

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE CIENCIAS

Efecto de los arbustos sobre el estrato gramíneo y
comportamiento hídrico de los Tipos Funcionales de
Plantas en pastizales naturales

Informe de Pasantía

Gastón Fernández

Tutor: Dra. Alice Altesor

Licenciatura en Ciencias Biológicas, Profundización en Ecología. Febrero 2008

Índice:

Resumen.....	3
Introducción.....	4
Materiales y métodos.....	9
Obtención de datos de campo.....	9
Análisis de datos.....	12
Resultados.....	12
Discusión.....	24
Conclusiones.....	30
Bibliografía.....	30

Resumen:

Los objetivos de este trabajo fueron comparar el comportamiento hídrico entre los Tipos Funcionales de Plantas (TFPs) y evaluar el efecto de los arbustos sobre el estado hídrico y la productividad primaria del estrato herbáceo en praderas naturales. Fue realizado en el Establecimiento “El Relincho”, en San José. Se midieron los potenciales hídricos de los TFPs (gramíneas C₃, gramíneas C₄ erectas, gramíneas C₄ postradas, gramíneas C₄ formadoras de maciegas y arbustos) en los momentos de menor y mayor demanda de agua. Se compararon los potenciales hídricos de dos especies de gramíneas (una C₃ y una C₄) en parches con y sin arbustos. Se midieron variables ambientales (temperatura y velocidad del viento), el contenido de humedad del suelo y la Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA) en el estrato herbáceo en parches con y sin arbustos. A través de sensores radiométricos se obtuvieron: el Índice Verde Normalizado, el Índice hídrico y el Índice de reflectancia fotoquímica. A partir de ellos se estimó el efecto de los arbustos sobre la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) del estrato herbáceo. Los TFPs mostraron diferencias significativas en su comportamiento hídrico, en particular, las gramíneas C₃ tuvieron los valores más bajos de potencial hídrico y las gramíneas C₄ formadoras de maciegas, los más altos. Los arbustos mejoraron el estado hídrico de las plantas que crecieron bajo su dosel, creando un microclima diferente al de su entorno. Si bien tuvieron efectos benéficos sobre las gramíneas, también tuvieron efectos negativos al reducir la RFA disponible y por lo tanto la PPNA del estrato herbáceo que creció bajo su dosel.

Introducción:

Las comunidades de pastizal (praderas naturales) abarcan una amplia región de la superficie del planeta, estando su distribución determinada por variables climáticas principalmente temperatura y precipitación. Se localizan en regiones en donde la disponibilidad de agua está por debajo de lo necesario para el desarrollo de bosques, pero es suficiente para permitir el desarrollo de gramíneas como la forma de vida dominante (Sala *et al.* 1996). Los pastizales del Río de la Plata, constituyen una de las áreas más extensas de pastizales del planeta, abarcando aproximadamente 70.000 km² entre el este de Argentina y sur de Brasil y Uruguay. En Uruguay, las praderas naturales ocupan alrededor del 71% del territorio (MGAP 2000). En estas comunidades, las gramíneas y las hierbas, que forman el estrato herbáceo, conviven con especies leñosas, que forman el estrato arbustivo (Chebataroff 1960; Sala *et al.* 1996; Muñoz *et al.* 2005). Las especies arbustivas logran desarrollarse y expandirse, tanto en praderas naturales clausuradas al pastoreo por ganado doméstico como en aquellas pastoreadas, aunque sean ocasionalmente consumidas cuando son plántulas o sus hojas son jóvenes (Altesor *et al.* 2006).

En nuestro país los estudios realizados en praderas naturales se basan principalmente en descripciones florísticas (Rosengurtt 1944; Lezama *et al.* 2006), o en los efectos del pastoreo sobre la estructura y productividad (Altesor *et al.* 2005; Altesor *et al.* 2006) o sobre la dinámica de cambios en la composición de especies luego de la clausura al ganado doméstico (Altesor *et al.* 1998; Rodríguez *et al.* 2003). No hay estudios realizados sobre la existencia de algún tipo de interacción entre arbustos y gramíneas, si los arbustos tienen efectos negativos o, si por el contrario, tienen algún efecto benéfico en el desarrollo de las gramíneas.

Los estudios de interacciones entre diferentes especies se basan en estudios poblacionales, en donde se observa cómo la presencia de una especie afecta algún aspecto demográfico de la población de la otra especie (tasa de natalidad, crecimiento o mortalidad). Estos estudios tienen como desventajas que requieren mucho tiempo y trabajo para ser llevados a cabo.

Una alternativa es enfocar el estudio en aspectos funcionales, a nivel individual (diferencias en la utilización de los recursos agua, radiación solar), o a nivel de

la comunidad (Productividad Primaria Neta) que pueden reflejar los efectos de las interacciones entre las especies de la comunidad vegetal. En este trabajo se utilizó el enfoque funcional para comparar el estado hídrico de los Tipos Funcionales de Plantas en las horas de menor y de mayor demanda de agua. También se analizó el efecto de los arbustos sobre la disponibilidad de recursos (agua y radiación solar) para el estrato herbáceo.

El concepto de Tipo Funcional de Plantas (TFPs) ha sido empleado como una forma de agrupar a las especies de acuerdo a la contribución de éstas en el funcionamiento ecosistémico o a su respuesta frente a perturbaciones, condiciones climáticas o disponibilidad de recursos (Paruelo & Lauenroth 1996; Díaz & Cabido 1997; Lavorel *et al.* 1997; Díaz & Cabido 2001). Lavorel *et al.* (1997) definen a los TFPs como agrupaciones no filogenéticas de especies, que basadas en un conjunto de atributos biológicos comunes tienen desempeños similares en un ecosistema. La importancia de los TFPs puede verse claramente cuando se pierde alguno de éstos, ya que su ausencia puede provocar una gran alteración sobre los procesos biogeoquímicos de un ecosistema (Naeem *et al.* 1995).

Si bien en nuestro país no existen antecedentes de estudios sobre interacciones entre TFPs, en diversas regiones del mundo estas interacciones han sido analizadas (Sala *et al.* 1989; Callaway 1995; Callaway & Walker 1997; Aguiar & Sala 1998; Pugnaire & Luque 2001; Schiffers & Tielbörger 2006).

Estudios realizados por Sala *et al.* (1989) en Patagonia, una región semi-árida de Argentina, demostraron que los arbustos y las gramíneas no competían por el uso del agua. Si bien no se demostró la existencia de competencia entre estos TFPs, sí observaron que las gramíneas tenían efectos negativos sobre los arbustos al disminuir la cantidad de agua disponible en los estratos inferiores del suelo de donde los arbustos tomaban el agua.

En Rambla Honda, una región semi-árida situada al sureste de España, se encontró que el efecto de los arbustos era positivo para las gramíneas en ambientes con alto estrés caracterizados por falta de agua y nutrientes (Pugnaire & Luque 2001). Sin embargo, el desarrollo de plántulas de arbustos era fuertemente inhibido por la presencia de gramíneas (Espigares *et al.* 2004).

El efecto positivo de los arbustos se debe a que bajo su dosel se “amortiguan” las condiciones atmosféricas adversas que impiden o limitan el

desarrollo de plantas en ambientes altamente estresantes (Holmgren *et al.* 1997). Las elevadas temperaturas, la intensa radiación solar y la alta velocidad del viento, suelen verse “aminorados” bajo el dosel de los arbustos, los que se comportan como “nodrizas”, mejorando las condiciones ambientales y creando un microclima diferente al del entorno, que permite el establecimiento y desarrollo de especies herbáceas (Callaway 1995; Holmgren *et al.* 1997).

Si bien los arbustos facilitan el desarrollo de plantas bajo su dosel en ambientes estresantes caracterizados por la falta de agua o elevadas temperaturas, en condiciones ambientales más favorables esta situación cambia y pueden ejercer efectos negativos sobre las gramíneas (Pugnaire & Luque 2001). En Israel se observó que la reducción en la radiación solar incidente sobre el estrato herbáceo, debido a la intercepción de la luz por parte del dosel arbustivo, provocó una disminución de la productividad primaria de las gramíneas (Holzapfel *et al.* 2006). Esta interacción entre arbustos y gramíneas en Israel, mostró que en las zonas más fértiles y más húmedas los efectos de los arbustos eran negativos para el desarrollo de las gramíneas (Schiffers & Tielbörger 2006).

Los cambios en el balance neto de las interacciones han sido ampliamente documentados en diversas partes del mundo y parecen ser la regla en comunidades sometidas a factores de estrés (Bertness & Callaway 1994; Callaway 1995; Pugnaire & Luque 2001). Para explicar estos cambios Bertness & Callaway (1994) propusieron un modelo en el cual las interacciones positivas (facilitación) dominarían en regiones con alto estrés ambiental, mientras que las interacciones negativas (competencia) dominarían en regiones con ambientes más benignos.

Uno de los factores de estrés más importantes para las plantas, que más limita su crecimiento y normal desarrollo, es el estrés por falta de agua (Sánchez-Díaz & Aguirreolea 2000). El agua es fundamental e indispensable para la vida de las plantas (así como para el resto de los seres vivos), siendo entre el 80 y 90% del peso fresco en plantas herbáceas y cerca del 50% en plantas leñosas. Es un solvente para muchas sales, azúcares, aniones, etc. y es el medio en el cual se realizan todas las reacciones bioquímicas de las plantas (Sánchez-Díaz & Aguirreolea 2000). Es necesaria para llevar a cabo la fotosíntesis así como también para regular la temperatura de la planta

mediante la transpiración. Permite además la difusión y el flujo de solutos, por lo que es esencial para la distribución de nutrientes y metabolitos por toda la planta. En las vacuolas de las plantas, el agua ejerce presión sobre el protoplasma y la pared celular, lo que mantiene la turgencia en hojas, tallos y raíces (Taiz & Zeiger 1998). Por estas razones es importante conocer el estado hídrico de las plantas en un determinado ambiente. El estado hídrico puede medirse indirectamente a través del potencial hídrico (ψ_h). El ψ_h representa la cantidad de energía libre del agua por unidad de volumen disponible para realizar un trabajo. Se mide en relación a un estado de referencia, el del agua pura, a una presión de 1 atmósfera y a una temperatura y elevación determinadas. Se define como el trabajo requerido para llevar un determinado volumen de agua de un determinado estado al estado de referencia cuyo $\psi_h = 0$. Debido a que es un indicador del estado de hidratación de una planta, el ψ_h es medido por los investigadores para saber si una planta está o no en una situación de estrés hídrico (Sala *et al.* 1989; Kröpfl *et al.* 2002).

También la luz solar es fundamental para el desarrollo de las plantas, debido a que es utilizada por éstas, durante la fotosíntesis para la producción de biomasa (Taiz & Zeiger 1998). Existen diferentes formas de medir la producción de biomasa aérea por unidad de área y tiempo, es decir la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA). Estos métodos van desde la realización de cortes de biomasa, hasta la utilización de índices espectrales generados a partir de datos satelitales. El modelo de Monteith permite estimar la Productividad Primaria Neta a partir de datos espectrales: $PPN = RFA * fRFA * EUR$; en donde RFA es la Radiación Fotosintéticamente Activa incidente sobre el estrato herbáceo, fRFA es la fracción de RFA absorbida por las plantas y EUR es la Eficiencia en el Uso de la Radiación. La RFA es una región del espectro lumínico con una longitud de onda ubicada entre los 400 y 700 nm que es utilizada por las plantas para obtener poder reductor y energía durante la fotosíntesis (Taiz & Zeiger 1998). Tanto la energía como el poder reductor pueden ser luego utilizadas en la incorporación de CO_2 durante el Ciclo de Calvin para la producción de biomasa (Taiz & Zeiger 1998). La fRFA puede ser estimada a través del Índice Verde Normalizado (IVN), ya que existe una relación lineal entre el IVN y la fRFA (Sellers *et al.* 1992). La EUR, se puede estimar a través del Índice de Reflectancia Fotoquímico (IRF) que mide la

cantidad de RFA incidente sobre el estrato herbáceo que es transformado efectivamente en biomasa (Peñuelas *et al.* 1995).

Por lo tanto, podemos utilizar el IVN y el IRF para estimar la PPNA de un ecosistema. Para la obtención de estos índices se utilizan sensores radiométricos que miden la radiación, en diferentes longitudes de onda, que incide sobre las plantas y que es reflejada por éstas. La utilización de sensores permite obtener diferentes índices de una manera sencilla y rápida, por lo que han sido muy utilizados en los últimos años por varios investigadores (Guyot 1990; Gamon *et al.* 1995; Peñuelas *et al.* 1995; Peñuelas *et al.* 1997).

Al encontrarse el Uruguay en una región caracterizada por tener un clima sub-húmedo, una de las interacciones que pudieran ocurrir entre gramíneas y arbustos en las praderas naturales podría ser la competencia por el uso del agua (sobre todo en períodos estivales), así como un efecto negativo que reduciría la PPNA de las gramíneas que crecen bajo el dosel de los arbustos debido al sombreado que éstos hacen. El conocimiento del tipo de interacción que existe entre estos dos TFPs es de gran importancia, debido a que éste es un país que sustenta su economía en la ganadería extensiva cuya base forrajera la constituyen las praderas naturales.

Este estudio se basa en la hipótesis de que las gramíneas y los arbustos compiten por el agua, por lo que la presencia de los arbustos disminuye la disponibilidad de agua para las gramíneas del estrato herbáceo. También se verá reducida la cantidad de RFA que incide en el estrato herbáceo debido a la interferencia del dosel arbustivo.

Dos de las predicciones que se desprenden de estas hipótesis son:

1. El potencial hídrico de las gramíneas que se encuentran cerca de los arbustos será menor que el de aquellas que se encuentran en áreas sin arbustos.
2. La PPNA del estrato herbáceo por debajo de los arbustos será menor que en áreas sin arbustos.

Los objetivos específicos de este trabajo fueron:

- a) Determinar el potencial hídrico de los diferentes TFPs presentes en los pastizales de la región: gramíneas erectas (C₃ y C₄), gramíneas postradas, arbustos y gramíneas C₄ que forman maciegas.

- b) Comparar el potencial hídrico de dos especies de gramíneas, una con metabolismo fotosintético C₃ y otra C₄, creciendo en parches con y sin arbustos.
- c) Medir el contenido de humedad del suelo en parches con y sin arbustos.
- d) Caracterizar las condiciones microambientales en parches con y sin arbustos a través de la temperatura y la velocidad del viento.
- e) Estimar la PPNA en áreas de pastizal con y sin arbustos a través del IVN y del IRF.

Materiales y métodos:

El estudio se realizó en el establecimiento “*El Relincho*”, ubicado en la localidad de Ecilda Paullier, Departamento de San José, en la región centro-sur de Uruguay (31°54'S, 58°15'O). El promedio anual de lluvia es de 1099 mm, mientras que el promedio anual de temperatura es de 17.4 °C (Altesor *et al.* 2006).

Es una zona de praderas naturales que en el pasado tuvo actividad ganadera y agrícola, pero que actualmente se dedica a la producción ganadera exclusivamente. En esta región, el pastoreo por el ganado doméstico promueve una fisonomía de la comunidad con dos estratos: un estrato bajo y denso de hierbas y gramíneas postradas, y otro erecto de gramíneas y pequeños arbustos.

Obtención de datos de campo:

El potencial hídrico se midió utilizando la técnica de la cámara de presión (Scholander *et al.* 1965). Las mediciones se realizaron en los meses de enero y febrero de 2006 en dos momentos del día: antes del amanecer (madrugada), momento en el que las plantas alcanzan un equilibrio con el potencial hídrico del suelo, y a la tarde, durante las horas de máxima intensidad solar, momento de mayor estrés hídrico de las plantas. Las plantas utilizadas para las mediciones de la madrugada fueron distintas en todos los casos a las utilizadas durante la tarde. Se utilizaron hojas verdes, sanas y expandidas y a cada planta se le realizó sólo una medición.

1. Caracterización del potencial hídrico de diferentes Tipos Funcionales de Plantas

Se midieron los potenciales hídricos de cinco TFPs definidos de la siguiente manera: Gramíneas C₃ (GramC₃), Gramíneas C₄ erectas (GramC_{4er}), Gramíneas C₄ formadoras de maciegas (GramC_{4mac}), Gramíneas C₄ postradas (GramC_{4post}) y Arbustos (Altesor *et al.* 2005; Altesor *et al.* 2006).

En la tabla 1 se muestra el listado de especies seleccionadas para representar los diferentes TFPs. Para realizar las mediciones se seleccionaron cinco individuos de cada una de las especies pertenecientes a cada TFPs.

Tabla 1. Especies seleccionadas para representar los Tipos Funcionales de Plantas (TFPs) en los cuales se midió el potencial hídrico, Gramíneas C₃ (GramC₃), Gramíneas C₄ erectas (GramC_{4er}), Gramíneas C₄ formadoras de maciegas (GramC_{4mac}), Gramíneas C₄ postradas (GramC_{4post}) y Arbustos.

GramC ₃	GramC _{4er}	GramC _{4mac}	GramC _{4post}	Arbustos
<i>Stipa neesiana</i>	<i>Paspalum plicatulum</i>	<i>Paspalum quadrifarium</i>	<i>Paspalum notatum</i>	<i>Eupatorium buniifolium</i>
<i>Stipa charruana</i>	<i>Coelorhachis selloana</i>		<i>Stenotaphrum secundatum</i>	<i>Baccharis trimera</i>
<i>Bromus auleticus</i>			<i>Axonopus affinis</i>	<i>Baccharis dracunculifolia</i>

2. Efecto de los arbustos sobre el potencial hídrico de gramíneas C₃ y C₄

Para conocer el efecto de los arbustos en el estado hídrico de las gramíneas, se midió el potencial hídrico (ψ_h) de dos especies de gramíneas: *Paspalum notatum*, una especie C₄ con hábito de vida postrado y *Stipa neesiana*, una especie C₃ con hábito erecto. Para realizar las mediciones fueron seleccionados cinco individuos de cada especie creciendo por debajo de los arbustos y cinco creciendo sin la presencia de los arbustos.

3. Contenido de humedad del suelo

Para determinar el contenido de humedad del suelo, se tomaron muestras de suelo a diferentes profundidades: 0 a 10 cm ; 10 a 20 cm y 20 a 30 cm, en cinco parches herbáceos con arbustos y sin éstos. El contenido de humedad se determinó a través del método gravimétrico: (peso fresco suelo- peso seco suelo/peso seco suelo)*100.

El trabajo de gabinete se realizó en el laboratorio de Ecología terrestre.

4. Medidas de reflectancia espectral

Se utilizaron una barra de RFA (modelo Cavadevices) y un radiómetro de mano Skye, para obtener diferentes índices radiométricos. Las mediciones con Skye fueron hechas sombreando las parcelas para disminuir el efecto de la reflectancia bidireccional al trabajar con luz difusa. La reflectancia se calculó como: (reflejado/incidente).

Se calcularon los siguientes índices radiométricos:

4.1 *Radiación Fotosintéticamente Activa* (RFA) incidente y reflejada para estimar la RFA disponible para la vegetación herbácea. La RFA disponible se calculó de la siguiente manera: (incidente-reflejado/incidente). Las mediciones se realizaron durante la mañana y la tarde en parches herbáceos con arbustos y sin arbustos.

4.2 *Índice Verde Normalizado* (IVN), un estimador de la productividad primaria, que representa la fracción de radiación absorbida por la planta y que puede ser utilizada en la fotosíntesis. Se calcula a través de la siguiente ecuación: $(IR-R)/(IR+R)$, en donde IR es lo reflejado en la región del infrarrojo cercano, en esta región las hojas verdes reflejan una gran proporción de radiación absorbida y R corresponde a lo reflejado en la región del rojo en donde las hojas verdes reflejan una pequeña proporción de la misma (Guyot 1990, Gamon *et al.* 1995).

4.3 *Índice Hídrico* (IH), un estimador de la concentración de agua en las plantas, que se calcula a través del cociente: R_{900}/R_{970} . En la región del infrarrojo cercano (970 nm) el agua absorbe débilmente la radiación y ha sido utilizado como un buen indicador del contenido hídrico para diferentes coberturas vegetales. R_{900} corresponde a lo reflejado en la longitud de onda de 900 nm, en esta región no hay absorción por parte del agua y se utiliza como longitud de onda de referencia ya que no es sensible a las características estructurales de la vegetación. Este índice es directamente proporcional al contenido hídrico de las plantas (Peñuelas *et al.* 1997).

4.4 Cociente entre el *Índice Hídrico* y el *Índice Verde Normalizado* (IH/IVN), se utiliza para corregir el Índice Hídrico, ya que la biomasa verde está fuertemente correlacionada con el contenido de humedad (Peñuelas *et al.* 1997).

4.5 *Índice de Reflectancia Fotoquímica* (IRF) un estimador de la eficiencia en el uso de la luz por parte de las plantas. Se obtiene a partir de la siguiente ecuación: $(R_{530}-R_{570}) / (R_{530}+R_{570})$, siendo R_{530} la longitud de onda en donde se observa el cambio de reflectancia asociado a la interconversión de la zeaxantina-antexantina-violaxantina y la energización de los tilacoides durante la fotosíntesis y R_{570} es una longitud de onda de referencia utilizada para reducir los cambios en la reflectancia debidos a los movimientos de los cloroplastos. El IRF es un estimador de la Eficiencia en el Uso de la Radiación (EUR) debido a que es una medida de la disipación no fotoquímica de la energía de los fotones provenientes de la luz solar absorbida por la clorofila durante la fotosíntesis (Peñuelas *et al.* 1995).

5. Medidas de variables ambientales

Se utilizó un sensor de mano (modelo Kestrel 2000) para medir la temperatura y la velocidad del viento. Las mediciones se realizaron en parches herbáceos con arbustos a 140 cm del suelo y a 10 cm del suelo y en parches herbáceos sin arbustos a 10 cm del suelo.

5.1 Temperatura relativa del viento en el estrato herbáceo

Se calculó para los parches herbáceos con arbustos la temperatura del estrato herbáceo a 10cm del suelo, en relación a la temperatura del aire a 140 cm del suelo, de la siguiente manera: $(t^{\text{a}} \text{ promedio del estrato herbáceo} - t^{\text{a}} \text{ aire a 140 cm suelo}) / t^{\text{a}} \text{ aire a 140 cm suelo} * 100$.

5.2 Velocidad relativa del viento en el estrato herbáceo

Se calculó para los parches herbáceos con arbustos la velocidad del viento del estrato herbáceo a 10 cm del suelo, en relación a la velocidad del viento a 140 cm del suelo, de la siguiente manera: $(\text{vel promedio viento estrato herbáceo} - \text{vel viento a 140 cm suelo}) / \text{vel viento a 140 cm suelo} * 100$.

Análisis de datos:

Se realizaron análisis de varianza (ANOVAs) y test de Mann-Whitney para comparar los resultados obtenidos entre los distintos parches (con arbustos y sin arbustos).

Resultados:

1. Caracterización del potencial hídrico de diferentes Tipos Funcionales de Plantas

El valor promedio más alto de potencial hídrico (ψ_h) registrado en la madrugada del mes de enero correspondió a Gramíneas C₄ formadoras de maciegas (GramC₄mac), le siguió Gramíneas C₄ postradas (GramC₄post) y Gramíneas C₄ erectas (GramC₄er), entre estos TFPs no existieron diferencias significativas (Figura 1). Arbustos, que presentó un menor promedio que los anteriores TFPs, mostró diferencias significativas con GramC₄mac y GramC₄post, no así con GramC₄er ni con Gramíneas C₃ (GramC₃) (Figura 1). GramC₃ presentó el promedio más bajo, diferenciándose de GramC₄mac y de GramC₄post, no así de los restantes TFPs (Figura 1).

En la madrugada del mes de febrero el TFPs que presentó el promedio más alto fue GramC₄mac, le siguió GramC₄er, GramC₃ y GramC₄post, entre estos cuatro TFPs no existieron diferencias significativas (Figura 1). El TFPs que registró el promedio más bajo fue Arbustos, que se diferenció de GramC₄mac, de GramC₄er y de GramC₃ (Figura 1).

En enero y en febrero todos los TFPs tuvieron promedios más bajos, durante la tarde, en comparación a los registrados durante la madrugada. En la tarde de enero, al igual que lo sucedido durante la madrugada, GramC₄mac presentó el promedio más alto y GramC₃ tuvo el menor promedio. Estos TFPs fueron de los más afectados por el aumento de temperatura y radiación durante la tarde, el valor promedio fue en ambos casos más de cinco veces inferior al registrado durante la madrugada, encontrándose diferencias significativas con los restantes TFPs (Figura 1). El descenso en el promedio de GramC₄er en la tarde fue de casi cinco veces con respecto a lo registrado en la madrugada. Arbustos fue el TFPs que tuvo el menor descenso y GramC₄post tuvo el mayor de los descensos registrados, siendo éste de seis y media veces con respecto al registrado en la madrugada. Entre estos últimos tres TFPs no se encontraron diferencias significativas (Figura 1).

En la tarde del mes de febrero, aunque el promedio descendió catorce veces y media con respecto al de la madrugada, nuevamente GramC₄mac presentó el promedio más alto, seguido por GramC₄er y Arbustos. Entre estos TFPs no existieron diferencias, pero sí se diferenciaron de GramC₄post y de

GramC₃ (Figura 1). Nuevamente Arbustos fue el TFPs que registró el menor descenso en el promedio durante la tarde. GramC₃ presentó el promedio más bajo, casi nueve veces inferior al registrado en la madrugada (Figura 1). GramC₄post registró un importante descenso, de casi siete veces con respecto a la madrugada, no teniendo diferencias con GramC₃ (Figura 1).

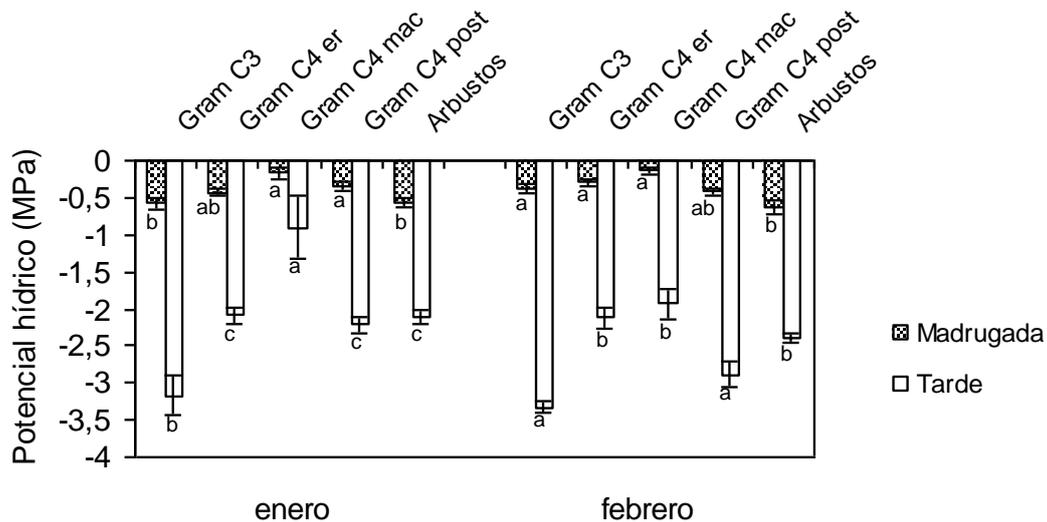


Figura 1. Valores promedio \pm 1 error estándar de los potenciales hídricos (ψ_h) correspondientes a los diferentes Tipos Funcionales de Plantas (TFPs), Gramíneas C₃ (GramC₃), Gramíneas C₄ erectas (GramC₄er), Gramíneas C₄ formadoras de maciegas (GramC₄mac), Gramíneas C₄ postradas (GramC₄post) y Arbustos registrados durante la madrugada y la tarde de los meses de enero y febrero. Las comparaciones se realizaron en la madrugada y tarde de cada mes en forma separada. Diferentes letras indican diferencias significativas entre los valores, test de Tukey ($p < 0,05$).

2. Efecto de los arbustos en el potencial hídrico de gramíneas C₃ y C₄

El efecto de los arbustos en el potencial hídrico (ψ_h) de las dos especies de gramíneas seleccionadas cambió a lo largo del día, de manera similar, para las dos especies (Figuras 2a y 2b). En el caso del *Paspalum notatum*, durante la madrugada, el valor promedio del ψ_h de las plantas que se encontraban alejadas de los arbustos ($-0,22 \pm 0,016$), fue superior al promedio de las plantas que crecieron por debajo de los arbustos ($-0,28 \pm 0,022$), existiendo diferencias significativas en los valores comparados (test de Tukey $p = 0,032$) (Figura 2a). Durante la tarde y contrariamente a lo sucedido en la madrugada, las plantas que crecieron debajo de los arbustos mostraron un promedio mayor ($-2,19 \pm$

0,144), en comparación con las plantas que estaban lejos de los arbustos ($-2,65 \pm 0,125$), existiendo diferencias significativas (test de Tukey $p= 0,027$) (Figura 2a).

En el caso de la *Stipa neesiana*, en la madrugada, las plantas que se encontraban lejos de los arbustos presentaron un promedio mayor al registrado para las plantas que se encontraban creciendo debajo de los arbustos ($-0,30 \pm 0,285$ y $-0,47 \pm 0,078$ respectivamente), existiendo diferencias significativas (test de Tukey $p= 0,0013$) (Figura 2b).

A la tarde esta situación se invirtió, por lo que las plantas con el mayor promedio fueron aquellas que crecieron debajo de los arbustos ($-3,07 \pm 0,022$), mientras que aquellas que se encontraban alejadas de los arbustos tuvieron un menor promedio ($-3,35 \pm 0,03$), no existiendo diferencias significativas entre los valores comparados (test de Tukey $p= 0,35$) (Figura 2b).

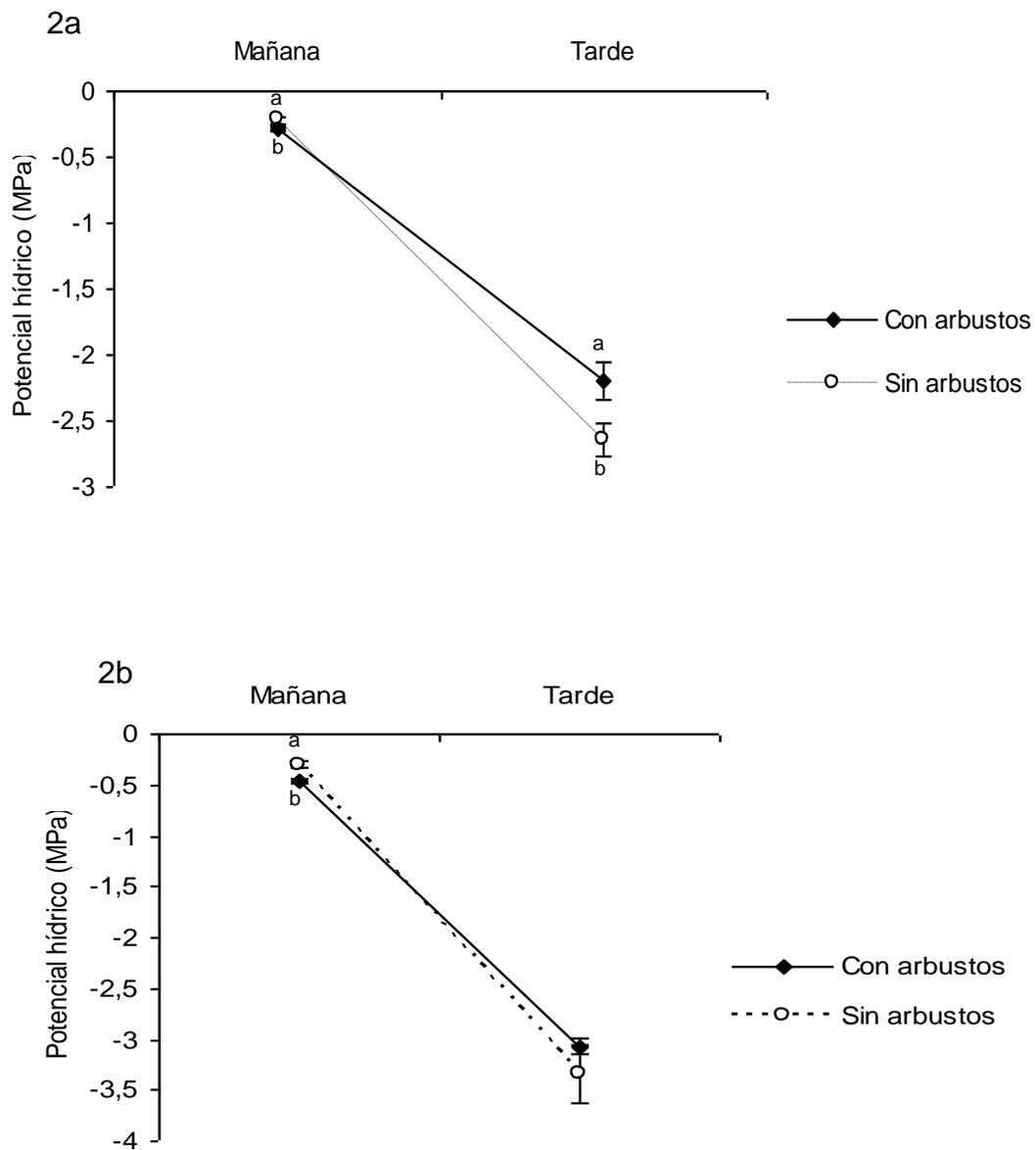


Figura 2. Valores promedio ± 1 error estándar de los ψ_h registrados durante la madrugada y tarde de febrero para *Paspalum notatum* (2a) y *Stipa neesiana* (2b) en presencia y ausencia de arbustos. Diferentes letras indican diferencias significativas entre los valores comparados, test de Tukey ($p < 0,05$).

3. Contenido de humedad del suelo

Los valores promedio del contenido de humedad del suelo fueron mayores en parches herbáceos sin arbustos en comparación a los parches con arbustos en las tres profundidades comparadas (Figura 3). En el estrato superior, de 0 a 10 cm de profundidad ($22.25\% \pm 1.24$ y $19.12\% \pm 0.62$

respectivamente), existiendo diferencias significativas (test de Tukey $p= 0.035$) (Figura 3). En el estrato medio de 10 a 20 cm ($27.84\% \pm 1.28$ y $21.43\% \pm 1.51$, respectivamente), existiendo diferencias significativas (test de Tukey $p= 0.007$) (Figura 3). En el estrato más profundo, entre los 20 y 30 cm de profundidad ($29\% \pm 1.5$ y $25.53\% \pm 1.03$ respectivamente) no existiendo diferencias significativas (test de Tukey $p= 0.07$) (Figura 3).

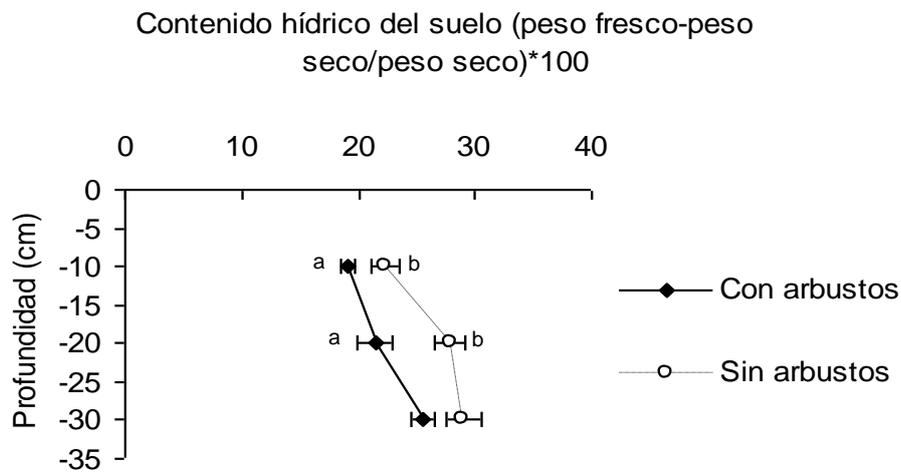


Figura 3. Valores promedio ± 1 error estándar del contenido de humedad en función de la profundidad (cm) del suelo en el mes de enero. Diferentes letras indican diferencias significativas, test de Tukey ($p < 0.05$).

4. Medidas de reflectancia espectral

4.1 Radiación Fotosintéticamente Activa disponible para el estrato herbáceo

Durante la mañana y la tarde de enero y febrero, los parches herbáceos sin arbustos dispusieron, en promedio, de más RFA que los parches con arbustos (Figura 4). En las mediciones correspondientes a la mañana de enero existieron diferencias significativas entre los parches, test de Mann-Whitney $p= 3.02 E-11$ ($0,91 \pm 0,0035$ y $0,405 \pm 0,047$ sin arbustos y con arbustos respectivamente) (Figura 4). En febrero también se registraron diferencias significativas entre los parches ($0,92 \pm 0,002$ y $0,35 \pm 0,035$ sin arbustos y con arbustos respectivamente), (test de Mann-Whitney $p= 3.39 E-6$) (Figura 4).

En la tarde también se registraron diferencias significativas entre parches en ambos meses. Enero: $0,91 \pm 0,0014$ y $0,42 \pm 0,0335$ sin arbustos y con arbustos respectivamente (test de Mann-Whitney $p= 3.02 E-11$).

Febrero: $0,91 \pm 0,003$ y 0.38 ± 0.03 sin arbustos y con arbustos respectivamente (test de Mann-Whitney $p= 3.39 E-6$) (Figura 4).

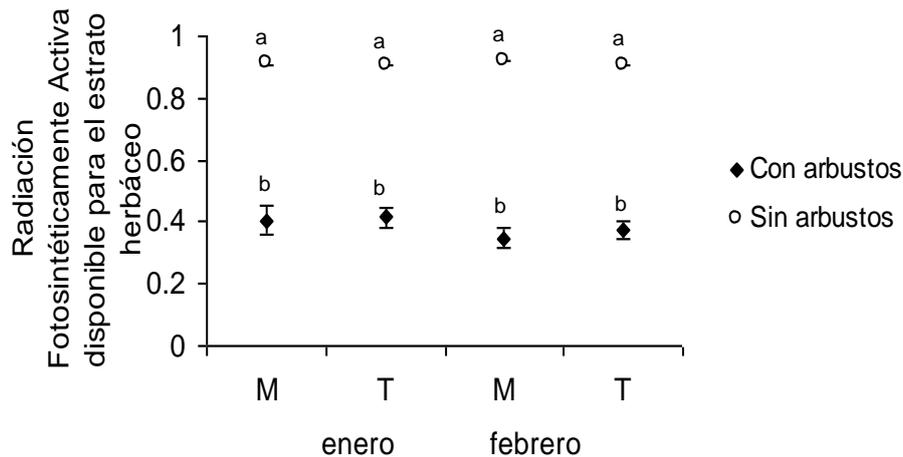


Figura 4. Valores promedio ± 1 error estándar de la Radiación Fotosintéticamente Activa disponible para el estrato herbáceo con arbustos y sin arbustos durante la mañana (M) y tarde (T) de los meses de enero y febrero. Diferentes letras indican diferencias significativas, test de Mann-Whitney ($p < 0.05$).

4.2 Índice Verde Normalizado

Los registros realizados durante la mañana del mes de enero mostraron un promedio superior del IVN en parches herbáceos con arbustos ($0,6 \pm 0,02$) que en parches sin arbustos ($0,53 \pm 0,02$), no existiendo diferencias significativas entre los valores comparados (test de Tukey $p= 0,07$) (Figura 5).

Por el contrario, las mediciones de la mañana correspondientes al mes de febrero indicaron que el valor promedio en parches sin arbustos fue superior al de parches del estrato herbáceo con arbustos ($0,56 \pm 0,01$ y $0,48 \pm 0,02$, respectivamente), existiendo diferencias significativas entre los valores (test de Tukey $p= 0,005$) (Figura 5).

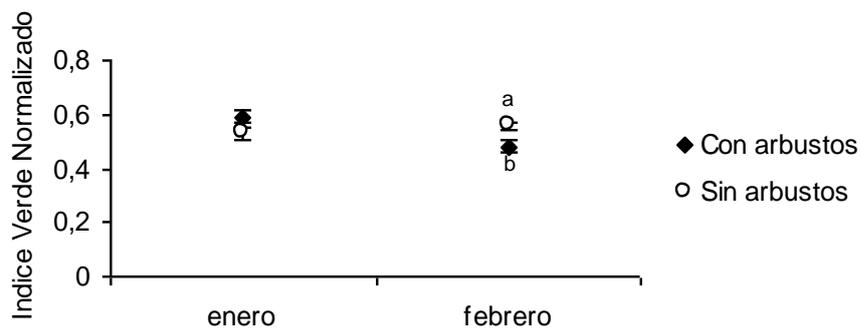


Figura 5. Valores promedio \pm 1 error estándar del Índice Verde Normalizado (IVN) en parches herbáceos con arbustos y sin arbustos medidos por la mañana en enero y febrero. Diferentes letras indican diferencias significativas entre los valores comparados, test de Tukey ($p < 0,05$).

4.3 Índice Hídrico

Los promedios del IH en parches herbáceos con arbustos y sin arbustos durante la mañana de enero fueron similares ($1,90 \pm 0,02$ y $1,92 \pm 0,03$, respectivamente), no existiendo diferencias significativas entre los valores comparados (test de Tukey $p = 0,54$) (Figura 6). En febrero el valor promedio fue algo superior en parches sin arbustos ($1,91 \pm 0,03$) en comparación a los parches con arbustos ($1,85 \pm 0,03$), no existiendo diferencias significativas (test de Tukey $p = 0,16$) (Figura 6).

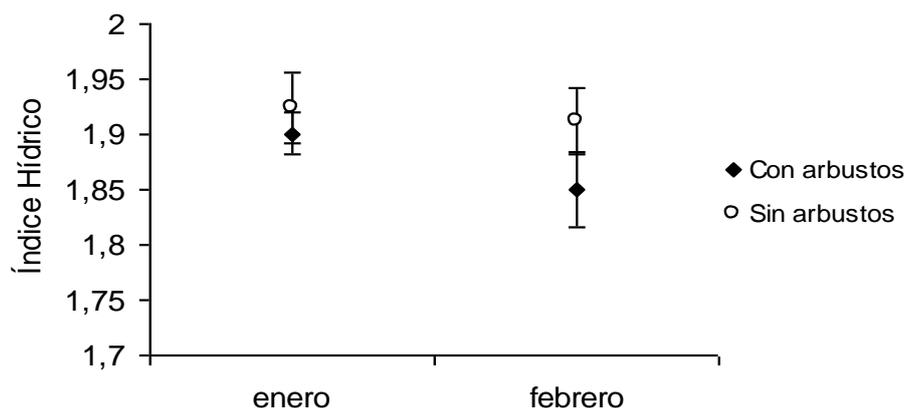


Figura 6. Valores promedios \pm 1 error estándar del Índice Hídrico (IH) en parches herbáceos con arbustos y sin arbustos en la mañana de los meses de enero y febrero. No existieron diferencias significativas entre los valores comparados.

4.4 Cociente entre el Índice Hídrico y el Índice Verde Normalizado

En el mes de enero la estandarización del Índice Hídrico a través del cociente con el Índice Verde Normalizado (IH/IVN), reflejó un mayor promedio de contenido de humedad en la vegetación herbácea en parches sin arbustos ($3,73 \pm 0,22$) en comparación a la vegetación de los parches con arbustos ($3,26 \pm 0,1$), no existiendo diferencias significativas entre los valores comparados (test de Tukey $p= 0,058$) (Figura 7). En febrero, por el contrario, el cociente IH/IVN reflejó un mayor contenido de humedad en la vegetación de los parches con arbustos ($3,98 \pm 0,25$) en comparación a los parches sin arbustos ($3,46 \pm 0,1$), existiendo diferencias significativas entre los parches (test de Tukey $p= 0,049$) (Figura 7).

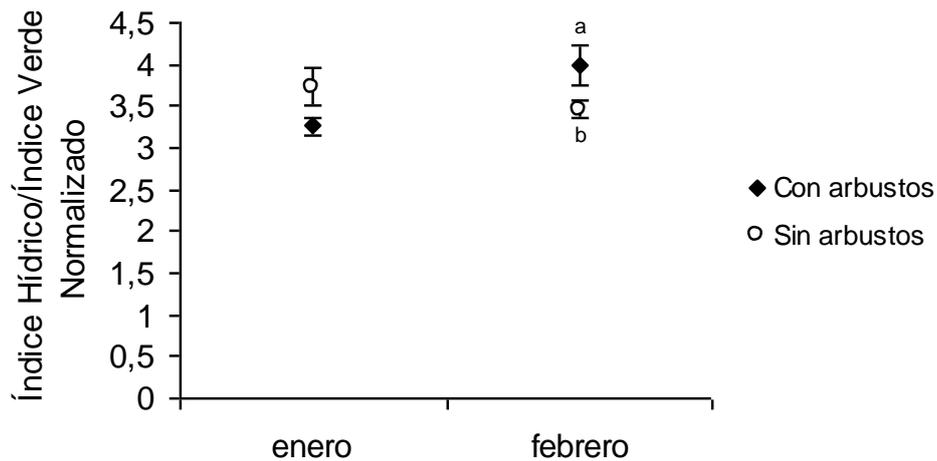


Figura 7. Valores promedio \pm 1 error estándar del cociente entre el Índice Hídrico/Índice Verde Normalizado (IH/IVN) en parches del estrato herbáceo con arbustos y sin arbustos en la mañana de los meses de enero y febrero. Diferentes letras indican diferencias significativas, test de Tukey ($p < 0,05$).

4.5 Índice de Reflectancia Fotoquímica

El valor promedio de IRF durante la mañana del mes de enero fue mayor en parches sin arbustos ($0,028 \pm 0,004$) en comparación a los parches con arbustos ($-0,112 \pm 0,034$), existiendo diferencias significativas entre los valores comparados (test de Tukey $p = 0,0003$) (Figura 8). En el mes de febrero el promedio de IRF fue ligeramente mayor en parches sin arbustos ($-0,04 \pm 0,014$) que en parches con arbustos ($-0,12 \pm 0,084$), no existiendo diferencias significativas (test de Tukey $p = 0,33$) (Figura 8).

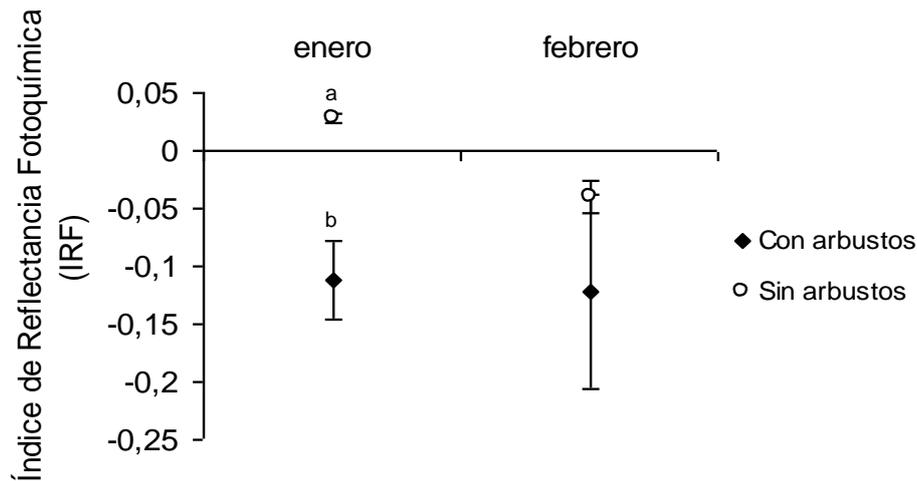


Figura 8. Valores promedio \pm 1 error estándar del Índice de Reflectancia Fotoquímica (IRF) en parches herbáceos con arbustos y sin arbustos en la mañana de los meses de enero y febrero. Diferentes letras indican diferencias significativas entre los valores comparados, test de Tukey ($p < 0,05$).

5. Medidas de variables ambientales

5.1 Temperatura relativa en el estrato herbáceo

La temperatura del estrato herbáceo (medida a 10 cm del suelo) aumentó tanto en parches con arbustos como en parches sin arbustos en relación a la temperatura del aire (medida a 140 cm del suelo) durante la mañana y tarde de los meses de enero y febrero (Figura 9).

En la mañana de enero, el aumento promedio en parches con arbustos ($16,36\% \pm 4,74$) fue mayor al registrado en parches sin arbustos ($8,13\% \pm 5,24$), no existiendo diferencias significativas (test de Tukey $p = 0,235$) (Figura 9). En la tarde, por el contrario, el aumento promedio en parches sin arbustos ($10,24\% \pm 2,9$) fue mayor al registrado para los parches con arbustos ($4,4\% \pm 4,9$), no existiendo diferencias significativas entre los valores comparados (test de Tukey $p = 0,29$) (Figura 9). Si bien en la mañana y en la tarde del mes de febrero el aumento promedio de la temperatura fue mayor en parches sin arbustos que en parches con arbustos, no existieron diferencias significativas entre parches (Figura 9). En la mañana ($25,3\% \pm 10,7$ y $7,5\% \pm 5,5$ en parches sin arbustos y con arbustos respectivamente (test de Tukey $p = 0,136$). En la tarde ($17,04\% \pm 2,53$ y $7,83\% \pm 4,11$ en parches sin arbustos y con arbustos respectivamente (test de Tukey $p = 0,066$) (Figura 9).

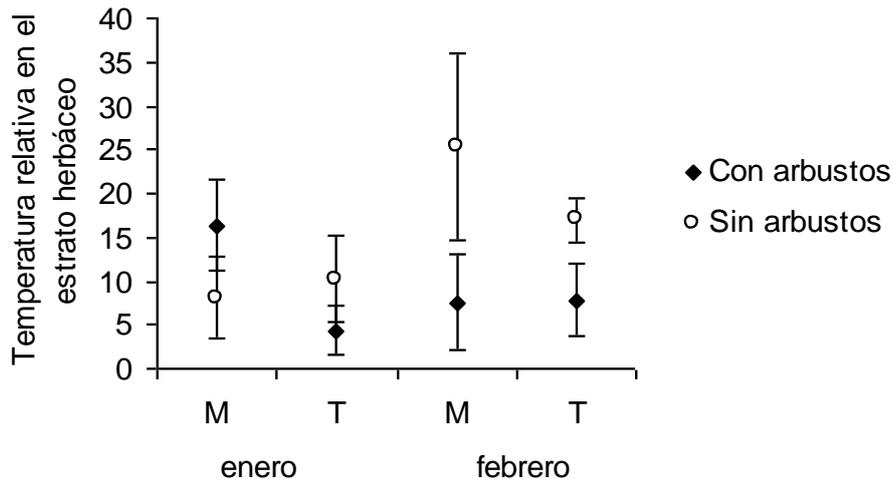


Figura 9. Valores promedio \pm 1 error estándar de la temperatura en el estrato herbáceo (medida a 10 cm del suelo) en relación a la temperatura del aire (medida a 140 cm del suelo) en parches con arbustos y sin arbustos en la mañana (M) y tarde (T) de los meses de enero y febrero. No existieron diferencias significativas entre los parches.

5.2 Velocidad relativa del viento en el estrato herbáceo

En la mañana y tarde del mes de enero la velocidad del viento en el estrato herbáceo (medida a 10 cm del suelo), se redujo en relación a la velocidad del viento (medida a 140 cm del suelo). En la mañana ($67,64\% \pm 4,47$ en parches con arbustos y $41,26\% \pm 5,85$ en parches sin arbustos), existiendo diferencias significativas entre los parches (test de Tukey $p= 0,002$) (Figura 10). En la tarde la velocidad del viento en parches con arbustos se redujo más ($79,16\% \pm 5,48$) que en parches sin arbustos ($49,32\% \pm 5,47$), existiendo diferencias significativas entre los parches (test de Tukey $p= 0,0027$) (Figura 10).

En la mañana y en la tarde del mes de febrero también se redujeron los promedios de velocidad del viento en el estrato herbáceo, tanto en parches con arbustos como sin arbustos (Figura 10). En la mañana, en parches con arbustos se redujo algo más ($52,92\% \pm 11,9$) que en parches sin arbustos ($49,65\% \pm 8,56$), no existiendo diferencias significativas (test de Tukey $p= 0,81$) (Figura 10). En la tarde el patrón fue similar al registrado durante la mañana ($49,9\% \pm 12,9$ y $41,53\% \pm 13,3$ en parches con arbustos y sin arbustos

respectivamente), no existiendo diferencias significativas entre los parches (test de Tukey $p= 0,63$) (Figura 10).

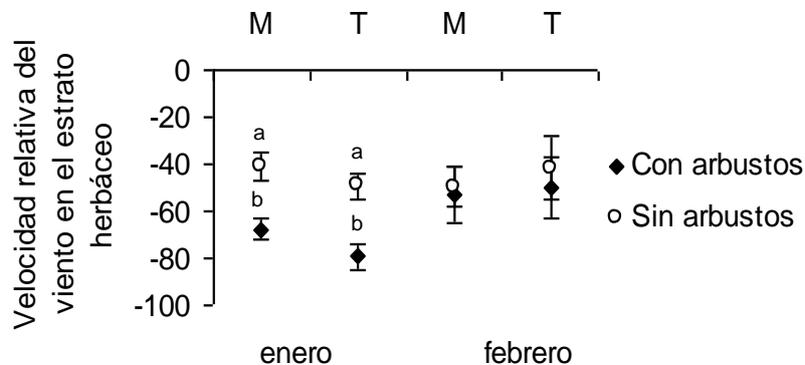


Figura 10. Valores promedio ± 1 error estándar de la velocidad del viento en el estrato herbáceo (medida a 10 cm del suelo) en relación a la velocidad del viento (medida a 140 cm del suelo) en parches con arbustos y sin arbustos en la mañana (M) y tarde (T) de los meses de enero y febrero. Diferentes letras indican diferencias significativas entre los valores comparados, test de Tukey ($p < 0,05$).

Discusión:

Durante los dos meses en los cuales fueron registrados los valores promedio de los potenciales hídricos (ψ_h) de los cinco Tipos Funcionales de Plantas (TFPs) mostraron patrones de comportamiento similares en la madrugada y en la tarde (Figura 1).

El TFPs que tuvo los valores promedio más altos, tanto durante la madrugada como durante la tarde, fue Gramíneas C_4 formadoras de maciegas (Gram C_4 mac) (Figura 1). Este comportamiento está de acuerdo con lo esperado ya que se trata de una especie con metabolismo fotosintético C_4 (Tabla 1), las cuales tienen mayor eficiencia en el uso del agua que las plantas C_3 (Ehleringer & Monson 1993; Taiz & Zeiger 1998; Sage 2004). Por el contrario, Gramíneas C_3 (Gram C_3), fue el TFPs que tuvo los promedios más bajos, durante la tarde, que es el momento de mayor demanda hídrica por parte de la atmósfera (Figura 1). Esto estaría de acuerdo con lo esperado, ya que, debido a su metabolismo fotosintético, tienen una baja eficiencia en el uso del agua (Ehleringer & Monson 1993; Taiz & Zeiger 1998; Sage 2004). Las

diferencias en la eficiencia en el uso del agua que existen entre plantas C₃ y C₄, se deben a diferencias en la anatomía de sus hojas, que se traducen en diferencias metabólicas y fisiológicas (Taiz & Zeiger 1998). Las plantas C₄ tienen una anatomía llamada Kranz que les permite aumentar la concentración de CO₂ alrededor de la Rubisco (enzima que lleva a cabo la carboxilación de la ribulosa) y por tanto pueden tener los estomas menos abiertos que las plantas C₃ cuando realizan la fotosíntesis. Debido a que es a través de los estomas que las plantas capturan CO₂ y transpiran, al estar menos abiertos evitan pérdidas de agua y por lo tanto tienen mayor eficiencia en el uso del agua que las plantas C₃ (Taiz & Zeiger 1998).

Arbustos, un TFPs formado por plantas C₃ (Tabla 1), durante la madrugada tuvo los promedios más bajos, sin embargo fue el TFPs menos afectado por el aumento de la temperatura y la radiación en horas de la tarde en ambos meses (Figura 1). En las horas de mayor demanda atmosférica Arbustos tuvo, durante el mes de enero, un promedio similar al de Gramíneas C₄ erectas (GramC_{4er}) y al de Gramíneas C₄ postradas (GramC_{4post}) y en el mes de febrero, tuvo un mayor promedio que GramC_{4post}, siendo similar al de GramC_{4mac} y al de GramC_{4er} (Figura 1). Este comportamiento es contrario al esperado, ya que al tratarse de plantas C₃ esperaríamos que tuvieran bajos promedios al igual que GramC₃ (Ehleringer & Monson 1993; Taiz & Zeiger 1998; Sage 2004). Algunas posibles explicaciones a este comportamiento podrían ser que los arbustos tuvieran, en comparación con las gramíneas, menor potencial osmótico, mayor conductancia a través del xilema, indumentos en las hojas, etc. que le permitan tener promedios altos de ψ_h en horas de mayor demanda atmosférica. Además las raíces de los arbustos podrían penetrar a mayor profundidad que las raíces de las gramíneas y por tanto alcanzar las zonas del suelo con mayor contenido de agua (Figura 3). En Patagonia, Sala *et al.* (1989) observaron que los arbustos tomaban el agua de las zonas más profundas del suelo, situación que podría estar sucediendo en nuestras praderas. GramC_{4er} tuvo un comportamiento intermedio entre los valores de GramC_{4mac} y los valores de los restantes TFPs, lo cual era esperable, debido a su metabolismo fotosintético (Ehleringer & Monson 1993; Taiz & Zeiger 1998; Sage 2004) (Figura 1).

GramC₄post fue el TFPs con el comportamiento más variable, sobre todo en horas de la tarde (Figura 1). Durante la madrugada los valores fueron similares al resto de las gramíneas C₄. En la tarde de enero, los valores de ψ_h de GramC₄post fueron similares a GramC₄er y a Arbustos, sin embargo en febrero no se distinguieron de GramC₃. No es fácil explicar el hecho de que siendo plantas con metabolismo C₄ tuvieran valores bajos de ψ_h , similares a los de GramC₃, durante las horas de mayor demanda atmosférica. Una posible explicación sería que, en condiciones de pastoreo, las raíces están concentradas en los primeros centímetros de suelo (Sala *et al.* 1989; Altesor *et al.* 2006). En consecuencia extraerían agua de las capas superiores del suelo, que justamente son las que tuvieron el menor promedio en cuanto al contenido de humedad (Figura 3). Sin embargo GramC₄er también podría estar concentrando las raíces y tomando agua de las capas superiores del suelo y sin embargo tuvo promedios similares o mayores que GramC₄post (Figura 1). Para sacar conclusiones al respecto sería necesario conocer la distribución de raíces de los diferentes TFPs. Otra posible explicación puede encontrarse en su condición postrada, lo cual puede tener ventajas pero también desventajas. La principal ventaja sería que la exposición al viento sería mínima al encontrarse en una posición muy cercana al suelo, lo que mejoraría el estado hídrico de la planta al disminuir la pérdida de agua (transpiración) a través de los estomas de las hojas (Taiz & Zeiger 1998). La disminución de la transpiración de las plantas, al estar menos expuestas al viento, es debida a un aumento de la resistencia de la capa límite. La capa límite es una zona de aire atmosférico, en contacto con la hoja, en donde las moléculas de agua se mueven por difusión y cuya resistencia al pasaje de agua es directamente proporcional a su espesor. El espesor de esta capa depende de factores externos a la planta como la velocidad del viento y de factores propios como la presencia de pelos y epidermis rugosa. Los vientos calmos favorecen que aumente su espesor y por consiguiente su resistencia al pasaje de agua. Mientras que los vientos fuertes, provocan un adelgazamiento de la misma con lo que disminuye la resistencia al pasaje de agua (Taiz & Zeiger 1998). Como principal desventaja del hábito postrado podría mencionarse que al estar apoyada sobre el suelo podría estar recibiendo calor directamente no sólo del sol, sino también del propio suelo, que suele tener temperaturas elevadas

durante la tarde cuando el sol es fuerte. Este hecho provocaría un aumento de la temperatura en sus hojas, lo que aumentaría la concentración de vapor de agua dentro de las hojas y aumentaría la diferencia de concentración de vapor de agua con la atmósfera (gradiente de concentración de vapor de agua). El gradiente de concentración de vapor de agua entre las hojas y la atmósfera es la fuerza que impulsa la salida de agua desde las hojas hacia la atmósfera (Taiz & Zeiger 1998). Al aumentar la temperatura, aumenta la demanda de vapor de agua por parte de la atmósfera, por lo que la planta pierde más agua y por lo tanto se reduce su ψ_h (Taiz & Zeiger 1998). Si esta explicación fuese correcta, el comportamiento hídrico de estos TFPs estaría dado por un balance entre la reducción de la velocidad del viento y las elevadas temperaturas que pueden alcanzarse cerca del suelo, por lo que su ψ_h respondería a cuál de estos efectos es el más importante en ese momento.

En relación a la humedad del suelo, observamos que los parches herbáceos sin arbustos tuvieron mayores valores promedio de humedad en los primeros 20 cm de profundidad, que aquellos en los cuales había arbustos (Figura 3), al igual que lo reportado por Kröpfl *et al.* (2002) en la Provincia de Río Negro en Argentina. Podríamos pensar en una redistribución lateral del agua de lluvia por parte de los arbustos como lo observado por Kröpfl *et al.* (2002). Otra posibilidad es que los arbustos estuvieran extrayendo agua de las capas superficiales del suelo, al igual que las gramíneas, contrariamente a lo encontrado por Sala *et al.* (1989) en Patagonia. De acuerdo con esto, los arbustos afectarían negativamente a las gramíneas que crecen bajo su dosel ya sea reduciendo el volumen de agua de lluvia o bien compitiendo por el agua del suelo. Este efecto negativo estaría apoyado por los valores de ψ_h de la madrugada de las gramíneas que crecieron bajo el dosel de los arbustos, los cuales fueron más bajos que los de las gramíneas que crecieron lejos de los mismos (Figuras 2a y 2b). Sin embargo en horas de la tarde, durante los momentos de mayor estrés hídrico, cuando la temperatura es mayor y lo es también la demanda de agua por parte de la atmósfera, el efecto de los arbustos fue neutro o positivo para las gramíneas que crecieron bajo los arbustos, como lo demuestran los mayores valores de los ψ_h en comparación a los valores de las plantas que crecieron en parches sin arbustos (Figuras 2a y 2b). Los arbustos redujeron la velocidad del viento al mismo tiempo que

amortiguaron el aumento de la temperatura del aire en el estrato herbáceo, creando un microclima en su entorno diferente al de los parches sin arbustos (Figuras 9 y 10). La reducción de la velocidad del viento y el menor aumento de la temperatura en parches arbustivos mejoraron el estado hídrico (aumentaron el ψ_h) de las gramíneas, debido a la disminución de la transpiración de las plantas que crecieron bajo el dosel arbustivo. En consecuencia, esto puede explicar que, durante la tarde, las gramíneas que crecieron bajo el dosel de los arbustos hayan presentado mayores valores de ψ_h que las que estaban en parches sin arbustos, estando incluso en suelos menos húmedos.

Sin embargo, esto no se vio reflejado en los valores obtenidos de IH del estrato herbáceo por debajo de los arbustos, ya que durante enero y febrero los valores de IH fueron similares a los del estrato herbáceo que estaba en parches de suelo sin arbustos (Figura 6). Pero al estandarizar el Índice Hídrico sobre el Índice Verde Normalizado (IH/IVN), observamos que en relación a la biomasa verde de los parches, los parches herbáceos debajo del dosel de los arbustos tuvieron valores similares o superiores que los parches herbáceos sin arbustos (Figura 7). Estos resultados confirman el mejor estado hídrico de los parches herbáceos debajo del dosel de los arbustos en comparación a los parches sin arbustos.

Si bien la presencia de los arbustos fue positiva para las gramíneas, como lo demuestran los mayores valores de potencial hídrico e índice hídrico estandarizado de las plantas bajo los arbustos, el efecto sobre las gramíneas C_4 fue mayor que sobre las gramíneas C_3 contrariamente a lo esperado. Si bien la elevada velocidad del viento y las altas temperaturas son factores que reducen el ψ_h de las plantas, la temperatura afecta más a las plantas C_3 que a las C_4 (Taiz & Zeiger 1998). Esto es debido a que al aumentar la temperatura la relación O_2/CO_2 aumenta y el O_2 comienza a competir por los sitios activos de la Rubisco con el CO_2 lo que baja su productividad (Ku & Edwards 1977). Por lo tanto al aumentar la temperatura las plantas C_3 deberían tener los estomas más abiertos que las plantas C_4 para captar más CO_2 con lo que perderían más agua (Taiz & Zeiger 1998). Debido a esto, lo esperado era que las plantas C_3 se vieran más beneficiadas que las plantas C_4 por la presencia de los arbustos y tuvieran mayores diferencias en los valores de ψ_h en horas de la tarde en comparación a las plantas que crecieron en parches sin la presencia de

arbustos. Este resultado, en principio contradictorio con lo esperado, podría explicarse debido al hábito postrado de las gramíneas, que al estar cerca del suelo pudieron verse perjudicadas por la temperatura del suelo y por el ángulo de incidencia del sol. El hecho de que se vieran más favorecidas por la presencia de los arbustos que las plantas C_3 (que eran erectas) apoyaría esta explicación.

Si bien los arbustos tuvieron efectos positivos sobre las gramíneas, al mismo tiempo se pudieron constatar efectos negativos. Los efectos negativos fueron debidos a una reducción de Radiación Fotosintéticamente Activa disponible para el estrato herbáceo que creció bajo su dosel (Figura 4). Al disponer de menor radiación para llevar a cabo la fotosíntesis, las plantas que crecieron bajo el dosel de los arbustos tuvieron valores promedios de IVN similares o menores en comparación con las plantas que crecieron en parches sin arbustos (Figura 5). Sumado a lo anterior, el estrato herbáceo que creció bajo los arbustos tuvo menores valores promedios en el Índice de Reflectancia Fotoquímica (IRF) y por lo tanto menor EUR que el estrato herbáceo que creció sin la presencia de los arbustos. Esta última observación es contraria a lo esperado ya que a elevadas radiaciones las plantas realizan una disipación de la energía absorbida de los fotones de la luz, por lo que solamente una parte de la radiación absorbida se traduce efectivamente en producción de biomasa (Taiz & Zeiger 1998). Lo esperado era que las plantas que crecieron bajo los arbustos tuvieran mayor EUR que las plantas que crecieron sin la presencia de arbustos (Taiz & Zeiger 1998). Podríamos pensar que la radiación incidente sobre el estrato herbáceo no fue tan elevada como para que las plantas que crecieron sin arbustos disminuyeran su eficiencia fotosintética. Por estas razones podemos inferir que los arbustos redujeron la PPNA del estrato herbáceo que creció bajo su dosel en comparación a los parches sin la presencia de arbustos.

Un modelo que podría ser útil para entender estos resultados es el propuesto por Holmgren *et al.* (1997). Según el modelo las plantas que crecen bajo los arbustos se benefician del dosel de éstos debido a la reducción de la velocidad del viento, de la temperatura y de las intensas radiaciones solares. Sin embargo el modelo no explica la existencia de efectos negativos debidos a

la reducción de la radiación incidente que disminuyen la PPNA del estrato herbáceo.

Conclusiones:

La utilización del comportamiento hídrico como herramienta para caracterizar TFPs en pastizales resulta ser útil ya que las plantas no parecen responder solamente en base a su metabolismo fotosintético, a su hábito (erecto o postrado) o a su forma de vida (herbácea o leñosa), sino que parecen responder a diferentes combinaciones de estas características. Para comprender mejor estas respuestas deberíamos conocer la distribución de las raíces en el suelo, las interacciones entre sí y con otros organismos, lo que podría ayudarnos a explicar los resultados obtenidos de una manera más precisa.

Por otra parte, los arbustos afectan de diferentes formas al estrato herbáceo que crece bajo su dosel, estos efectos pueden ser positivos (mejora del estado hídrico) o negativos (reducción de la radiación incidente) y el balance neto a su vez cambia dependiendo de las condiciones ambientales. Si bien hemos avanzado en el conocimiento de los efectos de los arbustos sobre el estrato herbáceo, varias preguntas quedan planteadas después de este trabajo:

¿Compite por el agua los arbustos y las gramíneas?, ¿tienen una distribución de raíces diferente que les permiten tomar agua de diferentes estratos del suelo?, ¿qué efecto tienen las gramíneas sobre los arbustos? Las respuestas a estas preguntas nos permitirían ampliar el conocimiento que tenemos sobre el funcionamiento de las praderas naturales y su relación con la estructura de la vegetación. Ambos son aspectos esenciales para la generación de modelos conceptuales que permitan el desarrollo de mejores prácticas de manejo.

Bibliografía:

Aguiar M. R. & Sala O. E. 1998. Interactions among grasses, shrubs, and herbivores in Patagonian grass-shrubs steppes. *Ecología Austral* 8: 201-210.

Altesor A., Di Landro E., May H. & Ezcurra E. 1998. Long-term species change in a Uruguayan grassland. *Journal of Vegetation Science* 9: 173-180.

Altesor A., Oesterheld M., Leoni E., Lezama F. & Rodríguez C. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology* 179: 83-91.

Altesor A., Piñeiro G., Lezama F., Jackson R. B., Sarasola M. & Paruelo J. M. 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17: 323-332.

Bertness M. D. & Callaway R. M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.

Callaway R. M. 1995. Positive Interactions among Plants. *The Botanical Review* 61: 306-349.

Callaway R. M. & Walker L. R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958-1965.

Chebataroff J. 1960. Algunos aspectos evolutivos de la vegetación de la Provincia Fitogeográfica Uruguayense. Apartado de Revista Nacional N° 201

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. & Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 646-655.

Ehleringer J. R. & Monson R. K. 1993. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 24: 411-439.

Espigares T., López-Pintor A. & Rey Benayas J. M. 2004. Is the interaction between *Retama sphaerocarpa* and its understorey herbaceous vegetation always reciprocally positive? Competition–facilitation shift during *Retama* establishment. *Acta Oecologica* 26: 121-128.

Gamon J. A., Field C. B., Goulden M. L., Griffin K. L., Hertley A. E., Joel G., Peñuelas J. & Valentini R. 1995. Relationship between NDVI, canopy structure and photosynthesis, in three Californian vegetation types. *Ecological applications* 5: 28-41.

Guyot G. 1990. Optical properties of vegetation canopies. *Applications of Remote Sensing in Agriculture*. London: Butterworths 19-44.

Holmgren M., Scheffer M. & Huston M. A. 1997. The interplay of competition and facilitation in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975.

Holzapfel C., Tielbörger K., Parag H. A., Kigel J. & Sternberg M. 2006. Annual plant-shrub interactions along a aridity gradient. *Basic and Applied Ecology* 7: 268-279.

Kröpfl A. I., Cecchi G. A., Villasuso N. M. & Distel R. A. 2002. The influence of *Larrea divaricata* on soil moisture and on water status and growth of *Stipa tenuis* in southern Argentina. *Journal of Arid Environments* 52: 29-35.

Ku S. B. & Edwards G. E. 1977. Oxygen inhibition of photosynthesis. Temperature dependence and relation to O₂/CO₂ solubility ratio. *Plant physiology* 59: 986-990.

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. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 474-478.

Lezama F., Altesor A., León R. J. C. & Paruelo J. 2006. Heterogeneidad de la vegetación en pastizales naturales de la región basáltica de Uruguay. *Ecología Austral* 16: 167-182

MGAP 2000. Censo General Agropecuario. DIEA. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Montevideo, Uruguay. www.mgap.gub.uy.

Muñoz J., Ross P. & Cracco P. 2005. Flora Indígena del Uruguay árboles y arbustos ornamentales. Segunda edición. Editorial Agropecuaria Hemisferio Sur.

Naeem S., Thompson L. J., Lawler S. P., Lawton J. H. & Woodfin R. M. 1995. Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystem. *Philosophical transactions. Biological Sciences* 347: 249-262.

Paruelo J. M. & Lauenroth W. K. 1996. Relative Abundance of Plant functional types in Grasslands and Shrublands of North America. *Ecological Applications* 6: 1212-1224.

Peñuelas J., Filella I. & Gamon J. A. 1995. Assessment of photosynthetic radiation use efficiency with spectral reflectance. *New Phytologist* 131: 291-296.

Peñuelas J., Piñol J., Ogaya R. & Filella I. 1997. Estimation of plant water concentration by the reflectance Water Index WI (R₉₀₀/R₉₇₀). *International Journal of Remote Sensing* 18: 2869-2875.

Pugnaire F. I. & Luque M. T. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93: 42-49.

- Rodríguez C., Leoni E., Lezama F. & Altesor A. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science* 14: 433-440.
- Rosengurtt, B. 1944. Las formaciones campestres y herbáceas del Uruguay. Cuarta Contribución, Agros N° 134. Montevideo.
- Sage R. F. 2004. The evolution of C₄ photosynthesis. *New phytologist* 161: 341-370.
- Sala O. E., Golluscio R. A., Lauenroth W. K. & Soriano A. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecología* 81: 501-505.
- Sala O. E., Lauenroth W. K., McNaughton S. J., Rusch G. & Zhang X. 1996. Biodiversity and Ecosystem Function in Grasslands. En: Mooney H.A., Cushman H., Medina E. R., Sala O. E. & Schulze E. D. (Eds.). *Functional Roles of Biodiversity: A Global Perspective*. John Wiley & Sons, Chichester, NY, 129-149.
- Sánchez-Díaz M. & Aguirreolea J. 2000. El agua en la planta. En: Azcón-Bieto J. & Talón M. (Eds.). *Fundamentos de fisiología vegetal*. Primera Edición. McGraw-Hill. Interamericana.
- Schiffers K. & Tielbörger K. 2006. Ontogenetic shifts in interactions among annual plants. *Journal of Ecology* 94: 336-341.
- Scholander P. F., Hammel H. T., Bradstreet E. D. & Hemmingsen E. A. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148: 339-346.
- Sellers P. J., Berry J. A., Collatz G. J., Field C. B. & Hall F. G. 1992. Canopy reflectance, photosynthesis and transpiration III. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme. *Remote Sensing of the Environment* 42: 187-216.
- Taiz L. & Zeiger E. 1998. *Plant physiology*. Segunda Edición. Sinauer Associates, Inc.