

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS-----	3
RESUMEN-----	4
ABSTRACT-----	6
INTRODUCCIÓN GENERAL-----	8
CAPÍTULO I: Efecto de la deposición de heces de <i>Cavia aperea</i> sobre la disponibilidad de nutrientes en el suelo.-----	20
Introducción-----	21
Materiales y métodos-----	25
Resultados-----	30
Discusión-----	32
Tablas-----	39
Figuras-----	40
CAPÍTULO II: Efecto de la herbivoría y la deposición de heces por parte de <i>Cavia aperea</i> sobre <i>Spartina densiflora</i> .-----	45
Introducción-----	46
Materiales y métodos-----	49
Resultados-----	50
Discusión-----	51
Tablas-----	57

Figuras-----	59
CAPÍTULO III: Efecto de la herbivoría y la deposición de heces por parte de <i>Cavia aperea</i> sobre el ensamble vegetal.-----	63
Introducción-----	64
Materiales y métodos-----	67
Resultados-----	69
Discusión-----	70
Figuras-----	74
CAPÍTULO IV: Efecto de la herbivoría y del tránsito por parte de <i>Cavia aperea</i> sobre la diversidad de especies vegetales.-----	76
Introducción-----	77
Materiales y métodos-----	80
Resultados-----	82
Discusión-----	83
Figuras-----	87
DISCUSIÓN GENERAL-----	91
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS-----	99

AGRADECIMIENTOS

Muchísimas gracias a todas las instituciones (IIMyC, UNMDP, CONICET) y personas que me han permitido realizar esta tesis. Particularmente a Oscar, mi director, a los jurados Marcelo Cabido, Juan Pablo Isacch y Luis Marone por su tiempo y dedicación, y a todos mis compañeros del laboratorio por ser parte de esto, especialmente a Juan, Pedro, Martín y Eugenia por su infinita e indispensable colaboración.

A mi Papá (que lo extraño mucho), a mi Mamá, a todos mis hermanos y al resto de la gran familia que siempre están. A Meli y Cami por todo su amor, alegría, apoyo, empuje y compañerismo, así como también a mis suegros, cuñados, sobrinos y abuelos postizos.

A la inmensa cantidad de amigos y de los más diversos, los del jardín de infantes, los de la secundaria, los de fútbol, los de la playa, los de la facu y muchos más.

De nuevo Gracias!

RESUMEN

Los herbívoros pueden afectar fuertemente la estructura y la dinámica de las comunidades vegetales, tanto a través de mecanismos tróficos como no tróficos. En marismas, recientemente se ha reconocido a la herbivoría como un fenómeno importante en la estructuración de la vegetación, aunque se sabe relativamente poco acerca de los efectos no tróficos de estos consumidores. El objetivo de esta tesis fue evaluar el rol trófico y no trófico de los pequeños herbívoros mamíferos en la estructuración y el funcionamiento de comunidades de marisma de la laguna costera de Mar Chiquita (37° 44' 52'' S, 57° 26' 6'' O). Para evaluar el objetivo general y los particulares de esta tesis, se estudió como varían los efectos del cuis, *Cavia aperea* sobre el sistema, en los distintos tipos de micro hábitats. Para ello se realizaron muestreos estacionales y anuales, que estimaron principalmente la cantidad de heces depositadas por parte del cuis. También se realizaron varios experimentos, que incluyeron clausuras por medio de las cuales se excluyó a *C. aperea*, la adición de sus heces y la manipulación del tránsito por parte de este herbívoro. Los resultados de esta tesis muestran que existe una gran variabilidad temporal y espacial de la deposición de heces de cuis dentro del área de estudio. A través del consumo directo, *C. aperea* controla fuertemente a la producción primaria de la especie vegetal dominante, *S. densiflora*, y en consecuencia media la disponibilidad de luz. Dentro de la matriz de *S. densiflora*, *C. aperea* también redujo la cobertura y la biomasa de las especies no dominantes, aunque las favoreció de manera indirecta debido a que la cobertura de estas plantas se relacionó negativamente con la cobertura de *S. densiflora*. Los efectos de *C. aperea* sobre la diversidad de las especies vegetales dependieron del tipo de micro hábitat. Dentro de la matriz de *S. densiflora* la

riqueza y la diversidad no estuvieron afectadas por *C. aperea*, en cambio en los corredores la riqueza fue reducida por la herbivoría. Finalmente, dentro de los parches abiertos, la diversidad específica resultó disminuida por la interacción entre la herbivoría y la deposición de las heces. La composición de los ensamblajes dentro de los distintos micro hábitats fueron principalmente modificados por la herbivoría. Bajo ciertas condiciones las heces desintegradas de *C. aperea* incrementaron el contenido de fósforo en el suelo y redujeron el de nitrato. Sin embargo, las heces no mostraron ningún efecto sobre el crecimiento de las plantas, en cambio a través del tránsito, *C. aperea* compactó el suelo, incrementó la profundidad de los corredores y modificó los ensamblajes de las especies vegetales. En conclusión, los efectos tróficos y no tróficos por parte de *C. aperea* sobre la estructura de la vegetación y el funcionamiento del sistema dependen del contexto. El consumo de las plantas por parte de *C. aperea* es el principal proceso que controla la abundancia y la distribución de *S. densiflora* y las demás especies no dominantes. En determinados contextos, la acción conjunta de los mecanismos tróficos y los no tróficos puede afectar tanto la diversidad como la composición de los ensamblajes vegetales. Finalmente, el consumo de plantas por parte de *C. aperea* pareciera ser la principal fuerza controladora de la estructura del ambiente, no obstante los efectos no tróficos a micro escala también deben ser considerados.

ABSTRACT

The structure and dynamic of plant communities are affected by herbivores through both trophics and non trophics mechanisms. Herbivory has been recently recognized as an important strength in the structure of marsh communities. However, comparatively little is known about herbivore non trophic effects and particularly by small mammals. The goal of this thesis was to evaluate the impact of guinea pigs (*Cavia aperea*) by both trophic and non trophic mechanisms on the structure and the function of salt marsh plant communities in Mar Chiquita coastal lagoon (37° 44' 52'' S, 57° 26' 6'' W). To evaluate the general and particular objectives of this thesis, I conducted annual and seasonal field samplings that consisted mainly in estimating the rate of feces deposition by *C. aperea*. I also performed several experiments, including herbivores exclosures, feces addition and manipulation of herbivore transit. Sampling and experimental results revealed that feces deposition by *C. aperea* vary widely both in time and space, and that through consumption, *C. aperea* controls strongly *S. densiflora*. These changes were reflected in the availability of photosintetically active radiation. Within *S. densiflora* matrix, *C. aperea* reduces non dominant plant cover, but favored them indirectly because a negative relationship was observed for *S. densiflora* cover and non dominant plant cover. Also, the structure and abundance of plants established in open plots were negatively affected by herbivory. The effects of *C. aperea* on plant diversity were context-dependent. Within *S. densiflora* matrix richness and plant diversity were not affected by herbivores, within runways richness was reduced and within open plots, diversity was reduced by both herbivory and feces. Plant composition was mainly modified by herbivory. Under specific conditions, feces increased phosphate and reduced nitrate soil content but did

not affect plant growth. However *C. aperea* through transit soil compactation increased runways depth and modified plant composition assembly. In conclusion, trophic and non trophic effects on plant community by *C. aperea* are context-dependent. The plant consumption by *C. aperea* is the main mechanisms controlling the abundance and distribution of *S. densiflora* and non dominant species. Both trophic and non trophics mechanisms under specific conditions can jointly affect the diversity and composition of plant species, but non trophic mechanisms themselves, only show local effects on certain soil properties. Finally, plant consumption by *C. aperea* is the main strength that control plant community structure. However, non trophic effects should be considered because together with herbivory, can modify the composition and diversity of plant species.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La ecología de comunidades estudia cómo la diversidad, la abundancia y la composición de las especies dentro de los sistemas naturales son afectadas por los factores físicos (ej. disponibilidad de nutrientes, clima) y biológicos (ej. consumidores, predadores, patógenos), teniendo en cuenta que sus importancias relativas pueden cambiar en función del contexto, es decir bajo diferentes condiciones ambientales (Mengue 1992). Una gran variedad de factores físicos estructuran fuertemente las comunidades naturales. Por ello, los cambios en la distribución, la abundancia y la composición de los productores primarios pueden ser claramente observados a lo largo de gradientes ambientales, como ocurre por ejemplo a medida que se incrementa la elevación en praderas ribereñas (Dwire et al. 2004) y bosques tropicales (Girardin et al. 2010), o al cambiar las precipitaciones en los bosques patagónicos (Austin y Sala 2002) o la salinidad y la disponibilidad de nutrientes en estuarios (Underwood et al. 1998). Por su parte, los factores biológicos se dividen en dos grandes grupos, los tróficos (predación, herbivoría, patógenos) y los no tróficos, como por ejemplo la ingeniería ecosistémica que ocurre cuando ciertos organismos modifican el entorno físico afectando la disponibilidad de recursos que utilizan otras especies (Jones et al. 1994, Wright y Jones 2006). Todos estos factores biológicos muestran importantes efectos sobre la estructura y el funcionamiento de los sistemas naturales. Por ejemplo al modificar las condiciones físicas del ambiente, los organismos considerados ingenieros ecosistémicos pueden alterar la abundancia y los límites de distribución de otras especies, favoreciendo a unas y perjudicando a otras, y además dar lugar a las primeras etapas de desarrollo de una comunidad cuando la especie es exótica (Crain y Bertness 2006). Por otro lado, los predadores (Estes et al. 1998), los herbívoros (McNaughton 1985) y los organismos patógenos (Sinclair et al. 2007) pueden

controlar directamente a otras especies tanto animales como vegetales e incluso iniciar las denominadas cascadas tróficas (Pringle et al. 2007, Estes et al. 2011) con consecuencias sobre la frecuencia de incendios naturales (Leonard et al. 2010), la invasión de especies (Gruner y Taylor 2006) e incluso la diversidad (Crooks y Soulé 1999) y la producción primaria del sistema (Milchunas et al. 1988). Dentro de los factores biológicos tróficos, la herbivoría es un fenómeno con una fuerte impronta sobre la estructura y dinámica de las comunidades vegetales (McNaughton y Banyikwa 1995, Olf y Ritchie 1998, Borer et al. 2014). Un extenso cuerpo de evidencias de campo muestra que los herbívoros impactan fuertemente sobre los sistemas naturales. A través del consumo, estos animales suelen controlar la producción primaria (ej. Belsky 1986, Milchunas et al. 1988, Augustine y McNaughton 2006), la zonación (ej. Lubchenco 1978, Pennings y Callaway 1992, Alberti et al. 2008) y la diversidad de especies (Milchunas et al. 1988, Olf y Ritchie 1998, Borer et al. 2014) un atributo central de las comunidades naturales que pone de manifiesto una amplia variedad de procesos que subyacen a la coexistencia de las especies. Sin embargo, los efectos de los herbívoros no sólo se limitan a las plantas, dado que a través de cambios en la vegetación, también pueden afectar indirectamente a otros consumidores (ej. artrópodos Pétilon et al. 2007, Rickert et al. 2012, van Klink et al. 2015) y modificar el funcionamiento de los ecosistemas y los servicios que brindan (Milchunas et al. 1988, Leonard et al. 2010). Uno de los más claros y clásicos ejemplos, ha sido observado en el este de África, donde la introducción de la peste bovina redujo considerablemente numerosas poblaciones de ungulados nativos. En ausencia de estos grandes consumidores, la biomasa de especies leñosas se incrementó notablemente, así como la frecuencia de incendios naturales durante los períodos de sequía (Sinclair et al. 2007). Luego, al erradicarse la peste bovina, las poblaciones de estos grandes herbívoros se recuperaron rápidamente con lo cual, la estructura y la

composición de la vegetación volvieron a cambiar y la frecuencia y la intensidad de los incendios naturales disminuyeron (Estes et al. 2011).

Tanto la magnitud como la dirección de los efectos de la herbivoría sobre la abundancia y la diversidad de las especies vegetales son dependientes del contexto. Por ejemplo, las diferencias en el tipo, el tamaño y la abundancia del herbívoro conducen a efectos diferenciales en las comunidades vegetales (Olf y Ritchie 1998, Bakker et al. 2006). Esto ha sido muy estudiado en pastizales, donde los grandes vertebrados usualmente incrementan la diversidad de plantas (Frank 2005, Bakker et al. 2006) debido a que por medio del consumo directo afectan negativamente a las especies dominantes y generan oportunidades para las especies subordinadas (Crawley 1989). Sin embargo, prácticas ganaderas intensivas pueden generar el efecto contrario ya que pocas especies toleran una fuerte herbivoría (Milchunas et al. 1988). En este punto adquiere importancia, la historia evolutiva de la comunidad vegetal en cuanto a la presencia de los herbívoros (Milchunas et al. 1988). Por otro lado, los herbívoros de menor tamaño (insectos, pequeños mamíferos) también son capaces de modificar la composición y la abundancia de los productores primarios, pese a que en términos relativos pocas evidencias reportan estos efectos (Olf y Ritchie 1998). Por ejemplo, los roedores alteran la abundancia y la riqueza de plantas dado que usualmente seleccionan plantas de mayor calidad nutritiva o áreas de alimentación con elevada cobertura vegetal donde el riesgo de predación es menor (Eadie 1953, Dickman 1992, Bonaventura et al. 2003). Otros factores, como la escala espacial (Chaneton y Facelli 1991, Olf y Ritchie 1998) y la productividad del ambiente (Osem et al. 2002, Bakker et al. 2006) también representan importantes fuentes de variación sobre los efectos de los herbívoros, aunque no siempre (Borer et al. 2014). En ambientes productivos la herbivoría suele incrementar la diversidad pero en ambientes con suelos poco fértiles la disminuye o no modifica (Bakker et al. 2006). En ambientes productivos, como por ejemplo pastizales con

suelos fértiles, la composición y la abundancia de los productores primarios se encuentran controladas principalmente por la competencia por luz, mientras que en aquellos poco productivos los factores físicos (ej. condiciones climáticas, disponibilidad hídrica) controlan la estructura y la dinámica de la vegetación (Olf y Ritchie 1998). No obstante, evidencias recientes y globales muestran claramente como los herbívoros pueden contrarrestar los efectos de los nutrientes sobre el crecimiento de las plantas en pastizales fértiles, dado que al consumirlas, aumentan la disponibilidad de luz y logran mantener la diversidad (Borer et al. 2014). De otra manera, en ambientes poco productivos como por ejemplo suelos con escasa disponibilidad de nutrientes o condiciones físicas adversas (ej. estrés salino, anoxia) la presencia de herbívoros suele disminuir la diversidad y la abundancia, dado que pocas especies de plantas son capaces de tolerar condiciones físicas desfavorables en conjunto con la herbivoría (Olf y Ritchie 1998).

Los herbívoros también son capaces de afectar la abundancia y la diversidad de especies a través de mecanismos diferentes al consumo en sí (ej. de Mazancourt et al. 1998, Jefferies et al. 2006). Por ejemplo, mediando las interacciones de competencia y facilitación entre las plantas (Alberti et al. 2008, Milchunas y Noy-Meir 2002) o transportando sus semillas (Malo y Suarez 1995, Pakeman et al. 2002). Estos consumidores también son capaces de modificar la composición y la calidad de los detritos vegetales y las heces que generan, alterando luego las tasas de mineralización y la disponibilidad de nutrientes en el suelo (ej. nitrógeno, McNaughton et al. 1997, Bardgett y Wardle 2003) que luego impactan sobre el crecimiento de las plantas, la concentración de nutrientes en sus tejidos (Ritchie et al. 1998) y la composición de especies (Willot et al. 2000). Además, actuando como ingenieros ecosistémicos (ej. Jones et al. 1994) los herbívoros también pueden generar cambios en la estructura del ambiente, al crear y mantener corredores (Crain 2008), generar áreas desprovistas de vegetación (Jefferies et al. 2006), ocasionar disturbios en el suelo (ej. túneles

y madrigueras, Huntly y Reichman 1994, Reichman y Seabloom 2002) o bien compactarlo (Murphy et al. 1995, Schrama et al. 2013a, 2013b). Estos cambios en el suelo modifican sus propiedades cómo por ejemplo el contenido de humedad y de aire, su fauna presente (Murphy et al. 1995) e incluso la disponibilidad de nutrientes (Schrama et al. 2013a, 2013b). Finalmente todos estos efectos pueden condicionar el crecimiento de las plantas (Whalley et al. 1994, Unger y Kaspar 1994) y afectar la diversidad específica (Yates et al. 2000, Marty 2005).

Entre los sistemas naturales, las marismas saladas están fuertemente controladas por factores físicos (Valiela et al. 1975, Odum 1988), aunque también se ha reconocido la importancia de las interacciones entre organismos (Pennings y Callaway 1992, Bertness y Shumway 1993). Estos ambientes son zonas vegetadas sujetas a inundaciones periódicas por acción de las mareas, y comunes en ambientes costeros con baja energía ambiental (Adam 1993). Dado que son ambientes expuestos a condiciones terrestres y marinas presentan marcados gradientes de estrés físico (ej. anoxia, salinidad). Asimismo, las marismas saladas son ambientes altamente estresantes, en los cuales la disponibilidad de nutrientes suele limitar fuertemente la productividad primaria. Particularmente, un aumento en la disponibilidad de nitrógeno (Valiela et al. 1975, Sala et al. 2008) y fósforo (van Wijnen et al. 1999) puede incrementar el crecimiento de las plantas así como su calidad nutritiva (Silliman y Zieman 2001), incluso intensificando el consumo por parte de los herbívoros (ej. insectos Sala et al. 2008, invertebrados Alberti et al. 2011a) y alterando la sucesión ecológica secundaria (van Wijnen et al. 1999). Por ello, las marismas saladas son habitadas por plantas de pequeño y mediano tamaño y presentan una estructura trófica simple, por lo que representan sistemas ideales para realizar experimentos que permitan entender el funcionamiento de las comunidades naturales en general (Pennings y Bertness 2001). Durante la última mitad de siglo, se ha mostrado que los herbívoros pueden ser importantes factores de control de la

producción primaria de estos ambientes (Cargill y Jefferies 1984, Bakker 1985, Kuijper y Bakker 2005, Alberti et al. 2007, 2011a) generando por ejemplo cambios en la composición de las especies vegetales (Alberti et al. 2011b) o incluso extensas áreas desprovistas de vegetación (Jefferies et al. 2006). Sin embargo, la gran mayoría de estos trabajos se centraron en los efectos tróficos de los herbívoros sobre las plantas y no sobre sus potenciales efectos no tróficos (pero ver Alberti et al. 2008, Daleo et al. 2009, Daleo e Iribarne 2009). En las marismas del Atlántico Sudoccidental (S de Brasil hasta N de Patagonia), el principal herbívoro terrestre silvestre es el cuis, *Cavia aperea*. Allí, este roedor a través del consumo, ejerce un fuerte control sobre la biomasa aérea y, aunque dependiendo de la disponibilidad de nutrientes, es capaz de modificar la diversidad vegetal dado que consume a casi todas las especies vegetales presentes (Alberti et al. 2011b). Sin embargo, se conoce que este pequeño herbívoro presenta ciclos poblacionales anuales en otros pastizales de la región (Guichón y Cassini 1994) y que dentro de los pastizales del sistema de estudio se encuentran gavilanes, zorro gris, gato montés y perros domésticos que predan sobre el cuis (Iribarne 2001).

La presente tesis tiene como objetivo general evaluar el rol trófico y no trófico de los pequeños herbívoros mamíferos en la estructuración y el funcionamiento de comunidades de marisma de la laguna costera de Mar Chiquita (37° 44' 52'' S, 57° 26' 6'' O), un lugar representativo de las marismas del Atlántico Sudoccidental (ASO) con importantes aportes de agua dulce (Isacch et al. 2006). Particularmente, se evaluaron los efectos de *C. aperea* sobre el sistema, La misma consta de cuatro capítulos que se describen a continuación, seguidos de una discusión general donde se presentan las principales conclusiones.

El capítulo I tiene como objetivo describir las características básicas del suelo así como la dinámica espacial y temporal de la deposición de heces por parte de *C. aperea* y evaluar el efecto de las heces sobre el contenido de nutrientes en el suelo. Las hipótesis que evalué fueron: 1) “La deposición de heces por parte de *C. aperea* varía en el espacio y el

tiempo” y 2) “Las heces de *C. aperea* incrementan los contenidos de nutrientes en el suelo”. Para ello, se tomaron muestras de suelo a partir de las cuales se determinó el contenido de agua, nutrientes, materia orgánica en el suelo, así como su densidad aparente. Además por medio de muestreos se cuantificó y comparó el número de heces depositadas durante cuatro años y entre parches con y sin *S. densiflora*. Finalmente se realizaron dos experimentos, uno durante el verano y otro durante el otoño de 2015 en los cuales se manipuló la presencia de heces y se comparó el contenido de nutrientes en el suelo con y sin heces de *C. aperea*.

El objetivo del capítulo II fue estudiar los efectos del consumo directo y la deposición de heces por parte de *C. aperea* sobre el crecimiento de *S. densiflora*, la especie vegetal dominante en el área de estudio. La hipótesis que evalué es que “la herbivoría por parte de *C. aperea* disminuye el crecimiento de *S. densiflora*, en cambio sus heces lo incrementan”. Para tal fin, durante ocho meses, dentro de la matriz dominante de *S. densiflora*, se realizó un experimento factorial en el cual se manipularon los factores: presencia de *C. aperea* y presencia de sus heces. Luego de ocho meses se dio fin al experimento, se cosecharon las plantas presentes y se comparó entre tratamientos la cobertura, la altura máxima y la biomasa aérea y subterránea de *S. densiflora*.

Dado que la *C. aperea* es un herbívoro generalista, durante el capítulo III evalué también los posibles efectos de la herbivoría y la deposición de sus heces sobre el ensamble de especies de plantas no dominantes en el área de estudio, las cuales principalmente crecen en los parches abiertos rodeados por la matriz vegetal dominante. Para ello, durante ocho meses se realizó un experimento en parches sin *S. densiflora*, en el cual se manipuló la presencia del herbívoro y la deposición de sus heces. Al finalizar el experimento se comparó entre tratamientos la altura máxima, la biomasa total aérea, la diversidad de plantas y la composición de los ensambles de especies no dominantes.

En el capítulo IV evalué la hipótesis: “*C. aperea* a través del tránsito y la herbivoría, modifica las propiedades físicas del suelo así como la estructura y la composición de los ensambles de las especies vegetales en los corredores”. Para ello durante ocho meses, en los corredores generados y utilizados por *C. aperea*, se realizó un experimento en el cual se manipuló la presencia del cuis y la transitabilidad del corredor. Al finalizar el experimento, se comparó entre tratamientos la penetrabilidad del suelo, la profundidad y el ancho del corredor, la biomasa vegetal aérea, la diversidad específica y la composición de los ensambles de especies establecidos en las unidades experimentales.

Finalmente, se incluye un capítulo final que consiste en la discusión general y donde se presentan las principales conclusiones de la tesis.

Área de estudio

El trabajo se realizó en la Laguna costera de Mar Chiquita (Fig. 1), particularmente en un área de transición entre una marisma salada y un pastizal. El clima es templado húmedo - subhúmedo con precipitaciones concentradas durante el semestre Octubre – Marzo (precipitación media anual: 923.6 mm; Reta et al. 2001). Sobre los márgenes de la laguna Mar Chiquita se desarrollan marismas saladas caracterizadas por las especies *Spartina densiflora* y *Sarcocornia perennis* (Pérez et al. 2009). El límite terrestre de esta comunidad corresponde a un área de transición que luego, en la misma dirección, desarrolla un pastizal pampeano con especies típicas como por ejemplo *Cortaderia selloana*, especies de pastos halófitos (ej. *Distichlis spicata*, *Paspalum vaginatum*, *P. distichum* y *Hordeum pusillum*) y otras plantas herbáceas (Pérez et al. 2009). El área de transición es de 9000 m² (30 m de ancho y 300 m de longitud, Fig. 2) cuyo lado más extenso sigue la línea de costa (Fig. 1). También se encuentra dominada por *S. densiflora* aunque acompañada por numerosas especies presentes en la

marisma salada y en el pastizal pampeano. Evidencias previas desarrolladas en el área de estudio (Alberti et al. 2011b, Daleo et al. 2014) sugieren que durante el otoño y el invierno *S. densiflora* es la especie con mayor biomasa verde en pie, mientras que el resto de las especies, en general permanecen como plántulas. *S. densiflora* es una especie halófila, de metabolismo C4 que puede tolerar un amplio espectro de condiciones ambientales, como por ejemplo desde intermareales salinos o de agua dulce, a pastizales netamente terrestres. Asimismo, esta plasticidad le ha permitido a *S. densiflora* invadir otros continentes como América del Norte, África y Europa (Bortolus 2006). La floración de *S. densiflora* en la región, se extiende durante el período comprendido entre Noviembre y Mayo, cuando también alcanza su máxima productividad primaria ($1450 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$, Bortolus 2006). El crecimiento de *S. densiflora* y de las otras especies no dominantes durante la primavera y el comienzo del verano, incrementan notablemente la biomasa aérea y la cobertura vegetal dentro del área de estudio. Trabajos previos (Canepuccia et al. 2010b, Alberti et al. 2011b) en conjunto con observaciones de campo preliminares sugieren que durante los meses de otoño e invierno, *C. aperea* utiliza intensamente el sistema, donde genera dentro de la matriz de *S. densiflora*, una compleja trama de corredores y parches abiertos (Fig. 2). La presencia de este roedor, limita la reproducción asexual de *S. densiflora* (Canepuccia et al. 2010). En consecuencia, durante el otoño y el invierno pueden identificarse áreas con abundante cobertura de *S. densiflora* o bien con nula o escasa cobertura. Asimismo las áreas sin *S. densiflora*, pueden diferenciarse entre corredores o parches abiertos, siendo estos últimos los más representativos. Los corredores son caminos, en general de suelo desnudo, situados entre la vegetación dominante cuyo ancho varía entre 20 y 30 centímetros y su longitud entre los 50 cm y 100 metros (obs. pers.). Los corredores son generados y utilizados habitualmente por *C. aperea* tanto para moverse como para alimentarse (Rood 1972, Cassini 1995) y usualmente se encuentran rodeados por plantas vecinas de *S. densiflora*. Los parches abiertos son áreas cuyo radio aproximado varía entre los

50 o más centímetros y es donde fácilmente se pueden apreciar los cambios estacionales de la vegetación. El origen de los parches abiertos pareciera deberse a disturbios puntuales sobre la matriz de *S. densiflora*, donde diversos factores como por ejemplo la herbivoría (ej. cuises, liebres, y ocasionalmente vacas y caballos), el transporte y la acumulación de detritos vegetales debido a grandes crecidas (wracks, Montemayor et al. 2014) matan la vegetación subyacente, generando así nuevos parches sin vegetación dominante. Estos parches abiertos son rápidamente invadidos por especies fugitivas que luego, dependiendo del contexto, pueden o no ser reemplazadas por las especies dominantes (Daleo et al. 2014). Otros factores promotores de disturbios puntuales que generan parches abiertos parecieran ser los remolinos de vientos que se generan durante fuertes tormentas (obs. Pers.). Asimismo, disturbios de mayor escala como son los incendios y las inundaciones son comunes en la región aunque ocurren con baja frecuencia en el área de estudio. Sin embargo, al ocurrir incendios prácticamente toda la vegetación es incinerada y la superficie en su mayoría se encuentra como suelo desnudo. El área de transición es ocasionalmente inundada durante intensas lluvias en la cuenca o importantes crecidas debido a sudestadas como las que ocurren por ejemplo durante sicigias.

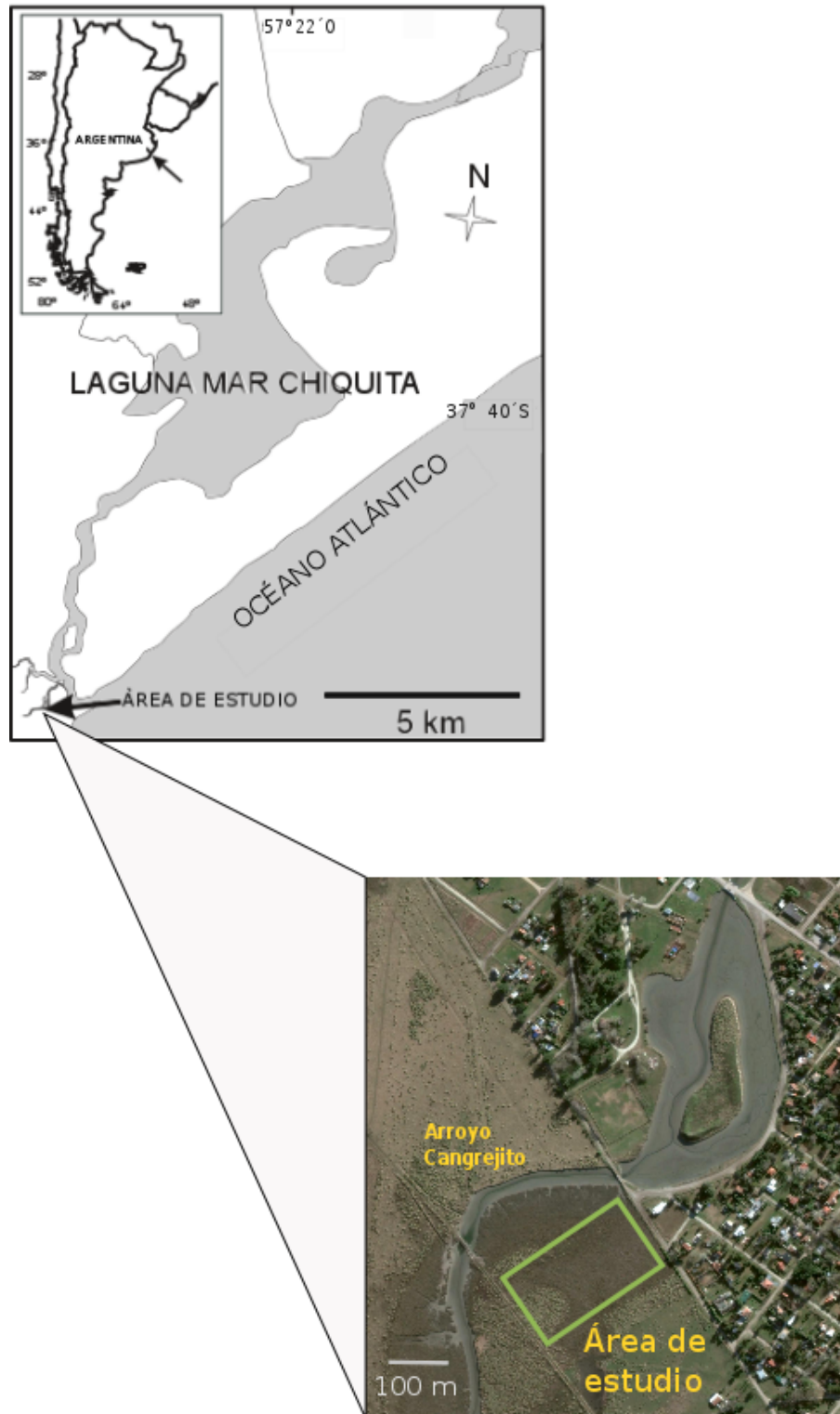


Fig. 1: Mapa de la laguna costera Mar Chiquita. En detalle, el área de estudio próxima al arroyo Cangrejito en la cual fueron realizados los muestreos y los experimentos de esta tesis desarrollada durante el período 2011 – 2015.

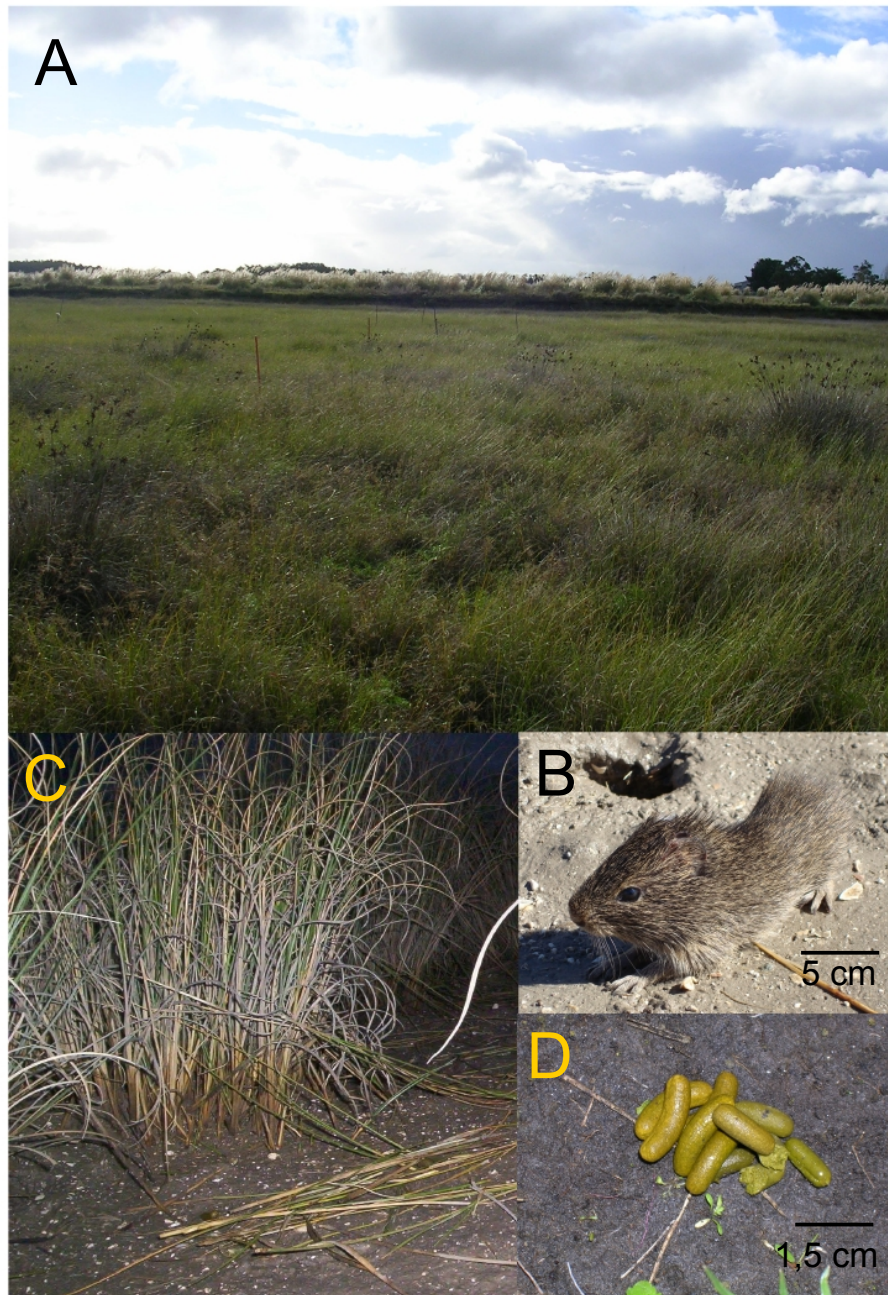


Fig. 2: (A) Paisaje del área de transición entre la marisma salada y el pastizal pampeano en el área de estudio, (B) Juvenil de *C. aperea* observado dentro de la marisma salada, (C) Plantas de *S. densiflora* consumidas por *C. aperea*, donde se observan los tallos cortados y que permanecen en el suelo como detritos, (D) Heces producidas y depositadas en el suelo por *C. aperea*.

CAPÍTULO I

EFECTO DE LA DEPOSICIÓN DE HECES DE *CAVIA* *APEREA* SOBRE LA DISPONIBILIDAD DE NUTRIENTES EN EL SUELO

INTRODUCCIÓN

Décadas atrás (ej. Wardle y Barker 1997, Bardgett y Wardle 2003, Wardle 2006), la comunidad científica ha reconocido que para entender cómo funcionan los ecosistemas terrestres es necesario desarrollar un enfoque integrador entre los sistemas aéreo y subterráneo, debido a que los productores primarios utilizan sus recursos (ej. luz, agua nutrientes) e interactúan con organismos presentes en ambos sistemas (ej. descomponedores, herbívoros, patógenos). Muchos de los procesos que ocurren en el suelo afectan a las plantas (ej. actividad microbiana, Wardle y Barker 1997, mineralización de nutrientes, Bardgett y Chan 1999) e incluso resultan fuertemente influenciados por la actividad de los herbívoros (Wardle et al. 2001, Bardgett y Wardle 2003, Wardle 2006).

Numerosas evidencias experimentales han demostrado cómo la disponibilidad de nutrientes en el suelo afecta el crecimiento de las plantas en sistemas terrestres (Bardgett y Chan 1999, Burke et al. 1997), generando cambios en la biomasa y en la productividad primaria (ej. nitrógeno en bosques, Bonan 1990; pastizales, Borer et al. 2014; marismas, van Wijnen y Bakker 1999). Sin embargo, más allá de los cambios en el crecimiento, la disponibilidad de nutrientes en el suelo puede mediar las relaciones entre las plantas (ej. competencia), provocar cambios en la abundancia y la composición de especies (Hillebrand et al. 2007, Alberti et al. 2011b) así como alterar la sucesión ecológica (van Weijnen y Bakker 1999). Por su parte, los herbívoros además de generar cambios en la estructura de la vegetación y la diversidad de especies, también son capaces de alterar los procesos biogeoquímicos que ocurren en el suelo, y afectar luego la disponibilidad de nutrientes (Bardgett et al. 1998, 1999). Recientemente se ha demostrado que, a través de mecanismos no tróficos como por ejemplo la compactación (Schrama et al. 2013a, 2013b) y la bioturbación

(Reichmann y Seabloom 2002), estos consumidores son capaces de modificar las propiedades físicoquímicas del suelo (ej. erodabilidad, infiltración del agua, disponibilidad de oxígeno) que a su vez directamente influyen sobre la mineralización y la disponibilidad de los nutrientes (Murphy et al. 1995, Olsen et al. 2011, Schrama et al. 2013a, 2013b) así como sobre el crecimiento de las plantas (Dadkhah y Gifford 1980, Cumming y Cumming 2003). Por otro lado, los procesos de mineralización de nutrientes también suelen estar afectados por los cambios en la cantidad y calidad de los materiales que se integran al suelo debido a la actividad de los herbívoros. Bargett y Wardle (2003) han propuesto tres mecanismos principales a través de los cuales los herbívoros son capaces de afectar las interacciones entre los productores primarios, los otros organismos y los procesos biogeoquímicos del suelo. Uno de estos mecanismos se inicia con la deposición de orina y heces por parte de los herbívoros, debido a que grandes cantidades de tejidos vegetales no digeridos con importantes cantidades de nutrientes no asimilados son aportados al sistema. De esta manera, las heces de los herbívoros pueden estimular la actividad microbiana y la mineralización de nutrientes (Bardgett et al. 1998, Hamilton III y Frank 2001) e incrementar considerablemente su disponibilidad en el suelo (Bazely y Jefferies 1985, van der Wal et al. 2004, Frost y Hunter 2007). Por ejemplo, en pastizales altamente productivos la deposición de orina y heces por parte de grandes herbívoros (ej. ungulados) se reconoce como el principal mecanismo promotor de la mineralización y la disponibilidad de nitrógeno (McNaughton et al. 1997, Frank y Groffman 1998). Resultados semejantes han sido reportados a partir de las heces de conejos en sistemas semiáridos (Willet et al. 2000) y de gansos en marismas subárticas, mostrando efectos positivos sobre la producción primaria del sistema (Bazely y Jefferies 1985, Ruess et al. 1989). Sin embargo, estos efectos indirectos suelen limitarse a pequeñas superficies del suelo (Augustine y Frank 2001) o disponerse de manera más homogénea (Bakker et al. 2003).

En marismas saladas el crecimiento de las plantas se encuentra principalmente controlado por la disponibilidad de nitrógeno (van Wijnen y Bakker 1999, Daleo et al. 2008) incluso en aquellas con elevado contenido de materia orgánica. Esto se debe a que las plantas de marismas deben afrontar un importante desequilibrio osmótico debido a la elevada salinidad y para ello, estas plantas sintetizan osmolitos compuestos principalmente de nitrógeno (Stewart y Lee 1974, Jefferies 1980). Secundariamente, el fósforo también puede limitar el desarrollo de los productores primarios, dado que en general los suelos de marismas presentan un pH elevado. Bajo estas condiciones, los fosfatos inorgánicos resultan poco solubles y son difícilmente asimilados por las plantas. En estos sistemas, los grandes herbívoros suelen modificar la disponibilidad de nutrientes (ej. nitrógeno) dado que a través de la compactación del suelo se modifican sus propiedades físico-químicas que afectan la mineralización de los nutrientes (Olsen et al. 2011, Schrama et al. 2013a, 2013b). Asimismo, los herbívoros mamíferos de medianos son capaces de modificar la disponibilidad de nitrógeno en el suelo, dado que suelen reducir la acumulación de detritos vegetales (van Wijnen et al. 1999) o bien a través de sus heces, incrementar la disponibilidad de nutrientes en el suelo y en consecuencia el crecimiento de las plantas (Bazely y Jefferies 1985, Ruess et al. 1989). Sin embargo poco se conoce acerca de los posibles efectos no tróficos de pequeños mamíferos.

Las marismas del Atlántico Sur Occidental, son habitadas principalmente por pequeños herbívoros como el cangrejo cavador *Neohelice granulata* y el cuis *Cavia aperea*, el principal herbívoro mamífero de estas marismas (Malizia et al. 2001, Canepuccia et al. 2010b, Alberti et al. 2011b). Ambos consumidores cumplen roles preponderantes en distintas partes del sistema (Alberti et al. 2008). La herbivoría por parte de *N. granulata* es un fenómeno muy común en estas marismas, y su intensidad varía tanto espacial como temporalmente e incluso a diferentes escalas (local, regional). Su actividad como herbívoro se

concentra en los niveles bajo y medio de la marisma, y la misma se intensifica durante las inundaciones. Asimismo *N. granulata* a través de su actividad bioturbadora, es capaz de acumular detritos vegetales y excreciones en el fondo de sus cuevas. En consecuencia, la concentración de nutrientes (amonio, el nitrato y sulfato) en el agua freática así como su oxigenación se ven incrementadas (Fanjul et al. 2008). Presumiblemente los nutrientes concentrados en las cuevas de cangrejo y movilizados por el agua pueden ser utilizados por las plantas, o bien durante la degradación de materia orgánica en condiciones anóxicas (Fanjul et al. 2008). En conjunto con la bioturbación, la herbivoría ejerce un fuerte control sobre el éxito de la reproducción sexual de las plantas pioneras (Alberti et al 2010).

Asimismo, al interactuar fuertemente con la disponibilidad de nutrientes (Alberti et al. 2011), la herbivoría de este cangrejo modula la productividad de las plantas, afectando la capacidad de expansión de la marisma sobre la planicie de marea (Alberti et al. 2007). En cambio, si bien la actividad de *C. aperea* se concentra en los niveles medio y alto de la marisma, poco se sabe acerca de cómo este herbívoro, a través de mecanismos no tróficos como por ejemplo la deposición de sus heces, afecta la disponibilidad de nutrientes en el suelo de marismas. Por otro lado, la actividad trófica de *C. aperea* depende principalmente del riesgo de predación (Cassini y Galante 1992), por lo que la estructura de la vegetación podría afectar el modo con el que este herbívoro utiliza el ambiente. En este marco, el presente capítulo tiene como objetivos describir el área ocupada por cada micro hábitat y los aspectos físico-químicos relacionados, conocer la dinámica espacial y temporal de la deposición de heces de *C. aperea* y finalmente evaluar si las heces de *C. aperea* modifican la disponibilidad de nutrientes en el suelo. De esta manera las hipótesis que evalué fueron: 1) “La deposición de heces por parte de *C. aperea* varía en el tiempo y el espacio” y 2) “Las heces de *C. aperea* incrementan los contenidos de nutrientes en el suelo”.

MATERIALES Y MÉTODOS

Aspectos físico-químicos del suelo en los distintos tipos de micro hábitats.

En principio, se estimó el área ocupada por cada uno de los tres micro hábitats definidos en el área de estudio (matriz dominante, parche abierto y corredor). Para ello, durante el verano de 2016 y a partir de un muestreo aleatorio, se determinó el porcentaje de cobertura de cada micro hábitat por unidad muestral (1 m², n= 200). Luego se determinó el contenido de amonio, nitrato, fosfato, agua y materia orgánica en el suelo así como su densidad aparente dentro de los tres micro hábitats. Las especies geoquímicas consideradas fueron amonio (NH₄⁺) y nitrato (NO₃⁻) como formas de nitrógeno inorgánico, y fosfato (PO₄³⁻) como forma de fósforo inorgánico. Para ello, en cada micro hábitat se tomaron muestras de suelo (n = 10) utilizando tubos de pvc (radio 5.5 cm) de 10 cm de profundidad debido a que es la zona del suelo principalmente utilizada por las raíces. Las muestras de suelo fueron conservadas en frío hasta su procesamiento en laboratorio. Allí, el contenido de agua se determinó gravimétricamente luego de secar las muestras en estufa (60°) hasta peso constante. Para determinar el contenido de materia orgánica, las muestras de suelo seco fueron además incineradas en mufla (500° C) durante 6 horas.. Para determinar el contenido de nutrientes en el suelo, las muestras fueron tamizadas (4 mm) y homogeneizadas, retirándose todas las raíces y detritos vegetales presentes. Luego, a partir de muestras de suelo de cada micro hábitat (n = 10) se tomaron aproximadamente 3 gramos (peso húmedo) y se diluyeron con 15 ml de solución KCL (1M). Los análisis químicos, para determinar las concentraciones de nutrientes en el suelo fueron realizados siguiendo los protocolos sugeridos por Solorzano 1969 (amonio), García-Robledo et al. 2014 (nitrato) y Strickland y Parsons 1977 (fosfato). Los contenidos de amonio, nitrato y fosfato fueron expresados como micromoles de nutriente por

gramo de suelo seco. La densidad aparente del suelo (g cm^{-3}) fue calculada gravimétricamente, a partir de 6 muestras de suelo extraídas de cada micro hábitat, y utilizando tubos de pvc de mayor volumen (radio 7 cm, profundidad 15 cm). Finalmente, durante los meses de mayor productividad primaria (noviembre a diciembre) utilizando un sensor de radiación fotosintéticamente activa (FA, Cavadevices BAR-RAD USB) se determinó por única vez la disponibilidad de luz, es decir la radiación no interceptada por las plantas, dentro de los tres micro hábitats definidos.

Dinámica espacial y temporal de la deposición de heces por parte de *C. aperea*

Dado que la actividad de *C. aperea* se encuentra afectada por el riesgo de predación (Cassini 1995), el uso de hábitat por parte de este pequeño herbívoro podría cambiar entre áreas con distinta estructura de la vegetación (ej. altura y cobertura). Además, observaciones de campo preliminares sugieren que la deposición de heces por parte de este herbívoro cambiaría a lo largo de las estaciones climáticas. Por lo tanto, para evaluar si la deposición de heces por parte de *C. aperea* varía entre áreas con y sin *S. densiflora*, durante el otoño, el invierno, la primavera y el verano de 2011 se realizaron muestreos aleatorios en los cuales, se cuantificó el número de heces depositados por unidad de área (0.25 m^2). Para ello, 24 horas antes en cada unidad todas las heces presentes fueron removidas en áreas con y sin la especie vegetal dominante. Asimismo, para evaluar la dinámica interanual de la deposición de heces de cuis durante los años 2012, 2013 y 2014, periódicamente se cuantificó y removió el número de heces depositadas dentro de unidades muestrales (1 m^2 , $n = 10$). Finalmente, se calculó la tasa de deposición de heces como el número de heces dividido la cantidad de días transcurridos desde el muestreo anterior.

Efecto de las heces de *C. aperea* sobre el contenido de nutrientes en el suelo

Observaciones preliminares, sugieren que la meteorización de las heces de cuis y su integración al suelo varían con las condiciones micro ambientales (ej. humedad del suelo, viento), dado que durante el otoño y el invierno resulta común observar numerosas heces de cuis aplastadas y desintegradas ocupando una mayor superficie de contacto con el suelo (obs. pers). Aparentemente, el tránsito por parte de *C. aperea* (ver capítulo IV) promovería la desintegración de las heces y su integración al suelo bajo estas condiciones. Contrariamente, durante los meses de verano las heces se secan rápidamente y se endurecen, por lo que mantienen su integridad durante varios meses (obs. pers.). Por lo tanto, los potenciales efectos de las heces de cuis sobre la disponibilidad de nutrientes en el suelo podrían cambiar a lo largo de las diferentes estaciones climáticas. Para evaluar el efecto de las heces de *C. aperea* en la disponibilidad de nutrientes en el suelo se realizaron dos experimentos independientes, uno durante el verano y el otro durante el otoño. El primero de los experimentos fue iniciado en diciembre de 2014 y consistió en la creación de unidades experimentales ($n = 40$) de suelo desnudo dentro de los parches abiertos. Cada unidad experimental consistió en dos parcelas de 12 cm x 12 cm separadas entre sí 30 cm. A una de las parcelas se le adicionó heces desintegradas, mientras que a la otra no. Las cantidades de heces frescas colocadas al inicio de ambos experimentos se correspondieron con la deposición natural observada en el área de estudio (15 unidades \approx 11 g de peso húmedo). A partir de la totalidad colectada en cada ocasión, una fracción fue utilizada para conocer el contenido de nutrientes al inicio de ambos experimentos. Para la determinación del contenido de nutrientes en las heces de *C. aperea*, las mismas fueron trituradas y homogeneizadas. El contenido de nutrientes en las heces de cuis, se expresó como micromoles de nutrientes por gramo de hez fresca. Luego, a diferentes intervalos de tiempo (8, 36, 70 y 131 días) de ambos tratamientos (con y sin heces) se

tomaron muestras del suelo (64 cm² x 3 cm de profundidad), recolectando además, en los casos correspondientes, las heces colocadas al inicio del experimento. A partir de las muestras de suelo y de las heces recolectadas, se determinó el contenido de los nutrientes amonio, nitrato y fosfato, según se detalló anteriormente. El segundo experimento tuvo comienzo durante Mayo de 2015 (otoño) y consistió en la creación unidades experimentales de suelo desnudo (n = 30) asignadas aleatoriamente a los siguientes tratamientos (n = 10): suelo sin heces de cuis (controles), suelo con heces íntegras y suelo con heces desintegradas. Luego de 15 días, a partir de cada unidad experimental se tomó una muestra del suelo (64 cm², profundidad 5 cm) y se recolectaron las heces íntegras colocadas al inicio del experimento. A partir de las muestras de suelo y de las heces recolectadas se determinó el contenido de nutrientes (amonio, nitrato y fosfato) según de detalló anteriormente. Los análisis de nitrato en el suelo se realizaron con menor número de réplicas (n = 9) debido a errores metodológicos (ej. derrame de la muestra, contaminación).

Análisis estadísticos

Las hipótesis nulas de no diferencias en el contenido de amonio (raíz cuadrada), fosfato (log), nitrato (raíz cuadrada), materia orgánica y agua en el suelo, así como su densidad aparente y la disponibilidad de luz fotosintéticamente activa (arco seno) entre los micro hábitats, fueron evaluadas por medio de ANOVAs (Zar 1999). En todos los casos las transformaciones utilizadas fueron las mejores para cumplir los supuestos. Tests de Tukey se utilizaron para los contrastes *a posteriori*. Para evaluar los efectos de la estación climática y de la presencia de *S. densiflora* sobre la deposición de heces por parte de *C. aperea*, se

utilizaron modelos lineales generalizados (GLM) siguiendo distribuciones del tipo Poisson, dado que el número de heces no es una variable continua (Zuur et al. 2009). Asimismo para evaluar los efectos de los años y de la estación climática, sobre la tasa de deposición de heces de cuis (\log_{10}), se utilizaron modelos mixtos lineales (Legendre y Legendre 2012). Para ello se definió la variable “estación climática - año” como factor fijo y al número de parcela como factor aleatorio, finalmente también se estructuró la varianza (Zuur et al. 2009). La selección del modelo final y la evaluación de los supuestos se hicieron siguiendo a Zuur (2009).

Los efectos de las heces de *C. aperea* así como del tiempo (días) sobre los contenidos de nutrientes (amonio, nitrato y fosfato) en el suelo durante el verano, fueron evaluadas por medio de modelos mixtos lineales incorporando como factor aleatorio al número de parcela (Legendre y Legendre 2012, Zuur et al. 2009). El efecto del tiempo (días) sobre el contenido de nutrientes (amonio, nitrato y fosfato transformados según raíz cuadrada) en las heces de cuis durante el mismo experimento, fué evaluado por medio de análisis de ANOVAs (Zar 1999). En el experimento de otoño, las diferencias entre tratamientos en cuanto al contenido de amonio, nitrato y fosfato (raíz cuadrada) en el suelo, fueron evaluadas por medio de ANOVAs (Zar 1999) y las diferencias en el contenido de nutrientes (todos transformados según raíz cuadrada) entre las heces colectadas al inicio y al final del experimento fueron evaluadas por medio de tests de Student (Zar 1999). Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa estadístico R (R Development Core Team 2005, R version 3.2.2, 2015).

RESULTADOS

Aspectos físico-químicos del suelo en los distintos micro hábitats

Los distintos micro hábitats ocuparon diferentes superficies en el área de estudio ($F_{2,297} = 154,1, p < 0,001$) dado que la matriz de *S. densiflora* ocupó en promedio el 60% del área, tres veces mayor que los representado por cada uno de los otros micro hábitats. El contenido de agua en el suelo ($F_{2,15} = 16.95, p < 0.001$) resultó un 25% mayor dentro de la matriz de *S. densiflora* con respecto a los parches abiertos e intermedio en los corredores (Fig I. 1A). En cambio, la densidad aparente del suelo, ($F_{2,15} = 2.79, p = 0.15$), el contenido de amonio ($F_{2,27} = 2.17, p = 0.13$), fósforo ($F_{2,27} = 0.07, p = 0.06$) así como el porcentaje de materia orgánica ($F_{2,15} = 1.34, p = 0.09$) en el suelo no se diferenciaron entre los distintos micro hábitats. Sin embargo el contenido de nitrato en los parches abiertos resultó prácticamente el doble que dentro de los corredores y la matriz de *S. densiflora* (Fig I. 1B, $F_{2,15} = 5,19, p < 0,001$). Finalmente, el porcentaje de la radiación FA disponible dentro de la matriz de *S. densiflora* resultó diez veces menor que aquel disponible en los micro hábitats donde *S. densiflora* es escasa ($F_{2,27} = 64,06, p < 0.001$, Fig I. 1C).

Dinámica espacial y temporal de la deposición de heces de *C. aperea*

Durante 2011, la cantidad de heces depositadas por *C. aperea* fue afectada por la interacción entre los factores: tipo de micro hábitat y estación climática ($X^2_3 = 45.32, p < 0.05$). La mayor cantidad de heces depositadas por día se observó en ausencia de *S. densiflora* durante los meses de invierno de 2011, y lo contrario ocurrió dentro de la matriz dominante durante el verano (Fig. I. 2). Asimismo, la cantidad de heces depositadas durante el período 2012 – 2014 cambió entre las distintas estaciones climáticas ($F_{11} = 243.51, p < 0.001$, Fig. I. 3). Durante el otoño de 2012 y el invierno de 2013, *C. aperea* depositó la mayor cantidad de heces, alcanzando valores de 25 y 43 heces $\cdot \text{día}^{-1} \cdot \text{m}^2$ respectivamente. Contrariamente, el número observado de heces depositadas por el cuis durante todo el año 2014 fue muy escaso (Fig. I. 3).

Efecto de las heces de *C. aperea* sobre el contenido de nutrientes en el suelo

En general, el contenido de nutrientes en las heces de *C. aperea* cambió con el transcurso del tiempo. El contenido de amonio ($F_{3,28} = 24, p < 0.001$, Fig. I. 4A) y de fosfato ($F_{3,28} = 14.47, p < 0.001$, Fig. I. 4C) en las heces colocadas al inicio del experimento de verano, cambió con el transcurso de los días, aunque no para el nitrato ($F_{3,28} = 1.22, p > 0.05$, Fig. I. 4B). El contenido de amonio se incrementó hasta alcanzar su valor máximo a los 36 días, luego disminuyó (Fig. I. 4A). El contenido de fosfato en las heces disminuyó con el transcurso de los días (Fig. I. 4C). Por otro lado, el contenido de amonio en el suelo también cambió con el tiempo ($F_{3,36} = 20.34, p < 0.001$, Fig. I. 4A) y particularmente el contenido de nitrato estuvo afectado por la interacción entre el tiempo y la presencia de las heces ($F_{3,36} =$

3.90, $p < 0.05$, Fig. I. 4B). Contrariamente el contenido de fósforo en el suelo, no cambió con el tiempo ni en presencia de heces (en ambos casos $p > 0.05$, Fig. I. 4C).

Durante el otoño también se observaron diferencias en el contenido de nutrientes, entre las heces colocadas al inicio del experimento (heces frescas) y aquellas recolectadas luego de 15 días (heces viejas) (amonio: $t_{18} = 4.09$, $p < 0.001$; nitrato: $t_{18} = 2.84$, $p < 0.05$; fósforo: $t_{18} = 6.79$, $p < 0.001$, Fig. I. 5A). Por otro lado, las heces desintegradas colocadas al inicio del experimento, incrementaron más de 4 veces el contenido de fósforo en el suelo ($F_{2, 26} = 7.56$, $p < 0.005$, Fig. I. 5B). Sorpresivamente los dos tratamientos con heces (desintegradas y enteras) disminuyeron el contenido nitrato en el suelo ($F_{2, 24} = 7.48$, $p < 0.005$) respecto de los controles. Finalmente, no se observaron efectos de las heces sobre el contenido de amonio en el suelo ($F_{2, 26} = 0.23$, $p > 0.05$, Fig. I. 5B).

DISCUSIÓN

La matriz dominada por *S. densiflora* se diferenció de los otros dos micro hábitats definidos para el área de estudio, dado que dentro de este micro hábitat, la radiación (FA) disponible resultó considerablemente menor (Fig. I. 1C) y también se observó un mayor contenido de agua en el suelo (Fig. I. 1A). Asimismo, el contenido de nitrato en el suelo de los parches abiertos, resultó cerca de tres veces superior al del suelo de los corredores y la matriz dominante (Fig. I. 1B). Durante el otoño, el invierno y el verano de 2011, *C. aperea* depositó mayor cantidad de heces en los parches con escasa o nula cobertura de *S. densiflora* (Fig. I. 2). Sin embargo, esta diferencia se perdió durante la primavera de 2011, cuando la deposición de heces en ambos micro hábitats fue escasa. Además de esta variabilidad espacial, la deposición de heces también cambió a través de las estaciones climáticas de 2011,

observándose la mayor deposición de heces durante los meses del invierno y el otoño (Fig. I. 2). No obstante, la tasa de deposición de heces también cambió a través de los años 2012, 2013 y 2014. En coincidencia con el resultado anterior, durante este período la mayor cantidad de heces fue observada durante el otoño de 2012 y el invierno de 2013. La menor cantidad de heces se observó durante la primavera de 2012, 2013 y todo el año 2014 (Fig. I. 3). Finalmente, las heces frescas de *C. aperea* analizadas presentaron contenidos de amonio y fósforo mayores a los del suelo, que luego cambiaron con el tiempo (Fig. I. 4, Fig. I. 5A). Durante el experimento de verano, el contenido de los nutrientes en el suelo también cambió con el transcurso de los días (Fig. I. 4A y B). Las heces de *C. aperea* también afectaron el contenido de nutrientes en el suelo, dado que el contenido de nitrato resultó afectado por la interacción de los factores: tiempo y heces de cuis (Fig. I. 4B). Incluso durante el otoño, las heces de cuis incrementaron cuatro veces el contenido de fósforo en el suelo, pero redujeron el de nitrato (Fig. I. 5B). En síntesis, a partir del presente capítulo se pudo observar una gran variabilidad espacial y temporal (intra e interanual) de la deposición de heces por parte de *C. aperea*, así como importantes contenidos de nutrientes en sus heces que incrementaron únicamente el contenido de fósforo en el suelo.

La heterogeneidad espacial, definida por la estructura de las plantas es un importante atributo de las comunidades vegetales terrestres. Los patrones de distribución espacial de la vegetación suelen controlar las condiciones físico-químicas del ambiente a microescala (Watt 1947). Estos efectos además suelen presentar importantes implicancias sobre ciertos procesos que ocurren en el suelo, como por ejemplo el ciclo y la disponibilidad de los nutrientes (Turner 1989) así como sobre el uso del micro ambiente que realizan los otros organismos. Pese a que no se observaron diferencias en cuanto al contenido de materia orgánica y la densidad aparente del suelo entre los distintos tipos de micro hábitats (matriz, corredor y parche abierto, pero ver capítulo IV), el contenido de nitrato en el suelo resultó mayor en los

parches abiertos. Este resultado permite pensar que *S. densiflora* podría consumir importantes cantidades de nitrato, por lo que en su ausencia se observa mayor contenido de este nutriente en el suelo. De otra manera aunque no excluyente, las posibles diferencias en cuanto a la temperatura del suelo en los distintos micro hábitats podrían también explicar las diferencias observadas. Dado que, los suelos con escasa cobertura vegetal en general poseen temperaturas más elevadas (Grant et al. 1990), se promueve la ruptura de los agregados del suelo exponiendo un mayor contenido de materia orgánica para su mineralización. En consecuencia, la descomposición de la materia orgánica y la tasa de mineralización del nitrógeno suelen resultar incrementadas (Lupwayi et al. 2007, Oorts et al. 2006). Asimismo, la disponibilidad luz (radiación FA) resultó inferior dentro de la matriz de *S. densiflora* (Fig. I. 1C) y el contenido de agua en el suelo resultó mayor con respecto a los corredores y los parches abiertos (Fig. I. 1A). Estos resultados en conjunto, sugieren que *S. densiflora* regula fuertemente las condiciones físicas y químicas del ambiente al mediar la disponibilidad de dos recursos (radiación FA y humedad del suelo) imprescindibles para el establecimiento, crecimiento, reproducción y supervivencia de las plantas. Estudios previos demuestran claramente que la disponibilidad de luz es el principal factor que determina el establecimiento de plantas en pastizales donde el agua no es el recurso limitante (Tilman 1993, Hofmann y Isselstein 2004). Luego, al mediar la disponibilidad de luz, las especies vegetales dominantes suelen controlar además las interacciones entre las plantas (balance competencia-facilitación), mantener la productividad primaria (Smith y Knapp 2003) e incluso resistir la invasión de especies exóticas (Smith y Knapp 2001, Emery y Gross 2007, Hillebrand et al. 2008).

La variabilidad estructural de la comunidad vegetal presente en el área de estudio también se relacionó con la deposición de heces y el uso de hábitat por parte de *C. aperea*. Los resultados arrojados por los muestreos realizados durante los cuatro años muestran que el cuis depositó mayor cantidad de heces en sitios sin *S. densiflora* y que, además de variar

especialmente, la deposición de heces también cambia entre las diferentes estaciones climáticas del año (Fig. I. 2) e incluso entre años (Fig. I. 3). *C. aperea* permanece la mayor parte del tiempo dentro de sitios con elevada altura y cobertura de la vegetación (Rood 1972, Cassini y Galante 1992, Bonaventura et al. 2003), con lo cual la mayor tasa de deposición de heces observada dentro de los parches de alimentación (parches abiertos, Fig. I. 2) podría deberse a la mínima movilidad del herbívoro mientras se alimenta debido al riesgo a la predación y con lo cual acumularía una mayor cantidad de heces. Durante el otoño de 2012 y el invierno de 2013 se cuantificó el máximo número de heces por día. Contrariamente durante todo el año 2014 la cantidad de heces resultó extremadamente baja o nula (Fig I. 3), sugiriendo una muy baja abundancia de cuises en el sistema (Putman 1984, Cassini y Galante 1992). De esta manera, *C. aperea* depositó el máximo número de heces durante los meses de menor productividad primaria del sistema (otoño e invierno). Los resultados del presente trabajo coinciden con estudios realizados en otros sistemas de la región como por ejemplo pastizales, agrosistemas o bordes de rutas, en los cuales la deposición de heces y el uso de hábitat por parte de *C. aperea* se relaciona negativamente con la altura de la vegetación, especialmente durante los meses de invierno cuando la producción primaria es baja (Cassini y Galante 1992) y además varía con las condiciones climáticas (Rood 1972, Galante y Cassini 1994). Cassini (1995) sugiere que los picos estacionales de la abundancia de *C. aperea* son precedidos por veranos lluviosos durante los cuales las elevadas temperaturas en conjunto con abundantes precipitaciones incrementan la productividad primaria del sistema. De esta manera, una mayor oferta de recursos tróficos le permitiría a *C. aperea* incrementar la tasa de natalidad y la abundancia de individuos durante las estaciones siguientes (otoño e invierno). Al conocer los resultados del presente capítulo, surge el interrogante: ¿Porqué durante 2014 la deposición de heces de cuises disminuyó extremadamente?

En principio, las precipitaciones durante el verano de 2014 no explicarían los cambios observados en la deposición de heces durante el resto del año, dado que las precipitaciones acumuladas durante esos meses se encontraron próximos a los valores medios de los años previos (2011, 2012 y 2013). Para responder a esta cuestión me remití nuevamente a la literatura la cual sugiere que si bien *C. aperea* habitualmente mantiene a lo largo de su vida los parches que utiliza, también es capaz de abandonarlo cuando por medio de su actividad (herbivoría, construcción de corredores) causa severos daños sobre la estructura de la vegetación (Bilenca et al. 1995). Otra posible explicación es que la predación sobre *C. aperea* durante los años previos (2012 y 2013) haya reducido notablemente su abundancia. Esto tendría lugar debido a que otras especies del género suelen estar fuertemente controladas por sus predadores (Kraus y Rödel 2004) y a que en el área de estudio se han observado numerosos restos presa de *C. aperea* así como perros domésticos (*Canis familiaris*) y gavilanes (*Circus buffoni*, *C. cinereus*) cazando. Por otro lado, en marismas de agua dulce se han obtenido resultados opuestos a los observados en el presente estudio. Bonaventura et al. (2003) han reportado que *C. aperea* prefiere micro hábitats con elevada cobertura de *S. densiflora* y además que, la abundancia de cuises dentro de un mismo tipo de micro hábitat no varía a lo largo de las estaciones climáticas. Sin embargo, estos resultados no se contraponen con los obtenidos en el presente trabajo, dado que estos autores utilizaron métodos directos para estimar la abundancia de cuises (captura-marcado-recaptura) y no indirectamente por medio de la cuantificación de las heces. Nuevamente la estructura de la vegetación y en particular la presencia de *S. densiflora* muestran importantes implicancias ecológicas sobre la comunidad debido a que afecta directamente el uso del hábitat y la deposición de heces de su principal herbívoro.

Los análisis realizados durante el presente estudio muestran que el contenido de nutrientes en el suelo es claramente menor que dentro de las heces frescas de *C. aperea*, los

cuales cambian con el transcurso del tiempo una vez que las heces son depositadas en el suelo (Fig. I. 4, Fig. I. 5A). Particularmente el contenido de fósforo en las heces de cuis resultó aproximadamente cien veces superior al del suelo (Fig. I. 4C) y en consecuencia, durante el otoño las heces frescas desintegradas incrementan notablemente el contenido de fosfato en el suelo (Fig. I. 4C, Fig. I. 5B). En particular este resultado es importante dado que el fósforo puede significar un recurso limitante para el crecimiento de las plantas de marismas durante las primeras etapas de la sucesión ecológica (van Wijnen y Bakker 1999). Contrariamente a los efectos observados por parte de otros mamíferos herbívoros a través de sus heces (Bazely y Jefferies 1985, Willot et al. 2000), las heces de cuis redujeron a la mitad el contenido de nitrato en el suelo dentro de los parches abiertos (Fig. I. 5B). Esta disminución podría deberse a una mayor tasa de denitrificación *in situ* promovida por las heces del herbívoro dado que en otros sistemas, se ha reportado que la actividad de los herbívoros suele incrementar la actividad de los microorganismos denitrificantes debido a una mayor disponibilidad de materia orgánica lábil (Frank y Groffman 1998, Tracy y Frank 1998). Por otro lado, el contenido de amonio en el suelo no resultó afectado por las heces de *C. aperea* (Fig. I. 4A, Fig. I. 5B). Al comparar las heces de cuis con la de otros herbívoros, estas muestran contenidos de nutrientes mucho más bajos (Williams y Haynes 1995, Willot et al. 2000, McDowell y Stewart 2005, Guernsey et al. 2015). No obstante durante todo el período del estudio, *C. aperea* aportó importantes cantidades de nutrientes al sistema si por ejemplo se las compara con las concentraciones observadas en el suelo (Tabla I.1).

En resumen el presente capítulo muestra cómo *S. densiflora* desempeña un rol importante en el área de estudio debido a que esta especie vegetal dominante define las condiciones físicas y químicas del ambiente a micro escala así como también muestra implicancias sobre el uso del ambiente por parte de *C. aperea*. Asimismo este trabajo se suma al amplio cuerpo de evidencias que muestra cómo los herbívoros, además de consumir las

plantas, también son capaces de ejercer otros efectos no tróficos en los sistemas naturales; dado que la deposición de heces por parte de *C. aperea* y su posterior meteorización, representa un mecanismo eficiente que incrementa la disponibilidad de nutrientes en el sistema, incrementando particularmente la disponibilidad de fósforo en el suelo. Como conclusión, se destaca la importancia de considerar el contexto ambiental durante el estudio de patrones y procesos ecológicos, así como los potenciales efectos no tróficos por parte de los herbívoros. Por ello, los próximos capítulos de esta tesis han sido definidos considerando la presencia *S. densiflora*, la cual define la estructura del hábitat, así como la deposición de heces por parte de *C. aperea* como mecanismo capaz de afectar la disponibilidad de nutrientes, el crecimiento y la abundancia de las plantas y la composición de los ensambles de especies vegetales.

TABLAS

Tabla I. 1. Estimación del aporte de nitrógeno inorgánico (amonio y nitrato) y fósforo inorgánico (fosfato) al sistema, por parte de *C. aperea* a través de sus heces en el área de estudio durante el período 2011 – 2014. Valores promedios calculados a partir de muestras compuestas de heces frescas (n= 15) y muestras de suelo colectadas dentro de parches abiertos del área de estudio.

Aporte anual de nutrientes por heces (g. m ⁻²)	Aporte diario de nutrientes por heces (ug. m ⁻²)		Amonio en heces (umol/g heces)	Amonio en suelo (umol/g suelo)	Fosfato en heces (umol/g heces)	Fosfato en suelo (umol/g suelo)
	N	P	N	P		
<i>2011</i>	0.063	0.133	-	-	-	-
<i>2012</i>	0.041	0.063	17.189	38.827	-	-
<i>2013</i>	0.054	0.097	21.782	35.496	-	-
<i>2014</i>	0	0	0.36	1.35	-	-
<i>Total</i>	0.159	0.294			0.8	0.5
					0.63	0.01

FIGURAS

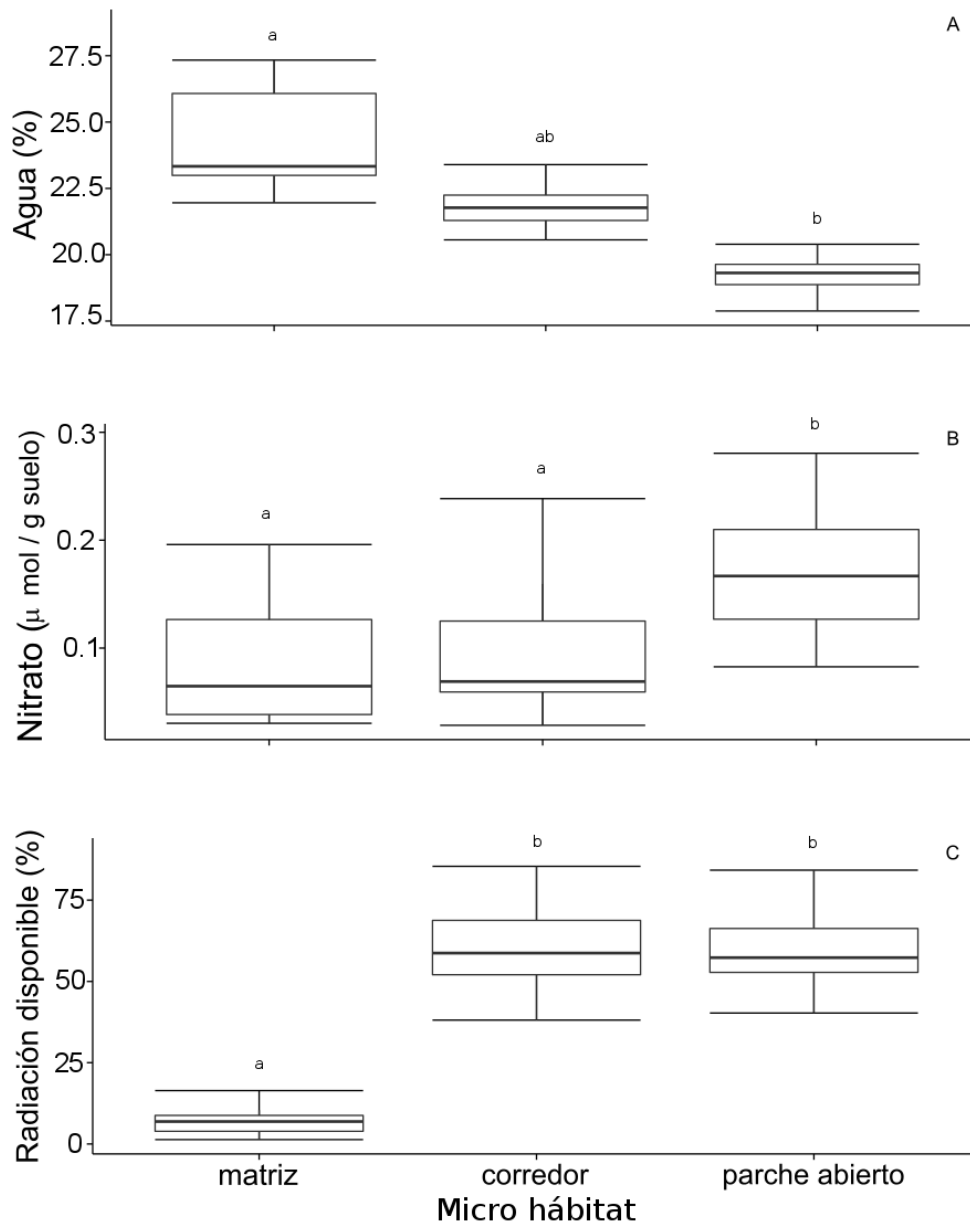


Fig. I. 1: (A) Contenido de agua y (B) de nitrato en el suelo y C) radiación FA disponible a nivel del suelo en los tres tipos de micro hábitats definidos dentro el área de estudio. De aquí en adelante, los límites de las cajas representan los percentiles del 25 y 75, las líneas verticales representan los valores mínimos y máximos y las líneas horizontales que se encuentran en el interior de las cajas representan la mediana. Las distintas letras en minúscula representan diferencias significativas

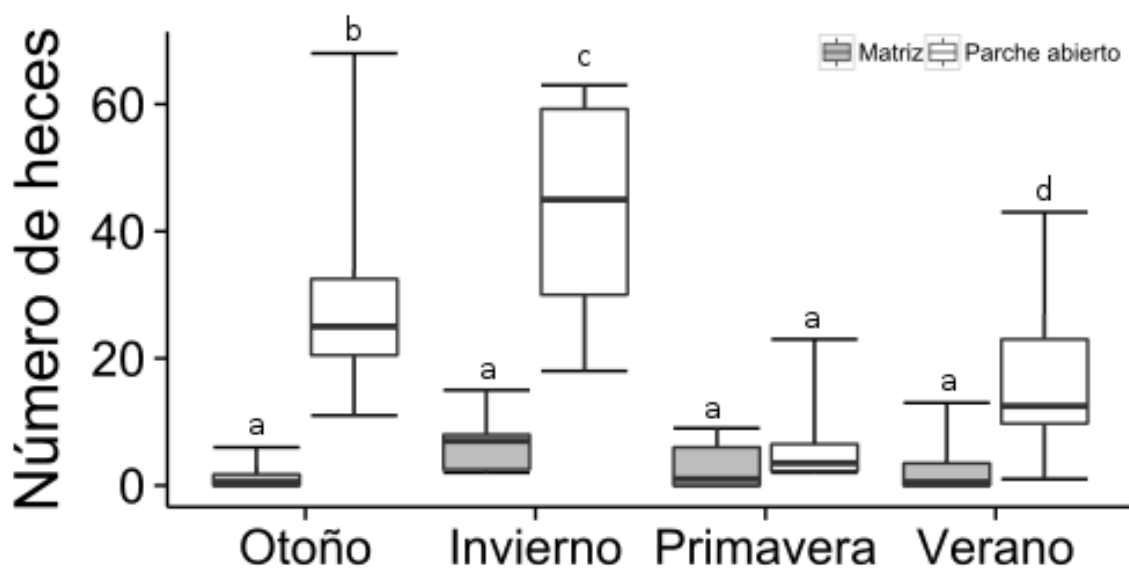


Fig I. 2: Variación de la deposición de heces por parte de *C. aperea* a lo largo de las estaciones climáticas de 2011 y en áreas de 0.25 cm² con y sin presencia de la especie vegetal dominante *S. densiflora*.

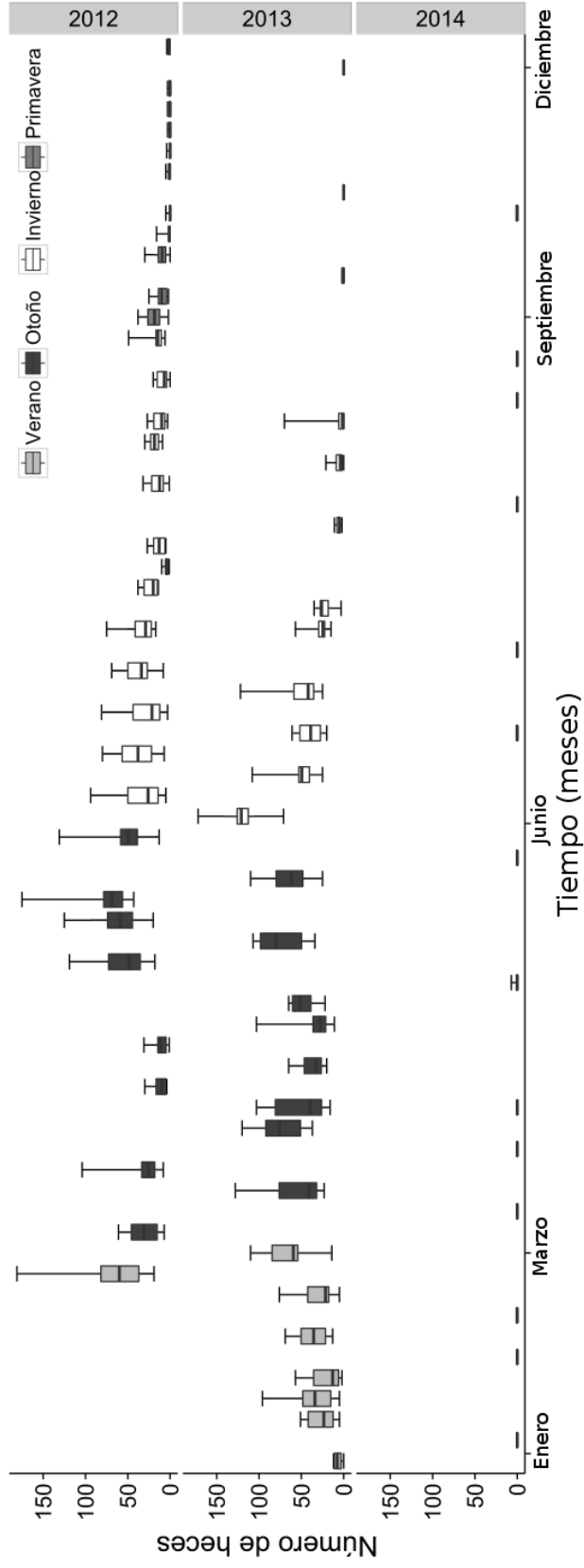


Fig. I.3: Variación de la deposición de heces de *C. aperea* durante las estaciones climáticas y los años 2012, 2013 y 2014, en parches de 0.25 cm² y sin *S. densiflora*.

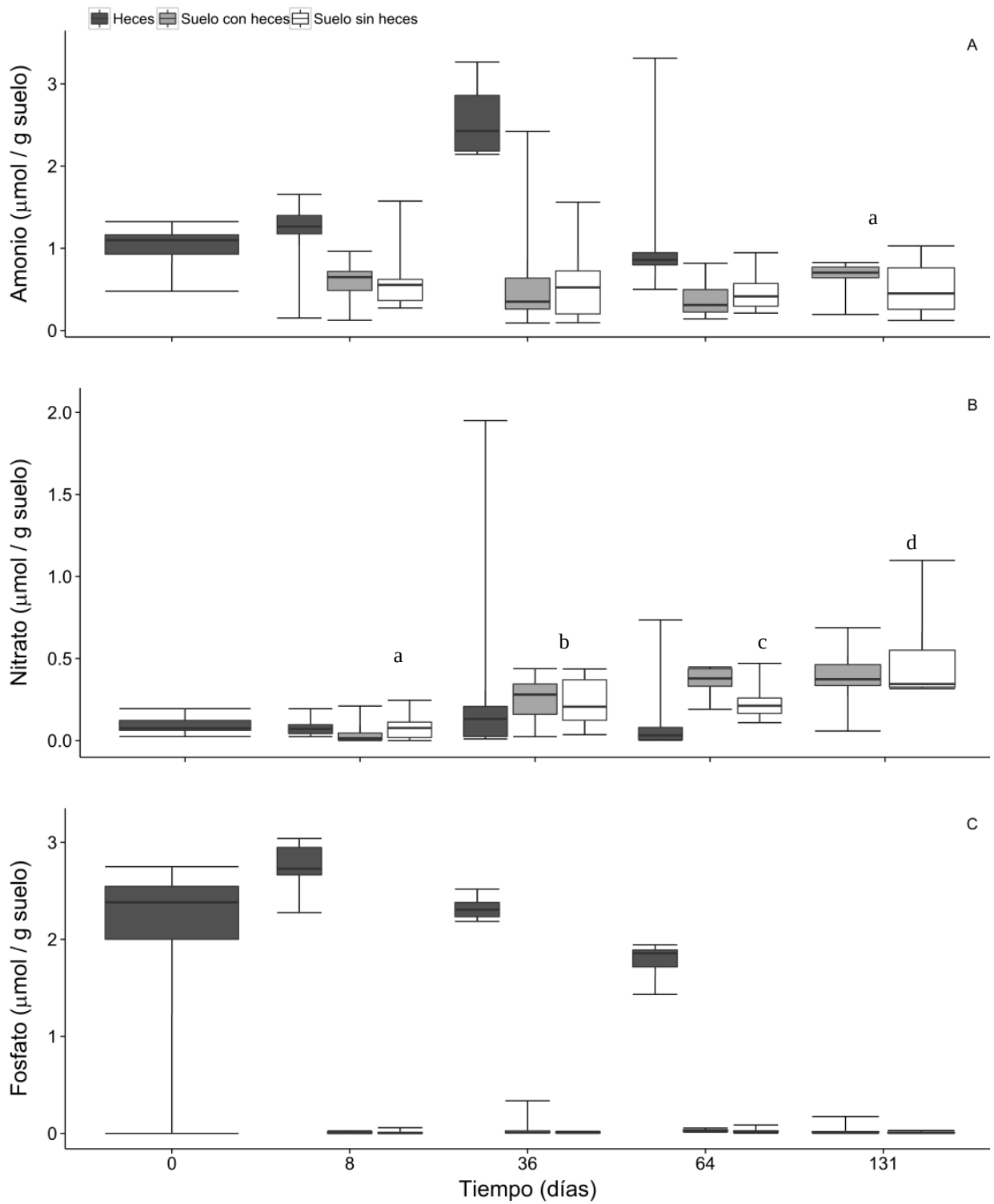


Fig. I. 4: Variación del contenido de amonio (A), nitrato (B) y fosfato (C) en suelo con y sin heces de *C. aperea*, así como dentro de las heces, a lo largo de los días durante los cuales se desarrolló el experimento de verano.

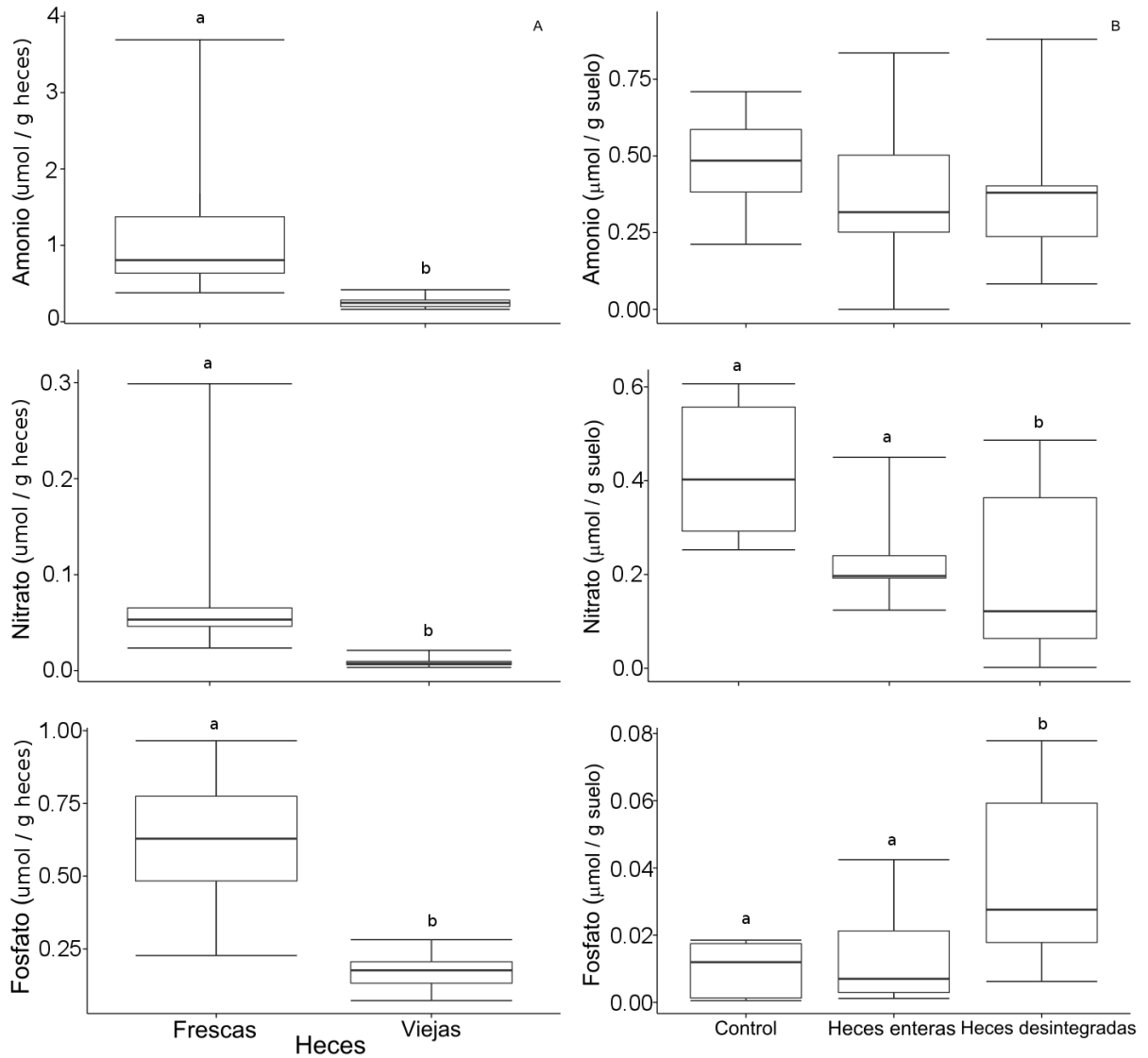


Fig. I. 5: (A) Contenido de nutrientes (amonio, nitrato y fosfato) en heces frescas y viejas de *C. aperea*. (B) Efecto de las heces de *C. aperea* enteras y desintegradas, sobre los contenidos de amonio, nitrato y fosfato en el suelo durante el experimento realizado en otoño de 2015.

CAPÍTULO II

EFECTO DE LA HERBIVORÍA Y LA DEPOSICIÓN DE HECES POR PARTE DE *CAVIA APEREA* SOBRE *SPARTINA DENSIFLORA*

INTRODUCCIÓN

Las marismas saladas se caracterizan por ser ambientes estresantes en los cuales pocas especies, en términos relativos, toleran sus condiciones físicas. En consecuencia, la diversidad de especies vegetales resulta baja por lo que unas pocas especies dominan la producción primaria de estos sistemas (Odum 1988, Pennings y Callaway 1992). Por otra parte, las especies de plantas dominantes en las marismas pueden facilitar el establecimiento, crecimiento y supervivencia de aquellas especies de plantas no dominantes, dado que mejoran las condiciones estresantes del ambiente (Bertness y Shumway 1993, Callaway y Pennings 2000) o bien les brindan protección ante los herbívoros (Callaway et al. 2005, Alberti et al. 2008). Sin embargo, las especies dominantes también se caracterizan por ser importantes competidoras (Daleo et al. 2009), dado que son capaces de reducir considerablemente la disponibilidad de recursos (ej. nutrientes del suelo y luz) y afectar de manera negativa el crecimiento de otras especies (Levine et al. 1998). En este escenario, los herbívoros generalistas suelen cumplir un rol muy importante dado que son capaces de generar y mantener áreas con escasa presencia de la especie dominante modificando la abundancia y composición de las otras especies vegetales (Bakker et al. 1993, Gough y Grace 1998, Kuijper y Bakker 2003).

La herbivoría puede desempeñar un rol determinante en la estructura y la dinámica de sistemas de marismas (Gedan et al. 2009, Kuijper y Bakker 2012). Si bien durante mucho tiempo se creyó que la disponibilidad de nutrientes y otros factores físicos como por ejemplo la salinidad (*bottom up*) determinaban exclusivamente el crecimiento de las plantas en este tipo de sistemas (Valiela et al. 1976, Dai y Wiegert 1996), evidencias surgidas durante las últimas décadas muestran cómo los herbívoros también pueden controlar fuertemente la

productividad primaria de las marismas (Kuijper y Bakker 2005, Jefferies et al. 2006) incluso a escala regional (hemisferio norte, Silliman y Zieman 2001; hemisferio sur, Alberti et al. 2007, 2011a). Los herbívoros de diferente tipo y tamaño pueden ejercer múltiples efectos sobre la abundancia y composición de las especies. Por ejemplo el consumo por parte de grandes herbívoros silvestres o domésticos (ej. caballos, Furbish y Albano 1994, Bakker y De Vries et al. 2003) al igual que herbívoros medianos (ej. liebres, gansos, van der Wal et al. 1999) pueden modificar las relaciones competitivas entre las plantas, alterando la estructura de la vegetación y la sucesión ecológica (Bos et al. 2002, Daleo et al. 2014) e incluso afectando a otros consumidores (ej. gansos Bakker et al. 2003, artrópodos Pétilion et al. 2007, Rickert et al. 2012; pero ver van Klink et al. 2015). Por su parte, los invertebrados como por ejemplo caracoles (Silliman y Zieman 2001), cangrejos (Alberti et al. 2007, Daleo et al. 2015), escarabajos (Ellison 1987), saltamontes (Bertness et al. 2008) y otros insectos (Daehler y Strong 1995) también pueden afectar a los productores primarios de las marismas. En todos los casos se ha observado que las consecuencias sobre la productividad, la composición y la riqueza de las especies vegetales son dependientes del contexto, ya que cambian a lo largo de gradientes ambientales (Olf y Ritchie 1998, Bos et al. 2002, Crain 2008, Gedan et al. 2009, Alberti et al. 2010). Por otro lado, los herbívoros también pueden afectar a las comunidades vegetales a través de mecanismos diferentes al consumo en sí, dado que a través de la compactación del suelo debido al tránsito (Schrama et al. 2013a, 2013b) o en función de la cantidad y calidad de recursos que se integran al suelo (ej. orina, heces, restos de plantas), estos consumidores son capaces de alterar indirectamente la mineralización y disponibilidad de nutrientes (Bardgett y Wardle 2003). Sin embargo, en términos relativos escasas evidencias reportan cómo los pequeños roedores afectan a la abundancia y composición de plantas en marismas mediante el consumo (pero ver Crain 2008, Alberti et al. 2011b, Daleo et

al. 2014), y casi nada se sabe sobre sus efectos por medio del ciclado de nutrientes o la bioturbación del suelo.

En las marismas del Atlántico Sur Occidental (ASO) una de las especies vegetales más importantes es *S. densiflora* debido a que acumula grandes cantidades de biomasa aérea (Montemayor et al. 2014) y detritos (Montemayor et al. 2013). Esta especie de crecimiento principalmente vegetativo, responde en general lentamente frente a los disturbios ocasionados por sus consumidores (Daleo et al. 2008, 2011). Sin embargo, experimentos de campo, demostraron que el crecimiento de *S. densiflora* suele estar limitado por la disponibilidad de nutrientes (Daleo et al. 2008, Alberti et al. 2010). Las marismas del ASO con grandes aportes de agua dulce, están dominadas por *S. densiflora* (Isacch et al. 2006). Estas marismas, como por ejemplo aquellas que se encuentran en la laguna costera Mar Chiquita, cumplen numerosas funciones ecosistémicas al regular por ejemplo el flujo de nutrientes desde las aguas subterráneas terrestres al estuario (Fanjul et al. 2008) o al proveer sitios de anidamiento, refugio y alimentación para numerosos invertebrados, aves migratorias, mamíferos herbívoros e incluso predadores tope (Iribarne 2001). Allí, *S. densiflora* es consumida por diversos animales como el cangrejo cavador *N. granulata* (Alberti et al. 2011a), insectos (Canepuccia et al. 2010a), la liebre europea (*Lepus europaeus*), el cuis (*C. aperea*, Malizia et al. 2001), el ñandú (*Rhea americana*, Isacch et al. 2001), y el ganado doméstico (Isacch y Cardoni 2011). Entre ellos, *N. granulata* es capaz de ...Evidencias previas, sugieren que *C. aperea* utiliza intensamente estas marismas, debido a que genera importantes cambios en la composición de la vegetación (Alberti et al. 2011b, Daleo et al. 2014) y deposita importantes cantidades de heces con elevados contenidos de nutrientes (fosfato, capítulo I). En este contexto, el aporte de heces de *C. aperea* dentro de un sistema en el cual el crecimiento de las plantas se encuentra limitado por la disponibilidad de nutrientes (Daleo et al. 2008, Alberti et al. 2010) podría afectar la producción primaria de *S. densiflora* y

en consecuencia modificar los ensambles de especies no dominantes. Por lo tanto el objetivo del presente capítulo es evaluar como *C. aperea* a través de la herbivoría y la deposición de heces afecta el crecimiento de *S. densiflora* y la composición de especies de los ensambles vegetales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Con el objetivo de evaluar los efectos de *C. aperea* a través de mecanismos tróficos (herbivoría) y no tróficos (deposición de heces) sobre la matriz dominante de *S. densiflora*, durante 2013 se realizó un experimento factorial donde se manipularon ambos factores. Para ello se seleccionaron aleatoriamente parcelas (1m²) dominadas por *S. densiflora*, cuya cobertura al inicio del experimento fue del 80% (n = 50). Las parcelas fueron asignadas a los siguientes tratamientos (n = 10): “control con heces” (deposición natural de heces), “control sin heces” (deposición natural de heces pero removidas periódicamente), “clausuras con heces” (exclusiones de malla plástica con heces adicionadas manualmente), “clausuras sin heces” (exclusiones de malla plástica sin adición de heces) y “controles de caja”. Las heces frescas halladas periódicamente dentro de los controles sin heces fueron removidas, desintegradas y adicionadas dentro de las exclusiones con heces. De esta manera la cantidad de heces agregada en las exclusiones, correspondió a la deposición natural momentánea. En las clausuras, se utilizó una malla plástica (trama 1 cm) y la altura de cada lado fue de 60 cm. A diferencia de las clausuras, los controles de caja tuvieron sólo dos de sus lados cubiertos con malla plástica, y se utilizaron para evaluar el efecto de la malla en sí. Luego de ocho meses (desde mayo de 2013 hasta diciembre de 2013) se estimó la cobertura, se midió la radiación FA a nivel del suelo, y se colectó la biomasa aérea de todas las especies no

dominantes. Para medir la disponibilidad de luz, se utilizó un sensor de radiación FA (Cavadevices BAR-RAD-USB). En cuanto a *S. densiflora*, además de estimar su cobertura y de medir la altura máxima, se colectó toda la biomasa (aérea y subterránea) situada en un cubo de tierra (0.027 m³, lado 30 cm) representativo de la parcela. La biomasa subterránea fue separada utilizando un tamiz (2 mm) y la biomasa aérea se clasificó como viva o muerta. Todo el material vegetal se secó en estufa (60 ° C) hasta peso constante.

Las hipótesis nulas de no diferencias para la altura máxima, la cobertura, la biomasa aérea viva (transformada con el logaritmo), la biomasa aérea muerta y la biomasa subterránea de *S. densiflora*, así como la riqueza, la diversidad, la cobertura y la biomasa aérea de las especies no dominantes entre los tratamientos fueron evaluadas por medio de ANOVAs de dos vías (Zar 1999). Tests de Tukey se utilizaron para los contrastes *a posteriori*. Asimismo, utilizando PERMANOVA (Anderson 2001) se evaluaron diferencias de los ensambles de especies no dominantes entre los distintos tratamientos. Finalmente, se realizaron dos modelos lineales (Faraway 2006) con el fin de establecer si la presencia de cuises, sus heces, la cobertura de *S. densiflora*, o su interacción pueden afectar a la cobertura de las especies no dominantes y la disponibilidad de radiación PAR (variables dependientes). En ambos modelos se consideró como variables independientes a la presencia de *C. aperea* y de heces (variables categóricas) y a la cobertura de *S. densiflora* como la covariable. La selección de los modelos se realizó siguiendo las recomendaciones de Faraway (2006).

RESULTADOS

La herbivoría por parte de *C. aperea* afectó negativamente el crecimiento de *S. densiflora* dado que su cobertura (Fig. II. 1A), altura máxima (Fig. II. 1B) y biomasa aérea viva (Fig. II. 1C) en presencia de los cuises fueron reducidas en un 25%, 24,4% y 64,7%

respectivamente (Tabla II. 1). Contrariamente la biomasa subterránea no fue afectada por *C. aperea* (Tabla II. 1). En cambio, la biomasa aérea muerta de *S. densiflora* fue modificada por la interacción entre ambos factores (Tabla II. 1, Fig II. 1D) pese a que no se observaron diferencias entre los tratamientos.

La biomasa aérea (herbivoría $F_{1,36} = 0.009$, $p = 0.92$; heces $F_{1,36} = 1.50$, $p = 0.22$), la diversidad (herbivoría $F_{1,36} = 0.07$, $p = 0.79$; heces $F_{1,36} = 0.37$, $p = 0.54$) y la riqueza de las especies no dominantes no resultaron afectadas por ninguno de los factores (herbivoría $F_{1,36} = 3.42$, $p = 0.07$; heces $F_{1,36} = 0.00$, $p = 0.93$). En cambio, la herbivoría por parte de *C. aperea* modificó la composición de los ensambles de las especies no dominantes (herbivoría $F_{1,36} = 5.60$, $p = 0.001$; heces $F_{1,36} = 1.17$, $p = 0.32$, Fig. II. 4). En todos los casos no se observaron diferencias entre los controles de caja y los controles con heces.

Finalmente, la cobertura de las especies no dominantes resultó afectada negativamente por la presencia de *C. aperea* ($F_{1,37} = 27.63$, $p < 0.001$) y la cobertura de *S. densiflora* ($F_{1,37} = 12.17$, $p < 0.005$, Fig. II. 2). En cambio, la disponibilidad de luz a nivel del suelo resultó afectada positivamente sólo por la presencia de cuises ($F_{1,38} = 50.43$, $p < 0.001$, Fig. II. 3).

DISCUSIÓN

Los resultados del presente capítulo muestran que la producción primaria de *S. densiflora* se encuentra principalmente controlada por la presencia de *C. aperea* y no por la deposición de sus heces. La cobertura, la altura máxima y la biomasa aérea viva fueron reducidas considerablemente por la herbivoría de los cuises. En cambio, la biomasa subterránea de esta especie dominante no fue afectada por ninguno de los factores evaluados. Por otro lado la biomasa aérea, la riqueza y la diversidad de las especies no dominantes no

cambiaron entre los tratamientos, sin embargo la composición de los ensamblajes de las plantas se vieron afectados por la presencia de *C. aperea*. La herbivoría de *C. aperea* incrementó la disponibilidad de radiación FA a nivel del suelo dado que previamente redujo la cobertura vegetal, tanto de *S. densiflora* como de las especies no dominantes. Estas variables a su vez, se relacionaron entre sí negativamente. Finalmente, las heces de cuis por si solas, no ejercieron ningún efecto sobre las variables estudiadas.

Existe una extensa literatura acerca de la importancia de los efectos top-down en marismas, especialmente en aquellas del hemisferio norte donde los pequeños (ej. insectos, Bertness y Shumway 1993, caracoles, Silliman y Zieman 2001) medianos (ej. gansos, Smith III y Odum 1981) y grandes herbívoros (ej. ganado, Bos et al. 2002, Bakker et al. 2003) son capaces de controlar el crecimiento de las plantas. En las marismas del ASO la herbivoría también representa un importante factor de control sobre la producción primaria de estas comunidades (Alberti et al. 2010, Daleo et al. 2015). En estos ambientes *S. densiflora* se encuentra negativamente afectada por el cangrejo cavador *N. granulata*, el cual controla fuertemente la densidad de tallos, el crecimiento de las hojas y la biomasa aérea pese a que su actividad varía estacionalmente y en función de la disponibilidad de nutrientes (Alberti et al. 2011a, Daleo et al. 2015). Incluso, efectos negativos de *C. aperea* sobre *S. densiflora* también han sido reportados con anterioridad, dado que este pequeño herbívoro puede limitar fuertemente la colonización asexual de la planta sobre parches de suelo desnudo (Canepuccia et al. 2010b, Daleo et al. 2014). Acorde a estos antecedentes, la producción primaria de *S. densiflora* resultó fuertemente afectada por la herbivoría de *C. aperea*. Durante el experimento, el cuis modificó notablemente la estructura de la vegetación al reducir considerablemente la cobertura y altura máxima de *S. densiflora*. En su presencia, ambas variables disminuyeron un 25 % aproximadamente (Fig. II.1A y B). Contrariamente, dentro de las clausuras, se observó un notable incremento (65 %) de la biomasa aérea viva de la

especie dominante (Fig. II. 1C). El porcentaje de biomasa aérea removida por este pequeño herbívoro supera ampliamente al reportado (17.9 %) para otros herbívoros de mayor tamaño (ej. liebres, conejos y gansos) en marismas europeas (ver tabla 2 en Kuijper y Bakker 2005) y resulta semejante o menor a la biomasa removida en las marismas de América del norte (gansos, Cargill y Jefferies 1984, mamíferos, Gough y Grace 1998). Por otra parte, dado que el crecimiento de las plantas dominantes en marismas suele estar limitado por la disponibilidad de nutrientes (Valiela et al. 1976, Kiehl et al. 1996, Alberti et al. 2011b, Daleo et al. 2015), las heces de algunos herbívoros (ej. gansos) pueden fertilizar el suelo e incrementar el crecimiento y la calidad de las plantas de marismas (Bazely y Jefferies 1985). Si bien las heces de *C. aperea* poseen elevados contenidos de nutrientes (ej. fósforo, capítulo I) durante el presente experimento, no se observaron efectos de las heces sobre las variables estudiadas. Estos resultados en conjunto con las conclusiones del tercer capítulo de la presente tesis, sugieren que los nutrientes aportados al sistema por las heces de *C. aperea* (ej. fósforo) no resultan disponibles para las plantas, al menos durante los períodos de tiempo analizados. En otros sistemas, la deposición de heces por parte de los herbívoros puede fertilizar el suelo (Ruess y McNaughton 1987) y afectar al crecimiento de las plantas (Willot et al. 2000, Dai 2000), aunque este proceso en general ocurre a escalas de tiempo mayores (ej. años, McKendrick et al. 1980) y dependiendo en gran medida de las condiciones micro climáticas (van der Wal et al. 2004).

Durante las últimas décadas, a partir de un enfoque integrador de los subsistemas aéreo y subterráneo, se ha demostrado que las plantas pueden responder fisiológicamente ante los cambios en la disponibilidad de nutrientes o la actividad de los herbívoros (Bardgett et al. 1998). Por ejemplo en pastizales, la herbivoría foliar puede inducir la re-allocación del carbono hacia las raíces de las plantas, incrementando en el corto plazo los exudados radicales, el crecimiento de las raíces o su respiración (Holland y Detling 1990, Bardgett et al.

1998). En consecuencia, cambios en la arquitectura, la morfología y la biomasa de raíces pueden ocurrir si la actividad de los herbívoros se extiende durante largos períodos de tiempo (Bardgett et al. 1998). Particularmente en marismas, numerosas evidencias han reportado como la biomasa subterránea de las plantas puede ser afectada tanto por la disponibilidad de nutrientes (Valiela et al. 1976) como por la actividad de los herbívoros (Smith III y Odum 1981, Daleo et al. 2015). Por ejemplo, en las marismas del Ártico los gansos consumen directamente las raíces de las plantas (Smith III y Odum 1981) y en las marismas del ASO, *N. granulata* es capaz de reducir a la mitad la biomasa de las raíces de *S. densiflora* (Daleo et al. 2015). Asimismo, herbívoros mamíferos silvestres también son capaces de ejercer efectos negativos sobre la estructura del suelo y reducir tanto la biomasa como el área explorada por las raíces (Ford y Grace 1998). En cambio, *C. aperea* además de no consumir directamente las raíces, tampoco modificó de manera indirecta la biomasa subterránea de *S. densiflora*. En este contexto el presente trabajo realiza un interesante aporte, dado que hasta el momento pocos estudios han evaluado los posibles efectos de herbívoros vertebrados sobre la biomasa subterránea de las plantas de marismas (Smith III y Odum 1981, Ford y Grace 1998) y menos aún por parte de pequeños mamíferos.

En general, en los sistemas productivos pocas especies de plantas resultan las dominantes, por lo que la diversidad vegetal puede depender directamente del éxito de las especies no dominantes. En las marismas saladas, esta situación se acentúa debido a que pocas especies son capaces de tolerar las condiciones estresantes del ambiente (Ewing 1983) por lo que las interacciones biológicas se tornan importantes (Bertness y Shumway 1993, Callaway y Pennings 2000). En este contexto, los herbívoros pueden desempeñar roles claves dado que a través de su actividad pueden limitar (Olf y Ritchie 1998) o promover el establecimiento de las especies no dominantes (Gough y Grace 1998, Kuijper y Bakker 2003, Daleo et al. 2014). Estudios previos demuestran claramente cómo en marismas los

herbívoros son capaces de retardar la sucesión ecológica secundaria (Kuijper y Bakker 2003, Gedan et al. 2009) o alterar la composición de especies (Gedan et al. 2009, Daleo et al. 2014) controlando incluso, el establecimiento de especies invasoras (Gedan et al. 2009).

Contrariamente a lo esperado, y pese a ejercer un gran impacto negativo sobre la planta dominante, *C. aperea* no modificó la diversidad de especies. Sin embargo, este consumidor también controló fuertemente la cobertura de las especies no dominantes y alteró la composición de los ensambles de las especies. Asimismo, a partir de los resultados se puede inferir que *C. aperea* favoreció de manera indirecta a las especies no dominantes, dado que la cobertura de estas plantas se relacionó negativamente con la cobertura de *S. densiflora*. En presencia del cuis, la cobertura, altura y biomasa aérea de *S. densiflora* fue notablemente reducida y en consecuencia la disponibilidad de radiación FA a nivel del suelo resultó siete veces mayor (Fig. II. 3). Estos cambios observados en la estructura de la vegetación y en las condiciones físicas del ambiente a partir de la actividad del cuis, sugieren que *S. densiflora* estaría afectando de manera negativa a las especies no dominantes a través de la competencia por luz. Este mecanismo a través del cual los herbívoros median la disponibilidad de luz, ha sido extensamente postulado en la literatura (Crawley 1989, Olf y Ritchie 1998) y recientemente evaluado de manera conjunta en pastizales de todo el mundo (Borer et al. 2014).

Pese a estos efectos positivos, el efecto neto de la herbivoría de *C. aperea* sobre las especies no dominantes fue negativo, ya que su cobertura fue ocho veces menor dentro las exclusiones y donde la cobertura de *S. densiflora* se incrementó un 25 %. El presente trabajo muestra cómo los pequeños herbívoros, además de controlar fuertemente la producción primaria de marismas, son también capaces de modificar la estructura de la vegetación, sus condiciones físicas y la composición de especies de una comunidad vegetal madura,

fragmentando principalmente la matriz dominante y alterando en consecuencia, los balances entre la especie dominante y aquellas subordinadas.

TABLAS

Tabla II. 1. Resultado de ANOVAs de dos vías, para las variables de *Spartina densiflora* estudiadas durante un experimento factorial en el cual se manipularon la herbivoría y la deposición de heces por parte de *C. aperea*.

Efecto	<i>gl</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Cobertura				
Herbivoría (HB)	1	1625.6	6.31	< 0.05
Heces (HC)	1	525.6	2.04	0.16
HB x HC	1	180.6	0.7	0.4
Error	36	9262.5		
Altura máxima				
HB	1	5745.6	32.72	< 0.001
HC	1	42.8	0.24	0.62
HB x HC	1	51.5	0.29	0.59
Error	36	6320.4		
Biomasa aérea viva				
HB	1	0.54	9.75	< 0.005
HC	1	0.02	0.4	0.52
HB x HC	1	0.02	0.41	0.52
Error	36	2.02		
Biomasa aérea muerta				
HB	1	152.5	1.02	0.31
HC	1	105.3	0.7	0.4
HB x HC	1	655.3	4.39	< 0.05
Error	36	5370.2		
Biomasa subterránea				
HB	1	42	0.03	0.85
HC	1	4	3	0.95
HB x HC	1	3	2	0.96
Error	36	45064		

Tabla II.2. Valores promedios de la biomasa total aérea de *S. densiflora* y otras especies no dominantes en los cuatro tratamientos. En paréntesis se muestran los desvíos estándar.

	Biomasa total aérea de <i>S. densiflora</i> (g)	Biomasa total aérea de especies no dominantes (g)
Control sin heces	66.51 (30.31)	30.29 (13.64)
Control con heces	49.21 (26.85)	43.57 (71.31)
Clausura sin heces	75.44 (37.94)	53.04 (76.51)
Clausura con heces	78.70 (32.94)	24.08 (25.95)

FIGURAS

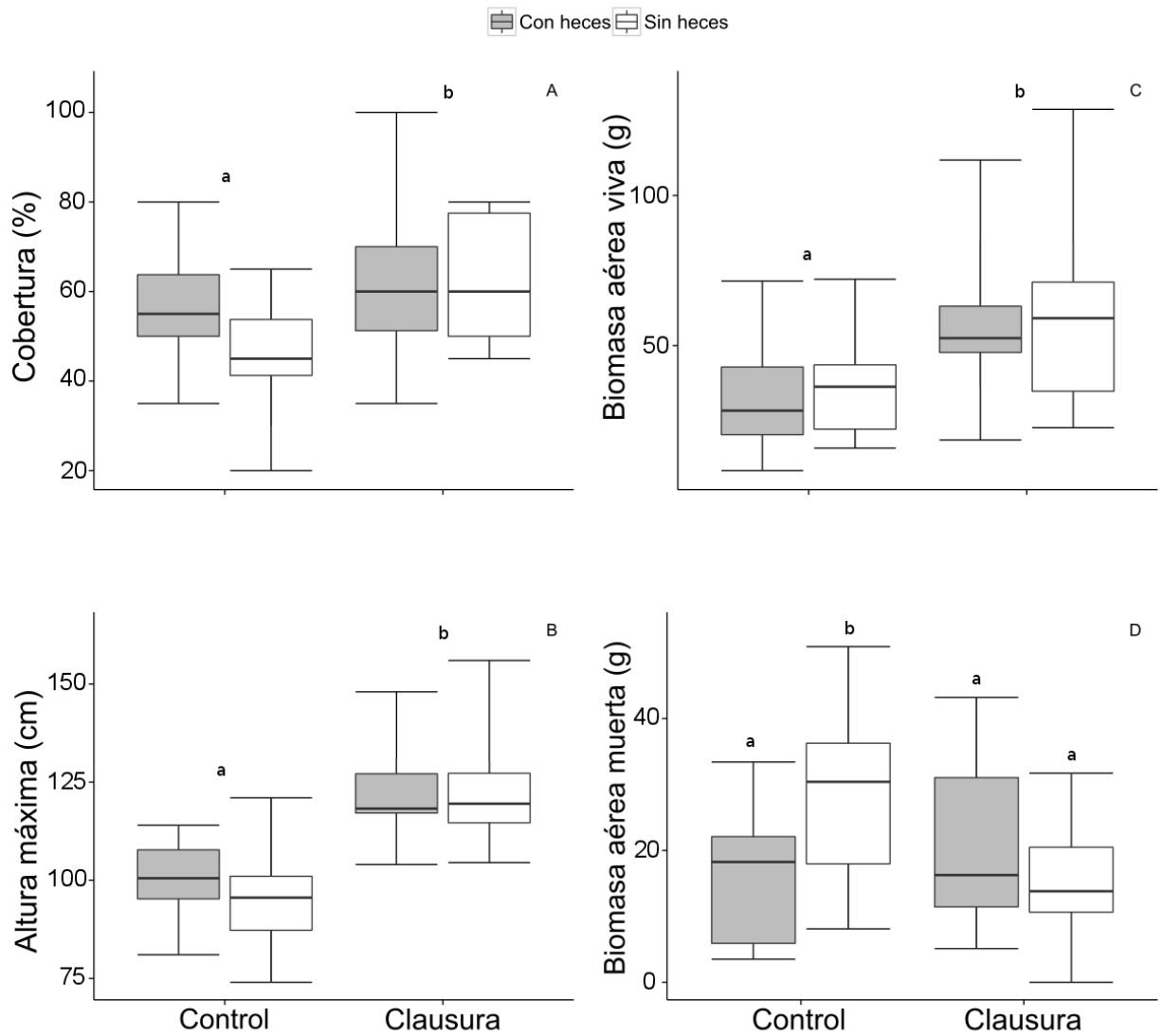


Fig. II. 1: Efecto de la herbivoría y la deposición de heces por parte de *C. aperea* sobre (A) la cobertura, (B) la altura máxima, (C) la biomasa aérea viva y (D) la biomasa aérea muerta de *S. densiflora*.

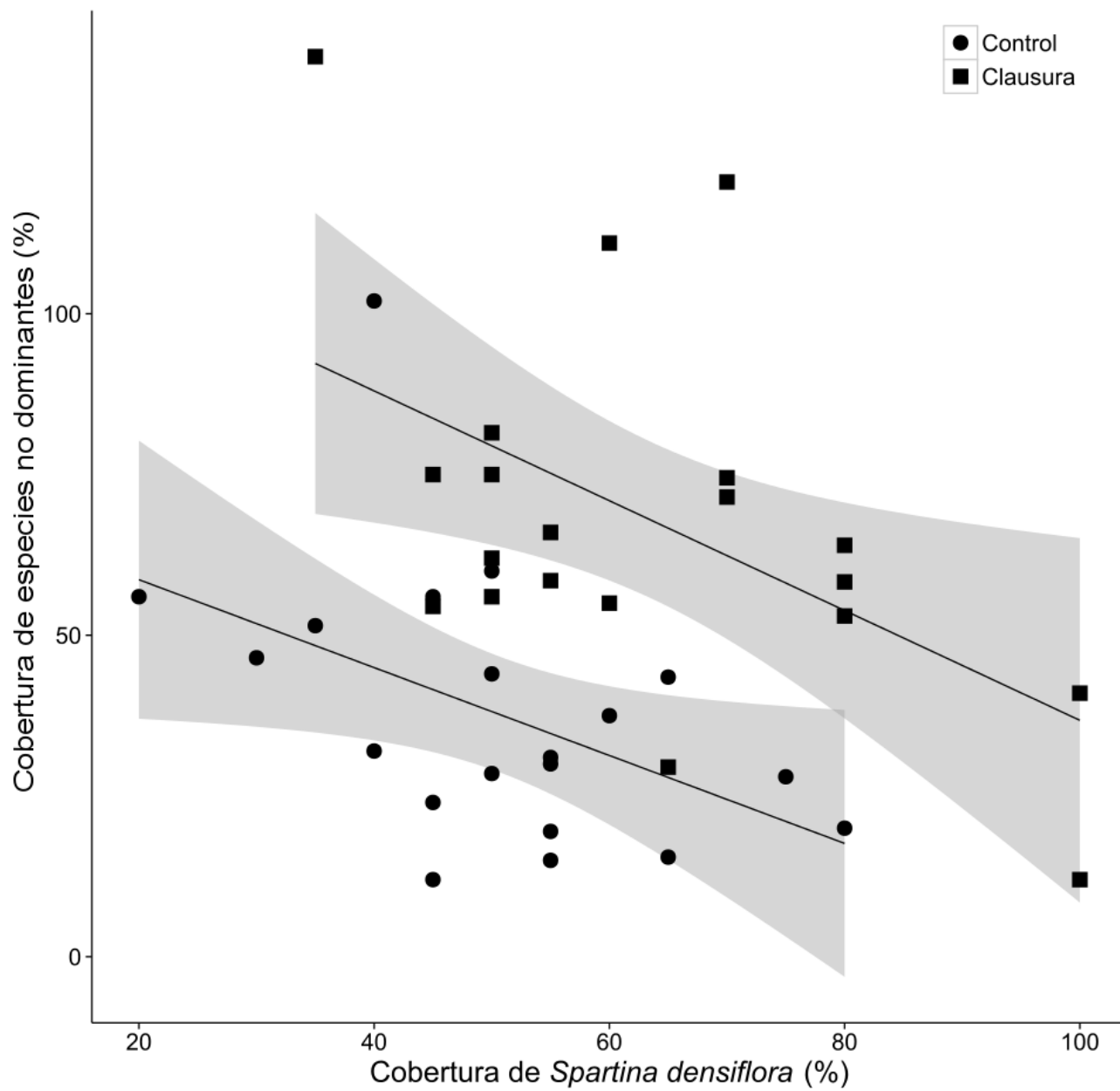


Fig. II. 2: Relación entre la cobertura vegetal de las especies no dominantes y la cobertura de *S. densiflora*, tanto en presencia como en ausencia de *C. aperea*.

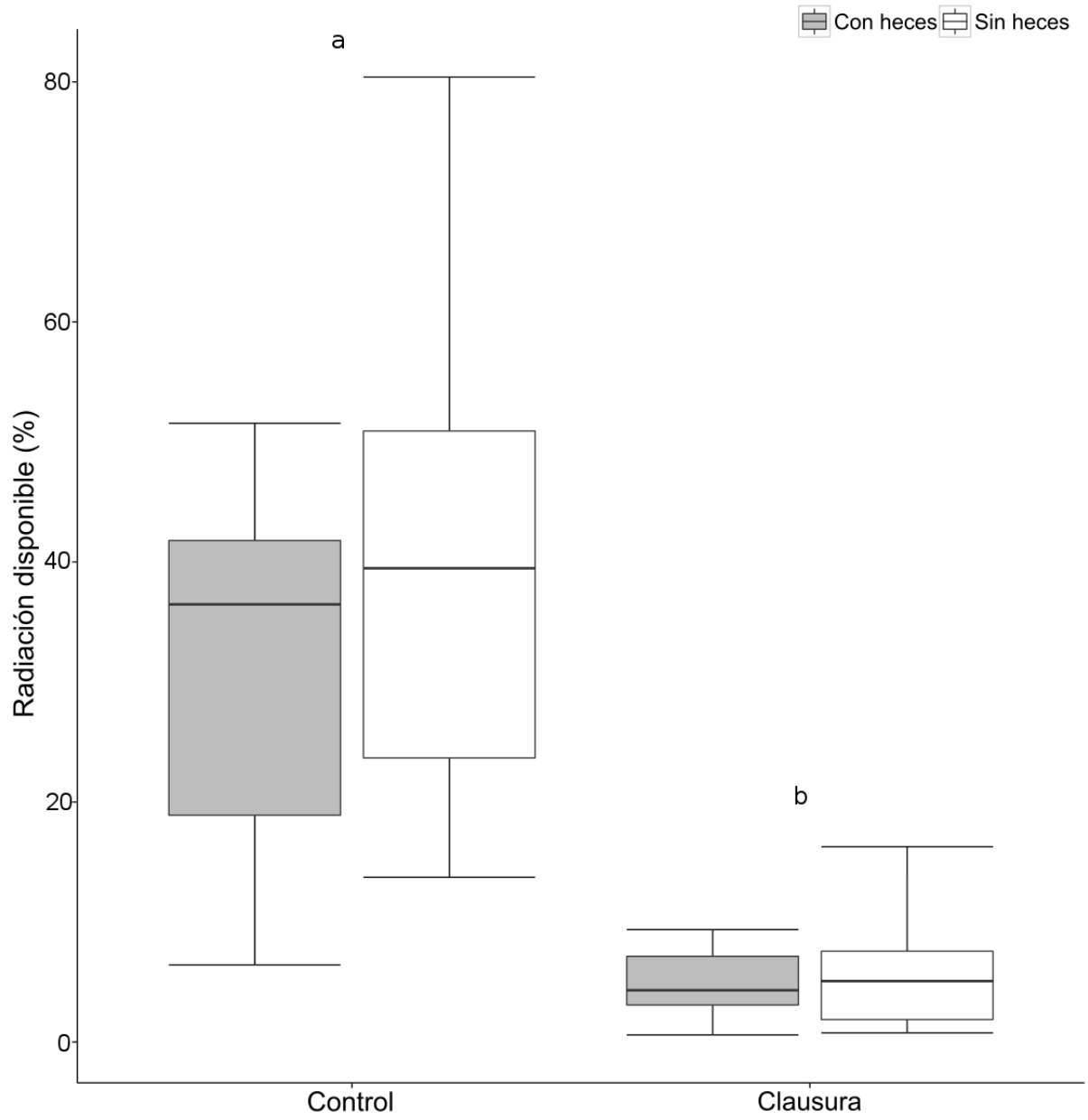


Fig. II. 3: Efecto de la presencia de *C. aperea* sobre la disponibilidad de radiación FA a nivel del suelo.

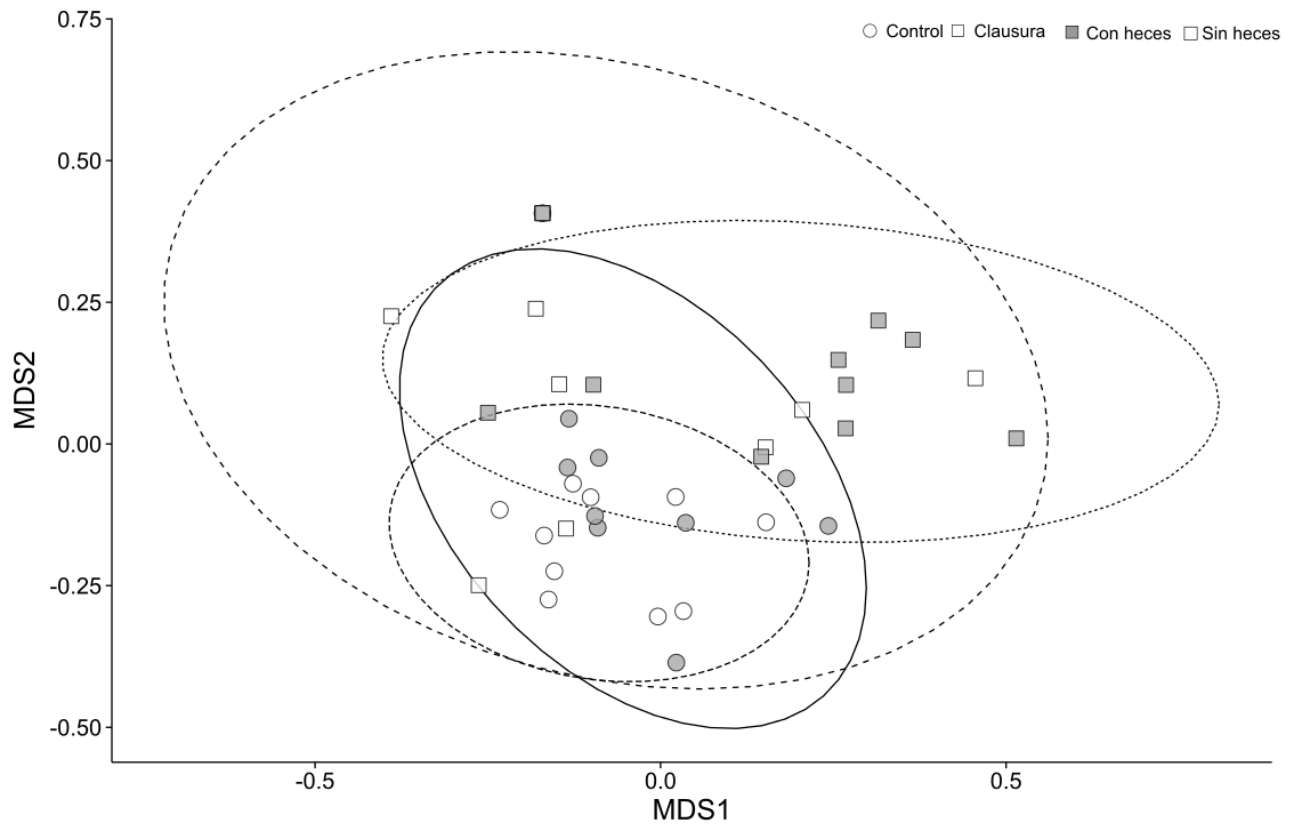


Fig. II. 4: Análisis multidimensional no métrico que muestra los ensambles de especies no dominantes en los distintos tratamientos de un experimento factorial, en el cual se manipularon la presencia del cuis, *C. aperea* y la deposición de sus heces.

CAPÍTULO III

EFFECTO DE LA HERBIVORIA Y LA DEPOSICIÓN DE HECES POR PARTE DE *CAVIA APEREA* SOBRE EL ENSAMBLE VEGETAL

Este trabajo fue presentado en modalidad de póster en la Reunión Argentina de Ecología, Año 2012.

INTRODUCCIÓN

Cómo los herbívoros modifican la diversidad de especies vegetales representa una pregunta central en la teoría ecológica (Crawley 1989, Borer et al. 2014). Por ello, durante varias décadas los ecólogos han estudiado los efectos y los mecanismos a través de los cuales estos consumidores modifican la abundancia y la composición de especies. Este cuerpo de evidencias ha demostrado en general que los herbívoros incrementan la diversidad de las especies vegetales (Olf y Ritchie 1998) a través de dos tipos de mecanismos: los tróficos y los no tróficos. Los mecanismos tróficos implican el consumo en sí pero sus efectos sobre las plantas ocurren de manera indirecta. En sistemas productivos como los pastizales con suelos fértiles, la composición y abundancia de los productores primarios se encuentran controladas principalmente por la competencia por la luz. En este contexto, los herbívoros (ej. ungulados) suelen contrarrestar los efectos de los nutrientes sobre el crecimiento de las plantas, dado que al consumirlas, aumentan la disponibilidad de luz y reducen la competencia, generando así oportunidades para las especies subordinadas (Crawley 1989). Al mediar la disponibilidad de luz, estos herbívoros indirectamente suelen incrementar la diversidad de plantas (Frank 2005, Bakker et al. 2006, Borer et al. 2014). Por otro lado, los efectos de los herbívoros sobre la comunidad vegetal a través de mecanismos diferentes al consumo en sí (de Mazancourt et al. 1998, Olf y Ritchie 1998) ocurren principalmente a través de cambios en la mineralización y la disponibilidad de nutrientes en el suelo (ej. nitrógeno, McNaughton et al. 1988).

La magnitud y dirección de los efectos de los herbívoros sobre la diversidad de plantas dependen del contexto dado que pueden cambiar a través de gradientes ambientales, como por ejemplo la productividad (Chase et al. 2000, Osem 2002, Hillebrand et al. 2007), el estrés físico (ej. salinidad, Olf y Ritchie 1998) y la disponibilidad de nutrientes (Ritchie y Tilman

1995, Proulx y Mazumder 1998). Asimismo, estos efectos también varían según el tamaño del herbívoro (Bakker et al. 2006). En sistemas terrestres fértiles las plantas compiten por la luz, por lo que los grandes herbívoros a través del consumo usualmente incrementan la diversidad de especies (Hillebrand et al. 2007) debido a que favorecen a las especies no dominantes (Olf et al. 1997). En cambio en ambientes estresantes (ej. elevada salinidad) o con suelos empobrecidos estos consumidores suelen no afectar o reducir la diversidad. Contrariamente, en ambientes altamente estresantes el crecimiento de las plantas se encuentra limitado por las condiciones físicas, por lo que la competencia entre las plantas resulta más débil. En este contexto, la herbivoría suele reducir la riqueza dado que son pocas las especies que toleran de manera conjunta el estrés físico y la herbivoría (Gough y Grace 1998). En general, los efectos tróficos por parte de herbívoros mamíferos de menor tamaño sobre la diversidad resultan leves (ej. Olf y Ritchie 1998, Bakker et al. 2006). No obstante, al consumir selectivamente plantas de mayor calidad nutritiva y de menor tolerancia a la herbivoría o bien al alimentarse con mayor frecuencia en áreas con menor riesgo de predación (ej. roedores, LoBue y Darnell 1959, Cassini y Galante 1992), los pequeños herbívoros suelen incrementar la extinción local y reducir en consecuencia la diversidad (Ritchie y Olf 1999) aunque los cambios en la equitatividad y en la riqueza dependen del contexto (Alberti et al. 2011b).

Además de generar cambios en la abundancia y la estructura de la vegetación así como afectar la diversidad de especies, los herbívoros también son capaces de alterar los procesos biogeoquímicos (Naiman 1988) y la disponibilidad de nutrientes del suelo por medio de múltiples mecanismos no tróficos (Bardgett et al. 1998). Por ejemplo a través de la compactación del suelo debida al tránsito, especialmente de grandes herbívoros (Schrama et al. 2013a, 2013b, capítulo IV), la bioturbación al generar cuevas y montículos (ej. roedores fosoriales, Reichman y Seabloom 2002) y la deposición de heces (Willot et al. 2000) estos consumidores suelen modificar la estructura del suelo y sus propiedades físico-químicas (ej.

erodabilidad, infiltración del agua, contenido de aire y agua, disponibilidad de nutrientes, Huntly y Reichman 1994, Murphy et al. 1995, Olsen et al. 2011) que luego pueden alterar el crecimiento de las plantas (Dadkhah y Gifford 1980, Willot et al. 2000, Cumming y Cumming 2003) y su diversidad (Reichman y Seabloom 2002, Bagchi et al. 2008, Schrama et al. 2013a, 2013b). Uno de los principales mecanismos no tróficos a través de los cuales los herbívoros son capaces de afectar las interacciones entre los productores primarios, los organismos y los procesos biogeoquímicos del suelo ocurre a partir de la deposición de orina y heces que los herbívoros producen (de Mazancourt et al. 1998, Augustine y Frank 2001, Bardgett y Wardle 2003) dado que los procesos de mineralización de nutrientes suelen estar afectados por la cantidad y calidad de los materiales que se integran al suelo.

En pastizales, los disturbios de pequeña escala generados dentro de parches dominados por una especie (matriz dominante) son considerados importantes micro sitios para el establecimiento y la germinación de las especies no dominantes, desempeñando un rol protagónico en el mantenimiento de la diversidad de estos sistemas (Lavorel et al. 1994, Milton et al. 1997). De esta manera, los parches disturbados por los herbívoros, en los cuales generalmente la vegetación dominante ha sido removida, representan verdaderas oportunidades para que las especies no dominantes puedan establecerse y crecer (Hanley et al. 1996). En las comunidades de marismas, numerosas evidencias han reportado cómo los herbívoros pueden controlar fuertemente la diversidad de plantas, sin embargo en términos relativos, la mayor parte de estos trabajos se ha realizado en torno a grandes (ej. ganado, Andresen et al. 1990) y medianos herbívoros (ej. liebres, conejos y nutrias, Gough y Grace 1998, van Wijnen et al. 1999). No obstante, durante la última década, también se ha mostrado que los pequeños herbívoros pueden ser importantes factores de control tanto de la producción primaria como de la diversidad de plantas en marismas (invertebrados, Alberti et al. 2011a, vertebrados, Gough y Grace 1998, Crain 2008, Alberti et al. 2011b). En las

marismas del ASO con importantes aportes de agua dulce (ej. Mar Chiquita, San Clemente del Tuyú, Isacch et al. 2006), el cuis, *C. aperea*, puede controlar fuertemente la biomasa aérea y cobertura de *S. densiflora* (Canepuccia et al. 2010b, capítulo II), generando y manteniendo una compleja trama de corredores y parches abiertos con escasa vegetación durante gran parte del año (capítulo I y II). De esta manera, los parches abiertos disponen de más luz y suelo con sus recursos para el establecimiento, desarrollo y crecimiento de las plantas, especialmente las especies no dominantes cuyo crecimiento se encuentra limitado (Alberti et al. 2011b). Por lo tanto, debido a que *C. aperea* habitualmente consume todas las especies de plántulas presentes (Alberti et al. 2011b) pero por otro lado, puede incrementar los contenidos de nutrientes en el suelo (fósforo, capítulo I) por medio de sus heces, el objetivo del presente capítulo fue evaluar los efectos de *C. aperea* sobre la diversidad de especies no dominantes, tanto a través de mecanismos tróficos como no tróficos. Particularmente se evaluó si la herbivoría y la deposición de heces por parte de *C. aperea* afectan la abundancia y la composición de los ensambles de especies vegetales no dominantes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Con el objetivo de evaluar los efectos de la herbivoría y la deposición de heces por parte de *C. aperea* sobre la comunidad vegetal que se desarrolla en ausencia de *S. densiflora*, se realizó un experimento factorial donde se manipularon ambos factores. Para ello se seleccionaron al azar 50 parcelas caracterizadas por una cobertura de *S. densiflora* menor o igual al 5% (parches abiertos, capítulo I). Las mismas fueron asignadas a los siguientes tratamientos (n=10): “control con heces” (deposición natural de heces), “control sin heces” (deposición natural de heces pero removidas periódicamente), “clausuras con heces” (exclusiones de malla plástica con heces adicionadas manualmente), “clausuras sin heces”

(exclusiones de malla plástica sin adición de heces) y “controles de caja” (con deposición natural de heces). Las heces depositadas en los “controles sin heces”, fueron semanalmente removidas y adicionadas en las “clausuras con heces”. En todos los casos, el área de los parches abiertos fue de 0.25 m² (50 cm. cada lado). En las exclusiones, se colocó una malla plástica (trama 1cm.) cuya altura en cada lado de la parcela fue de 50 cm. Los controles de caja, a diferencia de las clausuras, tuvieron sólo tres de sus lados cubiertos con malla plástica. Luego de ocho meses (desde Mayo de 2011 hasta Diciembre de 2011), se midió la altura máxima de las plantas y se recolectó toda la biomasa vegetal aérea, se la clasificó por especie y se la secó en estufa (60 ° C) hasta peso constante. Luego, se calculó la biomasa total y los índices de riqueza (S'), equitatividad (J') y diversidad de Shannon (H') (Magurran 2004). Finalmente, se compararon los ensambles de especies entre tratamientos. Las hipótesis nulas de no diferencias para la altura máxima, la biomasa total aérea, la riqueza, la equitatividad y la diversidad de especies de plantas (logaritmo) entre los tratamientos (control con heces, control sin heces, clausura con heces y clausura sin heces) fueron evaluadas por medio de ANOVAs de dos vías (Zar 1999). Tests de Tukey se utilizaron para los contrastes *a posteriori*. Asimismo, para cada una de la variables anteriores se comparó por medio de test t de Student, la hipótesis nula de no diferencia entre los controles con heces y controles de caja, como forma de detectar posibles efectos no deseados de la malla plástica. Para visualizar la composición de especies vegetales entre los tratamientos, se realizó un análisis de ordenamiento multidimensional no métrico (con Bray-Curtis como medida de similitud), y las diferencias entre ellos se evaluaron con un análisis de Permanova (Anderson 2001). Luego, en los casos en los cuales se observaron diferentes ensambles de especies, se realizaron análisis SIMPER (Anderson 2001) para determinar qué especies contribuyeron en mayor medida a las diferencias observadas entre los tratamientos.

RESULTADOS

La herbivoría por parte de *C. aperea* (y no la deposición de sus heces) modificó la abundancia y la composición de las especies vegetales, afectando negativamente la altura máxima, la biomasa aérea y la equitatividad de las plantas. La riqueza y diversidad de las especies resultaron afectadas por la interacción entre la herbivoría y la deposición de heces por parte de *C. aperea*.

La biomasa aérea de las plantas fue reducida a menos de un tercio por la herbivoría de *C. aperea* ($F_{1,36} = 111.32$, $p < 0.001$, Fig. III. 1A). Además, *C. aperea* a través de su actividad trófica también redujo la altura máxima de las plantas, las cuales crecieron un 25% más en ausencia de los cuises ($F_{1,36} = 17.12$, $p < 0.001$, Fig. III. 1B). Asimismo, la equitatividad entre las especies de plantas fue reducida por la herbivoría de los cuises ($F_{1,36} = 9.41$, $p < 0.001$, Fig. III. 2B). En cambio la riqueza ($F_{1,36} = 4.98$, $p < 0.05$, Fig. III. 2C) y la diversidad de especies vegetales ($F_{1,36} = 5.1$, $p < 0.001$, III. 2A) se vio afectada por la interacción entre la herbivoría y las heces. Los controles con heces, en promedio presentaron la mitad de las especies que se encontraron en los otros tratamientos (Fig. III. 2C). Finalmente, la composición de los ensambles de especies fue afectada sólo por la herbivoría de *C. aperea* ($F_{1,36} = 9.27$, $p < 0.001$, Fig. III. 2D). El análisis SIMPER realizado luego de observar efectos del factor herbivoría, mostró que *Conyza bonariensis* (34.08%), *Cyclosporum leptophyllum* (25.07 %), *Polypogon monspeliensis* (11.17 %) y *Plantago myosuroides* (10.36 %) fueron las principales especies vegetales que contribuyeron en mayor medida (80.68 %) a las diferencias observadas entre los tratamientos. Todas estas especies resultaron más abundantes dentro de las clausuras.

DISCUSIÓN

La altura máxima, la biomasa aérea y la composición del ensamble de las especies vegetales estuvieron directamente controladas por la herbivoría de *C. aperea*, que también redujo la equitatividad entre las especies vegetales. Asimismo, la diversidad y la riqueza de las especies resultaron afectadas por la interacción entre la herbivoría y la deposición de heces de *C. aperea*. Los resultados obtenidos revelan que la deposición de heces tiene un papel de menor importancia respecto de la herbivoría por parte de *C. aperea* sobre la estructuración de los ensambles vegetales de las especies no dominantes.

La herbivoría como factor ecológico ha sido extensamente estudiado en marismas. En estos sistemas diversos herbívoros suelen ejercer un fuerte control sobre la productividad primaria (Silliman y Zieman 2001, Alberti et al. 2007) y la estructura del ambiente (Furbish y Albano 1994, Crain 2008). Sin embargo, la magnitud y dirección de estos efectos dependen del contexto, dado que suelen cambiar a lo largo de gradientes ambientales como por ejemplo de salinidad (Bakker 1989, Crain 2008, Gedan et al. 2009), productividad (van de Koppel et al. 1996, Gough y Grace 1998, Kuijper y Bakker 2005) o el gradiente latitudinal (Pennings et al. 2009). Antecedentes previos muestran como *C. aperea* reduce la cobertura y la biomasa de la vegetación, tanto en marismas de agua dulce (Vicari et al. 2002) como en saladas (capítulo II, Alberti et al. 2011b). En coincidencia con estos trabajos, los resultados del presente experimento muestran que *C. aperea*, a pesar de ser un herbívoro de pequeño tamaño es capaz de controlar fuertemente la producción primaria (biomasa) dentro de parches sin *S. densiflora*, la especie vegetal dominante (ver capítulo I y II), incluso modificando la estructura del ambiente (altura máxima). También por medio del consumo, *C. aperea* modificó la composición de los ensambles de plantas dado que al menos cuatro especies (*Conyza bonariensis*, *Cyclopermum leptophyllum*, *Plantago myosuroides*, *Polypogon monspelliensis*)

incrementaron notablemente su biomasa y altura máxima dentro de las exclusiones, diferenciándolas de los controles (Fig. III. 2D). Sin embargo, sólo cuatro de estas especies vegetales, explicaron el 80% del cambio observado en la abundancia. Es sabido con anterioridad que la presencia de los herbívoros en marismas puede además alterar la composición de las especies vegetales dado que estos consumidores usualmente modifican la trayectoria de la sucesión ecológica (Bakker 1989, Bakker et al. 1993, Kuijper et al. 2008) y afectan a la diversidad de especies (Bos et al. 2002). Los herbívoros de gran tamaño (ej. ungulados) en general desfavorecen a las especies dominantes, típicas de las comunidades maduras, con lo cual retrasan la sucesión ecológica e incrementan la diversidad de especies (Bos et al. 2002, Bakker et al. 2003). En cambio, los herbívoros de menor tamaño (ej. gansos y liebres) además de controlar la producción primaria de marismas (Crain 2008, Gedan et al. 2009) también son capaces de retardar la sucesión secundaria (Kuijper y Bakker 2003) afectando positivamente la diversidad (Gedan et al. 2009, pero ver Kuijper y Bakker 2005). Sin embargo, los herbívoros de menor tamaño también pueden disminuir la diversidad debido al consumo selectivo de plantas o al forrajeo dentro de parches particulares asociados a un menor riesgo de predación (Olf y Ritchie 1998). Los resultados del presente trabajo se contraponen con los modelos teóricos (Hillebrand et al. 2007) y con estudios previos realizados en el área de estudio (Alberti et al. 2011b) debido a que *C. aperea* redujo la equitatividad (Fig. III. 2B). Este efecto sobre la equitatividad podría deberse a que *C. aperea* reduce de manera diferencial la abundancia de las distintas especies presentes, por ejemplo al seleccionar para alimentarse algunas de las especies (Guichón y Cassini 1998) o que algunas de ellas toleran mejor la herbivoría o el pisoteo por parte de *C. aperea*.

La deposición de heces por parte de los herbívoros puede modificar la abundancia y composición de las especies vegetales. Sin embargo, en la mayoría de los casos, el mecanismo involucrado es la dispersión de semillas a través de las heces (endozoocoria) el

cual afecta la dispersión y éxito de las semillas, modificando los ensambles (Malo y Suárez 1995, 1996, Gálvez-Bravo et al. 2011). Asimismo, debido a que las heces de los grandes herbívoros afectan una pequeña fracción de la superficie del suelo y se distribuyen de manera heterogénea, sus efectos suelen ser locales (Augustine y Frank 2001). Sin embargo las heces de los pequeños herbívoros en general son dispersadas mientras se alimentan entre la vegetación (Bakker et al. 2003). Por otro lado, se sabe que las heces de los herbívoros también pueden representar un importante aporte de nutrientes al suelo (ej. nitrógeno, Molvar et al. 1993, Willot et al. 2000, Bardgett y Wardle 2003, fósforo capítulo I) al modificar las tasas de mineralización, incluso promoviendo el crecimiento de las plantas (Willot et al. 2000, Gálvez-Bravo et al. 2011). Trabajos recientes han demostrado cómo la deposición de heces por parte de pequeños herbívoros afectan la comunidad vegetal, principalmente reduciendo su riqueza (Willot et al. 2000). Contrariamente a lo esperado, las heces de *C. aperea* no mostraron un efecto propio e independiente de la herbivoría, al menos sobre las variables estudiadas. La interacción entre la herbivoría y la deposición de heces, afectó la riqueza y la diversidad de especies. Estas variables mostraron sus valores mínimos en los controles con heces y sólo se diferenciaron de las clausuras (Fig. III. 2B y C). Estudios previos han sugerido que la menor diversidad y cobertura de plantas observada en los depósitos de heces (letrinas) de pequeños herbívoros podrían deberse a continuos disturbios mecánicos (ej. tránsito y herbivoría) por parte de los animales, dado que las letrinas de estos consumidores, funcionan como sitios de intercambio de información (Gálvez-Bravo et al. 2011). Acorde a esta hipótesis y dado que *C. aperea* también reconoce el ambiente a través del olfato y utiliza las secreciones anales y perianales para su comunicación (Rood 1972), los depósitos de sus heces dentro de los controles, podrían haber incrementado el número de visitas por parte de los cuises, y en consecuencia los disturbios. Al incrementar el tránsito (capítulo IV) y el consumo sobre las plantas (Fig. III. 1, capítulos II y IV), los cuises podrían haber reducido la diversidad

y riqueza de especies, dado que pocas especies habrían tolerado esas condiciones. Por otro lado, pese a que las heces de *C. aperea* aportan importantes cantidades de nutrientes al suelo (ej. fósforo, capítulo I), aún no existen evidencias que demuestren como las heces afectan el crecimiento de las plantas. Por lo tanto, resulta difícil pensar que sólo unas pocas especies de plantas crecieron de manera diferencial y excluyeron a las otras especies.

A partir de las evidencias previas en conjunto con los resultados del presente capítulo, se puede concluir que la magnitud y la dirección de los efectos de *C. aperea* sobre la diversidad de especies en comunidades de marisma dependen en gran medida del contexto ambiental, debido a que sus efectos sobre la riqueza de especies pueden cambiar en presencia de sus propias heces (Fig. III. 2C) o bien resultar nulos dentro de la matriz dominante de *S. densiflora* (capítulo II) o ante una mayor disponibilidad de nutrientes (Alberti et al. 2011b). No obstante, los nutrientes aportados por las heces de cuis (fósforo, capítulo I) no mostraron ningún efecto propio sobre las variables consideradas, por lo tanto en términos relativos, la herbivoría por parte de *C. aperea* es el principal mecanismo que controla la estructura de la vegetación de este ambiente. El presente trabajo se suma al cuerpo de evidencias que muestra como los pequeños herbívoros también pueden ejercer un rol clave en la estructuración y dinámica de las comunidades vegetales terrestres a dado que demuestra como la abundancia y la composición de las especies vegetales en marismas resulta afectada por la herbivoría de *C. aperea* y que además, la diversidad vegetal puede estar controlada por la acción conjunta de mecanismos tróficos (herbivoría) y no tróficos (deposición de heces).

FIGURAS

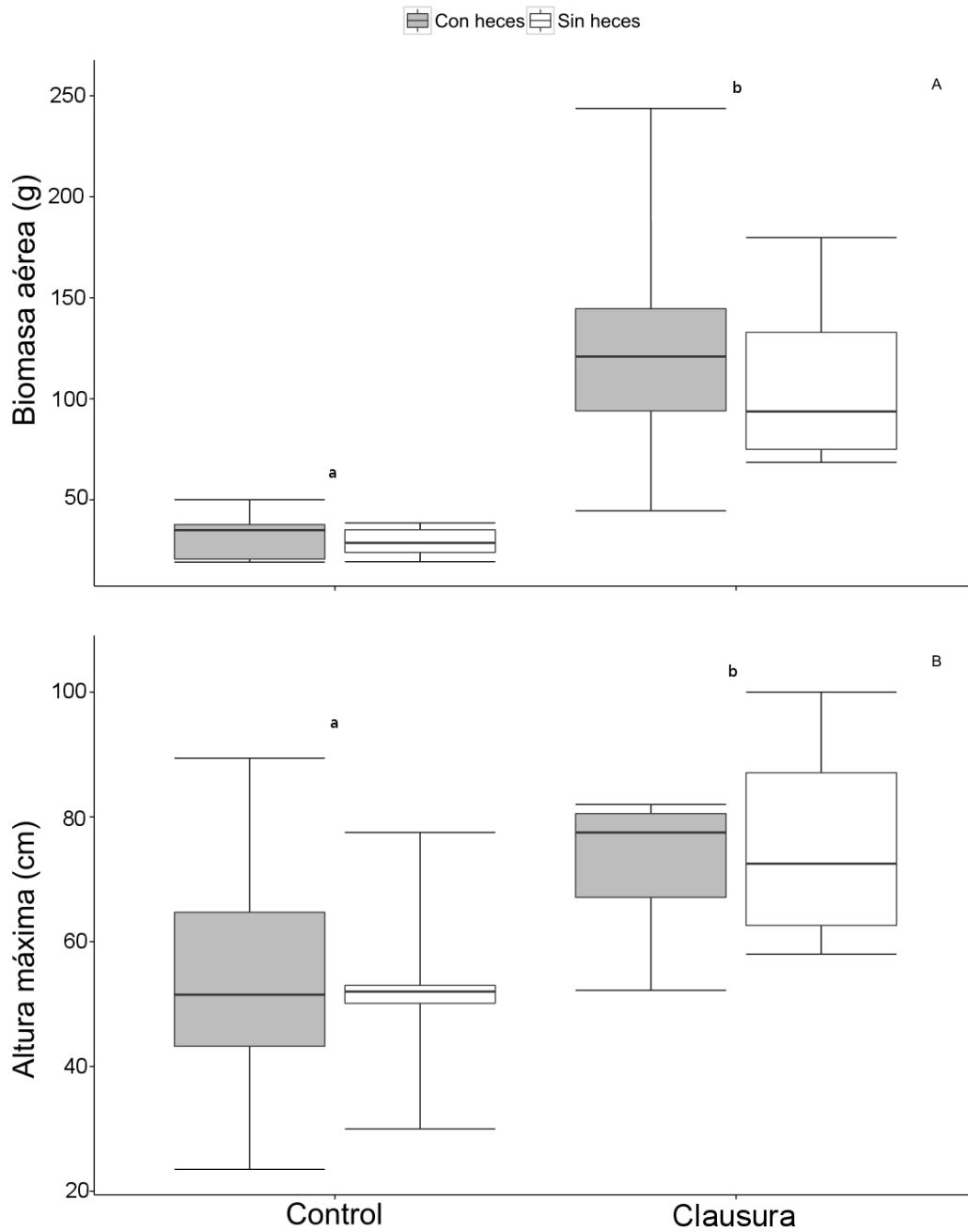


Fig. III. 1: Efecto de la presencia de *C. aperea* sobre la estructura de la vegetación, (A) la biomasa aérea y (B) la altura máxima de las plantas de las especies no dominantes que crecieron en ausencia de *S. densiflora*.

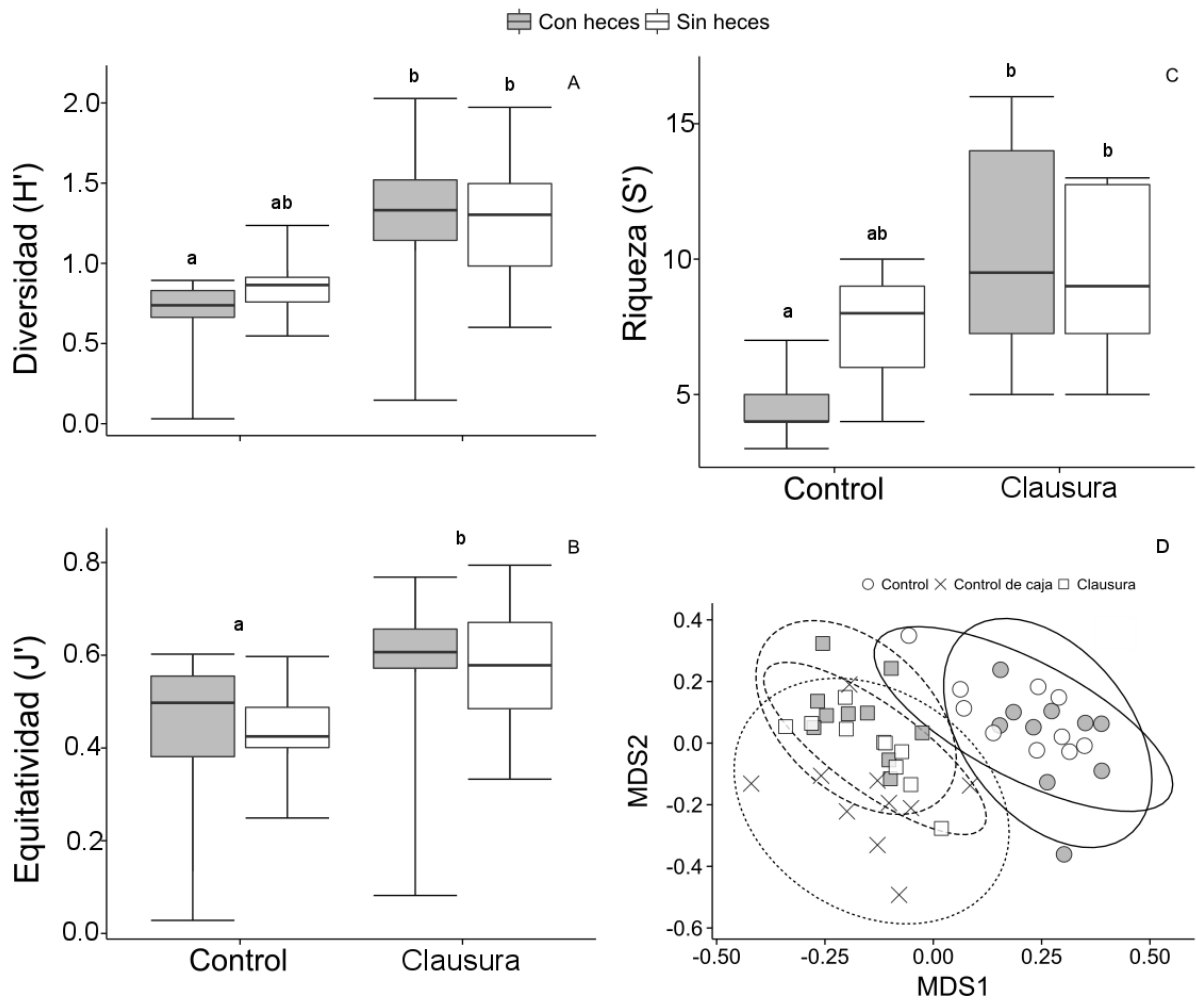


Fig. III. 2: Efecto de la herbivoría y de las heces de *C. aperea* sobre (A) la diversidad, (B) la equitatividad y (C) la riqueza de las especies no dominantes. (D) Análisis multidimensional no métrico que muestra los ensambles de la especies no dominantes en los distintos tratamientos del experimento en el cual se manipularon ambos factores.

CAPÍTULO IV

EFECTO DE LA HERBIVORÍA Y EL TRÁNSITO POR PARTE DE *CAVIA APEREA* SOBRE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES VEGETALES

INTRODUCCIÓN

Las comunidades naturales pueden ser afectadas por factores biológicos tróficos (ej. predación, herbivoría, Paine 1966, Milchunas et al. 1988) y no tróficos (ej. ingeniería ecosistémica, Jones et al. 1994, Wright y Jones 2006). Dentro de los tróficos, la herbivoría es un fenómeno con una fuerte impronta sobre la estructura y dinámica de las comunidades vegetales (Milchunas et al. 1988) y ecosistemas terrestres (Sinclair et al. 2007, Augustine y McNaughton 2006). En estos sistemas, los herbívoros a través del consumo directo pueden remover en promedio el 10- 20% de la producción primaria anual (Cyr y Face 1999), aunque en pastizales altamente productivos (ej. pastizales africanos) pueden consumir el 33- 66% e incluso llegar al 95% (McNaughton y Georgiadis 1986). Asimismo la composición y la abundancia de los productores primarios en las comunidades naturales también puede ser afectada por la herbivoría (Milchunas et al. 1988, Olf y Ritchie 1998). De esta manera, la diversidad de especies vegetales puede ser incrementada, disminuida e incluso no afectada por los herbívoros, aunque sus efectos dependerán de su tipo, tamaño y abundancia. Por ejemplo en pastizales, los grandes vertebrados (ungulados) usualmente generalistas, incrementan la diversidad de las plantas (Frank 2005, Bakker et al. 2006) dado que remueven las especies dominantes, aumentan la disponibilidad de luz para las especies subordinadas y relajan las interacciones de competencia (Crawley 1989, Borer et al. 2014). En cambio, los herbívoros mamíferos de pequeño y mediano tamaño en general no afectan la diversidad de plantas (Olf y Ritchie 1998, Bakker et al. 2006, pero ver Alberti et al. 2011b). Sin embargo, muchas de estas especies consumen plantas subordinadas de mayor calidad nutritiva y menor tolerancia a la herbivoría, incrementando así la extinción local y reduciendo la diversidad

(Ritchie y Olf 1999). Asimismo, la abundancia de los herbívoros también puede modificar sus efectos sobre la diversidad. Habitualmente en pastizales, excepto aquellos semiáridos y con larga historia evolutiva de herbívoros (Milchunas et al. 1988), la diversidad de especies incrementa con bajas densidades de consumidores (ver Fig. 3 en Milchunas et al. 1988). Aquí, los grandes herbívoros generalistas afectan principalmente a las especies dominantes y aumentan la diversidad (Milchunas et al. 1988). Sin embargo, altas densidades de consumidores como por ejemplo prácticas ganaderas intensivas, generan el efecto contrario dado que aumenta la tasa de extinción de especies porque pocas especies toleran una fuerte intensidad de herbivoría. Asimismo, la magnitud y dirección de los efectos de los herbívoros sobre la diversidad también varían con la productividad (Osem 2002, Bakker et al. 2006, Hillebrand et al. 2007) y el estrés físico del sistema (ej. salinidad, Olf y Ritchie 1998). Contrariamente a lo que ocurre en sistemas fértiles, en ambientes estresantes (ej. marismas saladas) el crecimiento de las plantas es limitado y la competencia generalmente no es por luz, así el consumo sobre las plantas puede reducir la riqueza dado que son pocas las especies que toleran estas condiciones (Gough y Grace 1998). Pese a que numerosas evidencias han reportado los efectos de la herbivoría en ambientes estresantes como las marismas saladas, la mayor parte de estos trabajos se han realizado en torno a grandes (ej. ganado, Andresen et al. 1990) y medianos herbívoros (ej. gansos, liebres, conejos y nutrias, Gough y Grace 1998, van Wijnen et al. 1999, Jefferies et al. 2006) resultando escasas, en términos relativos, las evidencias sobre los efectos tróficos de pequeños mamíferos herbívoros (Crain 2008, Gedan et al. 2009, Alberti et al. 2011b).

Por otro lado, los herbívoros a través de múltiples mecanismos no tróficos pueden modificar la abundancia y la composición de las especies vegetales (ej. Olf y Ritchie 1998, de Mazancourt et al. 1998), por ejemplo al transportar semillas (Malo y Suárez 1995, Pakeman et al. 2002) o revolcarse en el suelo (Trager et al. 2004). Asimismo, estos

consumidores pueden funcionar como mediadores eficientes del ciclado de nutrientes (de Mazancourt et al 1998, Augustine y Frank 2001, Bardgett y Wardle 2003). Por medio de la deposición de orina y heces, o bien a partir de cambios en la calidad de los detritos vegetales, estos consumidores pueden acelerar o desacelerar las tasas de mineralización de nutrientes (ej. nitrógeno, McNaughton et al. 1988). De esta manera, actuando como ingenieros ecosistémicos (*sensu* Jones et al. 1994) los herbívoros pueden generar cambios en la estructura y el funcionamiento del ambiente. Numerosos herbívoros han sido clasificados como ingenieros ecosistémicos. Por ejemplo, grandes herbívoros como los rinocerontes y los elefantes, por medio de la destrucción de árboles y arbustos pueden alterar los regímenes naturales de incendios y modificar los ciclos biogeoquímicos del suelo, afectando indirectamente a otras especies (Naiman 1988). Trabajos muy recientes demuestran cómo los grandes herbívoros, especialmente los ungulados, a través del pisoteo y en consecuencia la compactación del suelo, son capaces de modificar sus propiedades físicas y químicas como por ejemplo su erodabilidad, densidad aparente, infiltración del agua. Luego, estos cambios suelen modificar la mineralización y la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Murphy et al. 1995, Schrama et al. 2013a, 2013b) afectando el reclutamiento, el crecimiento y la supervivencia de las plantas (Dadkhah y Gifford 1980, Cumming y Cumming 2003). Por su parte, los herbívoros de mediano y pequeño tamaño también pueden realizar importantes cambios en el ambiente. Por ejemplo, a través de la creación de corredores (Crain 2008) y disturbios en el suelo (ej. cuevas y montículos, Zhang et al. 2003, Fanjul et al. 2007, Botto et al. 2005) estos organismos también pueden modificar la estructura y las propiedades del suelo (ej. contenido de agua, aire y disponibilidad de nutrientes) con notables consecuencias sobre la germinación, la productividad y la diversidad específica (Huntly y Reichman 1994, Reichman y Seabloom 2002, Bortolus 2006). Durante la última década, se ha mostrado que los mamíferos herbívoros pequeños pueden ser importantes factores de control de la

producción primaria y diversidad de plantas en marismas (Crain 2008, Alberti et al. 2011b). En algunas marismas del ASO (ej. Mar Chiquita, San Clemente del Tuyú) *C. aperea* construye complejas tramas de corredores y parches abiertos rodeados por la especie vegetal dominante, *S. densiflora* en las cuales se alimenta y refugia (Bilenca et al. 1995, Bonaventura et al. 2003, capítulo I y II). Si bien en humedales internos existen resultados contradictorios sobre los efectos de *C. aperea* en la vegetación (Bonaventura et al. 2003, Vicari et al. 2002), en marismas saladas *C. aperea* puede ejercer un fuerte control tanto sobre la biomasa aérea como sobre la diversidad vegetal (Alberti et al. 2011b, capítulo II y III) y la velocidad de la sucesión post disturbio (Daleo et al. 2014). Sin embargo, estos efectos se centraron exclusivamente a través de los mecanismos tróficos de los herbívoros y no sobre sus potenciales efectos no tróficos. Por lo tanto el objetivo de este capítulo ha sido evaluar los efectos de la herbivoría y el tránsito por parte de *C. aperea* sobre propiedades físicas del suelo y sobre la producción primaria y la diversidad de la comunidad vegetal.

MATERIALES Y MÉTODOS

En las marismas y pastizales aledaños de la laguna costera Mar Chiquita (capítulo I), *S. densiflora* es la especie con mayor biomasa aérea verde en pie durante el otoño y el invierno. Durante estos meses, *C. aperea* utiliza con mayor intensidad el sistema (ver capítulo I), generando dentro de la matriz de *S. densiflora*, una compleja trama de corredores y parches abiertos con escasa cobertura vegetal y plantas de baja altura (obs. pers.), donde a partir de la primavera crecen otras especies no dominantes. Con el objetivo de evaluar los efectos de la herbivoría y el tránsito por parte de *C. aperea* sobre la estructura del suelo y la composición de los ensambles especies no dominantes, se realizó un experimento que consistió en seleccionar al azar segmentos (100 cm de largo) de corredores creados y utilizados por *C.*

aperea (n = 30), los que se asignaron a los siguientes tratamientos (n = 10 cada uno): controles (sin manipulación), clausuras (exclusiones de malla plástica) y corredores bloqueados (únicamente se colocaron barreras de malla plástica en ambos extremos del corredor). En los corredores bloqueados, si bien no se impidió el consumo de las plantas por parte de *C. aperea*, sí se redujo su transitabilidad. En las clausuras y en los corredores bloqueados, la altura de la malla plástica utilizada fue de 50 cm. El diseño experimental propuesto consistió en tres tratamientos en los cuales las importancias relativas de los factores herbivoría y tránsito fueron diferentes. En los controles, ambos factores lograron la intensidad natural; en los corredores bloqueados, el tránsito resultó muy reducido, pero no tanto la herbivoría; en las exclusiones, ambos factores fueron nulos (Fig. IV. 1). Luego de ocho meses (desde Mayo hasta Diciembre de 2011), se midieron la penetrabilidad del suelo (medida de la resistencia a la penetración, kg cm⁻²), el ancho y la profundidad de cada corredor, la altura máxima de las plantas y la biomasa vegetal por especie. La penetrabilidad fue estimada con un penetrómetro de mano, y tanto esta medida como el ancho del corredor se estimaron realizando tres mediciones por réplica. El ancho de cada corredor se determinó con una regla, tomando como referencia ambos márgenes limitados por la matriz de *S. densiflora*. La profundidad del corredor se determinó utilizando dos reglas, una ubicada verticalmente en el punto más profundo del corredor y otra apoyada sobre ambas márgenes del corredor. A partir de la intersección de las dos reglas, se determinó la profundidad. También se recolectó toda la biomasa vegetal en pie, se la clasificó por especie y se la secó en estufa (60 ° C) hasta peso constante. Luego se calcularon la riqueza específica y el índice de diversidad de Simpson.

Análisis estadísticos

Las hipótesis nulas de no diferencias para la profundidad del corredor, la altura máxima, la biomasa aérea (transformada con la raíz cuadrada), la riqueza y la diversidad de especies de plantas entre los tratamientos (control, clausura y corredor bloqueado) fueron evaluadas por medio de ANOVAs de una vía (Zar 1999). Tests de Tukey se utilizaron para los contrastes *a posteriori*. Asimismo, se realizó un análisis de ordenamiento multidimensional no métrico (NMDS; con bray-Curtis como medida de similitud) para visualizar los ensambles de especies de plantas entre tratamientos, utilizando los valores de biomasa de cada especie. Estas diferencias se evaluaron usando PERMANOVA (Anderson 2001). Por último, las posibles diferencias en la penetrabilidad del suelo (logaritmo) y el ancho del corredor entre los tratamientos fueron evaluadas utilizando modelos mixtos siguiendo a Zuur et al. (2009).

RESULTADOS

C. aperea afectó la penetrabilidad del suelo ($F_{2,78} = 5.18, p < 0.01$, Fig. IV. 2A) y la profundidad de los corredores ($F_{2,27} = 3.45, p < 0.05$, Fig. IV. 2B), aunque no modificó el ancho de los mismos ($F_{2,78} = 3.05, p = 0.052$). La resistencia del suelo a la penetración estuvo afectada por el tránsito de los cuises, dado que en los controles la resistencia fue 1.5 veces mayor que en las exclusiones y los corredores bloqueados. La profundidad del corredor también fue mayor (22%) en los controles aunque solo se diferenciaron de las clausuras. Esto sugiere efectos conjuntos de la herbivoría y el tránsito. Asimismo, la altura máxima de las plantas resultó afectada por ambos mecanismos ($F_{2,27} = 13.9, p < 0.001$) dado que altura

máxima de las plantas que se encontraron dentro de las clausuras (media= 70.09, DE= 9.98) fue 15% mayor que las de los corredores bloqueados y 54% mayor que las de los controles (Fig. IV. 3A). La biomasa aérea estuvo afectada por la herbivoría y el tránsito ($F_{2,27} = 22.9, p < 0.001$) debido a que en las exclusiones la biomasa se incrementó 3.33 veces respecto de los otros dos tratamientos (Fig. IV. 3B). La diversidad de plantas no resultó afectada por *C. aperea* ($F_{2,27} = 1.8, p > 0.19$), en cambio la riqueza fue afectada por el consumo de las plantas y el tránsito ($F_{2,27} = 13.9, p < 0.001$). La riqueza específica en las exclusiones fue un 77% mayor a la de los controles (Fig. IV. 3C). Finalmente, la acción conjunta de la herbivoría y el tránsito fue necesaria para modificar el ensamble de las especies vegetales ($F_{2,27} = 3.35, p < 0.001$), dado que la composición de los ensambles de especies vegetales dentro de las clausuras fue diferente de los otros dos tratamientos (Fig. IV. 4).

DISCUSIÓN

Las características físicas y biológicas del ambiente fueron modificadas por *C. aperea* tanto a través de mecanismos tróficos (ej. herbivoría) como no tróficos, los cuales, a su vez, actuaron de manera independiente o conjunta. Por medio del consumo directo *C. aperea* afectó notablemente la biomasa aérea de las plantas, mientras que la principal consecuencia del tránsito fue un incremento en la compactación del suelo. Además, se observaron efectos conjuntos entre ambos mecanismos sobre la estructura del ambiente (ej. profundidad del corredor, altura máxima de las plantas) y de la comunidad (ej. composición del ensamble y la riqueza específica).

Numerosas evidencias ponen de manifiesto la importancia de los herbívoros en la estructuración y dinámica de los sistemas naturales terrestres (Huntly 1991, Olf y Ritchie 1998). Particularmente en pastizales, los grandes herbívoros pueden a través del consumo

remover grandes cantidades de biomasa vegetal (McNaughton 1985) o bien inducir el crecimiento de las plantas por medio de las respuestas compensatorias (McNaughton 1979, 1983, Belsky 1986) siendo así capaces de afectar directamente la productividad primaria del ambiente (McNaughton 1979, 1985) y sus funciones ecosistémicas (Augustine y Frank 2001, McNaughton et al. 1997). Por otra parte, los pequeños mamíferos a través de mecanismos tróficos pueden predar selectivamente sobre semillas y plántulas (Drystek y Mac Dougall 2014, Murillo et al. 2007), generar áreas desprovistas de vegetación (Bakker et al. 2003), reducir (Hulme 1996, Alberti et al. 2011b) o no modificar la biomasa vegetal aérea (de Val y Crawley 2005). De esta manera ambos tipos de herbívoros pueden mediar la disponibilidad de luz y la competencia entre plantas por este recurso (Borer et al. 2014) con lo cual cambia el balance extinción-colonización (Olf y Ritchie 1998) afectando luego la composición de las especies (Reichman y Seabloom 2002, Crain y Bertness 2006). Acorde a estos antecedentes, el presente experimento permitió observar como *C. aperea* a través de su actividad trófica modifica considerablemente la estructura de la comunidad vegetal, debido a que más de la mitad de la biomasa aérea total de las plantas fue reducida (Fig. IV. 3B). Asimismo, el ensamble de especies también se vio afectado únicamente por la herbivoría de *C. aperea*. Evidencias previas también han reportado efectos semejantes de pequeños herbívoros sobre la biomasa aérea y la estructura (altura máxima de las plantas) en pastizales costeros (ej. *C. aperea*, Alberti et al. 2011b, *N. granulata*, Alberti et al. 2007, 2008, 2010). Adicionalmente, el presente trabajo muestra que la altura máxima de las plantas también fue afectada por el tránsito de *C. aperea*. (Fig. IV. 3A), sugiriendo que este consumidor además de modificar la estructura vegetal del ambiente a través de su consumo en sí, también puede afectar a los productores primarios por medio de mecanismos de ingeniería ecosistémica.

La magnitud y sentido de los efectos de la ingeniería ecosistémica varían ampliamente según la especie, los procesos ecológicos afectados y el contexto ambiental (Jones et al. 1994,

1997). Numerosas evidencias muestran como los pequeños herbívoros (ej. mamíferos, Crain 2008, Bakker et al. 2006, invertebrados, Alberti et al. 2010, 2011a) pueden afectar procesos físicos (ej. erodabilidad, sedimentación y bioturbación del suelo), químicos (ej. ciclado de nutrientes) y biológicos del sistema (ej. establecimiento de plantas, Coppock et al 1983, Platt 1985). Sin embargo estos efectos en general se encuentran mediados por disturbios en el suelo o el sedimento (ej. construcción de túneles y cuevas, Huntly y Reichman 1994, Reichman y Seabloom 2002). Sin embargo trabajos muy recientes demuestran cómo los grandes herbívoros a través del pisoteo y la compactación del suelo pueden desacelerar los procesos de mineralización de nutrientes (ej. nitrógeno, Schrama et al. 2013a, 2013b). Este nuevo modelo sugiere que a partir de la biocompactación del suelo debido al pisoteo, los grandes herbívoros reducen la disponibilidad de oxígeno y agua en suelos húmedos y áridos respectivamente, desacelerando así las tasas de descomposición y la mineralización del nitrógeno, en consecuencia las comunidades vegetales pueden cambiar su composición (Schrama et al. 2013a, 2013b). Acorde a este nuevo modelo, nuestro experimento demostró que a través del tránsito exclusivamente, *C. aperea* modificó la estructura física del ambiente, dado que incrementó la compactación del suelo en los corredores (Fig. IV. 2) explicando al menos en parte, las disminuciones de la altura máxima y la riqueza de especies en estos ambientes (Fig. IV. 3A y C). Los resultados de este experimento en su conjunto muestran que la importancia relativa de los mecanismos tróficos y no tróficos sobre los productores primarios depende de la variable considerada. Si bien durante este experimento no fueron medidas las tasas de mineralización de nutrientes en los distintos tipos de tratamientos, en el capítulo I sí se ha observado que el contenido de nitrato en los parches abiertos (Fig. I. 3B) resulta el doble que dentro de la matriz y los corredores, micro hábitats que no se diferenciaron entre sí. Por lo tanto al considerar de manera conjunta todos estos resultados, pareciera que el tránsito por parte del cuis no afectaría la mineralización de nutrientes.

Asimismo otros aspectos de la estructura física del ambiente también fueron afectados por *C. aperea*, como por ejemplo la profundidad del corredor la cual probablemente haya sido modificada por la compactación del suelo. No obstante, los efectos del tránsito no se limitaron a los aspectos físicos del sistema, dado que la estructura de la vegetación (ej. altura máxima) y la riqueza de especies de plantas también fueron afectadas, aunque en conjunto con la herbivoría. Lamentablemente, el diseño experimental llevado a cabo, no permitió evaluar la dirección y la importancia relativa de cada mecanismo.

Las consecuencias ecológicas de la dualidad de mecanismos y en particular la biocompactación del suelo y la herbivoría, han sido principalmente estudiadas a partir de la actividad de grandes herbívoros (Schrama et al. 2013a, 2013b, Howison et al. 2015). Por lo tanto, hasta el momento resultan escasas las evidencias que evaluaron de manera conjunta estos mecanismos a partir de pequeños herbívoros. En este contexto, el presente trabajo muestra en principio como los pequeños herbívoros (*C. aperea*) a través del consumo en sí también son capaces de modificar notoriamente la producción primaria, la estructura de la vegetación y la composición de los ensambles de las especies vegetales; y además representa un novedoso aporte dado que demuestra cómo estos roedores no fosoriales, a través del tránsito y la biocompactación del suelo (mecanismo hasta el momento descrito sólo para grandes herbívoros) son capaces de funcionar como ingenieros ecosistémicos con importantes consecuencias ecológicas sobre las especies vegetales.

FIGURAS

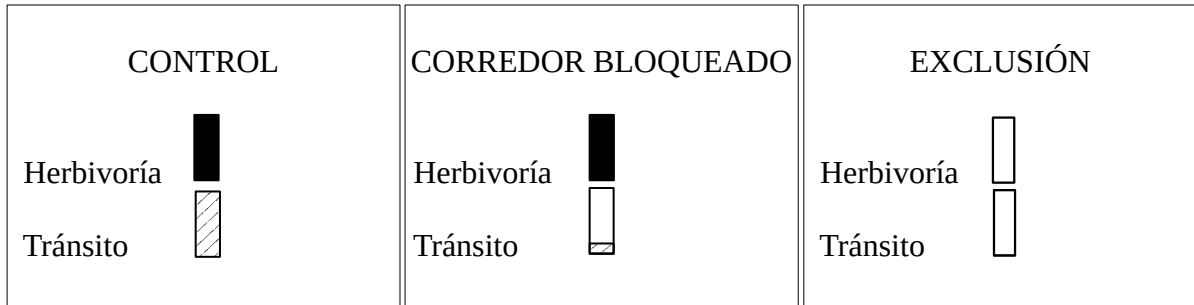


Fig. IV. 1: Esquema que muestra los tres tratamientos definidos en el experimento. Para cada uno se muestra cómo cambia la importancia relativa de los factores: tránsito y herbivoría de *C. aperea*, según el grado de llenado de las barras.

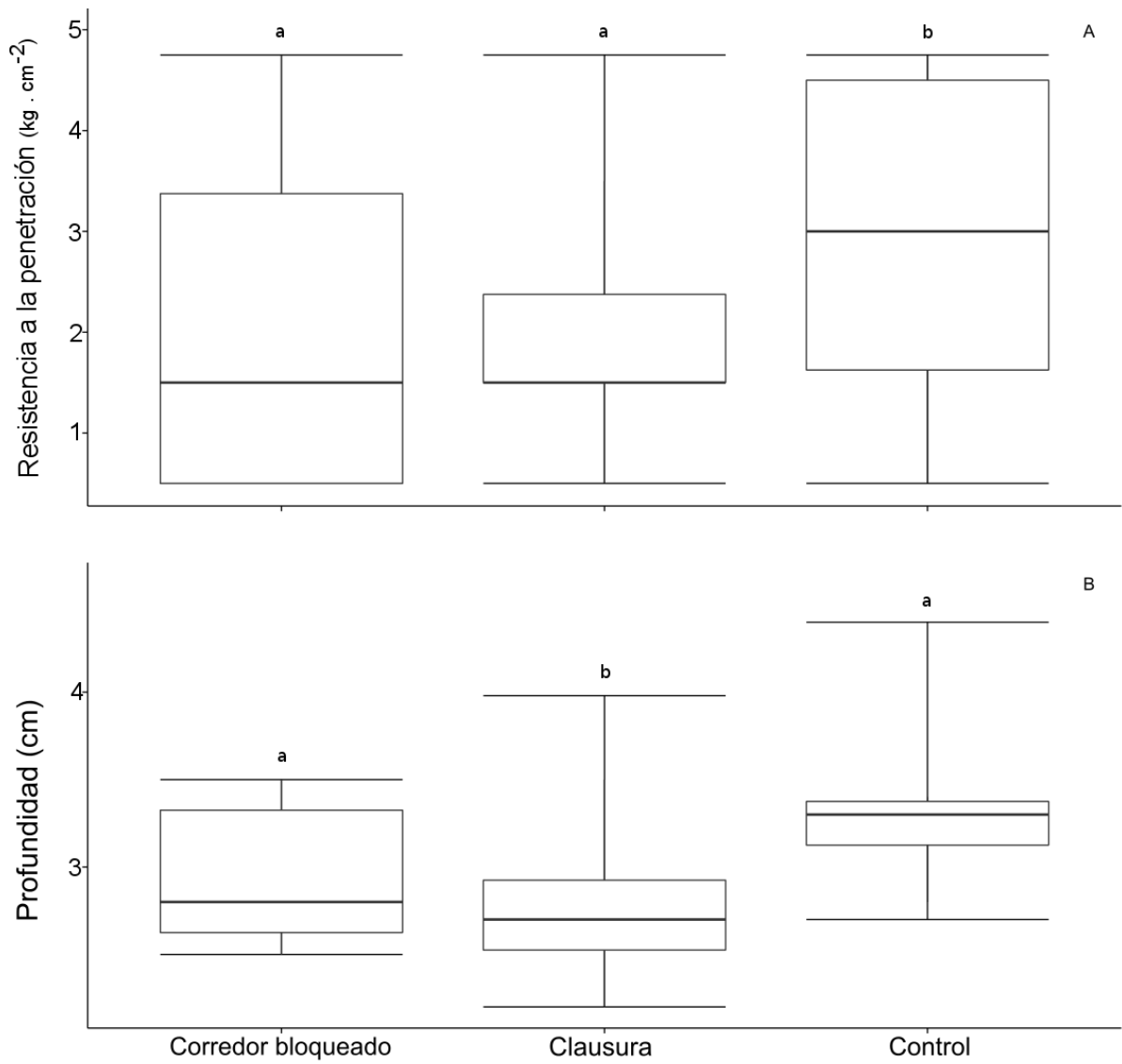


Fig. IV. 2: Efecto de la herbivoría y el tránsito por parte de *C. aperea* sobre (A) la resistencia a la penetración del suelo y (B) la profundidad de los corredores.

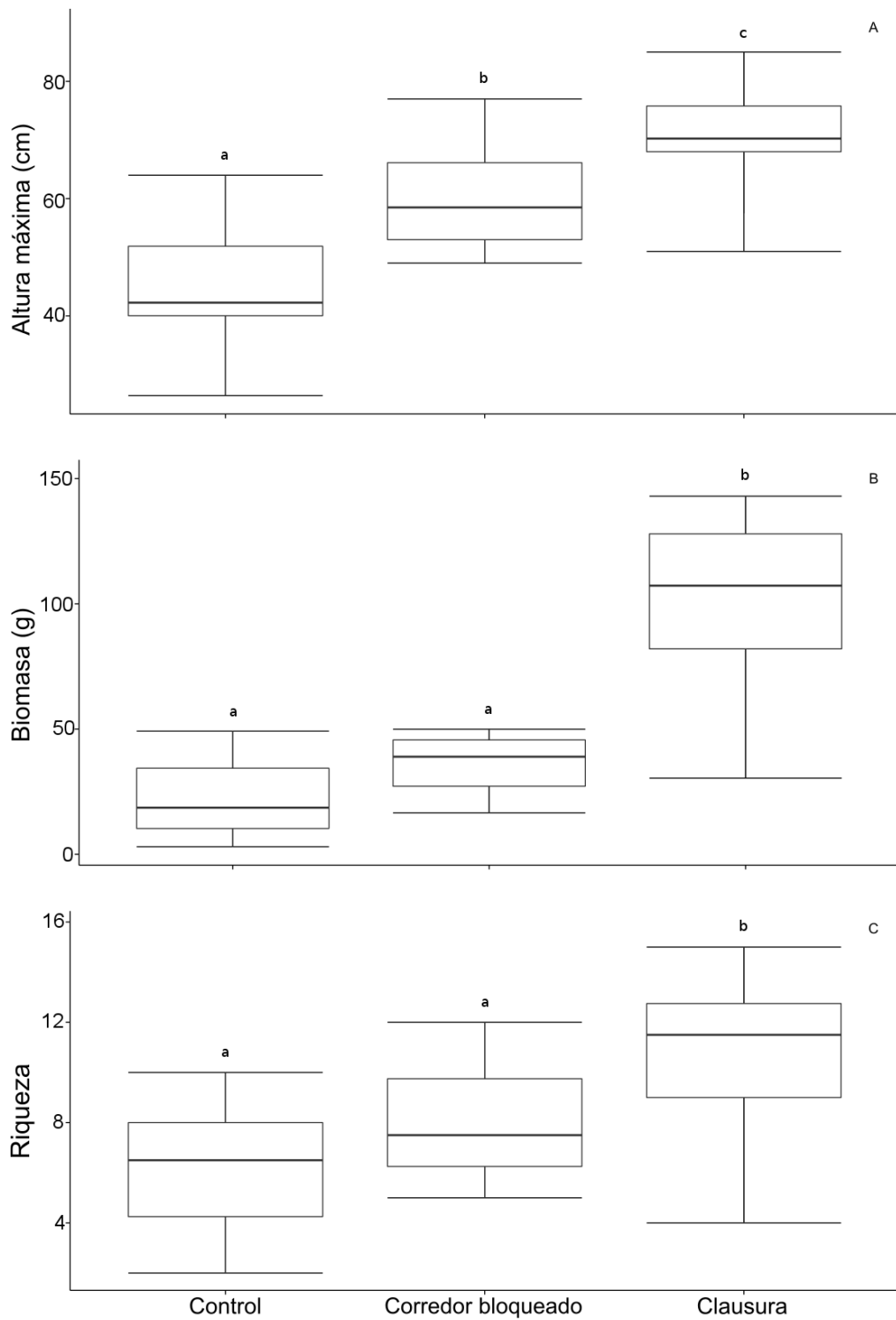


Fig. IV. 3: Efecto de la herbivoría y el tránsito por parte de *C. aperea* sobre, (A) la altura máxima de las plantas, (B) la biomasa aérea y (C) la riqueza de las especies no dominantes.

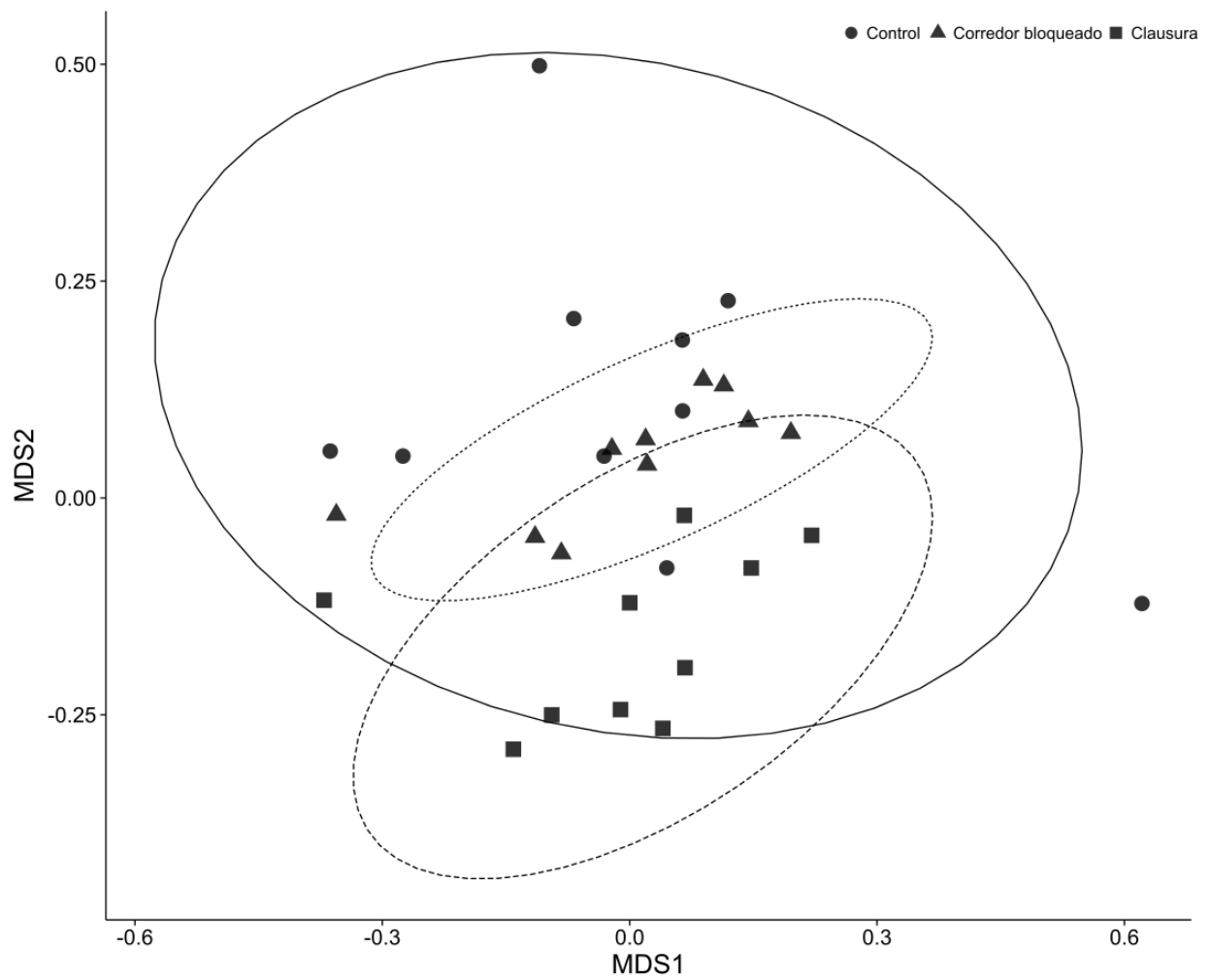


Fig. IV. 4: Análisis multidimensional no métrico que muestra los ensambles de especies no dominantes en los distintos tratamientos de un experimento en el cual se manipularon la herbivoría y el tránsito de *C. aperea*.

DISCUSIÓN GENERAL

Desde el inicio de la Ecología, los ecólogos se han preguntado si es posible encontrar leyes generales en esta ciencia. Esta búsqueda ha generado extensos debates acerca de cuáles son los procesos que controlan la estructura y el funcionamiento de las comunidades naturales. Sin embargo con el correr de los años, y la síntesis de evidencias empíricas, ha revelado que mucho de los aspectos de la ecología dependen del contexto ambiental, el cual además puede cambiar con la escala (ej. Burkepyle y Hay 2006; Hillebrand et al. 2007; Hoeksema et al. 2010). Esta idea se basa en que las comunidades naturales se presentan como sistemas complejos donde existen gran cantidad de interacciones entre sus componentes y donde la magnitud y la dirección de las interacciones dependen del contexto, tanto biótico como abiótico. Particularmente en las marismas saladas, durante mucho tiempo se ha considerado que los factores físicos eran los que principalmente controlaban la estructura y el funcionamiento de estas comunidades (Odum 1988; Adam 1993). Sin embargo, décadas atrás numerosas evidencias que consideraron una mayor amplitud de las condiciones ambientales (físicas y biológicas) demostraron que la herbivoría también puede resultar una importante fuerza controladora, capaz de modificar estos sistemas (Silliman et al. 2005, Kuijper y Bakker 2003). No obstante, además de los efectos tróficos que los herbívoros suelen ejercer en las marismas, también se han reportado mecanismos no tróficos a través de los cuales estos consumidores afectan las propiedades físicas y biológicas de las marismas. Los resultados de esta tesis se acoplan a estos antecedentes al mostrar que los efectos tróficos y no tróficos por parte de *C. aperea* sobre la estructura de la vegetación y el funcionamiento del sistema dependen de las condiciones del entorno, que el consumo de las plantas por parte de *C.*

aperea es el principal proceso de lo evaluado que controla la abundancia y la distribución de *S. densiflora* y demás especies no dominantes, que bajo ciertas condiciones, la acción conjunta de los efectos tróficos y los no tróficos puede afectar tanto la diversidad como la composición de los ensamblajes de especies vegetales, y que los mecanismos no tróficos por sí solos, únicamente mostraron efectos locales sobre ciertas propiedades del suelo (Fig. 3).

La herbivoría ha sido extensamente estudiada en sistemas terrestres (McNaughton 1985, Olf y Ritchie 1998, Hillebrand et al. 2007), marinos (Estes et al. 2004) e intermareales (Mengue 1982). Numerosos trabajos han evaluado principalmente los efectos de la actividad trófica por parte de grandes (Milchunas y Lauenroth 1993, Cingolani et al. 2005) y medianos herbívoros (van der Wal et al. 1999) así como también de invertebrados (Alberti et al. 2008, 2011a), y en comparación pocos estudios han sido realizados en torno a pequeños mamíferos (Bakker et al. 2003, 2006). Incluso, los efectos no tróficos por parte de los pequeños herbívoros clásicamente no han sido considerados, excepto aquellos casos en los cuales estos animales generan disturbios en el suelo como por ejemplo la construcción de túneles y cuevas (Reichman y Seabloom 2002, Olf y Ritchie 1998) o la endozoocoria (Malo y Suarez 1995, 1996, pero ver Gálvez-Bravo et al. 2011). En este sentido, la presente tesis representa un importante aporte dado que ha evaluado de manera conjunta los efectos de ambos mecanismos sobre la comunidad vegetal y en diferentes contextos ecológicos, evaluando además sus importancias relativas. Sus distintos capítulos han mostrado la importancia del rol que desempeña *C. aperea* sobre el funcionamiento y la estructura del sistema a través de los cambios en la vegetación y en el ambiente físico del sistema (Fig. IV. 2). Los resultados de esta tesis muestran que *C. aperea* a través del consumo directo, controla fuertemente a la producción primaria y la estructura de la vegetación (capítulo II y III). Los efectos negativos de *C. aperea* sobre *S. densiflora* se podrían traducir en una considerable fragmentación de la matriz de *S. densiflora*, y su posible integración o transformación hacia los otros tipos de

micro hábitats (parches abiertos o corredores). Curiosamente, la cantidad de biomasa vegetal aérea removida por *C. aperea*, supera ampliamente a la reportada por parte de herbívoros de mayor tamaño en marismas europeas (Kuijper y Bakker 2005) y resulta semejante a las cantidades consumidas por herbívoros medianos en marismas de América del norte (Cargill y Jefferies 1984). Estos cambios además mostraron implicancias directas sobre las condiciones físicas del ambiente, dado que en presencia de *C. aperea* se incrementó la disponibilidad de luz (capítulo II). De esta manera, *C. aperea* favorece indirectamente a las especies no dominantes debido a que la cobertura de estas plantas se relacionó negativamente con la cobertura de *S. densiflora* (capítulo II). Esto sugiere que *C. aperea* al mediar la disponibilidad de luz (capítulo I), podría afectar la competencia entre *S. densiflora* y las demás especies.

Más allá de los fuertes y consistentes cambios ejercidos por la herbivoría en todos los micro hábitats, bajo ciertas condiciones las heces de *C. aperea* modificaron el contenido de nutrientes en el suelo (ej. fosfato y nitrato, capítulo I). Sin embargo, la deposición de heces no mostró ningún efecto sobre el crecimiento de las plantas ni la composición de los ensambles de especies (capítulo II y III). Estos resultados se contraponen con los efectos observados por parte de otros herbívoros a través de sus heces (Bazely y Jefferies 1985, Willot et al. 2000). Sin embargo, al comparar las heces frescas de *C. aperea* con las de otros herbívoros (Williams y Haynes 1995, Willot et al. 2000, McDowell y Stewart 2005, Guernsey et al. 2015) las heces de cuis presentan contenidos de nutrientes mucho más bajos, lo cual podría explicar la falta de efecto de las mismas sobre la vegetación. Otras hipótesis alternativas son, (1) los microorganismos del suelo son quienes utilizan principalmente el fosfato aportado al sistema por parte de las heces o que (2) procesos químicos (ej. cambio de Ph) y físicos que ocurren en el suelo (ej. lixiviación) reducen la disponibilidad de fosfato en el suelo para las plantas. Finalmente, *C. aperea* a través del tránsito compactó el suelo y a través del tránsito y la herbivoría modificó la composición de los ensambles de especies. Estos resultados son

novedosos dado que recientemente se ha sugerido que la compactación del suelo por parte de los grandes herbívoros puede reducir la aireación y el contenido de agua en el suelo, afectando luego la disponibilidad de nutrientes para las plantas y modificando la composición de la comunidad vegetal (Schrama et al. 2013a, 2013b). Sin embargo, hasta el momento se desconocían efectos similares por parte de pequeños mamíferos. Finalmente, los efectos de *C. aperea* sobre la diversidad de las especies vegetales cambiaron en función del contexto (tipo de micro hábitat) dado que los cambios sobre la riqueza y la diversidad fueron nulos dentro de la matriz de *S. densiflora*, negativos sobre la riqueza dentro de los corredores y negativos sobre ambas variables dentro de los parches abiertos (Fig. 2).

En conclusión, de manera similar a otras comunidades vegetales (Willot et al. 2000) y al menos dentro de una escala espacial de micro-sitio, los efectos no tróficos de *C. aperea* deben ser considerados, dado que estos mecanismos, en conjunto con la herbivoría, pueden modificar la composición y la diversidad de especies vegetales. Es muy probable que *C. aperea*, a través de su actividad trófica, sea la principal fuerza controladora de la estructura del ambiente (Fig. 3), fragmentando fuertemente la matriz de *S. densiflora*. Esta idea se basa en que los parches de *S. densiflora* disturbados, difícilmente regresan a su condición original en presencia de herbívoros, con lo cual *C. aperea* podría conducir y mantener a la comunidad vegetal dentro de los denominados estados alternativos (Gedan et al. 2009, Daleo et al. 2014). Sin embargo, todos estos efectos dependen nuevamente del contexto ya que la abundancia y el uso de hábitat por parte de los herbívoros suelen cambiar a lo largo del tiempo debido a diferentes procesos ecológicos como por ejemplo la disponibilidad de recursos (Meserve 1981) o la predación (Gutierrez et al. 1997, Korpimaki y Krebs 1996). En consecuencia, los efectos producidos por parte de los herbívoros sobre el sistema y particularmente sobre la vegetación, también suelen presentar variaciones temporales (Weltzing et al. 1997). Acorde a esto, la abundancia de *C. aperea* dentro del área de estudio ha mostrado una gran variabilidad

tanto espacial cómo a lo largo de las estaciones climáticas y los años (capítulo I) lo cual permitiría la dominancia de *S. densiflora* así como también se podrían esperar variaciones en la dirección y la magnitud de los efectos tróficos y no tróficos observados. Los resultados de esta tesis contribuyen al entendimiento de los mecanismos mediante los cuales los pequeños herbívoros pueden controlar el funcionamiento de las marismas de esta región y en menor medida, de las comunidades naturales en general.

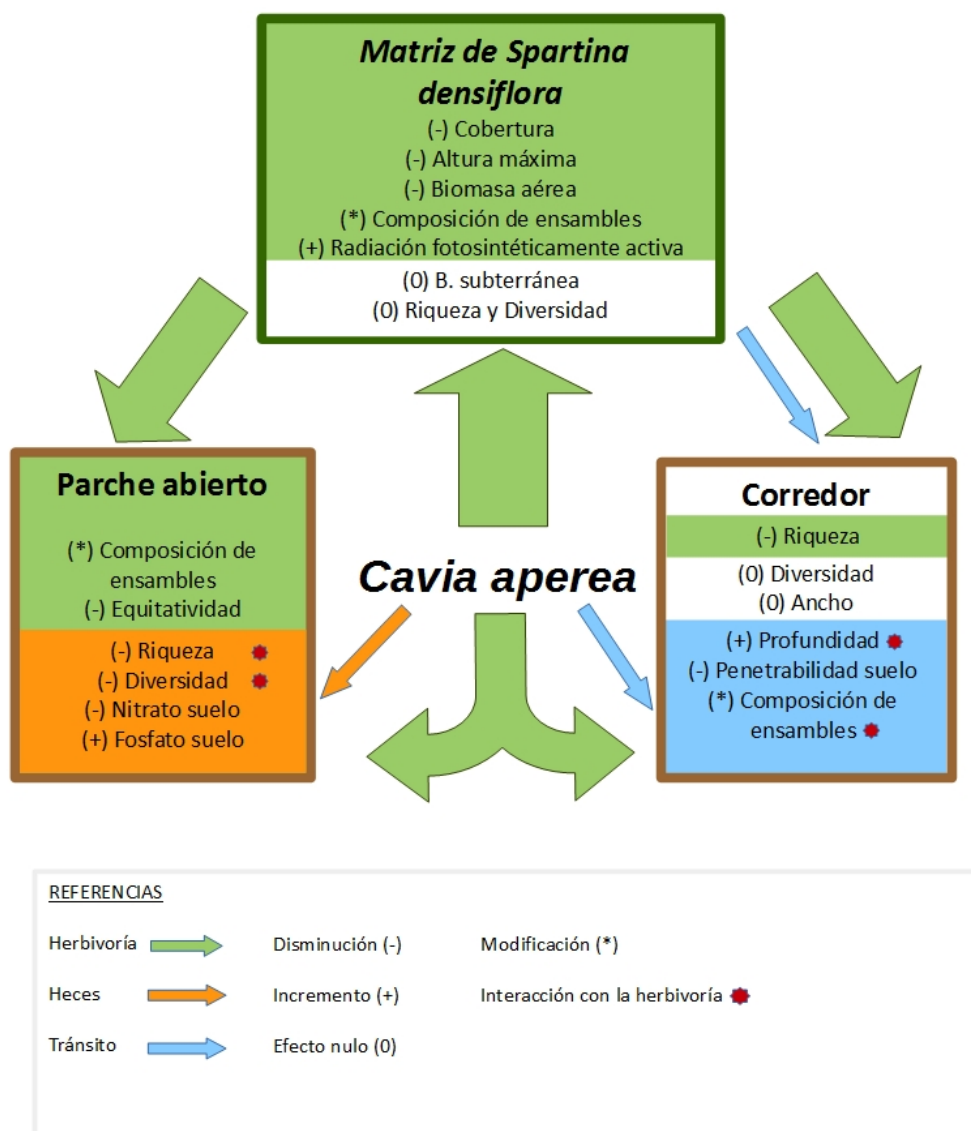


Fig. 3: Esquema que sintetiza la importancia relativa de los diferentes mecanismos tróficos y no tróficos a través de los cuales *C. aperea* afecta la vegetación y el medio físico dentro de los tres micro hábitats definidos para el área de estudio.

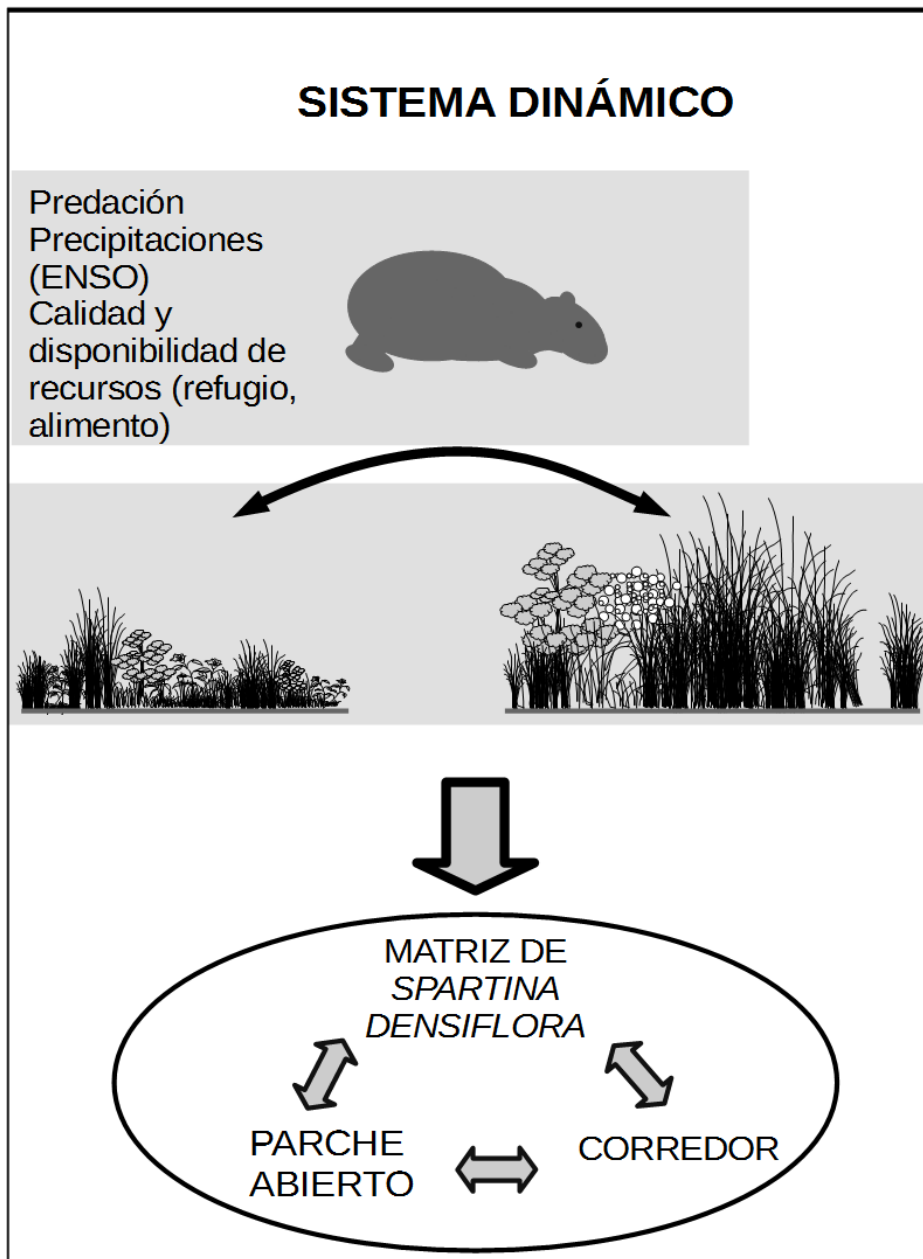


Fig. 4: Modelo que representa como la herbivoría de *C. aperea* puede afectar la producción primaria y estructura del sistema. Una intensa herbivoría promovería la fragmentación de la matriz de *S. densiflora* o su conversión a los otros dos tipos de micro hábitats. Sin embargo existen otros factores de mayor escala capaces de modular la intensidad de la herbivoría.



Fig. 5: Factores ecológicos que afectan el crecimiento, la reproducción y la supervivencia de *S. densiflora*, y en consecuencia modulan la estructura y el funcionamiento del sistema de estudio. Entre estos proceso también se encuentra la herbivoría de parte *C. aperea*.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adam, P., 1993. Saltmarsh ecology. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Alberti, J., M. Escapa, P. Daleo, O. Iribarne, B. Silliman y M. Bertness, 2007. Local and geographic variation in grazing intensity by herbivorous crabs in SW Atlantic salt marshes. *Marine Ecology Progress Series* 349:235–243.
- Alberti, J., M. Escapa, O. Iribarne, B. Silliman y M. Bertness, 2008. Crab herbivory regulates plant facilitative and competitive processes in argentinean marshes. *Ecology* 89:155–164.
- Alberti, J., A. M. Casariego, P. Daleo, E. Fanjul, B. Silliman, M. Bertness y O. Iribarne, 2010. Abiotic stress mediates top-down and bottom-up control in a Southwestern Atlantic salt marsh. *Oecologia* 163:181–191.
- Alberti, J., J. Cebrian, A. M. Casariego, A. Canepuccia, M. Escapa y O. Iribarne, 2011 a. Effects of nutrient enrichment and crab herbivory on a SW Atlantic salt marsh productivity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 405:99–104.
- Alberti, J., A. Canepuccia, J. Pascual, C. Pérez y O. Iribarne, 2011 b. Joint control by rodent herbivory and nutrient availability of plant diversity in a salt marsh-salty steppe transition zone. *Journal of Vegetation Science* 22:216–224.
- Anderson, M., 2001. A new method for non parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32-46.

- Andresen, H., J. P. Bakker, M. Brongers, B. Heydemann y U. Irmeler, 1990. Long term changes of salt marsh communities by cattle grazing. *Vegetatio* 89:137-148.
- Augustine, D. J. y D. A. Frank, 2001. Effects of migratory grazers on spatial heterogeneity of soil nitrogen properties in a grassland ecosystem. *Ecology* 82:3149–3162.
- Augustine, D. J. y S. J. McNaughton, 2006. Interactive effects of ungulate herbivores, soil fertility and variable rainfall on ecosystem processes in a semi-arid savanna. *Ecosystems* 9:1242-1256.
- Austin, A. T. y O. E. Sala, 2002. Carbon and nitrogen dynamics across a natural precipitation gradients in Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 13:351-360.
- Bagchi, S., T. Namgail y M. E. Ritchie, 2006. Small mammalian herbivores as mediators of plant community dynamics in the high-altitude arid rangelands of Trans-Himalaya. *Biological conservation* 127: 438-442.
- Bakker, J. P., 1985. The impact of grazing on plant communities, plant populations and soil conditions on salt marshes. *Vegetatio* 62:391–398.
- Bakker, J. P., 1989. Nature management by grazing and cutting. *Geobotany*, 14. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holanda.
- Bakker, J. P., J. de Leeuw, K. S. Dijkema, P. C. Leendertse, H. H. T. Prins y J. Rozema, 1993. Salt marshes along the coast of The Netherlands. *Hydrobiologia* 265:73–95.

- Bakker, E. S., H. Olf, M. Boekhoff, J. M. Gleichman y F. Berendse. 2003. Impact of herbivores on nitrogen cycling: contrasting effects of small and large species. *Oecologia* 138:91–101.
- Bakker, J.P., D. Bos y Y. de Vries, 2003. To graze or not to graze: that is the question. En: Wolff W. J., K. Essink, A. Kellerman y M. A. van Leeuwen (Eds.). *Challenges to the Wadden Sea, Proceedings of the 10th International Scientific Wadden Sea Symposium*. Groningen, Holanda, pp. 67–88.
- Bakker, E. S., M. E. Ritchie, H. Olf, D. G. Milchunas y J. M. H. Knops, 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters* 9:780–788.
- Bardgett, R. D. y K. F. Chan, 1999. Experimental evidence that soil fauna enhance nutrient mineralization and plant nutrient uptake in montane grassland ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 31:1007–1014.
- Bardgett, R. D., D. A. Wardle y G. W. Yeates, 1998. Linking above-ground and below-ground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology and Biochemistry* 30:1867–1878.
- Bardgett, R. D. y D. A. Wardle, 2003. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84:2258–2268.
- Bazely, D. R. y R. L. Jefferies, 1985. Goose Faeces: A Source of Nitrogen for Plant Growth in a Grazed Salt Marsh. *Journal of Applied Ecology* 22:693–703.
- Belsky, A. J., 1986. Does Herbivory Benefit Plants? A Review of the Evidence. *The American Naturalist* 127:870–892.

Bertness, M. D. y S. W. Shumway, 1993. Competition and facilitation in marsh plants.

The American Naturalist 142:718–724.

Bertness, M. D., C. Crain, C. Holdredge y N. Sala, 2008. Eutrophication and consumer

control of New England salt marsh primary productivity. Conservation Biology

22:131–139.

Bilenca, D. N., E. A. Cittadino y F. O. Kravetz, 1995. Influencia de la actividad de

Cavia aperea sobre la estructura del habitat y la distribución de *Akodon azarae* y

Oryzomys flavescens (Rodentia: Caviidae, Muridae) en bordes de cultivos de la

región pampeana (Argentina). Iheringia Serie Zoologia 79: 67-75.

Bonan G. B., 1990. Carbon and nitrogen cycling in North America boreal forest.

Biogeochemistry 10:1-28.

Bonaventura, S.M., V. Pancotto, R. Vicari, N. Madanes y M. Bellocq, 2003.

Demography and microhabitat use of the wild guinea pig (*Cavia aperea*) in

freshwater *Spartina densiflora* marshes in Argentina. Acta Zoologica. Sinica.

49:20–31.

Borer, E.T., E. W. Seabloom, D. S. Gruner, W. S. Harpole, H. Hillebrand, E. M. Lind,

P. B. Adler, J. Alberti, T. M. Anderson, J. D. Bakker, L. Biederman, D.

Blumenthal, C. S. Brown, L. A. Brudvig, Y. M. Buckley, M. Cadotte, C. Chu, E.

E. Cleland, M. J. Crawley, P. Daleo, E. I Damschen, K. F. Davies, N. M. De

Crappeo, G. Du, J. Firn, Y. Hautier, R. W. Heckman, A. Hector, J. Hilleris

Lambers, O. Iribarne, J. A Klein, J. M. H. Knops, K. J. La Pierre, A. D. B.

Leakey, W. Li, A. S. MacDougall, R. L. McCulley, B. A. Melbourne, C. E.

Mitchell, J. L. Moore, B. Mortensen, L. R. O'Halloran, J. L. Orrock, J. Pascual, S. M. Prober, D. A. Pyke, A. C. Risch, M. Schuetz, M.D. Smith, C. J. Stevens, L. L. Sullivan, R. J. Williams, P. D. Wragg, J. P. Wright y L. H. Yang, 2014.
Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation.
Nature 508:517-520.

Bortolus, A., 2006. The austral cordgrass *Spartina densiflora* Brong.: its taxonomy, biogeography and natural history. Journal of Biogeography 33:158–168.

Bos, D., J. P. Bakker, Y. de Vries y S. van Lieshout, 2002. Long-term vegetation changes in experimentally grazed and ungrazed back-barrier marshes in the Wadden Sea. Applied Vegetation Science 5:45–54.

Botto, F., I. Valiela, O. Iribarne, P. Martineto y J. Alberti 2005. Impact of burrowing crabs on C and N sources, control and transformations in sediments and food webs os SW Atlantic estuaries. Marine Ecology Progress Series 293:155-164.

Burke, I. C., W. K. Lauenroth y W. J. Parton, 1997. Regional and temporal variation in net primary production and nitrogen mineralization in grasslands. Ecology 78:1330–1340.

Burkepile, D. E. y M. E. Hay, 2006. Herbivory vs. nutrient control of marine primary producers: context-dependent effects. Ecology 87:3128-3139.

Callaway, R. M. y S. C. Pennings, 2000. Facilitation may buffer competitive effects: Indirect and diffuse interactions among salt marsh plants. The American Naturalist 156:416-424.

- Callaway, R. M., D. Kikodze, M. Chiboshvili y L. Khetsuriani, 2005. Unpalatable plants protect neighbors from grazing and increase plant community diversity. *Ecology* 86:1856–1862.
- Canepuccia, A. D., J. Alberti, P. Daleo, J. Pascual, J. Farina y O. Iribarne, 2010 a. Ecosystem engineering by burrowing crabs increases cordgrass mortality caused by stem-boring insects. *Marine Ecology Progress Series* 404:151-159.
- Canepuccia, A. D., J. Alberti, J. Pascual, G. Alvarez, J. Cebrian y O. Iribarne, 2010 b. ENSO episodes modify plant/terrestrial–herbivore interactions in a southwestern Atlantic salt marsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 396:42–47.
- Cargill, S. M. y R. L. Jefferies, 1984. The Effects of Grazing by Lesser Snow Geese on the Vegetation of a Sub- Arctic Salt Marsh. *Journal of Applied Ecology* 21:669–686.
- Cassini, M. H., 1995. Ecología alimentaria de *Cavia*: integrando la ecología comportamental a la ecología de poblaciones. *Marmosiana* 94-103.
- Cassini, M.H. y M. L. Galante, 1992. Foraging under predation risk in the wild guinea pig: the effect of vegetation height on habitat utilization. *Annales Zoologici Fennici* 4: 289-294.
- Chaneton, E. J. y J. M. Facelli, 1991. Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio* 93:143-155.

- Chase, J. M., M. A. Leibold, A. L. Downing y J. B. Shurin, 2000. The effects of productivity, herbivory, and plant species turnover in grassland food webs. *Ecology* 81:2485–2497.
- Cingolani, A. M., I. Noy-Meir y S. Díaz, 2005. Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications* 15:757-773.
- Coppock, D. L., J. K. Detling, J. E. Ellis y M. I. Dyer, 1983. Plant-herbivore interactions in an Nort American mixed-grass praire. *Oecología* 56:1-9.
- Crain, C. M., 2008. Interactions between marsh plant species vary in direction and strength depending on environmental and consumer context. *Journal of Ecology* 96:166–173.
- Crain, C. M. y M. D. Bertness, 2006. Ecosystem engineering across environmental gradients: implications for conservation and management. *Bioscience* 56:211-218.
- Crawley, M. J., 1989. The relative importance of vertebrate and invertebrate herbivores in plant population dynamics. En: Bernays E. A. (Ed.). *Insect-plant interactions*. CRC Press, Boca Ratón, Florida, Estados Unidos de Norteamérica, pp. 45-71.
- Crooks, K. R. y M. E. Soulé, 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400:563-566.
- Cumming, D. H. M. y G. S. Cumming, 2003. Ungulate community structure and ecological processes: body size, hoof area and trampling in african savannas. *Oecologia* 134:560–568.

- Cyr, H. y M. Face, 1999. Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. *Nature* 361: 148-150.
- Dadkhah, M. y G. F. Gifford, 1980. Influence of vegetation, rock cover, and trampling on infiltration rates and sediment production. *Water Resources Bulletin* 16:979–986.
- Daehler, C. C. y D. R. Strong, 1995. Impact of high herbivore densities on introduced smooth cordgrass, *Spartina alterniflora*, invading San Francisco Bay, California. *Estuaries* 18: 409-417.
- Dai, X., 2000. Impact of cattle dung deposition on the distribution pattern of plant species in an alvar limestone grassland. *Journal of Vegetation Science* 11:715–724.
- Dai, T. y G. Wiegert, 1996. Estimation of the primary productivity of *Spartina alterniflora* using a canopy model. *Ecography* 19:410-423.
- Daleo, P., J. Alberti, A. Canepuccia, M. Escapa, E. Fanjul, B. R. Silliman, M. D. Bertness y O. Iribarne, 2008. Mycorrhizal fungi determine salt-marsh plant zonation depending on nutrient supply. *Journal of Ecology* 96:431–437.
- Daleo, P. y O. Iribarne, 2009. The burrowing crab *Neohelice granulata* affects the root strategies of the cordgrass *Spartina densiflora* in SW Atlantic salt marshes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 373:66–71.

- Daleo, P., B. Silliman, J. Alberti, M. Escapa, A. Canepuccia, N. Peña y O. Iribarne, 2009. Grazer facilitation of fungal infection and the control of plant growth in south-western Atlantic salt marshes. *Journal of Ecology* 97:781–787.
- Daleo, P., J. Alberti y O. Iribarne, 2011. Crab herbivory regulates re-colonization of disturbed patches in a southwestern Atlantic salt marsh. *Oikos* 120:842–847.
- Daleo, P., J. Alberti, J. Pascual, A. Canepuccia y O. Iribarne, 2014. Herbivory affects salt marsh succession dynamics by suppressing the recovery of dominant species. *Oecologia* 175:335–343.
- Daleo, P., J. Alberti, C. M. Bruschetti, J. Pascual, O. Iribarne y B. R. Silliman, 2015. Physical stress modifies top-down and bottom-up forcing on plant growth and reproduction in a coastal ecosystem. *Ecology* 96:2147–2156.
- de Mazancourt, C., M. Loreau y L. Abbadie, 1998. Grazing optimization and nutrient cycling : When do herbivores enhance plant production? *Ecology* 79:2242–2252.
- de Mazancourt, C., M. Loreau y L. Abbadie, 1999. Grazing optimization and nutrient cycling: potential impact of large herbivores in a savanna system. *Ecological Applications* 9:784–797.
- de-Val, E. y M. J. Crawley, 2005. What limits herb biomass in grasslands: Competition or herbivory? *Oecologia* 142:202–211.
- Dickman, C. R., 1992. Predation and habitat shift in the house mouse, *Mus domesticus*. *Ecology* 73:313-322.

- Drystek, E. y A. S. MacDougall, 2014. Granivory reduces biomass and lignin concentrations of plant tissues during grassland assembly. *Basic and Applied Ecology* 15:142-150.
- Dwire, K., J. B. Kauffman, E. N. J. Brookshire y J. E. Baham, 2004. Plant biomass and species composition along an environmental gradient in montane riparian meadows. *Oecologia*, 139:309–17.
- Eadie, W. R., 1953. Response of *Microtus* to vegetative cover. *Journal of Mammalogy* 34:263-264.
- Ellison, A. M., 1987. Effects of competition, disturbance, and herbivory on *Salicornia europaea*. *Ecology* 68:576-586.
- Emery, S. M. y K. L. Gross, 2007. Dominant species identity, not community evenness, regulates invasion in experimental grassland plant communities. *Ecology* 88:954–964.
- Estes, J. A., M. T. Tinker, T. M. Williams y D. F. Doak. 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science* 282:473–476.
- Estes, J. A., E. M. Danner, D. F. Doak, B. Konar, A. M. Springer, P. D. Steinberg, M. T. Tinker y T. M. Williams, 2004. Complex trophic interactions in kelp forest ecosystems. *Bulletin of Marine Science* 74:621–638.
- Estes, J. A., J. Terborgh, J. S. Brashares, M. E. Power, J. Berger, W. J. Bond, S. R. Carpenter, T. E. Essington, R. D. Holt, J. B. C. Jackson, R. J. Marquis, L. Oksanen, T. Oksanen, R. T. Paine, E. K. Pikitch, W. J. Ripple, S. A. Sandin, M.

- Scheffer, T. W. Schoener, J. B. Shurin, A. R. E. Sinclair, M. E. Soulé, R. Virtanen y D. A. Wardle, 2011. Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science* 333:301–306.
- Ewing, K., 1983. Environmental controls in Pacific Northwest intertidal marsh plant communities. *Canadian Journal of Botany* 61:1105–1116.
- Fanjul, E., M. A. Grela y O. Iribarne, 2007. Effects of the dominant SW Atlantic intertidal burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on sediment chemistry and nutrient distribution. *Marine Ecology Progress Series* 341:177–190.
- Fanjul, E., M. A. Grela, A. Canepuccia y O. Iribarne, 2008. The Southwest Atlantic intertidal burrowing crab *Neohelice granulata* modifies nutrient loads of phreatic waters entering coastal area. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79:300–306.
- Faraway, J. J., 2006. Extending the linear model with R: generalized linear, mixed effects and nonparametric regression models. Chapman & Hall/ CRC. Boca Raton, Florida, Estados Unidos de Norteamérica.
- Ford, M. A. y J. B. Grace, 1998. Effects of vertebrate herbivores on soil processes, plant biomass, litter accumulation and soil elevation changes in a coastal marsh. *Journal of Ecology* 86:974–982.
- Frank, D. A., 2005. The interactive effects of grazing ungulates and aboveground productions on grasslands diversity. *Oecologia* 143:629-634.
- Frank, D. A. y P. M. Groffman, 1998. Denitrification in a semi-arid grazing ecosystem. *Oecologia* 117:564–569.

- Frost, C. J. y M. D. Hunter, 2007. Recycling of nitrogen in herbivore feces: plant recovery, herbivore assimilation, soil retention, and leaching losses. *Oecologia* 151:42–53.
- Furbish, C. E. y M. Albano, 1994. Selective herbivory and plant community structure in a mid-Atlantic salt marsh. *Ecology* 75:1015–1022.
- Galante, M. L. y M. H. Cassini, 1994. Seasonal variations of a cavy population in the Pampa region, east-central, Argentina. *Mammalia* 58:549-556.
- Gálvez-Bravo, L., A. López-Pintor, S. Rebollo y A. Gómez-Sal, 2011. *Journal of Arid Environments* 75:779-786.
- García-Robledo, E., A. Corzo y S. Papaspyrou, 2014. A fast and direct spectrophotometric method for the sequential determination of nitrate and nitrite at low concentrations in small volumes. *Marine Chemistry* 162:30-36.
- Gedan, K. B., C. M. Crain y M. D. Bertness, 2009. Small-Mammal Herbivore Control of Secondary Succession in New England Tidal Marshes. *Ecology* 90:430–440.
- Girardin, C. A. J., Y. Malhi, L. E. O. C. Aragão, M. Mamani, W. Huaraca Huasco, L. Durand, K. J. Feeley, J. Rapp, J. E. Silva-Espejo, M. Silman, N. Salinas y R.J. Whittaker, 2010. Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. *Global Change Biology* 16:3176–3192.
- Gough, L. y J. B. Grace, 1998. Herbivore effects on plant species density at varying productivity levels. *Ecology* 79:1586–1594.

- Grant, R. F., R. C. Izaurralde y D. S. Chanasyk, 1990. Soil temperature under conventional and minimum tillage: simulation and experimental verification. *Canadian Journal of Soil Science* 70:289-304.
- Gruner, D. S. y A. D. Taylor, 2006. Richness and species composition of arboreal arthropods affected by nutrients and predators: a press experiment. *Oecologia* 147:714-724.
- Guernsey, N. C., K. A. Lohse y R. T. Bowyer, 2015. Rates of decomposition and nutrient release of herbivore inputs are driven by habitat microsite characteristics. *Ecological Research* 30:951–961.
- Guichón, M. L y M. H. Cassini. 1998. Role of diet selection in the use of habitat by pampas cavies *Cavia aperea pamparum* (Mammalia, Rodentia). *Mammalia* 62:23-35.
- Gutierrez, J. R., P. L. Meserve, S. Herrera, L. C. Contreras y F. M. Jaksic, 1997. Effects of small mammals and vertebrate predators on vegetation in the Chilean semiarid zone. *Oecologia* 109: 398–406.
- Hamilton III, E. W. y D. A. Frank, 2001. Can plants stimulate soil microbes and their own nutrient supply? evidence from a grazing tolerant grass. *Ecology* 82:2397–2402.
- Hanley, M. E., M. Fenner y P. J. Edwards, 1996. The effect of mollusc grazing on seedling recruitment in artificially created grassland gaps. *Oecologia* 106:240-246.

- Hillebrand, H., D. S. Gruner, E. T. Borer, M. E. S. Bracken, E. E. Cleland, J. J. Elser, W. S. Harpole, J. T. Ngai, E. W. Seabloom, J. B. Shurin y J. E. Smith, 2007. Consumer versus resource control of producer diversity depends on ecosystem type and producer community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104:10904–10909.
- Hillebrand, H., D. M. Bennett y M. W. Cadotte, 2008. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology* 89:1510–1520.
- Hoeksema, J.D., V.B. Chaudhary, C.A. Gehring, N.C. Johnson, J. Karst, R.T. Koide, A. Pringle, C. Zabinski, J.D. Bever, J.C. Moore, G.W.T. Wilson, J.N. Klironomos y J. Umbanhowar. 2010. A metaanalysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology Letters* 13:394–407.
- Hofmann, M. y J. Isselstein, 2004. Seedling recruitment on agriculturally improved mesic grassland: the influence of disturbance and management schemes. *Applied Vegetation Science* 7:193-200.
- Holland, E. A. y J. K. Detling, 1990. Plant response to herbivory and belowground nitrogen cycling. *Ecology* 71:1040-1049.
- Howison, R. A., H. Olf, R. Steever y C. Smit, 2015. Large herbivores change the direction of interactions within plant communities along a salt marsh stress gradient. *Journal of Vegetation Science* 26:1159-1170.
- Hulme, E. 1996. Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. *Journal of Ecology* 84:609–615.

- Huntly, N., 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:477–503.
- Huntly, N. y O. J. Reichman, 1994. Effects of subterranean mammalian herbivores on vegetation. *Journal of Mammalogy* 75:852-859.
- Iribarne, O. O. (Ed), 2001. Reserva de Biósfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas. Universidad Nacional de Mar del Plata, Editorial Martin. Mar del Plata, Argentina.
- Isacch, J. P. y D. A. Cardoni, 2011. Different grazing gtrategies are necessary to conserve endangered grassland birds in short and tall salty grasslands of the flooding pampas. *The Condor* 113:724–734.
- Isacch, J. P., M. S. Bó, V. M. Comparatore, L. P. Herrera, R. J. Vargas y M. Martinez. 2001. Las aves de los pastizales costeros del sudeste de la provincia de Buenos Aires. En: Iribarne, O. (Ed.). Reserva de Biosfera Mar Chiquita. Características físicas, biológicas y ecológicas. Universidad Nacional de Mar del Plata, Editorial Martín. Mar del Plata, Argentina, pp. 269-285.
- Isacch, J. P., C. S. B. Costa, L. Rodriguez-Gallego, D. Conde, M. Escapa, D. A. Gagliardini y O. Iribarne, 2006. Distribution of salt marsh plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradient on the southwest Atlantic coast. *Journal of Biogeography* 33:888-900.
- Jefferies, R. L. 1980. The role of organic solutes in osmoregulation in halophytic higher plants. *Genetic Engineering of Osmoregulation*. En: Rains, D. W., R. C. Valentine

y A. Hollaender (Eds.). Impact in plant productivity for food, chemical and energy. Plenum, New York, Estados Unidos de Norteamérica, pp 135-154.

Jefferies, R. L., A. P. Jano y K. F. Abraham, 2006. A biotic agent promotes large-scale catastrophic change in the coastal marshes of Hudson Bay. *Journal of Ecology* 94:234–242.

Jones, C. G., J. H. Lawton y M. Shachak, 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386.

Jones, C. G., J. H. Lawton y M. Shachak, 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78:1946-1957.

Kiehl, K., I. Eischeid, S. Gettner y J. Walter, 1996. Impact of different sheep grazing intensities on salt marsh vegetation in northern Germany. *Journal of Vegetation Science* 7:99–106.

Korpimäki, C. y C. J. Krebs, 1996. Predation and population cycles of small mammals. *Bioscience* 46:754-764.

Kraus, C. y H. G. Rödel, 2004. Where have all the cavies gone? Causes and consequences of predation by the minor grison on a wild cavy population. *Oikos* 105:489-500.

Kuijper, D. P. J. y J. P. Bakker, 2003. Large-scale effects of a small herbivore on salt-marsh vegetation succession. A comparative study on three Wadden Sea islands. *Journal of Coastal Conservation* 9:179–188.

- Kuijper, D. P. J. y J. P. Bakker, 2005. Top-down control of small herbivores on salt-marsh vegetation along a productivity gradient. *Ecology* 86:914–923.
- Kuijper, D. P. J. y J. P. Bakker, 2012. Below- and above-ground vertebrate herbivory and abiotic factors alternate in shaping salt-marsh plant communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 432-433:17–28.
- Kuijper, D. P. J., P. Beek, S. E. van Wieren y J. P. Bakker, 2008. Time-scale effects in the interaction between a large and a small herbivore. *Basic and Applied Ecology* 9:126–134.
- Lavorel, S., J. Lepart, M. Debussche, J. D. Lebreton y J. L. Beffy, 1994. Small scale disturbances and the maintenance of species diversity in Mediterranean old fields. *Oikos* 70:455-473.
- Legendre, P. y L. F. J. Legendre, 2012. *Numerical Ecology*. Tercera edición. Elsevier. Oxford, Reino Unido.
- Leonard, S., J. Kirkpatrick y J. Marsden-Smedley, 2010. Variation in the effects of vertebrate grazing on fire potential between grassland structural types. *Journal of Applied Ecology* 47:876–883.
- Levine, J. M., J. S. Brewer y M. D. Bertness, 1998. Nutrients, competition and plant zonation in a New England salt marsh. *Journal of Ecology* 86:285–292.
- LoBue, J. y R. M. Darnell, 1959. Effect of habitat disturbance on a small mammal population. *Journal of Mammalogy* 40:425-437.

- Lubchenco, J. y B. A. Mengue, 1978. Community development and persistence in a low rocky intertidal zone. *Ecological Monographs* 48:67-94.
- Lupwayi, N. Z., G. W. Clayton, J. T. O'Donovan, K. N. Harker, T. K. Turkington y Y. K. Soon, 2007. Phosphorus release during decomposition of crop residues under conventional and zero tillage. *Soil and Tillage Research* 95:231–239.
- Magurran, A. E., 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford, Reino Unido.
- Malizia A. I., D. A. Antinuchi y A. I. Vasallo, 2001. Aspectos ecológicos de la comunidad de roedores de la reserva de Mar Chiquita con énfasis en el roedor subterráneo *Ctenomys talarum*. En: Iribarne, O. (Ed.). *Reserva de Biosfera Mar Chiquita. Características físicas, biológicas y ecológicas*. Universidad Nacional de Mar del Plata, Editorial Martín. Mar del Plata, Argentina, pp. 287-301.
- Malo, J. E. y F. Suárez, 1995. Establishment of pasture species on cattle dung: the role of endozoochorous seeds. *Journal of Vegetation Science* 6:169-174.
- Malo, J. E. y F. Suárez, 1996. New insights into pasture diversity: the consequences of seed dispersal in herbivore dung. *Biodiversity letters* 3:54-57.
- Marty, J. T., 2005. Effects of cattle grazing on diversity in ephemeral wetlands. *Conservation Biology* 19:1626-1632.
- McDowell, R. W. y I. Stewart, 2005. Phosphorus in fresh and dry dung of grazing dairy cattle, deer, and sheep. *Journal of Environment Quality* 34:598-607.

- McKendrick, J. D., G. O. Batzli, K. R. Everett y J. C. Swanson, 1980. Some effects of mammalian herbivores and fertilization on tundra soils and vegetation. *Arctic and Alpine Research* 12:565–578.
- McNaughton, S. J., 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist* 113:691-703.
- McNaughton, S. J., 1983. Serengeti grassland ecology: The role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecological Monographs* 53:291-320.
- McNaughton, S. J., 1985. Ecology of a Grazing Ecosystem : The Serengeti. *Ecological Monographs* 55:259–294.
- McNaughton, S. J. y F. F. Banyikwa, 1995. Plant communities and herbivory. En: Sinclair, A. R. E. y P. Arcese (Eds.). *Serengeti II, dynamics, management and conservation of an ecosystem*. Chicago University Press, Chicago, Estados Unidos de Norteamérica, pp. 49–70.
- McNaughton, S. J. y N. J. Georgiadis, 1986. Ecology of african grazing and browsing mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:39–65.
- McNaughton, S. J., R. W. Ruess y S. W., Seagle, 1988. Large mammals and process dynamics in african ecosystems. *Bioscience* 38:794-800.
- McNaughton, S. J., F. F. Banyikwa y M. M. McNaughton, 1997. Promotion of the cycling of diet enhancing nutrients by african grazers. *Science* 278:1798-1800.

- Menge, B. A., 1992. Community regulation: under what conditions are bottom-up factors important on rocky shores? *Ecology* 73:755–765.
- Meserve, P. L., 1981. Trophic relationships among small mammals in a Chilean semiarid thorn scrub community. *Journal of Mammalogy* 62:304-314.
- Milchunas, D. y W. Lauenroth, 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63:327–366.
- Milchunas, D. G. y I. Noy-Meir, 2002. Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos* 99:113–130.
- Milchunas, D. G., O. E. Sala y W. K. Lauenroth, 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist* 132:87–106.
- Milton, S. J., W. R. J. Dean y S. Klotz, 1997. Effects of small-scale animal disturbances on plant assemblages of set-aside land in central Germany. *Journal of Vegetation Science* 8:45-54.
- Molvar, E. M., R. T. Bowyer y V. Van Ballenberghe, 1993. Moose herbivory, browse quality, and nutrient cycling in an Alaskan treeline community. *Oecologia* 94:472-479.
- Montemayor, D. I., A. D. Canepuccia, J. Pascual y O. O. Iribarne, 2013. Aboveground biomass patterns of dominant *Spartina* species and their relationship with selected abiotic variables in Argentinean SW Atlantic marshes. *Estuaries and Coasts* 37:411–420.

- Montemayor, D. I., M. Addino, M. Valiñas, E. Fanjul, F. Alvarez y O. Iribarne, 2014. Biomass dynamics of the two dominant SW Atlantic *Spartina* species and its implications on the saltmarsh organic matter accumulation/exportation. *Aquatic Botany* 120:201–204.
- Murillo, N., P. Laterra y G. Monterubbianesi, 2007. Post-dispersal granivory in a tall-tussock grassland: A positive feedback mechanism of dominance? *Journal of Vegetation Science* 18:799-806.
- Murphy, W. M., A. D. M. Barreto, J. P. Silman y D. L. Dindal, 1995. Cattle and sheep grazing effects on soil organisms, fertility and compaction in a smooth-stalked meadowgrass-dominant white clover sward. *Grass and Forage Science* 50:191–194.
- Naiman, R. J., 1988. Animal influences on ecosystem dynamics. *Bioscience* 38:750-752.
- Odum, W. E., 1988. Comparative ecology of tidal freshwater and salt marshes. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:147–176.
- Olf, H. y M. E. Ritchie, 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 13:261–265.
- Olf, H., J. D. Leeuw, J. P. Bakker, R. J. Platerink y H. J. van Wijnen, 1997. Vegetation succession and herbivory in a salt marsh: Changes induced by sea level rise and silt deposition along an elevational gradient. *Journal of Ecology* 85:799–814.

- Olsen, Y. S., A. Dausse, A. Garbutt, H. Ford, D. N. Thomas y D. L. Jones, 2011. Cattle grazing drives nitrogen and carbon cycling in a temperate salt marsh. *Soil Biology and Biochemistry* 43:531–541.
- Oorts, K., B. Nicolardot, R. Merckx, G. Richard y H Boizard, 2006. C and N mineralization of undisturbed and disrupted soil from different structural zones of conventional tillage and no-tillage systems in northern France. *Soil Biology and Biochemistry* 38:2576–2586.
- Osem, Y., A. Perevolotsky y J. Kigel, 2002. Grazing effect on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: Interactions with small-scale spatial and temporal variation in primary productivity. *Journal of Ecology* 90:936–946.
- Paine, R. T., 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* 100:65-75.
- Pakeman, R. J., G. Digneffe y J. L. Small, 2002. Ecological correlates of endozoochory by herbivores. *Functional Ecology* 16:296–304.
- Pennings, S. C y M. D. Bertness, 2001. Salt marsh communities. En Bertness, M. D., S. D. Gaines y M. E. Hay (Eds.). *Marine community ecology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, Estados Unidos de Norteamérica, pp 289-316.
- Pennings, S. C. y R. M. Callaway, 1992. Salt marsh plant zonation: The relative importance of competition and physical factors. *Ecology* 73:681–690.

- Pennings, S. C., C. K. Ho, C. S. Salgado, K. Więski, N. Davé, A. E. Kunza y E. L. Wason, 2009. Latitudinal variation in herbivore pressure in Atlantic coast salt marshes. *Ecology* 90:183–195.
- Pérez, C. F., F. Latorre, S. Stutz y S. Pastorino, 2009. A two-year report of pollen influx into Tauber traps in Mar Chiquita coastal lagoon, Buenos Aires, Argentina. *Aerobiologia* 25:167–181.
- Pétillon, J., A. Georges, A. Canard y F. Ysnel, 2007. Impact of cutting and sheep grazing on ground-active spiders and carabids in intertidal salt marshes (Western France). *Animal Biodiversity and Conservation* 30:201–209.
- Platt, W. J., 1985. An experimental study of competition among fugitive prairie plants. *Ecology* 66:708-720.
- Pringle, R. M., T. P. Young, D. I. Rubenstein y D. J. McCauley, 2007. Herbivore-initiated interaction cascades and their modulation by productivity in an african savanna. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104:193-197.
- Proulx, M. y A. Mazumder, 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology* 79:2581–2592.
- Putman, R. J., 1984. Facts from faeces. *Mammal Review* 14:79-97.
- Reichman, O. J. y E. W. Seabloom, 2002. The role of pocket gophers as subterranean ecosystem engineers. *Trends in Ecology and Evolution* 17:44–49.
- Reta R., P. Martos, G. M. E. Perillo, M. C. Piccolo y A. Ferrante, 2001. Características hidrográficas del estuario de la laguna Mar Chiquita. En: Iribarne, O. (Ed.).

Reserva de Biosfera Mar Chiquita. Características físicas, biológicas y ecológicas. Universidad Nacional de Mar del Plata, Editorial Martín. Mar del Plata, Argentina, pp. 31-52.

Rickert, C., A. Fichtner, R. van Klink y J. P. Bakker, 2012. A- and B- diversity in moth communities in salt marshes is driven by grazing management. *Biological Conservation* 146:24–31.

Ritchie, M. E. y H. Olf, 1999. Herbivory diversity and plant dynamics: compensatory and additive effects. En: Olf, H., V. K. Brown y R. H. Drent (Eds.). *Herbivores between plants and predators*. Blackwell Science, Oxford, Reino Unido, pp. 175-204.

Ritchie, M. E. y D. Tilman, 1995. Responses of legumes to herbivores and nutrients during succession on a nitrogen-poor soil. *Ecology* 76:2648–2655.

Ritchie, M. E., D. Tilman y J. M. H. Knops, 1998. Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. *Ecology* 79:165–177.

Rood, J. P., 1972. Ecological and behavioral comparisons of three genera of Argentina caviés. *Animal Behavior Monographs* 5:1-83.

Ruess, R. W. y S. J. Mc Naughton, 1987. Grazing and the dynamics of nutrient and energy regulated microbial processes in the Serengeti grasslands. *Oikos* 49:101-110.

Ruess, R. W., D. S. Hik y R. L. Jefferies, 1989. The role of lesser snow geese as nitrogen processors in a sub-arctic salt marsh. *Oecologia* 79:23–29.

- Sala, N. M., M. D. Bertness y B. R. Silliman, 2008. The dynamics of bottom–up and top–down control in a New England salt marsh. *Oikos* 117:1050–1056.
- Schrama, M., P. Heijning, J. P. Bakker, H. J. van Wijnen, M. P. Berg y H. Olf, 2013 a. Herbivore trampling as an alternative pathway for explaining differences in nitrogen mineralization in moist grasslands. *Oecologia*, 172:231–243.
- Schrama, M., G. F. Veen, E. S. Bakker, J. L. Ruifrok, J. P., J. P. Bakker, J. P. y H. Olf, 2013 b. An integrated perspective to explain nitrogen mineralization in grazed ecosystems. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15:32–44.
- Silliman, B. R. y D. Bertness, 2004. Shoreline development drives invasion of *Phragmites australis* and the loss of plant diversity on New England salt marshes. *Conservation Biology* 18:1424–1434.
- Silliman, B. R. y J. C. Zieman, 2001. Top-down control of *Spartina alterniflora* production by periwinkle grazing in a virginia salt marsh. *Ecology* 82:2830–2845.
- Silliman, B. R., J. van de Koppel, M. D. Bertness, L. E. Stanton y I. A. Mendelsohn, 2005. Drought, snails, and large-scale die-off of southern US salt marshes. *Science* 310:1803–1806.
- Sinclair, A. R. E., S. A. R. Mduma, J. G. C. Hopcraft, J. M. Fryxeell, R. Hilborn y S. Thirgood, 2007. Long-term ecosystem dynamics in the Serengeti: Lessons for conservation. *Conservation Biology* 21:580–590.
- Smith, M. D. y A. K. Knapp, 2001. Size of the local species pool determines invasibility of a C-4-dominated grassland. *Oikos* 92:55–61.

- Smith, M. D. y A. K. Knapp, 2003. Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters* 6:509–517.
- Smith III, T. J. y W. E. Odum, 1981. The effects of grazing by snow geese on coastal salt marshes. *Ecology* 62:98-106.
- Solórzano, L., 1968. Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite methods. *Limnology and Oceanography* 14:799–801.
- Stewart, G. R y J. A. Lee, 1974. The role of proline accumulation in halophytes. *Planta* 120:279-289.
- Strickland J. D. H. y T. R. Parsons, 1977. A practical handbook of seawater analysis. Tercera edición. Fisheries Research Board of Canada.
- Tilman, D., 1993. Species richness of experimental productivity gradients: how important is colonization limitation? *Ecology*, 74:2179–2191.
- Tracy, B. F. y D. A. Frank, 1998. Herbivore influence on soil microbial biomass and nitrogen mineralization in a northern grassland ecosystem: Yellowstone National Park. *Oecologia* 114:556–562.
- Trager, M. D., G. W. T. Wilson y D. C. Hartnett, 2004. Concurrent effects of fire regime, grazing and bison wallowing on tall grass prairie. *The American Midland Naturalist* 152:237-247.
- Turner, M. G., 1989. Landscape ecology: The effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:171-197.

- Underwood, G., J. Phillips y K. Saunders, 1998. Distribution of estuarine benthic diatom species along salinity and nutrient gradients. *European Journal of Phycology* 33:173–183.
- Unger, P. W. y T. C. Kaspar, 1994. Soil compaction and root growth: a review. *Agronomy Journal* 86:759-766.
- Valiela, I., J. M. Teal y W. J. Sass, 1975. Production and dynamics of salt marsh vegetation and the effects of experimental treatment with sewerage sludge: Biomass, production and species composition. *Journal of Applied Ecology* 12:973–981.
- Valiela, I., J. M. Teal, y N. Y. Persson, 1976. Production and dynamics of experimentally enriched salt marsh vegetation: Belowground biomass. *Limnology and Oceanography* 21:245–252.
- van de Koppel, J., J. Huisman, R. van der Wal y H. Olf, 1996. Patterns of herbivory along a productivity gradient: an empirical and theoretical investigation. *Ecology* 77:736-745.
- van der Wal, R., P. Kunst y R. Drent, 1999. Interactions between hare and brent goose in a salt marsh system:evidence for food competition? *Oecologia* 117:227-234.
- van Der Wal, R., R. D. Bardgett, K. A. Harrison y A. Stien, 2004. Vertebrate herbivores and ecosystem control: cascading effects of faeces on tundra ecosystems. *Ecography* 27:242–252.

- van Klink, R., F. van der Plas, C. G. E. van Noordwijk, M. F. Wallis De Vries y H. Olf, 2015. Effects of large herbivores on grassland arthropods diversity. *Biological reviews* 90:347-366.
- van Wijnen, H. J. y J. P. Bakker, 1999. Nitrogen and phosphorus limitation in a coastal barrier salt marsh: The implications for vegetation succession. *Journal of Ecology* 87:265–272.
- van Wijnen, H. J., R. van der Wal y J. P. Bakker, 1999. The impact of herbivores on nitrogen mineralization rate: consequences for salt-marsh succession. *Oecologia* 118:225–231.
- Vicari, R. L., S. Fischer, N. Madanes, S. M. Bonaventura y V. Pancotto, 2002. Tiller population dynamics and production on *Spartina densiflora* (Brong) on the floodplain of the Paraná river, Argentina. *Wetlands* 22:347-354.
- Wardle, D. A., 2006. The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters* 9:870-886.
- Wardle, D. A. y G. M. Barker, 1997. Competition and herbivory in establishing grassland communities: Implications for plant biomass, species diversity and soil microbial activity. *Oikos* 80:470–480.
- Wardle, D. A., G. M. Barker, G. W. Yeates, K. I. Bonner y A. Ghani, 2001. Introduced browsing mammals in New Zeland natural forest: aboveground and belowground consequences. *Ecological Monographs* 71:587-614.

- Watt, A. S., 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35:1-22.
- Weltzin, J. F., S. Archer y R. K. Heitschmidt, 1997. Small-mammal regulation of vegetation structure in a temperate savanna. *Ecology* 78:751-763.
- Whalley, W. R., E. Dumitru y A. R. Dexter, 1994. Biological effects of soil compaction. *Soil & Tillage Research* 35:53-68.
- Williams, P. H. y R. J. Haynes, 1995. Effect of sheep, deer and cattle dung on herbage production and soil nutrient content. *Grass and Forage Science* 50:263–271.
- Willot, S. J., A. J. Miller, L. D. Incoll y S. G. H. Compton, 2001. The contribution of rabbits (*Oryctolagus cuniculus* L.) to soil fertility in semi-arid Spain. *Biology and Fertility of Soils* 31:379-384
- Wright, J. P. y C. G. Jones, 2006. The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: progress, limitations and challenges. *Bioscience* 56:203-209.
- Yates, C. J. D. A. Norton y R. J. Hobbs, 2000. Grazing effects on plant cover, soil and microclimate in fragmented woodlands in south-western Australia: implications for restoration. *Austral Ecology* 25:36-47.
- Zar, J. H., 1999. *Biostatistical Analysis*. Cuarta edición. Prentice-Hall, New Jersey, Estados Unidos de Norteamérica.
- Zhang, Y., Z. Zhang y J. Liu, 2003. Burrowing rodents as ecosystems engineers: the ecology and the management of plateau zokors *Myospalax fontanierii* in alpine meadow ecosystems on the Tibetan Plateau. *Mammal Review* 33:284-294.

Zuur, A., E. N. Ieno, N. Walker, A. A. Saveliev y G. M. Smith, 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer Science & Business Media, New York, Estados Unidos de Norteamérica.

