



UNIVERSIDAD  
DE LA REPUBLICA  
URUGUAY



**PEDECIBA**

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas  
Universidad de la República - Ministerio de Educación y Cultura

Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas  
Subárea Ecología

# **EFFECTOS DEL PASTOREO SOBRE LA DINÁMICA DEL NITRÓGENO EN PASTIZALES DEL CENTRO- SUR DE URUGUAY**

**Lic. Ana Laura Mello**

**Enero 2013**

# **Efectos del pastoreo sobre la dinámica del nitrógeno en pastizales del centro-sur de Uruguay**

## **Autor de la Tesis:**

Lic. Ana Laura Mello Villamarín  
([amello@fcien.edu.uy](mailto:amello@fcien.edu.uy))

## **Directoras de Tesis:**

Dra. María Semmartin  
([semmarti@agro.uba.ar](mailto:semmarti@agro.uba.ar))

Dra. Alice Altesor  
([aaltesor@fcien.edu.uy](mailto:aaltesor@fcien.edu.uy))

## **Tribunal:**

Dr. Alejandro Brazeiro (Presidente)  
Dr. Gervasio Piñeiro (Vocal)  
Dra. Margarita Sicardi (Vocal)

## Resumen

En los últimos años se han incrementado los estudios sobre la estructura y funcionamiento de los pastizales naturales en nuestro país. No obstante, aún existen aspectos en los cuales la investigación cuenta con escasas evidencias. Este es el caso del estudio sobre el funcionamiento de los ciclos biogeoquímicos. El pastoreo es un disturbio clave que moldea la estructura y el funcionamiento de los pastizales, y los grandes herbívoros causan importantes efectos en su productividad y dinámica de nutrientes. El objetivo general de esta tesis fue evaluar los efectos del pastoreo sobre la dinámica del nitrógeno en un pastizal del centro-sur de Uruguay, analizando a pequeña escala efectos directos e indirectos. Se abordaron a través de dos experimentos de campo, efectos directos vinculados a dimensiones tales como la defoliación selectiva, el pisoteo, y la deposición de orina, y efectos indirectos vinculados con el reemplazo de especies. Los resultados encontrados indican que las diferentes dimensiones del pastoreo producen diferentes efectos sobre la dinámica del nitrógeno tanto en sentido como en magnitud. Sin embargo, no se observaron diferencias relacionadas al reemplazo de especies que puedan aportar evidencia suficiente sobre los potenciales impactos del cambio florístico producido por el pastoreo doméstico sobre la descomposición, la mineralización y contenido de nitrógeno en el suelo. En este caso, la identidad de las especies vegetales no determinaría cambios en la dinámica del nitrógeno en el suelo, a pesar de sus respuestas diferenciales al pastoreo (creciente y decreciente frente al pastoreo), la ausencia de diferencias podría explicarse por la pertenencia de las especies estudiadas al mismo grupo funcional (gramíneas con metabolismo  $C_4$ ). Por otra parte, las evidencias sugieren que la heterogeneidad ambiental puede también ser un determinante importante de la dinámica de nitrógeno en estos pastizales.

## **Agradecimientos**

### **Gracias...**

A mis padres, Olga y Luis, por haber confiado en mí y haberme apoyado siempre en este proceso de formación. También a mi hermano Diego, su compañera Nelly, y el recién llegado Luca por renovarme la alegría de vivir.

A mis amigos, Caro, Adrián, Luciana, Magda, Fede, Ale, Nico, Lucía, Sonia, Gabriela, Alejandra..., por los momentos que compartimos y por estar siempre.

A María y Alice por orientarme, darme ideas, y acompañarme durante estos años de Maestría. Aprendí mucho de ambas.

A TODOS mis compañeros del Grupo de Ecología de Pastizales, a los fagro y a los fcien, que estuvieron siempre apoyándome, dándome ánimo, y colaborando en todas las etapas de esta tesis que sin ellos no hubiera sido posible. En este sentido quiero agradecer especialmente a Felipe que compartió su experimento para el primer capítulo de este trabajo, me enseñó (y todavía me enseña) a reconocer las especies, y me ayudó siempre con ideas para mejorar el trabajo de campo. A Fede, Gerardo y Gastón que me ayudaron con el trabajo pesado. A Luis, Elsa, Bea, Fabiana, Anaclara, Silvina, Andrés, y José, que también colaboraron con el trabajo de campo. También gracias a Santiago, Valerie, y Claudia, por el interés, y los comentarios compartidos.

A mis compañeros del Laboratorio de Desarrollo Sustentable y Gestión Ambiental del Territorio, Ismael, Carolina, Lucía, Mauricio, Bea, Gabriela, Fernando, Víctor, José, Anita, y Marcel, que confían en mí, me apoyan y me bancan en el día a día del trabajo en Facultad. Especialmente a Isma con el que durante todo el 2012 compartimos las alegrías y tristezas de nuestras maestrías.

A la familia Macció que me permitió trabajar en su establecimiento (Relincho te vamos a extrañar!).

A Yolanda que me enseñó a hacer los análisis de nitrógeno, me bancó horas en el laboratorio, y siempre se preocupó por mi trabajo.

A Gabriela Eguren que me prestó el equipo para los análisis de nitrógeno mineral el cual le tuve secuestrado varios meses.

Al PEDECIBA por existir (a pesar de todo) y brindarnos la oportunidad de realizar posgrados en el país, y a la ANII por la beca que me fuera otorgada en 2011.

Finalmente al tribunal (Alejandro Brazeiro, Margarita Sicardi, y Gervasio Piñeiro), sus sugerencias y comentarios mejoraron sustancialmente la calidad de este trabajo.

**...de nuevo, a todos, MUCHAS GRACIAS!!!**

# ÍNDICE

Introducción general	6
----------------------	---

## Capítulo 1

IMPACTOS DE LAS DIFERENTES DIMENSIONES DEL PASTOREO SOBRE LA DINÁMICA DEL NITRÓGENO	11
Introducción	12
Hipótesis y predicciones	15
Metodología	16
Resultados	21
Discusión	25

## Capítulo 2

IMPACTOS MEDIADOS POR LA RESPUESTA DE LAS ESPECIES AL PASTOREO SOBRE LA DINÁMICA DEL NITRÓGENO	30
Introducción	31
Hipótesis y predicciones	37
Metodología	38
Resultados	43
Discusión	50
Consideraciones finales	55
Bibliografía	57

## **Introducción general**

El bioma pastizal cubre una gran fracción de la superficie del planeta y sustenta tanto poblaciones de herbívoros silvestres como domésticos. Estos sistemas están mayoritariamente limitados por recursos hídricos y su vegetación está dominada por gramíneas y un componente arbustivo cuya importancia varía entre regiones (Sala & Paruelo, 1997). Los pastizales del Río de la Plata conforman la unidad biogeográfica de pradera natural más extensa de América del Sur y una de las más importantes a nivel mundial, cubriendo superficies mayores al 70% en la región templada de Argentina y Uruguay (Soriano, 1991). La ganadería vacuna y ovina es la principal actividad económica asociada a ellos (MGAP, 2000; INDEC, 2008). Además de ser el sustento biofísico para el desarrollo de estas actividades, los pastizales naturales proveen a la sociedad otros servicios ecosistémicos de gran importancia como la regulación climática, el control del ciclo hidrológico, y el mantenimiento de la fertilidad del suelo, entre otros. Estos servicios se generan a partir de la contribución en diversidad biológica, productividad primaria, y el ciclado de nutrientes en el ecosistema (Altesor, 2011).

Las actividades humanas tienen efectos importantes sobre la productividad primaria neta y la circulación de materiales en los ecosistemas, convirtiéndose en uno de los controles principales de los ciclos biogeoquímicos (Haberl et al., 2007). Las modificaciones que el hombre realiza sobre los pastizales cubren un amplio rango de alteraciones, desde la apropiación de una parte de la productividad primaria a través del engorde de ganado doméstico, hasta un reemplazo total de la cobertura vegetal por pasturas implantadas, agricultura o forestación (Baldi & Paruelo, 2008). Los pastizales naturales del Río de la Plata han sido considerablemente transformados por la intervención humana, principalmente por actividades como la ganadería y la agricultura (Altesor et al., 1998).

Las fuentes de heterogeneidad natural (no antrópicas) en la estructura y el funcionamiento de los pastizales dependen de la escala de percepción. A escala regional, el amplio rango en la media de precipitación anual (200 – 1300 mm) ocupada por ecosistemas de pastizal es una de las causas más importantes de su diversidad estructural y funcional (Oesterheld et al., 1999).

La biomasa y cobertura vegetal, el área foliar, y la altura del dosel del estrato herbáceo, aumenta predeciblemente a lo largo de gradientes de precipitación. Más del 75% de la variación de la productividad primaria neta del estrato herbáceo de los pastizales está explicada por variaciones en la precipitación anual media (Lauenroth, 1979, Sala et al., 1981, McNaughton et al., 1989). En una escala más detallada, el tipo de suelo y los regímenes de disturbio son los principales factores que le imprimen heterogeneidad. Los factores edáficos han sido señalados como determinantes de la distribución de pastizales (Anderson & Tablot, 1965; Lezama et al., 2011). Asimismo, se ha sugerido que la textura del suelo es uno de los principales controles sobre la dinámica de la materia orgánica (Parton et al., 1987; Hassink et al., 1993). La mineralización de la materia orgánica y la descomposición del material vegetal suele ser más rápida en suelos arenosos que arcillosos, esto se debe a que en estos últimos la protección física de la materia orgánica y de la biomasa microbiana por parte de las partículas minerales es mayor (Hassink et al., 1993).

Por otra parte, el régimen de pastoreo, uno de los disturbios más característicos de estos sistemas, afecta su estructura y funcionamiento (Oesterheld et al., 1999). Desde el punto de vista estructural, el pastoreo modifica la composición y riqueza de especies, los perfiles verticales de la vegetación, diferentes atributos de las plantas, y otros elementos del ecosistema (Noy-Meir et al., 1989; McIntyre & Lavorel, 2001; Rodríguez et al., 2003; Leoni et al., 2009). Por otra parte, el pastoreo puede alterar los flujos de energía y el ciclado de materiales directamente a través de la defoliación, el pisoteo o la deposición de heces y orina (Frank & McNaughton, 1993; Leriche et al., 2001; Semmartin & Oesterheld, 2001), así como también de manera indirecta mediante las modificaciones en la composición florística y en las interacciones entre especies (Schlesinger et al., 1990; Aguiar et al., 1996; Hobbs et al., 1996, Semmartin et al., 2004; Garibaldi et al., 2007). Sin embargo, estos efectos en materia de productividad primaria no parecen guardar una relación con la posición del sistema en cuestión a lo largo de un gradiente regional de humedad (Oesterheld et al., 1999). En cambio, los cambios florísticos producidos por el pastoreo sí parecen depender tanto de la posición del sistema en un gradiente de humedad como de su historia evolutiva con grandes herbívoros (Milchunas et al., 1988; Milchunas & Lauenroth, 1993). De esta manera, el impacto del pastoreo sobre la composición florística aumenta con la precipitación anual media (Milchunas & Lauenroth 1993) y con el tamaño del pool regional de especies (Oesterheld & Semmartin,

2011) a la vez que, con algunas variantes, en general disminuye con el largo de la historia evolutiva.

Dentro de la región de pastizales del Río de la Plata, que en el contexto general se consideran húmedos (Milchunas et al. 1988), numerosos estudios han mostrado que existen distintas respuestas a los efectos del pastoreo, evidenciando que no existe un único patrón. Si bien tanto en La Pampa inundable de Argentina como en los campos uruguayos el pastoreo promueve, tal como se predice, un aumento notable de la riqueza de especies, en el primer caso se debe a un incremento de hierbas exóticas (Rusch & Oesterheld, 1997), mientras que en pastizales uruguayos aumentan las gramíneas C<sub>4</sub> y las hierbas nativas no palatables. Como consecuencia se genera un doble estrato en la vegetación, uno bajo dominado por gramíneas con crecimiento postrado e hierbas arrosietadas y otro más alto con pequeños arbustos y gramíneas de crecimiento erecto que poseen mecanismos de defensa (Altesor et al., 1998, Rodríguez et al., 2003, Altesor et al., 2005). Paralelamente, las evidencias muestran también diferencias en cuanto al efecto del pastoreo sobre la productividad primaria neta aérea. Por un lado Rusch & Oesterheld (1997) observaron que en La Pampa inundable el pastoreo redujo la productividad en comparación con un sitio sin pastorear. Sin embargo, en pastizales uruguayos se ha encontrado un aumento del 51% de la productividad en condiciones de pastoreo con respecto a las situaciones sin herbívoros (Altesor et al., 2005). Estas diferencias podrían asociarse con el efecto que tendrían los cambios estructurales (composición de especies, tipos funcionales, y distribución vertical de la biomasa) promovidos por el pastoreo sobre el nivel de recursos (agua, nutrientes, y luz) (Altesor et al., 2005).

El nitrógeno es un nutriente que frecuentemente limita el crecimiento de la vegetación herbácea en pastizales, incluso en años secos (Vitousek et al., 1997). Es un elemento muy dinámico con varias fases gaseosas, un anión muy móvil en solución, y un ciclo abierto, lo que determina una diversa cantidad de mecanismos de entrada, transformación y salida de los ecosistemas (Jones & Woodmansee, 1979). El ciclado de nutrientes involucra su entrada a los ecosistemas, su transferencia entre sus diferentes componentes (suelo, plantas, herbívoros, descomponedores), y su pérdida hacia la atmósfera o al suelo profundo a través de mecanismos como la volatilización o la percolación (Chapin et al., 2002). En el caso del



nitrógeno, la fijación biológica es la vía de entrada principal en los ecosistemas terrestres. Sin embargo, la mayor proporción del nitrógeno que circula en estos ecosistemas proviene de la muerte de plantas, animales, y microorganismos, es decir que constituye parte de un capital acumulado durante millones de años. Por lo general, un 99% del nitrógeno contenido en el suelo se encuentra en forma orgánica. Este nitrógeno se vuelve disponible para las plantas a través de los procesos de descomposición, amonificación y nitrificación realizados por los microorganismos del suelo. Una vez mineralizado, el nitrógeno puede ser absorbido por las plantas, ser incorporado a la biomasa microbiana (proceso conocido como inmovilización), permanecer en la solución del suelo o bien perderse por las vías descritas más arriba.

Los grandes herbívoros son causa de importantes efectos sobre la dinámica del nitrógeno de los pastizales (Seagle et al., 1992; Pastor et al., 1993; McNaughton et al., 1997). En el corto plazo, el pisoteo y los productos de la excreción incrementan las reservas de carbono y nitrógeno en el suelo, lo que frecuentemente acelera sus procesos de transformación (Frank et al., 2000). Sin embargo, el empleo de modelos de simulación en pastizales de Sudamérica sugieren que en el largo plazo el pastoreo reduce la materia orgánica del suelo y, por lo tanto, el contenido de nitrógeno (Piñeiro et al., 2006). En otras palabras, los efectos incrementales observados en el corto y mediano plazo parecen revertirse con el tiempo. Las consecuencias del pastoreo sobre los stocks de materia orgánica estarían principalmente controladas por las propiedades del suelo, las entradas de nitrógeno y los patrones de asignación de fotoasimilados dentro de la vegetación a través de la retención de nitrógeno (Piñeiro et al., 2009). Por lo tanto, el pastoreo, a través de sus efectos principalmente sobre las pérdidas de nitrógeno, reduciría su disponibilidad para las plantas y, consecuentemente, la productividad primaria de estos ecosistemas.

En Uruguay, dada la importancia que impone el nitrógeno para el desarrollo de las actividades productivas, se han realizado diversos estudios con el fin de comprender la dinámica en el suelo de este nutriente. Estos han abarcado la evaluación de índices de nitrógeno disponible en el suelo (Díaz, 1974), el movimiento de nitratos bajo distintas coberturas vegetales (Johnstone, 1978), la residualidad del nitrógeno luego de la implantación de pasturas con diferentes especies de leguminosas (Caldeyro & Martino, 1982), la fijación de amonio (Boix

& Day, 1993) y el potencial de mineralización en suelos de importancia agrícola (Brum et al., 1998). Sin embargo, estos estudios provienen por lo general de sistemas cuyos suelos han sido modificados por la actividad agrícola, que no sólo afecta la estructura y la química del suelo, sino que también provoca cambios en la actividad microbiana (Dick, 1992). No obstante esto, la dinámica del nitrógeno en sistemas pastoriles también ha recibido atención a partir del reconocimiento de las limitaciones que su deficiencia ocasiona sobre la productividad. Por este motivo, los trabajos e investigaciones sobre este nutriente en sistemas pastoriles se han centrado en la evaluación de los efectos de la fertilización con nitrógeno y fósforo (INIA, 1994; Brum et al., 1998; Zanoniani et al., 2011).

Las evidencias y antecedentes generados muestran que los efectos del pastoreo sobre la estructura y funcionamiento de los pastizales se manifiestan a diferentes escalas espaciales y temporales, y en formas tanto directas como indirectas. Asimismo, se ha observado que existe una relación entre las características del ambiente y los patrones de pastoreo generando heterogeneidad a escala de parche. La distancia a las fuentes de agua y la pendiente del terreno pueden limitar el uso que los herbívoros hacen del espacio. Asimismo, factores bióticos como la composición de especies, productividad, y calidad de forraje, afectan la distribución del pastoreo en esta escala de percepción (Bailey et al., 1996).

En este sentido, el objetivo general de esta tesis fue evaluar los efectos del pastoreo sobre la dinámica del nitrógeno en un pastizal del centro-sur de Uruguay, analizando a pequeña escala efectos directos e indirectos. En el capítulo 1 se analizó el impacto del pastoreo sobre la dinámica del nitrógeno evaluando experimentalmente los efectos relativos ejercidos por la defoliación selectiva, el pisoteo y la deposición de orina. En el capítulo 2 se analizaron los efectos que las especies con distinta respuesta al pastoreo producen sobre la biogeoquímica del suelo.

## **CAPÍTULO 1**

### **IMPACTOS DE LAS DIFERENTES DIMENSIONES DEL PASTOREO SOBRE LA DINÁMICA DEL NITRÓGENO**

## **Introducción**

Si bien los efectos del pastoreo sobre la estructura y funcionamiento de los pastizales naturales en Uruguay se han descrito a través de observaciones de situaciones pareadas de clausura y pastoreo (Rodríguez et al., 2003, Altessor et al., 2005, 2006, Lezama et al., En prensa), estos trabajos evalúan los cambios promovidos por el pastoreo sin identificar ni evaluar la contribución relativa de los distintos mecanismos involucrados. El pastoreo por grandes herbívoros modifica la estructura y el funcionamiento del ecosistema ya sea directamente a través de la defoliación, el pisoteo y la deposición de heces y orina, como indirectamente a través de la modificación en la composición de especies y sus interacciones (Mc Naughton, 1983). Identificar los efectos individuales de cada uno de estos procesos permitiría avanzar en la comprensión de los efectos del pastoreo sobre los pastizales. El pastoreo por grandes herbívoros constituye una perturbación compleja resultado de la combinación de varios factores o dimensiones que actúan simultáneamente pero pueden producir diferentes respuestas en el ecosistema (Mikola et al., 2009; Olofsson, 2009).

La defoliación ha sido mencionada como la dimensión que explica en mayor medida los cambios promovidos por el pastoreo en una gran cantidad de variables (Mikola et al., 2009). A nivel de individuos, la defoliación tiene importantes consecuencias sobre el crecimiento y la asignación de recursos, afectando tanto la biomasa aérea como subterránea de diferentes maneras pudiendo causar pérdidas de carbono y nutrientes, pero también provocando mecanismos de crecimiento compensatorio (Ferraro & Oesterheld, 2002). Sin embargo, el supuesto de homogeneidad en la oferta forrajera que plantean algunos modelos, lo que implicaría que la herbivoría sólo altera el ciclado de nutrientes mediante el consumo de forraje y el retorno de parte de los nutrientes al suelo mediante heces y orina, ha sido criticado por algunos autores (Pastor & Naiman, 1992). Por el contrario, existe evidencia que demuestra que los herbívoros se alimentan selectivamente (McNaughton, 1988; Pastor et al., 1988; 1993). En este sentido, Pastor & Naiman (1992) sugieren que el pastoreo selectivo altera los mecanismos de retroalimentación existentes entre los diferentes componentes bióticos del sistema (i.e. descomponedores, plantas y herbívoros). Las plantas productoras de tejidos de fácil descomposición suelen ser también aquellas más consumidas ya que las

propiedades químicas que determinan la tasa de descomposición y la digestibilidad son las mismas (Wardle et al., 2002). La selectividad durante el pastoreo puede también limitar la abundancia de especies fijadoras de nitrógeno, a través del consumo más intenso sobre éstas, reduciendo de esta manera el nitrógeno disponible (Ritchie et al., 1998). En pastizales de la Pampa inundable argentina se ha encontrado que el pastoreo promueve especies con tejidos de fácil descomposición y ricos en nutrientes, pero de escasa preferencia por los herbívoros debido a una combinación de compuestos secundarios y porte postrado (Semmartin et al., 2004; Garibaldi et al., 2007). Sin embargo, experiencias posteriores en parches monoespecíficos cultivados en jardín experimental mostraron que, más allá de la producción de tejidos de más fácil descomposición, los parches dominados por especies poco preferidas por el pastoreo tuvieron menores concentraciones de nitrógeno mineral en el suelo y menor diversidad bacteriana que los monocultivos de especies palatables (Semmartin et al., 2010). Es decir que, aunque con patrones opuestos dependiendo de si se observa sólo la descomposición de material senescente o si también se evalúan los efectos asociados a los patrones de absorción y actividad radical por la presencia de la planta en un parche, la palatabilidad se vinculó directamente con los efectos que las especies producen sobre la biogeoquímica del suelo.

El pisoteo por parte del ganado, produce efectos directos sobre la vegetación a través del daño mecánico a las plantas e indirectamente a través del aumento en la compactación y la densidad aparente del suelo (Curll & Wilkins, 1983; Drewry & Paton, 2000; Altesor et al., 2006). Se ha observado que este patrón podría ser más evidente en suelos con mayor contenido de arena (Piñeiro et al., 2009) y con altos contenidos de humedad (Taboada & Lavado, 1988, 1993). Asimismo, Olofsson (2009) observó que el pisoteo de grandes mamíferos promovió la mineralización de nitrógeno, al tiempo que redujo la cobertura vegetal e incrementó la temperatura del suelo.

La deposición de orina puede considerarse una fertilización ya que constituye una vía rápida de ciclado de nitrógeno en pastizales a través del procesamiento dentro de los herbívoros y su posterior ingreso al suelo en moléculas simples de mineralización inmediata (Jaramillo et al., 1992; Leriche et al., 2001). Se estima que aproximadamente el 80% del nitrógeno consumido

por los herbívoros retorna al sistema a través de las heces y la orina (Jones & Woodmansee, 1979). Diversos experimentos han mostrado que la aplicación de orina incrementa las concentraciones de nitrógeno foliar, la productividad primaria aérea, y el nitrógeno mineral del suelo (Hamilton et al., 1998). En un pastizal semiárido Jaramillo et al. (1992) realizaron un estudio donde simularon la deposición de orina sobre tres especies de gramíneas, y encontraron que el incremento del nitrógeno disponible en parches con orina produjo en el corto plazo un aumento en la absorción de nitrógeno y mayores concentraciones de nitrógeno foliar. En el largo plazo evidenciaron una reducción en la retraslocación de nitrógeno lo que promovió mayores calidades de broza. En relación a las tasas de descomposición, las investigaciones sobre los efectos de la fertilización han obtenido resultados variables. Estos indican que la fertilización puede alterar las tasas de descomposición pero un meta-análisis reciente (Knorr et al., 2005) muestra que la dirección y magnitud de la respuesta está mediada por las interacciones entre la deposición de nitrógeno atmosférico del ambiente, la calidad de la broza, y la cantidad de fertilizante agregado. La tasa de descomposición aumenta en condiciones de alta fertilización, baja deposición, y alta calidad de broza, mientras que disminuye a bajas tasas de fertilización, deposición media, y bajas calidades de broza.

El objetivo general de este capítulo fue analizar el impacto del pastoreo sobre la dinámica del nitrógeno a través de tres dimensiones principales, la defoliación selectiva, el pisoteo y la deposición de orina. Como objetivos específicos nos propusimos:

1. Evaluar experimentalmente si el pastoreo selectivo, el pisoteo, y la deposición de orina, afectan la descomposición de la broza.
2. Evaluar las diferencias en la tasa de mineralización del nitrógeno bajo simulación de pastoreo selectivo, pisoteo, y deposición de orina.

## **Hipótesis y predicciones**

**H<sub>1</sub>:** El pastoreo, a través de la defoliación selectiva, promueve la frecuencia de especies con mecanismos de defensa y en consecuencia con tejidos de baja calidad, por lo tanto tendrá un efecto desacelerador sobre la descomposición y la mineralización de nitrógeno en suelo.

**P<sub>1</sub>:** Las parcelas con pastoreo selectivo presentarán menor descomposición y tasa de mineralización de nitrógeno que aquellas con pastoreo uniforme.

**H<sub>2</sub>:** El pisoteo ejercido por el pastoreo doméstico sobre el pastizal compacta el suelo reduciendo la infiltración de agua y la consecuente lixiviación de nitrógeno. Por lo tanto, el pisoteo tendrá un efecto acelerador sobre la descomposición y la mineralización de nitrógeno en suelo.

**P<sub>2</sub>:** Las parcelas con pisoteo presentarán mayor descomposición y tasa de mineralización de nitrógeno que aquellas sin pisoteo.

**H<sub>3</sub>:** La deposición de orina devuelve al suelo una porción importante del nitrógeno consumido durante el pastoreo en moléculas simples de fácil mineralización por lo que acelerará la descomposición y la mineralización del nitrógeno en el suelo.

**P<sub>3</sub>:** Las parcelas con agregado de orina presentarán mayor descomposición y tasa de mineralización de nitrógeno que aquellas sin agregado de orina.

## **Metodología**

### **Área de estudio**

El experimento se realizó en un área de campo natural ubicada en el departamento de San José, establecimiento ganadero “El Relincho” (34° 19' S, 57° 02' W), donde la precipitación media anual es de 1370 mm, y la temperatura promedio de 18.9° C. En esta localidad la herbivoría usualmente conduce a dos estratos: uno denso y bajo (no más de 5 cm de alto) y uno más alto compuesto por gramíneas y plantas leñosas. Las gramíneas C<sub>4</sub> dominan en toda la extensión. El área con ganado ha sido pastoreada ininterrumpidamente a una tasa moderada por al menos 25 años (< 0.5 animales por hectárea). Específicamente se trabajó en un área de 5000 m<sup>2</sup> clausurada al pastoreo en el año 2006, y ubicada en una zona alta y plana, sobre suelos de tipo vertisol rúptico (Altamirano, 1976). Los vertisoles constituyen un grupo de suelos con altos contenidos de arcilla (42 ± 8 % en horizonte superficial), poseen alta retención de agua disponible, y pH ligeramente ácido (6,4 ± 0.9) (Bossi et al, 2004).

### **Diseño experimental**

Para desarrollar los objetivos planteados se tomó como base un experimento desarrollado en el marco de la tesis doctoral de Felipe Lezama, que estuvo orientado a analizar el impacto de las mismas dimensiones del pastoreo estudiadas en esta tesis, pero sobre propiedades de la vegetación. La aplicación de tratamientos del experimento tuvo lugar entre marzo de 2007 y octubre de 2009, tal como se detalla más abajo, mientras que mis mediciones de descomposición y tasa de mineralización se realizaron entre fines del verano y el invierno de 2010. En el área clausurada al ganado por seis años, descrita al inicio de esta sección, se demarcaron parcelas de 1.6 m<sup>2</sup>, separadas por corredores de 0.4 m de ancho. Del total de las parcelas, se seleccionaron aquellas con homogeneidad estructural y florística, y a cada parcela se le aplicó un tratamiento al azar. Para esta tesis se seleccionaron las parcelas correspondientes a los tratamientos: defoliación selectiva de biomasa (selectividad), pisoteo, y deposición de orina (fertilización), y sus combinaciones (n= 4, Tabla 1.1). El diseño consiste en un factorial completo (tres factores y dos niveles). El factor selectividad presentó dos niveles: defoliación no selectiva y defoliación selectiva de biomasa, el pisoteo presentó dos niveles: sin pisoteo y con pisoteo, y la deposición de orina que se simuló a través del agregado de urea se realizó en dos niveles: sin fertilización y con fertilización.



La remoción de biomasa correspondiente al tratamiento de selectividad se realizó sobre un cuadrante de madera del mismo tamaño de la parcela (1.6m<sup>2</sup>), subdividido en 64 celdas de 20x20 cm. La defoliación no selectiva consistió en un corte de todo el material vegetal por encima de los 2-3 cm de altura en cada celda, mientras que en el modo selectivo permanecieron sin remover las especies catalogadas como “duras” en la bibliografía (*Baccharis trimera*, *B. coridifolia*, *Eryngium horridum*, *Stipa charruana*, *Sporobolus indicus* y *Schizachyrium microstachyum*) (Rosengurt, 1979). Se simuló una defoliación intensa de biomasa, 300 g por corte, que representó aproximadamente el 30 % de la biomasa aérea total de cada parcela. Las celdas donde la biomasa era cortada se seleccionaban al azar hasta alcanzar los 300 g. Este tratamiento fue aplicado estacionalmente desde marzo del 2007 a octubre del 2009.

Los tratamientos de pisoteo y fertilización se aplicaron en forma homogénea sobre toda la superficie de la parcela. El tratamiento de pisoteo se realizó cada 90 días durante todo el período marzo 2007 a octubre 2009, y consistió en la aplicación de una pezuña artificial (de plomo) con un peso de 70 kg (en total se realizaron 12 aplicaciones). La superficie de la huella es aproximadamente 30 cm<sup>2</sup> por lo que la presión ejercida sobre el suelo o “static load” es 2.33 kg/cm<sup>2</sup>, un valor ubicado dentro del rango considerado adecuado como simulación del pisoteo de ganado por Abdel-Magid et al. (1987). La fertilización se efectuó aplicando en cada mes de junio para cada parcela una solución de 200 g de urea en 10 litros de agua (36 g N/m<sup>2</sup>), y también se aplicó en el período de marzo 2007 a octubre 2009

**Tabla 1.1:** Código utilizado para nombrar cada una de las parcelas componentes del experimento en base a la combinación de factores aplicados en cada una de ellas. La letras representan los diferentes tratamientos (S: selectividad, P: pisoteo, F: fertilización).

Denominación	Selectividad		Pisoteo		Fertilización	
	Si	no	si	no	si	no
<b>Control</b>		X		X		X
<b>S</b>	X			X		X
<b>P</b>		X	X			X
<b>F</b>		X		X	X	
<b>SP</b>	X		X			X
<b>SF</b>	X			X	X	
<b>PF</b>		X	X		X	
<b>SPF</b>	X		X		X	

## **Obtención de muestras y cálculo de variables de respuesta**

La descomposición de la broza fue estimada a partir de una muestra homogénea de toda la comunidad de gramíneas, a través de la incubación de bolsas de descomposición (Wieder & Lang, 1982). Dentro de las bolsas se colocó material vegetal muerto en pie previamente recogido en el sitio de estudio. El material fue lavado, secado y cortado en piezas pequeñas (2 cm de largo aproximadamente). Posteriormente, una cantidad conocida de material (aproximadamente 1 g) se colocó en bolsas de tela individuales de 60 cm<sup>2</sup> (0.35 mm de malla). En cada parcela se colocaron dos bolsas al ras del suelo. Las bolsas fueron colocadas en el mes de marzo de 2010, siendo retiradas en agosto de 2010 totalizando un período de incubación de 144 días. La descomposición se estimó a partir de las diferencias de peso seco (g) de la broza al inicio y al final de la incubación y fue expresado como proporción de broza remanente (en porcentaje).

La mineralización de nitrógeno en el suelo se estimó a partir de dos muestreos de nitrógeno mineral según la metodología propuesta por Raison et al. (1987). En cada parcela se enterraron dos tubos de PVC de aproximadamente 10 cm de largo y 3 cm de diámetro. Los tubos previnieron la absorción de nitrógeno por las plantas durante el período de medición. Uno de los tubos fue inmediatamente removido. El tubo que permaneció enterrado fue tapado con cinta plástica para evitar la entrada de agua. Al igual que las bolsas de descomposición, los tubos permanecieron instalados durante 144 días, entre marzo y agosto de 2010 cuando fueron removidos. A partir de la muestra de suelo contenida en cada tubo se obtuvieron submuestras para los análisis de nitrógeno total, nitrógeno mineral, y humedad al inicio (fines del verano), y nitrógeno mineral y humedad, al final del experimento (invierno).

Las concentraciones de nitrógeno mineral (amonio y nitratos) fueron estimadas por reflectometría a partir de kits de ensayo de la marca Reflectoquant® System y reflectómetro RQflex10. Los kits consisten por una parte en un set de reactivos, y por otra en tirillas de ensayo que se humedecen en soluciones preparadas a partir de cada una de las muestras de suelo que se desea analizar. En el caso del nitrato, las muestras de suelo fueron homogeneizadas y posteriormente se tomaron alícuotas de 50 g las que se añadieron a 50 ml de una solución de CaCl<sub>2</sub> (0.01M). Luego de agitarlas durante 30 minutos se filtraron con

filtro de papel. La solución resultante se utiliza para humedecer la tirilla de ensayo correspondiente la cual es colocada en el reflectómetro para la obtención y lectura del valor de concentración de nitrato de la muestra. En el caso del amonio, las muestras de suelo fueron homogeneizadas y posteriormente se tomaron alícuotas de 75 g a las que se le añadieron 150 ml de una solución de  $\text{CaCl}_2$  (0.0125M). Luego de 60 minutos de ser agitadas las muestras se filtraron en filtro del papel. La solución resultante se mezcla con dos reactivos ( $\text{NH}_4-1$ ,  $\text{NH}_4-2$ ), y finalmente se utiliza la tirilla de ensayo correspondiente la cual es colocada en el reflectómetro para la obtención y lectura del valor de concentración de amonio de la muestra. La mineralización neta durante el período de incubación se calculó como el cambio positivo de amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) y nitratos ( $\text{NO}_3^-$ ) entre agosto y marzo del 2010. Las diferencias negativas se consideraron inmovilización neta. La tasa de mineralización se calculó como el cambio en las concentraciones de nitrógeno mineral entre muestreos, dividido por la cantidad de días que transcurrió entre ambos.

El contenido de nitrógeno total se determinó al inicio del experimento mediante el método Kjeldahl. Este método se basa en la transformación del nitrógeno contenido en la muestra en sulfato de amonio mediante la digestión con ácido sulfúrico en presencia de un catalizador (2 horas a  $380^\circ$ ). El ion amonio obtenido se transforma en medio básico en amoníaco que se destila y valora con una solución de ácido patrón (HCl).

La humedad gravimétrica fue estimada a partir de alícuotas de suelo de cada uno de los tubos de muestreo. Se registró el peso húmedo de cada alícuota, y el peso seco luego de permanecer en estufa durante 48hs a  $70^\circ$ . La humedad se calculó sobre la base de la diferencia entre los pesos húmedos y secos.

Todos los análisis de laboratorio fueron realizados por la autora de esta tesis en el Laboratorio de Suelos del UNCIEP y el Grupo Ecología de Pastizales del Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales de la Facultad de Ciencias.

## **Análisis de datos**

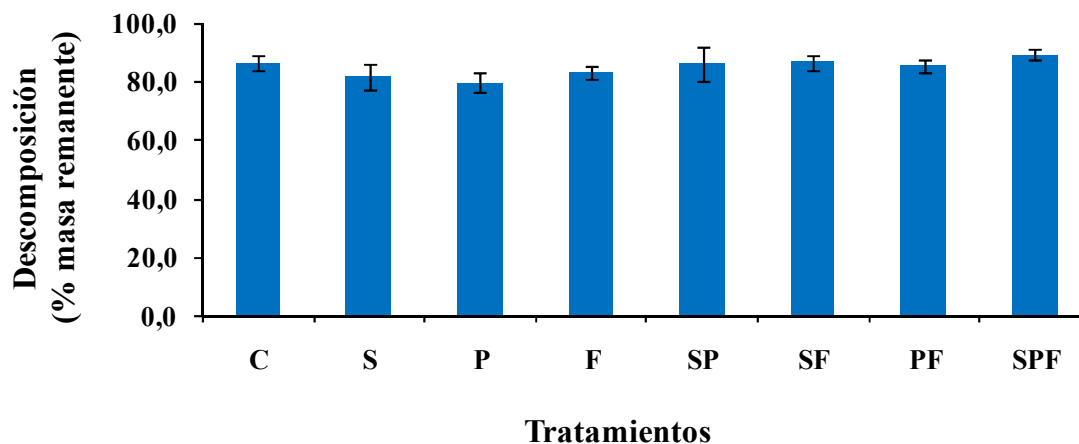
Las variables de respuesta evaluadas, contenido de nitrógeno total, nitrógeno mineral, humedad del suelo, y tasas de mineralización y descomposición, se analizaron a través de un análisis de varianza de 3 vías siguiendo un diseño factorial. Se evaluó el efecto de los factores principales (selectividad, pisoteo y fertilización) y sus correspondientes interacciones. Para aquellas variables que difirieron significativamente se utilizó el Test de Tukey como test a posteriori para identificar las diferencias entre medias. Estos análisis fueron realizados con el software InfoStat (Di Rienzo et al., 2011).

## **Resultados**

Los diferentes tratamientos no mostraron efectos sobre la descomposición de la broza pero sí afectaron las concentraciones de nitrógeno y la tasa de mineralización de nitrógeno en el suelo. Sin embargo, no todos presentaron efectos significativos, diferenciándose asimismo en sentido y magnitud.

### **Descomposición bajo los tratamientos de pastoreo selectivo, pisoteo, y deposición de orina**

La descomposición durante los aproximadamente cinco meses de incubación osciló entre el 10 y 20% del material incubado, es decir que la masa remanente luego de ese período se ubicó entre 80 y 90%, pero no mostró diferencias significativas entre tratamientos ni en sus interacciones (Figura 1.1)



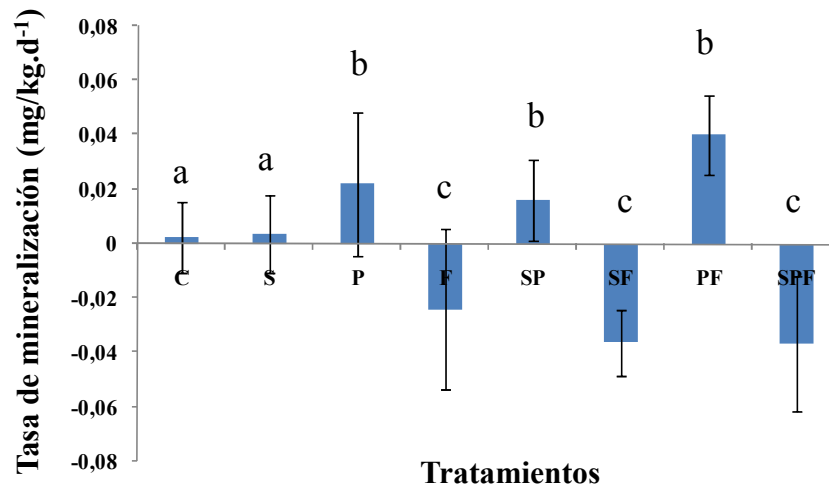
**Figura 1.1:** Descomposición de broza expresada como % de masa remanente en bolsas incubadas en parcelas de un pastizal natural que recibieron distintos tratamientos de defoliación selectiva, pisoteo, fertilización, y sus combinaciones (C – control; S – selectividad, P – pisoteo; F – fertilización). El período de incubación de las bolsas fue de 144 días, desde marzo hasta agosto del 2010. Las barras representan la media  $\pm$  ES.

## **Tasa de mineralización bajo los tratamientos de pastoreo selectivo, pisoteo, y deposición de orina**

*Pastoreo selectivo:* las parcelas con el tratamiento de pastoreo selectivo no tuvieron diferencias significativas en las concentraciones de nitrógeno total, mineral (tanto inicial como final) (Figura 1.3; Tabla 1.2), y tasa de mineralización de nitrógeno en el suelo, con respecto a las parcelas con pastoreo no selectivo (Figura 1.2; Tabla 1.2). Por otra parte, el contenido de humedad inicial fue sensible a la remoción de biomasa ya que fue un 50% superior en las parcelas con remoción no selectiva. No obstante, estas diferencias no volvieron a registrarse al final del ensayo (Figura 1.4; Tabla 1.2).

*Pisoteo:* el pisoteo no mostró efectos significativos sobre las concentraciones de nitrógeno total y mineral entre las parcelas con y sin el tratamiento (Figura 1.3; Tabla 1.2), pero sí mostró diferencias significativas en la tasa de mineralización de nitrógeno en el suelo, siendo ésta mayor en las parcelas donde se aplicó el tratamiento (Figura 1.2; Tabla 1.2). Por otra parte, la humedad final del período experimental respondió al tratamiento de pisoteo, las parcelas pisoteadas tuvieron un 50% más de humedad que las no pisoteadas (Figura 1.4; Tabla 1.2).

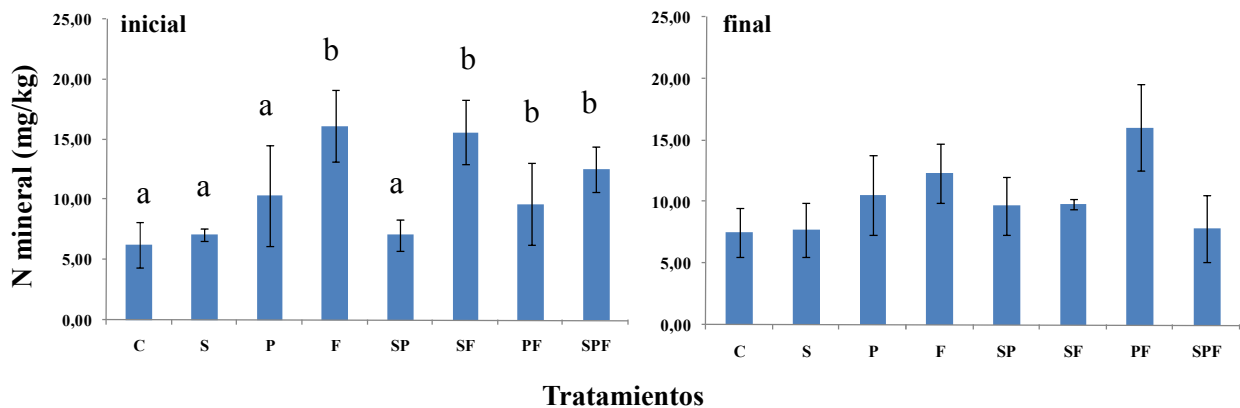
*Fertilización (deposición de orina):* el nitrógeno mineral inicial del suelo difirió significativamente entre las parcelas con y sin simulación de deposición de orina. Las parcelas bajo la simulación de deposición de orina tuvieron en promedio concentraciones de nitrógeno mineral 40% superiores con respecto a las que no fueron sometidas al tratamiento. Sin embargo, las concentraciones de nitrógeno mineral final no mostraron diferencias significativas entre los tratamientos (Figura 1.3; Tabla 1.2). La deposición de orina también tuvo efectos significativos sobre la tasa de mineralización de nitrógeno en el suelo. Ésta fue menor en las parcelas donde se aplicó el tratamiento (Figura 1.2; Tabla 1.2). El nitrógeno total y la humedad del suelo no difirieron entre las parcelas con y sin fertilización.



**Figura 1.3:** Tasa de mineralización de nitrógeno en parcelas de un pastizal natural que recibieron distintos tratamientos de defoliación selectiva, pisoteo, fertilización y sus combinaciones, entre marzo y agosto del 2010 (C – control; S – selectividad, P – pisoteo; F – fertilización). Las barras representan la media  $\pm$  ES, y las letras diferencias entre tratamientos.  $p < 0,05$

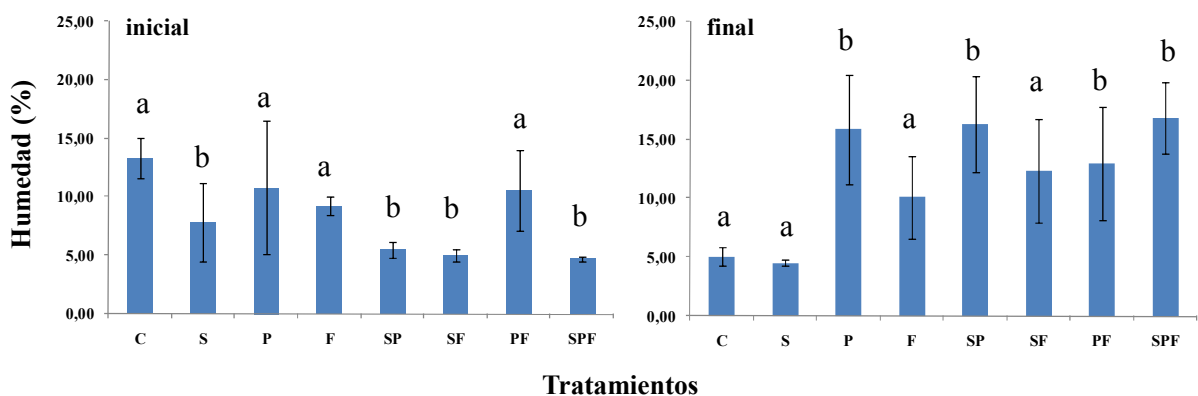
**Tabla 1.2:** Valores del estadístico F (ANOVA de 3 vías) para los efectos de defoliación selectiva, pisoteo, fertilización, y sus combinaciones sobre todas las variables de respuesta (C – control; S – selectividad, P – pisoteo; F – fertilización). \*\*  $p < 0,05$ ; \*  $p \leq 0,1$ .

TRATAMIENTO	Descomposición	% N total	N mineral inicial	N mineral final	Tasa de mineralización	% Humedad inicial	% Humedad final
Selectividad	1,47	1,23	0,23	2,24	2,70	**8,42	0,34
Pisoteo	0,03	0,06	1,66	0,70	*2,87	0,28	**8,59
Fertilización	1,69	2,19	**15,05	1,83	*3,17	1,23	1,04
selectividad*pisoteo	2,12	0,06	0,41	0,83	1,60	0,04	0,06
selectividad*fertilización	0,11	0,07	0,22	1,78	2,23	0,01	0,36
pisoteo*fertilización	0,96	1,92	1,57	0,21	0,31	0,67	2,23
selectividad*pisoteo*fertilización	1,53	0,07	0,39	0,39	1,01	0,07	0,04



**Figura 1.3:** Nitrógeno mineral del suelo (inicial y final) en parcelas de un pastizal natural que recibieron distintos tratamientos de defoliación selectiva, pisoteo, fertilización y sus combinaciones, entre marzo y agosto del 2010 (C – control; S – selectividad, P – pisoteo; F – fertilización). Las barras representan la media  $\pm$  ES, y las letras diferencias entre tratamientos ( $p < 0,05$ ).

Si bien tanto el nitrógeno mineral, la tasa de mineralización de nitrógeno, y la humedad del suelo difirieron entre tratamientos, no se registraron interacciones entre los factores (Tabla 1.2). Las parcelas que mostraron mayores tasas de mineralización fueron aquellas con defoliación no selectiva, pisoteo, y no fertilizadas (Figura 1.3). La selectividad y la fertilización tendieron a promover la inmovilización de nitrógeno, mientras que el pisoteo promovió su mineralización. El contenido de nitrógeno orgánico total fue similar en todos los tratamientos.



**Figura 1.4:** Humedad del suelo (inicial y final) en parcelas de un pastizal natural que recibieron distintos tratamientos de defoliación selectiva, pisoteo, fertilización y sus combinaciones, entre marzo y agosto del 2010 (C – control; S – selectividad, P – pisoteo; F – fertilización). Las barras representan la media  $\pm$  ES, y las letras diferencias entre tratamientos.  $p < 0,05$



## **Discusión**

En este capítulo se investigó en qué medida diferentes dimensiones en las que el pastoreo opera podrían afectar de manera diferencial algunos subprocesos o transformaciones vinculados a la dinámica del nitrógeno dentro del ecosistema. Los resultados revelaron que las diferentes dimensiones del pastoreo operan de manera diferencial sobre la dinámica del nitrógeno. En este caso no se identificaron interacciones entre las dimensiones que puedan dar cuenta del efecto neto del pastoreo sobre la descomposición y mineralización de nitrógeno. La primera predicción que establecía que el pastoreo remueve las especies de mayor palatabilidad promoviendo la persistencia de especies menos palatables, produciendo un efecto desacelerador sobre la descomposición y la mineralización de nitrógeno en los suelos no fue sustentada, si bien se observó una tendencia en acuerdo con lo esperado. La segunda predicción, que proponía que el pisoteo a través de sus efectos sobre la compactación de los suelos tendría un efecto acelerador sobre la descomposición y mineralización de nitrógeno, fue apoyada en el caso de la mineralización. Este aumento de la tasa de mineralización coincidió con un mayor contenido de humedad en el suelo de estas mismas parcelas, si bien no se encontró una correlación entre ambas variables. Como se menciona en la descripción del sitio de trabajo, los suelos sobre los cuales se realizó el experimento contienen importantes cantidades de arcillas y debido a esto alta capacidad de retención de agua. Esto, sumado a los efectos de la compactación del suelo por efecto del pisoteo puede explicar los mayores contenidos de humedad y una mayor mineralización (y una menor pérdida de nitrógeno) bajo este tratamiento. Por último, la predicción que establecía que la deposición de orina devuelve al suelo una parte importante del nitrógeno consumido y por lo tanto promovería un incremento en la disponibilidad y mineralización de este nutriente en el suelo, fue rechazada.

El tratamiento de defoliación selectiva de biomasa no tuvo efectos sobre la tasa de mineralización, si bien en combinación con la fertilización mostró una tendencia a disminuir esta tasa en comparación con las parcelas donde la defoliación fue no selectiva, sin embargo el resultado no fue estadísticamente significativo. Para estos pastizales se conoce que, si bien el pastoreo promueve el establecimiento de especies que pueden caracterizarse por un rápido crecimiento y altas tasas foliares específicas que podrían vincularse con la calidad de los

tejidos y la palatabilidad (Leoni et al., 2009), el ganado se alimenta preferentemente de éstas. Por lo tanto, las especies que perduran son menos palatables siendo también menor la calidad de sus tejidos, con una lenta descomposición y reciclado de nutrientes. Era esperable, entonces, que el ramoneo selectivo hubiera disminuido la mineralización a través de un enlentecimiento del proceso y un sustrato de menor calidad y más difícil de descomponer. En pastizales semiáridos de Argentina, Moretto & Distel (2002) compararon la disponibilidad y mineralización de nitrógeno en suelos dominados por especies de distinta palatabilidad, encontrando que tanto el nitrógeno disponible como la mineralización potencial fueron mayores en el suelo dominado por la especie palatable. Resultados similares fueron también obtenidos para sistemas boscosos boreales en los que se observó que la herbivoría selectiva de los alces redujo la mineralización de nitrógeno y la productividad a través de cambios en la composición de especies y cambios asociados a la cantidad y calidad de la broza (Pastor et al., 1993).

El pisoteo promovió un incremento en las tasas de mineralización de nitrógeno que fue acompañado de mayores porcentajes de humedad en el suelo, si bien no mostró un efecto sobre la descomposición de broza. Este resultado puede ser consecuencia de un aumento en la compactación del suelo producto del pisoteo (Curl & Wilkins, 1983; Mulholland & Fullen, 1991; Drewry & Paton, 2000; Binkley et al, 2003), lo que sumando a las características del suelo (arcilloso) aumentaría la retención de agua, disminuyendo la pérdida de nitrógeno. En nuestro sitio de trabajo una alta proporción (83%) del nitrógeno mineral se encontró en forma de nitrato, bajo estas condiciones cabría esperar que la lixiviación fuera importante al momento de considerar las tasas de mineralización. Por otra parte, los herbívoros pueden alterar la tasa de descomposición de la broza indirectamente a través de cambios en la temperatura del suelo. El pisoteo puede provocar, a través la disminución de la cobertura vegetal, un aumento en la temperatura del suelo lo que a su vez favorecería el crecimiento y la actividad de muchos microorganismos (Sorensen et al., 2009). A pesar de que el ensayo presentado en este trabajo se realizó principalmente en meses fríos, las mayores tasas de mineralización encontradas en parcelas con el tratamiento de pisoteo podrían responder a un incremento de la biomasa microbiana asociado a una mayor temperatura en el suelo de estas parcelas en comparación con aquellas no pisoteadas. Se ha observado también que el pisoteo puede favorecer el contacto de la broza con el suelo y así favorecer los procesos de

descomposición y mineralización (Zaechis et al, 2002). Por otra parte, existen trabajos que han demostrado que la fragmentación accidental de las hifas de hongos asociada al pisoteo, puede también contribuir a incrementar la biomasa de estos organismos ya que los fragmentos pueden ser utilizados como medio de reproducción asexual (Rajan, 2002).

La simulación de deposición de orina, a través del agregado de un fertilizante, mostró el efecto esperado sólo de manera parcial. Si bien como se esperaba este tratamiento registró las mayores concentraciones de nitrógeno mineral inicial, por otro lado promovió el proceso de inmovilización de nitrógeno, excepto para la situación donde la fertilización fue combinada con el pisoteo. Mikola et al. (2009) también evaluaron el efecto de estas dimensiones sobre la microfauna y la disponibilidad de nitrógeno del suelo en pasturas de Finlandia, y encontraron que la mayoría de los efectos fueron explicados por la defoliación mientras que la deposición de orina presentó escasos efectos. Los autores sugieren que la adición de fertilizante puede estar en sí misma cubriendo las necesidades de nitrógeno para el crecimiento de las plantas y no producir directamente un aumento en las tasas de mineralización. Asimismo, sugieren que el nitrógeno que retorna al suelo en forma de heces y orina puede ser mayoritariamente utilizado por los microorganismos, que son activos competidores, lo que puede explicar el incremento en la inmovilización que observamos en nuestro ensayo. La menor tasa de mineralización observada en este tratamiento también podría deberse a mayores pérdidas de nitrógeno por los mecanismos de lixiviación o volatilización, sin embargo es probable que esta no sea la explicación más factible si tomamos en cuenta el tiempo transcurrido entre la aplicación de los tratamientos y la fecha en que se realizaron las mediciones de nitrógeno mineral en el suelo. Además, los bajos valores de humedad observados para el tratamiento de fertilización nos llevan a descartar en principio a la lixiviación como el mecanismo que pudiera estar explicando en mayor medida este resultado.

Algunos aspectos metodológicos limitaron las observaciones y los resultados obtenidos. Si bien los tratamientos fueron desarrollados durante dos años y medio, lo que se consideró como tiempo suficiente para evaluar sus efectos, el lapso transcurrido entre su finalización y la incubación de tubos y bolsas de descomposición (inicio de la medición de mineralización de nitrógeno y descomposición) pudo haber provocado que estos efectos se vieran debilitados.

Solo pudieron realizarse dos mediciones, las que abarcaron además los meses más fríos del año, lo que también está limitando la posibilidad de observar efectos ya que la dinámica del nitrógeno presenta variabilidad estacional y la mayor actividad microbiana se presenta en los meses más cálidos. Por otra parte, se contó con datos parciales de las características del suelo en este sitio de estudio ya que no pudieron medirse variables que afectan las tasas de mineralización de nitrógeno, como el carbono o el pH del suelo, con lo que se podría haber realizado una mejor interpretación de los resultados.

Considerando el conjunto de los resultados obtenidos para este pastizal puede concluirse que:

- El efecto del pastoreo sobre la dinámica del nitrógeno depende del factor analizado, pudiendo variar en magnitud y sentido.
- En este trabajo, el factor que presentó mayores efectos sobre la dinámica del nitrógeno fue el pisoteo mostrando las mayores tasas de mineralización. En estos suelos arcillosos y con altas concentraciones relativas de nitrato, uno de los principales mecanismos involucrados que puede dar cuenta de estos resultados es la disminución de pérdidas de nitrógeno por lixiviación, a través de aumentos en la densidad aparente y la compactación del suelo.
- Sin embargo, cuando el pisoteo se combina simultáneamente con la simulación de pastoreo selectivo y deposición de orina (mecanismos que en este pastizal tendieron a promover la inmovilización), como ocurre en la realidad, la tasa de mineralización de nitrógeno disminuye. Si el efecto neto del pastoreo fuera un aumento de la inmovilización de nitrógeno, esto implicaría que en condiciones de pastoreo se reduce la disponibilidad de este nutriente para la plantas, pudiendo también reducirse la productividad primaria.
- No obstante, dadas las limitantes que tuvimos en el desarrollo de este trabajo, no se cuenta con todos los elementos necesarios que permitan apoyar la idea de que en estos pastizales el pastoreo tiende a promover la inmovilización de nitrógeno. Sin embargo, en función de algunas de las observaciones realizadas entendemos que la magnitud y sentido de la sumatoria de los efectos (efecto neto) dependerá de factores abióticos

como el tipo de suelo, su temperatura y humedad, así como de las características de las especies preferidas por el ganado.

## **CAPÍTULO 2**

### **IMPACTOS DEL PASTOREO SOBRE LA DINÁMICA DEL NITRÓGENO MEDIADOS POR RESPUESTAS ESPECIE - ESPECÍFICAS**

## **Introducción**

Las especies vegetales pueden influenciar el ciclo del nitrógeno en los ecosistemas o modificar su distribución espacial (Knops et al., 2002; Chapman et al., 2006). Incluso, pueden ser uno de los factores más importantes en determinar la fertilidad del suelo en ecosistemas naturales áridos, generando islas de fertilidad (Hook et al., 1991). Por lo general, las plantas refuerzan los patrones de disponibilidad de nutrientes a través de sus mecanismos de absorción y uso. En ecosistemas con escasa disponibilidad de nutrientes, las plantas crecen lentamente, utilizan los nutrientes de manera efectiva y producen broza de baja calidad que se descompone lentamente. Por otro lado, en ecosistemas ricos en nutrientes, las plantas crecen más rápido y producen broza de mayor calidad que se descompone rápidamente, incrementando las tasas de ciclado de los nutrientes (Hobbie, 1992; Wardle et al., 2004). Las diferencias que presentan las especies en la calidad de la broza, la tasa de absorción y la eficiencia en el uso de nitrógeno, así como la relación entre estos atributos y la descomposición, han sido mencionados como importantes determinantes de la dinámica del nitrógeno en sistemas terrestres (Wedin & Tilman, 1996; Wardle, 1998; Knops et al., 2002).

Las evidencias actuales sugieren dos hipótesis contrapuestas sobre los efectos de los herbívoros, y la identidad de las especies, sobre el ciclado de nutrientes. Los herbívoros pueden promover respuestas de crecimiento compensatorio en las plantas pastoreadas a través de la devolución de nutrientes al suelo lo que facilita la posterior absorción de las plantas para reponer el tejido removido por la defoliación. Este mecanismo frecuentemente resulta en un incremento de las concentraciones de nutrientes en los tejidos vegetales (Hobbie, 1992). Sin embargo, el pastoreo también puede provocar la reducción de la productividad vegetal debido a la remoción de biomasa y a la estimulación para producir compuestos de defensa (Wardle et al., 2004). En este sentido, una hipótesis predice que los herbívoros tienen un efecto acelerador en el ciclado debido a que incrementan la tasa de pérdida de tejidos de las especies tolerantes a la herbivoría y con tejidos ricos en nutrientes (McNaughton, 1976; 1985; Holland et al., 1992). Estas especies se recuperan con una rápida absorción, lo que promueve mayores tasas de descomposición y circulación de materiales en el sistema. La hipótesis alternativa plantea que la herbivoría tiene un efecto desacelerador en el ciclado de nutrientes

(Naiman et al., 1986; Leibold, 1989; Bryant et al., 1991) porque los herbívoros se alimentan selectivamente de las especies con tejidos ricos, reduciendo su habilidad competitiva frente a otras menos apetecidas e incrementan la dominancia de estas últimas, que suelen presentar tejidos pobres en nutrientes. Los tejidos senescentes de estas especies se descomponen más lentamente y reducen la circulación y disponibilidad de nutrientes en el suelo. Al reducirse la disponibilidad, se favorecen las especies con tejidos pobres porque son mejores competidoras en esta situación (Ritchie et al., 1998). Ritchie et al. (1998) evaluaron estos resultados conflictivos sugiriendo que lo que determinaría el efecto de la herbivoría sobre el ciclo del nitrógeno, es el tipo de recurso limitante para el crecimiento de las plantas en cada pastizal: si la producción primaria se ve limitada por la disponibilidad de nitrógeno y las especies dominantes tienen tejidos pobres en nutrientes, los herbívoros tenderán a desacelerar el ciclado de nitrógeno. Si en cambio dominaran especies con altas concentraciones foliares de nitrógeno, se esperaría el efecto contrario.

La identidad de las especies puede también ser un factor determinante en las entradas y salidas del nitrógeno del sistema, modificando el ciclado de este nutriente mediante alteraciones en estos procesos (de Mazancourt et al., 1998). La abundancia de leguminosas puede facilitar significativamente la entrada de nitrógeno al sistema a través de la fijación simbiótica. Ritchie & Tilman (1995) encontraron en sabanas de los Estados Unidos, que los herbívoros redujeron significativamente la abundancia de leguminosas, y aquellas más persistentes presentaron menor tasa de crecimiento y menores concentraciones de nitrógeno en los tejidos. En ecosistemas boscosos se ha observado que la estructura del canopy puede alterar las entradas de nitrógeno por deposición atmosférica al modificarse la superficie que puede interceptar partículas atmosféricas (Lovett & Lindberg, 1993). Las especies pueden también afectar el lixiviado de nitratos a través de sus tasas de absorción. Wedin & Tilman (1990) encontraron importantes diferencias en las concentraciones de nitrato y biomasa subterránea en suelos bajo monocultivos de cinco especies de gramíneas dominantes en pastizales de los Estados Unidos. Estos autores sugieren que las altas tasas de absorción combinadas con bajas tasas de mineralización son la principal explicación de las reducidas concentraciones de nitrato encontradas en pastizales naturales. Asimismo, la composición de especies y su distribución espacial puede alterar el comportamiento y movimiento de animales (Bailey et al., 1996), lo que puede también afectar las pérdidas de nitrógeno del sistema.



McNaughton (1988) observó en el Parque Nacional Serengeti (Tanzania), que las áreas donde se concentraban la mayor cantidad de animales eran aquellas con los forrajes más nutritivos, sugiriendo que en este Parque, la calidad de alimento es un determinante importante de la distribución espacial de los animales.

El impacto de las especies sobre la mineralización de nitrógeno puede darse a través de la producción y descomposición de detritos de diferentes calidades, o a través de la provisión de carbono a los organismos descomponedores (Hobbie, 1992). El pastoreo afecta la calidad de la broza a través de sus efectos en la composición de especies de los pastizales (Milchunas & Lauenroth, 1993; Semmartin et al., 2004). Las diferencias en las tasas de mineralización frecuentemente se correlacionan con las diferencias en el contenido de nitrógeno inicial de la broza, o con su relación C:N. (Wedin & Tilman, 1990). En este sentido, un estudio realizado a escala global, desarrollado durante 10 años en una veintena de sitios ubicados en siete biomas distintos, mostraron que el nitrógeno liberado desde la broza está mayormente asociado a la concentración inicial de nitrógeno en el tejido, más allá del clima, las condiciones edáficas o la biota del suelo (Parton et al., 2007). Estos datos sugieren que la concentración inicial de nitrógeno es uno de los factores dominantes en el control de la mineralización y liberación de nitrógeno durante la descomposición a escala global y que las especies, a través de su calidad, producen cambios sobre una pequeña fracción de la materia orgánica del suelo que controla la mineralización de nitrógeno en el corto plazo.

Las especies difieren en sus respuestas al pastoreo. Por un lado, se pueden diferenciar las especies que aumentan su abundancia relativa en pastoreo (crecientes) de aquellas cuya abundancia relativa disminuye (decrecientes) (Noy-Meir et al, 1989). Por otra parte, aquellas especies que tienen resistencia frente al pastoreo, es decir que sobreviven a la acción de los herbívoros, manifiestan esta resistencia a través de mecanismos de evasión, defensa y tolerancia (Boege & Marquis, 2005). Los mecanismos de evasión se caracterizan por evitar que la planta sea consumida, por ejemplo hábito de crecimiento postrado o fenología de hojas. Los mecanismos de defensa reducen el daño de la herbivoría a través de la disminución de la calidad de los tejidos. Mientras que los mecanismos de tolerancia se vinculan principalmente con altas tasas de crecimiento compensatorio luego de la defoliación (Briske, 1986). Noy-

Meir et al. (1989) encontró que la respuesta de las especies al pastoreo está fuertemente asociada al hábito de crecimiento. Las especies decrecientes son principalmente aquellas con crecimiento erecto mientras que las especies crecientes presentan hábito de crecimiento postrado en el caso de gramíneas o en rosetas en el caso de las hierbas. Sin embargo en este trabajo no se encontró una relación consistente entre la respuesta de las especies al pastoreo y su palatabilidad.

Las especies pueden también diferir en su respuesta al pastoreo y sus efectos en los ecosistemas como resultado de su variabilidad genotípica, fenotípica, y su evolución adaptativa (Ackerly et al., 2000). Particularmente en las gramíneas se ha observado variabilidad intraespecífica vinculada a la morfología y tolerancia a la defoliación (Loreti et al., 2001). Es probable que en el largo plazo el pastoreo haya seleccionado ciertos genotipos más resistentes a la defoliación, que producen diferentes tipos de broza y pueden por tanto alterar la descomposición y dinámica del nitrógeno (Semmartin et al., 2008).

En la región de los pastizales rioplatenses la información existente acerca de cómo los cambios florísticos mediados por el pastoreo modifican la dinámica del nitrógeno en los pastizales naturales es escasa. En pastizales de Argentina se encontró evidencia consistente con la hipótesis que sugiere que los cambios provocados por el pastoreo en la composición florística de los pastizales mejoran la descomposición y la liberación de nutrientes de la broza. Sin embargo, las diferencias encontradas no estuvieron directamente vinculadas con la respuesta general de las especies al pastoreo. Cuando las especies promovidas fueron hierbas dicotiledóneas la broza favoreció la descomposición mientras que cuando se promovieron gramíneas postradas no se detectaron cambios en la calidad de la broza ni en su tasa de descomposición con respecto a lo que ocurre en situaciones sin pastoreo, en las que dominan gramíneas palatables de porte erecto (Semmartin et al., 2004, Garibaldi et al., 2007).

En el mismo pastizal en el que se realizó la fase experimental de esta tesis, ubicado en el centro-sur de Uruguay, mediciones continuas a lo largo de un año no lograron detectar diferencias de la dinámica de nitrógeno mineral entre sitios pastoreados y clausurados

(Semmartin et al., 2006). Sin embargo, Leoni et al. (2009) encontraron diferencias en los atributos de las gramíneas como respuesta al pastoreo que se vinculan con el uso del nitrógeno y que sugieren que el reemplazo de unas por otras podría provocar cambios en la dinámica de este nutriente. Las gramíneas crecientes frente al pastoreo (*Paspalum notatum*, *Axonopus affinis*, *Stenotaphrum secundatum*) poseen estolones y rizomas que les permiten crecer horizontalmente, presentando hábito de crecimiento postrado como mecanismo de evasión al pastoreo. Estas especies presentaron mayores valores en el área foliar específica (AFE), número de hojas, tasa de producción de hojas verdes y tasa de macollaje que las especies decrecientes frente al pastoreo (Leoni et al. 2009). Estos atributos les proporcionan capacidad de maximizar la fotosíntesis y mantener altas tasas de crecimiento relativo y se relacionan con mecanismos de tolerancia a la herbivoría. Las especies decrecientes bajo pastoreo por su parte (*Stipa neesiana*, *Bromus auleticus*, *Coelorachis selloana*, *Paspalum plicatulum*), presentaron altos valores de biomasa senescente, tasa de elongación, y tasa de senescencia, así como bajos valores de AFE lo que indica que poseen mayores componentes de pared celular (Poorter & De Jong, 1999). Estas características se vinculan con un crecimiento más lento donde las especies retienen por más tiempo los nutrientes que acumulan en sus hojas y raíces. Asimismo, estas especies realizan mayores inversiones en estructuras de sostén lo que puede explicarse por estar sometidas a una mayor competencia por luz en ambientes clausurados a la herbivoría donde la estructura del estrato herbáceo es más alta que en condiciones de pastoreo (Altesor et al., 2005). En consecuencia el aporte de nitrógeno al suelo de estas especies es menor, lo que podría generar una disminución en las tasas de ciclado de nitrógeno.

Sobre la base de estos antecedentes, en este capítulo se investigan los posibles efectos del pastoreo en la dinámica del nitrógeno mediados por el cambio en la composición y en los atributos de las especies dominantes. El objetivo general fue analizar la vinculación entre los cambios en la composición de especies promovidas por el pastoreo y la dinámica del nitrógeno a nivel de parche, en pastizales naturales de la zona centro-sur de Uruguay. Los objetivos específicos fueron:

1. Evaluar, bajo condiciones de pastoreo, la existencia de diferencias en las concentraciones de nitrógeno foliar y la descomposición de broza proveniente de una especie creciente y otra decreciente en respuesta al pastoreo.
2. Evaluar, en condiciones de pastoreo, la existencia de diferencias en la tasa de mineralización del nitrógeno del suelo bajo parches dominados por una especie creciente y otra decreciente en respuesta al pastoreo.
3. Comparar la dinámica del nitrógeno (descomposición y mineralización) en parches dominados por la misma especie (*Coelorachis selloana*) bajo condiciones de pastoreo y clausura.

## **Hipótesis y predicciones**

**H<sub>1</sub>:** Dentro del grupo de las gramíneas, el pastoreo promueve el aumento de especies con crecimiento postrado, con altas tasas de macollaje y de producción de hojas, características que le confieren resistencia a la herbivoría por evasión y tolerancia. Asimismo, se caracterizarán por presentar mayores calidades de broza que se incorporaría al suelo durante la descomposición, y por lo tanto tendrán un efecto acelerador sobre la descomposición y la mineralización de nitrógeno en suelo.

**P<sub>1.1</sub>:** La concentración de nitrógeno foliar de una especie decreciente (*Coelorachis selloana*) será menor que la de una especie creciente (*Axonopus affinis*) frente al pastoreo.

**P<sub>1.2</sub>:** La descomposición de una especie decreciente (*Coelorachis selloana*) será menor que la de una especie creciente (*Axonopus affinis*) frente al pastoreo.

**P<sub>1.3</sub>:** La mineralización de nitrógeno bajo pastoreo será mayor en los parches monoespecíficos de especies crecientes (*Axonopus affinis*), respecto a los parches monoespecíficos de especies decrecientes (*Coelorachis selloana*).

**H<sub>2</sub>:** La adaptación de las especies a la herbivoría hacia individuos de crecimiento postrado, donde las especies invertirían menos recursos en estructuras de sostén, asignando más nutrientes a las hojas, provocaría que parches de una misma especie presenten diferencias en la dinámica del nitrógeno comparando entre parches de áreas pastoreadas y parches en áreas adyacentes con exclusión al ganado.

**P<sub>2.1</sub>:** *Coelorachis selloana* tendrá una mayor descomposición bajo condiciones de pastoreo en comparación con condiciones de clausura.

**P<sub>2.2</sub>:** Los parches dominados por una especie decreciente (*Coelorachis selloana*) presentarán mayores tasas de mineralización de nitrógeno bajo condiciones de pastoreo en comparación con la clausura.

## **Metodología**

## Área de estudio

El área de estudio corresponde al mismo establecimiento descrito en el capítulo 1. Para desarrollar el experimento que se describe a continuación se seleccionaron tres sitios pares clausura – pastoreo. Los sitios seleccionados para montar el experimento se diferencian por la profundidad y rocosidad de sus suelos. Además, trabajos previos han evidenciado que estos sitios también difieren en su biomasa subterránea y densidad aparente (Piñeiro et al., 2009; López, 2011; Lezama (com pers); Tabla 2.1). Estas diferencias determinaron la selección de un diseño en bloques.

## Diseño experimental y generación de los parches

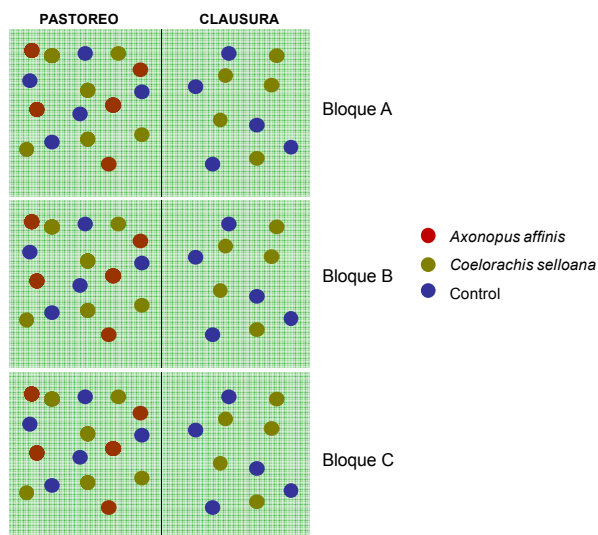
Para evaluar la existencia de diferencias en la descomposición y la mineralización de nitrógeno en parches monoespecíficos (Hipótesis 1), se realizó un experimento en los tres sitios mencionados. En la zona pastoreada de cada uno de estos sitios (bloques), se implementaron parches monoespecíficos de una especie creciente, *Axonopus affinis*, en adelante *A. affinis*, y de otra decreciente frente al pastoreo, *Coelorachis selloana*, en adelante *C. selloana* y parches multiespecíficos (control). En el caso de *C. selloana* también se compararon sus parches monoespecíficos con parches multiespecíficos (control) dentro de áreas clausuradas al pastoreo, pareadas a cada una de las áreas pastoreadas (bloques) (Hipótesis 2). Esto último no se evaluó para *A. affinis* ya que no fue posible encontrar individuos establecidos de esta especie en las clausuras al pastoreo.

En cada una de los tres sitios (bloques) se delimitaron parches de 30 cm de diámetro vegetados por cada una de las dos especies estudiadas, y parches control, multiespecíficos (n= 5) (Figura 2.1). Los parches asignados al tratamiento de parches monoespecíficos de las dos especies estudiadas se generaron durante 12 meses (diciembre 2008 - noviembre 2009), a través de la remoción manual continua de la biomasa de otras especies. Este procedimiento se realizó periódicamente hasta obtener al menos el 50% de la superficie del parche cubierta por la especie de interés. Los parches control experimentaron una remoción similar de biomasa que los parches monoespecíficos pero la remoción fue al azar, de modo tal de conservar una composición multiespecífica. En todos los casos la remoción involucró la porción aérea y

parte de la subterránea de los individuos, realizada de forma manual generando el menor disturbio posible. El experimento se desarrolló entre los meses de abril y setiembre de 2010. Entre los meses de noviembre de 2009 y abril 2010 se realizó mantenimiento a cada uno de los parches con el fin de evitar el crecimiento de especies no deseadas.

**Tabla 2.1.** Descripción de las características del suelo en los bloques experimentales de pastizal natural en el Establecimiento El Relincho, San José (tomado de Piñeiro et al., 2009; López, 2011; y Lezama (com pers.))

SITIO	A		B		C	
Rocas (%)	sin dato		12		5.6	
Arena (%)	sin dato		47		43	
Profundidad (m)	>1		0.30		>1	
pH	sin dato		4.80		4.9	
Edad de la clausura (al 2009)	6		10		14	
	pastoreo	clausura	pastoreo	clausura	pastoreo	clausura
Biomasa subterránea (g/m <sup>3</sup> )	1242	1091	sin dato	sin dato	1671	935
C:N del suelo (10 cm)	sin dato	sin dato	10.82	10.61	11.19	11.69
Densidad aparente	0.74	0.77	1.26	1.26	1.23	1.25



**Figura 2.1.** Esquema del diseño experimental utilizado para la implementación de parches monoespecíficos de *Coelorachis selloana* y *Axonopus affinis*, y los parches control, en tres bloques pareados de pastoreo y clausura en un pastizal natural del centro-sur del Uruguay. *Axonopus affinis* solo se encuentra presente en pastoreo.

## Descripción de las especies seleccionadas



*Axonopus affinis*

Es una gramínea perenne con metabolismo  $C_4$ . Posee hábito rastrero, con largos estolones de 2-3 cm de diámetro y cañas floríferas que pueden alcanzar los 40 cm de altura. Florece en verano y principios de otoño (Lombardo, 1984). Estudios previos la señalan como una especie dominante y cuya cobertura aumenta en las situaciones pastoreadas (especie *creciente*), con altas tasas de producción de hojas y macollos, y alta área foliar específica (Rodríguez et al., 2003; Altesor et al., 2008; Leoni et al., 2009).



*Coelorachis selloana*

Es una gramínea perenne, cespitosa, con metabolismo  $C_4$ . Posee hábito de crecimiento erecto, de 20 a 70 cm de altura. Florece desde octubre a diciembre (Lombardo, 1984). Estudios previos la señalan como una especie cuya cobertura decrece en situaciones pastoreadas (especie *decreciente*) y aumenta al punto de dominar la comunidad en condiciones de clausura al pastoreo. Asimismo, se ha encontrado que posee altas tasas de elongación y de senescencia. (Rodríguez et al., 2003; Altesor et al., 2008; Leoni et al., 2009).

### **Obtención y análisis de muestras de suelo y vegetación**

Para la determinación de la calidad de la broza que ingresa al suelo se colectaron plantas adultas de *C. selloana* (en condiciones de pastoreo y clausura) y *A. affinis* (en condiciones de pastoreo) en el sitio de estudio. A cada planta se le extrajeron las hojas vivas (verdes) y muertas (seco en pie) que fueron posteriormente tratadas por separado. Estas hojas fueron lavadas y posteriormente secadas en estufa (a no más de  $70^\circ$ ). Una vez secas, las hojas fueron molidas y determinado el contenido de nitrógeno total foliar (por un lado para las hojas verdes y por otro para las secas en pie) mediante el método Kjeldahl ( $n=5$ ).



La descomposición y la tasa de mineralización de nitrógeno en el suelo se estimaron siguiendo la metodología especificada en el Capítulo 1. En el caso de la descomposición, se colocó dentro de las bolsas de descomposición un gramo de material muerto en pie de cada una de las especies estudiadas previamente recogido en el sitio de estudio en condiciones de pastoreo para ambas especies, y también en condiciones de clausura al ganado para *C. selloana*. En cada parche monoespecífico se colocaron dos bolsitas cuyo contenido fue de la misma especie del parche, y en los parches multiespecíficos se colocó una bolsita de *A. affinis* y otra de *C. selloana*. Las bolsas permanecieron en el campo 159 días coincidiendo las fechas de colocación de tubos para medir mineralización de nitrógeno.

Las concentraciones de nitrógeno total, mineral (amonio y nitratos), y la humedad, tanto al inicio como al final del experimento, fueron determinadas de la misma forma descripta en el capítulo 1. Se colocaron dos tubos por parche monoespecífico (para ambas especies) y control (n = 5). Todos los análisis de laboratorio fueron realizados por la autora en el Laboratorio de Suelos del UNCIEP y el Grupo Ecología de Pastizales del Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales de la Facultad de Ciencias.

### **Análisis de datos**

Las variable nitrógeno foliar se analizó con ANOVA de una vía. En este caso el factor fue la especie con dos niveles: *Axonopus affinis* y *Coelorachis selloana*.

En el caso de la descomposición, la mineralización de nitrógeno, las concentraciones de nitrógeno total y mineral, la tasa de mineralización, y la humedad también se analizaron con ANOVAs de una vía pero mediante un diseño en bloques. En este caso, cada sitio representó un bloque. Por un lado se analizaron las diferencias entre parches (*Axonopus affinis*, *Coelorachis selloana*, y Control), dentro de cada condición (pastoreo o clausura) y por otro lado se analizaron las diferencias entre condiciones, también con el tipo de parche como factor (*Coelorachis selloana*, y Control). Cuando hubo diferencias significativas las medias entre los niveles de un factor se analizaron con un Test de Tukey. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa InfoStat (Di Rienzo et al., 2011).



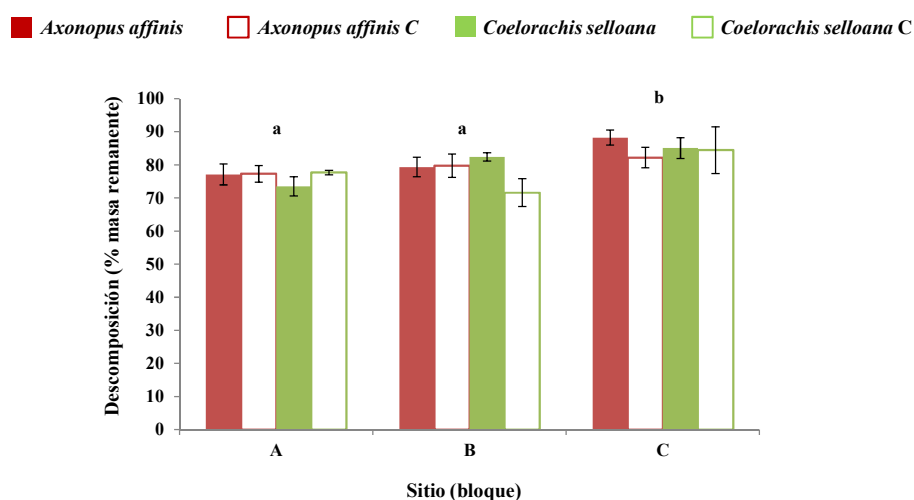
## Resultados

### *Axonopus affinis* vs. *Coelorachis selloana* en condiciones de pastoreo

La concentración de nitrógeno foliar no varió significativamente entre especies ( $p= 0,74$ ;  $F= 0,11$ ;  $g.l= 1$ , Tabla 2.2). De igual forma, no se encontraron diferencias en la descomposición de la broza entre ambas especies en los parches monoespecíficos ni en los parches multiespecíficos ( $p= 0,73$ ;  $F= 0,43$ ;  $g.l = 3$ , Figura 2.3). Sin embargo, la descomposición difirió entre sitios ( $p= 0,002$ ;  $F= 6,60$ ;  $g.l = 2$ , Figura 2.3). El sitio B presentó los mayores valores de masa remanente (84,9 %), mientras que no hubo diferencias significativas entre los sitios A y C (76,4 % y 78,54 % respectivamente).

**Tabla 2.2.** Concentración de N (%) ( $\pm$  ES) en hojas verdes y secas de *Axonopus affinis* y *Coelorachis selloana* en condiciones de pastoreo.

Tejido	Nitrógeno foliar	
	<i>A. affinis</i>	<i>C. selloana</i>
Verde	1,31 $\pm$ 0.18	1,65 $\pm$ 0.26
Seco (muerto en pie)	0,75 $\pm$ 0.1	0,62 $\pm$ 0.14



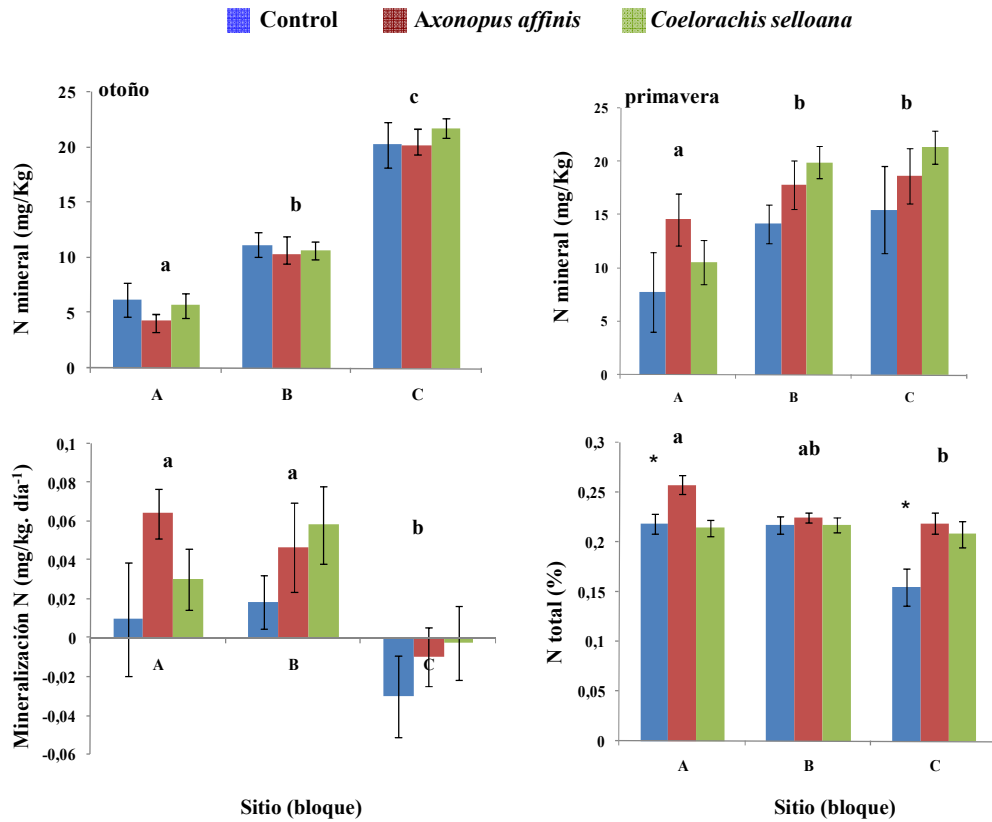
**Figura 2.2.** Descomposición de broza de *Axonopus affinis* y *Coelorachis selloana* provenientes de sitios pastoreados en parches monoespecíficos de cada una de las especies y en parches multiespecíficos (control representado por la letra C) en condiciones de pastoreo en los tres sitios experimentales (bloques A, B y C). Las barras representan la media  $\pm$  ES. Las diferencias entre sitios se representan con letras (a, b, c),  $p=0,05$ .

La tasa de mineralización de nitrógeno de los parches de *A. affinis* presentó los mayores valores pero no difirieron significativamente de *C. selloana* ni de los controles, que presentaron las tasas más bajas ( $p= 0,15$ ;  $F= 1,99$ ;  $g.l = 2$ , Figura 2.3). En cambio, la tasa de mineralización difirió marcadamente entre sitios ( $p= 0,008$ ;  $F= 5,44$ ;  $g.l = 2$ ), el sitio C se registró inmovilización neta de nitrógeno (Figura 2.3).

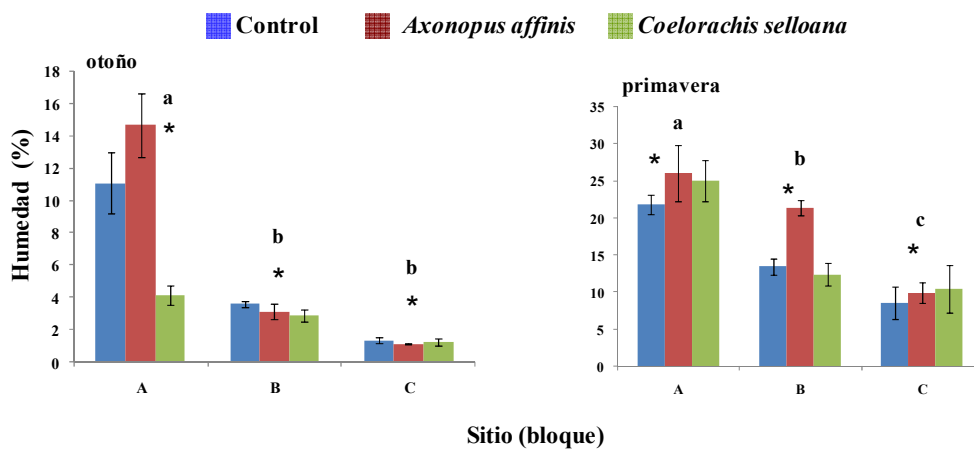
La concentración de nitrógeno mineral (nitrato + amonio) inicial del suelo fue similar entre los tipos de parche ( $p= 0,65$ ;  $F= 0,43$ ;  $g.l = 2$ ) pero difirió entre sitios ( $p < 0,001$ ;  $F= 33,01$ ;  $g.l = 2$ ). El sitio C presentó las mayores concentraciones de nitrógeno mineral, que superan en un 100% a las del sitio A que fue el que presentó las menores concentraciones. Sin embargo, luego de transcurridos cinco meses el nitrógeno mineral del suelo continuó mostrando las diferencias entre los sitios ( $p= 0,007$ ;  $F= 5,65$ ;  $g.l = 2$ ) y también reveló diferencias marginalmente significativas entre los parches ( $p= 0,09$ ;  $F= 2,56$ ;  $g.l = 2$ , Figura 2.3).

El contenido de nitrógeno total inicial del suelo presentó valores entre 0,15 y 0,25%, los parches de *A. affinis* presentaron valores significativamente superiores a los del control ( $p= 0,01$ ;  $F= 5,11$ ;  $g.l = 2$ ). El nitrógeno total también varió significativamente entre sitios ( $p= 0,07$ ;  $F= 5,52$ ;  $g.l = 2$ ), el sitio C presentó menores contenidos que los otros sitios (Figura 2.3).

La humedad del suelo difirió entre parches ( $p= 0,02$ ;  $F= 4,12$ ;  $g.l = 2$ ) y entre sitios ( $p= 0,001$ ;  $F= 33,01$ ;  $g.l = 2$ ) al inicio del experimento, registrando valores muy bajos (entre 2 y 15%). Si bien los valores aumentaron de manera importante sobre el final (entre 8 y 26%), estas diferencias se mantuvieron hasta el final entre los sitios ( $p= 0,001$ ;  $F= 26,86$ ;  $g.l = 2$ ), y además encontramos una significancia marginal entre los parches ( $p= 0,06$ ;  $F= 2,91$ ;  $g.l = 2$ , Figura 2.4).



**Figura 2.3.** Concentraciones de nitrógeno mineral (otoño y primavera) y total del suelo, y tasa de mineralización en pastoreo para parches mono-específicos (*Axonopus affinis*, *Coelorachis selloana*) y multi-específicos (control), en los tres sitios experimentales (bloques A, B y C). Las barras representan la media  $\pm$  ES. Las diferencias entre parches se representan con \* y entre sitios con letras (a, b, c),  $p=0,05$ .



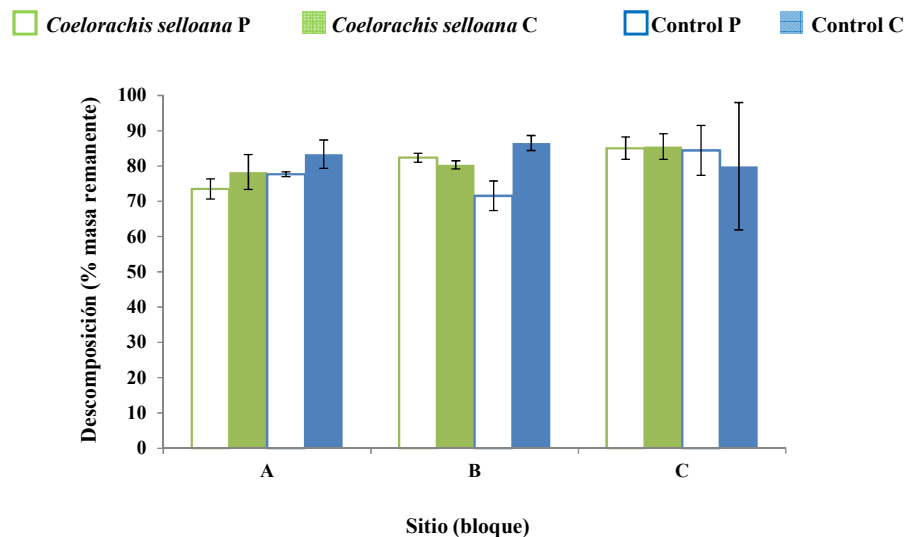
**Figura 2.4.** Contenido de humedad del suelo (%) en otoño y primavera en pastoreo para parches mono-específicos (*Coelorachis selloana*, *Axonopus affinis*), y multi-específicos (control) en los tres sitios experimentales (bloques A, B y C). Las barras representan la media  $\pm$  ES. Las diferencias entre parches se representan con \* y entre sitios con letras (a, b, c),  $p=0,05$ .

### *Coelorachis selloana* pastoreo vs. clausura

Los parches monoespecíficos de *C. selloana* mostraron un comportamiento similar en pastoreo y clausura. *C. selloana* no mostró diferencias entre las concentraciones de nitrógeno foliar de individuos creciendo bajo pastoreo o bajo clausura ( $p= 0,19$ ;  $F= 2$ ;  $g.l=1$ ). Por su parte, tampoco se evidenciaron diferencias en la descomposición de esta especie entre los parches monoespecíficos instalados bajo ambas condiciones ( $p= 0,21$ ;  $F= 1,55$ ;  $g.l = 1$ ), ni entre los sitios ( $p= 0,20$ ;  $F= 1,66$ ;  $g.l=2$ ).

**Tabla 23.** % de N foliar ( $\pm$  ES) en hojas verdes y secas de *Coelorachis selloana* en condiciones de pastoreo y clausura.

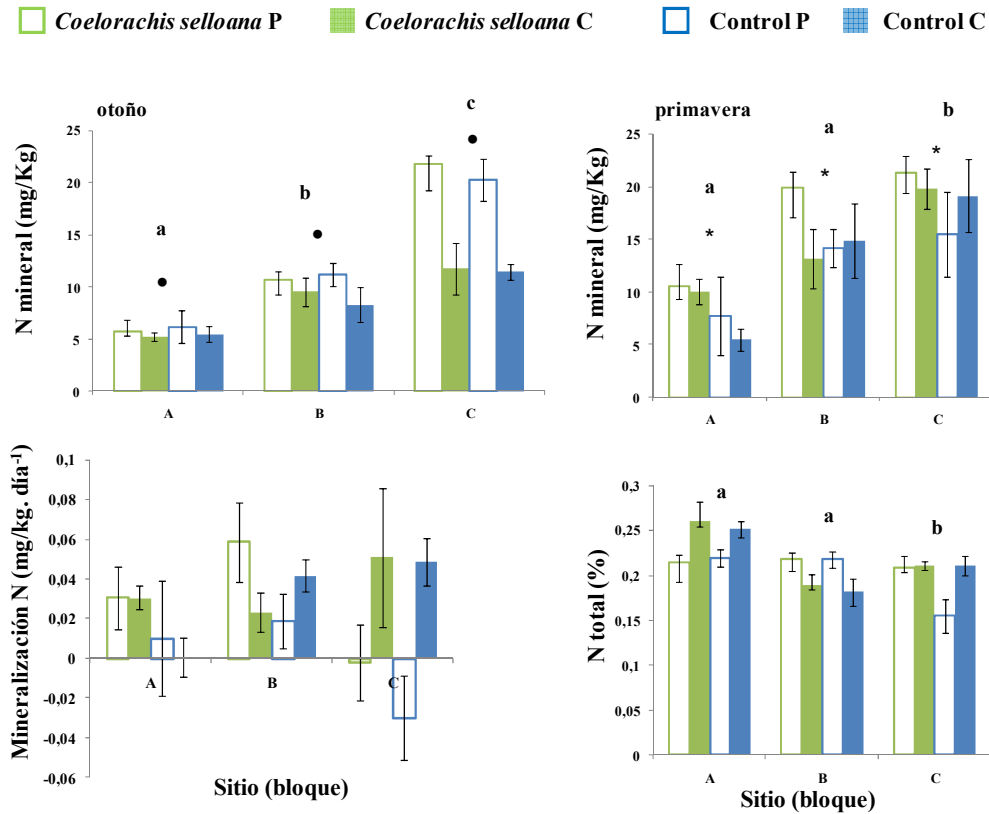
Tejido	Nitrógeno foliar	
	Pastoreo	Clausura
Verde	1,65 $\pm$ 0,26	1,39 $\pm$ 0,35
Seco (muerto en pie)	0,62 $\pm$ 0,14	0,59 $\pm$ 0,05



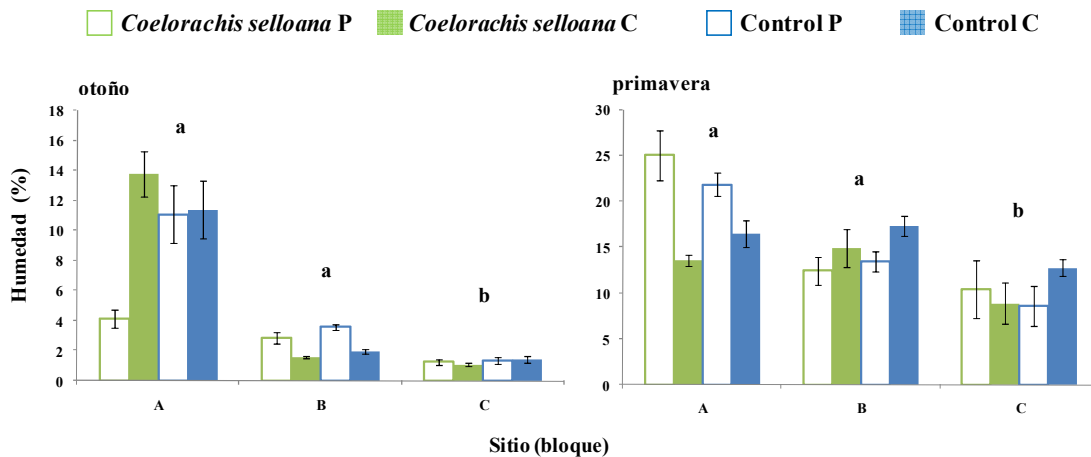
**Figura 2.5.** Descomposición de broza de *Coelorachis selloana* (% de masa remanente) luego de cinco meses de incubación en parches monoespecíficos de *Coelorachis selloana* y parches multiespecíficos (control) en condiciones de pastoreo (P) y clausura (C) en los tres sitios experimentales (bloques A,B y C). Las barras representan la media  $\pm$  ES.

La tasa de mineralización de nitrógeno no difirió entre parches entre pastoreo y clausura ( $p=0,19$ ;  $F=1,76$ ;  $g.l=1$ ), y tampoco lo hizo entre sitios ( $p=0,33$ ;  $F=1,1$ ;  $g.l=2$ ) (Figura 2.6). En el otoño, el nitrógeno mineral del suelo mostró tanto diferencias entre ambas condiciones de pastoreo ( $p=0,0002$ ;  $F=15,49$ ;  $g.l=1$ ), como entre sitios ( $p=0,0001$ ;  $F=39,95$ ;  $g.l=2$ ) (Figura 2.6). Las situaciones pastoreadas presentaron mayor contenido de nitrógeno y los sitios A y C presentaron los valores extremos mientras que el sitio B mostró un comportamiento intermedio. Luego de cinco meses, estas diferencias se mantuvieron entre sitios ( $p=0,0001$ ;  $F=13,44$ ;  $g.l=2$ ) pero no entre condiciones de pastoreo ( $p=0,47$ ;  $F=0,51$ ;  $g.l=1$ ) (Figura 2.6). El nitrógeno mineral final también difirió marginalmente entre parches ( $p=0,06$ ;  $F=3,49$ ;  $g.l=1$ ). El contenido de nitrógeno total en el suelo tampoco difirió entre condiciones de pastoreo ( $p=0,29$ ;  $F=1,11$ ;  $g.l=1$ ) pero sí entre sitios ( $p=0,001$ ;  $F=7,24$ ;  $g.l=2$ ) (Figura 2.6).

Asimismo, el contenido de humedad del suelo al inicio no tuvo diferencias significativas entre pastoreo y clausura ( $p=0,2$ ;  $F=1,67$ ;  $g.l=1$ ), pero difirió entre sitios ( $p=0,0001$ ;  $F=50,54$ ;  $g.l=2$ ). Al final del ensayo se mantuvieron estas diferencias ( $p=0,002$ ;  $F=6,7$ ;  $g.l=2$ , Figura 2.7).



**Figura 2.6.** Concentraciones de nitrógeno mineral (otoño y primavera) y orgánico, y tasa de mineralización en pastoreo (P) y clausura (C) para parches monoespecíficos (*Coelorachis selloana*) y multiespecíficos (control), en los tres sitios experimentales (bloques A,B y C). Las barras representan la media  $\pm$  ES. Las diferencias entre parches se representan con \*, entre condiciones de pastoreo con ●, y entre sitios con letras (a, b, c),  $p=0.1$ .



**Figura 2.7.** Contenido de humedad del suelo (%) en otoño y primavera en pastoreo (P) y clausura (C) para parches monoespecíficos (*Coelorachis selloana*), y multiespecíficos (control) en los tres sitios experimentales (bloques A,B y C). Las barras representan la media  $\pm$  ES. Las diferencias entre sitios se representan con letras (a, b, c),  $p=0.05$ .



## Discusión

En este capítulo se investigó en qué medida, dos especies que presentan distinta respuesta al pastoreo (creciente vs. decreciente), podrían afectar de manera diferencial algunos subprocesos vinculados a la dinámica del nitrógeno dentro del ecosistema. A diferencia de lo esperado, los resultados revelaron que *Axonopus affinis* (creciente en pastoreo) y *Coelorachis selloana* (decreciente en pastoreo) se comportaron de manera similar en la mayor parte de las variables analizadas. Es decir que, a partir de lo encontrado con estas dos especies, el cambio florístico que produce el pastoreo doméstico en este pastizal no aporta evidencia suficiente sobre el potencial impacto que podría producirse en la calidad promedio de la broza que se descompone ni en su tasa de descomposición. Tampoco aporta evidencia suficiente sobre potenciales cambios en la mineralización de nitrógeno y en el suelo. No obstante, el nitrógeno mineral del suelo mostró una mayor disponibilidad en pastoreo durante el inicio del experimento (otoño), y sobre el final (primavera), algunas diferencias entre los parches monoespecíficos y el control bajo la condición pastoreada. También se encontraron diferencias en la disponibilidad de nitrógeno y de agua entre el pastizal sin manipular (parches multiespecífico) y los parches monoespecíficos de *A. affinis*, la especie creciente, que sugieren alguna influencia, tanto del pastoreo como de las especies sobre la circulación del agua y el nitrógeno.

Las dos especies estudiadas resultaron ser similares en cuanto a sus concentraciones foliares de nitrógeno y descomposición de broza. Si bien el nitrógeno por sí solo no puede dar cuenta de la calidad de los tejidos vegetales, existe evidencia que sugiere que la concentración inicial de nitrógeno es uno de los factores dominantes en el control de la mineralización y liberación de nitrógeno durante la descomposición (Parton et al., 2007). Por tanto, estos resultados no nos permiten afirmar que las diferencias funcionales y estructurales entre estas especies vinculadas con su respuesta al pastoreo (mayores valores en el área foliar específica, número de hojas, tasa de producción de hojas verdes y tasa de macollaje), documentadas por Leoni et al. (2009) guarden relación con la concentración de nitrógeno del tejido aéreo o con su velocidad de descomposición. En otros trabajos realizados en pastizales de la región, donde se han estudiado las consecuencias del cambio en la composición de especies promovido por el pastoreo sobre la descomposición y mineralización (Semmartin et al.; 2004; Garibaldi et

al.; 2007), se ha encontrado que los principales cambios ocurren cuando los reemplazos se dan entre gramíneas y otras hierbas no gramíneas, presentando siempre las especies promovidas tejidos más ricos y tasas de descomposición mayores. Estos antecedentes también muestran que en los sitios más áridos, las diferencias entre gramíneas crecientes y decrecientes son más importantes que en los sitios más húmedos, por lo que la probabilidad de que existan diferencias de calidad y descomposición entre gramíneas palatables y no palatables podría depender de la posición del sistema en un gradiente de precipitaciones. Considerando estas evidencias, cabría esperar entonces que la falta de efectos en nuestro experimento pueda explicarse por la ausencia de diferencias en la calidad de los tejidos de las especies estudiadas, así como la posición de estos pastizales dentro del gradiente de humedad.

Sumado a lo anterior, existe suficiente evidencia que sugiere que el control de las plantas sobre las entradas de nutrientes al suelo puede generar mecanismos de retroalimentación que modifiquen su aptitud, pero la mayor evidencia sobre el efecto de las especies sobre el ciclo de nitrógeno proviene de estudios de ecosistemas boscosos. Los pastizales no exhiben correlaciones tan claras entre la calidad foliar de las plantas y la mineralización de nitrógeno (Scott & Binkeley, 1997; Chapman et al.; 2006; Nosschi et al.; 2007). Una posible explicación a este fenómeno podría ser que la calidad de las gramíneas por lo general conduce a una rápida descomposición y es menos variable entre especies. Estas características pueden minimizar el impacto de las especies en la disponibilidad de nitrógeno. Por lo tanto, el conjunto de estas investigaciones sugiere que la mayor probabilidad de cambio ocurre cuando los reemplazos de especies se dan entre grupos florísticos más divergentes, o estos involucran cambios importantes en la calidad y palatabilidad de las especies promovidas (Semmartin et al. 2004, Garibaldi et al. 2007).

Asimismo, las especies tampoco mostraron tener un impacto diferencial sobre la dinámica del nitrógeno. Existen trabajos previos donde se ha comparado la disponibilidad de nitrógeno en suelos dominados por dos especies de gramíneas que se diferencian en su calidad y preferencia por el ganado (Moretto & Distel, 2002; 2003). En éstos, los suelos dominados por la especie de mayor palatabilidad mostraron tasas de descomposición y de mineralización potencial de nitrógeno superiores a los dominados por la especie de menor palatabilidad,

asociadas con mayores concentraciones iniciales de nitrógeno y fósforo, y menor relación C:N en los tejidos. Estos resultados indican que cuando el pastoreo promueve un reemplazo de gramíneas palatables por gramíneas de menor palatabilidad, esto puede implicar una reducción en el ciclado de nitrógeno y la disponibilidad del mismo en el suelo.

A nivel de población tampoco se encontraron efectos asociados al pastoreo. La respuesta de *Coelorachis selloana* no difirió entre pastoreo y clausura lo que podría indicar ausencia de plasticidad fenotípica en esta especie en relación a los atributos estudiados. Si bien la historia evolutiva del sitio o la edad de las clausuras pueden contribuir a dar una explicación a este patrón, otros trabajos han propuesto que la ausencia de plasticidad puede deberse a que el efecto del pastoreo esté dado principalmente por el remplazo de especies y no a través de la diferenciación de sus poblaciones (Loreti et al.; 2001).

Por otra parte, nuestros resultados dieron cuenta de la heterogeneidad ambiental entre sitios que justificó el diseño experimental en bloques. Existen evidencias que demuestran que algunas especies de gramíneas responden a la variación en la disponibilidad de agua creada por las diferencias en la texturas del suelo (Anderson et al.; 2006). Kooijman & Smit (2009) evaluaron la dinámica del nitrógeno y la descomposición, analizando si la calidad de la broza puede modificar la respuesta de las especies sin importar el tipo de suelo sobre el cual se encuentren. Estos autores encontraron que las especies que presentan menores tasas de descomposición, lo compensan con una producción mayor de broza, y que la calidad de la broza sólo produce cambios significativos en la dinámica del nitrógeno cuando las concentraciones iniciales de nitrógeno son muy grandes. Cuando los tipos de suelos difieren en sus propiedades, por ejemplo en la incorporación de la broza al componente mineral, de existir un efecto de las especies a través de sus diferencias en calidad de broza, éste es parcialmente modificado por las condiciones del suelo y el comportamiento microbiano. Estos antecedentes permiten suponer que, en nuestra área de estudio, el efecto de las especies sobre la dinámica del nitrógeno este condicionado por la heterogeneidad edáfica observada, o que la misma no permita dar cuenta de las diferencias a escala de parche.

El comportamiento de los parches de *C. selloana* y de los parches multiespecíficos (Control) no difirió entre las condiciones de pastoreo y clausura, es decir que el régimen de pastoreo no

modificó las respuestas observadas. No se vieron diferencias en el nitrógeno total y la tasa de mineralización de nitrógeno, si bien el nitrógeno mineral inicial fue mayor en pastoreo. Este resultado puede también ser explicado por las diferencias entre sitios (bloques). Si bien existen diferencias en la biomasa subterránea entre el pastoreo y la clausura tanto en el sitio A como en el C, éstas son más grandes en el C (López, 2011). Este autor atribuye estas diferencias a la antigüedad de las clausuras. La clausura del sitio C tiene 10 años más que la correspondiente al sitio A, y por tanto mayor puede ser también la divergencia entre los atributos estructurales y funcionales entre el pastoreo y la clausura. La mineralización de nitrógeno parece acompañar estas diferencias, mientras que la tasa de mineralización es similar en el pastoreo y la clausura del sitio A, el sitio C presenta una diferencia importante entre ambas condiciones, con valores de inmovilización en pastoreo que nuevamente podrían vincularse a una mayor biomasa subterránea. La deposición de heces y orina en pastoreo pueden explicar por qué en esta condición son mayores las concentraciones de nitrógeno mineral.

Nuestros sitios de estudio se caracterizan por presentar diferencias principalmente en profundidad y en textura de los suelos. Asimismo, para estos sitios Piñeiro (2006) ha identificado diferencias en la respuesta de la materia orgánica del suelo a la exclusión del pastoreo, asociados a las características edáficas. En suelos profundos, el carbono y nitrógeno orgánicos de la materia particulada no variaron entre zonas pastoreadas y clausuradas, pero la materia asociada a minerales aumentó significativamente en sitios clausurados. En suelos superficiales, tanto el carbono y el nitrógeno de la materia particulada y la asociada a minerales aumentó en condiciones de pastoreo. Por otra parte, López (2011) encontró diferencias importantes en la biomasa y productividad subterránea entre nuestros sitios de estudio. En nuestro caso el sitio A, caracterizado por una mayor profundidad pero menor densidad aparente del suelo, presentó mayores concentraciones de nitrógeno orgánico y mineral en suelo tanto en pastoreo como en clausura. Sin embargo, este sitio tuvo mayores valores en la tasa de mineralización y descomposición pero sólo bajo condiciones de pastoreo. La biomasa y productividad subterránea en este sitio es mayor en condiciones de pastoreo en comparación con el sitio C, pero este patrón se invierte en la clausura. Esto podría explicar los mayores valores en la tasa de mineralización en el pastoreo del sitio A, que quizá no se

reflejan en la clausura por un incremento de la biomasa subterránea y por ende una mayor inmovilización.

A modo de conclusión, los resultados de este capítulo sugieren que el reemplazo de especies del grupo de gramíneas con metabolismo fotosintético  $C_4$ , producido por el pastoreo doméstico no afectaría los subprocesos de la dinámica del nitrógeno que evaluamos en esta tesis. Asimismo, al menos para los pastizales aquí estudiados, la variabilidad ambiental, incluso a pequeñas escalas espaciales (por ejemplo predios), parecería ser un factor importante en la determinación del efecto potencial de las especies sobre la mineralización de nitrógeno. Cabe señalar aquí, no obstante, que la falta de mediciones que permitan analizar la dinámica estacional (y anual) del nitrógeno limita el alcance de los resultados obtenidos.

## **Consideraciones finales**

La investigación en ecosistemas terrestres ha reconocido el efecto regulatorio que los grandes mamíferos herbívoros pueden ejercer sobre los flujos de nutrientes y energía. Sin embargo, la dirección de estos efectos puede diferir dramáticamente entre ecosistemas, y una amplia variedad de factores subyacentes pueden determinar la influencia de los herbívoros en los procesos ecosistémicos. Esta variabilidad ha limitado el desarrollo de modelos generales sobre el rol del pastoreo, tanto por animales nativos como por animales domésticos (Augustine & McNauhgton, 2006).

En esta tesis nos propusimos evaluar los efectos del pastoreo sobre la dinámica de nitrógeno en un pastizal del centro-sur del Uruguay, analizando a pequeña escala efectos directos e indirectos. Para estos mismos pastizales, Altesor et al. (2005) planteaban que el incremento de la productividad primaria observado en áreas pastoreadas podría asociarse con el efecto producido por cambios estructurales (como la composición y los tipos funcionales de especies, y la distribución vertical de biomasa) sobre el nivel de recursos (como agua, luz, y nutrientes).

Las dos especies estudiadas en este trabajo, si bien se destacan entre los principales cambios florísticos promovidos por el pastoreo, no reflejaron cambios en el ciclado del nitrógeno. Tampoco observamos cambios vinculados al potencial efecto de las especies al momento de evaluar el consumo selectivo de los herbívoros. No obstante, identificamos algunos componentes del pastoreo cuyos efectos se vinculan directamente con cambios en las condiciones del suelo, como el pisoteo y la deposición de orina, que sí mostraron efectos sobre la mineralización de nitrógeno. Los efectos del pisoteo se vinculan con lo propuesto por Piñeiro (2006; 2009) en tanto disminuyen las pérdidas de nitrógeno del sistema y pueden producir, al menos en el corto plazo, un aumento en la disponibilidad de nutrientes bajo condiciones de pastoreo. Sin embargo, la deposición de orina promovió la inmovilización, esto no implica una pérdida de nitrógeno del sistema pero sí que este nutriente está siendo incorporado a la biomasa microbiana no estando disponible para las plantas. Experimentos

que permitan evaluar la dinámica anual del nitrógeno así como su vinculación con las características del suelo y la biomasa microbiana son necesarios para poder obtener conclusiones más generales sobre el resultado neto de estos efectos en el ecosistema.

Si bien se observó que en estos pastizales el pisoteo y la deposición de orina (como diferentes dimensiones del pastoreo) parecen tener efectos contrapuestos sobre la mineralización de nitrógeno, la ausencia de resultados al analizar los potenciales efectos producidos por el cambio de la identidad de las especies no nos permiten tampoco proponer conclusiones generales acerca del efecto neto del pastoreo en el ecosistema. Si bien las observaciones sugieren alguna influencia de las especies sobre los procesos de mineralización e inmovilización de nitrógeno, estas no son concluyentes. Por este motivo, es necesario explorar en futuras investigaciones la importancia de estos efectos teniendo en consideración especies que no sólo difieran en su respuesta al pastoreo sino que también difieran de manera significativa en sus características funcionales, intentando abarcar las principales características del pool de especies presentes en el sitio. Esto nos permitirá avanzar en algunas de las explicaciones que hemos esbozado como respuesta a la ausencia de resultados esperados.

Integrando las observaciones realizadas sobre los efectos directos e indirectos, es importante destacar que el efecto neto del pastoreo sobre los pastizales, al menos en el corto plazo, puede depender en gran medida de las características de suelo, tanto bióticas (productividad subterránea, microbiota) como abióticas (profundidad, textura, humedad).

Los efectos indirectos del pastoreo sobre la dinámica de los nutrientes también pueden estar mediados por modificaciones sobre la estructura de los suelos como es el caso de la compactación y sus procesos asociados (reducción de la infiltración, aumento de temperatura y humedad). Sin embargo, para aumentar nuestra comprensión sobre el impacto de los herbívoros sobre la dinámica del nitrógeno, es necesario realizar estudios que permitan evaluar con mayor precisión la existencia de interacciones entre la defoliación, el pisoteo y la deposición de heces y orina, que no pudimos identificar en este trabajo. Esto sería importante

ya que si bien existen evidencias sobre los efectos aislados de cada una de estas dimensiones, profundizar en la importancia relativa de cada una de ellas y entender mejor cómo interactúan entre sí mejorará sustancialmente nuestro conocimiento sobre los efectos en el ciclado de nutrientes bajo condiciones de pastoreo. En este sentido, será necesario analizar asimismo la intensidad con la que se desarrolle el pastoreo, ya que, a través de sus consecuencias sobre el suelo y la composición de especies, podría determinar el sentido de los efectos mencionados.

Otro aspecto clave que no pudo ser abordado en este trabajo se vincula con la biomasa y actividad microbiana. Numerosos estudios han evaluado el efecto de la herbivoría sobre las comunidades de microorganismos del suelo y las funciones que estos desarrollan, en particular su relación con el ciclado de nitrógeno. Los principales resultados muestran que los herbívoros causan efectos sobre la composición, y la actividad de las comunidades microbianas (Bardgett et al., 1998; Wardle et al., 2004; Kohler et al., 2005; Mikola et al., 2009). También se ha propuesto que los microorganismos pueden ejercer un fuerte control sobre la dinámica del nitrógeno, que puede enmascarar o incluso ser mayor en magnitud a los controles que pueden ejercer los herbívoros o la identidad de las especies presentes en un sitio (Knops et al., 2002). Por lo tanto, será también necesario incorporar este componente en futuros análisis.

La comprensión sobre los controles que regulan estos mecanismos y su relación con la identidad de las especies vegetales puede constituir una herramienta valiosa para diseño de estrategias productivas más eficientes. Particularmente cuando los nutrientes se vuelven factores limitantes para la productividad de los pastizales, el conocimiento sobre su dinámica puede ser de utilidad tanto para evaluar la necesidad de insumos como para la elaboración de planes de manejo prediales del pastoreo.



## **BIBLIOGRAFÍA**

- Abdel-Magid, A.H.; Schuman, G.E.; Hart, R.H. 1987. Soil bulk density and water infiltration as affected by grazing systems. *Journal of Range Management*. 40: 307-309.
- Ackerly, D. D.; Dudley, S. A.; Sultan, S. E.; Schmitt, J.; Coleman, J. Randall, C.; Linder, D. R.; Sandquist, M. A.; Geber, A.S.; Evans, T.; Dawson, T.; Lechowicz, M. J. 2000. The Evolution of Plant Ecophysiological Traits: Recent Advances and Future Directions *BioScience* 50 (11): 979
- Aguiar, M.; Paruelo, J.; Sala, O.; Lauenroth, W. 1996. Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: an example from Patagonian steppe. *Journal of Vegetation Science*. 7:381-390.
- Altamirano, A.; Da Silva, H.; Durán, A.; Echeverría, A.; Panario, D.; Puentes, R. 1976. Clasificación de Suelos. Dirección de Suelos y Fertilizantes. MGAP. Tomo I. Montevideo.
- Altesor, A.; Di Landro, E.; May, H.; Ezcurra, E. 1998. Long-term species change in a Uruguayan grassland. 1998. *Journal of Vegetation Science*, 9: 173-180.
- Altesor, A.; Oesterheld, M.; Leoni, E.; Lezama, F.; Rodríguez, C. 2005a. Effect of grazing on community structure and productivity of an Uruguayan grassland. *Plant Ecology*. 179: 83-91.
- Altesor, A.; Piñeiro, G.; Lezama, F.; Jackson, R.B.; Sarasola, M.; Paruelo, J.M. 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science*. 17: 323 - 332.
- Altesor, A. 2011. Servicios ecosistémicos de los pastizales naturales. En: Bases Ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. INIA. Serie FPTA-INIA N°26.
- Andreson, G. D.; Tablot, L.M.1965. Soil factors affecting the distribution of the grassland types and their utilization by wild animals on the Serengeti plains, Tanganyika. *Journal of Ecology*. 53 (1): 33-56.
- Augustine, D.J.; McNaughton, S. J.2006. Interactive Effects of Ungulate Herbivores, Soil Fertility, and Variable Rainfall on Ecosystem Processes in a Semi-arid Savanna. *Ecosystems*. 9: 1242–1256
- Bailey, D. W.; Gross, J. E.; Laca, E. A.; Rittenhouse, L. R.; Coughenour, M. B.; Swift, D. M.; Sims, P. L. 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Management*. 49: 386-400.

- Baldi, G.; Paruelo, J.M. 2008. Land-Use and Land Cover Dynamics in South American Temperate Grasslands. *Ecology and Society* 13 (2): 6
- Bardgett, R. D.; Wardle, D. A.; Yeates, G. W. 1998. Linking above-ground and below-ground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology & Biochemistry*. 30(14):1867-1878.
- Boege, K.; Marquis, R.J. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution*. 8 (20): 441 – 448.
- Boix, D.; Day, S. 1993. Fijación de amonio en suelos del Uruguay. Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- Bossi, J.; Durán, A.; Maldonado, S. 2004. Algunas evidencias del desarrollo de vertisoles de Uruguay a partir de rocas cristalinas básicas. *Agrociencia*. 8 (2): 45-60.
- Bryant, J.; Provenza, F.; Pastor, J.; Reichardt, P.; Clausen, T.; DuToit, J. 1991. Interactions between woody plants and browsing mammals mediated by secondary metabolites. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 22:431-446.
- Caldeyro, M.; Martino, D. 1983. Residualidad de nitrógeno luego de pasturas de distinto tipo y edad. Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- Chapin FS, Matson PA, Mooney HA. 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer, Nueva York, Estados Unidos.
- Chapman, S. K.; Langley, A. J.; Hart, S. C.; Koch, G. W. 2006. Plants actively control nitrogen cycling: uncorking the microbial bottleneck. *New Phytologist*. 169: 27-34
- Curl, M.L.; Wilkins, R.J. 1983. The comparative effects of defoliation, treading and excreta on a *Lolium perenne-Trifolium repens* pasture grazed by sheep. *The Journal of Agricultural Science*. 100: 451-460
- Day, T.A.; Detling, J.K. 1990. Grassland patch dynamics and herbivore grazing preference following urine deposition. *Ecology*. 71(1):180-188
- Díaz, R. 1974. Evaluación de índices de nitrógeno disponible en el suelo. Facultad de Agronomía, Institución: Universidad de la República, Uruguay.

- de Mazancourt, C.; Loreau, M.; Abbadie, L. 1998. Grazing optimization and nutrient cycling: when do herbivores enhance plant production? *Ecology* 79(7): 2242–2252
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. InfoStat versión 2011. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Dick, R. P. 1992. A review: long-term effects of agricultural systems on soil biochemical and microbial parameters. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 40: 25-36.
- Drewry, J.J.; Paton, R.J. 2000. Effects of cattle treading and natural amelioration on soil physical properties and pasture under dairy farming in Southland, New Zealand. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 43: 377-386
- Ferraro, D.; Oesterheld, M. 2002. Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos*. 98: 125–133.
- Frank, D.; McNaughton, S. 1993. Evidence for the promotion of aboveground grassland production by native large herbivores in Yellowstone National Park. *Oecologia*. 96:157-161
- Frank, D.; Groffman, P.; Evans, D.; Tracy, B. 2000. Ungulate stimulation of nitrogen cycling and retention in Yellowstone Park grasslands. *Oecologia*. 123: 116 – 121.
- Garibaldi, L.; Semmartin, M.; Chaneton, E. 2007. Grazing-induced changes in plant composition affect litter quality and nutrient cycling in flooding Pampa grasslands. *Oecologia*, 151: 650-662.
- Harris, D. 2006. *Análisis Químico Cuantitativo*. Ed. Reverté. 744pp.
- Haberl, H.; Heinz, K.; Krausmann, F.; Gaube, V.; Bondeau, A.; Plutzer, C.; Gingrich, S.; Lucht, W.; Fischer-Kowalski, M. 2007. Quantifying and mapping the human appropriation on net primary production in earth's terrestrial ecosystems. *PNAS*. 104 (31): 12942 - 12947.
- Hamilton, E.W.; Giovannini, M. S.; Moses, S.A.; Coleman, J.S.; McNaughton, S.J. 1998. Biomass and mineral element responses of a Serengeti short-grass species to nitrogen supply and defoliation: compensation requires a critical [N]. *Oecologia*, 116: 407-418.
- Hassink, J.; Bouwman, L. A.; Zwart, K. B.; Bloem, J.; Brussaard, L. 1993. Relationships between soil texture, physical protection of organic matter, soil biota, and C and N mineralization in grassland soils. *Geoderma*, 57: 105-128.

- Hobbie, S. 1992. Effects of Plant Species on Nutrient Cycling. *Trends in Ecology and Evolution*. 10: 336-339
- Hobbs, N.; Baker, D.; Bowden, D. 1996. Ungulate grazing in sagebrush grassland: mechanisms of resource competition. *Ecological Applications*. 6:200-217.
- Holland, E.; Parton, W.; Detling, J.; Coppock, D. 1992. Physiological responses of plant populations to herbivory and their consequences for ecosystem nutrient flow. *The American Naturalist*, 140: 685- 706
- Hook, P.B.; Burke, I. C.; Lauenroth, W. K. 1991. Heterogeneity of soil and plant N and C associated with individual plants and openings in North American shortgrass steppe. *Plant and Soil*. 138(2): 247-256.
- INDEC. 2008. Censo Nacional Agropecuario. Ministerio de Economía y Finanzas Públicas. Argentina.
- INIA. Nitrógeno en pasturas. 1994. Seminario de Actualización Técnica N°13. Montevideo, Uruguay.
- Jaramillo, V.J.; Detling, J.K. 1992. Small-scale heterogeneity in a semi-arid North American grassland. I. Tillering, N uptake and retranslocation in simulated urine patches. *Journal of Applied Ecology*. 29: 1-8.
- Johnstone, R.M. 1978. Movimiento de nitratos bajo distintas coberturas vegetales. Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- Jones, M.B.; Woodmansee, R.G. 1979. Biogeochemical cycling in annual grassland ecosystems. *The Botanical Review*. 45 (2): 112-141.
- Knops, M. H.; Bradley, K.L.; Wedin, D.A. 2002. Mechanisms of plant species impacts on ecosystem nitrogen cycling. *Ecology Letters*. 5: 454-466.
- Knorr, M.; Frey, S. D.; Curtis, P. S. 2005. Nitrogen additions and litter decomposition: a meta-analysis. *Ecology*. 86 (12): 3252-3257.
- Kohler, F.; Hamelin, J.; Gillet, F.; Gobat, J.M.; Buttler, A. 2005. Soil microbial community changes in wooded mountain pastures due to simulated effects of cattle grazing. *Plant and Soil*. 278 (1-2): 327-340.
- Kooijman, A.M.; Smit, A. 2009. Paradoxical differences in N-dynamics between Luxembourg soils: litter quality or parent material? *European Journal Forest Research*. 128: 555-565

- Lauenroth, W.K. 1979. Grassland primary production: North American grasslands in perspective. In N.R. (ed.). Perspectives in grassland ecology. Ecological Studies Analysis and Synthesis. 32.
- Leriche, H., LeRoux, X., Gignoux, J., Tuzet, A., Fritz, H., Abbadie, L., Loreau, M. 2001. Which functional processes control the short – term effect of grazing on net primary production in grasslands? *Oecologia*. 129: 114-124.
- Leibold, M. 1989. Resource edibility and the effects of predators and productivity on the outcome of trophic interactions. *The American Naturalist*. 134:922-949.
- Leoni, E.; Altesor, A.; Paruelo, J. 2009. Explaining patterns of primary production from individual level traits. *Journal of Vegetation Science*. 20 (4): 612 - 619.
- Lezama, F.; Baeza, S.; Altesor, A.; Cesa, A.; Chaneton, E.; Paruelo, J.M. En prensa. Grazing – induced changes in vegetation structure across a large – scale productivity gradient in South American grasslands.
- Lezama, F.; Altesor, A.; Pereira, M.; Paruelo, J. 2011. Descripción de la heterogeneidad florística en los pastizales naturales de las principales regiones geomorfológicas de Uruguay. En: Bases Ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. INIA. Serie FPTA-INIA N°26.
- Lombardo, A. 1984. Flora Montevicensis. Vol. 1-3, 1982-1984. Intendencia Municipal de Montevideo, Montevideo, Uruguay.
- López, L. 2011. Biomasa y productividad primaria neta subterráneas de pastizales naturales de Uruguay. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. PEDECIBA - Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- Loreti, J.; Oesterheld, M.; Sala, O. 2001. Lack of intraespecific variation in resistance to defoliation in a grass that evolved under light grazing pressure. *Plant Ecology*. 157: 195 - 2001.
- Lovett, G.M.; Lindberg, S.E. 1993. Atmospheric deposition and canopy interactions of nitrogen in forests. *Canadian Journal of Forest Research*. 23(8): 1603-1616.
- McIntyre, S.; Lavorel, S. 2001. Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *Journal of Ecology*. 89:209-226.
- McNaughton, S. 1976. Serengeti migratory wildebeest: facilitation of energy flow by grazing. *Science*. 191:92-94

- McNaughton, S. 1985. Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological Monographs*. 53: 291-320.
- McNaughton, S.; Oesterheld, M.; Frank, D.; Williams, K. 1989. Ecosystem – level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature*. 341: 142 – 144.
- McNaughton, S.J.; Banyikwa, F.F.; McNaughton, M.M. 1997. Promotion of the Cycling of Diet-Enhancing Nutrients by African Grazers. *Science*. 278: 1798-1800.
- MGAP – DIEA. 2001. Censo General Agropecuario. Montevideo
- Mikola, J.; Setälä, H.; Virkajarvi, P.; Saarijarvi, K.; Ilmarinen, K.; Voigt, W. 2009 Defoliation and patchy nutrient return drive grazing effects on plant and soil properties in a dairy cow pasture. *Ecological Monographs*. 79 (2): 221 - 224
- Milchunas, D.; Lauenroth, W. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*, 63: 327-366.
- Moretto, A.S.; Distel, R.A. 2002. Soil nitrogen availability under grasses of different palatability in a temperate semi-arid rangeland of central Argentina. *Austral Ecology*. 27: 509–514
- Moretto, A.S.; Distel, R.A. 2003. Decomposition of and nutrient dynamics in leaf litter and roots of *Poa ligularis* and *Stipa gynerioides*. *Journal of Arid Environments* 55: 503–514.
- Mullholland, B.; Fullen, M.A. 1991. Cattle trampling and soil compaction on loamy sands. *Soil Use and Management*. 7(4): 189–193.
- Naiman, R.; Melillo, J.; Hobbie, J. 1986. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor Canadensis*). *Ecology*. 67:1254-1269.
- Nosshi, M.I.; Butler, J.; Trlica, M.J. 2007. Soil nitrogen mineralization not affected by grass species traits. *Soil Biology & Biochemistry*, 39: 1031-1039.
- Noy-Meir, I.; Gutman, M.; Kapland, Y. 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology*. 77:290-310.
- Oesterheld M., Loreti J., Semmartin M., Paruelo, J.M. 1999. Grazing, fire, and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas.. In: "Ecosystems of disturbed ground" L.R. Walker (ed). Series: Ecosystems of the World. Elsevier, Amsterdam. pp. 287-306

- Olofsson, J. 2009. Effects of Simulated Reindeer Grazing, Trampling, and Waste Products on Nitrogen Mineralization and Primary Production. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 41 (3) : 330–338.
- Parton, W.J.; Schimel, D.S.; Cole, C.V.; Ojima, D.S.1987. Analysis of Factors Controlling Soil Organic Matter Levels in Great Plains Grasslands. *Soil Science Society of America Journal*. 51 (5): 1174-1179.
- Parton, W.; Silver, W.L.; Burke, I.C.; Grassens, L.; Harmon, M.E.; Currie, W.; King, J.Y.; Adair, E.C.; Brandt, L.A.; Hart, S.C.; Fath, B. 2007. Global - Scale Similarities in Nitrogen Release Patterns During Long - Term Decomposition. *Science*. 315: 361 - 364.
- Paruelo, J.; Piñeiro, G.; Altesor, A.; Rodríguez, C.; Oesterheld, M. 2004 . Cambios estructurales y funcionales asociados al pastoreo en los pastizales del Río de la Plata. XX Reunión del grupo técnico regional del cono Sur en mejoramiento y utilización de los recursos forrajeros del área tropical y subtropical. GRUPO CAMPOS. Salto, Uruguay.
- Pastor, J.; Naiman, R. J.; Dewey, B.; McInnes, P. 1988. Moose, Microbes, and the Boreal Forest. *BioScience*. 38 (11): 770- 777.
- Pastor, J.; Naiman, R.J. 1992. Selective Foraging and Ecosystem Processes in Boreal Forests. *American Naturalist*. 139 (4): 690 - 705.
- Pastor, J.; Dewey, B.; Naiman, R.J.; McInnes, P.F.; Cohen, Y. 1993. Moose Browsing and Soil Fertility in the Boreal Forests of Isle Royale National Park. *Ecology*. 74 (2): 467 - 480.
- Piñeiro, G.; Paruelo, J.; Jobbagy, E.; Jackson, R.; Oesterheld, M. 2009. Grazing effects on belowground C and N stocks along a network of cattle exlosures in temperate and subtropical grasslands of South America. *Global Biogeochemical Cycles*. 23:
- Piñeiro, G.; Paruelo J.; Oesterheld, M. 2006. Potential long-term impacts of livestock introduction on carbon and nitrogen cycling in grasslands of Southern South America. *Global Change Biology*, 12: 1267-1284.
- Poorter, H.; De Jong, R. 1999. A comparison of leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist*. 143: 163 – 176.
- Raison, R.J; Connell, M.J.; Khanna, P.K. 1987. Methodology for studying fluxes of soil mineral - N in situ. *Soil Biology and Biochemistry*. 19 (5): 521 - 530.
- Ritchie, M.E.; Tilman, D. 1995. Responses of Legumes to Herbivores and Nutrients During Succession on a Nitrogen-Poor Soil. *Ecology*. 76 (8): 2648 - 2655.

- Ritchie, M.; Tilman, D., Knops, J. 1998. Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in Oak Savanna. *Ecology*, 79: 165-177.
- Rusch, G.M.; Oesterheld, M. 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos*. 78:519-526.
- Rodríguez, C.; Leoni, E.; Lezama, F.; Altesor, A. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science*, 14: 433-440.
- Rosengurtt, B. 1979. Tablas de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay. Dirección General de Extensión Universitaria, División Publicaciones y Ediciones. Facultad de Agronomía, Montevideo.
- Sala, O.; Deregibus, V.; Schlichter, T.; Alippe, H. 1981. Productivity dynamics of a native temperate grassland in Argentina. *Journal of Range Management*. 34: 48-51.
- Sala, O.; Paruelo, J.M. 1997. Ecosystem Services in Grasslands. In: *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Ed: G.C. Daily. Island Press, Washington, D.C.
- Scott, N.; Binkley, D. 1997. Foliage litter quality and annual net mineralization: comparison across North American forest sites. *Oecologia*, 111:151-159.
- Seagle, S.W.; McNaughton, S.J.; Ruess, R.W. 1992. Simulated Effects of Grazing on Soil Nitrogen and Mineralization in Contrasting Serengeti Grasslands. *Ecology*. 73 (3): 1105-1123.
- Semmartin, M.; Oesterheld, M. 2001. Effects of grazing pattern and nitrogen availability on primary productivity. *Oecologia*. 126: 225-230.
- Semmartin, M.; Aguiar, M.; Distel, R.; Moretto, A.; Ghersa, C. 2004. Litter quality and nutrient cycling affected by grazing-induced species replacements along a precipitation gradient. *Oikos*, 107: 148-160.
- Semmartin M.; Piñeiro, G.; Altesor, A.; Paruelo, J. 2006. Efectos del pastoreo vacuno sobre la dinámica del nitrógeno y la biota del suelo en un pastizal sub-húmedo. XXII Reunión Argentina de Ecología. Córdoba, 22 al 25 de agosto.
- Semmartin, M.; Oyarzabal, M.; Loreti, J.; Oesterheld, M. 2007. Controls of primary productivity and nutrient cycling in a temperate grassland with year-round production. *Austral Ecology*, 32:416-428.



- Semmartin, M.; Garibaldi, L.A.; Chaneton, E. J. 2008. Grazing history effects on above- and below-ground litter decomposition and nutrient cycling in two co-occurring grasses. *Plant Soil*. 303:177–189
- Semmartin, M.; Di Bella, C.; García de Salamone, I. 2010. Grazing-induced changes in plant species composition affect plant and soil properties of grassland mesocosms. *Plant Soil*. 328:471–481
- Schlesinger, W.; Reynolds, J.; Cunningham, G.; Huenneke, L.; Jarrell, W.; Virginia, R.; Whitford, W. 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science*. 247:1043-1048.
- Sorensen, L.; Mikola, J.; Kytoviita, M.; Olofsson, J. 2009. Trampling and Spatial Heterogeneity Explain Decomposer Abundances in a Sub-Arctic Grassland Subjected to Simulated Reindeer Grazing. *Ecosystems*. 12: 830–842
- Soriano, A. 1991. Río de la Plata grasslands. In: Coupland, R.T (ed.) *Natural grasslands. Introduction and Western Hemisphere*, pp. 367-407. Elsevier, Amsterdam, NL.
- Taboada, M.A.; Lavado, R.S. 1988. Grazing effects of the bulk density in a Natraquoll of the Flooding Pampa of Argentina. *Journal of Range Management* 41: 502-505.
- Taboada, M.A., Lavado, R.S. 1993. Influence of trampling on soil porosity under alternate dry and ponded conditions. *Soil Use and Management* 9: 139-143.
- Tracy, B. F.; Frank, D. A. 1998. Herbivore influence on soil microbial biomass and nitrogen mineralization in a northern grassland ecosystem: Yellowstone National Park. *Oecologia*. 114: 556 – 562.
- Verchot, L.V.; Groffman, P.M.; Frank, D.A. 2002. Landscape versus ungulate control of gross mineralization and gross nitrification in semi-arid grasslands of Yellowstone National Park. *Soil Biology & Biochemistry*, 34: 1691-1699.
- Vinton, M.A.; Burke, I.C. 1995. Interactions Between Individual Plant Species and Soil Nutrient Status in Shortgrass Steppe. *Ecology*. 76 (4): 1116-1133.
- Vitousek, P.M.; Aber, J.D.; Howarth, R.W.; Likens, G.E.; Matson, P.A.; Schindler, D.W.; Schlesinger, W.H.; Tilman, D.G. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecological Applications*. 7 (3): 737 - 750.
- Wardle, D.A.; Barker, G.M.; Bonner, K.I.; Nicholson, K.S. 1998. Can comparative approaches based on plant ecophysiological traits predict the nature of biotic interactions and individual plant species effects in ecosystems? *Journal of Ecology*. 86: 405 - 420

- Wardle, D.A.; Bardgett, R.D.; Klironomos, J.N.; Setälä, H.; van der Putten, W.; Wall, D. 2004. Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. *Science*. 304: 1629 - 1633.
- Wedin, D.A.; Tilman, D. 1990. Species effects on nitrogen cycling: a test with perennial grasses. *Oecologia*. 84: 433 - 441.
- Wedin, D.A.; Pastor, J. 1993. Nitrogen mineralization dynamics in grass monocultures. *Oecologia*. 96: 186 - 192.
- Wedin, D.A.; Tilman, D. 1996. Influence of Nitrogen Loading and Species Composition on the Carbon Balance of Grasslands. *Science*. 274: 1720 – 1723
- Zanoniani, R. A.; Boggiano, P.; Cadenazzi, M. 2011. Respuesta invernal de un campo natural a fertilización nitrogenada y ofertas de forraje. *Agrociencia*. 15 1:115-124.