la riqueza de emergencias de la proporción de semillas en pie en su fecha correspondiente para cada técnica (%)
Eficiencia de semillas	ES	Número de semillas respecto al número de semillas de la proporción de semillas en pie en su fecha correspondiente para cada técnica (%)
Eficiencia de emergencias	EE	Número de emergencias respecto al número de emergencias de la proporción de semillas en pie en su fecha correspondiente para cada técnica (%)

3.5. RESULTADOS

En la vegetación establecida se contabilizó un total de 127 especies vegetales, de las cuales 76 se encontraron como semillas y 109 se registraron como emergencias

(anexo 2). Se contabilizó un total de 120072 emergencias. No existieron germinaciones en las bandejas control (sin sembrar). Hubo una variación en la riqueza de la vegetación establecida por fecha que fue, en promedio, de $38,5 \pm 4,3$ en diciembre y de $27,4 \pm 3,2$ en febrero, pero no existieron diferencias entre métodos (tabla 2a). Se encontró una diferencia estadística en la composición por fecha (tabla 2a).

Tabla 2. Estadísticos para la comparación de PERMANOVA, ANOVA de una o dos vías por factor (fecha, método e interacción).

Comparación	Fecha		Método		Fecha:Método	
	F	p	F	p	F	p
a) Vegetación en pie						
Riqueza	168,91	< 0,001	2,4	0,098	1,42	0,248
Composición	7,33	< 0,001	-	-	-	-
b) Producción de semillas en pie						
Número de semillas	3	0,183	-	-	-	-
Riqueza de semillas	40	< 0,001	-	-	-	-
Número de emergencias	17,7	< 0,001	-	-	-	-
Riqueza de emergencias	52,3	< 0,001	-	-	-	-
c) Características de tratamientos						
Peso de las mil semillas	1,32	0,268	0,69	0,515	13	< 0,001
Proporción de germinación	25	< 0,001	22,5	< 0,001	12,9	< 0,001
Composición semillas	11,51	< 0,001	7,31	< 0,001	5,56	< 0,001
Composición emergencias	27,52	< 0,001	16,07	< 0,001	13,6	< 0,001
Transferencia absoluta	0,86	0,3659	28,46	< 0,001	22,43	< 0,001
d) Desempeño de métodos						
Transferencia relativa de emergencias	55,74	< 0,001	23,79	< 0,001	2,75	0,131
Eficiencia de emergencias	38,89	< 0,001	12,33	0,004	10,85	0,006
Transferencia relativa de semillas	7,41	0,0235	2,47	0,15043	0,77	0,403
Eficiencia de semillas	86,757	< 0,001	81,78	< 0,001	17,5	0,002
e) Similitudes						
Semilla-planta	17,97	< 0,001	9,7	0,001	2,85	0,84
Emergencia-planta	5,41	0,032	13,15	< 0,001	8,07	0,003

La PG (figura 1, diferencia significativa para interacción fecha:método, tabla 2c) fue mayor para C-D que el resto de los tratamientos, con un 64 % de las semillas germinadas, por oposición al resto de los tratamientos que variaron entre el 9 y 25 %. El PMS (tabla 3) mostró diferencias significativas para la interacción fecha:método (tabla 2c), mayor para C-D y PSP-F, y menor para C-F y H-F (con un PMST de $2,85 \pm 1$ g), sin distinción en ambos grupos de H-D (con un PMST de $2,4 \pm 1$ g) ni PSP-D.

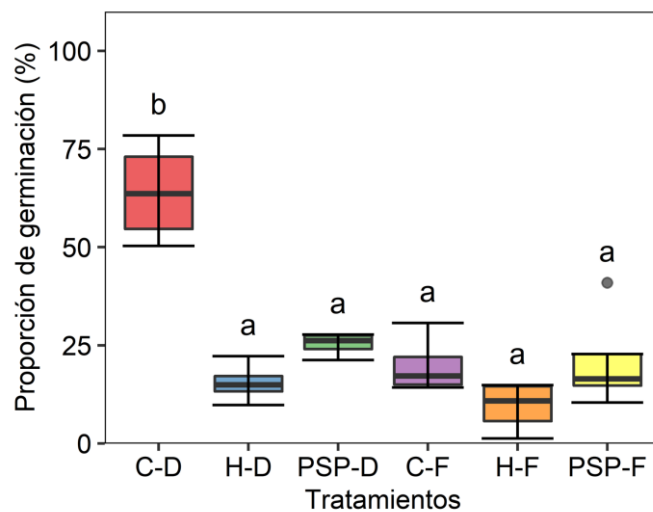


Figura 1. Proporción de germinación (número de emergencias dividido por el número de semillas) de los diversos tratamientos. C-D: cosechadora de cepillo en diciembre. H-D: heno en diciembre. PSP-D: producción de semillas en pie en diciembre. C-F: cosechadora de cepillo en febrero. H-F: heno en febrero. PSP-F: producción de semillas en pie en febrero.

Tabla 3. Valores promedio del peso de mil semillas (PMS) para los distintos tratamientos, así como el peso total sembrado por metro cuadrado en el ensayo de germinación (PTS), originado de una relación 2:1 de área cosechada respecto a la sembrada. C-D: cosechadora de cepillo en diciembre. H-D: heno en diciembre. PSP-D: producción de semillas en pie en diciembre. C-F: cosechadora de cepillo en febrero. H-F: heno en febrero. PSP-F: producción de semillas en pie en febrero.

	C-D	H-D	PSP-D	C-F	H-F	PSP-F
PMS (g)	0,84 ± 0,49 <i>b</i>	0,37 ± 0,13 <i>ab</i>	0,33 ± 0,05 <i>ab</i>	0,19 ± 0,02 <i>a</i>	0,39 ± 0,1 <i>ab</i>	0,69 ± 0,37 <i>b</i>
PTS (g/m ²)	1,56	88,69	49,72	5,96	264,71	44,71

El número de semillas no mostró diferencias significativas entre PSP-D y PSP-F, con 53273 ± 19495 semillas/m² y 38061 ± 15672 semillas/m², respectivamente, pero sí lo hicieron la riqueza de semillas (36 ± 4 y 20 ± 3), el número de emergencias (13103 ± 4923 emergencias/m² y 6482 ± 2670 emergencias/m²) y la riqueza de emergencias (36 ± 6 contra 20 ± 5), que fueron mayores en diciembre, siendo cercanos al doble que febrero (tabla 2b).

La TA fue significativamente distinta para la interacción fecha:método (figura 2, tabla 2c), siendo mayor para la PSP-D (91,4 %), menor para la C-D (43,3 %) e intermedia para el resto de los tratamientos. La TRS (figura 3a, diferencia significativa para fecha, tabla 2c) fue menor en diciembre (66 %) que febrero (entre 77 % y 97 %). La TRE (figura 3b, diferencia significativa para fecha y método, tabla 2c) fue mínima para C-D (48 %), intermedia para H-D (73 %) y máxima para H-F (109 %), sin diferencias entre estas dos últimas y C-F (88 %). La ES (figura 3c, diferencia significativa para interacción fecha:método, tabla 1c) fue máxima para H-F (154 %, presentó una gran variabilidad), mínima para C-D (2 %) e intermedia para H-D (42 %) y C-F (58 %). La EE (figura 3d,

diferencia significativa para interacción fecha:método, tabla 1c) fue mínima para C-D (5 %) y mayor para los otros tres tratamientos (entre 26 % y 50 %).

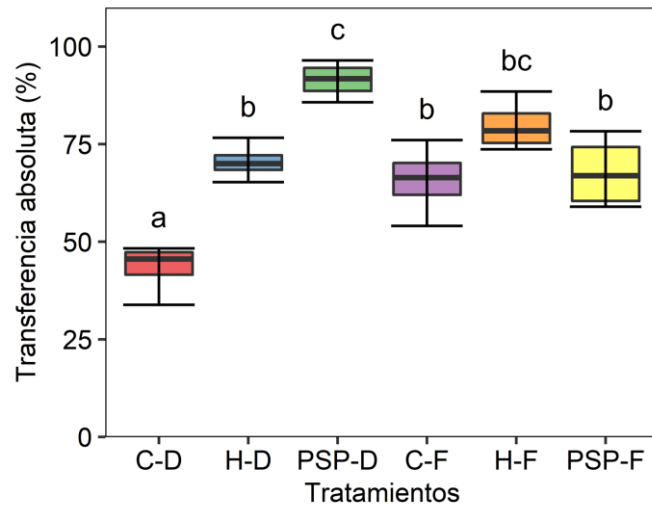


Figura 2. Transferencia absoluta (número de especies que emergió en cada tratamiento dividido el número de especies del sitio donante) de los diversos tratamientos. C-D: cosechadora de cepillo en diciembre. H-D: heno en diciembre. PSP-D: producción de semillas en pie en diciembre. C-F: cosechadora de cepillo en febrero. H-F: heno en febrero. PSP-F: producción de semillas en pie en febrero.

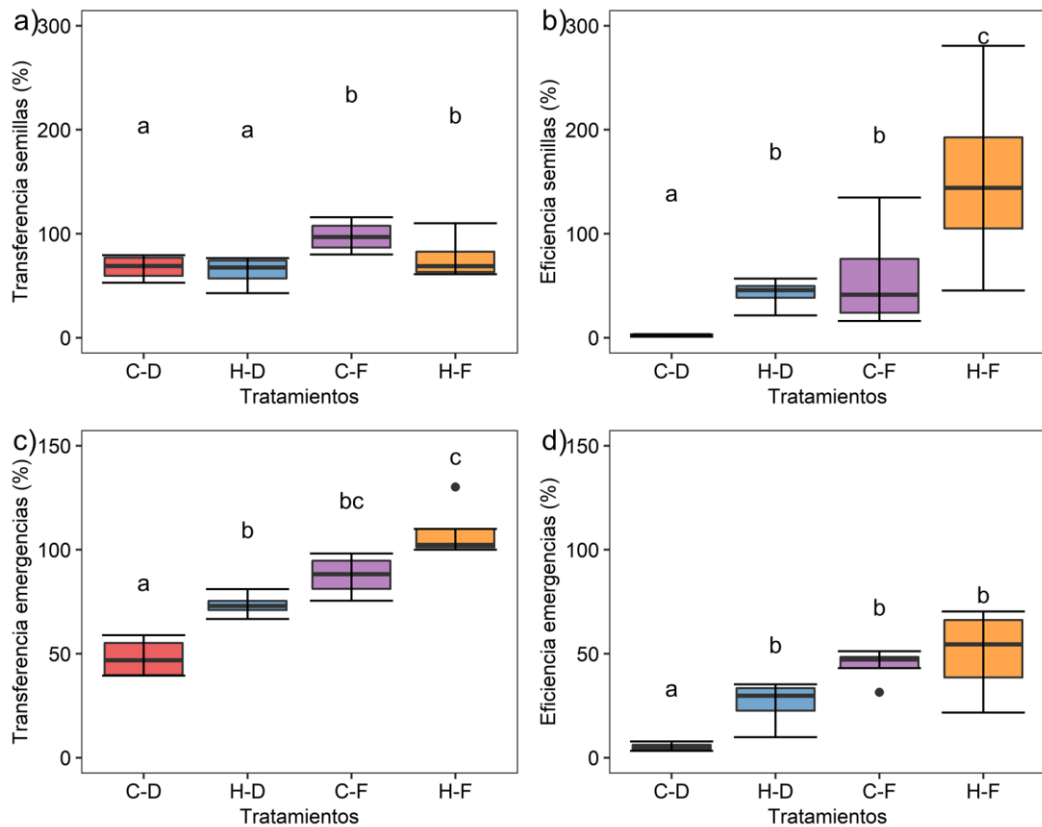


Figura 3. A) Transferecia relativa de semillas (número de especies en las mezclas de semillas de C y H dividido el número de especies de semillas de la PSP); b) eficiencia de semillas (número de semillas de C y H dividido el número de semillas de la PSP para esa fecha); c) transferecia relativa de emergencias (número de especies en las emergencias de C y H dividido el número de especies emergentes de la PSP); d) eficiencia de emergencias (número de emergencias de C y H dividido el número de semillas de la PSP para esa fecha). C-D: cosechadora de cepillo en diciembre. H-D: heno en diciembre. C-F: cosechadora de cepillo en febrero. H-F: heno en febrero.

La similitud entre vegetación establecida y la mezcla de semillas (figura 4^a, diferencia significativa para fecha y método, tabla 2d) fue máxima para PSP-F (0,54), que no se diferenció de H-F (~0,4), que, a su vez, no fue diferente de C-F, PSP-D y H-D (0,3 a

0,32), sin diferenciarse estas últimas de C-D (0,22). La similitud entre vegetación establecida y emergencias (figura 4b, diferencia significativa para interacción fecha:método, tabla 2d) fue máxima para PSP-F (0,45), intermedia para F-H (0,35) y mínima para el resto de los tratamientos (~0,25 a ~0,29).

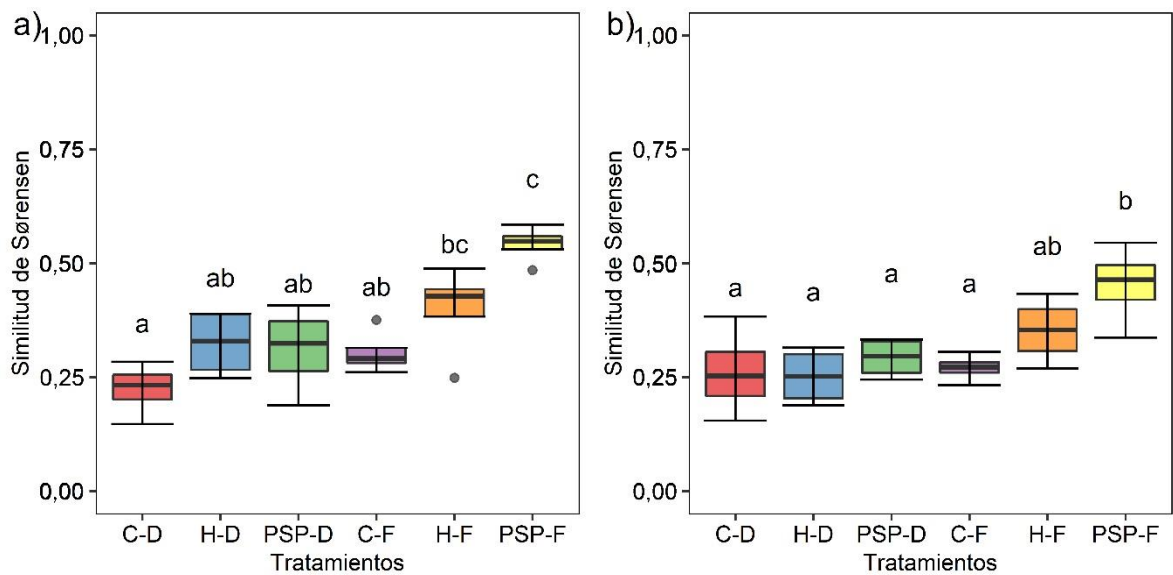


Figura 4. Similitud cuantitativa de Sørensen para los diversos tratamientos entre a) las mezclas de semillas y la vegetación del sitio donante, b) las emergencias y la vegetación del sitio donante. C-D: cosechadora de cepillo en diciembre. H-D: heno en diciembre. PSP-D: producción de semillas en pie en diciembre. C-F: cosechadora de cepillo en febrero. H-F: heno en febrero. PSP-F: producción de semillas en pie en febrero.

La composición de especies demostró ser distinta significativamente para semillas y emergencias (tabla 2b). La ordenación para la composición de semillas (figura 5a) y emergencias (figura 5b) muestran un patrón similar. El primer eje distingue entre las cosechas de diciembre (asociadas a valores positivos para semillas y negativos para emergencias) y febrero (asociadas a valores negativos para semillas y positivos para emergencias). El segundo eje también da cuenta de las distintas fechas, pero, ante todo,

señala la distinción entre métodos, que parecen diferenciarse mucho más entre sí en las cosechas de diciembre que las de febrero, que se muestran más cercanas, lo que implica una mayor similitud. En la ordenación de semillas (figura 5a), las especies que presentaron una mayor correlación fueron *Eragrostis lugens* y *Axonopus fissifolius*, asociado a las cosechas de febrero, *Soliva pterosperma*, asociado a PSP-D, y *Chascolytrum subaristatum* y *Nassella neesiana*, asociados a C-D. En la ordenación de emergencias (figura 5b) las especies que presentaban una mayor correlación eran *Trifolium repens*, *Piptochaetium stipoides* y *Chascolytrum subaristatum*, asociados a C-D, *Gamochoeta* sp., asociados a PSP-D, y *Festuca australis* asociado a los tratamientos de diciembre. Por último, se reportan las especies dominantes en las mezclas de semillas (tabla 4) y emergencias (tabla 5), donde resaltan la ubicuidad de *Bothriochloa laguroides*, *Steinchisma hians* y *Eragrostis lugens* en todas las muestras, así como la preponderancia de *Axonopus fissifolius* en las cosechas de febrero.

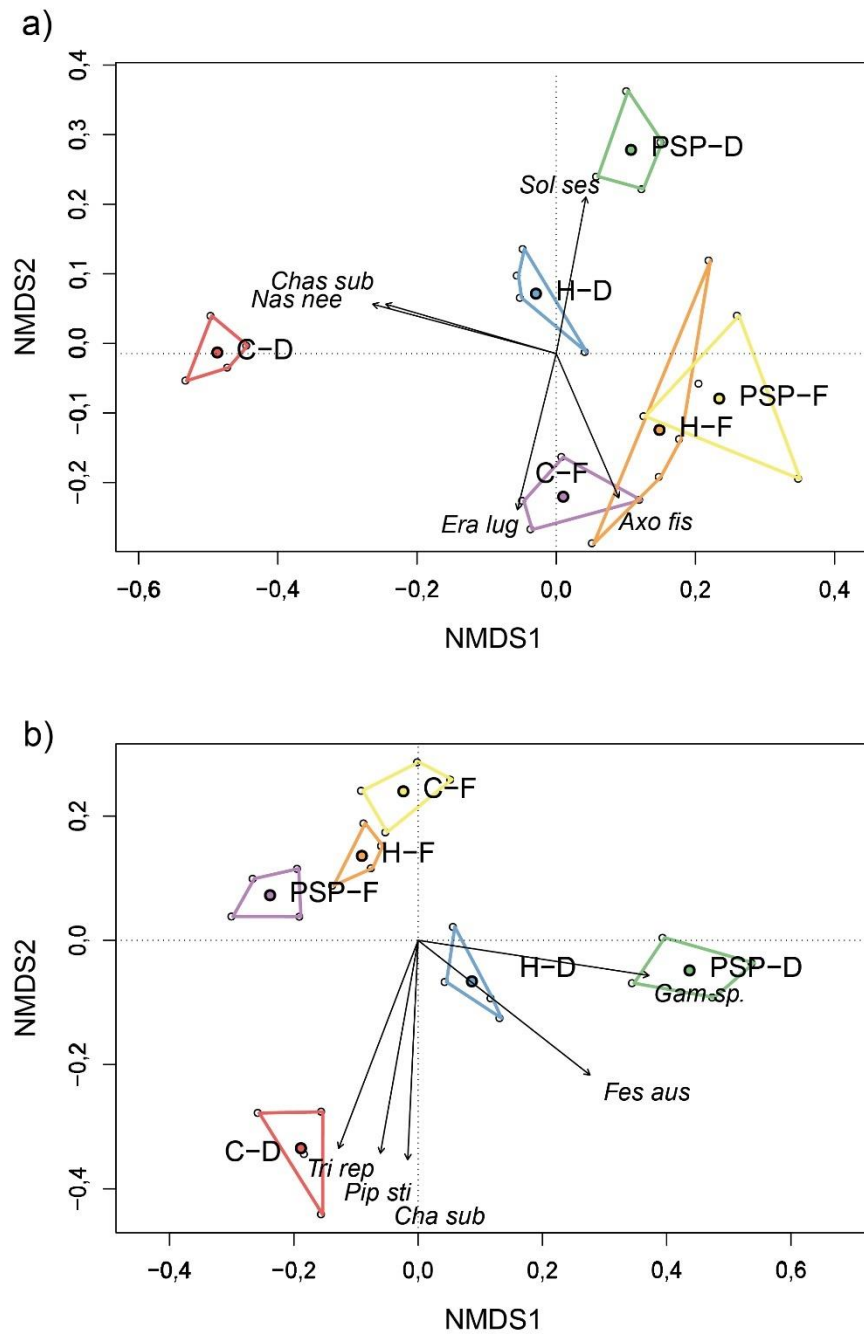


Figura 5. A) NMDS basado en la composición de especies de las mezclas de semillas de los diversos tratamientos de cosecha, con un estrés de 0.06. Las líneas engloban los datos de los diversos potreros, mientras que los círculos representan los centroides para cada

tratamiento. Las flechas indican las cinco especies mejor correlacionadas con la ordenación: *Eragrostis lugens*, *Axonopus fissifolius*, *Soliva pterosperma*, *Chascolytrum subaristatum* y *Nassella neesiana*; b) NMDS basado en la composición de especies de las emergencias de los diversos tratamientos de cosecha, con un estrés de 0.12. Las líneas engloban los datos de los diversos potreros, mientras que los círculos representan los centroides para cada tratamiento. Las flechas indican las cinco especies mejor correlacionadas con la ordenación: *Trifolium repens*, *Piptochaetium stipoides*, *Chascolytrum subaristatum*, *Festuca australis* y *Gamochoaeta* sp. C-D: cosechadora de cepillo en diciembre. H-D: heno en diciembre. PSP-D: producción de semillas en pie en diciembre. C-F: cosechadora de cepillo en febrero. H-F: heno en febrero. PSP-F: producción de semillas en pie en febrero.

Tabla 3. Especies dominantes en las semillas de los distintos tratamientos. C-D: Cosechadora de cepillo en diciembre. H-D: Heno en diciembre. PSP-D: Producción de semillas en pie en diciembre. C-F: Cosechadora de cepillo en febrero. H-F: Heno en febrero. PSP-F: Producción de semillas en pie en febrero.

	1	2	3	4	5
C-D	Eragrostis lugens	Steinchisma hians	Bothriochloa laguroides	Festuca australia	Chascolytrum subaristatum
Cantidad (n/m ²)	471,4 ± 18050,2	182 ± 2779,5	106,2 ± 3713,7	60,9 ± 251,9	53,6 ± 13,5
H-D	Eragrostis lugens	Bothriochloa laguroides	Gamochoaeta sp.	Steinchisma hians	Paspalum notatum
Cantidad (n/m ²)	8224,3 ± 16402,5	3509,6 ± 3533,6	1425,5 ± 3071,6	1242,8 ± 3062	1075,5 ± 3582
PSP-D	Juncus capillaceus	Gamochoaeta sp.	Bothriochloa laguroides	Fimbristylis autumnalis	Steinchisma hians
Cantidad (n/m ²)	17426,8 ± 103,6	8308,5 ± 3109,2	4446,3 ± 3485	4142,4 ± 174	3425,3 ± 3076,3
C-F	Eragrostis lugens	Steinchisma hians	Axonopus fissifolius	Bothriochloa laguroides	Gamochoaeta sp.
Cantidad (n/m ²)	9056,7 ± 4196,5	2576,6 ± 960,2	1334,4 ± 893,3	860,4 ± 481	499,7 ± 999,4
H-F	Eragrostis lugens	Paspalum notatum	Bothriochloa laguroides	Sporobolus indicus	Gamochoaeta sp.
Cantidad (n/m ²)	21906,1 ± 7420,6	9124,7 ± 5092	3259,1 ± 835,2	3085,4 ± 2710,2	2957,98 ± 1464,4
PSP-F	Paspalum notatum	Eragrostis lugens	Axonopus fissifolius	Bothriochloa laguroides	Steinchisma hians
Cantidad (n/m ²)	10165,9 ± 4937,1	9842,7 ± 7304	3395,5 ± 3162	3324 ± 803,1	2409,8 ± 547,9

Tabla 4. Especies dominantes en las emergencias de los distintos tratamientos. C-D: cosechadora de cepillo en diciembre. H-D: heno en diciembre. PSP-D: producción de semillas en pie en diciembre. C-F: cosechadora de cepillo en febrero. H-F: heno en febrero. PSP-F: producción de semillas en pie en febrero.

	1	2	3	4	5	
C-D	Especie <i>Steinchisma hians</i>	<i>Eragrostis lugens</i>	<i>Bothriochloa laguroides</i>	<i>Festuca australia</i>	<i>Chascolytrum subaristatum</i>	
	Cantidad (n/m ²)	167,9 ± 112,6	162 ± 134,4	101,7 ± 60,3	75,6 ± 31,9	65,3 ± 20,4
H-D	Especie <i>Eragrostis lugens</i>	<i>Bothriochloa laguroides</i>	<i>Sporobolus indicus</i>	<i>Steinchisma hians</i>	<i>Festuca australis</i>	
	Cantidad (n/m ²)	1582 ± 1576,5	477 ± 320,8	227,8 ± 194	198,2 ± 61,4	159,6 ± 49,4
PSP-D	Especie <i>Festuca australis</i>	<i>Eragrostis lugens</i>	<i>Gamochaeta sp.</i>	<i>Bothriochloa laguroides</i>	<i>Steinchisma hians</i>	
	Cantidad (n/m ²)	3341 ± 504,2	2031,1 ± 1865,8	1667,1 ± 647,1	1116 ± 306,8	916,3 ± 107,7
C-F	Especie <i>Eragrostis lugens</i>	<i>Steinchisma hians</i>	<i>Axonopus fissifolius</i>	<i>Bothriochloa laguroides</i>	<i>Schizachyrium spicatum</i>	
	Cantidad (n/m ²)	1632,9 ± 363,8	504,6 ± 251,4	377,8 ± 186,5	93,8 ± 63,5	59,1 ± 68,4
H-F	Especie <i>Axonopus fissifolius</i>	<i>Eragrostis lugens</i>	<i>Paspalum notatum</i>	<i>Steinchisma hians</i>	<i>Bothriochloa laguroides</i>	
	Cantidad (n/m ²)	1451,4 ± 867,9	626,2 ± 302,9	317 ± 63	208,8 ± 81,7	97,3 ± 48,1
PSP-F	Especie <i>Eragrostis lugens</i>	<i>Axonopus fissifolius</i>	<i>Paspalum notatum</i>	<i>Steinchisma hians</i>	<i>Bothriochloa laguroides</i>	
	Cantidad (n/m ²)	2252,8 ± 550,3	1419,7 ± 761,4	1149,5 ± 739,7	496,9 ± 218,8	344 ± 95,5

3.6. DISCUSIÓN

3.6.1. Generalidades de la cosecha e importancia de método y fecha

El material cosechado provee de un gran número de semillas viables, formando un elenco diverso que refleja en buena medida el campo donante. En total, un 85 % de las especies del campo donante fueron cosechadas. Por ende, el material cosechado representa un vector apropiado para la restauración de pastizales. La alta transferencia absoluta y relativa, pero baja similitud con la vegetación establecida en todos los métodos, implica que estos probablemente divergen en la proporción de las especies de las mezclas obtenidas con respecto al sitio donante. En general, las cosechas de febrero son semejantes entre sí, mientras que las de diciembre se diferencian por método de manera marcada, siendo el heno más similar al PSP-D que la cosechadora de cepillo.

Existen diferencias en las características y la eficiencia en función de las fechas de cosecha, marcadas por una diferencia en la composición de semillas y plántulas. Las cosechas de diciembre se encuentran más asociadas a especies invernales (*Nassella nessiana*, *Piptochaetium stipoides*, *Chascolytrum subaristatum* y *Trifolium repens*) y anuales (*Festuca australis* y *Soliva pterosperma*), mientras que las cosechas de febrero se asocian más a especies estivales (*Paspalum notatum* y *Axonopus fissifolius*). Sin embargo, existen varias especies que presentan una fenología prolongada y dominan en ambas fechas, más allá de ser de crecimiento estival (*Eragrostis lugens*, *Steinchisma hians* y *Bothriochloa laguroides*). Los resultados encontrados concuerdan con lo hallado por Edwards et al. (2007), quienes resaltan la importancia de la fecha de cosecha en la transferencia de especies para pastizales. Mientras que las mezclas correspondientes al PSP mostraron los números máximos de semillas y emergencias por fecha, se debe tener en cuenta, al interpretar las eficiencias, que el sitio donante en diciembre era más diverso (probablemente explicado por la ausencia de especies anuales en febrero y la disminución de las especies invernales) y presentaba un mayor número de emergencias, un menor peso y una transferencia absoluta y relativa mayor que en febrero. En

diciembre, la mayor riqueza de semillas, emergencias y vegetación en pie lleva a una menor eficiencia y transferencia en los diversos métodos (Scotton 2018). A su vez, esto lleva a que, en general, el método usado sea menos relevante en las cosechas de febrero.

Las cantidades de semillas encontradas como PSP (38350-53270 semillas/m²) por fecha se encuentran un poco por encima de lo reportado para pastizales de Europa central (entre 14000 y 38000 semillas/m²; Scotton et al. 2012) y conforman la primera medida precisa de la disponibilidad de semillas para pastizales de la región. De estas, entre un 21 % y un 25 % se registraron como emergencias. El no hallar grandes discordancias entre las especies dominantes de semillas o emergencias, o la riqueza promedio de semillas o emergencias, da a entender que la proporción de germinación observada no se debe mayoritariamente a especies particulares que no germinan, y, en su lugar, se explica por una variación intraespecífica en la viabilidad o dormancia de las semillas disponibles. Es esperable encontrar que la proporción de semillas durmientes sea distinta entre especies, así como entre poblaciones de una misma especie, e incluso entre individuos dentro de una misma población (Chapman 1996; Andersson y Milberg 1998; Glison et al. 2014).

En general, estudios muestran una menor transferencia y eficiencia del heno que la reportada por este trabajo (*e. g.*, Kiehl et al. 2006; Scotton y Ševčíková 2017), que, en su lugar, era más cercana a la alta eficiencia reportada para el heno verde (Scotton et al. 2012). Es probable que esto se deba a que el empaquetado del heno no fue mecanizado y el material fue embolsado. Esto minimiza la pérdida de semillas por desgranado únicamente a la etapa inicial de secado al sol (Maity et al. 2021). Además, se observa que en febrero el heno muestra una eficiencia de semillas de 154 % y una pronunciada variabilidad, superando la cantidad de semillas de la PSP. Esto probablemente se explique porque originalmente el área de colecta era mayor para el heno, dando una mayor variabilidad al tomar submuestras para el conteo de semillas, y abriendo la posibilidad de recoger especies con una alta producción de semilla, una limitante de evaluar el

desempeño de maquinaria con colectas manuales que se ha observado en otros trabajos de este tipo (e.g., Scotton y Ševčíková 2017). La discrepancia entre transferencia y eficiencia de la cosechadora respecto al heno para diciembre tampoco es llamativa. Mientras existen ejemplos donde no se encuentran grandes diferencias entre métodos, similar a lo que sucede en febrero (Scotton 2016), es usual que el cepillo muestre un menor número de especies o semillas (Edwards et al. 2007; Kiehl et al. 2010; Scotton 2018; Alberts et al. 2019). Esto probablemente se deba a tres fenómenos: la altura mínima a la que el cepillo puede operar excluye algunas especies de la cosecha, principalmente hierbas de baja altura; el heno corta las estructuras reproductivas de las especies, captando un mayor rango fenológico que el cepillo, que únicamente capta semillas maduras al momento de la cosecha; y múltiples especies parecerían no desprender sus semillas fácilmente más allá de estar maduras y en abundancia. Para aumentar la cantidad de semillas obtenidas en diciembre, se podría pasar la cosechadora de cepillo múltiples veces, dado que es un método no destructivo, lo que además permitiría aprovechar la cobertura vegetal como forraje posteriormente.

3.6.2. Desempeño de los diversos métodos.

La cosechadora de cepillo en diciembre mostró un alto peso y la máxima germinación, pero presentó la menor tasa de transferencia absoluta y relativa y una baja eficiencia en semillas y emergencias. Presentó una composición alejada de PSP-D, poco similar a la vegetación en pie. Esto indica que el cepillo recoge material pesado y maduro, listo para germinar, así como semillas livianas en baja proporción.

El cepillo en febrero presentó valores similares a la PSP-F en peso, germinación y transferencia absoluta, con valores altos de transferencia relativa de semillas y emergencias. Sin embargo, mostró una eficiencia intermedia de semillas colectadas, menor al heno para esa fecha e intermedia en cuanto a la eficiencia de emergencias,

común con el heno. La mezcla obtenida es poco similar a la vegetación en pie, pero su composición de semillas y emergencias no se aleja mucho de PSP-F o H-F.

El heno en diciembre mostró valores intermedios de peso (descontando la materia seca colectada) y germinación, similares a la PSP, y una tasa intermedia de transferencia absoluta y relativa de semillas y emergencias. La eficiencia de semillas y emergencias es mayor que la cosechadora, pero menor a la oferta disponible en el campo donante. La similitud de la mezcla con la vegetación en pie es bastante baja, con la composición de semillas y emergencias más similar a la PSP. El heno en diciembre parece ser más efectivo en transferir especies del campo donante respecto a la cosechadora de cepillo, aunque presenta bajos valores de germinación.

En febrero, el heno presentó valores intermedios de peso y mínimos de germinación (aunque no distinguibles significativamente del resto; 9,4 %). Presenta alta transferencia absoluta y relativa de semillas y emergencias, con una alta eficiencia de semillas e intermedia de emergencias. La similitud de la mezcla con la vegetación en pie es cercana a PSP-F y la composición es muy similar al resto de los métodos para esa fecha. La alta eficiencia de semillas probablemente se explica por un artefacto de muestreo (es posible que al sacar una submuestra se capturaran especies que producen un número alto de semillas livianas no contempladas en tal cantidad en la muestra manual), reflejado en su gran variabilidad (figura 2a). La discrepancia en la eficiencia entre semillas y emergencias de H-F podría deberse a un impedimento de la germinación por el volumen de materia seca, entorpeciendo la germinación por sombreado o por impedir que la radícula contacte con el sustrato (Kiehl et al. 2006; Scotton et al. 2012).

3.6.3. Especies asociadas a los métodos y fechas de cosecha.

Parecería que el número de semillas y emergencias de las especies se vincula a cuán abundantes son en el campo donante (Wagner et al. 2021) y los medios de

dispersión de estas, algo que se ve reflejado en las especies dominantes y las correlacionadas en la ordenación. Esto parecería explicar qué especies podrán ser colectadas por el cepillo, un método más selectivo, o el heno, un método más generalista. En este sentido, es posible agrupar a las especies en función de sus propágulos y su capacidad de ser cosechadas.

Las especies más fácilmente colectadas (por el cepillo y el heno) son aquellas que presentan propágulos livianos y numerosos que se desprenden con facilidad de la inflorescencia a la madurez, como las gramíneas *Axonopus fissifolius* y *Steinchisma hians* y la leguminosa *Trifolium repens*. Adicionalmente, algunas especies cuentan con estructuras de dispersión anemocórica o ectozoocórica que facilitan ser colectadas por la cosechadora (aunque también son recogidas por el heno): la inflorescencia de *Eragrostis lugens* (Poaceae) se desprende de la caña a la madurez al tiempo que las espiguillas se desarticulan (Nicora y Rúgolo de Agrasar 1987); *Botriochloa laguroides* y *Schizachyrium spicatum* (Poaceae) se dispersan por espiguillas pareadas con largos tricomas (Nicora y Rúgolo de Agrasar 1987); el género *Gamochoeta* (Asteraceae) produce un gran número de aquenios livianos con papus escabroso (Freire y Ihrlegui 2014); *Festuca australis* (Poaceae) cuenta con una espiguilla liviana y lema aristada (Wallace 1997); y por último, *Chascolytrum subaristatum* (Poaceae) perenne invernale que cuenta con una lema auriculada liviana, que se desprende con palea y caripose (Rosengurt 1970; Da Silva et al. 2020).

También son fácilmente cosechadas por ambos métodos especies de semillas pesadas que cuentan con estructuras de dispersión ectozoocóricas y se desprenden sin dificultad de las inflorescencias, principalmente especies invernales. Este es el caso de las flechillas (género *Piptochaetium* y *Nassella*), que presentan diásporas que cuentan con un callo punzante y aristas fuertes con la columna retorcida, que facilitan la dispersión en piel, ropa o maquinaria (Nicora y Rúgolo de Agrasar 1987).

Por otro lado, el heno también es capaz de capturar en gran número especies de alto porte sin estructuras de dispersión anemocóricas o ectozoocóricas específicas y de difícil desprendimiento de la panoja incluso en la madurez. Este es el caso de *P. notatum* (Poaceae; Rosengurtt et al. 1970; Lopes y Franke 2011), estival perenne muy abundante en las mezclas de febrero salvo para la cosechadora de cepillo. Es esperable que estas especies sean dispersadas por endozoocoria, por lo que no requerirían desprenderse de la inflorescencia (Janzen 1984; Minervini Silva y Overbeck 2021), e incluso se ha demostrado que *P. notatum* aumenta su germinación luego del pasaje por el tracto digestivo animal (Gardner et al. 1993). Llama la atención que se encuentre una alta proporción de semillas de esta especie en diciembre para el heno, pero su ausencia en las emergencias para esa fecha da a entender que los propágulos presentes aún estaban inmaduros. El heno también fue capaz de coleccionar *Sporobolus indicus* (Poaceae), perenne estival que requiere de humedad para dispersar sus cariopses (Nicora y Rúgolo de Agrasar 1987).

Por último, existen algunas especies que parecerían no ser cosechadas eficientemente por ningún método, ya sea por no presentar estructuras que faciliten la cosecha por el cepillo, por su bajo porte, que no permitiera ser alcanzada por el cepillo o la altura de corte para heno, o por haberse perdido por desgranado en el secado a campo del heno. Este es el caso para algunas especies asociadas a PSP-D como *Juncus capillaceus* (Juncaceae), *Fimbristylis autumnalis* (Cyperaceae) y *Soliva pterosperma* (Asteraceae).

Vale la pena resaltar los resultados encontrados para la gramínea *Steinchisma hians*, la cual muestra altas proporciones de semillas y emergencias y es ubicua a todos los tratamientos y fechas. Esto insinúa una gran producción de semillas viables, y, dado su buen valor forrajero (Rosengurtt et al. 1970), la sitúa como una especie objetivo prometedora para ensayos de restauración. Sin embargo, contrasta con lo reportado por Rosengurtt (1946), que destaca el rol de esta gramínea en el pastizal nativo, pero señala que tiene una floración casi estéril, lo cual dificulta su propagación.

3.6.4. Conclusiones

El presente trabajo refleja el enorme potencial de la cosecha de semillas de campos donantes para la restauración de pastizales nativos en los pastizales del Río de la Plata, una alternativa necesaria dado los cambios coyunturales actuales en el uso de la tierra (Ramankutty y Foley 1999; Sala et al. 2000; Haines-Young 2009; Baeza y Paruelo 2020), arrojando resultados pioneros para la región. Los dos métodos utilizados (heno seco y cosechadora de cepillo) parecen ser alternativas viables, con distintas particularidades según la fecha y las características del material cosechado. El rendimiento de la cosechadora de cepillo es muy dependiente de las especies presentes y su estado fenológico, pero, en condiciones adecuadas, permite una mezcla limpia y de fácil manejo de semillas con un gran poder germinativo por medio de un acercamiento no destructivo hacia el campo donante. La selectividad de algunas especies invernales (género *Nassella*, *Piptochaetium* y *Chascolytrum*), podría aprovecharse para hacer siembras en pastizales que han visto degradado su componente invernal, un efecto común del sobrepastoreo (Díaz et al. 2008). Por otra parte, el heno seco es menos selectivo, captando la mayoría de las especies presentes en gran cantidad, pero no garantiza una alta germinación. Un atractivo del heno es que no requiere de equipos específicos y, por lo tanto, es de fácil y amplia aplicación, pero, como desventaja, el material cosechado tiene un gran volumen y peso, lo que dificulta su transporte y siembra. Se resalta la necesidad de conocer las especies objetivo o disponibles en el campo donante para utilizar el método más idóneo de cosecha en función de cómo se dispersan sus propágulos.

Las diferencias contrastantes entre ambas fechas de cosecha resaltan la necesidad de explorar múltiples fechas para abarcar el mayor rango de especies en un estado óptimo de maduración de sus propágulos. Los diversos objetivos de restauración pueden elegir hacer énfasis en una fecha sobre otra, pero no caben dudas de que, para contemplar el elenco de especies de los pastizales del Río de la Plata, se vuelve esencial combinar más de una fecha de cosecha. Para lograr esto, se pueden realizar cosechas

escalonadas, subdividiendo el área donante en el caso del heno o realizando múltiples cosechas sobre un mismo parche en el caso de la cosechadora de cepillo. Estudios a futuro deberían concentrarse en buscar fechas óptimas de cosecha, métodos de siembra de estas mezclas de semillas, y su capacidad de establecerse en experimentos a campo, así como poner a prueba estos ensayos de cosecha en otros tipos de pastizales.

3.7. BIBLIOGRAFÍA

- Albert ÁJ, Mudrak O, Jongepierova I, Fajmon K, Frei I, ˇSevcikova M, Klimešova J, Doležal J (2019) Grassland restoration on ex-arable land by transfer of brush-harvested propagules and green hay. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 272:74–82
- Andersson L, Milberg P (1998) Variation in seed dormancy among mother plants, populations and years of seed collection. *Seed Science Research* 8:29–38
- Baeza S, Paruelo JM (2020) Land use/land cover change (2000–2014) in the rio de la plata grasslands: An analysis based on MODIS NDVI time series. *Remote Sensing* 12:1–22
- Bakker JD, Wilson SD (2004) Using ecological restoration to constrain biological invasion. *Journal of Applied Ecology* 41:1058–1064
- Baldi G, Paruelo JM (2008) Land-use and land cover dynamics in South American Temperate grasslands. *Ecology and Society* 13
- Bengtsson J, Bullock JM, Egoh B, Everson C, Everson T, O’Connor T, O’Farrell PJ, Smith HG, Lindborg R. 2019. Grasslands—more important for ecosystem services than you might think. *Ecosphere*, 10(2). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2582>
- Bischoff A, Hoboy S, Winter N, Warthemann G (2018) Hay and seed transfer to re-establish rare grassland species and communities: How important are date and soil preparation? *Biological Conservation* 221:182–189
- Burkart A (1975) Evolution of Grasses and Grasslands in South America. *Taxon* 24:53–66
- Chapman GP (1996) *The Biology of Grasses*. CABI Publisher, New York

- Collins SL, Uno GE (1985) Seed Predation, Seed Dispersal, and Disturbance in Grasslands: A Comment. *The American Naturalist* 125:866–872
- Edwards AR, Mortimer SR, Lawson CS, Westbury DB, Harris SJ, Woodcock BA, Brown VK (2007) Hay strewing, brush harvesting of seed and soil disturbance as tools for the enhancement of botanical diversity in grasslands. *Biological Conservation* 134:372–382
- Da Silva LN, Essi L, Iganci JRV, De Souza-Chies TT (2020) Advances in the phylogeny of the South American cool-season grass genus *Chascolytrum* (Poaceae, Pooideae): A new infrageneric classification. *Botanical Journal of the Linnean Society* 192:97–120
- Dengler J, Chytrý M, Ewald J (2008) Phytosociology. Pages 2767–2779. In: Jorgensen SE, Fath BD. (Eds.). *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier, Oxford.
- Díaz R, Jaurena M, Ayala W (2008) Impacto de la intensificación productiva sobre el campo natural en Uruguay. *Revista INIA* 14:16–21
- Dirección Nacional de Meteorología Uruguay. 2022. Estadísticas Climatológicas. Montevideo, Uruguay. Instituto Uruguayo de Meteorología. <https://www.inumet.gub.uy/clima/estadisticas-climatologicas/tablas-estadisticas> (accessed 7 October 2022)
- Ehleringer JR (2005) The Influence of Atmospheric CO₂, Temperature, and Water on the Abundance of C₃/C₄ Taxa. Pages 214–231. In: Ehleringer JR, Cerling TE, Dearing MD (eds) *A history of atmospheric CO₂ and its effects on plants, animals, and ecosystems*. Springer, New York.
- Fensham RJ, Butler DW, Fairfax RJ, Quintin AR, Dwyer JM (2016) Passive restoration of subtropical grassland after abandonment of cultivation. *Journal of Applied Ecology* 53:274–283

- Freire SE, Ihrlegui L. 2014. Gamochaeta Wedd. Pages 463-482. In: Zuloaga, F. O., Belgrano, M. J., Anton, A (eds) Flora Argentina: Flora vascular de la república Argentina, Volumen 7 Tomo I. Buenos Aires.
- French N, Sauer RH (1974) Phenological studies and modeling in grasslands. Pages 227-236. In: Lieth, H (ed) Phenology and Seasonality Modeling. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York.
- Gardner SJ, Melvor JG, Jansen A (1993) Passage of Legume and Grass Seeds Through the Digestive Tract of Cattle and Their Survival in Faeces. Journal of Applied Ecology 30:63–74
- Glison N, Viegla L, Cornaglia P, Gutiérrez L, Speranza P (2014) Variability in germination behaviour of Paspalum dilatatum Poir. seeds is genotype dependent. Grass and Forage Science 70:144–153
- Gossner MM, Lewinsohn TM, Kahl T, Grassein F, Boch S, Prati D, Birkhofer K, Renner SC, Sikorski J, Wubet T, Arndt H, Baumgartner V, Blaser S, Blüthgen N, Börschig C, Buscot F, Diekötter T, Jorge LR, Jung K, Keyel AC, Klein AM, Klemmer S, Krauss J, Lange M, Müller J, Overmann J, Pašali E, Penone C, Perovic DJ, Purschke O, Schall P, Socher SA, Sonnemann I, Tschapka M, Tschardt T, Türke M, Venter PC, Weiner CN, Werner M, Wolters V, Wurst S, Westphal C, Fischer M, Weisser WW, Allan E (2016) Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. Nature 540:266–269
- Haines-Young R (2009) Land use and biodiversity relationships. Land Use Policy 26:178–186
- Haslgrübler P, Krautzer B, Blaschka A, Graiss W, Pötsch EM (2014) Quality and germination capacity of seed material harvested from an Arrhenatherion meadow. Grass and Forage Science 69:454–461
- Henwood WD (2010) Toward a strategy for the conservation and protection of the world's temperate grasslands. Great Plains Research 20:121–134

- Höfner J, Klein-Raufhake T, Lampei C, Mudrak O, Bucharova A, Durka W (2021) Populations restored using regional seed are genetically diverse and similar to natural populations in the region. *Journal of Applied Ecology* 1–11
- ISTA (International Rules for Seed Testing). 2019. Chapter 10: Thousand-seed weight (TSW) determination. Pages 10-12. In: ISTA (ed). *International Rules for Seed Testing 2019*. International Seed Testing Association (ISTA), Bassersdorf.
- Jackson L, Lopoukhine N, Hillyard D (1995) Commentary Ecological Restoration: A Definition and Comments. *Restoration Ecology* 3:71–75
- Janzen DH (1984) Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *American Naturalist* 123:338–353
- Jobbágy EG, Vasallo M, Farley K, Piñeiro G, Garbulsky M, Noretto M, Jackson R, Paruelo J (2006) Forestación en pastizales: hacia una visión integral de sus oportunidades y costos ecológicos. *Agrociencia* X:109–124
- Kiehl K, Thormann A, Pfadenhauer J (2006) Evaluation of initial restoration measures during the restoration of calcareous grasslands on former arable fields. *Restoration Ecology* 14:148–156
- Kiehl K, Kirmer A, Donath TW, Rasran L, Hölzel N (2010) Species introduction in restoration projects - Evaluation of different techniques for the establishment of semi-natural grasslands in Central and Northwestern Europe. *Basic and Applied Ecology* 11:285–299
- Klimkowska A, Kotowski W, Van Diggelen R, Grootjans AP, Dzierża P, Brzezińska K (2010) Vegetation Re-development After Fen Meadow Restoration by Topsoil Removal and Hay Transfer. *Restoration Ecology* 18:924–933
- León RJC, Bertiller M (1982) Aspectos fenológicos de dos comunidades del pastizal de la Depresión del Salado. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 20:329–348
- Le Stradic S, Buisson E, Fernandes GW (2014) Restoration of Neotropical grasslands degraded by quarrying using hay transfer. *Applied Vegetation Science* 17:482–492

- Lezama F, Pereira M, Altesor A, Paruelo JM (2019) Grasslands of Uruguay: Classification based on vegetation plots. *Phytocoenologia* 49:211–229
- Lopes RR, Franke LB (2011) Produção de sementes de quatro ecótipos de *Paspalum* nativos do Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Zootecnia* 40:20–30
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Ecology: Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* 294:804–808
- Maity A, Lamichaney A, Joshi DC, Bajwa A, Subramanian N, Walsh M, Bagavathiannan M (2021) Seed Shattering: A Trait of Evolutionary Importance in Plants. *Frontiers in Plant Science* 12:1–17
- Minervini-Silva GH, Overbeck GE (2021) Seasonal patterns of endozoochory by cattle in subtropical grassland in southern Brazil. *Austral Ecology* 46:1266–1276
- Morgan JP, Collicutt DR (1994) Seed stripper harvesters: Efficient tools for prairie restoration. *Restoration & Management Notes* 12:51-54.
- Nery ERA, Saraiva CS, Cruz LMS, Souza MMOR, Gomes FS, El-Hani CN, Mariano-Neto E (2013) The restoration concept in the scientific literature and in the Brazilian law. *Revista CAITITU - aproximando pesquisa ecológica e aplicação* 1:43–56
- Nicora EG, Rúgolo de Agrasar ZE (1987) Los géneros de Gramíneas de América Austral. Hemisferio Sur, Buenos Aires.
- Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O’Hara RB (2020) VEGAN: Community Ecology Package. <http://cran.r-project.org> (accessed 7 October 2022)
- Omacini M, Chaneton EJ, León RJC, Batista WB (1995) Old-field successional dynamics on the Inland Pampa, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 6:309–316
- Overbeck GE, Müller SC, Fidelis A, Pfadenhauer J, Pillar VD, Blanco CC, Boldrini II, Both R, Forneck ED (2007) Brazil’s neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9:101–116

- Oyarzabal M, Andrade B, Pillar VD, Paruelo J (2019) Temperate Subhumid Grasslands of Southern South America. Pages 577-593. In: Goldstein, MI, DellaSala, DA (eds) Encyclopedia of the World's Biomes. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-409548-9.12132-3>
- Panario D, Gutierrez O, Achkar M, Bartesaghi L, Ceroni M (2015) Clasificación y mapeo de ambientes de Uruguay. Pages 32-45. In: Brazeiro A (ed) Eco-regiones de Uruguay: Biodiversidad, presiones y conservación. Aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad. Facultad de Ciencias, CIEDUR, VS-Uruguay, SZU. 32-45.
- Paruelo JM, Texeira M, Staiano L, Mastrángelo M, Amdan L, Gallego F (2016) An integrative index of Ecosystem Services provision based on remotely sensed data. Ecological Indicators 71:145–154
- Pilon NAL, Buisson E, Durigan G (2018) Restoring Brazilian savanna ground layer vegetation by topsoil and hay transfer. Restoration Ecology 26:73–81
- Pereira M (2017) Taita: una cosechadora de cepillo de campo natural. Revista del Plan Agropecuario 160: 54–56
- Porto AB, Prado MAPF, Rodrigues LS, Overbeck GE (2022) Restoration of subtropical grasslands degraded by non-native pine plantations: effects of litter removal and hay transfer. Restoration Ecology: e13773. <https://doi.org/10.1111/rec.13773>
- Puthod G, Loydi A, García A, Distel RA (2020) Enhancement of palatable perennial grasses by disturbance and seed addition in degraded native grasslands of the dry pampas in Central Argentina. Arid Land Research and Management 34:445–459
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria <https://www.R-project.org/> (accessed 10 October 2022)
- Ramankutty N, Foley JA (1999) Estimating historical changes in global land cover: Croplands from 1700 to 1992. Global Biogeochemical Cycles 13:997–1027

- Rometsch S (2009) Recommendations for the production and use of wild flower seeds adapted to local ecological conditions in Switzerland. International Workshop of the SALVERE-Project 2009 23–24
- Rosengurtt, B (1946) Estudios sobre praderas naturales del Uruguay: quinta contribución. Rosgal, Montevideo.
<https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/handle/20.500.12008/9664> (accessed 7 October 2022)
- Rosengurtt B, Arrillaga BR, Izaguirre P (1970) Gramíneas Uruguayas. Universidad de la República, Montevideo.
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NLR, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770–1774
- Scotton M, Piccinin L, Dainese M, Sancin F (2009) Seed harvesting for ecological restoration: Efficiency of haymaking and seed-stripping on different grassland types in the eastern Italian alps. *Ecological Restoration* 27:66–75
- Scotton M, Kirmer A, Krautzer B (2012) Practical handbook for seed harvest and ecological restoration of species-rich grasslands. CLEUP, Padova.
- Scotton M (2016) Establishing a semi-natural grassland: Effects of harvesting time and sowing density on species composition and structure of a restored *Arrhenatherum elatius* meadow. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 220:35–44
- Scotton M, Ševčíková M (2017) Efficiency of mechanical seed harvesting for grassland restoration. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 247:195–204
- Scotton M (2018) Wild Seed Harvesting at Mountainous Species-Rich Grassland in Calcareous Italian Alps. *Rangeland Ecology and Management* 71:762–769

- Steinauer G (2003) A guide to prairie and wetland restoration in eastern Nebraska. Prairie. Prairie Plains Resource Institute and Nebraska Game and Parks Commission, Nebraska.
- SER (Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group) (2004) The SER International Primer on Ecological Restoration. Society for Ecological Restoration International, Tucson
https://cdn.ymaws.com/www.ser.org/resource/resmgr/custompages/publications/ser_publications/ser_primer.pdf (accessed 7 October 2022)
- Soriano A, León RJC, Sala OE, Lavado RS, Deregibus VA, Cauhépé MA, Scaglia OA, Velázquez CA, Lemcoff JH (1992) Rio de la plata grasslands. Pages 367-407. In: Coupland, RT (ed) Ecosystems of the World: Natural Grasslands. Volume 8A. Elsevier, Amsterdam.
- Thomas PA, Overbeck GE, Müller SC (2019) Restoration of abandoned subtropical highland grasslands in brazil: Mowing produces fast effects, but hay transfer does not. *Acta Botanica Brasilica* 33:405–411
- Tognetti PM, Chaneton EJ (2012) Invasive exotic grasses and seed arrival limit native species establishment in an old-field grassland succession. *Biological Invasions* 14:2531–2544
- Venables WN, Ripley BD (2002) *Modern Applied Statistics with S*. Springer, Berlin.
- Vieira M de S. 2018. Restauração Ecológica em áreas degradadas por plantios de Pinus nos Campos de Cima da Serra. Doctorate in Botany - UFRGS.
- Wagner M, Hulmes S, Hulmes L, Redhead JW, Nowakowski M, Pywell RF (2021) Green hay transfer for grassland restoration: species capture and establishment. *Restoration Ecology* 29:1–11
- Wallace A (1997) The biology of Australian weeds. 30. *Vulpia bromoides* ((L.) S.F. Gray) and *V. myuros* ((L.) C.C. Gmelin). *Plant Protection Quarterly* 12:18–28

West NE, Wein RW (1971) A Plant Phenological Index Technique. *BioScience* 21: 116–

117. <https://doi.org/10.1080/03632415.2013.813484>

Willand JE, Baer SG, Gibson DJ, Klopf RP (2013) Temporal dynamics of plant community regeneration sources during tallgrass prairie restoration. *Plant Ecology* 214:1169–1180

Wilson JB, Peet RK, Dengler J, Pärtel M (2012) Plant species richness: The world records. *Journal of Vegetation Science* 23:796–802

4. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

4.1. DISCUSIÓN GENERAL

El escenario actual de la producción agropecuaria a nivel nacional y global, lleva a la adopción de diversas tecnologías de intensificación que, mientras pueden traer mayores rindes y réditos en el corto plazo, muchas veces vienen acompañadas de impactos en el ambiente de diversa índole, e incluso caídas en la producción a largo plazo (Sala et al., 2000; Díaz et al., 2008; Weigelt et al., 2009; Paruelo et al., 2016; Squires et al., 2018; Baeza y Paruelo, 2020). Esta tesis constató algunos de estos impactos en el largo plazo y la dificultad de mitigarlos, así como algunas herramientas que a futuro podrían remediar el deterioro y ayudar en la recuperación de pastizales nativos.

Particularmente, encontramos que las estrategias que buscan aumentar la productividad de pastizales para su uso pastoril a través de la fertilización y la interseembra de leguminosas (“mejoramientos”) pueden llevar a estados altamente degradados, en los que la riqueza disminuye y dominan las especies exóticas, particularmente la gramínea invasora *Cynodon dactylon* (Jaurena et al., 2016). Mientras que en los pastizales nativos encontramos un recambio temporal y una heterogeneidad espacial pronunciada, con variación en la composición de especies, los pastizales degradados mostraron una baja dinámica espacio-temporal, donde no es de esperar que el estado degradado se revierta sin intervención. Tanto el banco de semillas de los pastizales nativos como el de los degradados son un reflejo incompleto de la vegetación aérea, pero el sitio degradado tiene la complejidad añadida de una mayor densidad de semillas de especies exóticas, donde la dominante es *C. dactylon*. En estos sitios, la interseembra de leguminosas con fertilización fosforada (y su posterior manejo) dio como resultante una comunidad empobrecida, con alta abundancia de especies exóticas, de baja dinámica espacio-temporal y un banco de semillas con gran densidad de especies exóticas. Idear estrategias de restauración donde se depende únicamente de los propios mecanismos de resiliencia del sistema, las oscilaciones en la composición o su banco de

semillas (Yachi y Loreau, 1999; Ma et al., 2019), parecería ser un ejercicio fútil. Por ende, la restauración espontánea no parecería ser un camino viable para la recuperación de estos pastizales degradados.

Por otra parte, la exploración de alternativas presentadas en el segundo capítulo para implementar estrategias activas de restauración parecería brindar un futuro promisorio. La cosecha bajo diversas técnicas brindó una mezcla altamente diversa de semillas que al germinar reflejan la comunidad de un pastizal nativo. Se encontró una diferencia marcada en la composición de especies según la fecha de cosecha (diciembre o febrero), acentuada por la técnica utilizada (cosechadora de cepillo o heno seco), particularmente en diciembre. Se debe tener en cuenta estas diferencias en composición al idear la estrategia de restauración del sitio receptor y/o al pensar en especies objetivo (Kiehl et al., 2010; Bischoff et al., 2018). Tanto la cosechadora de cepillo como el heno mostraron gran efectividad en recoger especies de propágulos livianos o fácilmente diseminados por anemocooria o ectozoocoria, donde se encontraron especies objetivo por su gran abundancia en los pastizales nativos, como *Steinchisma hians*, *Axonopus fissifolius* y *Botriochloa laguroides* (Rosengurtt et al., 1970). La cosechadora de cepillo en diciembre parece una opción particularmente interesante si se busca recuperar el componente invernal de un sitio degradado o transformado, dado que captó preferencialmente gramíneas como *Piptochaetium stipoides* y *Nassella nessiana*. En cambio, el heno en ambas fechas es más generalista, y en febrero tiene la ventaja de recoger en gran cantidad a la especie *Paspalum notatum*, gramínea estival de gran interés por su preponderancia en el pastizal nativo, su alto valor forrajero y su resistencia al pastoreo (Rosengurtt et al., 1970). Si el interés es abarcar la mezcla de especies más heterogénea posible, se debería apelar a combinar cosechas de ambas fechas. Pese a que en general se encuentra una relativamente baja germinación (a excepción de la mezcla obtenida por la cosechadora de cepillo en diciembre), la gran cantidad de semillas producidas por el pastizal y el bajo costo operativo que suponen estas técnicas de

cosecha permitirían obtener un enorme número de propágulos, superando esta dificultad. Los resultados obtenidos suponen que la limitante en la restauración del pastizal nativo no se encuentra en la obtención de semillas viables de un sitio donante. En adelante, se debería explorar etapas siguientes de la restauración activa: la preparación del sitio a sembrar, la implantación de las especies y el manejo posterior de los sitios que se busca restaurar (Shaw et al., 2020).

4.2. CONCLUSIONES

Los impactos constatados sobre pastizales nativos por el uso de insumos obligan a tener cautela ante la adopción de estas prácticas si no se busca generar un deterioro en el ecosistema de difícil reversión. Mientras que apelar a la dinámica espacio-temporal propia de los sitios degradados y su banco de semillas parece insuficiente para restaurarlos, la cosecha de semillas de pastizales nativos muestra potencial como futura estrategia para reestablecer estos ecosistemas. Resta desarrollar en mayor medida las técnicas que permitan el procesamiento del material obtenido, y su posterior siembra a campo. Lograr la recuperación de pastizales nativos en sitios degradados o transformados es un objetivo vital para remediar los impactos negativos de las actividades antrópicas sobre los agroecosistemas y proteger la biodiversidad. Además del avance tecnológico, fomentar la aplicación de estas estrategias de restauración demanda desarrollar políticas a nivel nacional que contemplen y fomenten este tipo de insumos como una alternativa para la producción y la conservación.

5. **BIBLIOGRAFÍA**

- Allen VG, Batello C, Berretta EJ, 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(1): 2–28.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2010.00780.x>
- Albert ÁJ, Mudrak O, Jongepierova I, Fajmon K, Frei I, ˇSevcikova M, Klimeˇsova J, Doleˇzal J. 2019. Grassland restoration on ex-arable land by transfer of brush-harvested propagules and green hay. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 272: 74–82.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.11.008>
- 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(1996): 52–66.
<https://doi.org/10.1145/1329125.1329459>
- Andrade BO, Marchesi E, Burkart S, Setubal RB, Lezama F, Perelman S, Schneider AA, Trevisan R, Overbeck GE, Boldrini II. 2018. Vascular plant species richness and distribution in the Rıo de la Plata grasslands. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 188(3): 250–256. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy063>
- Baeza S, Rama G, Lezama F. 2019. Cartografıa de los pastizales naturales en las regiones geomorfologicas de Uruguay predominantemente ganaderas. Ampliacion y actualizacion. En: A. Altesor, Lopez-Marsico, L. y Paruelo, J. M. (Eds.). *Bases ecologicas y tecnologicas para el manejo de pastizales II*. Serie FPTA n.o 69. Montevideo: Instituto Nacional de Investigacion Agropecuaria. 27-47.
- Baeza S, Paruelo JM. 2020. Land use/land cover change (2000-2014) in the Rio de la Plata grasslands: An analysis based on MODIS NDVI time series. *Remote Sensing*, 12(3): 1–22. <https://doi.org/10.3390/rs12030381>
- Baeza S, Velez-Martin E, De Abelleyra D, Bancharo S, Gallego F, Schirmbeck J, Veron S, Vallejos M, Weber E, Oyarzabal M, Barbieri A, Petek M, Guerra Lara M, Sarrailhe

- SS, Baldi G, Bagnato C, Bruzzone L, Ramos S, Hasenack H. 2022. Two decades of land cover mapping in the Río de la Plata grassland region: The MapBiomias Pampa initiative. *Remote Sensing Applications: Society and Environment*, 28.
<https://doi.org/10.1016/j.rsase.2022.100834>
- Bakker C, Blair JM, Knapp AK. 2003. Does resource availability, resource heterogeneity or species turnover mediate changes in plant species richness in grazed grasslands? *Oecologia*, 137(3): 385–391. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1360-y>
- Bakker JD, Wilson SD. 2004. Using ecological restoration to constrain biological invasion. *Journal of Applied Ecology*, 41(6): 1058–1064.
<https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00962.x>
- Baldi G, Paruelo JM. 2008. Land-use and land cover dynamics in South American Temperate grasslands. *Ecology and Society*, 13(2). <https://doi.org/10.5751/ES-02481-130206>
- Behling H, Pillar VDP. 2007. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1478): 243–251.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1984>
- Bischoff A, Hoboy S, Winter N, Warthemann G. 2018. Hay and seed transfer to re-establish rare grassland species and communities: How important are date and soil preparation? *Biological Conservation*, 221: 182–189. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.033>
- Burkart A. 1975. Evolution of Grasses and Grasslands in South America. *Taxon*, 24(1): 53–66. <https://doi.org/10.2307/1219001>

- Castaño-Sánchez JP, Izaurrealde RC, Prince SD. 2021. Land-use conversions from managed grasslands to croplands in Uruguay increase medium-term net carbon emissions to the atmosphere. *Journal of Land Use Science*, 16(3): 240–259.
<https://doi.org/10.1080/1747423X.2021.1933227>
- 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(1): 73–82.
<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00771.x>
- Chazdon RL, Falk DA, Banin LF, Wagner M, Wilson S, Grabowski RC, Suding KN. 2021. The intervention continuum in restoration ecology: rethinking the active–passive dichotomy. *Restoration Ecology*, e13535. <https://doi.org/10.1111/rec.13535>
- Cramer VA, Hobbs RJ, Standish, RJ. 2008. What’s new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 104–112.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.005>
- Cuello N, López-Mársico L, Rodríguez C. 2020. Field burn versus fire-related cues: germination from the soil seed bank of a South American temperate grassland. *Seed Science Research*, 30(3): 206–214. <https://doi.org/10.1017/S0960258520000288>
- Díaz R, Jaurena M, Ayala W. 2008. Impacto de la intensificación productiva sobre el campo natural en Uruguay. *Revista INIA*, 14: 16–21.
- Diekmann M, Jandt U, Alard D, Bleeker A, Corcket E, Gowing DJG, Stevens CJ, Duprè, C. 2014. Long-term changes in calcareous grassland vegetation in North-western Germany - No decline in species richness, but a shift in species composition. *Biological Conservation*, 172: 170–179. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.02.038>
- Dixon AP, Faber-Langendoen D, Josse C, Morrison J, Loucks CJ. 2014. Distribution mapping of world grassland types. *Journal of Biogeography*, 41(11): 2003–2019.
<https://doi.org/10.1111/jbi.12381>

- Ehleringer JR. 2005. The Influence of Atmospheric CO₂, Temperature, and Water on the Abundance of C₃/C₄ Taxa. En: Ehleringer JR, Cerling TE, Dearing MD. (Eds.). 2005. A history of atmospheric CO₂ and its effects on plants, animals, and ecosystems. New York: Springer (Springer series in Ecological Studies). 214-231.
- Fay PA, Prober SM, Harpole WS, Knops JMH, Bakker JD, Borer ET, Lind EM, MacDougall AS, Seabloom EW, Wragg PD, Adler PB, Blumenthal DM, Buckley YM, Chu C, Cleland EE, Collins SL, Davies KF, Du G, Feng X, Firn J, Gruner DS, Hagenah N, Hautier Y, Heckman RW, Jin VL, Kirkman KP, Klein J, Ladwig LM, Li Q, McCulley RL, Melbourne BA, Mitchell CE, Moore JL, Morgan JW, Risch AC, Schütz M, Stevens CJ, Wedin DA, Yang LH. 2015. Grassland productivity limited by multiple nutrients. *Nature Plants*, 1: 1–5. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.80>
- Feller JM, Brown DE. 2000. From Old-Growth Forests to Old-Growth Grasslands: Managing Rangelands for Structure and Function. *Arizona Law Review*, 42: 319–342.
- Fensham RJ, Butler DW, Fairfax RJ, Quintin AR, Dwyer JM. 2016. Passive restoration of subtropical grassland after abandonment of cultivation. *Journal of Applied Ecology*, 53(1): 274–283. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12551>
- Fernandez-Going BM, Anacker BL, Harrison SP, Yavitt JB. 2012. Temporal variability in California grasslands: Soil type and species functional traits mediate response to precipitation. *Ecology*, 93(9): 2104–2114. <https://doi.org/10.1890/11-2003.1>
- Gann GD, McDonald T, Walder B, Aronson J, Nelson CR, Jonson J, Hallett JG, Eisenberg C, Guariguata MR, Liu J, Hua F, Echeverría C, Gonzales E, Shaw N, Decler K, Dixon KW. 2019. International principles and standards for the practice of ecological restoration. Second edition. *Restoration Ecology*, 27(S1): S1–S46. <https://doi.org/10.1111/rec.13035>
- Gossner MM, Lewinsohn TM, Kahl T, Grassein F, Boch S, Prati D, Birkhofer K, Renner SC, Sikorski J, Wubet T, Arndt H, Baumgartner V, Blaser S, Blüthgen C, Buscot F, Diekötter T, Jorge LR, Jung K, Keyel AC, Klein A-M, Klemmer S, Krauss J, Lange M,

- Müller J, Overmann J, Pašali E, Penone C, Perovic DJ, Purschke O, Schall P, Socher SA, Sonnemann I, Tschapka M, Tschardt T, Türke M, Venter PC, Weiner CN, Werner M, Wolters V, Wurst S, Westphal C, Fischer M, Weisser WW, Allan E. 2016. Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. *Nature*, 540(7632): 266–269. <https://doi.org/10.1038/nature20575>
- Haines-Young R. 2009. Land use and biodiversity relationships. *Land Use Policy*, 26(1): 178–186. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2009.08.009>
- Harper JL. (Eds.). 1977. *Population biology of plants*, 3.a edición. London: Academic Press. 892 p.
- Harpole WS, Sullivan LL, Lind EM, Firn J, Adler PB, Borer ET, Chase JD, Fay PA, Hautier Y, Hillebrand H, MacDougall AS, Seabloom EW, Williams R, Bakker JD, Cadotte MW, Chaneton EJ, Chu C, Cleland EE, D’Antonio C, Davis KF, Gruner DS, Hagenah N, Kirkman K, Knops JMH, La Pierre KJ, McCulley RL, Moore JL, Morgan JW, Prober SM, Risch AC, Schuetz M, Stevens CJ, Wragg PD. 2016. Addition of multiple limiting resources reduces grassland diversity. *Nature*, 537(7618): 93–96. <https://doi.org/10.1038/nature19324>
- Henwood WD. 2010. Toward a strategy for the conservation and protection of the world’s temperate grasslands. *Great Plains Research*, 20(1): 121–134.
- Hodapp D, Borer ET, Harpole WS, Lind EM, Seabloom EW, Adler PB, Alberti J, Arnillas CA, Bakker JD, Biederman L, Cadotte M, Cleland SE, Collins S, Fay PA, Firn J, Hagenah N, Hautier Y, Iribarne O, Knops JMH, McCulley RL, MacDougall A, Moore JL, Morgan JW, Mortensen B, La Pierre KJ, Risch AC, Schütz M, Peri P, Stevens CJ, Wright J, Hillebrand H. 2018. Spatial heterogeneity in species composition constrains plant community responses to herbivory and fertilisation. *Ecology Letters*, 21(9): 1364–1371. <https://doi.org/10.1111/ele.13102>
- Haretche F, Rodríguez C. 2006. Banco de semillas de un pastizal uruguayo bajo diferentes condiciones de pastoreo. *Ecologia Austral*, 16(2): 105–113.

- Huenneke FL, Hamburg SP, Koide R, Mooney HA, Vitousek PM, Huenneke LF, Hamburg SP, Koide R, Mooney HA, Vitousek PM. 1990. Effects of Soil Resources on Plant Invasion and Community Structure in Californian Serpentine Grassland. *Ecology*, 71(2): 478–491.
- Jackson L, Lopoukhine N, Hillyard D. 1995. Commentary Ecological Restoration: A Definition and Comments. *Restoration Ecology*, 3(2): 71–75.
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2015.10.006>
- Jobbágy EG, Vasallo M, Farley K, Piñeiro G, Garbulsky M, Noretto M, Jackson R, Paruelo J. 2006. Forestación en pastizales: hacia una visión integral de sus oportunidades y costos ecológicos. *Agrociencia*, 10(2): 109–124.
- Kiehl K, Kirmer A, Donath TW, Rasran L, Hölzel N. 2010. Species introduction in restoration projects - Evaluation of different techniques for the establishment of semi-natural grasslands in Central and Northwestern Europe. *Basic and Applied Ecology*, 11(4): 285–299. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.12.004>
- León RJC, Bertiller M. 1982. Aspectos fenológicos de dos comunidades del pastizal de la Depresión del Salado. *Boletín de La Sociedad Argentina de Botánica*, 20: 329–348.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA. 2001. Ecology: Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 294(5543): 804–808. <https://doi.org/10.1126/science.1064088>
- Loydi A, Zalba SM, Distel RA. 2012. Viable seed banks under grazing and enclosure conditions in montane mesic grasslands of Argentina. *Acta Oecologica*, 43: 8–15. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.05.002>

- Ma M, Baskin CC, Li W, Zhao Y, Zhao Y, Zhao L, Chen N, Du G. 2019. Seed banks trigger ecological resilience in subalpine meadows abandoned after arable farming on the Tibetan Plateau. *Ecological Applications*, 29(7): 1–13.
<https://doi.org/10.1002/eap.1959>
- MacFadden BJ. 2006. Extinct mammalian biodiversity of the ancient New World tropics. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(3): 157–165.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.12.003>
- Mayor MD, Bóo RM, Peláez DV, Elía OR. 2003. Seasonal variation of the soil seed bank of grasses in central Argentina as related to grazing and shrub cover. *Journal of Arid Environments*, 53(4): 467–477. <https://doi.org/10.1006/jare.2002.1060>
- Millot JC, Risso D, Methol R. 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Informe técnico para la Comisión Honoraria del Plan Agropecuario. 199 p. [En línea] 7 octubre 2022. <http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/6305/1/Relevamiento-de-pastnaturales-y-mejora-extensivos-en-areas-ganad-del-Urug-Millot-1987ainfo-incompleto.pdf>
- Minnervini-Silva GH, Overbeck GE. 2020. Soil seed bank in a subtropical grassland under different grazing intensities. *Acta Botanica Brasilica*, 34(2): 360–370.
<https://doi.org/10.1590/0102-33062019abb0297>
- Molina CD, Tognetti PM, Graff P, Chaneton EJ. 2021. Mowing does not redress the negative effect of nutrient addition on alpha and beta diversity in a temperate grassland. *Journal of Ecology*, 109(3): 1501–1510. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13573>
- Mourelle D, Prieto AR. 2016. Pollen and spores from surface samples in the campos region of uruguay and their paleoecological implications. *Acta Botanica Brasilica*, 30(3): 357–370. <https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0117>

- Mourelle D, Del Puerto L, Perez L, Bergamino L, García-Rodríguez F. 2020. Late Pleistocene and Late Holocene environment and climate in the campos region of southeastern South America inferred from phytolith, diatom and geochemical data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 543: 109586. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109586>
- Nery ERA, Saraiva CS, Cruz LMS, Souza MMOR, Gomes FS, El-Hani CN, Mariano-Neto E. 2013. The restoration concept in the scientific literature and in the Brazilian law. *Revista CAITITU - Aproximando Pesquisa Ecológica e Aplicação*, 1(1): 43–56. <https://doi.org/10.7724/caititu.2013.v1.n1.d04>
- Omacini M, Chaneton EJ, León RJC, Batista WB. 1995. Old-field successional dynamics on the Inland Pampa, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, Vol. 6, pp. 309–316. <https://doi.org/10.2307/3236229>
- Overbeck GE, Müller SC, Fidelis A, Pfadenhauer J, Pillar VD, Blanco CC, Boldrini II, Both R, Forneck ED. 2007. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9(2): 101–116. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.07.005>
- Oyarzabal M. 2014. Definición de pastizal natural en el marco del Índice de Contribución a la Conservación de Pastizales Naturales del Cono Sur de Sudamérica (ICP). En: Parera A, Paullier I, Weyland F. (Eds.). *Índice de Contribución a la Conservación de Pastizales Naturales del Cono Sur. Una herramienta para incentivar a los productores rurales*. Aves Uruguay: 57-72
- Oyarzabal M, Andrade B, Pillar VD, Paruelo J. 2019. Temperate Subhumid Grasslands of Southern South America. En: Goldstein, MI, DellaSala, DA. (Eds.). *Encyclopedia of the World's Biomes*. Elsevier: 577-593. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-409548-9.12132-3>

- Pañella PG, Cardozo G, Cuadro R, Reyno R, Lezama F. 2020. La fertilización fosforada disminuye la riqueza y aumenta el número de especies exóticas de plantas en pastizales intersebrados con leguminosas. *Ecología Austral*, 30(3): 354–365. <https://doi.org/10.25260/ea.20.30.3.0.1063>
- Paruelo JM, Texeira M, Staiano L, Mastrángelo M, Amdan L, Gallego F. 2016. An integrative index of Ecosystem Services provision based on remotely sensed data. *Ecological Indicators*, 71: 145–154. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.06.054>
- Pereira M. 2017. Taita: una cosechadora de cepillo de campo natural. *Revista del Plan Agropecuario*, 160: 54–56.
- Porto AB, Prado MAPF, Rodrigues LS, Overbeck GE. 2022. Restoration of subtropical grasslands degraded by non-native pine plantations: effects of litter removal and hay transfer. *Restoration Ecology*: e13773. <https://doi.org/10.1111/rec.13773>
- Ramankutty N, Foley JA. 1999. Estimating historical changes in global land cover: Croplands from 1700 to 1992. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(4): 997–1027. <https://doi.org/10.1029/1999GB900046>
- Redhead JW, Sheail J, Bullock JM, Ferreruela A, Walker KJ, Pywell RF. 2014. The natural regeneration of calcareous grassland at a landscape scale: 150 years of plant community re-assembly on Salisbury Plain, UK. *Applied Vegetation Science*, 17(3): 408–418. <https://doi.org/10.1111/avsc.12076>
- Roberts HA. 1981. Seed banks in soils. *Advances in Applied Biology*, 6: 1–55.
- Rometsch S. 2009. Recommendations for the production and use of wild flower seeds adapted to local ecological conditions in Switzerland. *International Workshop of the SALVERE-Project 2009*: 23–24.
- Rosengurtt B, Arrillaga BR, Izaguirre P. 1970. Gramíneas Uruguayas. Colección Ciencias 5, Montevideo. 489 p.
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M,

- Poff NLR, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459): 1770–1774.
<https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Scotton M, Kirmer A, Krautzer B. 2012. Practical handbook for seed harvest and ecological restoration of species-rich grasslands. Padova: CLEUP. 124 p.
- Shaw N, Barak RS, Campbell RE, Kirmer A, Pedrini S, Dixon K, Frischie S. 2020. Seed use in the field: delivering seeds for restoration success. *Restoration Ecology*, 28(S3): S276–S285. <https://doi.org/10.1111/rec.13210>
- SER (Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group). 2004. The SER International Primer on Ecological Restoration. Tucson: Society for Ecological Restoration International. 16 p. [En línea] 7 octubre 2022.
https://cdn.ymaws.com/www.ser.org/resource/resmgr/custompages/publications/ser_publications/ser_primer.pdf
- Soriano A, León RJC, Sala OE, Lavado RS, Deregibus VA, Cauhépé MA, Scaglia OA, Velázquez CA, Lemcoff JH. 1992. Rio de la Plata Grasslands. En: R. T. Coupland. (Ed.). *Ecosystems of the World: Natural Grasslands*. Amsterdam: Elsevier. 367 – 407.
- Squires VR, Dengler J, Feng H, Hua L. (Eds.). 2018. *Grasslands of the World: Diversity, Management and Conservation*. Boca Raton: CRC Press. 412 p.
<https://doi.org/10.1201/9781315156125>
- Stotz GC, Gianoli E, Cahill JF. 2019. Biotic homogenization within and across eight widely distributed grasslands following invasion by *Bromus inermis*. *Ecology*, 100(7): 1–13. <https://doi.org/10.1002/ecy.2717>
- Stromberg MR, Griffin JR. 1996. Long-Term Patterns in Coastal California Grasslands in Relation to Cultivation, Gophers, and Grazing. *Ecological Application*, 6(4): 1189–1211.

- Texeira M, Altesor A. 2009. Small-scale spatial dynamics of vegetation in a grazed Uruguayan grassland. *Austral Ecology*, 34(4): 386–394.
<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.01940.x>
- Thomas PA, Overbeck GE, Müller SC. 2019. Restoration of abandoned subtropical highland grasslands in Brazil: Mowing produces fast effects, but hay transfer does not. *Acta Botanica Brasilica*, 33(3): 405–411. <https://doi.org/10.1590/0102-33062018abb0377>
- Tiscornia G, Jaurena M, Baethgen W. 2019. Drivers, process, and consequences of native grassland degradation: Insights from a literature review and a survey in Río de la Plata grasslands. *Agronomy*, 9(5): 8–12. <https://doi.org/10.3390/agronomy9050239>
- Tognetti PM, Chaneton EJ. 2012. Invasive exotic grasses and seed arrival limit native species establishment in an old-field grassland succession. *Biological Invasions*, 14(12): 2531–2544. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0249-2>
- Valkó O, Deák B, Török P, Kelemen A, Miglécz T, Tóthmérész B. 2017. Filling up the gaps—Passive restoration does work on linear landscape elements. *Ecological Engineering*, 102: 501–508. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.02.024>
- Valkó O, Rádai Z, Deák B. 2022. Hay transfer is a nature-based and sustainable solution for restoring grassland biodiversity. *Journal of Environmental Management*, 311(1): 114816. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.114816>
- Veldman JW, Putz FE. 2011. Grass-dominated vegetation, not species-diverse natural savanna, replaces degraded tropical forests on the southern edge of the Amazon Basin. *Biological Conservation*, 144(5): 1419–1429. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.01.011>
- Veldman JW, Buisson E, Durigan G, Fernandes GW, Le Stradic S, Mahy G, Negreiros D, Overbeck GE, Veldman RG, Zaloumis NP, Putz FE, Bond WJ. 2015. Toward an old-

- growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 13(3): 154–162. <https://doi.org/10.1890/140270>
- Vieira M de S, Bonilha CL, Boldrini II, Overbeck GE. 2015. The seed bank of subtropical grasslands with contrasting land-use history in southern Brazil. *Acta Botanica Brasiliensis*, 29(4): 543–552. <https://doi.org/10.1590/0102-33062015abb0026>
- Vieira M de S, Overbeck GE. 2020. Small seed bank in grasslands and tree plantations in former grassland sites in the South Brazilian highlands. *Biotropica*, 52(4): 775–782. <https://doi.org/10.1111/btp.12785>
- Vitousek PM, D’Antonio CM, Loope LL, Westbrooks R. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84: 468-478
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM. 1997. Human domination of Earth’s ecosystems. *Science*, 277(5325): 494–499. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.494>
- von Blanckenhagen B, Poschlod P. 2005. Restoration of calcareous grasslands: the role of the soil seed bank and seed dispersal for recolonisation processes. *Biotechnology, Agronomy and Society and Environment*, 9(2): 143–149.
- Weigelt A, Weisser WW, 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(8): 1695–1706. <https://doi.org/10.5194/bg-6-1695-2009>
- Willems JH, Bik LPM. 1998. Restoration of high species density in calcareous grassland: the role of seed rain and soil seed bank. *Applied Vegetation Science*, 1(1): 91–100. <https://doi.org/10.2307/1479088>
- Wilson JB, Peet RK, Dengler J, Pärtel M. 2012. Plant species richness: The world records. *Journal of Vegetation Science*, 23(4): 796–802. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01400.x>

- Wimberly MC, Janssen LL, Hennessy DA, Luri M, Chowdhury NM, Feng H. 2017. Cropland expansion and grassland loss in the eastern Dakotas: New insights from a farm-level survey. *Land Use Policy*, 63: 160–173. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2017.01.026>
- Yachi S, Loreau M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(4): 1463–1468. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.4.1463>
- Zaloumis NP, Bond WJ. 2011. Grassland restoration after afforestation: No direction home? *Austral Ecology*, 36(4): 357–366. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2010.02158.x>

6. ANEXOS

6.1. LISTA DE ESPECIES DE LA VEGETACIÓN ESTABLECIDA Y EL BANCO DE SEMILLAS

Lista de las distintas entidades identificadas a nivel de especie o género en la vegetación establecida y el banco de semillas, señalando origen y fenología. E: exótica. N: nativa. I: invernial. V: estival. P: perenne. A: *annual*. Se deja un espacio en blanco () cuando no hay seguridad del origen o fenología de la entidad. Una cruz (X) es usada para señalar la presencia de la especie en la vegetación establecida, el banco de semillas o ambas comunidades, mientras que un guion (-) es usado para señalar su ausencia.

Origen	Fenología	Identidad	Vegetación establecida	Banco semillas
N	PV	<i>Acanthostyles buniifolius</i>	X	-
N	PV	<i>Acmella decumens</i>	X	-
N	PI	<i>Agrostis montevidensis</i>	X	-
E	AI	<i>Aira elegantissima</i>	X	-
N	PV	<i>Andropogon lateralis</i>	X	-
N	PV	<i>Andropogon ternatus</i>	X	-
N	PV	<i>Aristida murina</i>	X	-
N	PV	<i>Aristida venustula</i>	X	-
N	PV	<i>Aspilia montevidensis</i>	X	-
N	PV	<i>Axonopus fissifolius</i>	X	X
N	PV	<i>Axonopus suffultus</i>	X	-
N	PV	<i>Baccharis trimera</i>	X	-
N	PV	<i>Bothriochloa laguroides</i>	X	-
N	PV	<i>Bouchetia anomala</i>	X	-
N	AI	<i>Bowlesia incana</i>	X	-
E	AI	<i>Briza minor</i>	X	-
N	AI	<i>Bromidium hygrometricum</i>	X	-
N	AI	<i>Bromidium tandilense</i>	X	-
N	PI	<i>Buchnera longifolia</i>	X	-
N	AI	<i>Bulbostylis subtilis</i>	X	X
N	PI	<i>Carex bonariensis</i>	X	X
N	PI	<i>Carex brongniartii</i>	X	-
N	PI	<i>Carex phalaroides</i>	X	-
	PI	<i>Carex sp.</i>	X	-

E	AI	<i>Centaurium pulchellum</i>	X	-
E	AI	<i>Cerastium glomeratum</i>	X	-
		<i>Cerastium sp.</i>	X	-
N	PI	<i>Chaptalia exscapa</i>	X	-
N	PI	<i>Chaptalia pilloseloides</i>	X	-
N	PI	<i>Chascolytrum brizoides</i>	X	-
N	PI	<i>Chascolytrum rufum</i>	X	-
N	PI	<i>Chascolytrum subaristatum</i>	X	-
N	PI	<i>Chevreulia acuminata</i>	X	-
N	PI	<i>Chevreulia sarmentosa</i>	X	-
N	PV	<i>Chloris canterae</i>	X	X
N	PI	<i>Cinnagrostis alba</i>	X	-
N	PI	<i>Cinnagrostis viridiflavescens</i>	X	-
E	AI	<i>Cirsium vulgare</i>	X	-
N	AV	<i>Conyza bonariensis</i>	X	-
N	PV	<i>Conyza primulifolia</i>	X	-
N		<i>Conyza sp.</i>	X	-
N	PV	<i>Cuphea glutinosa</i>	X	-
N	AI	<i>Cyclospermum leptophyllum</i>	X	-
E	PV	<i>Cynodon dactylon</i>	X	X
N	PV	<i>Cyperus eragrostis</i>	-	X
N	PV	<i>Cyperus obtusatus</i>	-	X
N	PV	<i>Cyperus rigens</i>	-	X
N	PV	<i>Cyperus sesquiflorus</i>	X	-
		<i>Cyperus sp.</i>	X	-
N	PI	<i>Danthonia cirrata</i>	X	-
N	PI	<i>Danthonia montevidensis</i>	X	-
N	PI	<i>Danthonia rhizomata</i>	X	-
N	PV	<i>Desmanthus virgatus</i>	X	-
N	PV	<i>Dichantelium sabulorum</i>	X	X
N	PV	<i>Dichondra sericea</i>	X	X
		<i>Digitaria sp.</i>	X	-
N	PV	<i>Dorstenia brasiliensis</i>	X	-
N	PV	<i>Eclipta elliptica</i>	X	-
N	AI	<i>Eclipta postrata</i>	-	X
N	PV	<i>Eleocharis sp. 1</i>	X	X
N	PV	<i>Eleocharis sp. 2</i>	-	X
N	PV	<i>Eleusine tristachya</i>	-	X
N	PV	<i>Eragrostis bahiensis</i>	X	X

N	PV	<i>Eragrostis neesii</i>	X	X
N		<i>Eragrostis sp.</i>	X	-
N	PI	<i>Eryngium echinatum</i>	X	-
N	PI	<i>Eryngium horridum</i>	X	-
N	PI	<i>Eryngium nudicaule</i>	X	-
		<i>Eustachys paspaloides spp</i>		
N	PV	<i>caribaea</i>	X	X
N	PV	<i>Evolvulus sericeus</i>	X	X
N	AI	<i>Facelis retusa</i>	X	-
N	AI	<i>Festuca australis</i>	X	-
N	AV	<i>Fimbristylis dichotoma</i>	X	X
N	PI	<i>Galactia marginalis</i>	X	-
N	PI	<i>Galianthe fastigiata</i>	X	-
N	PI	<i>Galium richardianum</i>	X	-
N	PI	<i>Galium urugense</i>	X	-
N		<i>Gamochaeta sp. 1</i>	X	X
N		<i>Gamochaeta sp. 2</i>	-	X
E	AI	<i>Gaudinia fragilis</i>	X	-
E	AI	<i>Geranium dissectum</i>	X	-
N	AI	<i>Geranium purpureum</i>	X	-
N	PV	<i>Glandularia selloi</i>	X	-
N	PI	<i>Gratiola peruviana</i>	X	X
N	PV	<i>Habenaria sp.</i>	X	-
N	PI	<i>Herberthia lahue</i>	X	-
E	AI	<i>Holcus lanatus</i>	X	X
N		<i>Hydrocotyle sp.</i>	X	-
N	PI	<i>Hypochaeris albiflora</i>	X	-
N	PI	<i>Hypochaeris megapotamica</i>	X	-
E	PI	<i>Hypochaeris radicata</i>	X	-
N		<i>Hypochaeris sp.</i>	X	-
N	PI	<i>Hypoxis decumbens</i>	X	-
N	PV	<i>Juncus capillaceus</i>	X	X
N	PV	<i>Juncus imbricatus</i>	X	-
N	PV	<i>Juncus marginatus</i>	-	X
N	PV	<i>Juncus pallescens</i>	X	-
	PV	<i>Juncus sp.</i>	X	-
N	PV	<i>Justicia axilaris</i>	X	-
N	PV	<i>Leersia hexandra</i>	X	-
E	AI	<i>Lolium multiflorum</i>	X	-

E	AI	<i>Lotus angustissimus</i>	X	-
E	PI	<i>Lotus corniculatus</i>	X	X
E	PI	<i>Lotus subbiflorus</i>	X	X
E	PI	<i>Lotus tenuis</i>	X	-
N		<i>Ludwigia sp.</i>	X	-
E	AI	<i>Lysimachia minima</i>	X	-
N	PI	<i>Mecardonia procumbens</i>	X	-
N	PI	<i>Mecardonia tenella</i>	X	X
E	AI	<i>Medicago lupulina</i>	X	-
N	PI	<i>Melica brasiliana</i>	X	-
N	PI	<i>Microbriza poimorpha</i>	X	-
N	PV	<i>Mnesithea selloana</i>	X	X
N	PI	<i>Nassella charruana</i>	X	-
N	PI	<i>Nassella neesiana</i>	X	-
N	PI	<i>Nassella pauciciliata</i>	X	-
N	PI	<i>Nassella sp.</i>	X	-
N		<i>Nothoscordum sp.</i>	X	-
N		<i>Oxalis sp.</i>	X	-
N	PV	<i>Panicum bergii var. bergii</i>	X	X
N	PV	<i>Paspalum denticulatum</i>	X	-
N	PV	<i>Paspalum dilatatum</i>	X	X
N	PV	<i>Paspalum notatum</i>	X	X
N	PV	<i>Paspalum plicatulum</i>	X	X
N	PV	<i>Pavonia glechomoides</i>	X	-
N	PV	<i>Pfaffia gnaphalioides</i>	X	-
N	PV	<i>Pfaffia tuberosa</i>	X	-
N	PI	<i>Phyla canescens</i>	X	-
N	PI	<i>Piptochaetium montevidensis</i>	X	-
N	PI	<i>Piptochaetium stipoides</i>	X	-
N	AI	<i>Plantago myosuroides</i>	X	-
		<i>Plantago sp.</i>	X	-
N	PI	<i>Plantago tomentosa</i>	X	-
N	AI	<i>Polygala australis</i>	X	-
N	PI	<i>Polygala molluginifolia</i>	X	-
N	PV	<i>Psidium salutare</i>	X	-
N	PV	<i>Pterocaulon balansae</i>	X	X
N	PI	<i>Ranunculus bonariensis</i>	X	-
N	PV	<i>Rhynchospora megapotamica</i>	X	-
N	PV	<i>Richardia humistrata</i>	X	-

N	PV	<i>Richardia stellaris</i>	X	-
N	PV	<i>Schizachyrium microstachyum</i>	X	X
N	PV	<i>Scutellaria racemosa</i>	X	-
E	PV	<i>Senecio madagascariensis</i>	X	X
N	PV	<i>Senecio pterophorus</i>	X	-
N	PV	<i>Senecio selloi</i>	X	-
N	PV	<i>Setaria parviflora</i>	X	X
		<i>Setaria sp.</i>	X	-
		<i>Sisyrinchium sp.</i>	X	-
N	PI	<i>Solanum commersonii</i>	X	-
N	PV	<i>Solidago chilensis</i>	X	-
E	AI	<i>Sonchus oleraceus</i>	X	-
N	PV	<i>Sporobolus indicus</i>	X	X
N	PV	<i>Sporobolus platensis</i>	X	-
N	PV	<i>Steinchisma hians</i>	X	-
N	PV	<i>Stenandrium dulce</i>	X	-
N	PV	<i>Stenotaphrum secundatum</i>	X	-
N	PV	<i>Symphotrichum squamatum</i>	X	-
N	PV	<i>Tridens brasiliensis</i>	X	-
N	PI	<i>Trifolium polymorphum</i>	X	-
E	PI	<i>Trifolium repens</i>	X	-
N	PV	<i>Verbena montevidensis</i>	X	-
N	PI	<i>Wahlenbergia linarioides</i>	X	-

6.2. LISTA DE ESPECIES PRESENTES EN LA VEGETACIÓN ESTABLECIDA Y LAS DIVERSAS COSECHAS

Lista de las distintas entidades identificadas a nivel de especie, género o familia en la vegetación establecida del sitio donante, como semillas en la mezcla cosechada o como plántulas entre las emergencias del invernáculo. Una cruz (X) es usada para señalar la presencia de la especie en una de estos compartimentos, mientras que un guion (-) es usado para señalar su ausencia.

	Vegetación donante	Mezcla de semillas	Plántulas emergentes
<i>Acmella decumbens</i>	-	-	X
<i>Agalinis communis</i>	X	X	-
<i>Agrostis montevidensis</i>	X	X	-
<i>Andropogon ternatus</i>	X	X	X
<i>Aristida uruguayensis</i>	X	X	X
<i>Aristida venustula</i>	X	-	-
<i>Asclepia melodora</i>	X	-	-
<i>Axonopus fissifolius</i>	X	X	X
<i>Baccharis coridifolia</i>	X	X	-
<i>Baccharis punctulata</i>	X	-	-
<i>Baccharis spicata</i>	X	-	-
<i>Baccharis trimera</i>	X	-	-
<i>Borreria eryngioides</i>	X	-	-
<i>Bidens subalternans</i>	-	-	X
<i>Bothriochloa laguroides</i>	X	X	X
<i>Bouchetia anomala</i>	X	-	X
<i>Briza minor</i>	X	X	X
<i>Bromidium tandilense</i>	X	X	X
<i>Carex sp.</i>	X	X	X
<i>Centaurium pulchellum</i>	X	-	-
<i>Casuarina cunninghamiana</i>	-	-	X
<i>Cerastium glomeratum</i>	X	-	X
<i>Chaptalia exscapa</i>	X	-	-
<i>Chaptalia piloselloides</i>	X	-	-
<i>Chascolytrum subaristatum</i>	X	X	X
<i>Chenopodium album</i>	-	-	X
<i>Chevreulia acuminata</i>	X	-	-

<i>Chevreulia sarmentosa</i>	X	-	X
<i>Cinnagrostis viridiflavescens</i>	X	X	-
Compositae 1	-	X	-
Compositae 2	-	X	-
<i>Conyza blakeii</i>	X	-	-
<i>Conyza bonariensis</i>	X	X	X
<i>Conyza primulifolia</i>	X	-	-
<i>Conyza pampeana</i>	-	-	X
<i>Cuphea glutinosa</i>	X	-	X
<i>Cyclosporum leptophyllum</i>	X	X	X
<i>Cynodon dactylon</i>	X	X	X
<i>Cyperus sp.</i>	X	X	X
<i>Cyperus sesquiflorus</i>	X	X	X
<i>Danthonia cirrata</i>	-	-	X
<i>Digitaria sanguinalis</i>	-	-	X
<i>Echinochloa sp.</i>	-	-	X
<i>Danthonia montevidensis</i>	X	-	-
<i>Desmanthus virgatus</i>	X	-	-
<i>Dichondra sericea</i>	X	-	-
<i>Eleocharis sp.</i>	X	-	X
<i>Eleusine tristachya</i>	X	X	X
<i>Eragrostis bahiensis</i>	X	X	X
<i>Eragrostis lugens</i>	X	X	X
<i>Eragrostis neesii</i>	X	X	X
<i>Eryngium echinatum</i>	X	-	-
<i>Eryngium horridum</i>	X	X	X
<i>Eryngium nudicaule</i>	X	-	-
<i>Euphorbia serpens</i>	X	-	-
<i>Eustachys paspaloides ssp. caribaea</i>	X	X	X
<i>Evolvulus sericeus</i>	X	-	-
<i>Facelis retusa</i>	X	X	-
<i>Festuca australis</i>	X	X	X
<i>Fimbristylis sp.</i>	X	X	X
<i>Galinsoga parviflora</i>	-	-	X
<i>Galium richardianum</i>	X	-	X
<i>Gamochoeta sp.</i>	X	X	X
<i>Rostraria cristata</i>	X	-	X
<i>Herberthia lahue</i>	X	X	X
<i>Hordeum pusillum</i>	X	X	X

<i>Hypochaeris albiflora</i>	X	-	-
<i>Hypochaeris megapotamica</i>	X	-	-
<i>Hypochaeris sp.</i>	X	-	-
<i>Hypochaeris tropicalis</i>	-	-	X
<i>Jarava plumosa</i>	-	X	-
<i>Juncus capillaceus / imbricatus</i>	X	X	X
<i>Juncus pallescens</i>	X	X	-
<i>Lepidium aletes</i>	X	-	X
<i>Lolium multiflorum</i>	X	-	-
<i>Lotus corniculatus</i>	X	X	X
<i>Lysimachia minima</i>	X	-	X
<i>Mecardonia procumbens</i>	X	-	-
<i>Melica brasiliana</i>	X	X	X
<i>Melica rigida</i>	X	-	-
<i>Melilotus indicus</i>	-	-	X
<i>Micropsis spathulata</i>	X	X	X
<i>Mnesithea selloana</i>	X	X	X
<i>Nassella charruana</i>	X	X	X
<i>Nassella neesiana</i>	X	X	X
<i>Nassella pauciciliata</i>	X	X	X
<i>Nothoscordum sp.</i>	X	-	-
<i>Oxalis sp.</i>	X	-	-
<i>Panicum bergii</i>	X	-	-
<i>Oldenlandia corymbosa</i>	-	-	X
<i>Panphalea heterophylla</i>	X	-	X
<i>Paspalum denticulatum</i>	X	-	-
<i>Paspalum dilatatum</i>	X	X	X
<i>Paspalum notatum</i>	X	X	X
<i>Phalaris platensis</i>	X	-	X
<i>Phyla canescens</i>	X	X	X
<i>Piptochaetium montevidense</i>	X	X	X
<i>Piptochaetium stipoides</i>	X	X	X
<i>Plantago myosuros</i>	X	-	-
<i>Plantago tomentosa</i>	X	-	-
<i>Poa annua</i>	X	-	-
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	-	-	X
<i>Polygala australis</i>	X	-	-
<i>Polygala Duarteana</i>	-	X	X
<i>Portulaca oleracea</i>	-	-	X

<i>Pterocaulon polystachyum</i>	X	-	-
<i>Pterocaulon balansae</i>	X	-	-
<i>Ranunculus platensis</i>	X	-	-
<i>Rhynchospora megapotamica</i>	X	X	-
<i>Richardia humistrata / stellaris</i>	X	X	X
<i>Ruellia morongii</i>	X	-	-
<i>Schizachyrium microstachyum</i>	X	X	X
<i>Schizachyrium spicatum</i>	X	-	-
<i>Scoparia montevidensis</i>	X	-	-
<i>Scutellaria racemosa</i>	X	X	X
<i>Setaria parviflora</i>	X	X	X
<i>Setaria vaginata / fiebrigii</i>	X	X	X
<i>Sida variegata</i>	X	-	X
<i>Silene galica</i>	-	-	X
<i>Sisyrinchium sp.</i>	X	X	X
Solanaceae	-	-	X
<i>Soliva pterosperma</i>	X	X	X
<i>Sonchus asper</i>	-	-	X
<i>Spergularia grandis</i>	X	X	X
<i>Sporobolus indicus</i>	X	X	X
<i>Steinchisma hians</i>	X	X	X
<i>Stemodia verticillata</i>	X	-	X
<i>Stenachaenium sp.</i>	X	-	-
<i>Stenandrium dulce</i>	X	-	-
<i>Symphyotrichum squamatum</i>	X	X	X
<i>Tragia geranifolia</i>	X	-	-
<i>Trifolium polymorphum</i>	X	X	X
<i>Trifolium repens</i>	X	X	X
<i>Triodanis biflora</i>	-	-	X
<i>Verbena gracilescens</i>	X	X	X
<i>Verbena montevidensis</i>	X	-	-
<i>Wahlenbergia linarioides</i>	X	X	X
