

Licenciatura en Ciencias Biológicas- Orientación Ecología  
**Informe de Pasantía**

***ANÁLISIS COMPARATIVO DEL ÁREA FOLIAR  
ESPECÍFICA DE GRAMÍNEAS DOMINANTES EN  
PASTIZALES NATURALES BAJO REGÍMENES  
CONTRASTANTES DE PASTOREO***



**Ana Laura Mello**  
Noviembre, 2006

**Resumen:** El objetivo de este trabajo fue determinar si las diferencias de productividad observadas entre un área de pradera natural sometida al pastoreo y un área de exclusión al ganado por más de 10 años, estaban asociadas al crecimiento relativo de las especies dominantes en cada área. Para ello se realizó un ensayo en el invernáculo con las gramíneas dominantes bajo los dos regímenes de pastoreo (nueve especies en total). Las especies fueron mantenidas bajo las mismas condiciones y sin restricciones de luz, agua y nutrientes. Se midió el área foliar específica (AFE) entre otros atributos relacionados con la tasa de crecimiento relativo. El AFE se calcula como el cociente entre el área de la hoja y su peso seco. Las especies con crecimiento más rápido, bajo óptimas condiciones, son aquellas que tienen el mayor AFE. Las especies dominantes del área pastoreada presentaron mayores valores de AFE lo que podría estar indicando que estas especies presentan mayores tasas relativas de crecimiento como un atributo relacionado con la tolerancia al pastoreo. Asimismo, el valor del AFE disminuye a medida que aumenta la cantidad de biomasa seca acumulada por los individuos, las especies dominantes de la clausura podrían ver limitado su crecimiento debido a dicha acumulación. Las especies  $C_4$  presentaron mayores valores de AFE en relación a las especies  $C_3$ , esto podría deberse a que poseen una capacidad de producción superior. Las especies con diferente metabolismo fotosintético respondieron de forma distinta al régimen de pastoreo: mientras que el AFE de las especies  $C_4$  disminuye con la clausura, el AFE de las especies  $C_3$  aumenta, lo que puede sugerir que éstas últimas invierten más recursos en estructuras de sostén debido a que compiten con otras especies por la luz.

## **Introducción**

En el Uruguay, el tipo de vegetación dominante es la pradera natural, ocupando aproximadamente un 71 % del total del territorio del país (MGAP, DIEA, 2001). Se estima una riqueza de 2000 especies, donde predominan las gramíneas con 400 especies (Del Puerto, 1985).

El amplio rango en la media de precipitación anual del bioma pradera (200 – 1300 mm), es una de las causas más importantes de su diversidad estructural y funcional. La biomasa y cobertura vegetal, el área foliar, y la altura del dosel del estrato herbáceo, aumenta predeciblemente a lo largo de gradientes de precipitación. Más del 75% de la variación de la productividad primaria neta del estrato herbáceo de las praderas se debe a la media de precipitación anual (Oesterheld, 1999).

Además de la variación asociada a la precipitación, hay una escala más fina de variación asociada con el tipo de suelo. Paralelamente, parte de la variación se debe también al rol de los regímenes de disturbios. Entre ellos se distinguen tres tipos principales: tipo y magnitud de la carga de herbívoros, frecuencia e intensidad de incendios, y por último, cambios en las variables climáticas (Oesterheld, 1999).

Las modificaciones que el hombre realiza en la pradera cubren un amplio rango de alteraciones, desde la apropiación de una parte de la productividad de la comunidad nativa a través de la herbivoría por ganado doméstico, hasta un reemplazo total de la cobertura vegetal por agricultura o forestación (Paruelo et al., 2004). En Uruguay la ganadería es la principal actividad productiva que se desarrolla sobre las praderas naturales. Según el último Anuario Estadístico Agropecuario, un 61.8 % de la superficie del territorio nacional está destinada a actividades ganaderas (MGAP – DIEA, 2005). Estas actividades han sido insistentemente mencionadas como un factor clave sobre el funcionamiento de estos ecosistemas. Los efectos del pastoreo no solo producen cambios en la estructura del canopy o la composición de especies, sino que tienen también potenciales consecuencias sobre los flujos de materia y energía del ecosistema (Paruelo et al., 2004). Asimismo, pueden incrementar la diversidad reduciendo la dominancia de las especies competidoras superiores (Rodríguez, 2003). La magnitud de este efecto varía según la productividad del sitio.

La productividad primaria neta (PPN) es el incremento absoluto de la biomasa de la planta por unidad de tiempo. Esta es la energía capturada por medio de la fotosíntesis que queda disponible para los otros niveles tróficos (McNaughton et al., 1989).

Según Leriche (2001), entre la variedad de procesos que controlan la PPN que es afectada por el pastoreo, cinco procesos principales pueden ser identificados:

- Modificación de la disponibilidad de luz causada por el pastoreo.
- Reducción de la pérdida de agua y del estrés hídrico debido a la reducción de biomasa.
- Estimulación del ciclo de nutrientes, inducido por la herbivoría, que puede favorecer el crecimiento de las plantas.
- Modificaciones en la asignación de biomasa.
- Incrementos en las tasas fotosintéticas de tejidos producidos luego del pastoreo.

En nuestro país se han estudiado comparativamente las comunidades vegetales de áreas de pastoreo y exclusión al ganado domestico por varios años. Dichos trabajos han evidenciado cambios en la composición de especies, en la diversidad y en la riqueza en respuesta al pastoreo (Altesor et al., 1998, Rodríguez et al., 2003). El seguimiento de las tendencias temporales en la composición florística luego de la clausura al ganado indicó que las comunidades de pradera responden rápidamente a la exclusión del pastoreo, luego de dos o tres años, ocurre un considerable recambio de especies. Por otra parte, varios atributos de las plantas cambiaron significativamente con el tiempo, entre ellos la altura, el hábito de crecimiento, largo de la semilla, diseminación vegetativa, forma de la hoja, período de crecimiento y persistencia (Rodríguez et al., 2003).

Por otra parte, Altesor et al. (1998) realizaron un análisis de los efectos de 55 años de pastoreo ininterrumpido. En este trabajo se encontró que, desde el punto de vista de la diversidad vegetal, el principal cambio ha sido un gran incremento en el número de especies en la pradera nativa a expensas de un aumento de las hierbas no palatables. Sin embargo no ha habido cambios significativos en los patrones de dominancia o en la distribución de las abundancias relativas de las especies en la comunidad.

Se han encontrado diferencias significativas en los valores de productividad primaria neta aérea (PPNA) comparando áreas sometidas a pastoreo y áreas de exclusión. Un estudio de PPNA realizado en el departamento de San José reveló que en un área excluida de ganado por más de ocho años, los valores de PPNA fueron significativamente diferentes a los de la productividad de la comunidad pastoreada adyacente (Altesor et al. 2005). En el área pastoreada se registraron valores superiores que en el área excluida ( $602$  y  $398 \text{ g.m}^2.\text{año}^{-1}$ , respectivamente). El mayor valor de productividad ( $777 \text{ g.m}^2.\text{año}^{-1}$ ) se encontró en un área de exclusión donde el pastoreo fue simulado (Altesor et al. 2005). El tratamiento de simulación de pastoreo en el área de exclusión se realizó con el fin de estandarizar la biomasa en pie entre el área de exclusión y el área sometida a pastoreo. Esto permitió analizar por separado los factores estructurales (distribución vertical de la biomasa, proporción de biomasa verde y seca) de la composición de especies. Al comparar entre los dos tratamientos dentro de la exclusión, se observó que la PPNA cuando se simuló el pastoreo fue 95% más alta que en la clausura intacta. A partir de estos resultados los autores sugieren distintas hipótesis para explicar dichas diferencias:

- Los valores inferiores de PPNA dentro de la clausura intacta podrían explicarse por una disminución de la radiación fotosintéticamente activa interceptada por la biomasa verde debido a la acumulación de biomasa seca dentro de la clausura.
- El aumento de la PPNA en la simulación del pastoreo podría deberse a un incremento en la eficiencia de uso de la luz por un rejuvenecimiento de la canopeo cuando se simula el pastoreo en la clausura.
- Las diferencias en PPNA entre los tratamientos clausura y pastoreo podrían deberse al hábito de crecimiento de las especies dominantes en cada uno de los sistemas. El hábito postrado de las especies típicas de pastoreo, limita la superficie de intercepción de radiación fotosintéticamente activa, mientras que las de porte erecto de la clausura exponen mayor área de intercepción por unidad de superficie.
- Las diferencias en productividad observadas entre los tratamientos, pueden deberse a diferencias en las tasas de crecimiento relativo entre las especies dominantes en cada uno de ellos, aún cuando todas ellas se encuentren creciendo bajo óptimas condiciones.

El abordaje de los estudios en ecología implica considerar en el análisis al menos tres niveles jerárquicos: el nivel en cuestión (objeto de estudio), el nivel superior y el nivel inferior. Es necesario mirar hacia el nivel superior para poder entender el contexto en el cual nuestro objeto de estudio se desarrolla, así como también hacia un nivel menor para comprender los procesos que lo subyacen (Allen, 1992).

En este trabajo se analizarán aspectos relacionados con la última hipótesis planteada por Altesor et al. (2005) para explicar las diferencias de productividad observadas, analizando atributos a nivel individual de las especies dominantes bajo pastoreo y bajo condiciones de clausura al ganado. Se buscarán posibles explicaciones a los patrones observados a nivel del ecosistema a través de ciertos atributos fisiológicos y morfológicos de los individuos.

La tasa de crecimiento relativo (TCR) es un atributo cuantitativo que difiere entre especies, se define como la tasa de incremento en biomasa por unidad de masa de la planta. El incremento en masa depende de la tasa de fotosíntesis. La TCR puede desglosarse en cinco componentes: la tasa fotosintética por unidad de área foliar, la fracción de carbono fijada que no es respirada pero sí incorporada en la biomasa estructural de la planta, la masa foliar, la concentración de carbono de la planta, y por último, el área foliar específica (Poorter, 2002).

El área foliar específica (AFE) explica en mayor parte la variación de crecimiento entre las especies. Las especies con crecimiento más rápido, bajo óptimas condiciones, son aquellas que tienen la mayor área foliar específica (Poorter, 1999). El área foliar específica es la razón entre el área de la hoja y su peso seco:

$$AFE = \frac{\text{área foliar (cm}^2\text{)}}{\text{peso seco (g)}}$$

Un incremento en el área foliar específica implica que la hoja invierte menos biomasa por unidad de área. Esta variable se correlaciona fuertemente con una variedad de parámetros fisiológicos y químicos. Las especies con alta AFE poseen altas concentraciones de componentes citoplasmáticos como proteínas, minerales y ácidos orgánicos. Asimismo presentan altas concentraciones de N y altas tasas de actividad fotosintética. Especies con baja AFE poseen mayor cantidad de componentes de pared celular, especialmente lignina. Este tipo de hojas son más duras y menos atractivas para los herbívoros. Estas especies también se caracterizan por poseer altos valores en el contenido de materia seca (masa seca/ masa fresca), y presentar mayor longevidad en raíces y hojas (Poorter, 1999 - 2002).

Existe una relación directa entre el área foliar específica (AEF) de las especies y la productividad del hábitat en donde estas especies generalmente se encuentran (Poorter, 1990). Según estudios realizados, el área foliar específica se correlaciona positivamente con la productividad (Poorter, 1999).

Baeza (2002) estudió el AFE como variable de respuesta en relación al pastoreo en gramíneas de pradera natural; para ello analizó las mismas especies tanto para áreas pastoreadas como excluidas al ganado durante más de cinco años. A partir de los resultados obtenidos, el autor clasificó las especies de gramíneas en tres grupos: el primer grupo contiene las especies cuya AFE aumentó en condiciones de exclusión al pastoreo, el segundo grupo contiene las especies cuya AFE disminuyó con la exclusión, y por último un grupo donde se encuentran las especies que no mostraron diferencias significativas en sus valores de AFE. Las especies del primer grupo presentan una serie de adaptaciones al pastoreo (hábito postrado y mayor dureza en las hojas reflejada en los menores valores de AFE en el área pastoreada). En el segundo grupo, las especies se caracterizan por poseer hábito erecto y de mayor porte, lo cual les permite establecerse y crecer bajo condiciones de exclusión. El autor concluye entonces que el AFE es una variable de respuesta al pastoreo y que dicha respuesta está asociada a la adaptación que las especies presenten ante el mismo.

El objetivo general de este trabajo fue determinar si las diferencias de productividad observadas entre un área de pradera sometida al pastoreo y un área de exclusión al ganado por más de 10 años, están asociadas al crecimiento relativo de las especies dominantes en cada área. Se tomó como componente principal del crecimiento el área foliar específica.

Los objetivos específicos fueron:

Cuantificar y comparar los valores del área foliar específica entre cuatro gramíneas dominantes del área pastoreada y cinco gramíneas dominantes del área excluida al ganado.

Tomando en cuenta los valores de productividad obtenidos (Altesor et al. 2005), y la correlación positiva encontrada entre productividad y AFE (Poorter 2002), se partió de la siguiente hipótesis:

Las diferencias de productividad observadas entre un área de pradera sometida al pastoreo y un área de exclusión al ganado, están asociadas al desempeño individual de las especies, en particular a las tasas de crecimiento relativo de las especies dominantes en cada área. El área foliar específica (AFE) constituye un atributo que explica las diferencias de crecimiento entre las especies.

Según la hipótesis planteada, cabría esperar que, bajo condiciones controladas de crecimiento, el valor del AFE de las especies dominantes en la exclusión será mayor que el correspondiente a las especies dominantes del área pastoreada.

## Materiales y Métodos

Para cuantificar el AFE, se seleccionaron nueve especies de gramíneas dominantes en la pradera natural, cuatro especies corresponden a un área sometida a pastoreo continuo, y cinco a un área de exclusión al ganado. La selección de las especies se realizó a partir de muestreos de vegetación anteriormente realizados (Tabla 1). Se seleccionaron las gramíneas como grupo de estudio ya que el efecto de la herbivoría en la composición de especies en las praderas de Uruguay es un incremento en la riqueza de especies promoviendo la dominancia de las gramíneas. (Altesor et al. 2005)

**Tabla 1:** Especies de gramíneas dominantes en cada área (sometida a pastoreo y de exclusión al ganado) utilizadas para cuantificar el área foliar específica (AFE) con su respectivo código y tipo de metabolismo fotosintético.

Gramíneas dominantes en el área sometida a pastoreo	Código	Metabolismo	Gramíneas dominantes en el área de exclusión al ganado	Código	Metabolismo
<i>Stipa charruana</i>	St. ch.	C3	<i>Stipa neesiana</i>	St. ne.	C3
<i>Paspalum notatum</i>	Pa. no.	C4	<i>Bromus auleticus</i>	Br. au.	C3
<i>Axopus affinis</i>	Ax. af.	C4	<i>Cholorachis selloana</i>	Ch. se.	C4
<i>Stenotaphrum secundatum</i>	St. se.	C4	<i>Paspalum plicatulum</i>	Pa. pl.	C4
			<i>Danthonia cirrata</i>	Da. ci.	C3

La colecta de material se llevó a cabo en un área de pradera natural ubicada en el departamento de San José, establecimiento ganadero “El Relincho” (34° 19´ S, 57° 02´ W), donde la precipitación media anual es de 1370 mm, y la temperatura promedio de 18.9° C. En esta localidad la herbivoría usualmente conduce a dos estratos: uno denso y bajo (no más de 5 cm de alto) y uno más alto compuesto por gramíneas y plantas leñosas. Las gramíneas C<sub>4</sub> dominan en toda el área.

El área con ganado ha sido pastoreada ininterrumpidamente a una tasa moderada por al menos 25 años (< 0.5 animales por ha.). El área de clausura ha sido excluida al ganado doméstico por nueve años (Altesor et al. 2005).

Inmediatamente luego de colectados, los individuos fueron transportados a un invernáculo donde se transplantaron a arena lavando las raíces con agua y extremo cuidado para no romperlas. Durante aproximadamente dos meses (periodo de adaptación) se mantuvieron bajo óptimas condiciones de crecimiento, sin limitación de luz, agua y nutrientes, regándolas periódicamente con agua destilada y solución

nutritiva de Hogland (40 ml por semana). Luego del período de adaptación las plantas fueron separadas en macetas de polietileno de 1.5 litros de capacidad, con arena, seleccionándose 24 plantas por especie.

Posteriormente se realizó una cosecha con el fin de medir el área foliar y la biomasa seca acumulada de cada individuo, lo que permitió calcular el área foliar específica. Se tomaron al azar (sorteo) cuatro individuos por especie, y se eligieron cuatro hojas de cada individuo. Se seleccionaron las últimas hojas totalmente expandidas con el fin de excluir en el cálculo hojas muy nuevas o muy viejas. Para calcular el área foliar de las hojas de cada individuo se tomaron datos de medida de largo y ancho de cada hoja seleccionada. Donde la hoja presentó forma trapezoide se tomaron las medidas de ancho mínimo y máximo. Las mediciones se realizaron con un calibre.

Luego, de medir e identificar debidamente las hojas se colocaron a secar en estufa a 65° C. Pasadas 48 horas cada hoja se pesó con una balanza digital con el fin de obtener su peso seco. Posteriormente con los datos de área foliar y peso seco se realizó el cálculo del área foliar específica (AFE):

$AFE = \text{área foliar (cm}^2\text{)} / \text{peso seco (g)}.$

El valor de biomasa seca acumulada por cada individuo se obtuvo extrayendo y cuantificando la totalidad de hojas secas presentes en cada uno al momento de la cosecha. Al igual que las hojas utilizadas para calcular el AFE, las hojas secas luego de ser secadas por 48 horas en estufa a 65° C se pesaron con una balanza digital.

#### *Análisis de datos*

El análisis de los datos obtenidos fue realizado con el software Past (Hammer et.al, 2001); la normalidad (datos transformados a LOG, Test de Shapiro -  $p > 0.06894$ ) y la homogeneidad de varianza (Test de Levene's) fueron verificados. Las comparaciones entre los valores de AFE de las especies correspondientes al área sometida a pastoreo y al área de exclusión fueron realizadas con ANOVA. También se compararon los valores de AFE entre las especies de cada área (ANOVA interespecie por área), y entre las muestras obtenidas por individuo para cada especie (ANOVA intraespecie). Asimismo, posteriormente al ANOVA, se realizó un Test de Tukey con el fin de comparar las medias correspondientes a las muestras de cada especie.

Con el objetivo de analizar si existe alguna relación entre el valor del AFE y la biomasa de hojas secas se realizó una regresión entre ambas variables.

Las gramíneas utilizadas en el presente trabajo pueden clasificarse según su metabolismo en  $C_3$  o  $C_4$  (Tabla 1). Con el fin de averiguar si existe una interacción entre el metabolismo ( $C_3$  o  $C_4$ ) y el área en que las especies se encuentran (pastoreada o de exclusión al ganado), que pueda afectar los valores del AFE, se realizó un ANOVA de dos vías tomando como factores el área para la cuál la especie es dominante (pastoreada o de exclusión al ganado) y el metabolismo ( $C_3$  o  $C_4$ ) de las especies. El ANOVA de dos vías se realizó con el software STATISTICA (StatSoft, Inc. 1998. STATISTICA for Windows).

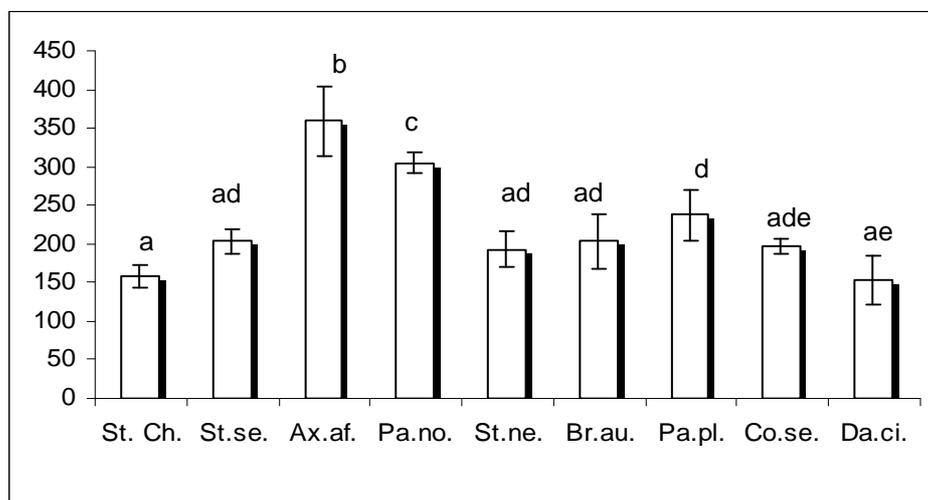
## Resultados

### Análisis de los valores de AFE

El rango de valores de AFE tuvo un mínimo de 153.32 cm<sup>2</sup>/g y un máximo de 359.21 cm<sup>2</sup>/g. Los valores promedio de AFE obtenidos para cada especie con sus correspondientes errores estándar se presentan en la tabla 2.

**Tabla 2:** Area foliar específica (AFE, promedio ± error estándar, cm<sup>2</sup>/g) para las especies dominantes de cada área (sometida a pastoreo y de exclusión al ganado)

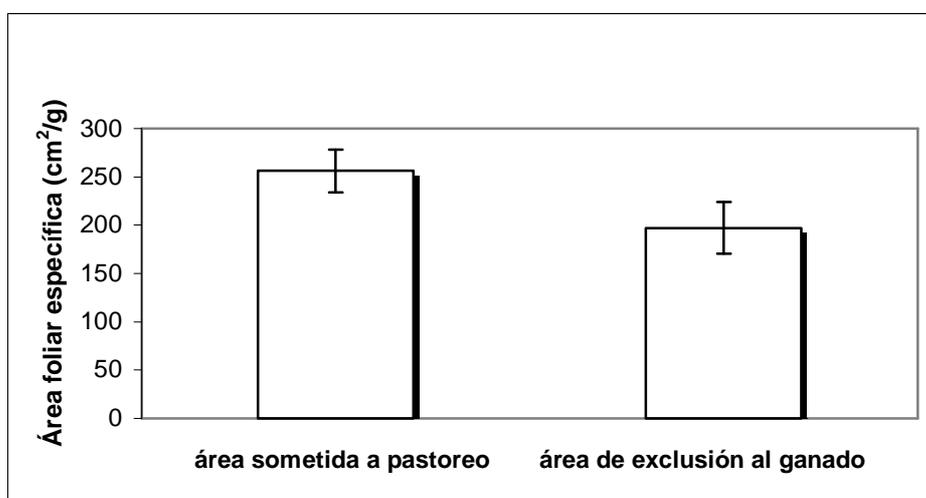
Especies de pastoreo	AFE	Error estándar
<i>Stipa charruana</i>	157.92	13.58
<i>Stenotaphrum secundatum</i>	203.23	16.01
<i>Axonopus affinis</i>	359.21	45.09
<i>Paspalum notatum</i>	304.81	13.61
Especies de exclusión		
<i>Stipa neesiana</i>	193.10	23.17
<i>Bromus auleticus</i>	203.40	35.77
<i>Paspalum plicatulum</i>	238.08	32.82
<i>Coelorachis selloana</i>	197.49	10.15
<i>Danthonia cirrata</i>	153.32	32.49



**Figura 1:** Area foliar específica (AFE, cm<sup>2</sup>/g, promedio ± error estándar) y resultados del Test de Tukey (comparación de las medias de las muestras de las especies sin distinción entre áreas). Los códigos de las especies se encuentran en la tabla 1.

Los valores promedio de AFE de las especies dominantes en las diferentes áreas (pastoreada y exclusión) presentan diferencias significativas (Tabla 3). La comparación entre los valores para cada área mostró que las especies dominantes bajo condiciones

de pastoreo tienen un AFE significativamente mayor ( $p < 0.0001$ ) que las especies dominantes de la exclusión (Figura 2).



**Figura 2:** Área foliar específica (AFE) cm<sup>2</sup>/g, promedio  $\pm$ e.e.) en cada área (sometida a pastoreo y de exclusión al ganado).

No se encontraron diferencias significativas entre las muestras de una misma especie, excepto para *Stenotaphrum secundatum*, *Axonopus affinis*, y *Paspalum plicatum* (Tabla 3).

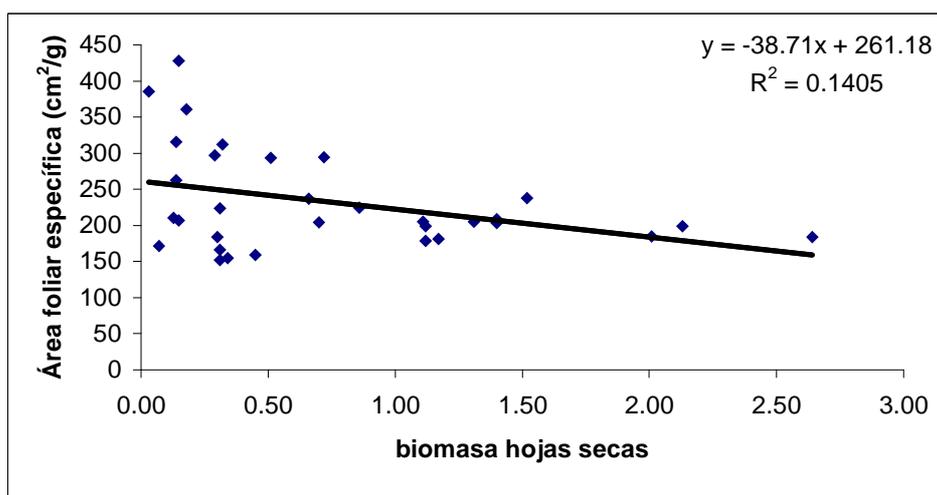
**Tabla 3:** Resultados obtenidos en la comparación de los valores del AFE (test ANOVA): para cada especie por separado, para todas las especies, y para los grupos de especies correspondientes a cada área (especies que dominan en regimenes contrastantes de pastoreo).

Se señalan con ( ♦ ) las especies que mostraron diferencias significativas entre las muestras.

	F	p
<b>ANOVA entre las muestras de cada especie sometida a pastoreo</b>		
<i>Stipa charruana</i>	0.2043	0.89
<i>Stenotaphrum secundatum</i>	3.764	0.041 ♦
<i>Axonopus affinis</i>	6.031	0.009 ♦
<i>Paspalum notatum</i>	0.8008	0.51
<b>ANOVA entre las muestras de cada especie de exclusión al ganado</b>		
<i>Stipa neesiana</i>	0.5204	0.67
<i>Bromus auleticus</i>	0.2246	0.88
<i>Paspalum plicatum</i>	3.599	0.046 ♦
<i>Danthonia cirrata</i>	1.678	0.24
<i>Coelorhachis seloana</i>	1.054	0.40
<b>ANOVA entre todas las muestras de todas las especies</b>	29.87	< 0.0001
<b>ANOVA entre especies sometidas a pastoreo y especies de exclusión al ganado</b>	20.34	< 0.0001

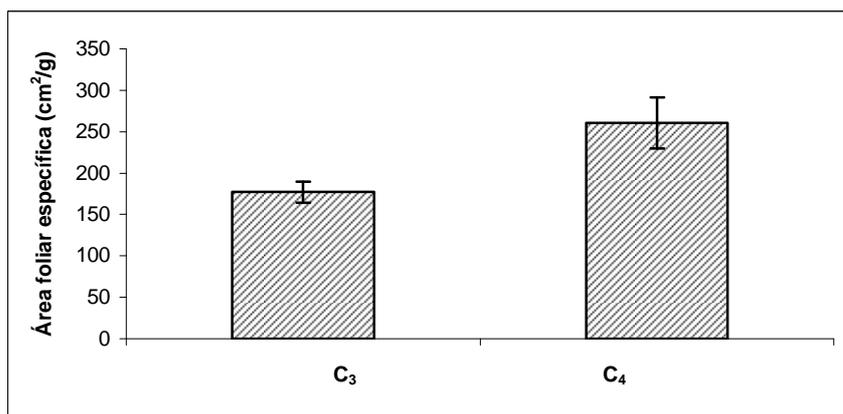
### Relación del AFE con otros atributos de las plantas

Se encontró una relación entre el AFE y la biomasa de hojas secas presente en la planta al momento de la cosecha (Figura 3). La regresión entre ambas variables indica que el AFE disminuye significativamente ( $p = 0.035$ ) a medida que aumenta la biomasa de hojas secas.



**Figura 3:** Regresión entre el valor del área foliar específica (AFE  $\text{cm}^2/\text{g}$ ) para cada individuo de cada especie utilizada sin distinción entre áreas (ver Tabla 1), y su correspondiente valor de biomasa de hojas secas (peso seco expresado en g),  $p = 0.035$ .

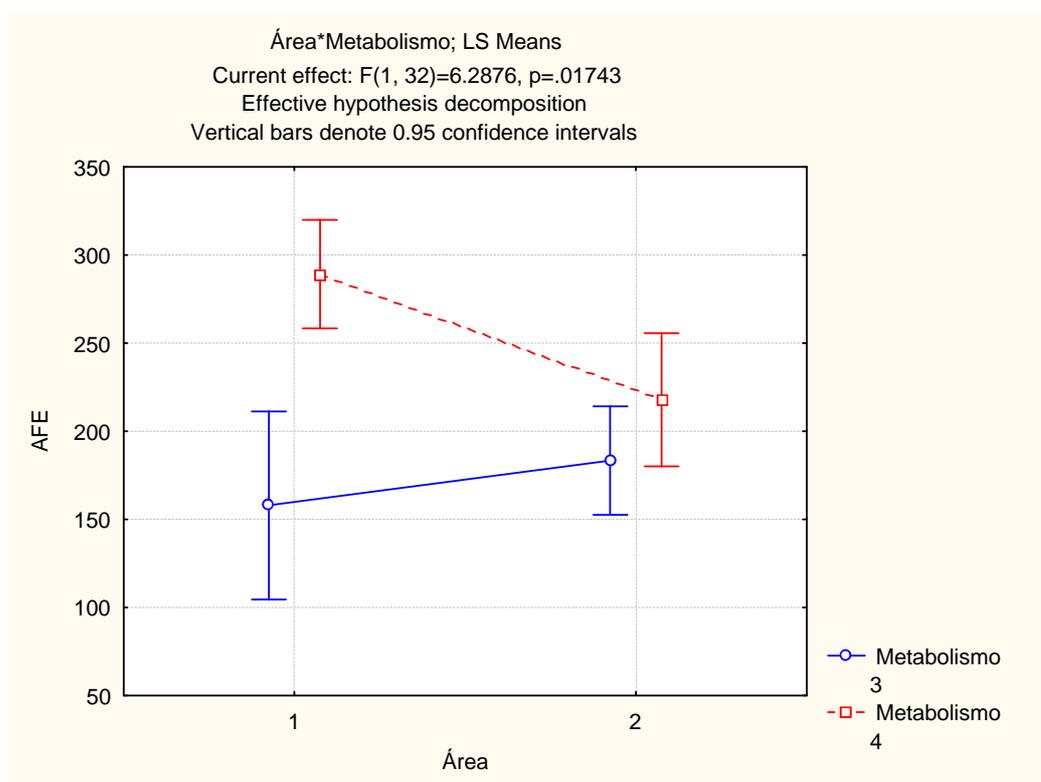
Los resultados del ANOVA de dos vías mostraron diferencias significativas entre los valores de AFE de acuerdo al metabolismo fotosintético, presentando valores más altos de AFE las especies  $C_4$  (Figuras 4 y 5). También fue significativa la interacción entre el metabolismo fotosintético ( $C_3$  o  $C_4$ ) y el área (pastoreo o clausura al ganado) ( $p = 0.017$ , Tabla 4). Esta interacción muestra que los valores de AFE para las especies del área pastoreada y del área de exclusión al ganado muestran diferentes patrones según el metabolismo. Considerando la totalidad de las especies se observan mayores valores de AFE en el área pastoreada. Sin embargo, cuando se agrupan las especies no solo según el área en el que son dominantes, sino también por su metabolismo, las especies con metabolismo  $C_4$  presentan el patrón observado para la totalidad de las especies pero las especies con metabolismo  $C_3$  muestran el patrón inverso, registrando valores más altos de AFE en el área de exclusión al ganado. (Figura 5).



**Figura 4:** Área foliar específica (cm<sup>2</sup>/g, promedio ± e.e.) para el conjunto de especies con metabolismo fotosintético C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>.

	G° I	F	P
<b>Área</b>	1	1.42	0.242
<b>Metabolismo</b>	1	18.48	0.0001
<b>Área* Metabolismo</b>	1	6.29	0.017

**Tabla 4:** Resultados obtenidos en el ANOVA de 2 vías, donde se compararon los factores área (bajo condiciones de pastoreo o de exclusión al ganado) y metabolismo de las especies (C<sub>3</sub> o C<sub>4</sub>).



**Figura 5:** Interacción entre los factores área (pastoreo = 1 y clausura = 2) y metabolismo de las especies (C<sub>3</sub> o C<sub>4</sub>) y su efecto en los valores de AFE (cm<sup>2</sup>/g) de las especies.

## Discusión

A partir de las diferencias en productividad observadas entre una parcela pastoreada y otra clausurada a la herbivoría donde se simuló el pastoreo, surgió la hipótesis que dio inicio a este estudio. Una vez que la biomasa en pie entre el área de exclusión y el área sometida a pastoreo fue estandarizada (Altesor et al. 2005), el área de exclusión al ganado presentó mayores valores de productividad. El valor 30% superior en PPNA del tratamiento de simulación del pastoreo dentro de la clausura en relación a la pradera pastoreada, puede explicarse a través del desempeño individual de las especies (Altesor et al 2005). En particular, a partir de diferencias en las tasas de crecimiento relativo de las especies dominantes en cada área. El área foliar específica (AFE) constituye un atributo que explica las diferencias de crecimiento entre las especies. Según la hipótesis planteada, cabía esperar que, bajo condiciones controladas, el valor del AFE de las especies dominantes en la exclusión sería mayor que el correspondiente a las especies dominantes del área pastoreada. Sin embargo, el resultado de este trabajo indicó que los valores del AFE de las especies dominantes del área pastoreada fueron significativamente mayores a los valores correspondientes a las especies dominantes de exclusión. Si bien estos resultados se contradicen con la hipótesis planteada al inicio, estarían indicando que probablemente existen otros factores influyendo el crecimiento de las especies que no permiten que el AFE por sí sola, como componente de la tasa de crecimiento relativo de las especies, pueda dar cuenta de las diferencias de productividad observadas en la pradera según si es sometida o no a la presión del ganado, a pesar de las citadas evidencias que predicen una correlación positiva entre el AFE de las especies y la productividad de las mismas (Poorter, 1999).

Dentro de la región del Río de la Plata existen estudios que muestran distintas respuestas a los efectos del pastoreo, evidenciando que no existe un único patrón (Paruelo et al.,2004). Rusch et al. (1997) realizó un estudio en La Pampa deprimida donde encontró que si bien había un incremento en la riqueza y diversidad de especies luego de la introducción de herbívoros, la PPNA era significativamente menor. En la comparación que realizó Altesor et al. (2005) entre pastoreo y exclusión, se aprecia un aumento en la PPNA en condiciones de pastoreo. Sin embargo este resultado se invierte cuando se realizó la simulación del pastoreo dentro de la clausura, siendo ésta quien presentó los mayores valores de productividad.

Se han identificado dos tipos de respuesta entre las especies que sobreviven a la herbivoría: especies que toleran la herbivoría y especies que evaden la herbivoría (Díaz et al. 1992, Díaz et al 2001). Díaz et al. (2001) propuso que la menor altura de la planta y un menor tamaño de hoja son atributos relacionados a la evasión, y altos valores de AFE estarían relacionados con la tolerancia. En su estudio, que incluyó 83 especies nativas representativas de la flora herbácea de las praderas templadas de Argentina y 19 especies con las mismas características de Israel, encontró que los mecanismos comunes de evasión del pastoreo, hojas gruesas y por tanto bajos valores de AFE, no contribuyeron a la resistencia al pastoreo en estas especies.

Aplicando los atributos propuestos por Díaz et al. (2001) a las especies utilizadas en este trabajo, los mayores valores de AFE en las especies dominantes del área pastoreada podrían estar indicando que estas especies presentan mayores tasas relativas de crecimiento como un atributo relacionado con la tolerancia, permitiendo a los individuos recuperarse rápidamente a la remoción de biomasa causada por los herbívoros. Por otra parte, el hábito de crecimiento postrado en estas especies no necesariamente puede estar indicando un atributo de evasión, sino que puede también estar favoreciendo su resistencia al pisoteo como un mecanismo de tolerancia.

Aparte de los mecanismos propuestos por Díaz et al. (2001), Tiffin (2000) define como mecanismos de tolerancia aquellas características que reducen los efectos perjudiciales en el estado de las plantas causados por la herbivoría y destaca entre los mecanismos mejor conocidos el incremento en la actividad fotosintética luego del daño causado por los herbívoros, y el crecimiento compensatorio que se manifiesta como un cambio en la trayectoria de crecimiento de la planta donde se reemplaza el tejido dañado, y también por la activación de meristemas latentes. Otros mecanismos son la utilización de recursos almacenados y los cambios fenológicos, pero ambos han sido escasamente estudiados o presentan poca evidencia a su favor (Tiffin, 2000).

Existe evidencia que relaciona los mecanismos de tolerancia mejor conocidos con altos valores de AFE. Poorter (1998) en un estudio acerca de la eficiencia en el uso de nitrógeno en la fotosíntesis entre especies que diferían en su AFE, encontró que las especies con mayores valores de AFE poseen mayores tasas de fotosíntesis por unidad de masa foliar. El autor propone que estos resultados pueden explicarse por el hecho de que las especies con alta AFE disponen mayores concentraciones de nitrógeno para la enzima Rubisco, que por tanto tiende a presentar mayor actividad catalítica.

Asimismo, Baeza (2002), comparando el área específica foliar entre las mismas especies en condiciones de clausura y de pastoreo, encontró mayores valores de AFE para las especies en condiciones bajo pastoreo y propuso que estos resultados podrían explicarse por un aumento en la fotosíntesis neta de las especies sometidas a pastoreo dado que el AFE se correlaciona positivamente con la capacidad fotosintética.

Varios estudios han propuesto y mostrado efectos positivos de la herbivoría en la performance de la productividad primaria y éxito reproductivo de las plantas (Williamson et al., 1989, Mazancourt et al., 1998, Yamauchi et al., 2004). Esta respuesta positiva de las plantas a la herbivoría ha dado en llamarse “optimización de la herbivoría” o “sobrecompensación”. Con el fin de explicar este efecto compensatorio se han propuesto varias hipótesis entre las cuales se incluyen mecanismos ecológicos (promoción del ciclado de nutrientes) y mecanismos fisiológicos (promoción del crecimiento debido a un incremento en la intensidad de luz alcanzando tejidos subyacentes, y cambios en la distribución hormonal) (Yamauchi et al., 2004).

Por otra parte, Oesterheld (1992) propuso que la tasa de crecimiento absoluto de las plantas depende tanto de la cantidad de biomasa de la planta como de su tasa de crecimiento relativa (TCR). La remoción de biomasa debida al pastoreo, debe resultar en una reducción de la tasa de crecimiento absoluta a menos que el pastoreo incremente la tasa de crecimiento relativa en el sentido en que la pérdida de biomasa es totalmente compensada mediante dicho incremento. Oesterheld (1992) ha demostrado empíricamente, que el aumento en la TCR que debe ser observada en plantas de áreas pastoreadas para alcanzar una compensación completa depende de tres factores que se vinculan por una ecuación matemática. Estos factores, que fueron propuestos inicialmente por Hilbert et al. (1981), son: la TCR de las plantas en exclusión, el tiempo de recuperación luego del daño y la intensidad del mismo.

Los resultados de la regresión entre AFE y biomasa seca indican que hay un aumento significativo en los valores de AFE a medida que se reduce la biomasa seca de los individuos. No se han encontrado otros trabajos con los cuales contrastar estos resultados, pero puede inferirse a partir de los mismos que la acumulación de biomasa seca en la clausura puede estar limitando el crecimiento de las especies dominantes en esa área y por tanto estas especies presentan menores valores de AFE en relación a las especies del área pastoreada donde la biomasa producida es constantemente removida por los herbívoros. Posiblemente, el modo por el cual la biomasa de hojas

secas estaría limitando el crecimiento sería reduciendo la eficiencia de absorción de luz de las hojas fotosintéticamente activas y por tanto la capacidad fotosintética del individuo.

Por otra parte, los resultados mostraron que el conjunto de las especies  $C_4$ , sin distinción entre áreas, presentan mayores valores de AFE en relación al conjunto de las especies  $C_3$ . Las plantas con metabolismo  $C_4$  tienen una capacidad de producción de materia orgánica superior a las especies  $C_3$  (Altesor, 2002) lo que podría estar explicando estos resultados.

Asimismo, la interacción encontrada entre el metabolismo de las especies ( $C_3$  y  $C_4$ ) y el área (pastoreo o clausura al ganado), muestra que las especies con diferente metabolismo fotosintético responden de forma distinta al régimen de pastoreo. Las especies  $C_3$  presentes en el área pastoreada poseen los valores más bajos de AFE, siendo muy superiores los correspondientes a las especies  $C_3$  que dominan bajo clausura. Las especies  $C_4$ , por el contrario, poseen valores significativamente mayores de AFE bajo condiciones de pastoreo y son dominantes en esta área. Las especies  $C_4$  dominantes en pastoreo presentan hábito de crecimiento postrado por lo que no tienen que comprometer recursos en estructuras de sostén y no necesitan competir por luz. Las especies  $C_3$  tienen mayores valores de AFE en la clausura donde sí existe la competencia por luz y las estructuras de sostén son entonces necesarias para lograr una mayor eficiencia en la absorción de la misma.

Como conclusiones de este trabajo se desprende que:

- Las especies dominantes bajo condiciones de pastoreo poseen mayores valores de área foliar específica en relación a las especies dominantes de la clausura lo que podría indicar que poseen mayores tasas de crecimiento relativo.
- El valor del AFE disminuye a medida que aumenta la cantidad de biomasa seca acumulada por los individuos. Las especies dominantes del área de clausura podrían ver limitado su crecimiento debido a la acumulación de biomasa seca lo que explicaría los menores valores de AFE que presentan estas especies.
- Existe una interacción entre el tipo de metabolismo de las especies y el régimen de pastoreo afectando los valores de AFE de los individuos.

Por otra parte, los resultados obtenidos dan lugar a las siguientes hipótesis:

- Los altos valores del área foliar específica y el hábito de crecimiento postrado de las especies dominantes del área pastoreada están asociados a la tolerancia de estas especies a la herbivoría. Estos mecanismos estarían siendo complementados por otros mecanismos de tolerancia como cambios en la actividad fotosintética o la sobrecompensación del crecimiento producido en respuesta al daño provocado por el ganado.
- Las especies dominantes del área pastoreada no son más productivas que las especies dominantes del área excluida al ganado sino que la acumulación de biomasa seca en la clausura está limitando la absorción de luz, el crecimiento, y por tanto la producción de las especies dominantes en la clausura que serían potencialmente más productivas.

Para verificar estas hipótesis sería necesario cuantificar además del área foliar específica otros atributos relacionados a la tasa de crecimiento relativo y cuantificar las respuestas de las especies a la simulación de la herbivoría.

Otro factor no analizado en este trabajo que podría estar limitando el crecimiento de las especies en la pradera es la disponibilidad de los nutrientes que provienen del suelo. Se ha propuesto además que uno de los mecanismos por los cuales los herbívoros pueden incrementar la producción primaria es acelerando el ciclo de los nutrientes (Mazancourt, 1998). Uno de los casos mejor conocidos es el del nitrógeno. Mayores contenidos de nitrógeno están asociados con mayores tasas de actividad fotosintética (Poorter, 1998). Por tanto, la limitación de nitrógeno puede tener un efecto importante en la respuesta de las plantas a la herbivoría. Holland et al. (1992) estudió cómo la fisiología de distintas poblaciones de plantas regulan el flujo de nutrientes. Se centró en el flujo de nitrógeno porque la disponibilidad de nitrógeno es un rasgo importante en varios mecanismos de retroalimentación en praderas. Asimismo, estudió cómo la disponibilidad de nitrógeno para las plantas se incrementaba con la herbivoría debido a cambios en la inmovilización de este compuesto causada por la respuesta fisiológica de las plantas a los herbívoros.

Por lo tanto, en trabajos futuros podría ser de gran interés analizar además de la actividad fotosintética y su relación con la acumulación de biomasa seca, la relación entre el crecimiento y la disponibilidad de nitrógeno así como los posibles mecanismos de compensación de crecimiento en respuesta al pastoreo que podrían estar favoreciendo la producción primaria del sistema.

## BIBLIOGRAFÍA

- Allen, T.; Hoekstra, T. 1992. Toward a unified ecology (Complexity in Ecological Systems Series). Columbia University Press. New York, EEUU. 384 pp.
- Altesor, A.; Di Landro, E.; May, H.; Ecurra, E. 1998. Long-term species change in an Uruguayan grassland. *Journal of Vegetation Science*, 9: 173 – 180.
- Altesor, A. 2002. ¿Cuánto y cómo modificamos nuestras praderas naturales? Una perspectiva ecológica. En: Perfil ambiental del Uruguay 2002. Ed. Nordan – Comunidad. Montevideo.
- 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.
- Baeza, S. 2002. Área Específica Foliar como variable de respuesta al pastoreo en gramíneas dominantes de una pradera natural. Pasantía para la Licenciatura en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias, Universidad de la República. 17 pp.
- De Mazancourt, C.; Loreau, M.; Abbadie, L. 1998. Grazing optimization and nutrient cycling: when do herbivores enhance plant production? *Ecology*, 79: 2242-225
- Del Puerto, O. 1985. Vegetación del Uruguay. Facultad de Agronomía, Montevideo.
- Díaz, S.; Acosta, A.; Cabido, M. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science*, 3: 689-696.
- Díaz, S., Noy – Meir, I., Cabido, M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetation traits? *Journal of Applied Ecology*, 38: 497-508.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., Laurent, G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 15: 688-695.
- Gunn, S., Farrar, F., Collis, E., Nason, M. 1999. Specific leaf area in barley: individual leaves versus whole plants. *New Phytologist*, 143: 45-51.

- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., and P. D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Holland, E.; Parton, W.; Detling, J.; Coppock, D. 1992. Physiological responses of plant populations to herbivory and their consequences for ecosystem nutrient flow. *The American Naturalist*, 140: 685- 706.
- Jobbagy, E.; Sala, O.; 2000. Controls of grass and shrub aboveground production in the patagonian steppe. *Ecological Applications*, 10: 541-549.
- Leriche, H., LeRoux, X., Gignoux, J., Tuzet, A., Fritz, H., Abbadie, L., Loreau, M. 2001. Which functional processes control the short – term effect of grazing on net primary production in grasslands? *Oecologia*, 129: 114-124.
- McNaughton, S.; Oesterheld, M.; Frank, D.; Williams, K. 1989. Ecosystem – level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature*, 341: 142 – 144.
- MGAP – DIEA. 2001. Censo General Agropecuario. Montevideo.
- MGAP – DIEA. 2005. Anuario Estadístico Agropecuario. Montevideo.
- Oesterheld M., Loreti J., Semmartin M., Paruelo, J.M. 1999. Grazing, fire, and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. In: "Ecosystems of disturbed ground" L.R. Walker (Ed). Series: Ecosystems of the World. Elsevier, Amsterdam. pp. 287-306
- Oesterheld, M. 1992. Effect of defoliation intensity on aboveground and belowground relative growth rates. *Oecologia*, 92: 313 – 316.
- Paruelo, J.; Piñeiro, G.; Altesor, A.; Rodríguez, C.; Oesterheld, M. 2004. Cambios estructurales y funcionales asociados al pastoreo en los pastizales del Río de la Plata. XX Reunión del grupo técnico regional del cono Sur en mejoramiento y utilización de los recursos forrajeros del área tropical y subtropical. GRUPO CAMPOS. Salto, Uruguay.
- Poorter, H.; Remkes, C. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia*, 83: 553-559

- Poorter, H., De Jong, R. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist*, 143: 163-176.
- Poorter, H. Evans, R. 1998. Photosynthetic nitrogen – use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*, 116: 26-37.
- Poorter, H. Plant Growth and Carbon Economy. Encyclopedia of life science. 2002. Macmillian Publishers Ltd, Nature Publishing Group. [www.els.net](http://www.els.net)
- 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.
- Shipley, B. 2002. Trade-offs between net assimilation rate and specific leaf area in determining relative growth rate: relationship with daily irradiance. *Functional Ecology*, 16: 000 – 000.
- Shipley, B.; Thi – Tam, V. 2002. Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. *New Phytologist*, 153: 000 - 000.
- Tiffin. P. 2000. Mechanisms of tolerance to herbivore damage: what do we know? *Evolutionary Ecology*, 14: 523 – 536.
- Williamson, S.; Detling, J.; Dodd, J.; Dyer, M. 1989. Experimental evaluation of the grazing optimization hypothesis. *Journal of Range Management*, 42(2): 149-152.
- Wilson, P., Thompson, K., Hodgson, J. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143: 155-162.
- Yamauchi, A.; Yamamura, N. 2004. Herbivore Promotes Plant Production and Reproduction in Nutrient – Poor Conditions: Effects of Plant Adaptive Phenology. *The American Naturalist*, 163:138-153.

**Agradecimientos:** Elsa Leoni, Alice Altesor, Carolina Toranza, María Noel Merentiel, Valerie Caysialss.