

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE CIENCIAS

RELACIÓN
RIQUEZA - PRODUCTIVIDAD
EN PASTIZALES NATURALES
PASTOREADOS

Informe de Pasantía

Luis López Mársico

Tutor: Dra. Alice Altesor

Licenciatura en Ciencias Biológicas, Profundización en Ecología. Marzo 2007

CONTENIDO

	página:
RESUMEN.....	3
INTRODUCCIÓN.....	4
Relación entre la riqueza de especies y la función ecosistémica.....	5
Hipótesis actuales acerca de la relación riqueza - productividad.....	7
Antecedentes en pastizales pastoreados de la región	10
Riqueza de especies como indicador de la riqueza funcional.....	11
Función ecosistémica: la Productividad Primaria Neta Aérea y sus estimadores	13
OBJETIVOS.....	15
Objetivos específicos.....	15
MATERIALES Y MÉTODOS.....	16
Área de estudio.....	16
Obtención de datos de campo.....	16
Procesamiento de las muestras.....	17
Análisis de datos.....	18
RESULTADOS.....	19
Descripción de los sitios.....	19
Relación riqueza - productividad.....	21
Relación riqueza - biomasa verde.....	24
Relación biomasa - productividad.....	27
Relación diversidad funcional - diversidad de especies.....	29
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	30
AGRADECIMIENTOS.....	34
BIBLIOGRAFÍA.....	35

RESUMEN

En los últimos 15 años los ecólogos se han abocado a entender la relación diversidad - funcionamiento ecosistémico. Los análisis realizados han traído consigo una serie de debates que permiten seguir investigando con el fin de proporcionar la mayor cantidad de información. Los pastizales continuamente pastoreados proveen un campo propicio para evaluar la relación entre la riqueza de especies y la función ecosistémica. El objetivo de este trabajo fue aportar evidencias acerca de la relación entre la riqueza de especies o de tipos funcionales de plantas y el funcionamiento ecosistémico. El trabajo se desarrolló en pastizales naturales bajo pastoreo continuo de la región centro-sur de Uruguay. Para caracterizar el funcionamiento ecosistémico se usaron dos descriptores, la productividad primaria neta aérea y la biomasa acumulada. La riqueza de especies fue estimada en 6 sitios diferentes, donde se cosecharon 44 parcelas de 30 centímetros de diámetro. Los resultados sugieren que los sitios mostraron diferencias significativas en las medidas de riqueza de especies y de biomasa para determinados Tipos Funcionales de Plantas, como ser Hierbas y Gramíneas Postradas. El grupo de las Gramíneas Postradas se destaca por ser un agrupamiento con pocas especies, pero abundante biomasa y explican gran parte de la productividad de los pastizales. Los resultados de este trabajo aportan evidencia a favor de la hipótesis clásica, que predice una relación lineal positiva entre la riqueza de especies y la productividad. Lo mismo ocurre para las relaciones riqueza de especies-biomasa y biomasa-productividad. La relación entre la diversidad funcional y la diversidad de especies aporta evidencia a favor de la ocupación agregada del espacio de nicho y de una gran convergencia de especies dentro de los 4 Tipos Funcionales de Plantas considerados.

INTRODUCCIÓN

Los pastizales naturales comprenden aquellas regiones que se encuentran cubiertas por vegetación herbácea natural o seminatural, predominantemente gramíneas, con o sin plantas leñosas (Sala *et al.* 1996). Ocurren generalmente en regiones templadas de todo el mundo, ocupando un 25 % de la superficie del planeta y en general, su presencia responde a combinaciones particulares de variables climáticas como la temperatura y la precipitación (Whittaker 1975). Los pastizales del Río de la Plata forman parte de la unidad biogeográfica más extensa de Sudamérica, abarcando 70 millones de hectáreas entre el este de Argentina, Uruguay y Río Grande del Sur en Brasil (Soriano 1991). En las últimas décadas varias zonas ocupadas por pastizales naturales, especialmente en regiones templadas, han sido forestadas, convertidas en tierras para cultivos o sufrido la introducción de especies exóticas (Paruelo *et al.* 2005). Estas transformaciones han dado lugar a una crisis de biodiversidad cuyos alcances no han sido aún cuantificados.

Numerosos autores y grupos de trabajo, han centrado su atención en el estudio de los pastizales naturales (Facelli 1988, Facelli *et al.* 1988, Rusch & Oesterheld 1997, Altesor *et al.* 1998, 2005, 2006, Rodríguez *et al.* 2003). Sin embargo aún no se ha desarrollado un modelo general que explique los efectos de la herbivoría por grandes ungulados, el principal disturbio que sufren las praderas de la región. Estas carencias en el conocimiento condicionan la posibilidad de desarrollar pautas de manejo que hagan compatibles objetivos de conservación y de producción. En particular son escasos los estudios dirigidos a entender cómo los cambios en la riqueza de especies inducidos por el pastoreo afectan el funcionamiento ecosistémico. Sin embargo, los microcosmos y los meta-análisis han sido, en este campo, los estudios de mayor frecuencia.

En Uruguay, los pastizales naturales representan el ecosistema más importante del país ocupando el 71,1 % de la superficie nacional (aproximadamente 12 millones de hectáreas) (Censo Agropecuario 2000). El pastoreo en estas áreas promueve un sistema de vegetación en 2 estratos: un estrato denso y bajo, de no más de 5 cm de altura, y un estrato alto de maciegas y pequeñas plantas leñosas (Soriano 1991). Estos pastizales presentan una composición botánica muy heterogénea donde se pueden encontrar aproximadamente 2000 de las 2450 especies descritas para Uruguay (Del Puerto 1993). En nuestro país, las gramíneas, tanto anuales como perennes presentan más de 400 especies de ciclos invernales y estivales, convirtiéndose en el grupo dominante de los pastizales (Del Puerto 1993).

Relación entre la riqueza de especies y la función ecosistémica

La relación entre la riqueza de especies y la productividad puede ser evaluada desde dos perspectivas diferentes: la primera recalca el efecto de la productividad, como un caso particular de función ecosistémica, sobre la riqueza de especies. Esta relación muestra ser unimodal para un amplio rango de sistemas ecológicos (Grime 1973, 1979, Rosenzweig & Abramsky 1993, Tilman & Pacala 1993). El segundo enfoque (menos documentado, pero no menos importante) muestra el efecto que ejerce la riqueza de especies sobre la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) o sobre cualquier variable relacionada con el funcionamiento ecosistémico (Tilman & Downing 1994, Naeem *et al.* 1995, Tilman *et al.* 1996, Naeem & Li 1997, Rusch & Oesterheld 1997, Hector *et al.* 1999, Altesor *et al.* 2005). A pesar de la poca bibliografía existente relacionada a este último enfoque, es de destacar que ya desde tiempos de Darwin se ha hecho referencia a esta relación. La visión clásica, predice que aquellas comunidades que presenten una mayor riqueza de especies, serán más productivas que las que presenten una menor diversidad. Esto se debe a que un mayor número de especies, que varían espacial y temporalmente en el uso de los recursos, podrán explotar de una manera más completa los mismos, alcanzando por lo tanto una mayor productividad en las comunidades (McNaughton 1994).

La diversidad comprende el número y la composición de genotipo, especies, tipos funcionales y unidades de paisajes (Díaz y Cabido, 2001). Generalmente se analiza la diversidad al nivel de riqueza de especies, sobreestimando otros componentes como la riqueza de los TFP.

Desde mediados de 1950 hasta la década de 1970, la idea que prevaleció en los ecólogos de la época fue que una mayor diversidad estaría asociada a una mayor estabilidad del ecosistema (McNaughton 1988). Desde comienzos de la década de 1990 las investigaciones, en lo que refiere al efecto que ejerce la riqueza de especies sobre el funcionamiento ecosistémico, fueron llevadas a cabo bajo condiciones estrictamente controladas y usando microcosmos microbianos en donde se manipula el número de especies por tipo funcional de planta (Naeem *et al.* 1995, Naeem & Li 1997). El concepto de Tipo Funcional de Planta (TFP) 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 (Lavorel *et al.* 1997, Díaz & Cabido 2001). Aunque los TFP no son siempre evidentes, pueden ayudar a esclarecer aquellos mecanismos en los cuales las especies influyen sobre el funcionamiento ecosistémico, a generalizar tales procesos a través de las especies y también a simplificar estudios en sistemas con una gran diversidad de especies (Vitousek & Hooper 1994). Puede verse la importancia cuando se pierde alguno de estos TFP, ya que su

ausencia puede provocar una gran alteración sobre los procesos biogeoquímicos de un ecosistema (Naeem *et al.* 1995).

A pesar de la utilización de microcosmos, otros autores (Tilman & Downing 1994, Tilman *et al.* 1996, Symstad *et al.* 1998, Hector *et al.* 1999) complementaron el trabajo de laboratorio con análisis a campo cubriendo otras escalas temporales y espaciales. Los experimentos fueron realizados manipulando tanto la riqueza como la composición de los TFP (Hooper & Vitousek 1997) y de especies (Tilman *et al.* 1997b).

Hipótesis actuales acerca de la relación riqueza - productividad

En la literatura se han planteado 4 hipótesis que relacionan la diversidad de especies con la productividad como atributo funcional de los ecosistemas:

- La hipótesis clásica, plantea la existencia de una relación lineal entre el número de especies y el funcionamiento ecosistémico y ha sido mencionada desde tiempos de Darwin (McNaughton 1994). La progresiva pérdida de especies conduce a una disminución constante de la productividad primaria, de la tasa de descomposición o de cualquier otra variable del funcionamiento ecosistémico. Viéndolo desde el punto de vista ya no de la pérdida, sino de la ganancia de especies, cada adición tendrá un efecto constante sobre el funcionamiento ecosistémico a lo largo de un amplio rango de diversidad (curva de "tipo 1", Vitousek & Hooper 1994). De este modo, todas y cada una de las especies asumirán un rol único en el funcionamiento ecosistémico (Sala *et al.* 1996). Si todas las especies fueran funcionalmente diferentes y contribuyeran de una única manera a un proceso dado, las tasas de los procesos ecosistémicos aumentarían linealmente conforme incrementa el número de especies (Vitousek & Hooper 1994, Sala *et al.* 1996) (Fig. 1a).

- La segunda hipótesis o hipótesis asintótica ("the rivet hypothesis", Ehrlich & Ehrlich 1981), enfatiza que la progresiva pérdida de especies lleva a una disminución de la función ecosistémica. Esta hipótesis está basada en una analogía que hacen los autores, la cual consiste en comparar al planeta Tierra con un avión. En esta analogía todas las especies del planeta representan a cada uno de los remaches de este avión, y los sistemas ecológicos naturales de la Tierra que proveen un sin límite de servicios vitales, representan a algunas de las partes (alas, motores, etc.), que permiten el buen funcionamiento del avión. Del mismo modo que al quitar los remaches que se encuentran en el ala de un avión, se espera de un momento a otro la caída del mismo, la extinción, o lo que es peor el exterminio de las especies de nuestro planeta, provocará la destrucción de la Tierra. Entonces, los ecosistemas como aviones bien hechos, pueden funcionar aun después de absorber una constante sacudida de malos tratos, hasta que llega un momento en el que se quitan tantos remaches que no habrá manera de volver atrás (Ehrlich & Ehrlich 1981). Otros autores consideran a esta hipótesis, pero no desde el punto de vista de la pérdida de especies, sino de la ganancia de las mismas. Proponen que la relación es asintótica, disminuyendo paulatinamente el efecto de la adición de especies sobre el funcionamiento ecosistémico, hasta que el efecto se hace nulo. Esta hipótesis está representada por la curva de "tipo 2" planteada por Vitousek y Hooper (1994). Sin embargo, Naeem (1998) y Naeem *et al.* (2002) consideran que a medida que se pierden especies se provocan descensos discretos en el funcionamiento ecosistémico, revelándose como escalones en el gráfico de diversidad - funcionamiento ecosistémico. Tilman *et al.* (2002) subrayan la importancia del número de

especies y de la composición de TFP como co-determinantes de la productividad en el marco del modelo de nicho. El modelo de nicho predice que la alta productividad en parcelas con alta diversidad puede explicarse por la complementariedad entre características de las especies presentes (Tilman *et al.* 2002). Según Vitousek y Hooper (1994), el aumento de especies puede presentar un gran efecto a pesar de que todos los grupos funcionales estén representados (Fig. 1b).

- La tercera hipótesis o hipótesis de la redundancia de especies (“redundant species hypothesis”, Lawton & Brown 1994), fue planteada como una forma extrema de la hipótesis asintótica. Enfatiza el carácter redundante que presentan las especies con respecto a la función ecosistémica. La visión que presenta esta hipótesis es que la riqueza de especies es irrelevante para dicha función, bajo la condición de que todos los TFP estén representados. La idea básica, es que las especies pueden agruparse de acuerdo al papel funcional que cumplen dentro del ecosistema. En consecuencia, a no ser que ocurra la remoción total de un TFP, el funcionamiento ecosistémico no se verá alterado. Incluso, con un número sorprendentemente bajo de especies, la biomasa de productores primarios, consumidores, descomponedores, etc. podría mantenerse (Lawton & Brown 1994). El rol de la redundancia de especies es el de proporcionar una “garantía” al funcionamiento del ecosistema (Chapin *et al.* 1992). Naeem *et al.* (2002) hablan de trayectorias hipotéticas, en las cuales, la principal porción de la gráfica riqueza vs función ecosistémica es insensible a variaciones de riqueza de especies. Esto implica que la pérdida de cierta especie de algún TFP será compensada por las restantes, o que la adición de nuevas especies no agregarán nada nuevo al ecosistema (Fig. 1c).

- La cuarta hipótesis o hipótesis del rango de abundancia de las especies (“the species rank - hypothesis”, Sala *et al.* 1996), propone que la magnitud de los cambios en la función ecosistémica no está relacionada sólo con el número de especies, sino también, con la importancia relativa de las especies que son quitadas o agregadas a una comunidad. Esta propuesta plantea que es importante verificar las abundancias de las especies que se quitan o adicionan a una comunidad. Las hipótesis anteriores sólo consideran el número de especies, sin importar sus abundancias relativas. En el modelo de Sala *et al.* (1996) la relación entre la riqueza de especies y la función ecosistémica está a su vez íntimamente relacionada con el modelo de distribución de abundancia de las especies. Las especies más abundantes, aún siendo pocas, darán cuenta de una gran fracción del funcionamiento ecosistémico. Las especies representadas por pocos individuos, si bien representan una gran fracción de la riqueza, tendrán un escaso efecto sobre el funcionamiento ecosistémico. En consecuencia, el quitar una especie abundante resultará en un descenso abrupto del funcionamiento ecosistémico, mientras que la remoción de una especie rara no tendrá efecto. Siguiendo este pensamiento, agregar una especie abundante dará como resultado

un importante aumento del funcionamiento ecosistémico y, por otro lado, no generará efecto el añadir una especie rara. Otros estudios concuerdan con esta hipótesis demostrando que no todas las especies son iguales y que la remoción o adición de especies con determinadas características puede tener mayor o menor impacto sobre ciertas funciones ecosistémicas particulares (Tilman *et al.* 1997a). No obstante, diferentes funciones (productividad, retención de N, ciclado de C, etc.) pueden estar afectados por diferentes especies y TFP (Fig 1d).

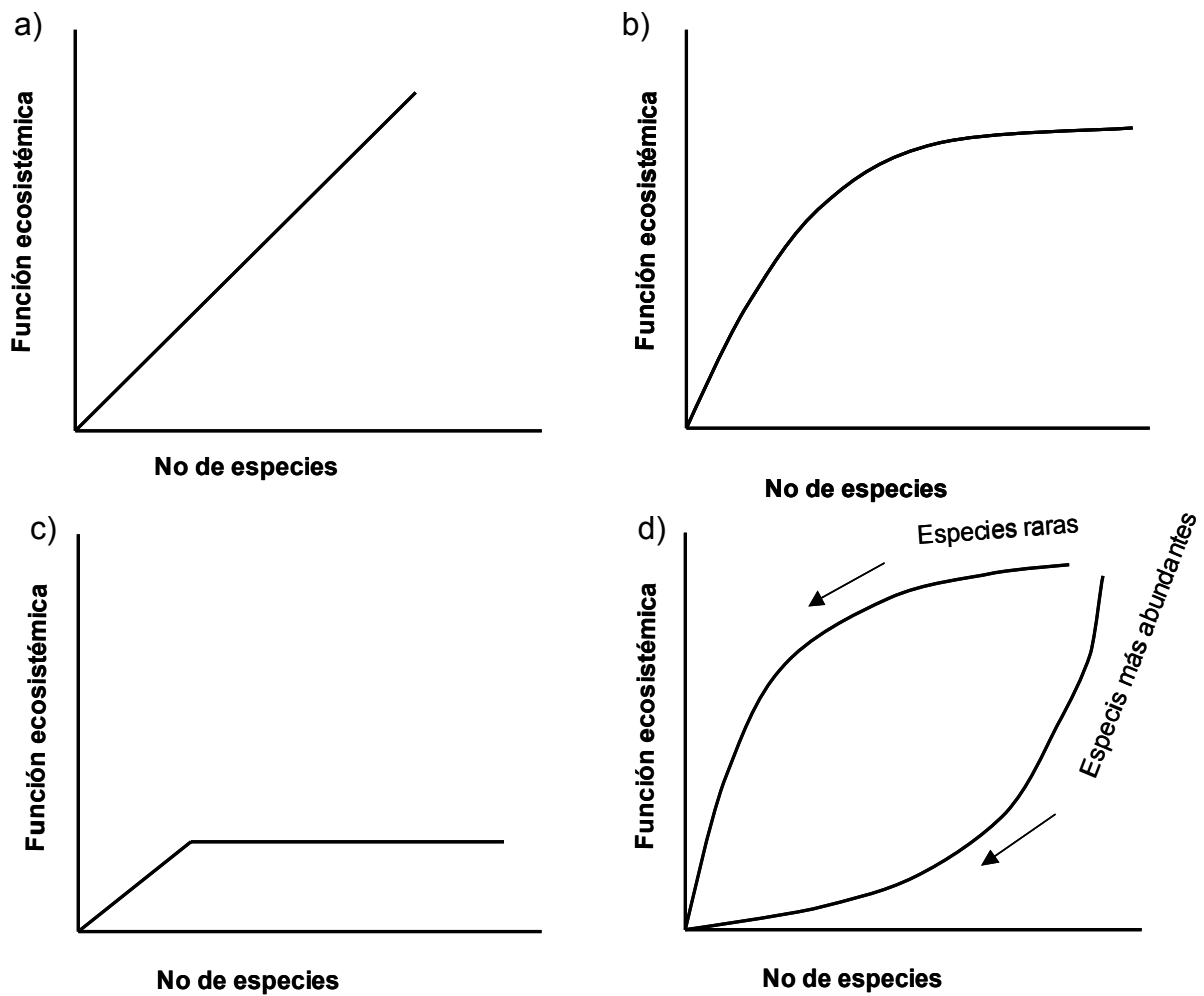


Figura 1: Posibles trayectorias que sirven para predecir el efecto que tiene la pérdida o ganancia de una especie en una comunidad sobre alguna variable del funcionamiento ecosistémico, a) hipótesis clásica, b) hipótesis asintótica o "the rivet hypothesis", c) hipótesis de la redundancia de especies o "redundant species hypothesis" y d) hipótesis del rango de abundancia de especies o "the species rank-hypothesis". Tomado de Sala *et al.* 1996

Antecedentes en pastizales pastoreados de la región

Los pastizales continuamente pastoreados proveen un campo propicio para evaluar la relación entre la riqueza de especies y ciertas variables del funcionamiento ecosistémico. Dentro de la región de los pastizales del Río de la Plata, existen estudios acerca del efecto que ejerce la herbivoría sobre la riqueza de especies. Todos señalan un aumento de riqueza bajo pastoreo. Así por ejemplo, tanto en la Pampa inundable (centro-este de Argentina) como en los Campos de Uruguay, el pastoreo promueve un aumento de la riqueza de especies de plantas. En el primer caso éste se explica por un incremento de hierbas exóticas con crecimiento invernal (Sala *et al.* 1986, Facelli 1988, Facelli *et al.* 1988, Sala *et al.* 1988, Chaneton & Facelli 1991, Rush & Oesterheld 1997), mientras que en los Campos de Uruguay aumentan las gramíneas con crecimiento postrado y las hierbas nativas no palatables (Altesor *et al.* 1998, Rodríguez *et al.* 2003). Este aumento de riqueza puede traducirse en un aumento o en un descenso de la productividad primaria, dependiendo del sitio. Rusch & Oesterheld (1997) observaron que en la Pampa inundable, el pastoreo redujo la productividad primaria neta aérea por un factor cercano a 7, en comparación con la clausura, mientras que en los Campos australes de Uruguay se reportó un aumento del 51,3% bajo condiciones de pastoreo (Altesor *et al.* 2005). En este último trabajo, parecerían ser otros factores los que hacen que en la clausura (con un menor número de especies) la productividad disminuya, y no la baja riqueza *per se*. Aquí, los muestreos para estimar la productividad se realizaron considerando exclusivamente el componente herbáceo de las comunidades vegetales.

Riqueza de especies como indicador de la riqueza funcional

Díaz & Cabido (2001) plantean que la diversidad incluye el número y la composición de los genotipos, las especies, los tipos funcionales e inclusive las unidades de paisaje. Sin embargo también señalan que con frecuencia, diversidad y riqueza de especies se consideran sinónimos, subestimando otros componentes como la diversidad funcional. En este sentido, se ha considerado que la riqueza de especies podría ser un indicador de la riqueza funcional (Lawton *et al.* 1998, Tilman 1999, Tilman 2001). Como consecuencia, la diversidad funcional ha recibido muy poca atención en la literatura (Tilman 2001), aunque actualmente está emergiendo como un aspecto importante para determinar el funcionamiento ecosistémico (Díaz & Cabido 2001). La diversidad funcional presentaría un efecto sobre la función ecosistémica que debería ser atribuido a los rasgos funcionales de las especies y a sus interacciones, más que al número de especies *per se* (Tilman *et al.* 1997 a).

El supuesto de que alta riqueza de especies implica alta riqueza funcional no es suficiente para justificar que la riqueza de especies pueda ser un indicador de la riqueza funcional. Díaz & Cabido (2001) proponen que la riqueza de especies podría sustituir a la riqueza funcional únicamente cuando existe un incremento lineal en la “cobertura” del espacio de nicho, conforme incrementa el número de especies. El uso del término espacio de nicho se refiere a un espacio n-dimensional (Hutchinson 1957). Teóricamente el incremento lineal podría ocurrir únicamente en dos situaciones:

- Cuando la ocupación del espacio de nicho es al azar, reflejándose en un solapamiento de nicho entre especies (Fig. 2a y 4).
- Cuando la ocupación del espacio de nicho es uniforme y no hay solapamiento entre especies (Fig. 2b y 4).

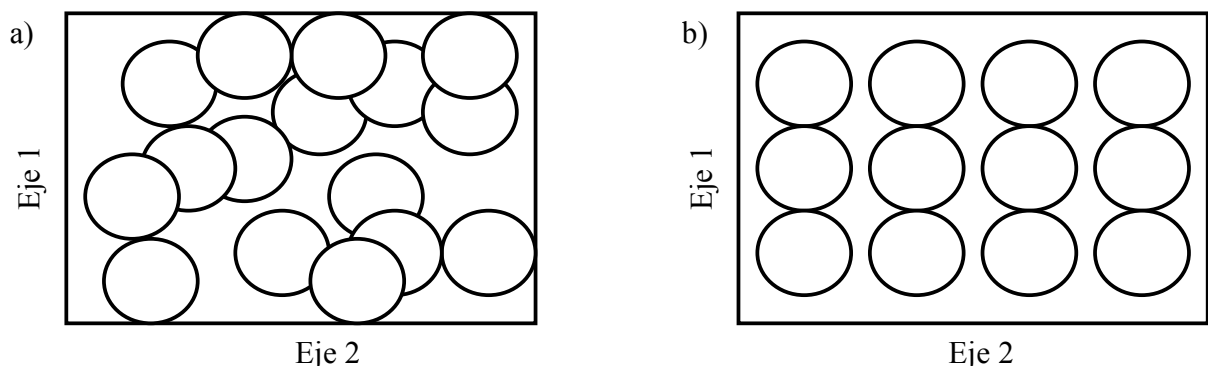


Figura 2: Casos en los que la riqueza de especies podría sustituir a la riqueza funcional. a) hay un solapamiento de nicho entre las especies y b) la ocupación del nicho es uniforme. Tomado de Díaz & Cabido 2001.

En estos dos casos se esperaría que la riqueza de especies sea un buen indicador de la riqueza funcional, aunque no es lo que ocurre en la naturaleza, en la cual la agregación en la ocupación del espacio de nicho o la ocupación no azarosa de las comunidades parecen ser la norma. De este modo, aparecen dos alternativas: la ocupación de forma agregada del espacio de nicho estaría relacionada a: 1) una fuerte convergencia de especies diferentes dentro de pocos Tipos Funcionales de Plantas (TFP) contrastantes (Fig. 3a y 4), o a 2) una marcada diferenciación dentro de una sola especie entre diferentes genotipos, fenotipos, o estados ontogenéticos (Fig. 3b y 4).

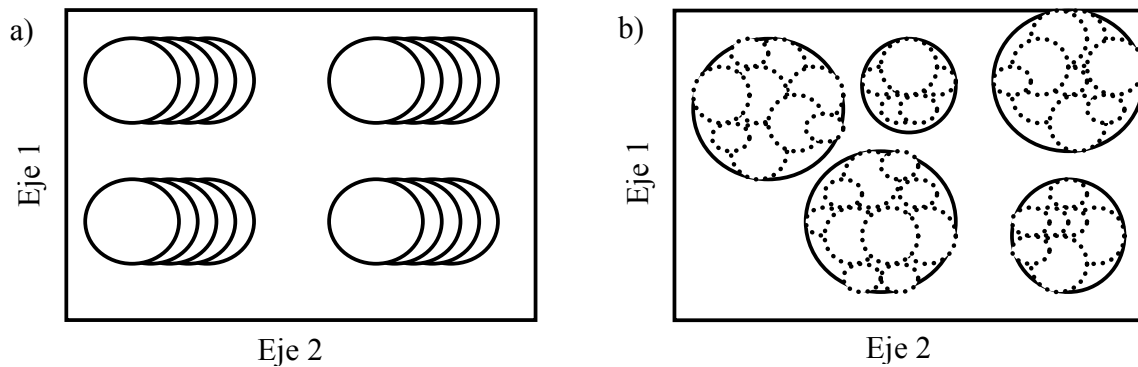


Figura 3: Casos en los que la ocupación del espacio de nicho es agregada. a) existe una gran convergencia de especies en distintos Tipos Funcionales de Plantas y b) existen pocas especies con alta variabilidad intraespecífica en la ocupación del espacio de nicho. Tomado de Díaz & Cabido (2001).

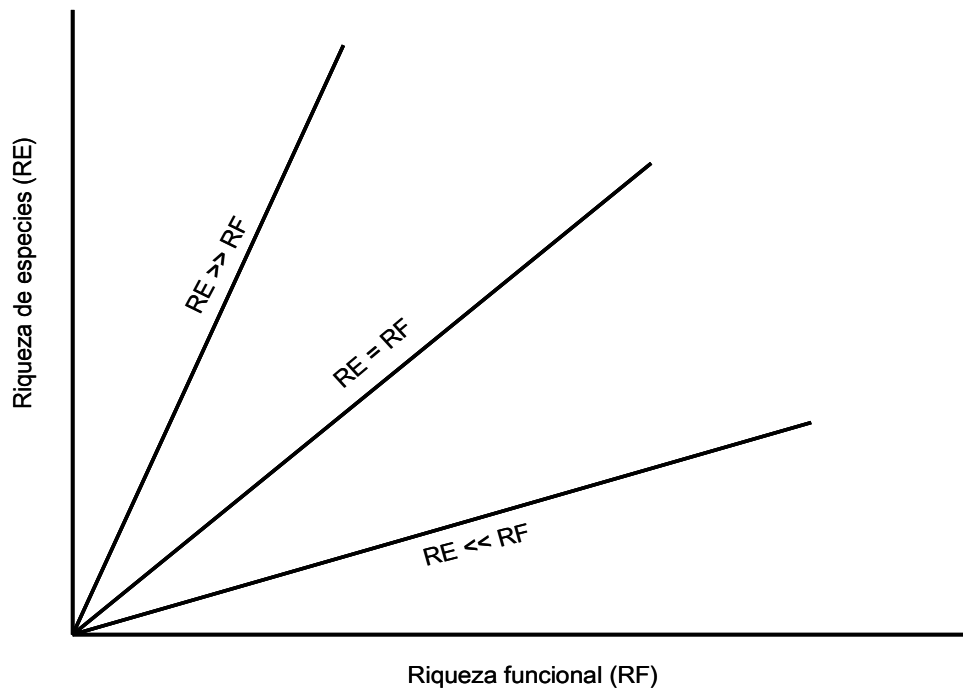


Figura 4: Posibles curvas de la relación diversidad funcional vs diversidad de especies. Tomado de Díaz & Cabido (2001).

Función ecosistémica: la Productividad Primaria Neta Aérea y sus estimadores

Los procesos físicos y químicos gobernados por actividades biológicas, constituyen la denominada función ecosistémica (Naeem *et al.* 1995). La misma hace referencia a la transferencia de energía y materia entre la biota y la atmósfera. Algunos ejemplos de estas funciones ecosistémicas son la productividad primaria, la tasa de descomposición, la retención de nutrientes y de agua, etc.

La Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA), definida como la tasa de producción de biomasa, es un atributo importante en el funcionamiento ecosistémico ya que determina la totalidad de la energía disponible para los niveles tróficos superiores (McNaughton *et al.* 1989). Se expresa en unidades de materia seca por unidad de área y de tiempo (ej: $\text{gr/m}^{-2} \text{año}^{-1}$) y ha sido utilizada como uno de los factores más importantes para relacionar el efecto del pastoreo sobre los cambios de la composición de especies (Milchunas & Lauenroth 1993). Del mismo modo, la PPNA ha sido un atributo integrador del funcionamiento ecosistémico (McNaughton *et al.* 1989) utilizado ampliamente como variable de respuesta en evaluaciones de las consecuencias de cambios en la biodiversidad a nivel ecosistémico.

Existen en la literatura varias aproximaciones para evaluar la PPNA. Por lo general, la estimación es derivada a partir de cuantificar los cambios temporales en la biomasa. Este método consiste en realizar cortes periódicos de biomasa, requiriendo un gran número de muestreos para permitir abarcar una heterogeneidad tanto espacial como temporal. Otro modo de obtener valores de PPNA, es a partir de correlaciones empíricas entre la productividad y la precipitación anual (Sala *et al.* 1988). Este método posee la dificultad de que sólo puede ser utilizado a escalas regionales. Por otra parte, la utilización de datos espectrales captados por sensores remotos, tanto a campo como a bordo de satélites, es otra alternativa para lograr estimaciones de ciertos parámetros de vegetación, como lo es la productividad primaria.

La percepción remota es la práctica de derivar información acerca de la superficie terrestre o acuática, usando la radiación electromagnética reflejada o emitida desde la superficie en una o más regiones del espectro electromagnético (Campbell 1996). Los índices espectrales de vegetación son medidas cuantitativas basadas en valores numéricos formados por una serie de valores espectrales (Campbell 1996). A su vez, están íntimamente relacionados a propiedades biológicas de las plantas, como ser la productividad, la biomasa verde, el índice de área foliar, etc.

Una forma indirecta de obtener la PPNA es a través de la utilización de índices espectrales de vegetación. La forma más simple, es una relación entre dos valores de bandas espectrales separadas, cocientes entre medidas de reflectancia en porciones separadas del espectro. Estas relaciones son eficientes en relevar o realzar información

acerca de una respuesta espectral y algún fenómeno biofísico. Para vegetación verde, el uso de datos espectrales está basado en la reflectancia diferencial de los tejidos fotosintéticos en las regiones del Rojo (R) (580 – 680 nm) e Infra-Rojo cercano (IRC) (725 - 1100 nm) del espectro electromagnético. Las hojas verdes reflejan una pequeña proporción en las bandas del R y una alta proporción en las bandas del IRC (Guyot 1990). La absorción de luz por la clorofila en la región del R, comparada con la radiación altamente reflejada en la región del IRC por la estructura de la hoja, determina un alto valor de la relación IRC/R, exponiendo una respuesta espectral del vigor y la abundancia de la vegetación.

Otro índice usado es el cociente (V/R) entre la reflectancia en el Verde (V) y el Rojo (R), con la misma base del concepto anterior pero considerado menos eficiente (Guyot 1990). Uno de los índices más empleado para obtener una medida estimada de la PPNA es el Índice Verde Normalizado (IVN). Este índice es obtenido de la información contenida en las bandas espectrales del Rojo y del Infra-Rojo Cercano, según la siguiente fórmula:

$$IVN = \frac{IRC - R}{IRC + R}$$

Toma valores entre 0 y 1; acercándose a 1 cuando la PPNA es máxima y a 0 cuando ésta es nula.

El IVN es un buen indicador de la Radiación Fotosintéticamente Activa absorbida (RFAa) por la vegetación verde y de la actividad fotosintética, ya que representa la radiación que efectivamente le llega al tejido verde y que puede ser utilizada para la fotosíntesis (Gamon *et al.* 1995, Di Bella *et al.* 2004). La fotosíntesis que realizan las plantas, es proporcional a la cantidad de RFAa y ésta última mantiene una relación lineal con el IVN (Sellers 1987). A su vez la PPNA se encuentra directamente relacionada con la RFAa según el modelo propuesto por Monteith (1981):

$$PPNA = \epsilon \times \int RFAa$$

Donde ϵ es la eficiencia de conversión de la energía (g/mj) y $\int RFAa$ es la integral anual de la RFAa.

Dado que el IVN es un indicador lineal de la RFAa, en la ecuación de Monteith se puede sustituir la RFAa por el IVN, obteniéndose:

$$PPNA = \epsilon \times \int IVN$$

El IVN ha sido utilizado para describir la heterogeneidad espacial de las ganancias de C a diferentes escalas, desde locales a globales (Soriano & Paruelo, 1992; Paruelo *et al.*, 1998; Paruelo *et al.*, 2001; Baeza *et al.* 2006).

OBJETIVOS

El objetivo central de esta pasantía fue estudiar la relación riqueza-funcionamiento ecosistémico en pastizales bajo pastoreo continuo por ganado doméstico y proveer evidencias para evaluar las hipótesis que vinculan la productividad primaria y la diversidad.

Para ello fueron utilizados dos descriptores de aspectos funcionales, la productividad primaria y la biomasa acumulada, la primera estimada a partir de información provista por sensores remotos a campo y la segunda a partir de cosechas. La riqueza se evaluó a nivel de especies y de Tipos Funcionales de Plantas (TFP).

Objetivos específicos

Para cumplir con el objetivo central se analizó la relación entre:

- la riqueza de especies y el Índice Verde Normalizado (IVN),
- la riqueza de los distintos Tipos Funcionales de Plantas (TFP) y el IVN,
- la riqueza de especies y la biomasa,
- la riqueza de los distintos TFP y la biomasa,

A su vez, se analizó la relación entre la biomasa vegetal (total y discriminada por TFP) y el IVN. También se exploró la relación entre la diversidad funcional y la diversidad de especies con el objetivo de evaluar a la riqueza de especies como indicador de la riqueza funcional.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo en el establecimiento “El Relincho” que se encuentra en la localidad de Ecilda Paullier, kilómetro 18 de la ruta 11 del departamento de San José (31°54' S, 58°15' W). Se ubica en una zona de basamento cristalino en el centro - sur del país, donde los valores de precipitación promedio anual alcanzaron los 1099 mm en los últimos 40 años. La temperatura promedio anual para el mismo período fue de 17,4 °C, con un rango que va de 11,4 °C en el mes de julio a 23,7 °C en enero (Anon. 2005). El sitio de estudio fue elegido por la importancia de la información brindada por los dueños. De esta manera se pudieron conocer las actividades realizadas sobre los suelos del establecimiento, así como también el tiempo que ha pasado desde la última acción antrópica. En aquellos sitios que han tenido intervención agrícola se evidencian parches de suelo desnudo, y por el contrario la cobertura vegetal es total donde no ha intervenido el hombre. El mencionado establecimiento cuenta con una extensión de 500 hectáreas cubiertas de pastizales naturales donde fueron realizados los estudios. Los dueños del establecimiento han firmado un convenio con la UdelaR (Facultad de Ciencias) mediante el cual se facilita la realización de investigaciones en el predio.

Obtención de datos en el campo

Los muestreos se realizaron en el mes de noviembre y fueron llevados a cabo en áreas de pastizales naturales donde solamente se encuentra vegetación herbácea, libre de arbustos. Para ello se localizaron 44 parcelas circulares de 30 cm de diámetro en un total de 6 sitios distantes que abarcan la heterogeneidad de los suelos del establecimiento. Todos los sitios están sometidos a un régimen de pastoreo continuo y se localizan en zonas adyacentes a alguna de las clausuras al pastoreo con que cuenta el establecimiento, por lo que se los denominó por el nombre que llevan las respectivas clausuras. Los sitios fueron: Bonilla (Bo), Ñandú Sur (ÑS), Los Zorros (LZ), Don Julio (DJ), Blanqueal (Bl) y Riacho y la Loma (RL). Se realizó un muestreo preferencial, cubriendo un amplio gradiente de riqueza y de heterogeneidad edáfica del lugar.

Por trabajos anteriores se dispuso para toda el área de descripciones de la composición de especies y de la caracterización de los suelos (Altesor *et al.* 2005, 2006).

En cada parcela circular se realizaron mediciones de radiación incidente y reflejada en las bandas del Rojo (R) y del Infra-Rojo Cercano (IRC) utilizando un radiómetro de mano

Skye. A partir de dichas medidas se obtuvieron los valores del Índice Verde Normalizado (IVN) utilizando la siguiente ecuación:

$$IVN = IRC - R / IRC + R.$$

El radiómetro fue utilizado en horas de luz natural y en condiciones constantes de insolación evitando los posibles cambios en la radiación por efectos de las nubes.

En cada una de las parcelas se cosechó la biomasa aérea en pie. Las 44 muestras de biomasa fueron etiquetadas y luego congeladas para su posterior análisis en el laboratorio.

Procesamiento de las muestras

Una vez en el laboratorio, se contó el número de especies de cada una de las muestras. Simultáneamente, las especies fueron agrupadas en 4 TFP. Los TFP definidos para este tipo de pastizales fueron: Gramíneas Erectas (GE), Gramíneas Postradas (GP), Graminoides (GR) y Hierbas (H).

Los criterios utilizados para diferenciar los mencionados TFP fueron:

-Gramíneas Erectas: aquellas gramíneas cuyas macollas tienen un ángulo superior a 45 ° con el suelo y su crecimiento es erguido;

-Gramíneas Postradas: las especies de gramíneas que presenten propagación vegetativa horizontal y un ángulo menor a 45 ° con el suelo;

-Graminoides: incluyó las especies pertenecientes a las familias Cyperaceae, Juncaceae e Iridaceae;

-Hierbas: todas las especies de plantas herbáceas que no pertenezcan a los anteriores agrupamientos.

De esta manera se obtuvo para cada parcela la riqueza de especies (S) y la riqueza en TFP.

La biomasa vegetal ya subdividida en TFP, se discriminó en biomasa verde y no fotosintética (leño, raíces, estolones, rizomas e inflorescencias). Las muestras de biomasa verde fueron colocadas en bolsas de papel, con su respectiva identificación para ser secadas en una estufa a 70°C durante 48 hs. Este tiempo es el recomendado para lograr un buen secado de los tejidos vegetales. Luego de transcurrido este tiempo se pesó el contenido de cada muestra en una balanza de precisión, obteniéndose los valores de biomasa discriminados por TFP y los de biomasa verde total.

Análisis de datos

Para comparar diferencias en la riqueza y biomasa (discriminados por TFP) entre los sitios de muestreo, se realizó un test no paramétrico de Kruskal-Wallis debido a que no se cumplieron los supuestos para llevar a cabo un análisis de varianza (ANOVA)(Zar 1996). El test realizado compara diferencias entre las medianas.

Los descriptores del funcionamiento ecosistémico (la productividad primaria estimada a través del Índice Verde Normalizado y la biomasa) se analizaron en función de la riqueza de especies y de los TFP, de manera individual, a través de regresiones simples. Los análisis de regresión lineal simple se utilizan cuando una variable independiente ejerce influencia sobre otra variable dependiente. El mismo análisis fue realizado tomando al IVN como variable dependiente y la biomasa de los TFP y total como variables independientes.

Para conocer si dos o más variables independientes influyen sobre una variable dependiente fueron utilizados análisis de regresión lineal múltiple (Zar 1996). En este caso, tanto el IVN como la Biomasa verde fueron evaluados en función de la riqueza de especies de los TFP. El mismo análisis fue realizado para evaluar el efecto de la biomasa por TFP sobre el IVN.

Con el objetivo de ubicar la relación riqueza funcional vs riqueza de especies en el espacio propuesto por Díaz & Cabido (2001), se realizaron cálculos de diversidad funcional y de diversidad de especies empleando el Índice de diversidad de Shannon. Se utilizaron los valores de diversidad y no de riqueza para poder utilizar la misma escala en ambos ejes. Además, en términos de riqueza de tipos funcionales todas las muestras eran demasiado similares. Dicha relación fue descripta a través de un modelo de regresión simple.

RESULTADOS

Descripción de los sitios

La riqueza de especies representada en las 44 parcelas muestreadas varió desde 15 hasta 33 en el sitio Bo, desde 20 hasta 34 en ÑS, desde 25 hasta 38 en LZ, desde 24 hasta 36 en DJ, desde 25 hasta 31 en BI y desde 18 hasta 27 en RL (Fig. 5). Las especies fueron agrupadas en los 4 Tipos Funcionales de Plantas (TFP) antes mencionados. Los resultados indican que los valores promedio de biomasa de las Hierbas (H) presentaron diferencias significativas entre los distintos sitios ($p = 0,0002$), así como también las medidas promedio de riqueza de especies ($p = 0,02$). La biomasa promedio de las Gramíneas Postradas (GP) también presentaron diferencias significativas entre sitios ($p = 0,0002$) y también los valores promedio de riqueza de especies ($p = 0,0002$). En tanto, los grupos Gramíneas Erectas (GE) y Graminoides (GR) no presentaron diferencias significativas al comparar las medianas de los distintos sitios.

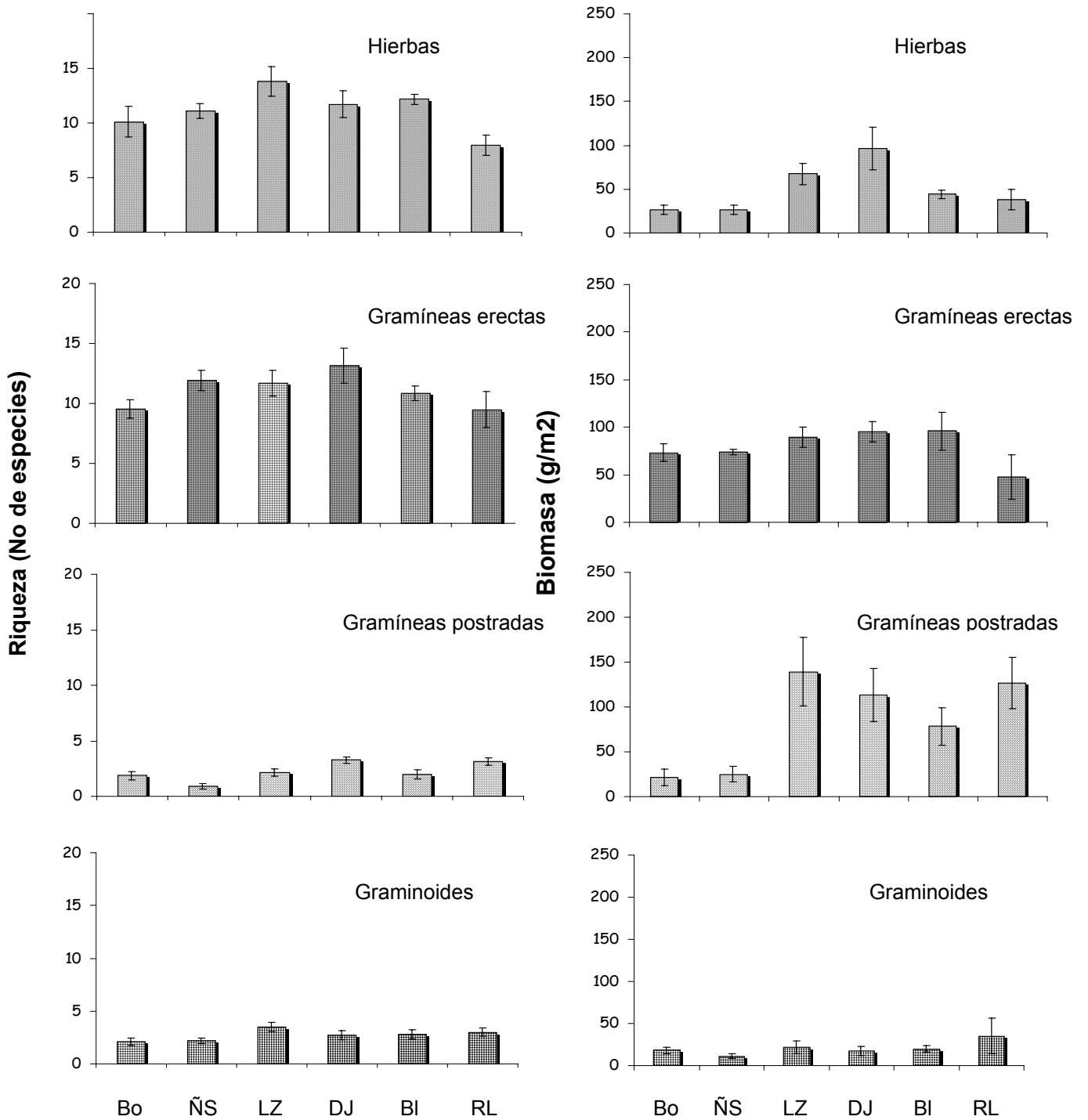


Figura 5: Valores de Riqueza y Biomasa para los distintos Tipos Funcionales de Plantas y sus comparaciones entre sitios (Bo = Bonilla, ÑS = Ñandú Sur, LZ = Los Zorros, DJ = Don Julio, BI = Blanqueal, RL = Riacho y la Loma).

Relación riqueza - productividad

La relación riqueza - productividad estimada a través de un análisis de regresión simple entre la riqueza observada y el Índice Verde Normalizado (IVN) fue positiva. La ecuación de la recta fue: $IVN = 0,017 (N^{\circ} \text{ especies}) + 0,1559$, ($R^2 = 0,80$, $p = 0,016$) (Fig. 6). Para este análisis fueron tomados los promedios por sitio de los valores de riqueza de especies e IVN. También fue positiva la relación entre N° de especies e IVN considerando las parcelas individualmente ($n = 44$) ($R^2 = 0,12$, $p = 0,02$. $IVN = 0,0046 (N^{\circ} \text{ especies}) + 0,4933$) (Fig. 7).

Se realizó una regresión múltiple donde las variables independientes fueron la riqueza de los distintos TFP y la dependiente el estimador de la productividad (IVN). Los valores de los coeficientes fueron no significativos para todos los TFP. También se realizaron las regresiones entre riqueza e IVN para cada TFP de manera independiente (Fig. 8). Ninguno de los coeficientes de regresión resultó significativo.

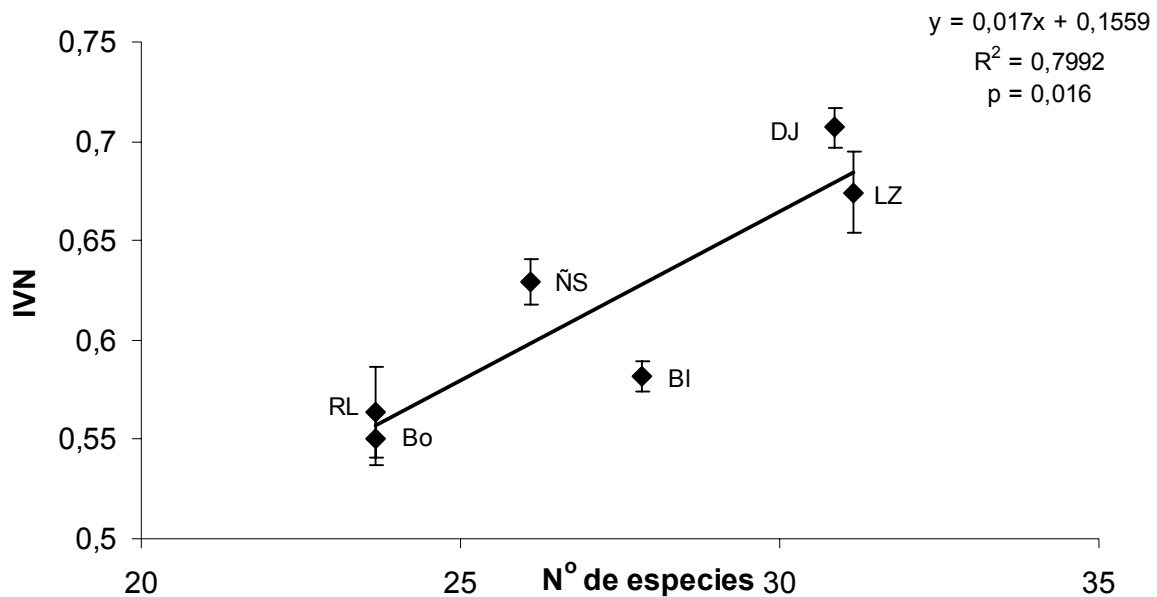


Figura 6: Relación lineal entre N° de especies e Índice Verde Normalizado (IVN) para 6 sitios de pradera natural libre de arbustos. Los sitios son: Bo = Bonilla, ÑS = Ñandú Sur, LZ = Los Zorros, DJ = Don Julio, BI = Blanqueal, RL = Riacho y la Loma. Las barras indican ± 1 Error Estándar de la media.

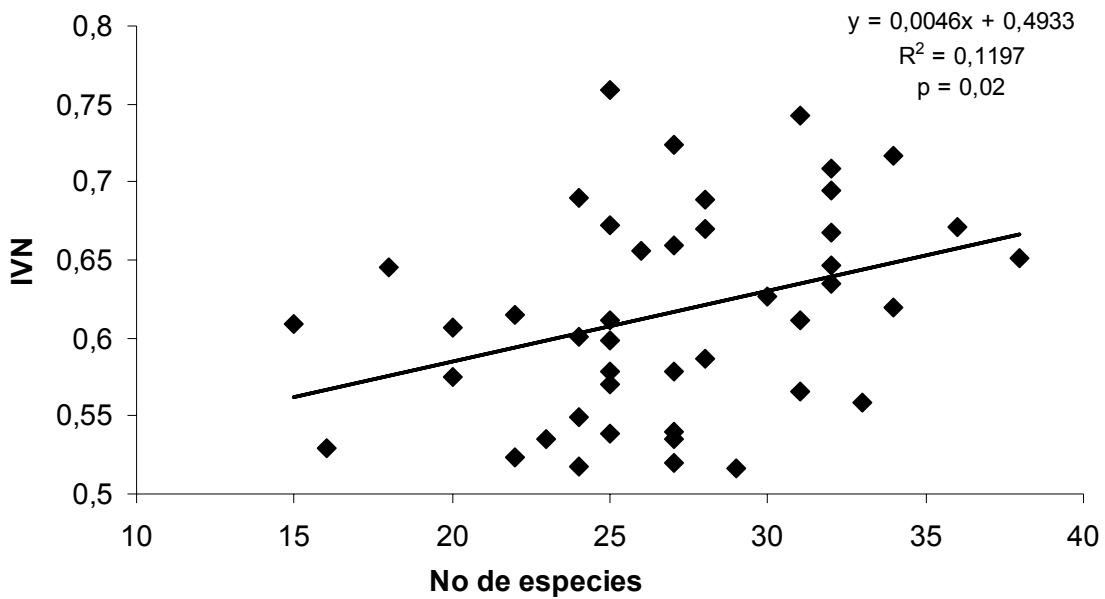


Figura 7: Relación lineal entre N° de especies e Índice Verde Normalizado (IVN) correspondiente a las 44 muestras de pastizales naturales.

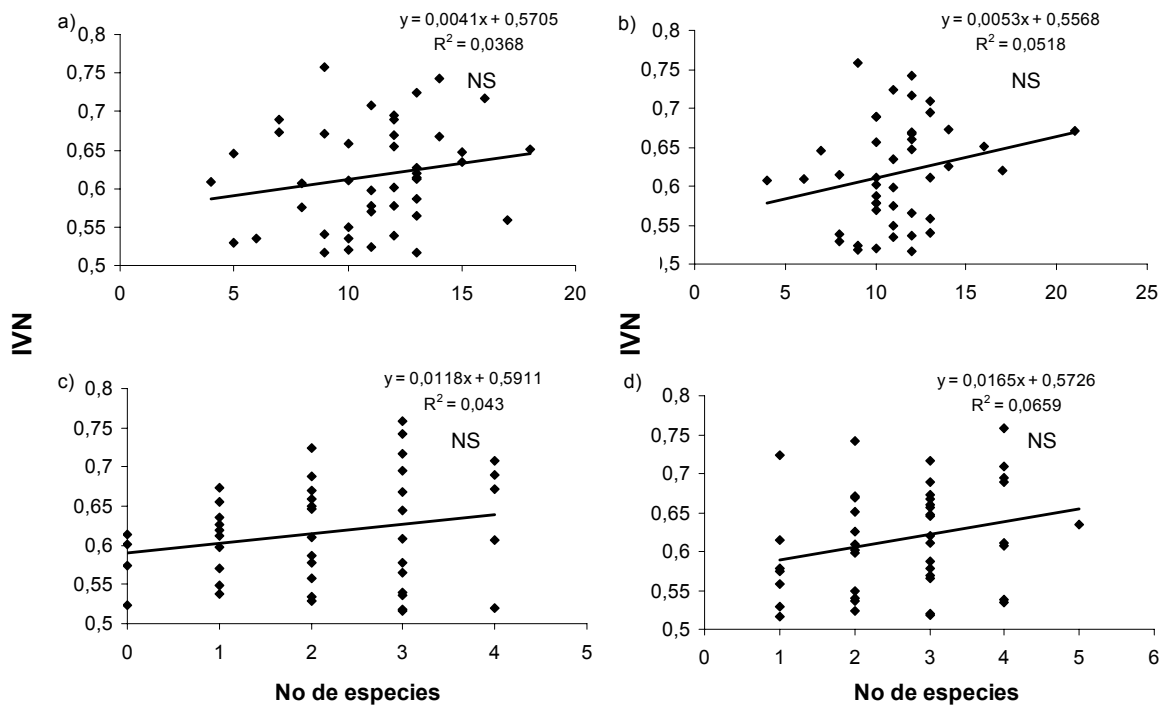


Figura 8: Relaciones entre N° de especies para los distintos Tipos Funcionales de Plantas (TFP) y el Índice Verde Normalizado (IVN). Los TFP son: a): Hierbas, b): Gramíneas Erectas, c): Gramíneas Postradas y d): Graminoides. En cada caso se muestra la ecuación de la recta y su respectivo coeficiente de regresión.

A su vez, se evaluó la relación riqueza – productividad de los distintos sitios para cada TFP. Del análisis de regresión simple efectuado surge que el grupo de las Gramíneas erectas fue el único que presentó diferencias significativas ($p = 0,05$) (Fig. 9).

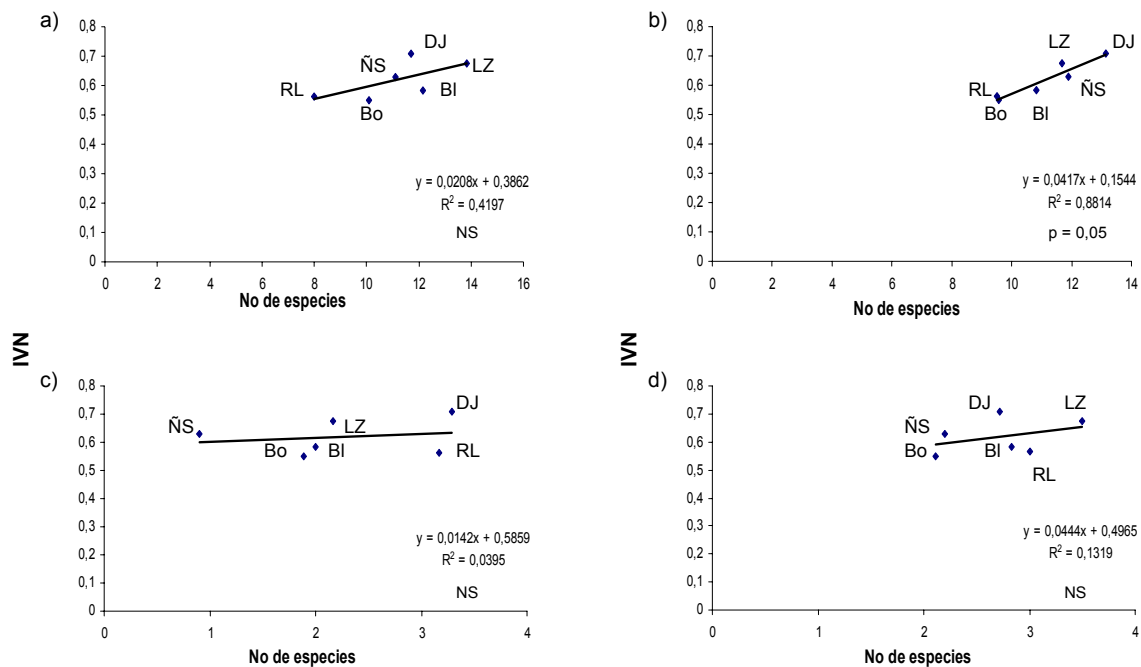


Figura 9: Relaciones entre No de especies de los distintos sitios y el Índice Verde Normalizado para los distintos Tipos Funcionales de Plantas (TFP). Los TFP son a): Hierbas, b): Gramíneas erectas, c): Gramíneas postradas y d): Graminoides. Los sitios son: Bo: Bonilla, ÑS: Ñandú Sur, LZ: Los Zorros, DJ: Don Julio, BI: Blanqueal y RL: Riacho y la Loma. En cada caso se muestra la ecuación de la recta y su respectivo coeficiente de regresión.

Relación riqueza - biomasa verde

La relación entre el número de especies y la biomasa verde promedio de las muestras por cada sitio, también fue positiva. Se cosechó una cantidad mayor de biomasa en aquellos sitios que presentaban, en promedio, una mayor riqueza de especies (Biomasa = $20,279$ (N° especies) - $322,03$, $R^2 = 0,69$, $p = 0,0415$) (Fig. 10).

Al evaluar la misma relación para la totalidad de las muestras ($n = 44$), se observó una tendencia positiva. El coeficiente de regresión fue $R^2 = 0,0738$, sin embargo la regresión no fue significativa (Biomasa = $6,0595$ (N° de especies) + $53,924$) (Fig. 11).

Se realizó un análisis de regresión múltiple donde las variables independientes fueron la riqueza de especies de cada TFP y la variable dependiente, la biomasa. El modelo fue significativo ($p = 0,002$), sin embargo a excepción del grupo de las GP ($p = 0,002$) los restantes grupos presentaron coeficientes no significativos. Las regresiones entre el número de especies y la biomasa para cada TFP de manera independiente sólo resultaron significativas para el grupo de las GP ($p = 0,00001$). El mismo grupo presentó un valor de $R^2 = 0,44$. Este grupo que representa gran parte de la biomasa de los pastizales de la región está compuesto, como máximo, por sólo 4 especies, las cuales no aparecieron en algunas parcelas. Las especies que conforman este TFP son: *Paspalum notatum*, *Axonopus affinis*, *Stenotaphrum secundatum* y *Cynodon dactylon*, esta última es una especie exótica.

Por otro lado, los coeficientes de los restantes TFP no fueron significativos y presentaron valores de R^2 menores a 0,1 (Fig. 12).

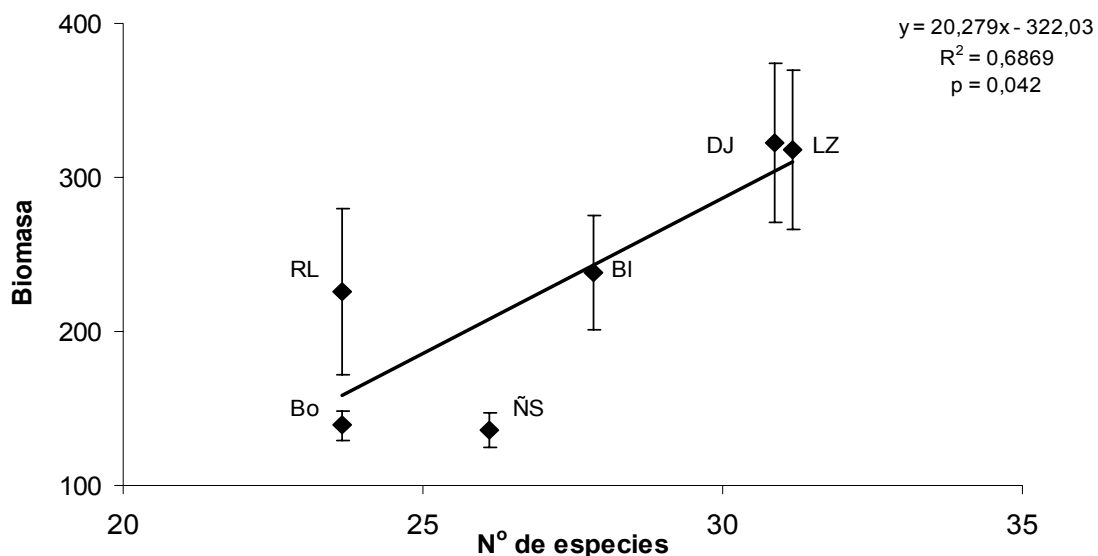


Figura 10: Relación lineal entre los valores promedio del N° de especies y de la Biomasa expresada en gr/m^2 para 6 sitios distintos en una pradera natural, libre de arbustos. Los sitios son: Bo = Bonilla, ÑS = Ñandú Sur, LZ = Los Zorros, DJ = Don Julio, BI = Blanqueal, RL = Riacho y la Loma. Las barras representan ± 1 Error Estándar de la media.

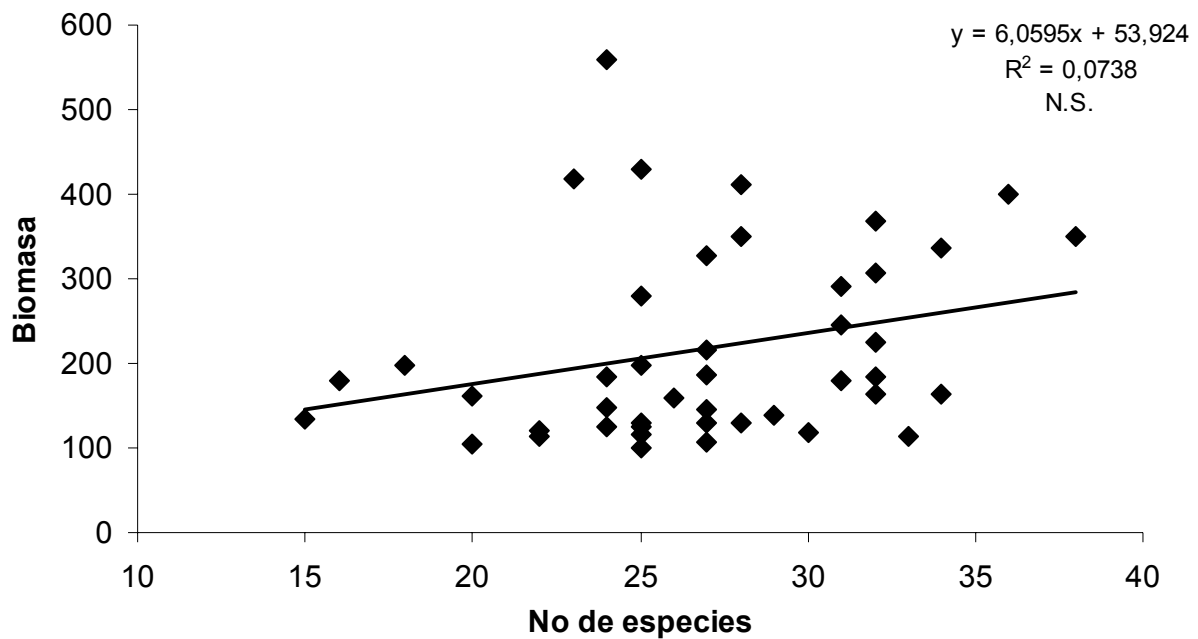


Figura 11: Relación lineal entre N° de especies y Biomasa (g/m^2) para las 44 muestras de pastizal natural. Se muestra la ecuación de la recta y su respectivo coeficiente de regresión.

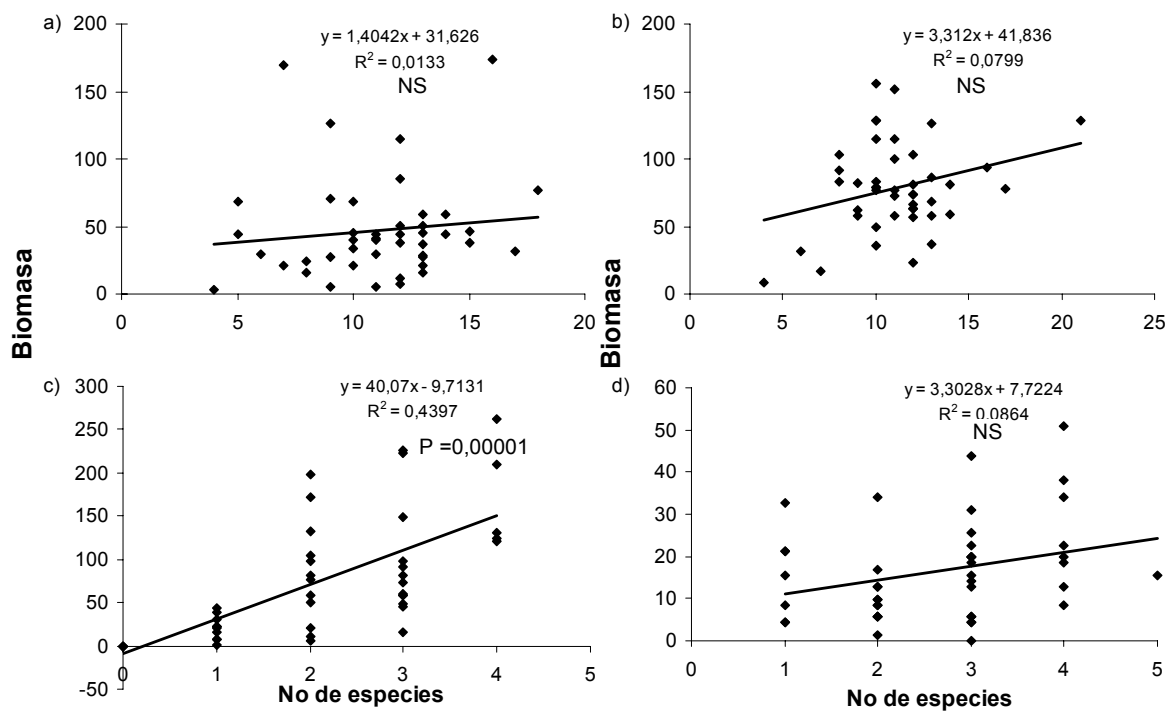


Figura 12: Relaciones entre N° de especies para los distintos Tipos Funcionales de Plantas (TFP) y Biomasa. Los TFP son: a): Hierbas, b): Gramíneas Erectas, c): Gramíneas Postradas y d): Graminoides. En cada caso se muestra la ecuación de la recta y su respectivo coeficiente de regresión.

A su vez, se evaluó la relación riqueza – biomasa de los distintos sitios para cada TFP. Ninguno de los TFP fue significativo al realizarse el análisis de regresión simple (Fig. 13).

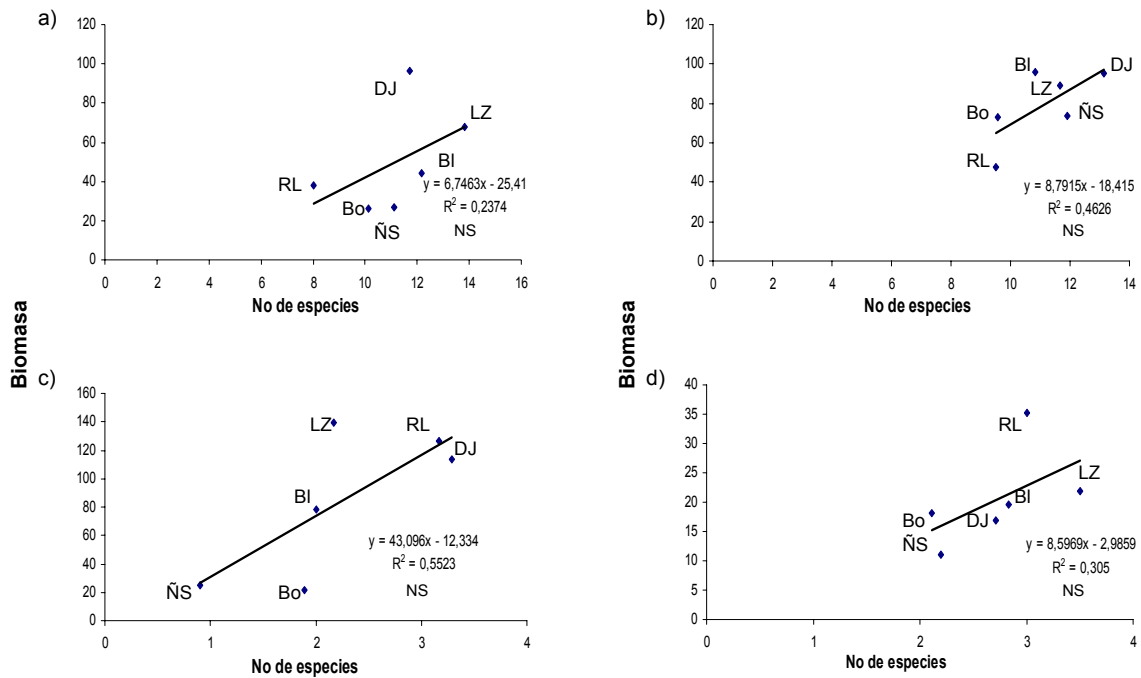


Figura 13: Relaciones entre No de especies de los distintos sitios y Biomasa para los distintos Tipos Funcionales de Plantas (TFP). Los TFP son a): Hierbas, b): Gramíneas erectas, c): Gramíneas postradas y d): Graminoides. Los sitios son: Bo: Bonilla, ÑS: Ñandú Sur, LZ: Los Zorros, DJ: Don Julio, BI: Blanqueal y RL: Riacho y la Loma. En cada caso se muestra la ecuación de la recta y su respectivo coeficiente de regresión.

Relación Biomasa - productividad

La relación entre la Biomasa promedio por sitio y el IVN tuvo una tendencia positiva, con un $R^2 = 0,49$ y una ecuación de la recta $IVN = 0,0005 (Biomasa) + 0,4923$. El coeficiente de regresión lineal fue significativo con un valor de $p = 0,04$ (Fig.14).

Tomando el conjunto de los datos también se puede notar una relación positiva entre estas dos variables, pero que es menos notoria que la anterior ($IVN = 0,0002 (Biomasa) + 0,564$, $R^2 = 0,16$, $p = 0,0062$) (Fig. 15).

El análisis de regresión múltiple fue realizado tomando como variables independientes la biomasa de los distintos TFP y el IVN como dependiente. Los valores de los coeficientes fueron no significativos a excepción del grupo de las hierbas ($p = 0,02$). El modelo fue significativo ($p = 0,03$). Las regresiones entre el número de especies y la biomasa para cada TFP de manera independiente resultaron significativas para los grupos GP ($p = 0,03$) y H ($p = 0,002$) (Fig.16).

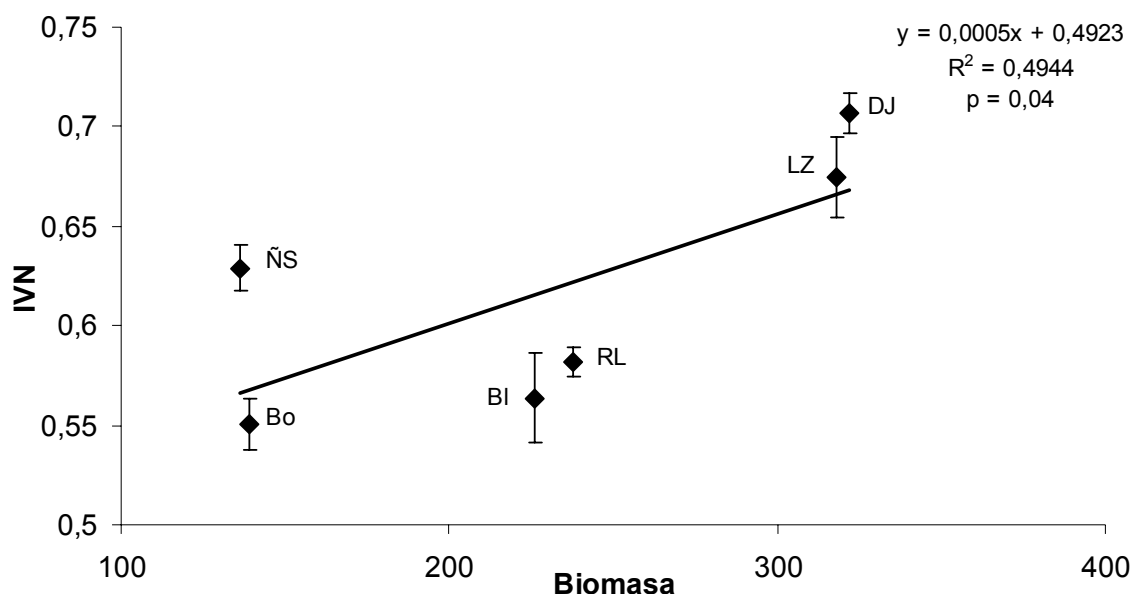


Figura 14: Relación lineal entre los valores promedio de la Biomasa expresada en gr/m^2 y el Índice Verde Normalizado (IVN) para 6 sitios de pradera natural, libre de arbustos. Los sitios son: Bo = Bonilla, ÑS = Ñandú Sur, LZ = Los Zorros, DJ = Don Julio, BI = Blanqueal, RL = Riacho y la Loma. Las barras representan ± 1 Error Estándar de la media.

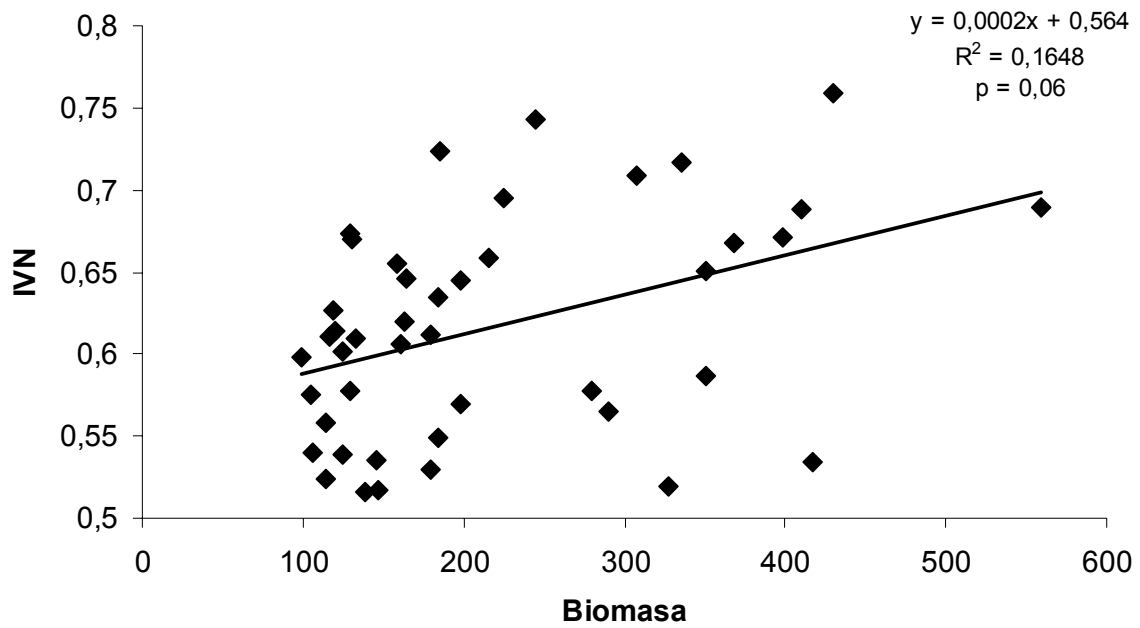


Figura 15: Relación lineal entre Biomasa (g/m^2) y el Índice Verde Normalizado (IVN) para las 44 muestras. Se muestra la ecuación de la recta el coeficiente de regresión y el valor p de la regresión..

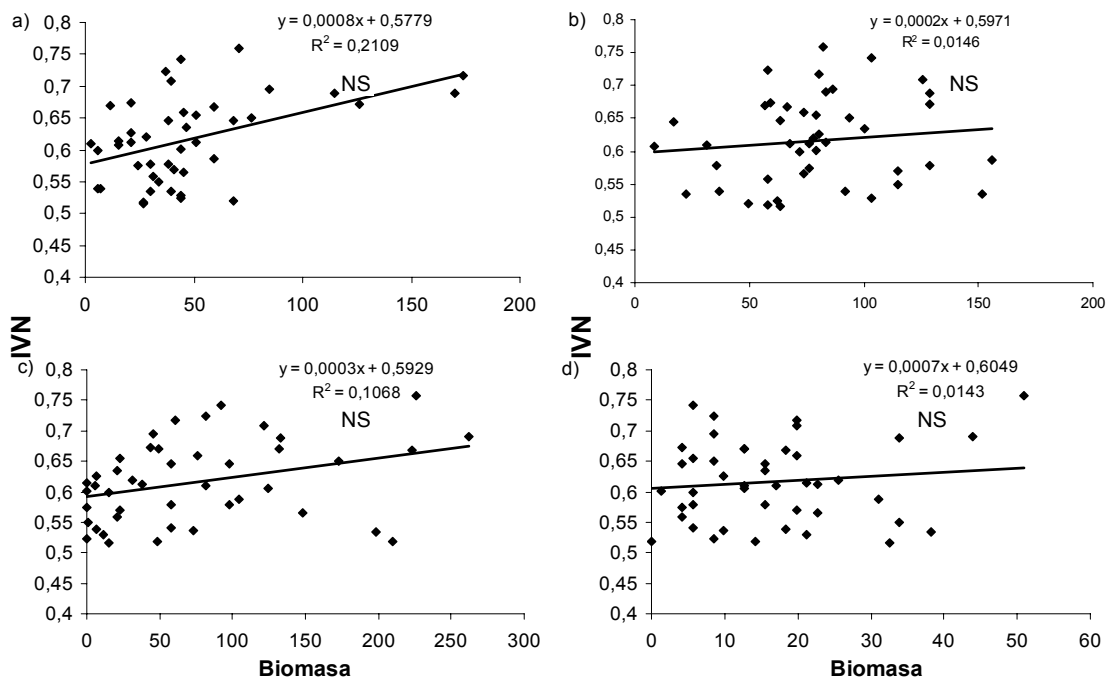


Figura 16: Relaciones entre Biomasa vs Índice Verde Normalizado (IVN) para los distintos Tipos Funcionales de Plantas (TFP). Los TFP son: a): Hierbas, b): Gramíneas Erectas, c): Gramíneas Postradas y d): Graminoides. En cada caso se muestra la ecuación de la recta y su respectivo coeficiente de regresión

Relación diversidad funcional - diversidad de especies

Del análisis de regresión lineal entre la diversidad funcional y la diversidad de especies surge la siguiente ecuación de la recta: $H'_{spp} = 0,5577 H'_f + 2,6685$.

Donde: H'_{spp} = Índice de Shannon de Diversidad de especies,

H'_f = Índice de Shannon de Diversidad funcional.

El coeficiente de regresión fue significativo ($R^2 = 0,2004$, $p = 0,0023$) (Fig. 17).

Para la medida de diversidad de especies, se asumió una distribución equitativa (igual biomasa para todas las especies). Se multiplicó luego por el número de especies de cada parcela. Las medidas de diversidad funcional fueron tomadas dividiendo la biomasa de cada TFP sobre la biomasa total para saber cuán representado estaban los TFP. Como se puede observar en la gráfica de la figura 15 la recta de regresión se ubica en el espacio correspondiente a $H'_{spp} \gg H'_f$.

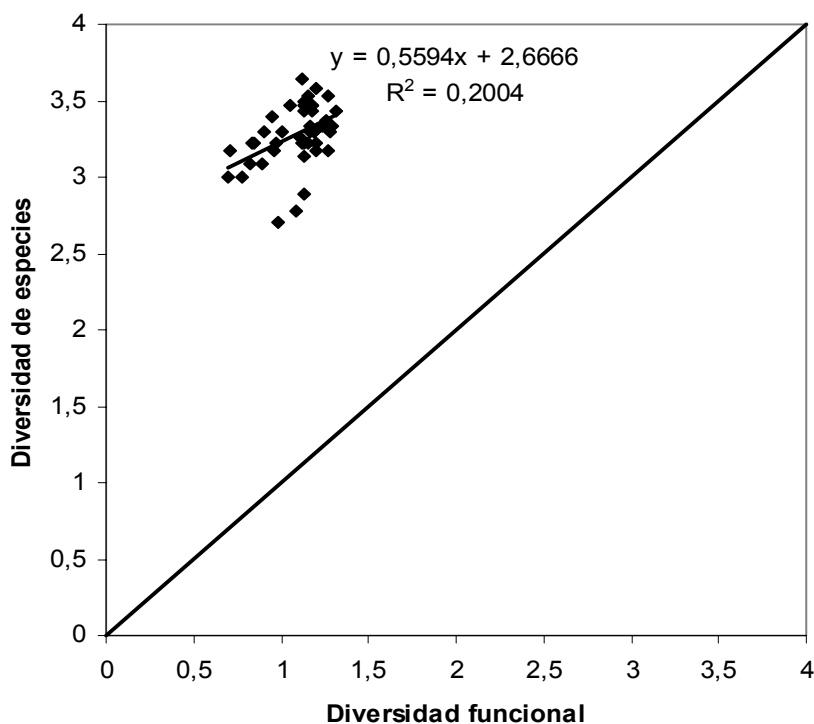


Figura 17: Relación lineal entre diversidad funcional y diversidad de especies para las 44 muestras. Se muestra la ecuación de la recta y su respectivo coeficiente de regresión.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Se pudo comprobar que la riqueza de especies presenta un efecto significativo sobre la función ecosistémica en pastizales de la región centro-sur de Uruguay con régimen de pastoreo continuo. El aumento de la riqueza de especies se reflejó en un incremento del estimador de la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) y de la biomasa total, tal como lo propone la hipótesis clásica (Figs. 6 y 7) (Vistousek & Hooper 1994, Sala *et al.* 1996).

Los resultados mostraron la existencia de diferencias significativas entre los valores promedio de biomasa y riqueza de especies de los distintos Tipos Funcionales de Plantas (TFP) en los 6 sitios muestreados (Fig. 5). Las diferencias que existen entre los sitios representan gran parte del gradiente de riqueza y productividad que presentan estos pastizales. La riqueza de especies y biomasa de Hierbas (H) y Gramíneas Postradas (GP) varió entre sitios. El grupo de GP presentó muy pocas especies (de 0 a 4 especies), sin embargo fue muy importante en términos de biomasa. El crecimiento postrado sería una forma de vida exitosa en condiciones de pastoreo por ganado doméstico. Esta forma de crecimiento tiende a ser dominante en sitios pastoreados en muchos pastizales del país y en todos los casos está representado por un pequeño número de gramíneas con metabolismo C_4 (Rodríguez *et al.* 2003, Altesor *et al.* 2006). Los restantes dos grupos no presentaron diferencias significativas al comparar las medianas de riqueza de especies y biomasa entre sitios. El grupo de las Gramíneas Erectas es el que presenta la mayor cantidad de especies y también de biomasa. A su vez, este grupo está representado por especies de gramíneas C_3 y C_4 . Sin embargo, en este trabajo no se discrimina entre síndromes fotosintéticos. Por otro lado el grupo de las Graminoides está poco representado en estos pastizales y tanto su riqueza como su biomasa fueron homogéneas entre sitios.

Los valores de IVN promediados por sitio, en función del número de especies, indican la importancia del tipo de suelo e historia de uso del mismo, al ser más productivos aquellos sitios que no han tenido historia agrícola. Sitios como LZ y DJ no han tenido intervención humana y eso se refleja en un alto número de especies acompañado de altos valores de IVN y de biomasa (Figs. 6 y 10). En cambio sitios como Bo, que reflejan la presencia de parches de suelo desnudo, presentan un número bajo de especies, bajos valores de IVN y poca biomasa verde en pie (Figs. 6 y 10).

Los resultados podrían ajustarse también a la segunda hipótesis (hipótesis asintótica) y representar la porción inicial de la curva aunque sin llegar a formar la asíntota, como lo plantea la hipótesis. No obstante, ésta no puede aceptarse totalmente. Una posibilidad para llegar a obtener resultados que cumplan con la mencionada hipótesis sería tomar un mayor número de muestras. Varios estudios (Naeem *et al.* 1995, Tilman *et al.* 1996, Symstad *et al.* 1998, Hector *et al.* 1999) demuestran que la riqueza de especies presenta un efecto

significativo sobre la productividad o sobre otros procesos del funcionamiento ecosistémico, aproximándose a la hipótesis asintótica. En cambio, siguiendo el concepto de la tercera hipótesis (hipótesis de las especies redundantes), no es suficiente solamente con la presencia de todos los TFP para que la riqueza de especies deje de ser un buen predictor de la función ecosistémica. En este trabajo no se aborda una metodología para llegar a evaluar la cuarta hipótesis, por tratarse de un relevamiento de datos de campo y no de un trabajo de manipulación experimental. A pesar de encontrarse una relación positiva entre el estimador de IVN y el número de especies, tanto para todas las muestras como para cuando fueron agrupadas por sitio, ninguno de los análisis de regresión realizados por TFP fue significativo (Fig. 8). Sin embargo, del análisis de la relación riqueza – productividad de los distintos sitios agrupados por TFP, se observa que en general hay una tendencia positiva. Se destacan los sitios más ricos en especies, LZ y DJ, en especial en aquellos TFP que más aportan a la riqueza de especies (Gramíneas erectas y Hierbas) (Fig. 9).

Del análisis de regresión realizado para explicar la relación entre la riqueza de especies y la biomasa verde, para los 6 sitios, se desprende que existe un crecimiento constante de biomasa, a medida que se ve incrementado el número de especies (Fig. 10). Aquí los sitios nuevamente explican como sitios con altos valores de riqueza, sin intervención humana en el pasado, presentan altos valores de biomasa (LZ y DJ) y de igual manera, sitios con pocas especies, con historia agrícola, tendrán poca biomasa (en especial Bo). Este resultado también concuerda con la hipótesis clásica. Sin embargo, cuando se reunieron todas las muestras, el análisis no fue significativo (Fig. 11).

En el modelo de regresión múltiple utilizando los valores de riqueza de especies para los cuatro TFP, como variables independientes y la biomasa total como dependiente, sólo el grupo de las Gramíneas Postradas presentó un valor de R^2 significativo. Los análisis de regresión simple para la misma relación, realizados de forma independiente para los 4 TFP, mostraron que también el grupo de las Gramíneas Postradas fue el único significativo (Figura 12c). Esto implica que apesar de estar pobremente representado, en cuanto a número de especies, explica gran parte de la producción de biomasa de estos pastizales (Altesor *et al.* 2006). Sin embargo, del análisis de la relación riqueza – biomasa de los distintos sitios agrupados por TFP, se observa que hay una tendencia positiva y semejante entre los distintos TFP. Los sitios que más aportan a la biomasa son nuevamente LZ y DJ, y los que menos biomasa producen, Bo y ÑS (Fig. 13).

Los análisis de regresión simple para la relación entre la biomasa y el IVN, fueron significativos. Esto permite afirmar que estas dos medidas distintas de la productividad, una medida por sensores remotos y la otra por cosecha, mostraron correlación entre ellas. La relación positiva se vio tanto cuando las muestras fueron analizadas en promedio por sitio (Fig. 14), como cuando fueron tomadas de forma individual (Fig. 15).

El análisis de regresión múltiple entre biomasa de los distintos TFP vs IVN, reveló un modelo significativo. Sin embargo, sólo el grupo de las Hierbas fue significativo. Esto refleja la importancia del mencionado TFP. Las parcelas con mayor biomasa de hierbas fueron las más productivas. Los análisis de regresión simple de la misma relación, realizados de forma independiente para los 4 TFP, mostraron que los grupos de las Hierbas y de las Gramíneas Postradas fueron significativos (Figs. 16a y 16c respectivamente). Se destacan entonces estos dos tipos funcionales, como determinantes del funcionamiento de estos ecosistemas. Es discutible como el grupo de las Gramíneas erectas, que a pesar de ser el que más biomasa produce junto con el de Gramíneas postradas, no se ve reflejado positivamente con un aumento del IVN.

La diversidad de especies es considerablemente mayor que la diversidad funcional, sugiriendo un fuerte solapamiento de nicho entre las especies (Díaz & Cabido 2001). Es decir, estos pastizales podrían presentar una ocupación agregada del espacio de nicho y una fuerte convergencia de especies dentro de los 4 TFP considerados en este trabajo (Díaz y Cabido 2001) (Fig. 17). Los resultados del análisis no permiten suponer que la diversidad de especies sea un buen indicador de la diversidad funcional, aunque debe considerarse que en el análisis no se dispuso de valores de biomasa por especie. También sería interesante separar el TFP gramíneas erectas en dos grupos discriminados por el tipo de metabolismo fotosintético.

El hecho de haber realizado el muestreo en el mes de noviembre pudo haber influido en los resultados. En esta época del año se encuentran todas las gramíneas invernales además de las estivales y de las hierbas. En otra época del año muchas especies se encuentran en estado senescente y no fueron incluidas en el muestreo debido a que sólo se evaluó biomasa verde.

El trabajo permitió evaluar la relación riqueza-productividad en pastizales naturales encontrándose una relación lineal positiva entre ambas variables. Los descriptores del funcionamiento ecosistémico utilizados, el Índice Verde Normalizado y la biomasa verde arrojaron resultados similares. Si bien la metodología empleada fue adecuada, el trabajo podría ampliarse y complementarse aumentando el número de muestras y registrando alguna medida de abundancia por especie, de forma tal de obtener valores de diversidad de especies más precisos. Aumentar el número de muestras permitiría ampliar el gradiente de riqueza de especies y representar la heterogeneidad existente en los pastizales naturales. De esta manera se podría observar si la relación riqueza-productividad se mantiene creciente o la curva se asintotiza. El análisis por tipos funcionales de plantas parece interesante ya que se pudo identificar a dos grupos, el de gramíneas postradas y el de hierbas como los más importantes en términos productivos y de aporte de biomasa. Sin

embargo también podría considerarse en trabajos futuros la separación del grupo de gramíneas erectas en gramíneas erectas C₃ y gramíneas erectas C₄.

AGRADECIMIENTOS

A mi familia por estar siempre presente, sin ayuda de la cual no hubiera tenido la posibilidad de realizar esta carrera.

A mis compañeros de Ecología Terrestre: Elsa y Beatriz que me ayudaron a cortar las muestras; Felipe que me ayudó en el procesamiento de las mismas; Santiago y Valerie que siempre me aportaron valiosos consejos.

A Gervasio que también me ayudo en el trabajo de cortar las muestras.

A Bienestar Universitario y la Cantina de la Facultad de Ciencias, permitiendo ambos, mi sustento durante gran parte de la carrera.

A Andrea por estar en todo momento y ayudarme a construir este camino que hoy alcanza otra meta.

A Alice por haberme permitido ingresar en este campo de la Ecología, y por su ayuda y apoyo incondicional.

Finalmente, a Claudia y a José por aceptar leer este informe de pasantía y por sus valiosos aportes.

BIBLIOGRAFÍA

- Anon. 2005. Dirección Nacional de Meteorología. http://www.meteorología.com.uy/estadística_climat.htm.
- Altesor, A., Di Leandro, E., May, H. & Ecurra, 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 removal in sub-humid grasslands of South America. *Journal of Vegetation Science* 17: 323-332.
- Baeza, S., Paruelo, J.M. & Altesor A. 2006. Caracterización funcional de la vegetación del Uruguay mediante el uso de sensores remotos. *Interciencia* 31: 382-388.
- Campbell, J. B. 1996. Introduction to remote sensing. 2^{da} ed, Guilford Press, New York.
- Chaneton, E.J. & Facelli, J.M. 1991. Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio* 93: 143-155.
- Chapin III, C. F., Schulze, E.D. & Mooney, H.A. 1992. Biodiversity and ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 107-108.
- Del Puerto, O. 1993. Vegetación del Uruguay. Boletín de Facultad de Agronomía, UdelaR. Montevideo - Uruguay.
- Díaz, S. & Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*. 16: 646-655.
- Di Bella, C. M., Paruelo, J. M., Becerra, J. E., Bacour, C. & Baret, F. 2004. Effect of senescent leaves on NDVI-based estimates of fAPAR: experimental and modelling evidences. *Int. Remote Sens.* 25: 5415-5427.
- Ehrlich, P.R. & Ehrlich, A.H. 1981. Extinción. The causes and consequences of the disappearance of species. Random House, New York.
- Facelli, J.M. 1988. Response to grazing after nine years of cattle exclusion in a Flooding Pampa grassland, Argentina. *Vegetatio* 78: 21-25.
- Facelli, J.M., León, R.J.C. & Deregibus, V.A. 1988. Community structure in grazed and ungrazed grassland sites in the Flooding Pampa, Argentina. *Am. Midl. Nat.* 121: 125-133.
- Gamon, J.A., Field, C.B., Goulden, M.L., Griffin, K.L., Hertley, A.E., Joel, G., Panuelas, J. & Valentini, R. 1995. Relationship between NDVI, canopy structure, and photosynthesis, in three Californian vegetation types. *Ecological applications* 5: 28-41.
- Grime, J. P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344-347.
- Grime, J. P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Wiley, London.

- Guyot, G. 1990. Optical properties of vegetation canopies. Applications of Remote Sensing in Agriculture. Butterworths, London.
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P. G., Finn, J. A., Freitas, H., Giller, P. S., Good, J., Harris, R., Hogberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Korner, C., Leadley, P. W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, P. H., O'Donovan, G., Otway, S. J., Pereira, J. S., Prinz, A., Read, D. J., Scherer-Lorenzen, M., Schulz, E.D., Siamantziouras, A.S., Spehn, E. M., Terry, A. C., Troumbis, A. Y., Woodward, F. I., Yachi, S. & Lawton, J. H. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286: 1123-1127.
- Hooper, D. U. & Vitousek, P. M. 1997. The effects of plants composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277: 1302-1305.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. Yale University, New Haven, Connecticut.
- 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.
- Lawton, J.H. & Brown, V.K. 1994. Redundancy in ecosystems. In Schulze, and diversity on ecosystem processes. *Science* 277: 1302 - 1305. E.D. and Mooney, H.A (Eds): *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York. pp 255-270.
- Lawton, J. H., Naeem, S., Thompson, L. J., Hector, A. & Crawley, M. J. 1998. Biodiversity and ecosystem function: Getting the ecotron experiment in its correct context. *Functional Ecology* 12: 848-852.
- McNaughton, S. J. 1988. Diversity and stability. *Nature* 333: 204-205.
- McNaughton, S.J. 1994. Biodiversity and function of grazing ecosystem. In Schulze, E.D. and Mooney, H.A (Eds): *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer. Berlin, Heidelberg, New York. pp 361-383.
- McNaughton, S. J., Oesterheld, M., Frank, D. A. & Williams, K. J. 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature* 341: 142-144.
- Milchunas, D. G. & Lauenroth, W. K. 1993. quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecology Monographs* 63: 327-366.
- MGAP. DIEA. 2000. Censo General Agropecuario. http://www.mgap.gub.uy/Diea/CENSO2000/ResultadosDefiitivosVol_1/defeaut.htm.
- Monteith, J. L. 1981. Climatic variation and the growth of crops. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 107: 749-774.
- Naeem, S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology* 12: 39-45.
- Naeem, S., Chapin III, C. F., Costanza, R., Ehrlich, P. R., Golley, F. B., Hooper, D. U., Lawton, J.H., O'Neill, R. V., Mooney, H. A., Sala, O. E., Symstad, A. J. & Tilman, D. 1999.

- Biodiversity and ecosystem functioning: maintaining natural life support processes. *Issues in Ecology* №4.
- Naeem, S. & Li, S. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* 390: 507-509.
- Naeem, S., Loreau, M. & Inchausti, P. 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic ecological framework. In Loreau, M., Naeem, S. and Inchausti, P. (Eds). *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press. pp. 3-17.
- 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 ecosystems. *Phil. Trans. R. Soc. Lond* 347: 249-262.
- Paruelo, J. M., Guerschman J. P. & Verón, S. R. 2005. Expansión agrícola y cambio en el uso del suelo. *Ciencia hoy* 15: 14-23.
- Paruelo, J.M.; Jobbagy, E. & Sala, O.E. 2001. Current distribution of ecosystem functional types in temperate South America. *Ecosystems* 4: 683-698.
- Paruelo, J.M. & Lauenroth, W.K. 1998. Interannual variability of NDVI and their relationship to climate for North American shrublands and grasslands. *Journal of Biogeography* 25:721-733.
- 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.
- Rosenzweig, M. L. & Abramsky, Z. 1993. How are diversity and productivity related? In Ricklefs, R. E. and Schluter, D. (Eds). *Species diversity in ecological communities*. Univ. of Chicago Press, Chicago. pp 52-65.
- Rusch, G. M. & Oesterheld, M. 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos* 78: 519-526.
- Sala, O. E., Lauenroth, W. K., McNaughton, S. J., Rusch, G. & Zhang, X. 1996. Biodiversity and ecosystem functioning in grasslands. In Mooney, H. A., Cushman, J. H., Medina, E., Sala, O. E. and Schulze, E. D. (Eds). *Functional roles of biodiversity: a global perspective*. Wiley, Chichester (inpress). pp 129-149.
- Sala, O.E., Oesterheld, M., León, R.J.C. & Soriano, A. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67: 27-32.
- Sala, O.E., Parton, W., Joyce, L. & Lauenroth, W. 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology* 69: 40-45.
- Sellers, P. J. 1987. Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration. II. The role of biophysics in the linearity of their interdependence. *Remote Sensing of Environment* 21: 143-183.

- Soriano, A. 1991. Río de la Plata grasslands. In Coupland R. T. (Ed). *Natural Grasslands. Introduction and Western Hemisphere*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands. pp. 367-407.
- Soriano, A. & Paruelo, J.M. 1992. Biozones: vegetation units defined by functional characters identifiable with the aid of satellite sensor images. *Global Ecology and Bio geography letters* 2: 82-89.
- Symstad, A. J., Tilman, D., Willson, J. & Knops, J. M. 1998. Species loss and ecosystem functioning: effects of species identity and community composition. *Oikos* 81(2): 389-397.
- Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80: 1455-1474.
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. In Levin, S. A. (Ed): *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press. pp 109-120.
- Tilman, D. & Downing, J. A. 1994. Biodiversity and stability grasslands. *Nature* 367: 363-365.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D. & Reich, P. 2002. Plant diversity and composition: effects on productivity and nutrient dynamics of experimental grasslands. In Loreau, M., Naeem, S. and Inchausti, P. (Eds). *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press. pp 21-35.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D, Reich, P., Ritchie, M., Siemann, E. 1997 a. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Tilman, D., Lehman, C. L., Thomson, K. T. 1997 b. Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94: 1857-1861.
- Tilman, D. & Pacala, S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. In Ricklefs, R. E. and Schluter, D. (Eds). *Species diversity in ecological communities*. Univ. of Chicago Press, Chicago. pp 13-25.
- Tilman, D. Wedin, D. & Knops, J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379: 718-720.
- Vitousek, P.M. & Hooper, D.U. 1994. Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. In: Schulze, E.D. and Mooney, H.A (Eds): *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer-Verlag, Berlin. pp 3-14.
- Whitaker, R.H. 1975. *Communities and ecosystem*. 2^{da} ed, Macmillan, New York.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. 3^{ra} ed, Prentice Hall, New Jersey.