

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE CIENCIAS

Efecto del arbusto *Eupatorium buniifolium*
sobre la composición florística del estrato herbáceo
en un pastizal natural



Andrés Rossado

Tutor: Alice Altesor

Co-tutor: Felipe Lezama



Informe de Pasantía

Licenciatura en Ciencias Biológicas

Profundización en Ecología

junio 2011

ÍNDICE

I. RESUMEN	3
II. INTRODUCCIÓN	4
II.I. PASTIZALES EN EL MUNDO	4
II.II. PASTIZALES EN URUGUAY	4
II.III. CLASIFICACIÓN DE LAS PLANTAS DE PASTIZAL	6
II.IV. LOS ARBUSTOS EN LOS PASTIZALES	6
II.V. INTERACCIÓN ARBUSTOS-ESTRATO HERBÁCEO	7
II.VI. OBJETIVOS	9
II.VI.I. OBJETIVO GENERAL	9
II.VI.II. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	9
III. MATERIALES Y MÉTODOS	10
III.I. SITIO DE ESTUDIO	10
III.II. DISEÑO EXPERIMENTAL	10
III. III. OBTENCIÓN DE DATOS	10
III. IV. ANÁLISIS DE DATOS	11
IV. RESULTADOS	13
IV.I. DESCRIPCIÓN GENERAL	13
IV.II. RIQUEZA, DIVERSIDAD Y FRECUENCIA DE ESPECIES DOMINANTES	13
IV.III. FRECUENCIA DE TFPS	15
IV.IV. COMPOSICIÓN FLORÍSTICA	18
V. DISCUSIÓN	19
VI. CONCLUSIÓN	23
VII. LITERATURA CITADA	24
ANEXO	28

I. RESUMEN

Se evaluó el efecto de *Eupatorium buniifolium*, uno de los arbustos más abundantes en los pastizales naturales de Uruguay, sobre la composición florística del estrato herbáceo en un pastizal de la región Centro-sur del país. Para ello se montó un experimento manipulativo en el que se estudiaron 20 parcelas de 3x3 m. En la mitad se removieron los arbustos, obteniéndose como consecuencia dos tratamientos; con y sin *E. buniifolium*. Para cada parcela se registró la composición y frecuencia florística durante cuatro años consecutivos mediante la técnica de intercepción del canopy. Se comparó riqueza, diversidad, frecuencia de especies dominantes, frecuencia de grupos funcionales, y composición florística entre ambos tratamientos. A su vez se calculó para cada tratamiento la disimilaridad florística entre el primer y último año del experimento (2006 y 2009) y se los comparó entre ellos. A lo largo del estudio la riqueza varió entre 23 y 37 especies, siendo las gramíneas C4 el grupo funcional más representado. La mayoría de los descriptores de la comunidad no mostraron diferencias significativas entre los tratamientos para ninguno de los años, a excepción de la frecuencia de dos de las especies dominantes (*Paspalum dilatatum* y *Piptochaetium stipoides*). Por su lado el cambio en la composición y/o frecuencias de especies entre el primer y último año del experimento (disimilaridad florística) fue significativamente mayor en las parcelas sin arbustos que en las parcelas control (con arbustos), evidenciando un proceso de sustitución de especies y/o cambios en sus frecuencias en ausencia de *E. buniifolium*. Sin embargo estos cambios en la vegetación no fueron lo suficientemente drásticos como para generar comunidades vegetales estadísticamente distintas. Posiblemente las respuestas del tapiz herbáceo frente a la remoción de los arbustos ocurren lentamente, requiriendo de escalas temporales mayores a las abarcadas por este estudio. En comparación al pastoreo por ganado doméstico, se puede afirmar que éste es una fuerza modificadora de la estructura de la comunidad considerablemente más fuerte que la presencia o ausencia del grupo funcional de los arbustos.

II. INTRODUCCIÓN

II.I. Pastizales en el mundo

La denominación “pastizal” incluye a un conjunto de ecosistemas que se caracterizan por la presencia y abundancia de plantas herbáceas, destacándose en su composición florística la dominancia de las gramíneas (Familia Poaceae) (URL 1). Estos ecosistemas, que abarcan a las sabanas, estepas y praderas, se desarrollan en áreas del planeta que poseen una precipitación anual entre 150 y 1200 mm y una temperatura media anual entre 0 y 25º Celsius (Sala *et al.* 2001), ocupando el 30% del total de los ecosistemas terrestres.

El centro-este de Argentina, la totalidad del territorio del Uruguay y el Sur de Brasil (estado de Rio Grande do Sul) forman parte de la unidad biogeográfica de pastizal más grande de Sudamérica denominada “Pastizales del Río de la Plata” (Soriano 1991). Éste se ubica entre los 28º y 38º latitud sur, cubre un área total de 70 millones de hectáreas, y se caracteriza fisonómicamente por presentar dos estratos de vegetación, uno bajo herbáceo, denso y continuo, y otro alto distribuido en parches, compuesto por arbustos y gramíneas de alto porte (Soriano 1991). Desde el punto de vista climático, los Pastizales del Río de la Plata se definen como templados (temperatura media anual entre 14 y 19º Celsius) con influencia subtropical en su límite norte, ubicándose en un gradiente de precipitación en dirección NE-SW, que determina que las condiciones varíen de húmedo en el Sur de Brasil a semi-árido en el centro de Argentina (Paruelo *et al.* 2007). Estos gradientes de temperatura y precipitación generan cambios en la vegetación natural y usos de la tierra, que junto a su relación con características edáficas, hidrológicas y geomorfológicas permiten la determinación de dos grandes subregiones, “Pampas” y “Campos”, definidas por León en Soriano (1991) (Figura 1).

II.II. Pastizales en Uruguay

Los pastizales naturales ocupan el 71% del territorio uruguayo (MGAP, DIEA 2000) y se sitúan dentro de las unidades “Campos del Sur” y “Campos del Norte” comprendidas en la gran subregión de los Campos (Figura 1). Ambas unidades se caracterizan por poseer un relieve ondulado y un buen sistema de drenaje, hallando en los “campos del Norte” una mayor presencia de especies de origen subtropical en comparación con los “Campos del Sur” (Paruelo *et al.* 2007).

Desde la óptica económica los pastizales sustentan una de las principales actividades económicas del país, la ganadería, la cual provee carne, leche, lana y cuero entre otros productos. Asimismo el pastizal provee beneficios a la sociedad difícilmente cuantificables en términos económicos, como el secuestro de carbono y metano, y la reducción de las emisiones de óxido nitroso, ayudando a mantener la composición atmosférica (Sala & Paruelo 1997). Adicionalmente previene la erosión de los suelos, contribuye al ciclado de nutrientes, regula el intercambio de energía entre el suelo y la atmósfera, manteniendo el clima local y de esta manera asegurando la presencia de los acuíferos (Sala & Paruelo 1997).

Desde un punto de vista florístico los pastizales uruguayos poseen altos valores de riqueza con un número cercano al de 2000 especies vegetales (Del Puerto 1985), lo que correspondería aproximadamente al 80% del total de las especies del Uruguay. Altesor *et al.* (1999) registraron en un cuadrante de 40 x 40 cm un total de 89 especies en un año. Este alto valor se explica en parte por la dinámica temporal de las especies vegetales, en donde se va dando un reemplazo en número y biomasa de especies de crecimiento estival por las de crecimiento invernal a lo largo del año.

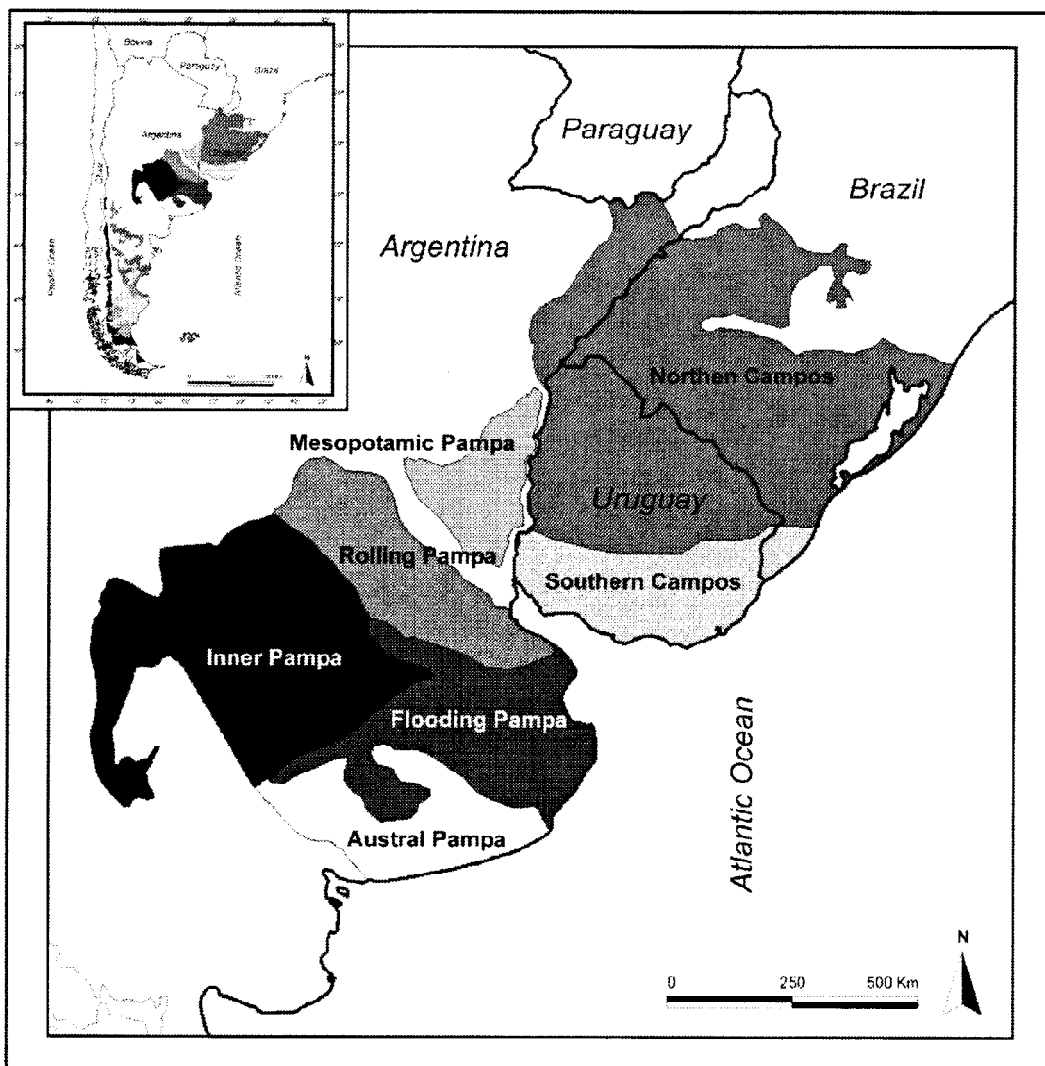


Figura 1. Subdivisiones de los Pastizales del Río de la Plata (Soriano 1991).

Trabajos como los realizados por Rodríguez *et al.* (2003), Altesor *et al.* (2005, 2006) y Rodríguez & Cayssials (2011), basan su estudio en los efectos del pastoreo sobre el pastizal natural, siendo éste una de las principales fuerzas modificadoras que han recibido los pastizales, desde que se introdujo el ganado a Uruguay hace un poco más de 390 años. En dichos estudios se demuestra cómo el pastoreo moldea tanto estructural (riqueza, composición florística) como funcionalmente (ciclado de nutrientes, flujos energéticos) a estos ecosistemas, destacando dentro de sus resultados un aumento de la riqueza y diversidad cuando la comunidad herbácea se encuentra pastoreada. Otros estudios realizados corresponden a descripciones florísticas y sus relaciones con factores ambientales (Lezama *et al.* 2006, Lezama *et al.* 2011) y caracterizaciones de ecosistemas del Uruguay en base a atributos derivados del IVN (índice verde normalizado) (Baeza *et al.* 2006, Baeza *et al.* 2011).

II.III. Clasificación de las plantas de pastizal

Las especies de plantas vasculares presentes en un pastizal, se pueden clasificar a grandes rasgos en los siguientes tipos funcionales: gramíneas C3, gramíneas C4, hierbas, y arbustos. Lavorel *et al.* (1997) definen a un grupo o tipo funcional de plantas (TFP) como un conjunto de especies vegetales, no necesariamente relacionadas filogenéticamente, que poseen determinados atributos biológicos comunes y por ello un desempeño similar en el ecosistema.

El grupo de las gramíneas, pertenecientes a la familia Poaceae, es la principal familia de los pastizales uruguayos en cuanto a su abundancia y número de especies (alrededor de 400 incluyendo a las especies exóticas), con un alto predominio de las especies pertenecientes a las tribus Andropogoneae y Paniceae. La denominación “C3” o “C4” hace referencia a su metabolismo fotosintético. Las gramíneas C4 se encuentran mejor adaptadas a condiciones de altas temperaturas, alta intensidad lumínica y estrés hídrico (Taiz & Zeiger 1998), por lo que en general presentan ciclo estival en oposición a las gramíneas C3 de ciclo invernal. Según Pallares *et al.* (2005) esta asociación entre gramíneas C3 y C4 es una característica poco usual presente en nuestros pastizales.

El tipo funcional de las hierbas incluye a todas las plantas herbáceas (plantas que carecen de crecimiento secundario, no forman madera) a excepción de las gramíneas. En Uruguay las principales familias que forman parte de este tipo funcional de plantas son Asteraceae, Cyperaceae y Fabaceae.

Tanto el tipo funcional de las hierbas como el de las gramíneas, se pueden diferenciar según su hábito de crecimiento en especies postradas y especies erectas. Las plantas de hábito postrado son dominantes en sistemas pastoreados y tienden a desaparecer bajo condiciones de clausura, debido a su baja capacidad de competir por recursos como la luz. A su vez la gramíneas de hábito erecto aumentan su frecuencia cuando el pastizal se encuentra excluido al ganado (Rodríguez *et al.* 2003).

Por último los arbustos comprenden a especies leñosas, de bajo porte y generalmente con ramificaciones basales. En los pastizales del Uruguay este grupo funcional se encuentra representado principalmente por los géneros *Baccharis* L. y *Eupatorium* L., ambos pertenecientes a la familia Asteraceae.

II.IV. Los arbustos en los pastizales

La abundancia del tipo funcional de los arbustos en los pastizales del mundo puede variar desde zonas donde se encuentra ausente, o aislados en la matriz herbácea, hasta zonas donde la densidad de las especies arbustivas es tan elevada que pueden considerarse verdaderos arbustales (House *et al.* 2003). Estos sistemas en donde coexisten especies herbáceas con especies arbustivas, conforman comunidades muy diversas en función de la cobertura, altura, tipo funcional (hoja perenne o caduca, plantas frondosas o de hojas aciculares, sistema radicular profundo o superficial, entre otras características) y distribución espacial de los arbustos y el estrato herbáceo que lo componen. A su vez, estas comunidades son desde el punto de vista temporal muy dinámicas. La abundancia relativa tanto de las plantas herbáceas como de las arbustivas, varía marcadamente a escalas de tiempo de década (House *et al.* 2003).

En numerosos estudios científicos se ha evidenciado a nivel mundial un aumento en la cobertura y abundancia del componente leñoso de los pastizales, la mayoría de ellos en sistemas áridos o semiáridos (Barrera & Frangi 1997; Brown

& Archer 1999; Archer *et al.* 2000; Van Auken 2000; Briggs *et al.* 2005). Este cambio direccional en la abundancia del grupo funcional de los arbustos en los pastizales ha sido atribuido a numerosos factores, incluidos cambio climático, aumento en la disponibilidad de CO₂ en la atmósfera, reducción o cambios en la frecuencia y/o intensidad de incendios naturales, presiones intensas de pastoreo, o a la combinación de varios de estos factores (Heisler *et al.* 2004). Además en forma secundaria, estarían actuando otros agentes, como la dispersión de propágulos del estrato arbustivo por el ganado doméstico, o cambios en las comunidades de pequeños mamíferos o insectos que consumen plántulas de especies arbustivas (Van Auken 2000). A pesar de que el proceso de arbustización en regiones de pastizales es desde hace tiempo una preocupación en el manejo de los sistemas productivos, las investigaciones en este asunto se han basado principalmente en desarrollar métodos mecánicos o químicos para la reducción de la abundancia o erradicación de los arbustos. Poco se sabe de la dinámica de este fenómeno o su impacto en procesos ecológicos fundamentales relacionados al flujo de energía, ciclado de nutrientes y biodiversidad (Archer *et al.* 2000).

Los pastizales uruguayos bajo condiciones de pastoreo presentan por lo general un componente arbustivo más o menos desarrollado, donde habitualmente la especie dominante es *Eupatorium buniifolium* Hook & Arn. ("Chirca"). Sin embargo, en oposición a lo que en general sucede en los pastizales del mundo, donde el pastoreo por ganado doméstico genera procesos de arbustización, en un estudio realizado en un pastizal del Uruguay la exclusión del ganado fue el promotor del aumento en la abundancia del grupo funcional de los arbustos (Altesor *et al.* 2006). Los arbustos que en dicho estudio incrementaron su abundancia en condiciones de clausura, fueron especies nativas pertenecientes a la familia Asteraceae, como ser *Eupatorium buniifolium* ("Chirca"), *Baccharis dracunculifolia* DC. ("Chirca"), *Baccharis spicata* (Lam.) Baill. ("Chirca"), *Baccharis articulata* (Lam.) Pers. ("Carquejilla") y sufrútices como *Baccharis trimera* (Less.) DC. ("Carqueja") y *Baccharis coridifolia* DC. ("Mío-mío). Posiblemente la ausencia del pastoreo promueve un mayor reclutamiento de plántulas y renuevos de arbustos, los que se ven favorecidos por su habilidad de crecer por encima del estrato herbáceo logrando una mayor intercepción de la luz solar. Cabe destacar que a pesar de que los pastizales con un alto componente arbustivo son un elemento importante de la vegetación del país, aún no existe una evaluación de la extensión de éstos sobre el territorio. Según Berreta (2001), la vegetación "climax" del Uruguay previa a la introducción del ganado doméstico habría tenido un mayor componente de arbustos y matorrales, particularmente del género *Baccharis*.

II.V. Interacción arbustos-estrato herbáceo

La relación entre los arbustos y los tipos funcionales del estrato herbáceo, es en general una combinación compleja de interacciones positivas (facilitación) y negativas (competencia). El resultado final de esta relación puede variar en el espacio y el tiempo, y depende de diversos factores. Entre ellos se destacan: 1) las características ecofisiológicas o específicas del arbusto o de la planta herbácea, como ser, forma de crecimiento (arquitectura de la canopia, patrones de enraizamiento), metabolismo fotosintético (C4, C3, CAM), hábito fotosintético (follaje perenne, deciuo) y requerimiento de recursos (agua, luz, nutrientes); 2) disponibilidad de recursos por influencia de la variabilidad interanual en la cantidad y estacionalidad de la precipitación; 3) intensidad de pastoreo, granivoría, etc; y 4) frecuencia, intensidad y grado de disturbios, como el fuego (Scholes & Archer 1997). Bertness & Callaway (1994) proponen que las relaciones positivas en las comunidades vegetales serán más importantes cuando el estrés abiótico o la presión de consumo aumentan, al contrario de lo esperado con las interacciones negativas. En un estudio realizado por Pugnaire & Luque (2001) en una región semi-árida de España, se comprobó que el resultado neto de la interacción entre una

leguminosa arbustiva y el estrato herbáceo, cambió de positivo en las zonas con déficit hídrico y suelos poco fértiles a neutro o incluso negativo en zonas más fértiles.

Según Scholes & Archer (1997) la presencia de especies leñosas puede alterar la distribución espacial y la productividad del estrato herbáceo de los pastizales. Adicionalmente algunos estudios han demostrado en diferentes comunidades que la remoción del estrato arbustivo induce cambios en la cobertura o directamente en la composición de especies o de los TFPs que forman parte de la matriz herbácea (Keddy 1989; Pugnaire & Haase 1996; Havstad *et al.* 1999; Berlow *et al.* 2003; Buonopane *et al.* 2005). Algunos efectos positivos registrados por la canopia arbustiva sobre el estrato inferior de vegetación, consistieron en un mejoramiento físico de las condiciones microambientales (temperatura, viento, radiación solar), en un incremento de la materia orgánica del sustrato y en una mejora de las condiciones hídricas y de la estructura del suelo. Las interacciones negativas se dan a través de la competencia por recursos, como nutrientes, agua y luz (Pugnaire & Luque 2001). Los efectos competitivos de los arbustos generalmente se ven incrementados a medida que se va acumulando biomasa, generando mayores cambios en las condiciones y recursos de su entorno (Heisler *et al.* 2004).

En los pastizales uruguayos se ha demostrado que la presencia de arbustos disminuye la velocidad del viento y la radiación fotosintéticamente activa sobre el estrato herbáceo (Pezzani *et al.* 2007). La reducción de estos dos factores determina una menor demanda atmosférica y por ende posiblemente menor déficit hídrico de las gramíneas que se encuentran cubiertas por los arbustos. Fernández (2008) evaluó el efecto de los arbustos sobre el estado hídrico y la productividad primaria del estrato herbáceo de un pastizal natural del Uruguay, encontrando que los arbustos mejoran el estado hídrico de las gramíneas que se encuentran bajo su dosel. Este efecto positivo fue distinto dependiendo del TFP estudiado. Este hecho en conjunto con los estudios realizados en diferentes sistemas del mundo, donde se demuestra que la remoción del estrato arbustivo influye en la estructura de la comunidad herbácea, son la base para hipotetizar que la presencia o ausencia de los arbustos en los pastizales del Uruguay, influenciaría la composición florística y/o frecuencia de las especies del estrato herbáceo. En este trabajo se buscarán evidencias para apoyar esta idea a través de un experimento manipulativo de campo en el cual se removieron arbustos de un conjunto de parcelas.

Este estudio forma parte de un proyecto más amplio que se desarrolla en el grupo de investigación de Ecología de Pastizales (GEP-IECA), cuyo objetivo es el de estudiar los efectos de *Eupatorium buniifolium* sobre atributos estructurales y funcionales de un pastizal natural. En él se midieron múltiples variables ambientales y estructurales, incluyendo el efecto de esta especie sobre la composición florística del pastizal, variable que concierne a mi trabajo.

II.VI. Objetivos

II.VI.I. Objetivo general

Determinar el efecto de *Eupatorium buniifolium* sobre características estructurales de la comunidad herbácea de una pastizal natural.

II.VI.II. Objetivos específicos

Determinar los cambios provocados en la comunidad vegetal por la remoción del arbusto *E. buniifolium* sobre:

- a) riqueza,
- b) diversidad,
- c) frecuencia de especies dominantes,
- d) frecuencia de TFPs, y
- e) composición florística

III. MATERIALES y MÉTODOS

III.I. Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en el establecimiento “El Relincho” (34°20' S, 56°58' W), situado en la localidad Ecilda Paullier, Departamento de San José, en la región centro-sur del Uruguay correspondiente a la unidad “Campos del sur”. La temperatura media anual es de 17.4 °C y la precipitación media anual acumulada es de 1099 mm. En este establecimiento se encuentran pastizales naturales que sustentan actualmente a la ganadería extensiva como única actividad productiva, pero en su pasado sostuvo actividades tanto ganaderas como agrícolas. En esta zona la ganadería promueve una pastizal formada por dos estratos, uno bajo, denso formado por hierbas y gramíneas de bajo porte y un estrato alto, discontinuo formado por arbustos, sufrútices y gramíneas erectas de alto porte. El arbusto más representado en el estrato alto de los sitios pastoreados es *Eupatorium buniifolium* Hook. & Arn, una especie nativa común en los campos uruguayos, con una distribución que incluye todo Uruguay, Paraguay, sur de Bolivia y Brasil, y centro de Argentina (Cabrera 1974). Este arbusto se caracteriza por ser perenne y de ciclo estival, con ciclos de vida cortos que no exceden los 7 años. Generalmente es muy ramificado, posee bajo a mediano porte (0.8 a 3m de altura), raíces profundas y órganos de reserva subterráneos, denominados xilopodios (Bignazoli *et al.* 2009). Adicionalmente produce grandes cantidades de semillas, las cuales son dispersadas por el viento. *E. buniifolium* se caracteriza por tener bajo o nulo valor nutricional por lo que es escasamente consumido por el ganado (Ríos 2007).

III.II. Diseño experimental

Este trabajo se realizó en un experimento manipulativo de remoción del arbusto *E. buniifolium* (E) que fue montado por el grupo Ecología de Pastizales de la Facultad de Ciencias. Para ello se alambró, en el 2005, un área de 1200 m² de pastizal natural pastoreado con presencia de *E. buniifolium*, sobre suelos predominantemente de tipo vertisol. Se delimitaron 66 parcelas de 3x3 m, en las cuales se realizó un censo de la comunidad vegetal para conocer su estado inicial y a través de análisis de similaridad (Bray-Curtis) se eligieron las 20 parcelas más homogéneas según la densidad de *E. buniifolium*, la especie herbácea dominante y el porcentaje de suelo desnudo. En diez de estas parcelas se aplicó el tratamiento denominado "E-", que consistió en la remoción mecánica de la parte aérea de los individuos de *E. buniifolium*, mediante cortes de los ejemplares a nivel del sustrato. Con esto se evitó el uso de herbicidas y probables perturbaciones del suelo. Las otras diez parcelas quedaron como controles y fueron denominadas "E+". Estos tratamientos fueron aplicados en Junio del 2006 y se asignaron a las 20 parcelas de manera completamente aleatoria. Con el fin de mantener el tratamiento E-, se removieron sistemáticamente los renuevos de *E. buniifolium* en las parcelas correspondientes. Adicionalmente se realizaron en todas las parcelas cortes de la biomasa aérea del estrato herbáceo, manteniendo su altura aproximadamente a 8 cm con respecto al suelo, con el objetivo de simular una situación de pastoreo.

III. III. Obtención de datos

El relevamiento florístico se llevó a cabo en los meses de diciembre de los años 2006 al 2009, mediante la técnica de interceptación del canopeo. Éste consistió en la determinación de las especies que contactaban con cada una de las agujas dispuestas perpendicularmente al suelo, en 78 puntos distribuidos de manera sistemática dentro de un cuadrado de 80x80 cm ubicado en el centro de cada parcela (figura 2). Adicionalmente se registró el número de veces que contactaba

cada especie a cada aguja, lo que se denominó como el "número de toques". En el caso de que la aguja no contactara con ninguna especie vegetal, se registró la presencia de suelo desnudo ("S d") o restos secos ("R s"). Posteriormente se dedicó dos minutos por parcela para realizar el "enriquecimiento", actividad que consistió en registrar aquellas especies no interceptadas por las agujas pero presentes en la parcela. Este trabajo analiza la totalidad de los datos, los muestreos que fueron parte de esta pasantía fueron los correspondientes a 2007-2009.

Los datos de precipitación para cada año del experimento, se obtuvieron a partir de la estación agroclimática "La Estanzuela" del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) (URL 2), ubicada en el departamento de Colonia a aproximadamente 55 km del sitio de estudio.

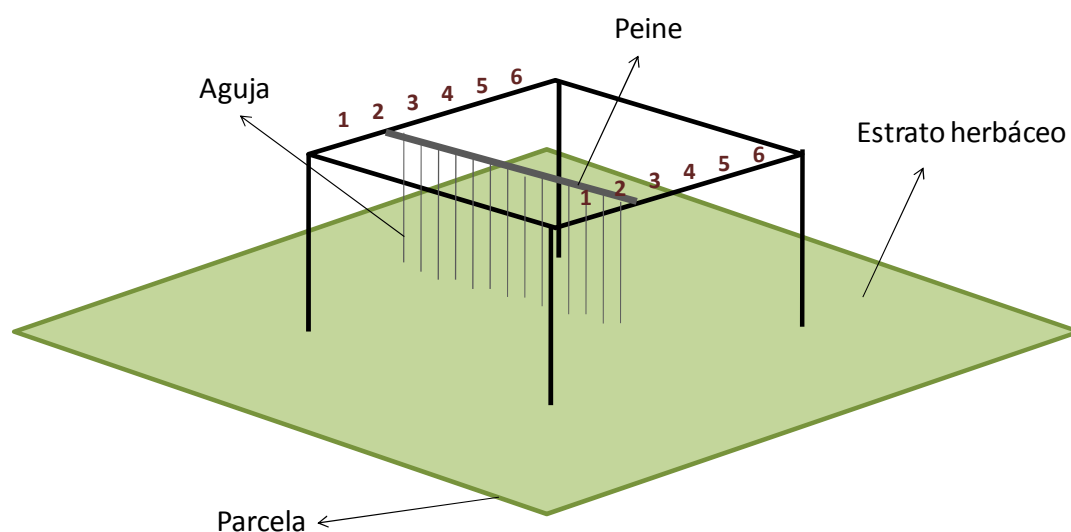


Figura 2. Esquema de la estructura utilizada para el relevamiento florístico mediante el método de intercepción del canopeo. El "peine" de 13 agujas alterna en seis posiciones distintas (señaladas en el esquema con números del 1-6), que generan un total de 78 puntos por parcela. El esquema no se presenta a escala.

III. IV. Análisis de datos

Se calculó la riqueza, diversidad, frecuencias de especies dominantes y frecuencia de TFPs dentro de cada parcela, para cada uno de los años entre el 2006 y 2009.

La riqueza se calculó como el número de especies de plantas vasculares dentro de cada parcela, tomando en cuenta tanto las especies que contactaron las agujas como aquellas registradas en el enriquecimiento. Para el cálculo de la diversidad se utilizó el índice de Shannon-Wiener; $H' = -\sum p_i (\ln p_i)$, siendo p_i la proporción de abundancia de la especie "i". Se utilizó el número de toques de cada especie como un estimador de cobertura, por lo que p_i se calculó como la relación entre el número de toques de la especie "i" en la parcela "x" y el número de toques totales en la parcela "x".

La frecuencia para cada especie se calculó como la relación entre el número de agujas que contactaba cada especie en una parcela determinada y el número total de agujas por parcela (78). Se determinaron las especies dominantes para cada año como aquellas que en promedio tuvieran una frecuencia mayor a 0.1 para, por lo menos, algunos de los dos tratamientos.

Las especies registradas fueron agrupadas en siete tipos funcionales según forma de crecimiento y características fisiológicas; Gramíneas C3 ("C3"), Gramíneas C4 erectas ("C4 e"), Gramíneas C4 postradas ("C4 p"), Graminoides (incluye a las familias Cyperaceae, Juncaceae e Iridicaceae) ("Gde"), Hierbas erectas ("H e"), Hierbas postradas ("H p") y Sufrutíces o Subarbustos ("Sar") (ver ANEXO). La asignación de cada especie a un TFP se realizó en base a bibliografía de floras locales y regionales (Burkart, 1969; Rossengurt *et al.* 1970; Lombardo 1982-1984; Izaguirre & Beyhaut 2003; Burkart & Bacigalupo 2005), y en base a datos de observaciones a campo. La frecuencia para cada TFP se calculó como la relación entre el número de agujas que contactaba cada TFP en la parcela "x" y el número de agujas totales por parcela (78). Para la diversidad, frecuencia de especies y frecuencia de TFPs sólo se utilizaron los datos obtenidos por la técnica de intercepción de canopeo (no se utilizaron los datos del enriquecimiento).

Se realizaron test de Mann-Whitney con el fin de determinar si existían diferencias en cuanto a la riqueza, diversidad, frecuencia de especies dominantes y frecuencia de cada TFP, entre las parcelas E+ y las E-.

Se realizó Multi-response Permutation Procedure (MRPP), un procedimiento no paramétrico que se utiliza para testear la hipótesis de no diferencia entre dos o más grupos de entidades a partir de un atributo determinado (McCune & Mefford 2006). En este estudio se aplicó para probar la existencia de diferencias entre las comunidades del estrato herbáceo de las parcelas E+ y las parcelas E-, con respecto a la frecuencia de especies y la frecuencia de TFPs para el último año del experimento (2009). Para ello se construyeron matrices de datos con frecuencias de especies y grupos funcionales para el 2009. Las matrices fueron depuradas mediante la eliminación de las especies de baja constancia, definidas como aquellas especies que se encontraron en menos de 5% de las parcelas (Gauch 1982). Adicionalmente se detectaron y eliminaron las especies y parcelas "outliers" de acuerdo al procedimiento recomendado por McCune & Mefford (2006).

Se calculó la medida de distancia de Bray-Curtis entre el primer y el último año del experimento (2006 y 2009) de acuerdo a la frecuencia de especies vegetales, para cada una de las parcelas. Para ello se construyó una matriz con la frecuencia de especies con los años 2006 y 2009, la cual fue depurada mediante la eliminación de especies de baja constancia y de los "outliers" (especies y parcelas). Se puso a prueba la existencia de diferencias con respecto a los valores de distancia entre el 2006 y el 2009 entre las parcelas E+ y E-, con el test de Mann-Whitney. Estos análisis se llevaron a cabo con el software PC-ORD5.0 (McCune & Mefford 2006) e InfoStat (Di Rienzo *et al.* 2008).

Para todos los análisis, a excepción de la riqueza, las especies *Aristida murina* Cav. y *Aristida uruguayensis* Henrard, fueron analizadas en conjunto bajo el nombre de *Aristida* sp debido a la dificultad presentada por varios ejemplares en estado vegetativo para poder diferenciarlos a campo en sus respectivas especies. Esto mismo sucedió con *Bothriochloa imperatooides* (Hack.) Herter y *Bothriochloa laguroides* (DC.) Herter, que fueron analizadas en conjunto bajo el nombre de *Bothriochloa* sp.

IV. RESULTADOS

IV.I. Descripción general

Durante el transcurso del experimento se registraron un total de 100 especies de plantas vasculares agrupadas en 24 familias. Las familias Poaceae (Gramineae) y Asteraceae (Compositae) fueron la más representadas con un 36 y 25 % del total de especies, respectivamente. El porcentaje de especies nativas fue elevado, sólo el 10 % de las especies registradas fueron exóticas. El grupo funcional con mayor número de especies fue el de las hierbas postradas (H p) con un total de 29 especies, seguido por las hierbas erectas (H e) con 22 especies. Dentro de las gramíneas, las especies con metabolismo C4 fueron las más representadas, y el hábito dominante en las especies fue el erecto.

IV.II. Riqueza, diversidad y frecuencia de especies dominantes

No se registraron diferencias significativas con respecto a la riqueza, entre las parcelas control y parcelas sin arbustos para ninguno de los cuatro años (2006: $p=0.12$, $W=125$; 2007: $p=0.30$, $W=118$; 2008: $P=0.20$, $W=122$; 2009: $P=0.14$, $W=124$; $n_{E+}=10$, $n_{E-}=10$ para todos los años) (Figura 3). La riqueza de plantas vasculares fue mayor para el año 2009, donde se registró el valor más alto de precipitación de los cuatro años del experimento, con una precipitación acumulada mayor a la promedio para la zona (Figura 3). En el tercer año del experimento (2008), se registraron menos de 600 mm de precipitación acumulada, un año de sequía para el Uruguay, en el que se encontraron los valores más bajos en promedio de riqueza.

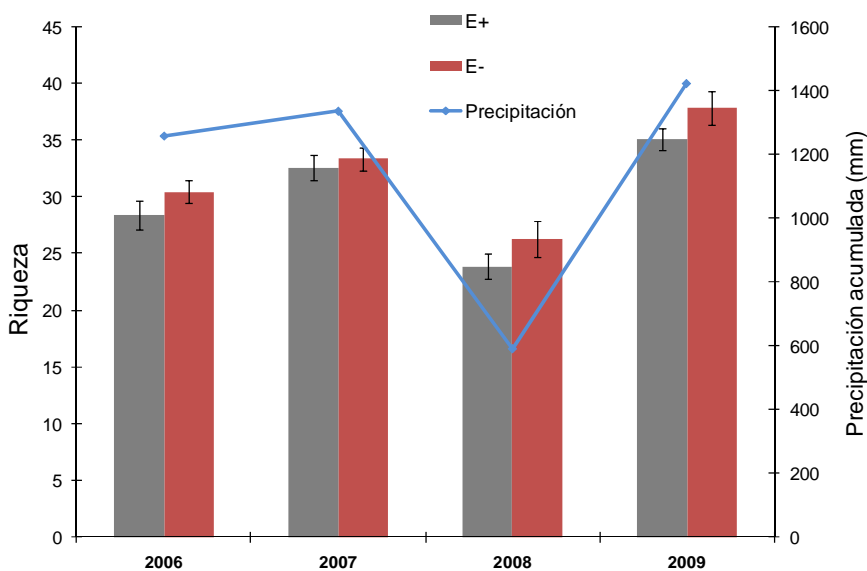


Figura 3. Valores promedio ± 1 error estándar para la riqueza, correspondientes al tratamiento sin arbustos (E-) y al control (E+), en los meses de diciembre para los años 2006-2009. En el eje secundario se representa la precipitación acumulada para cada uno de los años del experimento. No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos para ninguno de los cuatro años.

La remoción de los arbustos no resultó en una diferencia significativa en lo que respecta a la diversidad para ninguno de los cuatro años del experimento (2006: $p=0.13$, $W=85$; 2007: $p=0.65$, $W=99$; 2008: $P=0.82$, $W=108$; 2009: $P=0.29$, $W=119$; $n_{E+}=10$, $n_{E-}=10$ para todos los años) (Figura 4). Los valores más altos para esta variable se registraron para el año 2009 tanto para las parcelas sin arbustos como para las parcelas control.

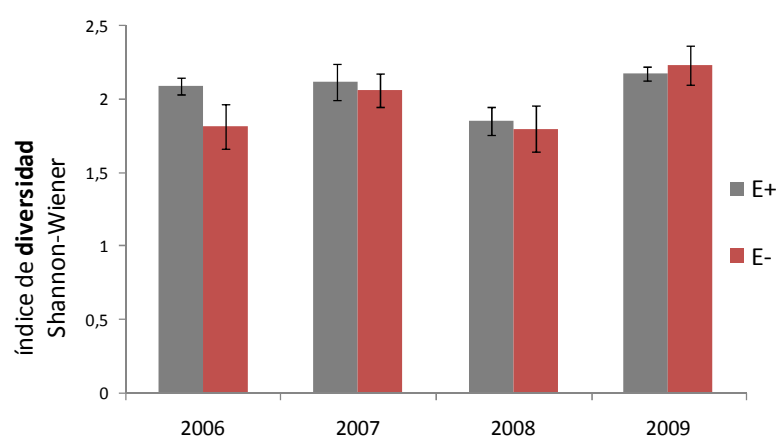


Figura 4. Valores promedio \pm 1 error estándar del Índice de diversidad Shannon-Wiener, correspondientes al tratamiento sin arbustos (E-) y al control (E+), en los meses de diciembre para los años 2006-2009. No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos para ninguno de los cuatro años.

Las especies dominantes comunes para todos los años fueron tres gramíneas con metabolismo fotosintético C4; *Aristida* sp, *Cynodon dactylon* (L.) Pers. y *Stenotaphrum secundatum* (Walter) Kuntze, y una gramínea con metabolismo C3; *Piptochaetium stipoides* (Trin. & Rupr.) Hack. ex Arechav. Adicionalmente se registraron otras gramíneas dominantes según el año del experimento como; *Bothriochloa* sp, *Mnesithea selloana* (Hack.) de Koning & Sosef, *Paspalum dilatatum* Poir., *Paspalum notatum* Flüggé, *Nassella charruana* (Arechav.) Barkworth y *Jarava plumosa* (Spreng.) S.W.L. Jacobs & J. Everett, y una sola herbácea; *Eryngium horridum* Malme. De las especies dominantes solamente dos presentaron diferencias significativas en su frecuencia entre tratamientos. La gramínea C4 erecta *Paspalum dilatatum* tuvo mayor frecuencia en parcelas sin arbustos para los años 2007 y 2009 ($p=0.041$, $W=131.5$ y $p=0.022$, $W=135$, respectivamente; $n_{E+}=10$, $n_{E-}=10$ en ambos años), y la gramínea C3; *Piptochaetium stipoides*, presentó mayores frecuencias en las parcelas con *E. buniifolium* para el último año del experimento ($p=0.053$, $W=79.5$, $n_{E+}=10$, $n_{E-}=10$) (figura 5).

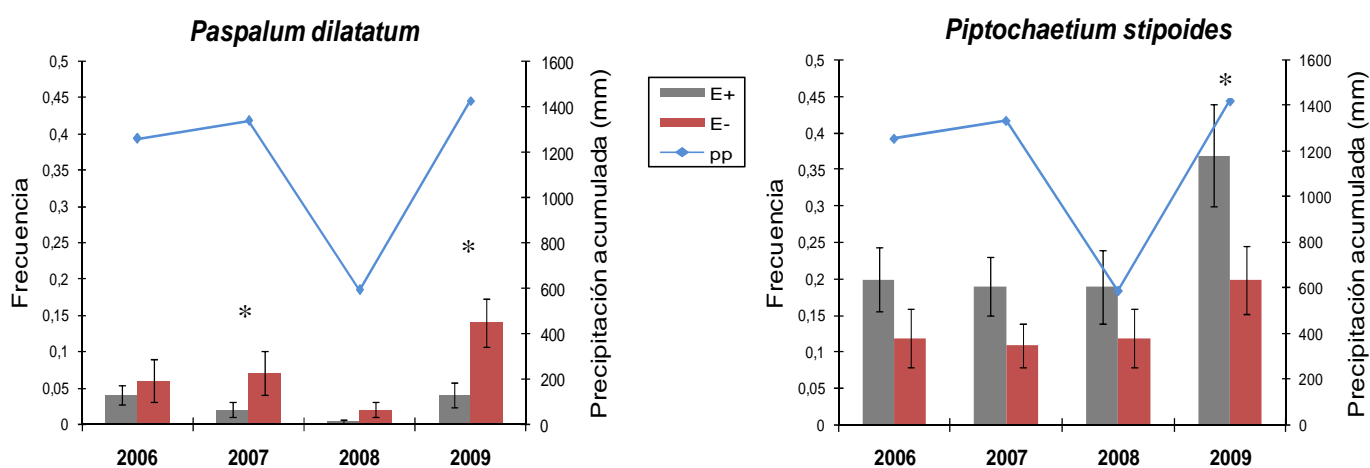


Figura 5. Valores promedio \pm 1 error estándar de la frecuencia correspondiente a *Paspalum dilatatum* Poir. y *Piptochaetium stipoides* (Trin. & Rupr.) Hack. ex Arechav., en los tratamientos sin arbustos (E-) y con arbustos (E+) para los años 2006, 2007, 2008 y 2009. En el eje secundario se representa la precipitación acumulada para cada uno de los años del experimento. La presencia de asterisco (*) indica diferencias significativas en el valor de frecuencia entre los tratamientos para ese año.

IV.III. Frecuencia de TFPs

Ninguno de los TFPs mostró diferencias significativas en sus frecuencias entre las parcelas con *E. buniifolium* y sin él, para ninguno de los años (figura 6 y 7). Todos los TFPs, y las categorías resto seco (R s) y suelo desnudo (S d), presentaron alta variabilidad entre parcelas en sus frecuencias. En la Figura 6 se muestra el comportamiento de cada TFP en el período estudiado (2006-2009) y se observa que en cada uno de éstos el comportamiento fue similar en el transcurso de los años, independientemente de la presencia o ausencia del arbusto.

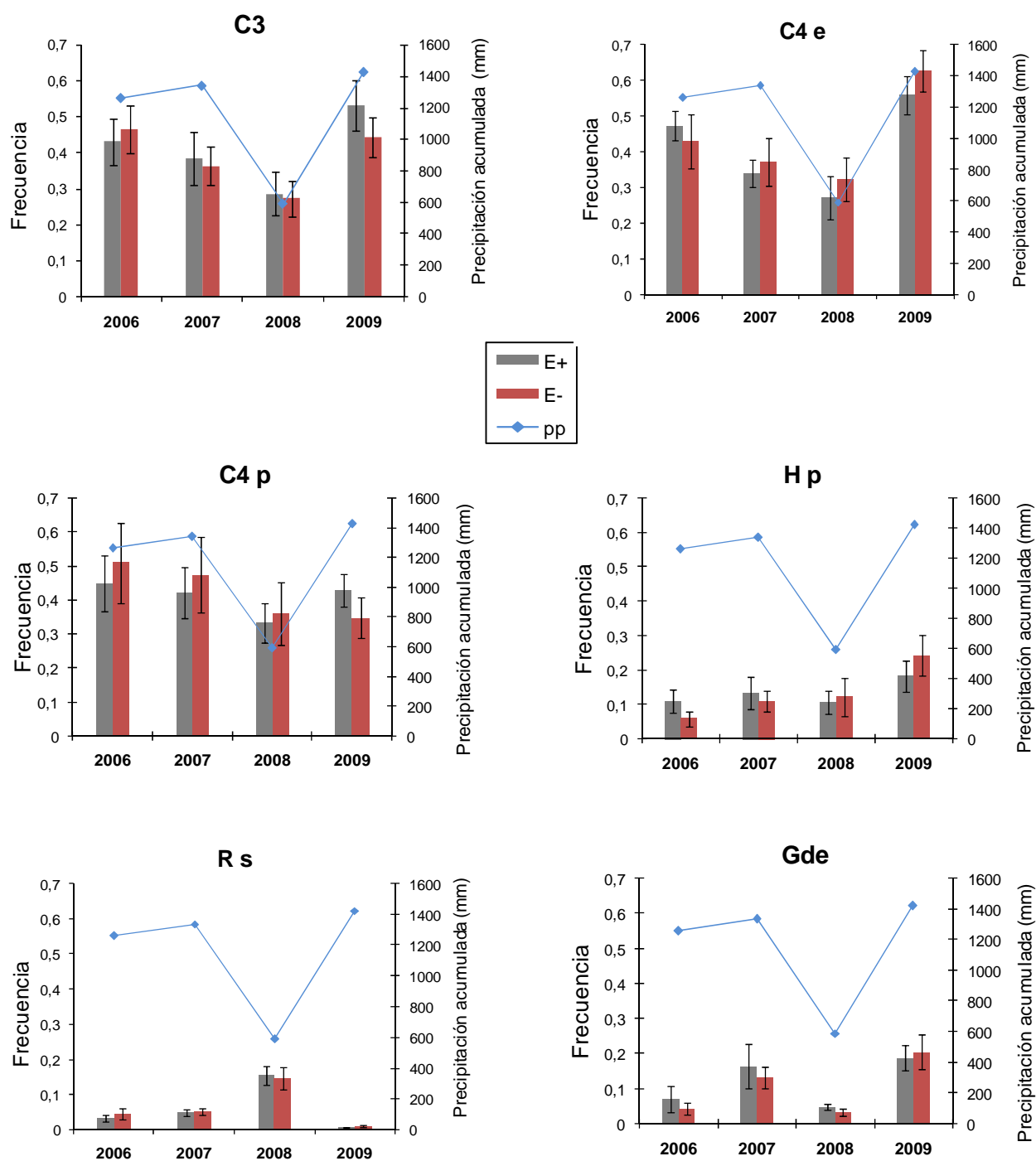


Figura 6. Valores promedio ± 1 error estándar de la frecuencia relativa de los Tipos funcionales de plantas: Gramíneas C3 (C3), Gramíneas C4 erectas (C4 e), Gramíneas C4 postradas (C4 p), Hierbas postradas (H p), Graminoides (Gde) y la categoría Resto seco (R s), en los tratamientos sin arbustos (E-) y con arbustos (E+) para los años 2006-2009. En el eje secundario se representa la precipitación acumulada en mm para cada uno de los años. No se encontraron diferencias significativas en los valores de frecuencia entre los tratamientos en ninguna de las categorías (TFP ó R s) para ninguno de los años.

Las gramíneas C3, las C4 erectas y las C4 postradas, fueron los grupos funcionales con mayor frecuencia en todos los años (Figura 7). El 2008, año de sequía, fue al año donde se registraron las menores frecuencias para la mayoría de los TFPs (C3, C4 e, C4 p, y Gde) y los mayores valores de frecuencia para resto seco (R s), además de un alto valor de suelo desnudo (S d). Por otro lado el 2009, donde se registró elevada precipitación, fue el año donde se encontraron las mayores frecuencias para varios grupos funcionales (C3, C4 e, Gde, H p), el valor más bajo para la categoría resto seco y no se registró suelo desnudo (Figura 7).

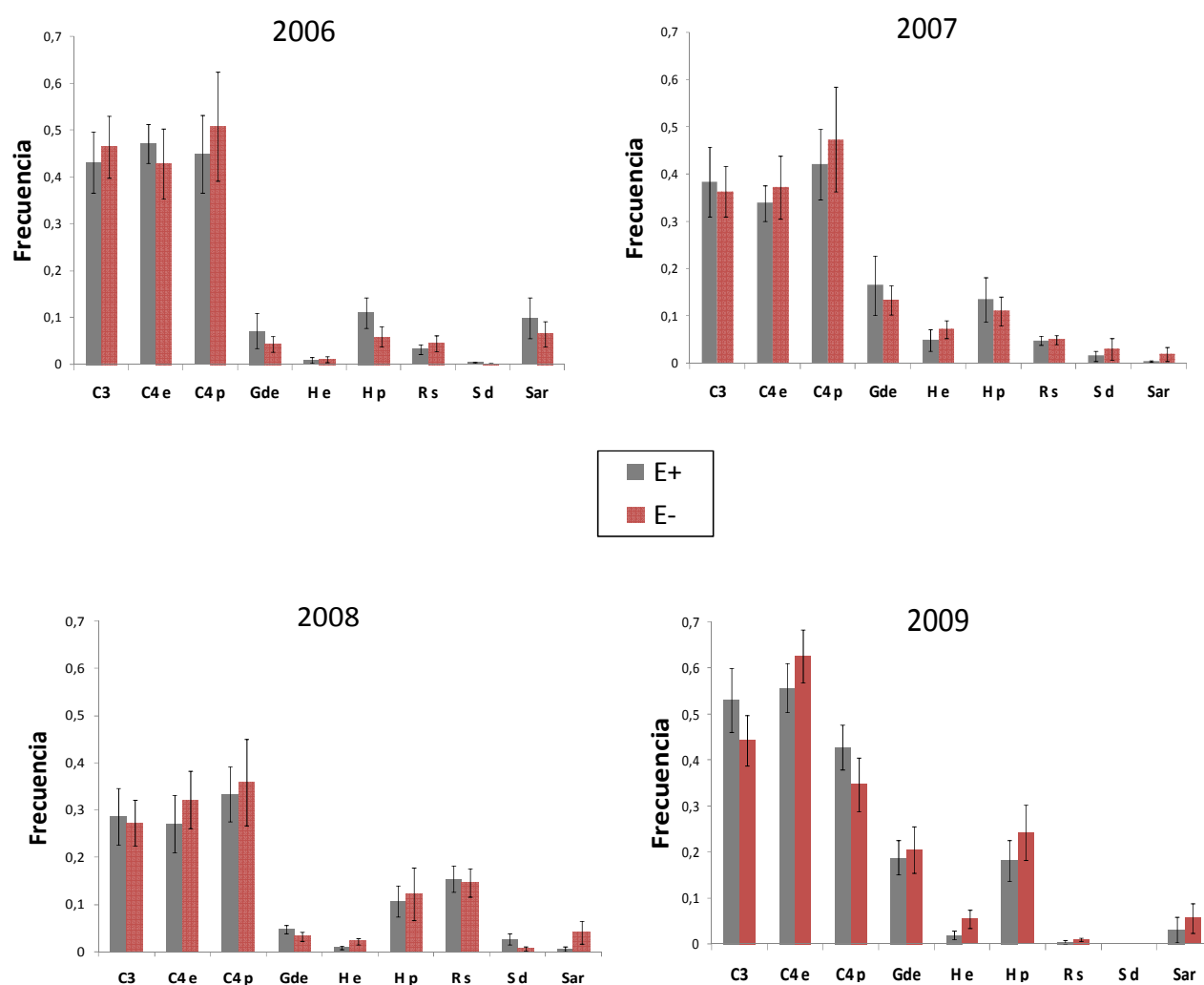


Figura 7. Valores promedio ± 1 error estándar de la frecuencia correspondiente a Restos secos (R s), Suelo desnudo (S d) y a los Tipos funcionales de plantas (TFP): Gramíneas C3 (C3), Gramíneas C4 erectas (C4 e), Gramíneas C4 postradas (C4 p), Graminoides (Gde), Hierbas erectas (H e), Hierbas postradas (H p) y Subarbustos (Sar), en los tratamientos sin arbustos (E-) y con arbustos (E+) para los años 2006, 2007, 2008 y 2009. No se encontraron diferencias significativas para ninguno de los TFPs, R s ó S d, en ninguno de los 4 años.

IV.IV. Composición florística

El análisis no paramétrico (MRPP) utilizado para evaluar cambios en la composición y frecuencias relativas de las especies a nivel de la comunidad entre tratamientos en el último año del experimento (2009), no mostró diferencias significativas ($n_{E+}=10$, $n_{E-}=9$, $T= 0.02454$, $p= 0.4582$) como para considerar a la comunidad del estrato herbáceo de las parcelas sin arbustos diferente a la comunidad herbácea de las parcelas con arbustos. La matriz de datos depurada de las especies de baja constancia tuvo 43 especies, el 64% del total de especies (67). No se registró ninguna especie "outlier" y sólo una parcela fue eliminada por ser identificada como "outlier". El MRPP tampoco mostró diferencias significativas entre las parcelas con *E. buniifolium* y sin él, cuando se lo realizó con la frecuencia de TFPs para el año 2009 ($n_{E+}=10$, $n_{E-}=10$, $T= 1.1882$, $p= 0.9014$). En este último no se registraron TFPs ni parcelas "outliers".

Las diferencias florísticas dentro de cada tratamiento entre el inicio y el final del experimento fueron evaluadas a través de la distancia de Bray-Curtis. En promedio las parcelas sin arbustos (E-) tuvieron un índice de disimilaridad significativamente mayor que las parcelas con arbustos ($n_{E+}=10$, $n_{E-}=9$, $W=115$, $P=0.043$) (Figura 8). En la matriz depurada el porcentaje de especies eliminadas por tener constancia menor a 5 % fue de un 42 % de un total de 77 especies. Una sola parcela fue eliminada por ser "outlier".

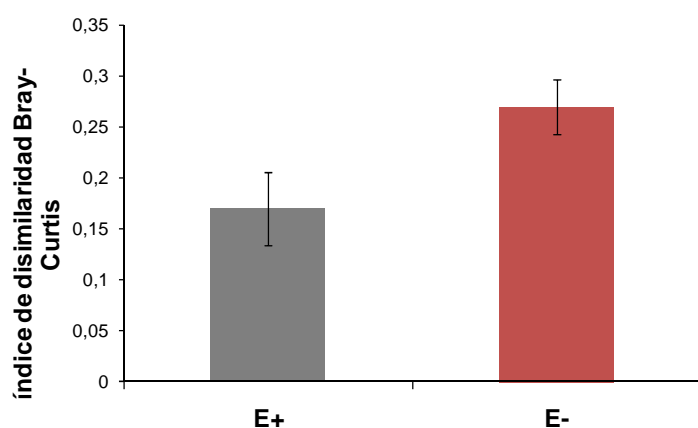


Figura 8. Valores promedio ± 1 error estándar del índice de disimilaridad de Bray-Curtis, (utilizado como medida de distancia) a partir de la frecuencia de especies entre los años 2006 y 2009, para las parcelas control (E+) y las parcelas sin arbustos (E-). Las diferencias fueron significativas ($n_{E+}=10$, $n_{E-}=9$, $W=115$, $p=0.043$).

V. DISCUSIÓN

La comunidad vegetal se encontró ampliamente dominada por la familia Poaceae tanto en frecuencia como en número de especies. Este hecho que se registra en el experimento a pequeña escala, se ajusta con la afirmación de que las gramíneas es la familia de plantas más importante y con mayor riqueza para la región (Berreta 2011). Adicionalmente, para todo el transcurso del experimento se registraron mayores valores de frecuencias de las gramíneas con metabolismo C4 sobre las gramíneas con metabolismo C3. Este resultado concuerda en parte con el obtenido por Lezama (2011), donde describió las comunidades vegetales de las principales regiones con ganadería extensiva del Uruguay, y obtuvo que en todas estas comunidades (a excepción de una), las gramíneas estivales (en su mayoría C4) predominan en cobertura por sobre las invernales (en su mayoría C3). Por otro lado la alta diferencia en la frecuencia de las gramíneas C4 con respecto a las C3 puede deberse, en parte, a la época del año donde se realizaron los muestreos. A fines de diciembre muchas especies de ciclo invernal, como los son las gramíneas C3, poseen poco crecimiento y posiblemente su frecuencia se vea disminuida en comparación a otras épocas del año. La frecuencia de suelo desnudo fue en general muy baja, lo que indirectamente estaría indicando que el pastizal posee altos valores de cobertura vegetal.

La remoción de los arbustos no resultó en ningún cambio significativo en la riqueza, ni en la diversidad con respecto al control para ninguno de los años. Esto contrasta con los resultados obtenidos por Lett & Kapman (2005) en un pastizal méxico del centro de Estados Unidos, donde registraron una reducción significativa de la riqueza (disminución en un 45%) y diversidad, en zonas con presencia de arbustos en relación a la ausencia del mismo. Por otro lado los valores máximo y mínimo de riqueza se observaron para el año con mayor y menor precipitación, respectivamente. Posiblemente el estrés hídrico afecte a determinadas especies al punto de provocar su ausencia, por lo menos a nivel aéreo. Estas u otras especies reaparecerían en la comunidad cuando la disponibilidad de agua aumenta..

Se observaron en general mayores diferencias en los valores de frecuencia de los TFPs, entre años que entre los tratamientos del mismo año. La frecuencia de los TFP parece variar a lo largo de los años, mayormente en función de condiciones climáticas como la precipitación, más que en función de la presencia o ausencia de *E. buniifolium*. Esto se observa con claridad en la Figura 6, en la sección resultados, donde a pesar de que los diferentes grupos funcionales reaccionaron de manera distinta en el transcurso del tiempo, dentro de cada TFP la variación en su frecuencia fue muy similar de manera independiente a la presencia o ausencia del arbusto. A su vez, las categorías resto seco y suelo desnudo tampoco mostraron diferencias significativas entre tratamientos, ni si quiera para el 2008, año de sequía. Este suceso es llamativo, sobre todo si consideramos el trabajo de Pezzani *et al.* (2007) donde se comprueba que la presencia de arbustos disminuye la demanda hídrica del estrato herbáceo. Con este dato se podría suponer que las parcelas con arbustos deberían de poseer valores más bajos de suelo desnudo y resto seco y valores más altos de por lo menos algunos de los TFPs estudiados, hechos que no se registraron en este estudio.

Por otro lado, Scholes (1997) plantea que en sistemas herbáceo-leñosos subtropicales y templados, las gramíneas C4 suelen encontrarse de manera más abundante en parches sin componentes arbustivos, a diferencia de las gramíneas C3 y las hierbas dicotiledóneas que se localizan principalmente bajo el dosel de los árboles o arbustos. Este hecho no se vio reflejado en este estudio ya que la frecuencia de ninguno de los siete TFPs estudiados, se vieron favorecidos ni perjudicados por la presencia de *E. buniifolium*. Sin embargo, cabe destacar que si bien a nivel de frecuencia de grupo funcional no se cumple lo propuesto por Scholes (1997), a nivel de especies, se obtuvo que la gramínea C4 *Paspalum dilatatum* registró mayores valores de frecuencia en las parcelas sin arbustos, en oposición a *Piptochaetium stipoides*

una gramínea C3 que registró más frecuencia en las parcelas con arbustos. Además esta última especie es una gramínea de los pastizales uruguayos típica de sistemas clausurados al pastoreo por ganado doméstico, donde de manera coincidente se encuentra una mayor abundancia de arbustos que en los sistemas pastoreados. Para el resto de las especies dominantes no se encontraron diferencias significativas en sus frecuencias entre los tratamientos, lo que concuerda en parte con resultados obtenidos por Buonopane *et al.* (2005) en un arbustal semiárido, donde encontró que la mayoría de las especies del estrato herbáceo no reaccionaron luego de cinco años, ante la remoción del componente arbustivo. Por otro lado, en ese mismo trabajo se registra que la cobertura de gramíneas perennes e hierbas aumentó significativamente, pero marca que este aumento de los grupos se dio por la respuesta de sólo unas pocas especies.

El análisis de MRPP, que nos permite evaluar los efectos a nivel de la comunidad, nos demuestra que para el último año del experimento, las comunidades del estrato herbáceo de las parcelas sin arbustos no se diferencian en cuanto a composición y frecuencia de especies o de TFPs, de las parcelas con *E. buniifolium*. La remoción de este arbusto no afectó, en los cuatro años de experimento, a la comunidad herbácea tan fuertemente como para generar cambios suficientes que determinen comunidades vegetales estadísticamente distintas. Esta situación es muy diferente a la generada por la exclusión de ganado doméstico en pastizales naturales del país, donde se demuestra que la clausura al ganado genera grandes cambios en la composición de la comunidad vegetal y que la mayor parte de estos cambios suceden en los primeros dos años después de excluido el ganado (Rodríguez *et al.* 2003).

Se puede afirmar que el pastoreo por ganado doméstico es una fuerza modificadora de la estructura de la comunidad considerablemente más fuerte que la presencia o ausencia del grupo funcional de los arbustos. Esto se puede deber en parte a que la actividad ganadera genera múltiples disturbios sobre el ecosistema. Entre ellos se destacan el control de la altura del estrato herbáceo por el consumo de biomasa vegetal, lo que a su vez disminuye la acumulación de biomasa seca, en forma de hojas secas en pie o de mantillo. Estos disturbios afectan a la temperatura y humedad del suelo y determinan cambios en la disponibilidad de luz y en el ciclado y disponibilidad de nutrientes. Adicionalmente el ganado afecta al ecosistema a través del pisoteo, disposición de heces y orina (fertilización), y por el consumo diferencial (selectividad) de las especies que conforman el pastizal (Rodríguez & Cayssials 2011). Ante la ausencia de pastoreo el pastizal se ve liberado de todos los efectos previamente mencionados, generándose cambios grandes y a corto plazo a nivel de la estructura de la comunidad. La exclusión del ganado doméstico disminuye la riqueza, diversidad y cambia la composición y frecuencia de especies o de TFPs de la comunidad vegetal en los primeros 2 ó 3 años de excluido el ganado (Rodríguez *et al.* 2003). En lo que respecta a los TFPs, la ausencia de pastoreo por ganado doméstico aumenta la cobertura de arbustos y disminuye la cobertura de las hierbas y de las gramíneas estivales (Rodríguez *et al.* 2003). El pastoreo genera, a través de la reducción de la altura del estrato herbáceo, la remoción de biomasa seca, y el aumento de la presencia de suelo desnudo, un aumento en la intensidad lumínica, temperatura de las hojas y una disminución de la humedad a nivel del estrato herbáceo (Rodríguez y Cayssials 2011). Estas condiciones generadas por el pastoreo son más propicias para el desarrollo de gramíneas C4, que se encuentran mejor adaptadas a condiciones de estrés hídrico (Taiz y Zeiger 1998).

Posiblemente la presencia de un estrato arbustivo no modifica lo suficiente las condiciones y la disponibilidad de recursos en el ambiente, como para generar cambios rápidos en la frecuencia o composición de especies del estrato inferior, como si lo hace el pastoreo. De acuerdo con esto Pezzani *et al.* (2011), demostraron que la presencia de *E. buniifolium* no modifica la eficiencia en el uso de la radiación solar por parte del estrato inferior en comparación a la ausencia del mismo. Esto apoya a la idea de que la comunidad vegetal en los tratamientos donde se removieron los

arbustos no se diferencia de las comunidades vegetales debajo de los arbustos, debido a que la presencia de *E. buniifolium* no modificaría lo suficiente su ambiente como para generar cambios a corto plazo en la comunidad vegetal.

Este trabajo abarcó 4 años de experimento, probablemente una escala de tiempo corta para observar cambios generados a nivel de la comunidad (frecuencia de TFPs, riqueza, diversidad, etc.) por la ausencia de *E. buniifolium*. Esta idea se ve en parte apoyada por el análisis de distancia o disimilaridad en la frecuencia de especies (ver sección resultados), donde se demuestra que las parcelas desarbustizadas tuvieron un mayor cambio en la frecuencia o composición de especies entre los años 2006 y 2009, en comparación a las parcelas control. Si bien estos cambios en la vegetación no fueron lo suficientemente drásticos como para generar comunidades vegetales estadísticamente distintas, el resultado de este análisis indicaría un proceso de sustitución de especies y cambios en sus frecuencias en ausencia de arbustos. El hecho de que la disimilaridad haya sido significativamente mayor entre las parcelas sin arbustos en comparación a las parcelas con arbustos, puede no sólo deberse a la ausencia de *E. buniifolium* en el estrato superior de la parte aérea de la comunidad, sino que también pueden involucrar factores a nivel subterráneo, tales como la liberación de nutrientes por parte de la descomposición de las raíces de los arbustos. La remoción de los mismos fue sólo a nivel aéreo con el fin de evitar perturbaciones a nivel del suelo, que podrían favorecer la germinación y el establecimiento de especies ruderales.

Diferentes investigaciones muestran escalas temporales distintas para observar cambios generados por la desarbustización de la comunidad. En un estudio realizado por Havstad *et al.* (1999) en un ambiente árido, se observaron respuestas en la comunidad vegetal ante la remoción de los arbustos, recién 30 años después de las desarbustización. En otro trabajo realizado en una zona semiárida, no encontraron diferencias en la composición de especies entre plots con arbustos y sin ellos, luego de 6 años de experimento (Heitschmidt *et al.* 1986). Sin embargo en una zona de humedales a orillas de un lago, se demostró que las desarbustización provocó cambios en la cobertura de especies del tapiz herbáceo ya al segundo año de aplicado el tratamiento (Keddy 1989). Parece ser que las respuestas del tapiz herbáceo frente a la remoción de los arbustos, puede ser lenta o muy rápida dependiendo del sistema de estudio. En el caso de los pastizales uruguayos este proceso parece ocurrir lentamente, requiriendo posiblemente varios años para poder expresarse a nivel de la comunidad vegetal.

Por otro lado la ausencia de efecto de *E. buniifolium* sobre la comunidad del estrato herbáceo, podría estar explicado por el diseño experimental y/o la escala espacial del estudio. Este experimento se realizó a escala de parche, mediante parcelas de 3x3 m separadas por un metro de distancia unas de otras, donde las parcelas desarbustizadas (E-) se ubicaban en una matriz de un pastizal con arbustos. Sin embargo los probables efectos generados por el arbusto en el ambiente posiblemente abarquen distancias mayores a las de un metro, es decir que las comunidades vegetales de las parcelas sin arbustos, quizá estuvieran también bajo algunos de los posibles efectos de los individuos de *E. buniifolium* presentes en las parcelas vecinas.

La extrapolación de estudios, de corto plazo y a escala de parche, basados en interacciones entre formas de vida, a la escala de paisaje y a períodos de tiempo largos, es un procedimiento posiblemente erróneo debido a la alta heterogeneidad temporal y espacial que presentan los sistemas herbáceo-arbustivos, incluso para distancias y períodos de tiempo cortos (House *et al.* 2003). Por estas razones, sería recomendable continuar el estudio en el tiempo, no sólo para registrar los cambios a nivel de la estructura de la comunidad que parecen ser lentos, sino también a modo de abarcar el rango completo de variación climática posible, ya que el efecto del arbusto sobre cada una de las especies del estrato herbáceo probablemente sea distinto dependiendo en parte, de las condiciones meteorológicas de cada estación. El componente leñoso puede tener un efecto neto negativo sobre las gramíneas algunos años y un efecto neto

positivo otros (Scholes 1997). Además la presencia de los arbustos podría estar afectando a respuestas lentas o sutiles de la comunidad vegetal, eventos de reclutamientos episódicos, u ocasionales eventos de mortandad, los cuales requieren de largos períodos de estudio para ser detectados (Buonopane *et al.* 2005). A su vez sería recomendable realizar este estudio en diferentes zonas del país, de manera de abarcar diferentes tipos de pastizales.

A futuro se pretende continuar con este experimento con el fin de tomar nuevos datos que abarquen un período de tiempo más largo y así lograr determinar si la presencia de *E. buniifolium* afecta a la estructura (composición de especies, riqueza, frecuencia de TFP, etc.) de la comunidad herbácea del pastizal a una escala temporal mayor a la de esta pasantía. Otros estudios acerca del rol de *E. buniifolium* sobre la composición de la comunidad vegetal herbácea, deberían tomar en cuenta factores tales como, tamaño de los arbustos, distribución de la clase de edad, densidad, método de remoción del arbusto, entre otros, ya que podrían afectar de manera diferencial a las diferentes variables ambientales.

VI. CONCLUSIÓN

En este trabajo se demuestra que en el pastizal donde se realizó el experimento y escalas de tiempo cortas, la remoción de *E. buniifolium* genera cambios en la frecuencia y/o composición de especies del estrato herbáceo, pero éstos no llegan a ser lo suficientemente fuertes como para determinar comunidades vegetales estadísticamente distintas, en función de la frecuencia de especies, o de otros atributos como frecuencia de TFPs, riqueza o diversidad. El impacto del tratamiento de remoción de arbustos se manifestó únicamente a nivel de la frecuencia de dos especies de gramíneas.

VII. LITERATURA CITADA

- Altesor, A., Pezzani, F., Grun, S. & Rodriguez, C. 1999. Relation between spatial strategies and morphological attributes in an Uruguayan grassland: a functional approach. *Journal of Vegetation Science* 10: 457-462
- Altesor, A., Oesterheld, M., Leoni, E., Lezama, F. & Rodriguez, 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.
- Archer, S., Boutton, T. W. & Hibbard, K.A. 2000. Trees in grasslands: biogeochemical consequences of woody plant expansion. En: Schulze, E-D, Harrison S.P., Heimann, M., Holland, E.A., Lloyd, J., Prentice, I.C. & Schimel, D. (eds.) *Global Biogeochemical Cycles in the Climate System*. Academic Press, San Diego.
- 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.
- Baeza, S., Gallego, F., Lezama, F., Altesor, A. & Paruelo, J. 2011. Cartografía de los pastizales naturales en las regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas. En Altesor, A., Ayala, W. & Paruelo, J.M. editores. *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales*. Serie FPTA N° 26, INIA.
- Barrera, M. D. & Frangi, J. L. 1997. Modelo de estados y transiciones de la arbustización de pastizales de Sierra de la Ventana, Argentina. *Ecotrópicos* 10(2): 161-166.
- Berlow, E. L., D'antonio, C. M. & Swartz, H. 2003. Response of herbs to shrub removal across natural and experimental variation in soil moisture. *Ecological Applications* 13(5): 1375-1378.
- Berreta, E. J. 2001. Ecophysiology and management response of the subtropical grasslands of southern South America. En Gomida, J.A., Mattos, W.R.S, Silva, S.C. editores. *Proc. XIX International Grassland Congress*. Piracicaba, SP. FEALQ. p. 939-946.
- Bertness, M. D. & Callaway, R. M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.
- Biganzoli, F., Wiegand, T. & Batista, W. B. 2009. Fire-mediated interactions between shrubs in a South American temperate Savannah. *Oikos* 118: 1383-1395.
- Briggs, J.M., Knapp, A.K., Blair, J.M., Heisler, J.L., Hoch, G.A., Lett, M.S. & McCarron, J.K. 2005. An ecosystem in transition: causes and consequences of the conversion of mesic grassland to shrubland. *Bioscience* 55: 243-254.
- Brown, J. R. & Archer, S. 1999. Shrub invasion of grassland: recruitment is continuous and not regulated by herbaceous biomass or density. *Ecology* 80(7): 2385-2396.

- Buonopane, M., Foster Hueneke, L. & Remmenga, M. 2005. Community response to removals of plant functional groups and species from a Chihuahuan Desert shrubland. *Oikos* 110: 67-80.
- Burkart, A. (dir.). 1969. Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Parte II: Gramíneas. Ed. Colección Científica del I.N.T.A. Buenos Aires, Argentina.
- Burkart, A. & Bacigalupo, N. M. (dir.). 2005. Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Parte IV: Dicotiledóneas arquiclamídeas (dialipétalas), B: Geraniales a umbelliflorales. Ed. Colección Científica del I.N.T.A. Buenos Aires, Argentina.
- Cabrera, A. L. 1974. Compositae. en: Burkart, A. (ed.), Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Colección Científica del I.N.T.A. Buenos Aires, Argentina.
- Del Puerto, O. 1985. Vegetación del Uruguay. Facultad de Agronomía, Montevideo, Uruguay.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M. & Robledo, C.W. 2008. InfoStat versión 2008. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Fernandez, G. 2008. Efecto de los arbustos sobre el estrato gramíneo y comportamiento hídrico de los Tipos Funcionales de Plantas en pastizales naturales. Informe de Pasantía. Facultad de Ciencias, UdelaR. Montevideo, Uruguay. 34pp.
- Gauch, H. G. Jr. 1982. *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge Univ. Press, New York.
- Havstad, K. M., Gibbens, R. P., Knorr, C. A. & Murray, L. W. 1999. Long term influences of shrub removal and lagomorph exclusion on Chihuahuan Desert vegetation dynamics. *Journal of Arid Environments* 42: 155-166.
- Heisler J. L., Briggs J. M., Knapp A. K., Blair, J. M. & Seery A. 2004. Direct and indirect effects of fire on shrub density and aboveground productivity in a mesic grassland. *Ecology*, 85(8): 2245-2257.
- Heitschmidt, R., Schultz, R. & Scifres, C. 1986. Herbaceous biomass dynamics and net primary production following chemical control of Honey Mesquite. *Journal of Range Management* 39: 67-71.
- House, J. I., Archer, S., Breshears, D. D., Scholes, R. & NCEAS Tree-Grass Interactions Participants. 2003. Conundrums in mixed woody-herbaceous plant systems. *Journal of Biogeography* 30: 1763-1777.
- Izaguirre, P. & R. Beyhaut. 2003. Las Leguminosas en Uruguay y Regiones Vecinas. Parte 2: Caesalpinioideae, Parte3: Mimosoideae. Ed. Hemisferio Sur.
- Keddy, P. A. 1989. Effects of competition from shrubs on herbaceous wetland plants, a 4-year field experiment. *Can. J. Bot.* 67: 708-716.
- 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.

- Lett, M. S. & Knapp, A. K. 2005. Woody plant encroachment and removal in mesic grassland: production and composition responses of herbaceous vegetation. *American Midland Naturalist* 153(2): 217-231.
- 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.
- Lezama, F., Altesor, A., Pereira, M. & Paruelo, J. 2011. Descripción de la heterogeneidad florística en los pastizales naturales de las principales regiones geomorfológicas de Uruguay. En Altesor, A., Ayala, W. & Paruelo, J.M. editores. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA N° 26, INIA.
- Lombardo, A. 1982-1984. Flora Montevidensis. Tomos 1, 2 y 3. IMM. Montevideo, Uruguay.
- McCune, B. & Mefford, M. 2006. PC-ORD 5.0. Multivariate analysis of ecological data. Gleneden Beach, Oregon, US: MJM Software Design.
- MGAP 2000. Censo General Agropecuario. DIEA. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Montevideo, Uruguay. www.mgap.gub.uy.
- Pallares, O., Berreta, E. & Maraschin, G. 2005. The South American Campos ecosystem. En: Suttie J.M., Reynolds S.G. & Batello C., editores. *Grasslands of the World*. FAO Plant Production and Protection series n° 34. 538pp.
- Paruelo, J.M., Jobbágy, E.G., Oesterheld, M., Golluscio, R.A. & Aguiar, M.R. 2007. The grasslands and steppes of Patagonia and the Rio de la Plata plains. In: T. Veblen, K. Young and A. Orme (eds.) *The Physical Geography of South America*, pp. 232-248. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Pezzani, F., Altesor, A., López, Senmartin, Lezama, Baeza, Fernández & Paruelo, J.M. 2007. Efecto de los arbustos sobre el estrato gramíneo de pastizales del Río de la Plata. III Reunión Binacional de Ecología, La Serena, Chile.
- Pezzani, F., Baeza, S. & Paruelo, J.M. 2011. Efecto de los arbustos sobre el estrato herbáceo de pastizales. En Altesor, A., Ayala, W. & Paruelo, J.M. editores. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA N° 26, INIA.
- Pugnaire, F. I. & Haase, P. 1996. Comparative physiology and growth of two perennial tussock grass species in a semi-arid environment. *Ann. Bot.* 77: 81-86.
- Pugnaire, F. I. & Luque, M. T. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93: 42-49.
- Ríos, A. 2007. Estrategias para el control de campo sucio. Seminario de Actualización Técnica en Manejo de Malezas. Río Negro, Uruguay. Serie Actividades de Difusión N°489:107-115, INIA.
- 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.

- Rodríguez, C. & Cayssials, V. 2011. Cambios estructurales en los pastizales asociados a la ganadería. En Altesor, A., Ayala, W. & Paruelo, J.M. editores. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA N° 26, INIA.
- Rosengurtt, B., Arrillaga de Maffei, B. & Izaguirre, P. 1970. Gramíneas uruguayas. Ed. Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- Sala, O.E. & Paruelo, J.M. 1997. Ecosystem services in grasslands. En: Daily, G. (ed.) Nature's services: Societal dependence on natural ecosystems, pp. 237-252, Island Press, Washington, DC.
- Sala, O. E., Austin, A., Vivanco, L. 2001. Temperate grassland and shrubland ecosystems. Encyclopedis of biodiversity 5: 627-635.
- Scholes, R. & Archer, S. 1997. Tree-grass interactions in savannas. Annual Review of Ecology and Systematics 28: 517-544.
- Soriano, A. 1991. Río de la Plata grasslands. En: Coupla R.T (ed.) Natural grasslands. Introduction and West Hemisphere, pp. 367-407. Elsevier, Amsterdam, NL.
- Taiz, L. & Zeiger, E. 1998. Plant physiology. Segunda Edición. Sinauer Associates, Inc.
- URL 1. Rabe, E. s.f.e. Los pastizales sudamericanos. [Http://www.urcamp.tche.br/ccr/pg/recursos/recursos/manejocamponativo/Pastos%20do%20Sul.htm](http://www.urcamp.tche.br/ccr/pg/recursos/recursos/manejocamponativo/Pastos%20do%20Sul.htm) [Consulta: marzo, 2009]
- URL 2. Banco de Datos Agroclimáticos del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. [Http://www.inia.org.uy/online/site/68621411.php](http://www.inia.org.uy/online/site/68621411.php). [Consulta: Julio, 2010]
- URL 3. Zuloaga, F., O. Morrone & M. Belgrano. 2009. Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur. Versión base de datos en sitio web del Instituto Darwinion, Argentina. <http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/FA.asp> [Consulta: noviembre, 2010]
- Van Auken, O. W. 2000. Shrub invasions of North American semiarid grasslands. Annu. Rev. Ecol. Syst. 31: 197-215.

ANEXO

Listado de especies registradas en los cuatro años del experimento. Se indica para cada una de ellas la familia y tipo funcional (TFP) al que pertenece: gramínea C3 (C3); gramínea C4 erecta (C4 e); gramínea C4 postrada (C4 p); graminoide (Gde); hierba erecta (H e); hierba postrada (H p); y subarbusto (Sar). Adicionalmente se señala con un asterisco (*) las especies exóticas. Los nombres científicos de las especies registradas fueron actualizados según la base de datos de la Flora del Conosur del Instituto de Botánica Darwinion (URL 3).

Familia	Especie	TFP
Apiaceae	<i>Cyclopermun leptophyllum</i> (Pers.) Sprague	H e
Apiaceae	<i>Eryngium horridum</i> Malme	H p
Apiaceae	<i>Eryngium nudicaule</i> Lam.	H p
Asteraceae	<i>Ambrosia tenuifolia</i> Spreng.	H e
Asteraceae	<i>Asclepias</i> sp	H e
Asteraceae	<i>Baccharis articulata</i> (Lam.) Pers.	Sar
Asteraceae	<i>Baccharis coridifolia</i> DC.	Sar
Asteraceae	<i>Baccharis notoserigila</i> Griseb.	Sar
Asteraceae	<i>Baccharis</i> af. <i>pingraea</i> DC.	H e
Asteraceae	<i>Baccharis spicata</i> (Lam.) Baill.	Sar
Asteraceae	<i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.	Sar
Asteraceae	<i>Chapatlia excapa</i> (Pers.) Baker	H p
Asteraceae	<i>Chevreulia acuminata</i> Less.	H
Asteraceae	<i>Chevreulia sarmentosa</i> (Pers.) S.F. Blake	H p
Asteraceae	<i>Cirsium</i> sp *	H p
Asteraceae	<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	H e
Asteraceae	<i>Conyza primulifolia</i> (Lam.) Cuatrec. & Lourteig	H e
Asteraceae	<i>Eupatorium subhastatum</i> Hook. & Arn.	Sar
Asteraceae	<i>Gamochoeta</i> sp	H p
Asteraceae	<i>Hypochaeris radicata</i> L. *	H p
Asteraceae	<i>Jaegeria hirta</i> (Lag.) Less.	H p
Asteraceae	<i>Picosia longifolia</i> D. Don	H p
Asteraceae	<i>Pterocaulon</i> sp	H e
Asteraceae	<i>Senecio selloi</i> (Spreng.) DC.	H e
Asteraceae	<i>Solidago chilensis</i> Meyen	H e
Asteraceae	<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill *	H p
Asteraceae	<i>Stenachaenium campestre</i> Baker	H p
Asteraceae	<i>Symphotrichum squamatum</i> (Spreng.) G.L. Nesom	H e
Campanulaceae	<i>Wahlenbergia linarioides</i> (Lam.) A. DC.	H e
Convolvulaceae	<i>Convolvulus hermanniae</i> L'Hér.	H p
Convolvulaceae	<i>Dichondra sericea</i> Sw.	H p
Convolvulaceae	<i>Evolvulus sericeus</i> Sw.	H p
Cyperaceae	<i>Eleocharis</i> sp	Gde
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i> af. <i>berteroana</i> Spreng.	H e
Euphorbiaceae	<i>Tragia geraniifolia</i> Klotzsch ex Baill.	H p
Fabaceae	<i>Adesmia bicolor</i> (Poir.) DC.	H p
Fabaceae	<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.	H p
Fabaceae	<i>Medicago lupulina</i> L. *	H p
Fabaceae	<i>Melilotus</i> sp *	H e
Gentianaceae	<i>Centaurium pulchellum</i> (Sw.) Druce *	H e
Geraniaceae	<i>Geranium</i> sp	H p
Iridaceae	<i>Herbertia lahue</i> (Molina) Goldblatt	Gde
Iridaceae	<i>Sysirinchium</i> sp	Gde
Juncaceae	<i>Juncus capitatus</i> Weigel	Gde
Juncaceae	<i>Juncus imbricatus</i> Laharpe	Gde
Linaceae	<i>Cliococca selaginoides</i> (Lam.) C.M. Rogers & Mildner	H e
Lythraceae	<i>Cuphea glutinosa</i> Cham. & Schltdl.	H e

Familia	Especie	TFP
Malvaceae	<i>Sida rhombifolia</i> L.	H e
Malvaceae	<i>Sida spinosa</i> L.	H e
Onagraceae	<i>Oenothera parodiana</i> Munz	H e
Oxalidaceae	<i>Oxalis</i> sp	H p
Plantaginaceae	<i>Plantago</i> sp	H p
Poaceae	<i>Agrostis montevidensis</i> Spreng. ex Nees	C3
Poaceae	<i>Andropogon ternatus</i> (Spreng.) Nees	C4 e
Poaceae	<i>Aristida murina</i> Cav.	C4 e
Poaceae	<i>Aristida uruguayensis</i> Henrard	C4 e
Poaceae	<i>Aristida venustula</i> Arechav.	C4 e
Poaceae	<i>Axonopus fissifolius</i> (Raddi) Kuhlm.	C4 p
Poaceae	<i>Bothriochloa imperatoides</i> (Hack.) Herter	C4 e
Poaceae	<i>Bothriochloa laguroides</i> (DC.) Herter	C4 e
Poaceae	<i>Bouteloua megapotámica</i> (Spreng.) Kuntze	C4 p
Poaceae	<i>Briza minor</i> L. *	C3
Poaceae	<i>Briza subaristata</i> Lam.	C3
Poaceae	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers. *	C4 p
Poaceae	<i>Danthonia cirrata</i> Hack. & Arechav.	C3
Poaceae	<i>Deyeuxia viridiflavescens</i> var. <i>montevidensis</i> (Poir.) Kunth	C3
Poaceae	<i>Deyeuxia alba</i> J. Presl	C3
Poaceae	<i>Dichanthelium sabulorum</i> (Lam.) Gould & C.A. Clark	C4 e
Poaceae	<i>Eragrostis lugens</i> Nees	C4 e
Poaceae	<i>Jarava plumosa</i> (Spreng.) S.W.L. Jacobs & J. Everett	C3
Poaceae	<i>Lolium multiflorum</i> Lam. *	C3
Poaceae	<i>Melica rigida</i> Cav.	C3
Poaceae	<i>Mnesithea selloana</i> (Hack.) de Koning & Sosef	C4 e
Poaceae	<i>Nassella charruana</i> (Arechav.) Barkworth	C3
Poaceae	<i>Nassella neesiana</i> (Trin. & Rupr.) Barkworth	C3
Poaceae	<i>Paspalum denticulatum</i> Trin.	C4 p
Poaceae	<i>Paspalum dilatatum</i> Poir.	C4 e
Poaceae	<i>Paspalum notatum</i> Flügge	C4 p
Poaceae	<i>Paspalum plicatulum</i> Michx.	C4 e
Poaceae	<i>Paspalum quadrifarium</i> Lam.	C4 e
Poaceae	<i>Piptochaetium stipoides</i> (Trin. & Rupr.) Hack. ex Arechav.	C3
Poaceae	<i>Schizachyrium microstachyum</i> (Desv. ex Ham.) Roseng., B.R. Arrill. & Izag.	C4 e
Poaceae	<i>Schizachyrium spicatum</i> (Spreng.) Herter	C4 e
Poaceae	<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguelen	C4 e
Poaceae	<i>Setaria af. vaginata</i> Spreng.	C4 e
Poaceae	<i>Steinchisma hians</i> (Elliott) Nash	C4 e
Poaceae	<i>Stenotaphrum secundatum</i> (Walter) Kuntze	C4 p
Poaceae	<i>Sporobolus platensis</i> Parodi	C4 e
Primulaceae	<i>Anagallis arvensis</i> L. *	H p
Rosaceae	<i>Margyricarpus pinnatus</i> (Lam.) Kuntze	Sar
Rubiaceae	<i>Borreria dasycephala</i> (Cham. & Schltdl.) Bacigalupo & E.L. Cabral	H e
Rubiaceae	<i>Galium bigeminum</i> Griseb.	H p
Rubiaceae	<i>Galium richardianum</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Endl. ex Walp.	H p
Rubiaceae	<i>Richardia humistrata</i> (Cham. & Schltdl.) Steud.	H p
Solanaceae	<i>Jaborosa</i> sp	H p
Solanaceae	<i>Nierembergia calycina</i> Hook.	H p
Verbenaceae	<i>Glandularia selloi</i> (Spreng.) Tronc.	H p

Familia	Especie	TFP
Verbenaceae	<i>Phyla canescens</i> (Kunth) Greene	H p
Verbenaceae	<i>Verbena montevidensis</i> Spreng.	H e
Violaceae	<i>Hybanthus parviflorus</i> (Mutis ex L. f.) Baill.	H e