

**Pasantía para la licenciatura de Ciencias Biológicas,
orientación Ecología**

*Área Específica Foliar como variable
de respuesta al pastoreo en
gramíneas dominantes de una
pradera natural*

Santiago Baeza

Resumen: El área específica foliar (AEF), razón entre el área de la hoja y su peso seco, ha sido considerada como una medida de la asignación de recursos de la planta a defensas físicas para evitar la herbivoría. La disminución en el AEF implica mayor dureza debido a hojas más gruesas y/o más densas. En este trabajo se midió el AEF de las gramíneas dominantes de una pradera natural y se compararon sus valores bajo dos tratamientos, una pradera sometida a pastoreo continuo y una excluida durante 8 años. La respuesta de las especies a los tratamientos estuvo relacionada con su adaptación al pastoreo. Las especies típicas de ambientes pastoreados presentaron AEF menor en condiciones de pastoreo que en condiciones de exclusión, indicando reforzamiento estructural. Las especies típicas de ambientes excluidos tuvieron valores menores de AEF bajo el régimen de exclusión, por lo que su reforzamiento estructural parece estar relacionado con la necesidad de competir por luz en ambientes de canopia cerrada como son los ambientes excluidos o escasamente pastoreados.

Introducción :

Los grupos funcionales pueden ser definidos como agrupaciones no filogenéticas de especies que se comportan de un modo similar en un ecosistema dado en base a un conjunto común de atributos biológicos. Las especies pueden agruparse principalmente de dos maneras, por un lado en relación a su contribución a los procesos ecosistémicos como los ciclos de carbono, nitrógeno o agua, constituyendo los grupos funcionales de procesos; por otro lado pueden agruparse por su respuesta al cambio en variables ambientales, constituyendo los grupos funcionales de respuesta (Lavorel *et al.* , 1997). Si bien el concepto de grupo funcional tiene más de un siglo, últimamente ha recibido nueva atención. Los progresos en esta área apuntan a predecir rápidamente respuestas ecosistémicas al cambio climático global y la declinación de la biodiversidad por efecto de perturbaciones principalmente antrópicas. La identificación de estos grupos funcionales es un paso esencial, para esto, la gran cantidad de especies individuales y poblaciones necesita ser condensada en un número relativamente pequeño de grupos con patrones generales recurrentes (Thompson *et al.* , 1996; Díaz & Cabido, 1997).

La aproximación funcional requiere, en un primer paso, la elección de una lista de atributos importantes para entender y predecir el comportamiento de las especies. Para que estos atributos agrupen a las especies en tipos funcionales que permitan predecir tasa y dirección de los cambios en la vegetación, es necesario que reflejen aspectos del comportamiento de la planta, por ej.: captura, reserva y liberación de recursos; reproducción; defensa; dispersión; persistencia de las semillas, etc. (Thompson *et al.* , 1996).

Recientemente se han desarrollado trabajos que promueven protocolos para la medida de atributos (Wheier *et al.* , 1999), la construcción de bases de datos estandarizadas (Grime *et al.* , 1997; Keddy, 1992; Thompson *et al.* , 1996) la exploración de asociaciones atributo-atributo y atributo-ambiente (Grime *et al.* , 1997; Thompson *et al.* , 1996; Diaz & Cabido, 1997; Choong *et al.* , 1992) y la verificación empírica de hipótesis (Keddy, 1992). Muchos de estos trabajos han logrado una primera y gran separación de las plantas mediante atributos asociados con el compromiso entre la tolerancia al estrés y la capacidad de explotar habitats productivos (Thompson *et al.* , 1996; Grime *et al.* , 1997; Reich *et al.* , 1992).

La tolerancia está relacionada con la persistencia de la planta en determinado ambiente, con soportar el rango de condiciones bióticas y abióticas de determinado sitio. Esto incluye tolerar cambios en la disponibilidad de recursos y estrés por ausencia de éstos (por ej. pH, sequías, inundaciones); competir o tolerar los efectos competitivos de las plantas vecinas y evitar o tolerar disturbios (pérdida de biomasa) que pueden ser acusados (fuego) o crónicos (herbivoría) (Weiher *et al.* , 1999).

El bioma pradera posee como perturbaciones naturales principalmente al fuego y a las relacionadas con fenómenos climáticos más o menos intensos como las heladas o las inundaciones. Las perturbaciones antrópicas suelen ser mucho más intensas, actualmente los cambios en el uso de la tierra por ganadería, agricultura y forestación, han provocado de forma directa o indirecta la sustitución total o parcial de las praderas naturales. Según Díaz *et al.* (1992), el pastoreo, como otros agentes de disturbio, cambia los arreglos de las estructuras fotosintéticas en las comunidades. Estos autores encontraron dos fuerzas estructuradoras primarias operando sobre las praderas: competencia por el espacio de canopia (y por luz) y presión de pastoreo por ungulados. Estas fuerzas provocan dos tipos de respuestas de las especies para sobrevivir la herbivoría: plantas que la toleran rebrotando luego de la defoliación y plantas que la

evaden reduciendo su aceptabilidad para el ganado mediante defensas químicas y/o físicas.

Usualmente se dice que las plantas preferidas por el ganado son las más palatables. Según Heady & Child (1994) hay aquí dos conceptos involucrados: la preferencia se refiere a las reacciones del animal y la palatabilidad a las características de la planta. Si bien estos dos procesos combinados se traducen en la defoliación selectiva, la separación de estos dos conceptos ayuda al análisis y entendimiento de los procesos del pastoreo. La selectividad expresa el grado con que cada animal cosecha plantas o partes de plantas en diferente proporción a la disponible. Los factores que afectan la palatabilidad son aquellos atributos de las plantas que alteran su aceptabilidad frente a los herbívoros. Muchos estudios correlacionan la palatabilidad con varios componentes químicos de las plantas. Fenny (1976) propuso dos tipos de defensas, las cualitativas y las cuantitativas. Las defensas cualitativas actúan aumentando la toxicidad, son sustancias de bajo peso molecular y alta tasa de reposición como los alcaloides y glucosinatos. Las defensas cuantitativas son sustancias que se van acumulando a lo largo de la vida de las plantas y actúan como reductoras de la digestibilidad. Son defensas basadas en macromoléculas con baja tasa de reposición como taninos, sílice, ligninas o fibras (Leoni, 1997). Es comúnmente aceptado que el forraje rico en proteínas, azúcares y grasas se relaciona con la alta palatabilidad. A su vez, el porcentaje de lignina y fibras crece cuando decrecen los porcentajes de carbohidratos simples y grasas. En consecuencia las relaciones negativas entre palatabilidad y contenido de lignina y fibras son tan comunes como relaciones positivas con otros compuestos. Según Heady & Child (1994) otros factores que afectan la palatabilidad son:

- La relación hoja / tallo de las plantas, ya que las hojas de gramíneas, graminoides y hierbas tienen proporciones mayores de grasas, proteínas y carbohidratos simples, pero menos lignina y fibras que los tallos.
- El estadio de crecimiento de la planta ya que con la edad, la planta entera se vuelve más rica en fibras y las relaciones entre hoja, tallo y fruto se vuelcan hacia proporciones mayores de biomasa alojada en los tallos.
- La forma externa de la planta, ya que la palatabilidad disminuye con la presencia de espinas, pilosidad excesiva, aristas y/o asperezas de textura.
- La altura, hábito de crecimiento y posición de las hojas, yemas de crecimiento y tallos, afectan la accesibilidad y palatabilidad.

La dureza de las hojas y sus tejidos componentes son considerados por varios autores como factores importantes en las relaciones planta-herbívoro, actuando generalmente como una barrera física que los herbívoros tienen que superar. Según Choong *et al.* (1992), como la dureza de las hojas se correlaciona con la digestibilidad, el rechazo de hojas más duras por parte del herbívoro podría evitar el costo relativamente alto de comer alimentos nutricionalmente pobres. La esclerofilia o dureza foliar ha sido cuantificada de diversas maneras: peso específico foliar (peso seco por unidad de área); ancho de la cutícula más ancho de la lámina y resistencia a la fractura, entre otras. (Leoni, 1997; Turner, 1994).

El área específica foliar (AEF) es otra aproximación cuantitativa para estimar la dureza de la hoja y por tanto a su palatabilidad. Por medio de su cálculo (razón entre el área y el peso seco de la hoja) se cuantifican indirectamente y de manera sencilla, las proporciones de tejidos no digeribles de las hojas como ligninas, las fibras de celulosa y hemicelulosa y el sílice, que son los que le confieren dureza y actúan como defensa contra los herbívoros. (McNaughton *et al.* , 1984; Choong *et al.* , 1992; Leoni, 1997).

Varios autores encontraron para especies de diversos habitats, una correlación negativa entre el AEF y la duración de vida de la hoja. Especies con AEF menor (generalmente por hojas más gruesas y/o más densas) tienden a tener, al menos parcialmente, una mayor longevidad de las hojas, debido a que el reforzamiento estructural las hace menos susceptibles a la herbivoría (Westoby *et al.* , 2000; Wright & Cannon, 2001). También se han encontrado correlaciones positivas entre el AEF y la capacidad fotosintética máxima (Reich *et al.* , 1998; Wright *et al.* , 2001). Esto refleja el compromiso entre la eficiencia de captación de luz y fijación de carbono versus la persistencia en el tiempo de la planta y por ende la capacidad de resistir daños físicos. En este contexto se han encontrado correlaciones negativas entre el AEF y el contenido de fibras o entre el AEF y el índice de esclerofilia de Loveless (% de fibra cruda / % de proteína cruda) y correlaciones positivas entre el AEF y los contenidos de nutrientes de la hoja, principalmente N y P (Choong *et al.* , 1992; Turner, 1994; Westoby *et al.*, 2000; Wright *et al.* , 2001). Así, las especies con AEF mayores pueden considerarse más palatables, tanto por su menor dureza como por su calidad nutritiva superior.

El Uruguay se encuentra ubicado en una zona de praderas templadas subhúmedas que se extienden por todo el sureste de América del Sur como un arco que rodea al Río de la Plata. Esta región ocupa más de 70 millones de ha. que incluyen, además de a Uruguay, al centro-este Argentino y el Sur del Brasil (Soriano, 1991). En nuestro país el

83 % son pasturas permanentes dedicadas a la ganadería (13,5 millones de ha.). Las praderas naturales han disminuido en algo mas de 980 mil hectáreas pasando del 80 % en 1990 al 71 % en el 2000 debido al incremento en pasturas mejoradas. (MGAP, DIEA, 2001). Dado que las praderas naturales cubren la mayor parte del país y que constituyen la mayoría del forraje para la industria ganadera es importantísimo conocer los efectos de la herbivoría sobre estas comunidades. Recientemente nuestras praderas han sido objeto de estudio desde el enfoque de la ecología funcional (Altesor *et al.*, 1998; Altesor *et al.*, 1999; Rodríguez *et al.*, 2002). Varios atributos han sido medidos o determinados de manera de agrupar las diferentes especies de nuestra flora en grupos funcionales. Algunos de estos atributos son de carácter subjetivo, por ejemplo la palatabilidad, para la cual no existe una clasificación cuantitativa. Rosengurt (1979) clasificó cualitativamente nuestras especies en 15 categorías de tipo productivo y 7 categorías de “apetecibilidad” para el ganado. Altesor *et al.* (1998) integraron todas estas categorías en tres grupos: especies palatables, especies de palatabilidad intermedia y malezas. Las especies palatables corresponden a gramínoides y hierbas que presentan hojas tiernas durante toda su vida y que generalmente son muy palatables. Las especies de palatabilidad intermedia son gramínoides y hierbas cuyas hojas son fibrosas cuando son viejas y poseen palatabilidad media a baja. Las malezas son especies herbáceas o arbustos usualmente no palatables, inaccesibles o tóxicas para los herbívoros.

El objetivo general de este trabajo fue determinar si el AEF es una variable de respuesta al pastoreo en las gramíneas dominantes de una pradera natural. Los objetivos específicos fueron dos; por un lado comparar los valores de AEF obtenidos en dos ambientes, uno perturbado por pastoreo continuo y otro excluido durante ocho años; y por otro lado, analizar si los valores de AEF para cada especie tienen relación con las descripciones subjetivas de palatabilidad realizadas hasta el momento.

Materiales y métodos:

El área de estudio está ubicada sobre el basamento cristalino en el centro-sur del Uruguay, departamento de San José. El promedio de precipitación anual para la zona entre los años 1941 y 1979 fue de 1734 mm., y la temperatura media anual para el

mismo periodo fue de 18,9 °C, con 12,6 °C promediados en julio y 26,3 °C promediados en enero. El trabajo fue realizado en el establecimiento ganadero “El Relincho”. Allí se encuentran ubicadas dos áreas adyacentes de pradera natural, sobre la misma unidad de suelo (Mollisol), una sometida a pastoreo continuo y otra que fue excluida al ganado durante 8 años. Las parcelas ocupan aproximadamente 1000 m² cada una. El análisis de la vegetación se efectuó mediante el método de muestreo por punto (Tothill, 1978), totalizándose 50 puntos en cada parcela. La parcela sometida a pastoreo continuo presentó mayor diversidad, tanto en riqueza como en equitatividad; mostró una frecuencia mayor de especies estivales que de invernales y las formas de vida estuvieron repartidas en un 56 % de gramínoideas (familias Poaceae, Juncaceae y Cyperaceae), 40 % de hierbas y 4 % de arbustos (leñosas de diverso porte). La parcela con exclusión del ganado fue menos diversa, fundamentalmente por un menor número de especies; presentó una frecuencia de especies estivales menor, una proporción de gramínoideas similar (56 %), una proporción de hierbas menor (29 %) y una proporción de arbustos mayor (12%) que la parcela pastoreada. En cuanto a su composición florística, la parcela pastoreada tiene como especies dominantes 3 gramíneas estivales de hábito postrado (*Paspalum notatum*, *Stenotaphrum secundatum* y *Cynodon dactylon*) y una ciperacea invernal (*Carex phalaroides*) que prácticamente desaparecen con la exclusión del ganado, y dos gramíneas invernales (*Stipa setigera* y *Stipa papposa*) que permanecen con la exclusión del ganado. La parcela en régimen de exclusión presenta como especies dominantes gramíneas invernales de porte alto (*S. setigera*, *Piptochaetium bicolor* y *S. papposa*) y arbustos leñosos estivales (*Eupatorium buniifolium*, *Bacharis trimera*). (Apéndice) (Altesor *et al.*, 2002)

A partir de un muestreo de la vegetación realizado en diciembre del 2000 se eligieron las especies de gramíneas comunes a ambos ambientes y las especies de gramíneas dominantes en cada ambiente. En total se utilizaron 15 especies, de las cuales 11 eran comunes a ambos tratamientos (pastoreado y excluido) (Apéndice). Para determinar el AEF, en noviembre del 2001 se colectaron muestras de 10 individuos (salvo excepciones) por especie y por tratamiento. Las muestras corresponden a la última lámina completamente expandida, es decir, cuya lígula ha emergido recientemente del interior de la lámina de la hoja anterior; de esta manera se excluyeron del análisis las hojas muy jóvenes y las senescentes (Ferrés, 1982; Weiher *et al.*, 1999). Las hojas colectadas fueron guardadas en bolsas plásticas y luego congeladas para su posterior análisis.

Para el cálculo del área las láminas expandidas fueron fotocopiadas y escaneadas. La imagen de cada lámina fue individualizada y coloreada de verde mediante el software Adobe Photoshop Deluxe. Las imágenes obtenidas fueron analizadas con el software G-Pixel (Green Pixel Counter, Roset, P.A. 1997. Departamento de Ecología. UBA). Dicho programa calcula el porcentaje de píxeles verdes de una imagen; conociendo el tamaño de la imagen en cm² y el porcentaje de píxeles verdes se determinó el área de la lámina. Luego de fotocopiadas las muestras se colocaron a secar en estufa a 70°C durante 48 horas hasta obtener peso constante. A partir de los datos de peso seco y área foliar se calculó el Área Específica Foliar:

$$AEF = \text{área (cm}^2\text{)} / \text{peso seco (mg)}.$$

Las comparaciones entre los valores de AEF de cada especie en los diferentes tratamientos fueron realizadas con ANOVA y sus supuestos (normalidad y homocedasticidad de los datos) verificados en Statistica 98' Edition

Para analizar como se corresponden los valores de AEF con las descripciones de palatabilidad, se agruparon las especies en las categorías predeterminadas por Altesor *et al.* (1998). Se calculó el AEF promedio para cada categoría en base al AEF promedio de las especies que la integran. Los valores promedio de AEF de cada categoría fueron comparados mediante una prueba T para comparar medias de dos muestras pequeñas (Fowler & Cohen, 1990). Los valores de AEF utilizados para esta comparación son los de la parcela sometida a pastoreo continuo, debido a que es la condición más común en las praderas de nuestro país.

Resultados:

El rango de valores de AEF tuvo un mínimo de 0.096 cm²/g para *Stipa charruana* bajo pastoreo y un máximo de 0.666 cm²/g para *Stipa papposa* en exclusión. Los valores promedio de AEF de cada especie y sus correspondientes errores estándar se presentan en la tabla 1. No se pudieron encontrar ejemplares de *Stenotaphrum secundatum*, y *Cynodon Dactylon* en la exclusión, ni ejemplares de *Stipa megapotamica* bajo pastoreo.

Las comparaciones por especie entre los diferentes tratamientos mostraron resultados marcadamente diferentes. La mayoría de las especies mostraron diferencias significativas o marginalmente significativas en el AEF cuando se compararon ambos tratamientos. Se puede dividir el comportamiento de las especies en tres grupos. Un primer grupo está conformado por aquellas especies cuya AEF aumentó en condiciones de exclusión del ganado, a él pertenecen *Bothriochloa laguroides* y *Paspalum notatum*. El segundo grupo lo forman aquellas especies cuya AEF disminuyó en condiciones de exclusión, formado por: *Briza subaristata*, *Coelorhachis selloana*, *Danthonia cirrata*, *Paspalum plicatulum*, *Piptochaetium bicolor* y *P. montevidense*. El tercer grupo lo forman aquellas especies que no mostraron diferencias significativas en el AEF entre los tratamientos, incluye a *Stipa charruana*, *S. papposa*, y *S. setigera*. (Tabla 1, Figura 1)

Los valores de AEF presentaron distribución normal y homogeneidad de varianza salvo para *S. Setigera*, cuyas varianzas no fueron homogéneas (no se muestra), de todas maneras el ANOVA es un test robusto ante desviaciones de la homocedasticidad. (StatSoft, Inc. Electronic Statistics Textbook. 2002)

Las especies consideradas en este trabajo se ubican todas en las dos primeras categorías de palatabilidad propuestas por Altesor *et al.* (1998): especies palatables y especies de palatabilidad intermedia. No se encontraron diferencias significativas entre los valores de AEF promedio para cada categoría ($t = 0.5449$, g.l.= 11, $p = 0.597$).

Discusión:

El comportamiento del AEF como variable de respuesta al pastoreo puede interpretarse más claramente luego de su separación por grupos. El grupo 1 está formado por especies típicas de ambientes pastoreados. Tanto *Paspalum notatum* como *Bothriochloa laguroides* prácticamente desaparecen con la exclusión del ganado, estas especies junto con *Stenotaphrum secundatum* y *Cynodon dactylon* (que no pudieron ser encontradas en la exclusión) presentan una serie de adaptaciones al pastoreo. Son especies estivales de hábito postrado cuyos rizomas largos le permiten crecer contra el suelo y evitar la herbivoría. Si bien *B. laguroides* es de hábito erecto, posee escasa altura y un comportamiento similar. En un estudio realizado recientemente en Uruguay,

Rodríguez et al (2002) clasificaron a las especies en decrecientes, crecientes tempranas y crecientes de acuerdo a su respuesta a la exclusión del ganado. Tanto *P. notatum* como *B. laguroides* fueron clasificadas como decrecientes y desaparecieron luego de dos años de exclusión del ganado. Los valores significativamente menores de AEF en condiciones de pastoreo reflejan una mayor dureza que puede interpretarse como otra adaptación a los ambientes pastoreados. Esta mayor dureza permitiría reducir la aceptabilidad de estas especies ante el ganado y resistir daños físicos provocados por el pisoteo. Dada la clara “preferencia” de *S. secundatum* y *C. dactylon* por los ambientes pastoreados podría esperarse un comportamiento similar del AEF de los individuos de estas especies.

El grupo 2 esta formado por especies invernales (excepto *C. selloana* y *P. plicatulum*), de hábito erecto y de mayor porte que las especies del grupo 1, lo cual les permite establecerse y crecer bajo condiciones de exclusión. Estas especies fueron clasificadas por Rodríguez et al (2002) como especies crecientes o crecientes tempranas dado que su frecuencia aumentó con la exclusión del ganado. Son especies que no están bien adaptadas a los ambientes pastoreados por lo que un reforzamiento estructural no parecería provechoso. Los valores mayores de AEF en condiciones de pastoreo podrían explicarse por un aumento en su fotosíntesis neta. Dado que el AEF esta correlacionada positivamente con la capacidad fotosintética (Reich *et al.* , 1998; Wrigth *et al.* , 2001), estas especies, que en condiciones de pastoreo tienen mejor iluminación, tendrían mayor fotosíntesis neta y por ende, mayor AEF que en condiciones de exclusión, donde el autosombreado, la acumulación de biomasa seca y la sombra generada por plantas vecinas limitarían su fotosíntesis neta.

No hay una explicación clara de porqué el grupo 3 no presenta diferencias en sus valores de AEF en respuesta a los tratamientos. Quizá las características individuales de cada especie provean un a explicación parcial. Por ejemplo, en *S.papposa* la relación hoja / tallo es muy baja; posee tallos largos y fibrosos y láminas foliares muy pequeñas, por lo que las características de sus hojas no reflejarían la estructura de la planta y por ende su comportamiento frente al ganado.

En lo que refiere al valor del AEF como aproximación cuantitativa a la palatabilidad, cabría esperar que las especies palatables tengan AEF mayor que las de las especies de palatabilidad intermedia. Dado que no se encontraron diferencias significativas entre el AEF de cada categoría, podemos desglosar estas categorías y comparar los valores de AEF de cada especie en la parcela pastoreada (que es la norma

en nuestro país) con las descripciones de “apetecibilidad” y “tipo productivo” realizadas por Rosengurtt (1979). Las comparaciones muestran coincidencias y diferencias. *Stipa charruana*, que fue clasificada como una gramínea dura apetecible solo de joven, presentó los valores más bajos de AEF. Otras gramíneas clasificadas como ordinarias, de menor calidad, también apetecidas solo de jóvenes, como *Bothriochloa laguroides*, *Briza subaristata*, *Cynodon dactylon* o *Paspalum plicatulum*; presentaron valores intermedios de AEF; mientras que *Stipa papposa*, clasificada de la misma manera, presentó valores muy altos. Algunas gramíneas presentadas como pastos tiernos de apetecibilidad prolongada como *Coelorhachis selloana* o *Piptochaetium montevidense*, presentaron los valores más altos de AEF; mientras que otras especies clasificadas de igual manera como *Piptochaetium bicolor*, *Paspalum notatum* y *Stenotaphrum secundatum* presentaron valores intermedios. *Stipa setigera*, clasificada de igual manera, presentó valores de los más bajos (tabla 2, Figura 2). Estas incongruencias no parecen tan extrañas cuando se reconoce a la palatabilidad como un atributo complejo, con muchos factores interactuando (ver introducción). Un ejemplo claro es *Stipa papposa*; en esta especie el AEF alta no representa la estructura de la planta ya que posee la mayor parte de su biomasa alojada en tallos largos y fibrosos mientras que sus hojas son muy pequeñas y tiernas. Extender la medición del AEF a otras hierbas (no gramíneas) y arbustos podría mejorar el valor de este atributo como descriptor de palatabilidad en nuestras praderas, al considerar una escala más amplia de la composición botánica de las mismas.

La confrontación de estos resultados con los de otros trabajos resulta complicada ya que la mayoría no realizan comparaciones del AEF de las mismas especies bajo diferentes tratamientos, sino que comparan las AEF entre especies diferentes que responden de forma diferente al pastoreo. Algunos resultados recientes escapan de la tendencia general de que la mayor dureza (y menor AEF) permiten evadir la herbivoría. Por ejemplo Díaz et al (2001) encontraron, para especies de pradera, que el AEF aumenta con la intensidad de pastoreo. Sus resultados muestran que especies de ambientes pastoreados de forma moderada tienen AEF menor que las especies de ambientes intensamente pastoreados. Sugieren que el pastoreo intenso selecciona plantas con alta capacidad de regeneración (y alta AEF) como mecanismo de tolerancia antes que plantas más duras y menos palatables. En las especies favorecidas por el pastoreo de la comunidad en estudio (Grupo 1) los valores promedio de AEF fueron intermedios, pero si comparamos cada especie en ambos tratamientos los valores de

AEF se hacen mayores en el ambiente pastoreado indicando su reforzamiento estructural. Por otro lado Díaz et al (2001) reportaron que las especies que responden negativamente al pastoreo tienden a tener hojas más largas y duras (AEF menor), sugiriendo que el reforzamiento estructural les permite alcanzar mayor altura para competir por luz en canopias cerradas, propias de los ambientes excluidos o escasamente pastoreados. Este resultado coincide con la respuesta de las especies de gramíneas perjudicadas por el pastoreo consideradas en este trabajo (Grupo 2), ya que si bien sus valores promedio fueron muy variables, sus valores de AEF comparados por tratamiento disminuyeron en los ambientes excluidos.

Aunque las especies consideradas presentan comportamientos diferentes en su AEF frente a la exclusión del ganado, si existe a nivel de poblaciones un comportamiento claro en la mayoría de los casos. Algunas especies presentaron valores mayores de AEF en condiciones de pastoreo que en condiciones de exclusión, mientras que otras se comportaron de forma contraria. Puede concluirse entonces, que este atributo es una variable de respuesta al pastoreo. Dado que la variación en el AEF parece depender de la adaptación de las especies al pastoreo, podemos preguntarnos si este atributo tiene o no, carácter adaptativo. Un experimento diseñado especialmente para tal fin podría responder a esta hipótesis.

Bibliografía:

- Altesor, A.; Di Landro, E.; May, H. & Escurra, E. 1998. Long-term species change in an Uruguayan grassland. *Journal of Vegetation Science*, 9: 173-180.
- Altesor, A.; Pezzani, F.; Grun, S. & Rodríguez, C. 1999. Relationship between spatial strategies and morphological attributes in an Uruguayan grassland: a functional approach. *Journal of Vegetation Science*, 10: 457-462.
- Altesor, A.; Oesterheld, M.; Lezama, F.; Leoni, E. & Rodríguez, C. 2002. Effect of grazing exclosure on community structure and productivity of an Uruguayan grassland. 45th. Symposium of the International Association of Vegetation Science. Brasil.

- Choong, M.F.; Lucas, P.W.; Ong, J.S.Y.; Pereira, B.; Tan, H.T.W. & Turner, Y.M. 1992. Leaf fracture toughness and sclerophylly: their correlations and ecological implications. *New Phytologist*, 122: 597-610.
- Díaz, S.; Acosta, A. & Cabido, M. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science*, 3: 689-696.
- Díaz, S. & Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 8:463-474.
- Díaz, S.; Noy-Meir, I. & Cabido, M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology*, 38: 497-508.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency an chemical. *Rec. Adv. Phytochem.* 10: 1-40.
- Ferrés, P. 1982. Evaluación primaria de gramíneas forrajeras por el método de la transección foliar. Quinta Reunión Técnica de la Facultad de Agronomía. Montevideo, 52: 77-102.
- Fowler, J. & Cohen, L. 1990. *Practical statistic for field biology*. Open University Press. Philadelphia.
- Grime, J. P.; Thompson, K; Hunt, R.; Hodgson, J. G.; Cornelissea, J. H. C.; Rorison, I. H.; Hendry, G. A. F.; Ashenenden, T. W.; Askew, A. P.; Band, S. R.; Booth, R. E.; Bossard, C. C.; Campbell, B. D.; Cooper, J. E. L.; Davison, A. W.; Gupta, P. L.; Hall, W.; Hand, D. W.; Hannah, M. A.; Hillier, S. H.; Hodkinson, D. J.; Jalili, A.; Liu, Z.; Mackey, J. M. L.; Mathews, N.; Mowforth, M. A.; Neal, A. M.; Reader, R. J.; Reiling, K.; Ross-Fraser, W.; Spencer, R. E.; Sutton, F.; Tasker, D. E.; Thorpe, P. C. & Whitehouse, J. 1997. Integrated screening validates primary axes specialisation in plants. *Oikos*, 79: 259-281.
- Heady, H. F. & Child, R. D. 1994. *Rangeland Ecology & Management*. Westview Press. Boulder, San Francisco, Oxford. 519 pp.
- Keddy P.A. 1992. A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology*, 6: 621-626.
- Lavorel, S.; McIntyre, S.; Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *TREE*, 12: 474-478.

- Leoni, E. 1997. Relación de la herbivoría con los teores de taninos, nitrógeno, agua e peso específico foliar en dos especies de la familia Malpighiaceae, en un Cerrado del Municipio de Sao Carlos, SP. Tesis de Maestría. Universidade Federal de Sao Carlos. Sao Carlos. 72 pp.
- McNaughton, S. J.; Tarrants, J. L.; McNaughton, M. M. & Davis, R. H. Silica as a defence against herbivory and growth promoter in African grasses. *Ecology*, 66: 528-535.
- MGAP. DIEA. Censo Agropecuario. 2001. Disponible en Internet: www.mgap.gub.uy
- Reich, P. B.; Walters, M. B. & Ellsworth, D. S. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62: 365-392.
- Reich, P. B.; Ellsworth, D. S. & Walters, M. B. 1998. Leaf structure (Specific Leaf Area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from, within and across species and functional groups. *Functional Ecology*, 12: 948-958.
- Rodríguez C.; Leoni E.; Lezama F. & Altesor A. 2002. Effects of grazing enclosure in species composition and plant traits in a Uruguayan grasslands. 45th. Symposium of the International Association of Vegetation Science. Brasil.
- Rosengurt, B. 1979. Tablas de Comportamiento de las Especies de Plantas de Campos Naturales en el Uruguay. Dirección General de Extensión Universitaria, División Publicaciones y Ediciones, Facultad de Agronomía, Montevideo
- Soriano, A. 1991. Río de la Plata grasslands. Pp. 367-407 . En R. T. Coupland editor. Natural grasslands. Introduction and Western Hemisphere. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- StatSoft, Inc. 2002. Electronic Statistics Textbook. Tulsa, OK: Statsoft. Disponible en Internet: www.statsoft.com
- Thompson, K.; Hillier, S. H.; Grime, J. P.; Bossart, C. C. & Band, S. R. 1996. A functional analysis of a limestone grassland community. *Journal of Vegetation Science*, 7: 371-380.
- Tohill, J. C. 1978. Measuring botanical composition of grasslands. Páginas 22-62 en Manneje L. Editor. Measurement of grassland vegetation and animal production. Commonwealth Agricultural Bureaux, Bucks.

- Turner, I. M. 1994. A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the mayor broadleaved forest types. *Journal of Biogeography*, 21: 413-419.
- Weiher, E.; Van der Werf, A.;Thompson, K.; Roderick, M.; Garnier, E. & Eriksson, O. 1999. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, 10: 609-620.
- Westoby, M.; Warton, D. & Reich, P. B. 2000. The Time Value of Leaf Area *The American Naturalist*, 155: 649-656.
- Wright, I. J.; Reich, P. B. & Westoby, M. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats *Functional Ecology*, 15: 423-434.
- Wright, I. J. & Cannon, K. 2001. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient sclerophyll flora. *Functional Ecology*, 15: 351-359.