

CAPÍTULO III

Efectos de la biodiversidad sobre el funcionamiento de los ecosistemas

PEDRO FLOMBAUM, OSVALDO E. SALA

Resumen

La biota es responsable de una fracción importante del intercambio de materia y energía en los ecosistemas. Ante escenarios de reducción de la biodiversidad es necesario comprender cómo se verá afectado el funcionamiento de los ecosistemas. Las hipótesis que vinculan a la biodiversidad con el funcionamiento de los ecosistemas proponen que tanto la tasa de funcionamiento como la estabilidad de los ecosistemas aumentan con la biodiversidad. Varios experimentos exploraron la relación entre la riqueza de especies de plantas y la productividad primaria neta, que es la principal entrada de energía a los ecosistemas. Estos experimentos muestran un claro patrón de aumento en la productividad con el número de especies como resultado del uso complementario de los recursos, efectos positivos entre especies, y la presencia de especies más productivas (efecto de muestreo). La cantidad de experimentos que vinculan la biodiversidad con la estabilidad del ecosistema es menor, y si bien sugieren que la biodiversidad amortigua la variabilidad ambiental, la evidencia es todavía inconclusa.

Introducción

Entre los cambios más drásticos que producen las actividades humanas sobre el planeta están la alteración de los ciclos biogeoquímicos y los cambios en la biodiversidad (Vitousek *et al.* 1997a). La biodiversidad es un concepto amplio, que engloba la diversidad de genes, especies, paisajes, y las interacciones entre especies, a pesar que principalmente se entiende biodiversidad como número de especies (o riqueza; Chapin *et al.* 2000, Sala *et al.* 2000). El cambio en la biodiversidad es un componente del cambio global que incluye la invasión de especies exóticas, el reemplazo de tipos de biomas (por ejemplo bosques por pastizales), y si bien no está necesariamente restringido a la extinción de especies, éste es el concepto más comúnmente entendido. La extinción de especies a escala global es un proceso que está ocurriendo a tasas mucho mayores de las naturales debido a actividades humanas (Pimm y Raven 2000). Los escenarios de biodiversidad señalan que la causa principal de la extinción de especies es el cambio del uso de la tierra, seguida por los cambios en el clima y la deposición de nitrógeno (Sala *et al.* 2000). La disminución global de la biodiversidad es particularmente preocupante por su carácter irreversible.

Los ciclos biogeoquímicos representan los movimientos de materia y energía entre los distintos componentes del ecosistema. Uno de los ciclos biogeoquímicos más importantes

es el ciclo del carbono por la magnitud de los flujos entre sus componentes (Schlesinger 1991). Esquemáticamente, en el ciclo del carbono, los organismos autótrofos (como las plantas) reducen dióxido de carbono a carbono orgánico (azúcares) mediante el proceso de fotosíntesis. Los organismos autótrofos y heterótrofos (como los animales, los hongos y las bacterias) utilizan el carbono orgánico como fuente de energía mediante el proceso de respiración por el que se libera dióxido de carbono a la atmósfera. Un proceso muy vinculado al ciclo del carbono es la productividad primaria neta aérea (o simplemente productividad) que se refiere a la producción de biomasa por parte de los organismos fotosintéticos. La productividad primaria es uno de los procesos más importantes para la vida del planeta ya que es la principal entrada de energía a los ecosistemas. Los ciclos biogeoquímicos están interrelacionados entre sí, como en el caso de la productividad primaria terrestre que está relacionada con el ciclo del carbono, el agua y los nutrientes (Chapin *et al.* 2002). Las actividades humanas tienen un gran impacto sobre estos ciclos debido al uso de fertilizantes para la agricultura moderna o la quema de combustibles fósiles que aumentan la disponibilidad natural de nitrógeno, fósforo y dióxido de carbono (Vitousek *et al.* 1997b, Chapin *et al.* 2002). Dado que la biota juega un rol principal en el ciclado de materia y el flujo de energía en los ecosistemas, resulta esencial comprender el rol de la biodiversidad sobre el funcionamiento de los ecosistemas.

El interés por comprender la relación entre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas es de larga trayectoria entre los ecólogos. Charles Darwin comenta en “El Origen de las Especies” un experimento que compara la biomasa de comunidades herbáceas con distinta riqueza de especies. El experimento concluye que si una parcela se siembra con una mezcla de especies de distintos géneros en vez de una sola especie de pasto, ésta alcanzará mayor biomasa (Hector y Hooper 2002). Sin embargo, no fue hasta la última década del siglo XX que la comunidad científica reconoció la relevancia de entender las bases teóricas y de buscar evidencias empíricas detrás de la relación entre la biodiversidad y los procesos ecosistémicos. En 1991 el Comité Científico para los Problemas del Medio Ambiente (SCOPE por sus siglas en inglés) lanzó un programa para sintetizar el estado del conocimiento sobre la biodiversidad. En ese marco, Harold Mooney y Detlef Schulze organizaron una reunión científica que congregó a reconocidos ecólogos de todo el mundo para buscar evidencias sobre la relación entre la biodiversidad y los procesos de los ecosistemas. Una de las conclusiones más sorprendentes fue la falta de experimentos y la ausencia de bases teóricas que vincularan la biodiversidad con el funcionamiento de los ecosistemas (Mooney *et al.* 1996, Mooney 2002). La reunión fue un hito en ecología ya que desencadenó una nueva generación de experimentos y modelos teóricos.

El objetivo del presente capítulo es analizar y revisar los principales avances del conocimiento en la relación entre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas que se produjeron luego de la reunión de SCOPE. Pese a que existen aproximaciones experimentales, observacionales y manipulativas que exploran dicha relación, en este capítulo vamos a centrarnos en aquellos estudios en los que fue posible aislar el efecto de la biodiversidad. Los experimentos observacionales utilizan gradientes naturales en los que cambian las variables ambientales (por ejemplo precipitación y temperatura). El cambio en las variables ambientales influye simultáneamente sobre la biodiversidad como sobre el funcionamiento de los ecosistemas, por lo que es imposible separar un efecto del otro.

El objetivo de los experimentos manipulativos es fijar todas las variables ambientales que no se desea evaluar (o reducir al mínimo la variabilidad ambiental) y manipular la biodiversidad como único factor. También vamos a focalizarnos en aquellos experimentos manipulativos que evaluaron la relación entre el número de especies y el funcionamiento de los ecosistemas.

1. Preguntas e hipótesis

Dos preguntas centrales surgieron luego de la síntesis de SCOPE. La primera es cuáles son los efectos de los cambios en la biodiversidad sobre el funcionamiento de los ecosistemas. Ésta apunta a los fundamentos biológicos detrás de la relación biodiversidad-funcionamiento. La segunda pregunta es cómo los cambios en la biodiversidad afectarán la capacidad de los ecosistemas para proveer bienes y servicios, la que evalúa las consecuencias sociales de la pérdida de la biodiversidad. De estas preguntas se desprenden dos hipótesis (Figura 1).

1.1. *Hipótesis de biodiversidad-funcionamiento de ecosistema (Fig. 1a)*

Esta postula que a medida que aumenta la biodiversidad aumenta la tasa de funcionamiento de los ecosistemas (Sala *et al.* 1996). Las bases biológicas de esta hipótesis son la complementariedad de nicho, las interacciones positivas entre especies y el efecto de muestreo. La complementariedad de nicho es la diferencia en el uso de recursos por parte de las especies o fenotipos, por lo que en ecosistemas con mayor biodiversidad se hace un uso más exhaustivo de recursos, lo que resulta en mayores tasas de funcionamiento (Tilman 1999). Las interacciones positivas como la simbiosis y la facilitación aumentan la capacidad de producción de una o de las dos especies involucradas. Así, especies que interactúan positivamente producen más cuando coexisten que cuando están separadas (Cardinale *et al.* 2002, Bruno *et al.* 2003). El efecto de muestreo está asociado con la existencia de especies con características que permiten hacer el mayor uso de los recursos. En este caso, el aumento de la tasa de funcionamiento se debe a que en ecosistemas más diversos es más probable encontrar dicha especie que en ecosistemas menos diversos (Huston 1997).

1.2. *Hipótesis de biodiversidad-estabilidad (Fig. 1b)*

Postula que a medida que aumenta la biodiversidad, aumenta la estabilidad de los ecosistemas (Elton 1958, Tilman 1996). Esta hipótesis predice que la biodiversidad amortigua los efectos de las variaciones ambientales manteniendo la tasa de funcionamiento del ecosistema relativamente constante contribuyendo a la estabilidad de los ecosistemas. Esta hipótesis está basada en la idea que distintas especies tienen distinta capacidad de crecimiento ante diferentes condiciones ambientales. En un ejemplo hipotético, algunas especies resistirían condiciones de sequía y dominarían en años secos y otras, por el con-

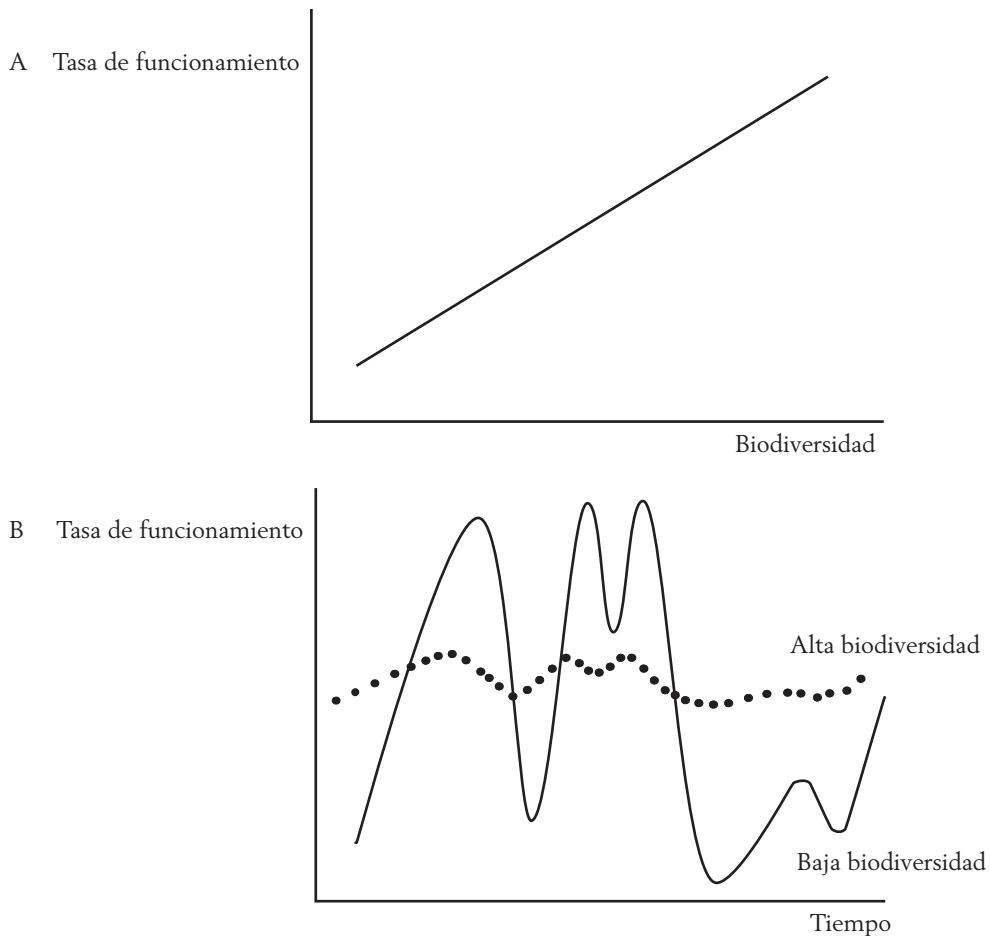


Figura 1. Hipótesis de la relación entre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas. A) A medida que aumenta la biodiversidad aumenta la tasa de funcionamiento de los ecosistemas. El aumento en la tasa de funcionamiento con la biodiversidad se debe a la complementariedad de nicho, los efectos positivos entre las especies, y el efecto de muestreo. B) A medida que aumenta la biodiversidad aumenta la estabilidad de los ecosistemas. La estabilidad de los ecosistemas más diversos se debe al aumento de la probabilidad de encontrar especies capaces de amortiguar los cambios en las fluctuaciones ambientales.

trario, estarían especializadas en utilizar la abundancia de recursos en años húmedos. Ecosistemas con estos dos tipos de especies mostrarían menos variabilidad interanual en su funcionamiento que ecosistemas que sólo tienen un tipo de especies. La estabilidad es un concepto que abarca múltiples componentes (Loreau *et al.* 2002). Por ejemplo, un ecosistema puede ser “resistente” si frente a un disturbio mantiene la misma composición y la misma tasa de funcionamiento; un ecosistema puede ser “resiliente” si frente a un disturbio vuelve a la composición y a la misma tasa de funcionamiento original; también, un ecosistema puede ser estable si frente a un disturbio mantiene la misma tasa de funcionamiento original a pesar de que haya un reemplazo de las especies originales (o

un cambio en sus proporciones) por especies “funcionalmente equivalentes redundantes” (redundancia; Allison y Martiny 2008) (Figura 2).

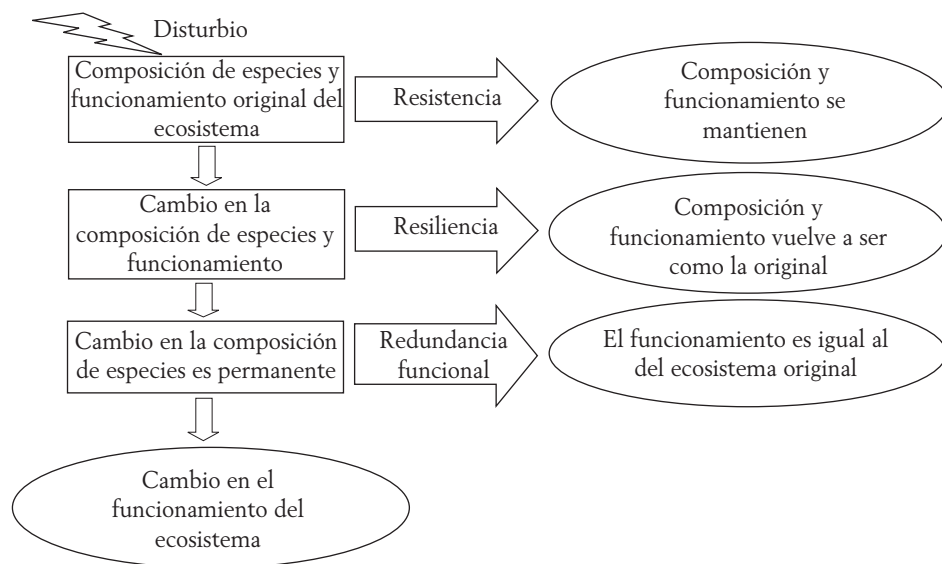


Figura 2. Esquema que ilustra las diferentes causas que pueden explicar la estabilidad de un ecosistema (adaptado de Allison y Martiny 2008).

1.3. Evidencias de la hipótesis biodiversidad-funcionamiento de ecosistemas

Los primeros experimentos para poner a prueba la hipótesis de biodiversidad y funcionamiento manipularon el número de especies de plantas (riqueza) y evaluaron la productividad primaria neta que es la principal entrada de energía a los ecosistemas (Naeem *et al.* 1994, Tilman *et al.* 1996). Naeem *et al.* (1994) diseñaron el ECOTRON, un experimento realizado en una cámara de crecimiento en las que sembraron tres niveles de riqueza (2, 5 y 16 especies de plantas), siendo los de menor riqueza subconjuntos de los niveles de mayor riqueza. Con un alto nivel de control de las condiciones experimentales, el ECOTRON concluyó que ecosistemas con mayor número de especies fijan dióxido de carbono a tasas más rápidas que los ecosistemas empobrecidos en el número de especies (Naeem *et al.* 1994). En un experimento a campo, Tilman *et al.* (1996) sembraron un gradiente de 1, 2, 4, 6, 8, 12 y 24 especies de plantas. A lo largo del gradiente de riqueza, el número de combinaciones posibles varía. Para los monocultivos hay 24 combinaciones posibles; para las mezclas de dos especies hay 276 combinaciones posibles; en total, en el gradiente seleccionado hay más de 3,5 millones de combinaciones entre especies. Como resulta imposible sembrar todas las combinaciones, los autores optaron por sembrar una muestra al azar de 20 combinaciones dentro de cada nivel de riqueza. Este experimento mostró aumentos en la productividad con aumentos en el número de especies (Tilman *et al.* 1996).

Sin embargo, estos diseños experimentales fueron cuestionados poniendo en duda la validez de las conclusiones. Dado que el diseño experimental del ECOTRON sólo consideró un nivel de composición por nivel de riqueza, no permite establecer si el aumento de la productividad se debió a que hay más número de especies o a la composición de especies (Huston 1997). En el segundo caso no fue posible separar el efecto del número de especies del efecto de muestreo (Huston 1997, Tilman 1997). Este diseño conlleva un problema más sutil que es si el aumento de la productividad se debe a una especie en particular o a que hay mayor número de especies (Huston 1997, Tilman 1997). Supongamos que en el experimento de Tilman *et al.* (1996) una especie hubiese sido mucho más productiva que el resto. La probabilidad de encontrar esa especie fue de 0,04, 0,08, 0,17, 0,25, 0,33, 0,50 y 1,00 para cada nivel de riqueza, respectivamente. Dado que la combinación de especies fue un muestreo al azar para cada nivel de riqueza, es de esperar que la probabilidad de encontrar a la especie más productiva aumente a mayor número de especies.

Gracias a los comentarios de Huston (1997) y Tilman (1997) se generó un amplio debate en la comunidad científica que desencadenó en el diseño de una nueva generación de experimentos y la búsqueda de nuevas herramientas para poner a prueba la hipótesis de biodiversidad-funcionamiento (Naeem 2002). El nuevo diseño incluye réplicas de todos los monocultivos y de todas las composiciones de especies posibles en niveles de diversidad mayores (Hector *et al.* 1999, Reich *et al.* 2001, Tilman *et al.* 2001b) (Figura 3). La inclusión de los monocultivos permitió el uso de índices analíticos que comparan el funcionamiento de las especies en forma aislada *versus* en ecosistemas con múltiples especies. Los índices que estiman el efecto de la biodiversidad comparan la tasa de funcionamiento de las especies en forma aislada (los monocultivos) contra la tasa de las especies en una mezcla de especies. Si hay un efecto de la biodiversidad, la tasa de funcionamiento de la mezcla de especies debe ser distinta que el promedio de la tasa de los monocultivos. Por ejemplo, el índice RYT (de las siglas en inglés *relative yield total*) fue desarrollado originalmente para comparar el rendimiento de las mezclas de cultivos mixtos con el rendimiento de monocultivos (De Wit y van den Bergh 1965). Una versión modificada del RYT basada en la ecuación de Price (1970) permitió separar la complementariedad de nicho del efecto de muestreo (Loreau y Hector 2001, Sala 2001). Otros índices no tardaron en aparecer, y basaron sus análisis en valores agregados de la comunidad (Loreau 1998) o en base al comportamiento de cada especie (Loreau 1998, Lambers *et al.* 2004, Fox 2005).

Con los nuevos índices analíticos y los nuevos diseños experimentales surgieron resultados contundentes: a medida que aumenta el número de especies de plantas aumenta la productividad primaria neta de los ecosistemas (Hooper *et al.* 2005, Cardinale *et al.* 2006). El BIODEPTH fue el primer experimento en incluir más de una localidad experimental. Éste se llevó a cabo en ocho localidades de Europa donde se sembraron niveles similares de riqueza utilizando especies de cada localidad. El BIODEPTH mostró que el aumento de la productividad con la diversidad es independiente de la composición de especies y además demostró que el principal mecanismo es la complementariedad de nicho (Hector *et al.* 1999, Loreau y Hector 2001).

Quienes sugieren que el efecto de muestreo es el principal mecanismo detrás de la relación entre la diversidad y la productividad, señalan que ningún ecosistema con la máxima diversidad de especies es más productivo que el monocultivo más productivo

















Composición	Número de especies	Número de composiciones	Proporción inicial de cada especie	Probalidad de encontrar la especie con mayor tasa de funcionamiento
	1	4	1	1/4
     	2	6	1/2	1/2
     	3	4	1/3	3/4
  	4	1	1/4	1

Figura 3. Esquema de los experimentos manipulativos de biodiversidad y productividad. Cada símbolo representa una especie, y símbolos unidos representan la composición de un ecosistema. La probabilidad de encontrar la especie con mayor tasa de funcionamiento muestra cómo varía el efecto de muestreo con el número de especies. Los diseños experimentales por lo general incluyen réplicas de cada composición de especies.

(Cardinale *et al.* 2006) tal como lo planteara Tilman (1997). Sin embargo, esta afirmación no considera que hay más monocultivos que mezclas de máxima diversidad y por ende mayores chances de encontrar un valor de productividad más alto. Supongamos un experimento con 10 especies y tres réplicas por combinación de especie. El promedio de la productividad de cada especie se obtiene con las tres réplicas. A su vez, el promedio de la productividad de los monocultivos se obtiene con 10 valores (1 por especie). En cambio, hay un solo promedio para la mezcla de 10 especies que se obtiene promediando las tres réplicas. Si los 10 valores que se utilizan para el promedio del monocultivo tienen una dispersión normal, es alta la probabilidad de encontrar monocultivos con mayor productividad que la mezcla. Así, experimentos que evalúan gradientes de diversidad con un alto número de especies tienen mayor probabilidad de encontrar monocultivos con mayor productividad que la mezcla con máxima diversidad. Por otro lado, la presencia de leguminosas con capacidad de fijar nitrógeno en las mezclas de especies ha sido señalada como un efecto de muestreo, ya que a medida que aumenta el número de especies aumenta la probabilidad de incluir una fijadora de nitrógeno y más parcelas estarán fertilizadas en ecosistemas más diversos (Huston *et al.* 2000). Sin embargo, la evidencia experimental muestra que la productividad aumenta con la diversidad de especies aun en ausencia de leguminosas (Hector *et al.* 1999, Van Ruijven y Berendse 2003, Van Ruijven y Berendse 2005).

Una de las limitaciones que tienen los experimentos en Ecología es la escala temporal a la que se llevan a cabo. En particular, en los experimentos que evalúan la productividad en función de la riqueza de especies es particularmente grave ya que limita la expresión de la complementariedad de nicho (Sala 2001) favoreciendo el efecto de muestreo (Yachi y Loreau 2007). En experimentos donde el gradiente de riqueza se realiza sembrando semillas de distinto número de especies, la diferencia en el uso de los recursos por las distintas

especies tarda en expresarse. Por ejemplo, el uso de los recursos del suelo, como el agua, se diferencia espacialmente cuando las raíces están completamente desarrolladas. En los primeros estadios de los experimentos de siembra los sistemas radicales están poco desarrollados y difícilmente se expresa la complementariedad de nicho, lo que explica la falta de respuesta en el primer año de crecimiento en la mayoría de los experimentos de siembra. En Minnesota, Estados Unidos de Norteamérica, el equipo de David Tilman mantiene un experimento en el que sembraron distinto número de especies de plantas desde hace más de 10 años. En este experimento observaron que a medida que aumenta el tiempo la complementariedad de nichos aumenta con respecto al efecto de muestreo (Tilman *et al.* 2001b, Tilman *et al.* 2006, Fargione *et al.* 2007). En el mismo sentido pero utilizando otra aproximación experimental, en un experimento conducido en la Estepa Patagónica argentina, donde el gradiente de diversidad fue generado mediante remoción de especies (en vez de siembra), se comprobó que cuando los ecosistemas están compuestos por individuos completamente desarrollados, la complementariedad de nicho alcanza valores más altos que en ecosistemas artificiales creados mediante siembra de especies (Flombaum y Sala 2008). En la Estepa Patagónica el gradiente de diversidad se realizó con las especies que explican el 95% de la productividad de ese ecosistema. El gradiente de riqueza fue de 1, 2, 4 y 6 especies de plantas con todas las combinaciones posibles replicadas donde la biomasa inicial fue controlada a lo largo del gradiente de diversidad (Flombaum y Sala 2008). Es decir que, al inicio del experimento, todas las parcelas poseían la misma biomasa pero distinto número de especies (Flombaum y Sala 2008). En su conjunto, estos experimentos demuestran que el efecto de la biodiversidad en ecosistemas naturales maduros es mayor al que se esperaba en base a ecosistemas artificiales o jóvenes (Fargione *et al.* 2007, Flombaum y Sala 2008).

Las interacciones positivas también juegan un papel importante en el efecto de la biodiversidad sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Cardinale *et al.* 2002, Bruno *et al.* 2003). Si bien hay una amplia gama de estudios que proveen evidencia de interacciones positivas entre especies de plantas (Callaway 1995, Callaway *et al.* 2002), incluyendo efectos sobre la productividad del ecosistema (Joshi *et al.* 2001), los experimentos de diversidad y funcionamiento proveen poca evidencia directa sobre interacciones positivas. Por ejemplo, entre los efectos de facilitación identificados para los experimentos de biodiversidad y funcionamiento se mencionan la fertilización de nitrógeno por parte de leguminosas (Tilman *et al.* 2001b) y la disminución del estrés hídrico en ecosistemas áridos (Flombaum y Sala 2008). Así como la complementariedad de nicho, los efectos de facilitación entre distintas especies son el resultado de procesos de adaptación a largo plazo (Bruno *et al.* 2003), por lo que los efectos de la biodiversidad sobre la productividad en ecosistemas naturales son mayores a los efectos en ecosistemas artificiales, tal como se observó para la Estepa Patagónica (Flombaum y Sala 2008).

La descomposición de la materia orgánica es otro de los procesos del ecosistema de gran interés por su relevancia en los ciclos del carbono y de los nutrientes. Los organismos descomponedores degradan los tejidos muertos (como la hojarasca) para obtener energía, y liberando compuestos orgánicos de menor calidad nutritiva y compuestos inorgánicos (Swift *et al.* 1979). Por ejemplo, los azúcares se transforman en dióxido de carbono cuando hongos y bacterias degradan la hojarasca. Hay varios aspectos en los que la biodiversi-

dad puede actuar para influenciar la descomposición de la materia orgánica. Por un lado está el efecto de la diversidad del material que se descompone, y por otro lado está la diversidad de los organismos descomponedores. La calidad de la hojarasca es el principal determinante de la descomposición (Coûteaux *et al.* 1995) y varía ampliamente entre especies (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000). Wardle *et al.* (1997) estudiaron el efecto de la biodiversidad de la hojarasca sobre la descomposición en un experimento a campo donde puso a descomponer mezclas de hojas muertas de distinto número de especies. La descomposición de la mezcla de especies no pudo ser predicha en base a la descomposición de las hojas en forma individual (Wardle *et al.* 1997), lo que indica efectos no-aditivos de la biodiversidad sobre la descomposición. En otros experimentos donde se manipuló la diversidad de la hojarasca también encontraron que la descomposición varía si hay más de una especie (efectos no-aditivos) pero no responde al número de especies presentes (efectos no-lineales) (Hättenschwiler *et al.* 2005). Vivanco y Austin (2008) en un experimento realizado en los Bosques Andino-Patagónicos argentinos, estudiaron cómo la diversidad de especies de árboles influye sobre las condiciones ambientales donde viven los organismos descomponedores y cómo eso afecta la descomposición de la hojarasca. Para controlar la diversidad de árboles sin que cambien las condiciones ambientales utilizaron parcelas triangulares en un bosque maduro donde cada esquina estaba compuesta por la misma especie o especies distintas, y para controlar la diversidad de la hojarasca pusieron a descomponer mezclas de hojas con distinto número de especies (Vivanco y Austin 2008). La descomposición no varió de manera predecible con el número de especies de árboles que componían las parcelas, ni con el número de especies en las mezclas de hojas (Vivanco y Austin 2008). Sin embargo, el experimento reveló que la tasa de descomposición fue más rápida cuando la hojarasca se encontraba bajo el dosel de un con-específico (Vivanco y Austin 2008), demostrando que el efecto de las interacciones de largo plazo entre organismos afecta el funcionamiento de los ecosistemas (Vivanco y Austin 2008). En su conjunto los experimentos que manipulan la diversidad de la hojarasca muestran que la biodiversidad afecta a la descomposición en forma no-aditiva y que no responde en forma lineal al número de especies como ocurre entre la riqueza de especies y la productividad. Experimentos que manipulen la diversidad de los descomponedores son mucho más escasos por la complejidad de la comunidad de sus organismos (Hooper *et al.* 2005), y sólo se conoce el rol de ciertos grupos funcionales clave (Heemsbergen *et al.* 2004).

1.4. Evidencias de la hipótesis biodiversidad-estabilidad

La cantidad de experimentos que pusieron a prueba la hipótesis de biodiversidad-estabilidad es sensiblemente menor a los que pusieron a prueba la hipótesis de biodiversidad-funcionamiento (Loreau *et al.* 2002) y muchos de ellos presentan conclusiones en base a diseños experimentales con factores confundidos. Por ejemplo, Tilman y Downing (1994) crearon un gradiente de biodiversidad a lo largo de un gradiente de fertilización en el cual las parcelas con mayor agregado de nitrógeno tenían menor diversidad. El agregado de nitrógeno se mantuvo durante varios años en los que las precipitaciones fluctuaron alrededor del promedio, hasta que en 1992 hubo una gran sequía. Los autores observaron

que a medida que aumentaba la diversidad previa a 1992, el cambio de la biomasa de la comunidad fue menor, por ende más estable. Sin embargo, el efecto de la biodiversidad estaba confundido con el efecto del nitrógeno (Huston 1997). El agregado de nitrógeno produjo un aumento en la biomasa de las plantas, y una reducción de la biodiversidad de las parcelas. Durante los años con precipitaciones promedio las plantas en el tratamiento de alta fertilización no tenían limitaciones por agua ni nitrógeno. En el extremo de menor fertilización y mayor diversidad la biomasa de las plantas estaba altamente limitada por el nitrógeno. Luego de la sequía el agua fue una limitante para el crecimiento. Las parcelas donde las plantas que habían alcanzado un gran desarrollo por el agregado del nitrógeno se vieron afectadas por la ausencia del agua y su biomasa disminuyó bruscamente, mientras que las parcelas que estaban limitadas por nitrógeno pasaron a estar limitadas por agua y la biomasa tuvo una variación menor. Como consecuencia, la evidencia presentada en este experimento no permitió separar el efecto de la biodiversidad del efecto de la fertilización con nitrógeno, y las conclusiones fueron invalidadas (Huston 1997).

Modelos teóricos predicen que la estabilidad del funcionamiento de los ecosistemas es inevitable y se puede deber a varios factores. El “efecto promedio” postula que si el comportamiento de cada especie frente a un disturbio es independiente, ecosistemas con múltiples especies son más estables por un efecto estadístico basado en la suma de variables aleatorias (Doak *et al.* 1998). Por otro lado, el “efecto de la covarianza negativa” postula que si la tasa de funcionamiento para una especie es alta cuando para otra es baja y viceversa, ecosistemas más diversos son más estables que los ecosistemas menos diversos (Tilman *et al.* 1998). Estos modelos predicen que la estabilidad a nivel de ecosistema no está necesariamente aparejada con la estabilidad de especies individuales (Tilman *et al.* 2001a).

2. Evidencias de América Latina a la relación biodiversidad-funcionamiento de ecosistemas

Si bien la relación entre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas es de interés universal, Latinoamérica ofrece algunas oportunidades únicas para contestar estas preguntas. Latinoamérica cuenta con muchas regiones donde el impacto humano ha sido mucho menor que en Europa y Estados Unidos de Norteamérica. La mayoría de los experimentos de biodiversidad y funcionamiento en el Hemisferio Norte fueron llevados a cabo en pastizales sucesionales generados por disturbios antrópicos. Estos campos experimentales necesitan un disturbio constante para evitar que se lignifiquen y conviertan en matorrales arbustivos o bosques, que es la vegetación natural típica de esos ecosistemas. Además, estos pastizales están altamente invadidos por especies exóticas y reciben deposiciones de nitrógeno debido a la actividad industrial. Por el contrario, Latinoamérica posee amplias regiones con bajo impacto humano, tal como es el caso de la Patagonia. Gracias al uso de ecosistemas con bajo impacto humano en la Estepa Patagónica se ha podido demostrar que el efecto de la biodiversidad en ecosistemas naturales es mayor al esperado utilizando ecosistemas artificiales (Flombaum y Sala 2008). En el mismo sentido, el uso de los Bosques Patagónicos permitió encontrar evidencias directas de cómo interacciones

entre especies pueden afectar al funcionamiento de ecosistemas terrestres (Vivanco y Austin 2008).

Hay relativamente pocos experimentos en sistemas boscosos debido a que son más difíciles de manipular (Scherer-Lorenzen *et al.* 2007a, Scherer-Lorenzen *et al.* 2007b). Otro ejemplo es el experimento conducido en Sardinilla, Panamá, donde el gradiente de riqueza se realizó sembrando distinto número de especies de árboles nativos con interés forestal (Potvin y Gotelli 2008, Potvin y Dutilleul 2009). La perspectiva de sumar otros ecosistemas como las selvas es muy importante, ya que son los ecosistemas terrestres con mayor biodiversidad.

Comentarios finales

La evidencia experimental y la teoría acumuladas apoyan la hipótesis de que aumentos en la biodiversidad resultan en aumentos de la tasa de funcionamiento de los ecosistemas, principalmente para la relación entre la biodiversidad de plantas y la productividad primaria neta. Experimentos realizados en Latinoamérica sumaron una perspectiva desde ecosistemas con bajo impacto humano donde el efecto de la biodiversidad fue mayor al esperado en base a ecosistemas artificiales. La evidencia que pone a prueba la hipótesis que propone que ecosistemas con mayor biodiversidad son más estables que los ecosistemas con menor biodiversidad es menor y no conclusiva. En su conjunto estos resultados sugieren que la pérdida global de biodiversidad afectará la capacidad de los ecosistemas de proveer bienes y servicios a los seres humanos.

Referencias

- ALLISON SD y JBH MARTINY (2008) Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105:11512-11519.
- BRUNO JF, JJ STACHOWICZ y MD BERTNESS (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119-125.
- CALLAWAY RM (1995) Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61: 306-349.
- CALLAWAY RM, RW BROOKER, P CHOLER, Z KIKVIDZE, CJ LORTIE, R MICHALET, L PAOLINI, FI PUGNAIRE, B NEWINGHAM, ET ASCHEHOUG, C ARMAS, D KIKODZE y BJ COOK (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844-848.
- CARDINALE BJ, MA PALMER y SL COLLINS (2002) Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature* 415: 426-429.
- CARDINALE BJ, DS SRIVASTAVA, J EMMETT DUFFY, JP WRIGHT, AL DOWNING, M SANKARAN, y C JOUSEAU (2006) Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443: 989.
- CHAPIN FS, PA MATSON y H MOONEY (2002) *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer, Nueva York.
- CHAPIN FS, ES ZAVALA, VT EVINER, RL NAYLOR, PM VITOUSEK, HL REYNOLDS, DU HOOPER, S LAVOREL, OE SALA, SE HOBBIIE, MC MACK y S DIAZ (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- COÛTEAUX M-M, P BOTTNER y B BERG (1995) Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 63-66.

- DE WIT R y JP VAN DEN BERGH (1965) Competition between herbage plants. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 13: 212-221.
- DOAK DF, D BIGGER, EK HARDING, MA MARVIER, RE O'MALLEY y D THOMSON (1998) The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *American Naturalist* 151: 264-276.
- ELTON CS (1958) *The Ecology of invasions by animals and plants*. Chapman y Hall, Nueva York.
- FARGIONE J, D TILMAN, R DYBZINSKI, JHR LAMBERS, C CLARK, WS HARPOLE, JMH KNOPS, PB REICH y M LOREAU (2007) From selection to complementarity: shifts in the causes of biodiversity-productivity relationships in a long-term biodiversity experiment. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274: 871-876.
- FLOMBAUM P y OE SALA (2008) Higher effect of plant species diversity on productivity in natural than artificial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105: 6.087-6.090.
- FOX JW (2005) Interpreting the 'selection effect' of biodiversity on ecosystem function. *Ecology Letters* 8: 846-856.
- HÄTTENSCHWILER S, AV TIUNOV y S SCHEU (2005) Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 191-218.
- HECTOR A y R HOOPER (2002) Darwin and the first ecological experiment. *Science* 295: 639-640.
- HECTOR A, B SCHMID, C BEIERKUHNLEIN, MC CALDEIRA, M DIEMER, PG DIMITRAKOPOULOS, JA FINN, H FREITAS, PS GILLER, J GOOD, R HARRIS, P HÖGBER, K HUSS-DANELL, J JOSHI, A JUMPPONEN, C KÖRNER, PW LEADLEY, M LOREAU, A MINNS, CPH MULDER, G O'DONOVAN, SJ OTWAY, JS PEREIRA, A PRINZ, DJ READ, M SCHERER-LORENZEN, E-D SCHULZE, A-SD SIAMANTZIOURAS, EM SPEHN, AC TERRY, AY TROUMBIS, FI WOODWARD, S YACHI y JH LAWTON (1999) Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286: 1.123-1.127.
- HEEMSBERGEN DA, MP BERG, M LOREAU, JR VAN HAL, JH FABER y HA VERHOEF (2004) Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science* 306: 1.019-1.020.
- HOOPER DU, FS CHAPIN, JJ EWEL, A HECTOR, P INCHAUSTI, S LAVOREL, JH LAWTON, DM LODGE, M LOREAU, S NAEEM, B SCHMID, H SETÄLÄ, AJ SYMSTAD, J VANDERMEER y DA WARDLE (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-35.
- HUSTON MA (1997) Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110: 449-460.
- HUSTON MA, LW AARSEN, MP AUSTIN, BS CADE, JD FRIDLEY, EG ARNIER, JP GRIME, J HODGSON, WK LAUENROTH, K THOMPSON, JH VANDERMEER y DA WARDLE (2000) No consistent effect of plant diversity on productivity. *Science* 289: 1.255.
- JOSHI B, SP SINGH, YS RAWAT y D GOEL (2001) Facilitative effect of *Coriaria nepalensis* on species diversity and growth of herbs on severely eroded hill slopes. *Current Science* 80: 678-682.
- LAMBERS JHR, WS HARPOLE, D TILMAN, J KNOPS y PB REICH (2004) Mechanisms responsible for the positive diversity-productivity relationship in Minnesota grasslands. *Ecology Letters* 7: 661-668.
- LOREAU M (1998) Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos* 82: 600-602.
- LOREAU M, A DOWNING, M EMMERSON, A GONZALEZ, J HUGHES, P INCHAUSTI, J JOSHI, J NORBERG y OE SALA (2002) A new look at the relationship between diversity and stability. En: M Loreau, S Naeem y P Inchausti (eds) *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Oxford: 79-91.
- LOREAU M y A HECTOR (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412: 72-76.
- MOONEY H (2002) The debate on the role of biodiversity in ecosystem functioning. En: M Loreau, S Naeem y P Inchausti (eds) *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Oxford: 12-17.

- MOONEY H, JH CUSHMAN, E MEDINA, OE SALA y ED SCHULZE (1996) The SCOPE Ecosystem Functioning of Biodiversity program. En: H Mooney, JH Cushman, E Medina, OE Sala y ED Schulze (eds) Functional roles of biodiversity: a global perspective. John Wiley & Sons, Nueva York: 1-6.
- NAEEM S (2002) Ecosystem consequences of biodiversity loss: the evolution of a paradigm. *Ecology* 83: 1.537.
- NAEEM S, LJ THOMPSON, SP LAWLER, JH LAWTON y RM WOODFIN (1994) Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368: 734-737.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY N, S DÍAZ, JHC CORNELISSEN, F VENDRAMINI, M CABIDO y A CASTELLANOS (2000) Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* 218: 21-30.
- PIMM SL y P RAVEN (2000) Extinction by numbers. *Nature* 403: 843-845.
- POTVIN C y P DUTILLEUL (2009) Neighborhood effects and size-asymmetric competition in a tree plantation varying in diversity. *Ecology* 90: 321-327.
- POTVIN C y NJ GOTELLI (2008) Biodiversity enhances individual performance but does not affect survivorship in tropical trees. *Ecology Letters* 11: 217-223.
- PRICE GR (1970) Selection and covariance. *Nature* 227: 520-521.
- REICH PB, J KNOPS, D TILMAN, J CRAINE, D ELLWORTH, M TJOELKER, T LEE, D WEDIN, S NAEEM, D BAHAUDDIN, G HENDREY, S JOSE, K WRAGE, J GOTH y W BENGSTON (2001) Plant diversity enhances ecosystem responses to elevated CO₂ and nitrogen deposition. *Nature* 410:809-812.
- SALA OE (2001) Price put on biodiversity. *Nature* 412: 34-36.
- SALA OE, FS CHAPIN, JJ ARMESTO, E BERLOW, J BLOOMFIELD, R DIRZO, E HUBER-SANWALD, LF HUENNEKE, RB JACKSON, A KINZIG, R LEEMANS, DM LODGE, HA MOONEY, M OESTERHELD, NL POFF, MT SYKES, BH WALKER, M WALKER, y DH WALL (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1.770-1.774.
- SALA OE, WK LAUENROTH, SJ MCNAUGHTON, G RUSCH y X ZHANG (1996) Biodiversity and ecosystem function in grasslands. En: HA Mooney, JH Cushman, E Medina, OE Sala y ED Schulze (eds) Functional role of biodiversity: a global perspective. John Wiley & Sons, Nueva York: 129-150.
- SCHERER-LORENZEN M, JL BONILLA, y C POTVIN (2007a) Tree species richness affects litter production and decomposition rates in a tropical biodiversity experiment. *Oikos* 116: 2.108-2.124.
- SCHERER-LORENZEN M, ED SCHULZE, A DON, J SCHUMACHER y E WELLER (2007b) Exploring the functional significance of forest diversity: A new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE). *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 9: 53-70.
- SCHLESINGER WH (1991) Biogeochemistry: an analysis of global change. Academic Press, San Diego.
- SWIFT MJ, OW HEAL y JM ANDERSON (1979) Decomposition in terrestrial ecosystems. University of California Press, Los Angeles.
- TILMAN D (1996) Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77: 350-363.
- TILMAN D (1997) Distinguishing between the effects of species diversity and species composition. *Oikos* 80: 185-185.
- TILMAN D (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80: 1455-1474.
- TILMAN D y JA DOWNING (1994) Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.
- TILMAN D, J KNOPS, D WEDIN y P REICH (2001a) Experimental and observational studies of diversity, productivity, and stability. En: Kinzig AP, SW Pacala y D Tilman (eds). The functional consequences of biodiversity: empirical progress and theoretical extensions. Princeton University Press, Princeton: 42-70.
- TILMAN D, PB REICH, J KNOPS, D WEDIN, T MIELKE y C LEHMAN (2001b) Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294: 843-845.
- TILMAN D, CL LEHMAN y CE BRISTOW (1998) Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? *American Naturalist* 151: 277-282.

- TILMAN D, PB REICH y JMH KNOPS (2006) Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441: 629.
- TILMAN D, D WEDIN y J KNOPS (1996) Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379: 718-720.
- VAN RUIJVEN J y F BERENDSE (2003) Positive effects of plant species diversity on productivity in the absence of legumes. *Ecology Letters* 6: 170-175.
- VAN RUIJVEN J y F BERENDSE (2005) Diversity-productivity relationships: initial effects, long-term patterns, and underlying mechanisms. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 102: 695-700.
- VITOUSEK PM, JD ABER, RW HOWARTH, GE LIKENS, PA MATSON, DW SCHINDLER, WH SCHLESINGER y DG TILMAN (1997a) Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications* 7: 737-750.
- VITOUSEK PM, HA MOONEY, J LUBCHENCO y JM MELILLO (1997b) Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- VIVANCO L y AT AUSTIN (2008) Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology* 96: 727-736.
- WARDLE DA, KI BONNER y KS NICHOLSON (1997) Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos* 79: 247-258.
- YACHI S y M LOREAU (2007) Does complementary resource use enhance ecosystem functioning? A model of light competition in plant communities. *Ecology Letters* 10: 54-62.
- YACHI S, LOREAU M, Does complementary resource use enhance ecosystem functioning? A model of light competition in plant communities. *Ecology Letters* 2007, 10: 54-62