

Universidad de la República

Facultad de Ciencias

**Efecto de la defoliación y la
disponibilidad de recursos sobre la tasa
de crecimiento relativo y la tasa de
senescencia de dos gramíneas nativas
(*Axonopus affinis* y *Coelorachis
selloana*)**

Informe de Pasantía

Autor: Anaclara Guido

Tutor: Dra. Alice Altesor

Co-tutor: MSc. Elsa Leoni

Licenciatura en Ciencias Biológicas, Profundización en Ecología.

Setiembre 2009

Contenido

	Página
Resumen	3
Introducción	4
Fundamentos y antecedentes.....	4
Objetivos del trabajo,.....	7
Objetivo general,.....	7
Objetivos específicos.....	7
Materiales y Métodos	8
Sitio de estudio.....	8
Obtención de muestras en el campo.....	8
Obtención de muestras en el invernáculo.....	9
Diseño experimental.....	9
Procesamiento de las muestras.....	11
Variables de respuesta.....	11
Tasa de crecimiento relativo.....	11
Tasa de senescencia.....	12
Análisis de datos.....	12
Resultados	13
Variable de respuesta: Tasa de crecimiento relativo (TCR).....	13
Tratamientos.....	13
Efecto de cada factor sobre la TCR.....	14
a) Efecto de la defoliación.....	15
a.1) Efecto de la defoliación en <i>A. affinis</i>	15
a.2) Efecto de la defoliación en <i>C. selloana</i>	15
a.3) Comparación entre especies del efecto de la defoliación	16
b) Efecto del agua.....	16
b.1) Efecto del agua en <i>A. affinis</i>	16
b.2) Efecto del agua en <i>C. selloana</i>	16
b.3) Comparación entre especies del efecto del agua.....	17
c) Efecto de la Luz.....	17
c.1) Efecto de la luz en <i>A. affinis</i>	17
c.2) Efecto de la luz en <i>C. selloana</i>	17
c.3) Comparación entre especies del efecto de la luz	18

Análisis cualitativo del efecto de las interacciones entre los factores sobre la TCR.....	18
a) Interacciones entre los factores en <i>Axonopus affinis</i>	18
a.1) Interacción entre luz y defoliación.....	18
a.2) Interacción entre agua y defoliación.....	18
a.3) Interacción entre luz y defoliación.....	19
b) Interacciones entre los factores en <i>Coelorachis selloana</i>	19
b.1) Interacción entre luz y defoliación.....	19
b.2) Interacción entre agua y defoliación.....	19
b.3) Interacción entre luz y defoliación.....	19
Variable de respuesta: Tasa de senescencia (TS)	21
Tratamientos.....	21
Efecto de cada factor sobre la TS.....	22
a) Efecto de la Defoliación.....	22
a.1) Efecto de la defoliación en <i>A. affinis</i>	22
a.2) Efecto de la defoliación en <i>C. selloana</i>	22
a.3) Comparación entre especies del efecto de la defoliación.....	22
b) Efecto del agua.....	23
b.1) Efecto del agua en <i>A. affinis</i>	23
b.2) Efecto del agua en <i>C. selloana</i>	23
b.3) Comparación entre especies del efecto del agua.....	23
c) Efecto de la Luz.....	24
c.1) Efecto de la luz en <i>A. affinis</i>	24
c.2) Efecto de la luz en <i>C. selloana</i>	24
c.3) Comparación entre especies del efecto de la luz	24
Discusión	25
Agradecimientos	31
Bibliografía	32

RESUMEN

Trabajos previos del equipo de investigación en pastizales han evidenciado que ciertos patrones de respuesta al pastoreo a nivel ecosistémico pueden explicarse a partir de atributos de las especies dominantes. Se encontró que existen diferencias entre las tasas de crecimiento relativo de especies crecientes y decrecientes, que explicarían los patrones de productividad encontrados en pastizales bajo pastoreo y clausura. Estos regímenes de pastoreo contrastantes crean condiciones ambientales distintas y con diferente disponibilidad de recursos para las plantas. El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de la defoliación y la disponibilidad de recursos (agua, nitrógeno y luz) sobre la tasa de crecimiento relativo (TCR) y la tasa de senescencia (TS) en gramíneas crecientes y decrecientes. Se colectaron en el campo dos especies, una de hábito de crecimiento postrado que predomina bajo pastoreo (*Axonopus affinis*), y otra erecta que disminuye su abundancia en pastoreo (*Colerorachis selloana*). Los ejemplares se trasladaron a un invernáculo, donde se realizó un experimento factorial fraccionado con 11 tratamientos, dados por la combinación de cuatro factores (defoliación, agua, nitrógeno y luz) con dos niveles cada uno. Las condiciones que más afectaron a las TCRs de las especies fueron estrés hídrico en *A. affinis* y restricción de luz en *C. selloana*. La luz es un recurso limitante en sitios de clausura y el agua posee menor disponibilidad en sitios bajo pastoreo. Las especies obtuvieron menores TCRs frente a los factores que no serían recursos limitantes en sus condiciones de campo. Además, *A. affinis* registró menor TCR en el tratamiento que representa las condiciones de clausura, mientras que *C. selloana* en el que simula la situación de pastoreo. A nivel individual, quedan en evidencia los mecanismos que explican el patrón observado en las comunidades de pastoreo y de clausura. *A. affinis* disminuye su TCR sin defoliación y con restricción de luz, mientras que *C. selloana* en respuesta a la defoliación y al estrés hídrico. Por otro lado, para todas las condiciones *A. affinis* registró mayor TCR y menor TS que *C. selloana*, posiblemente como estrategia para tolerar el pastoreo. Las respuestas de ambas especies a los tratamientos de invernáculo están asociadas a los patrones observados en campo.

INTRODUCCIÓN

Fundamentos y antecedentes

Los pastizales naturales representan aproximadamente el 25 % de la superficie del planeta. Se encuentran en regiones templadas cubiertas por vegetación herbácea, predominantemente gramíneas, con presencia o ausencia de plantas leñosas (Sala *et al.*, 1996). Los pastizales del Río de la Plata constituyen la unidad biogeográfica de pradera natural de mayor extensión en Sudamérica, comprenden aproximadamente 70 millones de hectáreas entre el este de Argentina, Uruguay y Sur de Brasil (Soriano, 1991).

En Uruguay los pastizales representan la vegetación dominante del país, comprenden cerca del 71% de la superficie nacional (MGAP, DIEA, 2000). La ganadería extensiva es la principal actividad económica que se desarrolla sobre las praderas de nuestro país (MGAP, DIEA, 2000), aproximadamente 13,5 millones de hectáreas del territorio nacional están destinadas a pasturas permanentes (MGAP, DIEA, 2000). Además de brindar beneficios con valor de mercado, los pastizales proveen importantes servicios ecosistémicos. Entre éstos, las praderas contribuyen en el ciclado de nutrientes, secuestran grandes cantidades de carbono, regulan el intercambio de energía entre la superficie y la atmósfera, disminuyen las pérdidas de suelo por erosión, proveen hábitats a numerosos organismos y concentran gran diversidad de especies (Sala y Paruelo, 1997). Se estima que de las 2450 especies vegetales descritas para Uruguay, las praderas presentan una riqueza de aproximadamente 2000 especies, de las cuales 400 de ellas pertenecen a la familia de las gramíneas (Del Puerto, 1993). Sin embargo, el conocimiento acerca de su estructura, dinámica y respuesta a factores ambientales y a perturbaciones antrópicas aún es escaso.

Durante las últimas décadas, la actividad humana ha provocado notorios cambios en las praderas naturales, siendo el uso pastoril, forestal y agrícola las actividades de mayor impacto sobre estos ecosistemas. El pastoreo con herbívoros domésticos representa la más antigua intervención antrópica a escala regional. La generación de conocimiento acerca del impacto del pastoreo sobre los diferentes procesos y componentes de los ecosistemas es

imprescindible para desarrollar pautas de manejo que compatibilicen objetivos de conservación y de producción.

Los efectos del pastoreo pueden estudiarse en los distintos niveles de organización y escalas de análisis. Es posible trabajar a nivel de planta individual, de comunidad o ecosistema, y a escala de parche, de paisaje o región. Es importante mencionar que el efecto de pastoreo es variable, ya que depende de factores climáticos, edáficos, del manejo del sitio y de la historia de uso.

A nivel ecosistémico, la herbivoría por ganado doméstico altera la manera según la cual el ecosistema intercambia materia y energía con el ambiente. Un aspecto clave del funcionamiento ecosistémico es la productividad primaria neta aérea (PPNA). En un estudio realizado en Uruguay con el objetivo de evaluar los efectos del pastoreo sobre la productividad primaria, se observó un aumento de un 51 % en la PPNA de la pradera pastoreada, en comparación con aquella clausurada al ganado (Altesor *et al.*, 2005). Sin embargo, cuando en la exclusión se simuló el pastoreo mediante el corte de biomasa aérea, la PPNA fue aún mayor (PPNA de simulación de pastoreo 29 % mayor que la parcela pastoreada) (Altesor *et al.*, 2005).

El pastoreo a nivel de comunidad promueve cambios florísticos que generalmente resultan en la sustitución de especies (Altesor *et al.*, 1998; Altesor *et al.*, 2005; Rodríguez *et al.*, 2003). En pastoreo permanente, son favorecidas ciertas especies que aumentan su frecuencia y/o abundancia (especies crecientes en pastoreo). Son especies que poseen hábito de crecimiento postrado, que concentran su biomasa al ras del suelo y exploran el espacio horizontalmente. En Uruguay, las gramíneas más comunes con estas características son *Paspalum notatum*, *Axonopus affinis* y *Stenotaphrum secundatum*. Por otro lado, bajo condiciones de exclusión del ganado doméstico, predominan gramíneas de crecimiento erecto, como por ejemplo *Coelorachis selloana*, *Stipa neesiana* y *Piptochaetium stipoides* (especies decrecientes en pastoreo). Otra observación importante de mencionar, es que en nuestro país, así como en otras praderas de la región, se ha observado que el pastoreo tiende a incrementar la riqueza de especies vegetales (Facelli *et al.*, 1988; Altesor *et al.*, 1998; Rodríguez *et al.*, 2003; Altesor *et al.*, 2002; Altesor *et al.*, 2005).

En ocasiones, para poder explicar ciertos patrones que se observan a nivel ecosistémico o de comunidad, es necesario recurrir a estudios en el nivel de planta individual. Esta relación que existiría entre niveles de organización no adyacentes fue planteada por numerosos autores (Lavorel y Garnier 2002; Garnier *et al.* 2004; McGill *et al.* 2006; Westoby y Wright 2006; Leoni *et al.*, 2009). En este sentido, Leoni *et al.* (2009) intentaron explicar los patrones de productividad primaria que se observaban en Altesor *et al.* (2005), a partir del estudio de atributos a nivel de la planta individual. Para ello, los autores evaluaron, bajo las mismas condiciones experimentales y sin restricciones de recursos, las tasas de crecimiento relativo (TCR) de especies crecientes y decrecientes en respuesta al pastoreo. Encontraron que las especies decrecientes registraron mayores TCRs por un corto período de tiempo. A lo largo del experimento las TCRs de estas especies fueron disminuyendo significativamente, mientras que las crecientes mantuvieron constante esta variable. Esto condujo a que al final del experimento, las especies crecientes tuvieran mayor TCR que las decrecientes. En Leoni *et al.* (2009) se encontró que los distintos atributos asociados a las especies crecientes y decrecientes, explicarían las diferencias que existen entre las TCRs de las mismas. Los atributos relacionados con las especies crecientes en pastoreo fueron la elevada tasa de macollaje y producción de hojas verdes, mayor área específica foliar y número total de hojas, alta proporción de raíces y de hojas respecto al peso total de la planta. En cuanto a las especies decrecientes, se asociaron atributos tales como alta tasa de senescencia y de elongación foliar, mayor biomasa tanto reproductiva como total (Leoni *et al.*, 2009). Estos atributos que se asociaron a las especies decrecientes explican la reducción de su TCR a lo largo del tiempo. Las diferencias a nivel de especies entre las TCRs podrían explicar las diferencias de PPNA a nivel ecosistémico reportadas en Altesor *et al.* (2005) (Leoni *et al.*, 2009).

Por otra parte, las diferencias entre las TCRs de las especies estarían relacionadas con la disponibilidad de recursos en el ambiente (Poorter, 1989) y con las distintas perturbaciones que deben tolerar. En este sentido, en pastizales bajo régimen de pastoreo y de clausura existen notorias diferencias en cuanto a la disponibilidad de agua, nutrientes y luz. En sistemas pastoreados existe mayor disponibilidad de luz debido a la altura de la

vegetación al ras del suelo. Además, el pastoreo altera el contenido de nutrientes del suelo, tal como el nitrógeno, debido a las deposiciones de orina y heces lo cual conduce a diferencias a nivel de este nutriente entre sistemas de pastoreo y clausura (Piñeiro, 1999). Por otra parte, en Altesor *et al.* (2006) se observó que en sistemas pastoreados el contenido de agua en el suelo es menor, en comparación con clausuras al ganado, por lo cual el agua podría ser uno de los recursos limitantes en pastizales bajo pastoreo. Por otro lado, en las exclusiones a la herbivoría por ganado doméstico, la altura de la vegetación es tal que la luz se torna un recurso limitante para las especies, mientras que existe mayor disponibilidad de agua que en sistemas bajo pastoreo (Altesor *et al.*, 2006). Posiblemente las especies tengan ciertas estrategias para tolerar las disponibilidades de recursos y las perturbaciones del ambiente. En este contexto, es que se propone explorar los efectos de estos recursos sobre las tasas de crecimiento relativo en gramíneas de pastizales naturales.

Objetivos del trabajo.

Objetivo general

El objetivo general de este trabajo fue analizar el efecto de la defoliación y la disponibilidad de recursos sobre dos variables de respuesta (tasa de crecimiento relativo y tasa de senescencia) en una especie creciente en pastoreo (*Axonopus affinis* Chase) y otra decreciente (*Coelorachis selloana* (Hack.) A. Camus).

Objetivos específicos

- Analizar cómo varía la tasa de crecimiento relativo y la tasa de senescencia en respuesta a la defoliación en *Axonopus affinis* y *Coelorachis selloana*.
- Analizar el efecto de la disponibilidad de agua sobre la tasa de crecimiento relativo y tasa de senescencia en *Axonopus affinis* y *Coelorachis selloana*.
- Analizar el efecto de la disponibilidad de luz sobre la tasa de crecimiento relativo y tasa de senescencia en *Axonopus affinis* y *Coelorachis selloana*.
- Explorar el efecto de las interacciones entre la defoliación, agua, nitrógeno y luz sobre la tasa de crecimiento relativo en *Axonopus affinis* y *Coelorachis selloana*.

- Evaluar si *Axonopus affinis* y *Coelorachis selloana* difieren en cuanto a su respuesta frente a la defoliación y a la disponibilidad de recursos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El trabajo de campo se realizó en el establecimiento “El Relincho”, localizado en Ecilda Paullier, departamento de San José (31° 54’S, 58° 15’W). La precipitación media anual de los últimos 40 años correspondió a 1099 mm, y la temperatura media anual para el mismo período fue de 17.4 °C (Anon, 2005). Este sitio cuenta con aproximadamente 500 hectáreas de extensión de pastizal natural, donde la herbivoría conduce a dos estratos principales, siendo uno denso y bajo (aproximadamente 5 centímetros de alto), mientras que otro es relativamente alto, compuesto por gramíneas y plantas leñosas. Las gramíneas de metabolismo C₄ dominan toda el área (Altesor *et al.*, 2005, 2006).

Obtención de muestras en el campo

Se colectaron dos especies de gramíneas nativas de metabolismo C₄ en dos parcelas contiguas dentro del establecimiento. En una parcela bajo pastoreo continuo, se colectaron “ramets” de *Axonopus affinis* (especie creciente en régimen de pastoreo), separados entre sí al menos cinco metros. En el área adyacente clausurada al ganado doméstico por aproximadamente 14 años, se colectaron maciegas distribuidas en el espacio de *Coelorachis selloana*, especie decreciente en pastoreo. La selección de especies fue basada en estudios previos que exploraron las tasas de crecimiento relativo de especies crecientes y decrecientes en pastoreo (Leoni *et al.*, 2009). *Axonopus affinis* y *Coelorachis selloana* fueron especies notoriamente contrastantes en cuanto a la tasa de crecimiento relativo y otros atributos que se asociaron a la misma (Leoni *et al.*, 2009).

Obtención de muestras en el invernáculo

El material que se colectó en el campo fue trasladado a un invernáculo, donde se realizó la separación de los individuos de cada especie. Los ejemplares se plantaron en macetas individuales con arena de río lavada y se mantuvieron en óptimas condiciones de crecimiento, sin limitación de luz, agua y nutrientes. Fueron regadas periódicamente con agua de clorada hasta alcanzar la capacidad de campo y fertilizadas semanalmente con 50 ml de solución nutritiva Hoagland. Esta solución consiste en agua destilada y sales minerales con los nutrientes esenciales para el crecimiento de las plantas. Luego de un período de adaptación de aproximadamente 20 días, todos los individuos fueron plantados en macetas de polietileno de igual tamaño, de 12 cm de diámetro y 2,5 kilos de arena. Después de una segunda etapa de adaptación, se seleccionaron los ejemplares de tamaño similar para lograr la mayor homogeneidad posible entre los ejemplares de la misma especie. De esta manera, se obtuvieron 112 plantas en total, 56 de cada especie.

Diseño experimental

Se realizó un diseño experimental factorial fraccionado, el cual permite estudiar simultáneamente el efecto de dos o más factores. En diseños factoriales, cada factor (variable independiente) puede tomar dos o más niveles y cada tratamiento o condición experimental, consiste en la combinación de los distintos niveles de cada uno de los factores. En un diseño experimental factorial fraccionado no se contemplan todas las posibles combinaciones, sino que se considera un subgrupo de las mismas, que dependerá del objetivo de trabajo (Fowler, *et al.* 1998). El diseño experimental incluyó cuatro factores, defoliación, agua, nitrógeno y luz, a dos niveles cada uno, aplicados a dos especies de gramíneas nativas de metabolismo C₄ (*Axonopus affinis* y *Coelorachis selloana*). Del total de combinaciones posibles ($2^4=16$), se seleccionaron 11 tratamientos (Tabla 1). El criterio de selección consistió en establecer un tratamiento control y realizar la elección de aquellos tratamientos que diferían del control por uno o dos niveles. El tratamiento control coincide

con la condición en que estaban las plantas en el período de aclimatación, sin corte y sin restricción de recursos (agua y luz).

Se asignaron 12 ejemplares de cada especie para cada uno de los tratamientos. Para lograr la mayor homogeneidad posible de las condiciones ambientales entre los ejemplares, cada tratamiento se estableció en bloques separados dentro de los cuales cada planta fue rotando de sitio dentro del bloque. De esta manera, es posible suponer que todas las unidades experimentales dentro del bloque son afectadas de igual manera por el tratamiento.

Tabla 1. Tratamientos del experimento con sus respectivos niveles de cada factor.

Factor →	Defoliación		Agua		Nitrógeno		Luz	
Nivel de Factor →	Sin corte de biomasa	Con corte de biomasa	Estrés hídrico	Capacidad de campo	Sin enriquecimiento de nitrógeno	Con enriquecimiento de nitrógeno	Exposición parcial de luz	Exposición total de luz
Código del Tratamiento ↓								
C+H2O+N-L-		x		x	x		x	
C+H2O+N-L+		x		x	x			x
C+H2O-N-L+		x	x		x			x
C-H2O-N-L+	x		x		x			x
C-H2O+N-L-	x			x	x		x	
C-H2O-N-L-	x		x		x		x	
C-H2O+N-L+	x			x	x			x
C+H2O+N+L+		x		x		x		x
C-H2O+N+L+	x			x		x		x
C-H2O-N+L+	x		x			x		x
C-H2O+N+L-	x			x		x	x	

Los niveles del factor defoliación fueron sin corte y con corte de biomasa. Este último se realizó cortando manualmente la mitad de las láminas de las hojas de los ejemplares una única vez al inicio del experimento. En los tratamientos con estrés hídrico se regó la cantidad de agua necesaria para alcanzar el 5 % del peso seco del sustrato. Por otro lado, en los que no se encuentran en condiciones de estrés hídrico, se regó la cantidad de agua necesaria para alcanzar la capacidad de campo (10% del peso seco del sustrato en suelos arenosos) (Lambers *et al.*, 2008). En lo que refiere al nitrógeno, se consideraron dos niveles que consistieron en tratamientos sin enriquecimiento de nitrógeno y con enriquecimiento de este nutriente. Este último nivel se realizó mediante la adición de 0.18 g de urea por maceta. Los niveles del factor luz fueron exposición total y parcial a la luz. La restricción de

luz fue mediante la colocación de una malla-sombra, la cual permitió el pasaje de aproximadamente el 50% de luz incidente. Para ambos niveles de este factor, se realizaron mediciones de la radiación incidente mediante un radiómetro de barra que abarca exclusivamente la radiación fotosintéticamente activa (400-700 nm). Se registró un promedio de $758 \mu\text{MOL m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para la condición de exposición total a la luz y $333 \mu\text{MOL m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para el caso de restricción de este recurso.

El día de montaje del experimento, se seleccionaron al azar cuatro ejemplares por especie para considerar el estado inicial de las plantas (t_0). Durante el experimento, se realizaron tres cosechas en total, una cada diez días. En cada cosecha se seleccionaron de manera aleatoria cuatro ejemplares de ambas especies correspondientes a cada uno de los once tratamientos.

Procesamiento de las muestras

En el laboratorio, cada individuo fue separado en raíz, estolón o rizoma, hojas verdes, hojas secas e inflorescencias. El peso seco de cada fracción fue determinado mediante la utilización de una balanza digital de precisión (0.01 g), luego de 48 horas de secado en estufa a 70 °C.

Variables de respuesta

Para explorar el efecto de la defoliación y la disponibilidad de recursos en *A. affinis* y *C. selloana* se calcularon dos variables de respuesta, la tasa de crecimiento relativo (TCR) y la tasa de senescencia.

Tasa de crecimiento relativo.

La tasa de crecimiento relativo (TCR) representa el incremento de la biomasa de la planta por unidad de masa existente en un periodo de tiempo. Se determinó mediante la pendiente de la regresión lineal del logaritmo natural del peso seco total, en función del tiempo comprendido entre la primera y la última cosecha (Hoffman y Poorter, 2002). La TCR está dada por la siguiente relación:

$$TCR = \frac{\ln (P_2) - \ln (P_1)}{t_2 - t_1} ;$$

donde, P_1 y P_2 son los pesos secos de la planta en los tiempos t_1 y t_2 , respectivamente.

Tasa de senescencia.

La tasa de senescencia representa el incremento de la biomasa de hojas senescentes relativo a la biomasa verde total por unidad de tiempo. Esta variable fue calculada mediante la relación:

$$TS = ((P_{s1} - P_{s0})/P_{v0}) / (t_1 - t_0) ;$$

donde, P_{s0} y P_{s1} representan los pesos secos de las hojas senescentes para los tiempos t_0 y t_1 respectivamente, y P_{v0} el peso seco de las hojas verdes para t_0 . La diferencia entre t_1 y t_0 representa el tiempo transcurrido entre la primera cosecha y la última.

Análisis de datos

Para cada especie, se calculó la tasa de crecimiento relativo (TCR) y la tasa de senescencia (TS) de cada tratamiento y de cada nivel de factor. En lo que refiere al análisis estadístico, se utilizaron pruebas no paramétricas con el Software InfoStat (2008), debido a que no se cumplieron las premisas para llevar a cabo un análisis ANOVA. Cuando se realizó la comparación entre dos muestras se utilizó la prueba de Mann Whitney, mientras que para los casos en los cuales la comparación incluyó más de dos muestras se realizó la prueba de Kruskal-Wallis. Por otro lado, se exploró el efecto de las interacciones entre dos factores sobre las TCRs de las especies mediante un análisis cualitativo, ya que no se cumplieron los supuestos para realizar un análisis paramétrico. Para ello, se utilizó el método gráfico como herramienta de interpretación (León y Montero, 2001).

RESULTADOS

Debido a errores en la manipulación del agregado de urea, se descartaron todos los tratamientos enriquecidos con nitrógeno. Por lo tanto, todos los cálculos se realizaron en base a siete tratamientos (Tabla 2), ya que cuatro de los once establecidos incluían el nivel de agregado de este nutriente (N+). Consecuentemente, no se realizaron los análisis de los efectos del factor fertilización ni sus interacciones con los demás factores.

Tabla 2. Tratamientos del experimento que se consideraron para el análisis de los resultados.

Factor →	Defoliación		Agua		Nitrógeno		Luz	
Nivel de Factor →	Sin corte de biomasa	Con corte de biomasa	Estrés hídrico	Capacidad de campo	Sin enriquecimiento de nitrógeno	Con enriquecimiento de nitrógeno	Exposición parcial de luz	Exposición total de luz
Código del Tratamiento ↓								
C+H ₂ O+N-L-		x		x	x		x	
C+H ₂ O+N-L+		x		x	x			x
C+H ₂ O-N-L+		x	x		x			x
C-H ₂ O-N-L+	x		x		x			x
C-H ₂ O+N-L-	x			x	x		x	
C-H ₂ O-N-L-	x		x		x		x	
C-H ₂ O+N-L+	x			x	x			x

Variable de respuesta: tasa de crecimiento relativo (TCR)

Tratamientos

En lo que refiere a la tasa de crecimiento relativo de los siete tratamientos que se tomaron en cuenta para el análisis de los resultados, se observó que *Axonopus affinis* registró su máxima TCR promedio de 8,43 mg/g.d en la situación control (C-H₂O+N-L+), mientras que la mínima fue de 1,96 mg/g.d en el tratamiento C-H₂O+N-L- (Figura 1). Por otro lado, *Coelorachis selloana* registró su máxima TCR promedio de 3,85 mg/g.d en el tratamiento C+H₂O+N-L+, mientras que la mínima fue de 0,92 mg/g.d en el tratamiento C+H₂O-N-L+ (Figura 1). En todos los tratamientos *A. affinis* registró mayores valores de TCR que *C. selloana* (Figura 1).

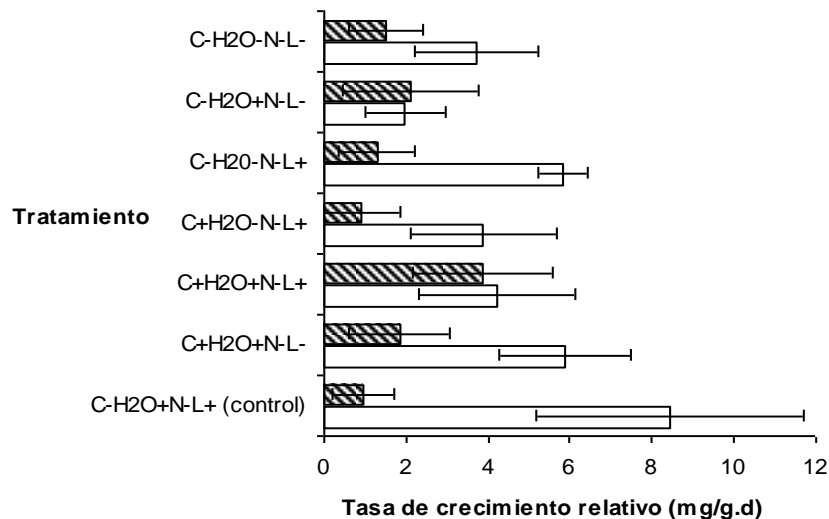


Figura 1. Tasa de crecimiento relativo en respuesta a los tratamientos para *Axonopus affinis* (□) y *Coelorachis selloana* (▨). (C-=sin corte; C+=con corte; H₂O-=estrés hídrico; H₂O+=sin estrés hídrico (capacidad de campo); N-=sin fertilización; L-=exposición parcial a la luz (restricción del 50% de la luz incidente); L+=exposición total a la luz). Las barras representan el error estándar de la media

Efecto de cada factor sobre la TCR

a) Efecto de la defoliación

a.1) Efecto de la defoliación en *Axonopus affinis*

A. affinis registró una TCR promedio de 4.96 mg/g.d para el nivel sin corte, mientras que 4.65 mg/g.d para la condición de corte (Figura 2). Para esta especie no existen diferencias significativas entre las TCR con y sin defoliación ($W=173$; $p=0.963$).

a.2) Efecto de la defoliación en *Coelorachis selloana*

C. selloana obtuvo una media de 1.46 mg/g.d para el nivel sin corte, mientras que 2.20 mg/g.d para la condición de corte (Figura 2). No existen diferencias significativas entre las TCR con y sin defoliación ($W=184$; $p=0.632$).

a.3) Comparación entre especies del efecto de la defoliación

Al realizar la comparación interespecífica se observó que *A. affinis* registró una TCR significativamente mayor que *Coelorachis selloana*, tanto para el nivel sin corte ($W=342$; $p=0.003$) como para la situación de corte ($W=186$; $p=0.038$) (Figura 2).

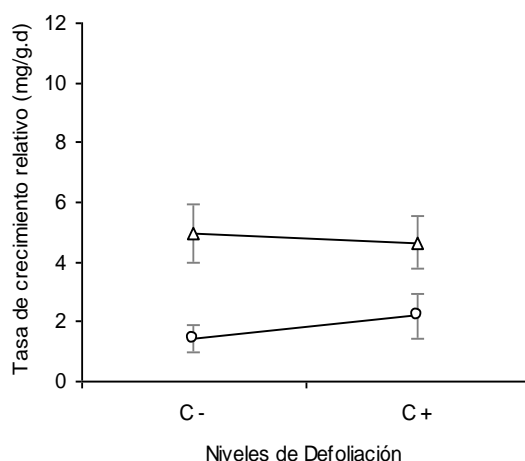


Figura 2. Tasas de crecimiento relativo de *Axonopus affinis* (Δ) y *Coelorachis selloana* (○) en respuesta a la defoliación (sin corte: C -; con corte: C +). Las barras representan el error estándar de la media.

b) Efecto del agua

b.1) Efecto del agua en *Axonopus affinis*

En condiciones de estrés hídrico y sin estrés, las TCRs de *Axonopus affinis* registraron un promedio de 4.47 y 5.09 mg/g.d, respectivamente (Figura 3). Según la prueba estadística realizada, no existen diferencias significativas entre las TCRs de ambos niveles de agua ($W=170.5$; $p=0.8709$).

b.2) Efecto del agua en *Coelorachis selloana*

En *C. selloana* se observó una TCR promedio de 1.24 mg/g.d para la situación de estrés hídrico y una media de 2.18 mg/g.d para el nivel sin estrés (Figura 3). No existen diferencias significativas entre las TCRs de ambos niveles de agua ($W= 162.5$; $p=0.5818$).

b.3) Comparación entre especies del efecto estrés hídrico

A. affinis registra una TCR significativamente mayor que *C. selloana*, tanto para estrés hídrico ($W=205$; $p=0.0014$) así como para la condición sin estrés ($W=324.5$; $p=0.0216$) (Figura 3).

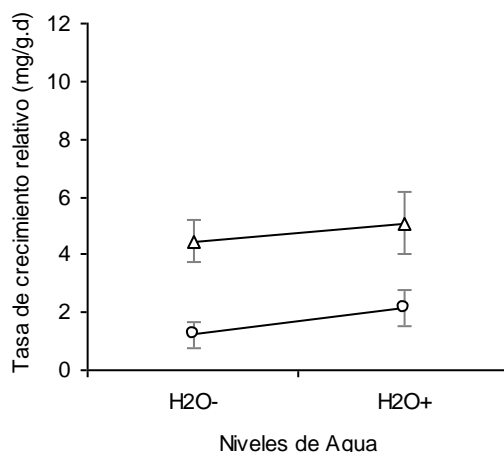


Figura 3. Tasas de crecimiento relativo de *Axonopus affinis* (Δ) y *Coelorachis selloana* (○) en respuesta al factor agua (sin estrés hídrico: H₂O-; con estrés hídrico: H₂O+). Las barras representan el error estándar de la media.

c) Efecto de la luz

c.1) Efecto de la luz en *Axonopus affinis*

La TCR promedio de *A. affinis* fue de 3.82 mg/g.d para aquellos ejemplares que estuvieron bajo restricciones de este recurso, mientras que bajo exposición total de luz, esta variable de respuesta obtuvo una media de 5.78 mg/g.d (Figura 4). Según la prueba estadística realizada, no existen diferencias significativas entre los valores de TCR para ambos niveles de luz ($W=144$; $p=0.1636$).

c.2) Efecto de la luz en *Coelorachis selloana*

C. selloana registró una TCR promedio de 1.81 mg/g.d para el nivel de restricción de luz, mientras que 1.75 mg/g.d para la condición de exposición total de este recurso (Figura 4). No existen diferencias significativas entre los valores de TCR para ambos niveles de luz ($W=175$; $p=0.9618$).

c.3) Comparación entre especies del efecto de la luz.

A. affinis registra una TCR significativamente mayor que *C. selloana*, tanto para exposición parcial de luz ($W=181.5$; $p=0.0655$), así como para la exposición total de este recurso ($W=352$; $p=0.0009$) (Figura 4).

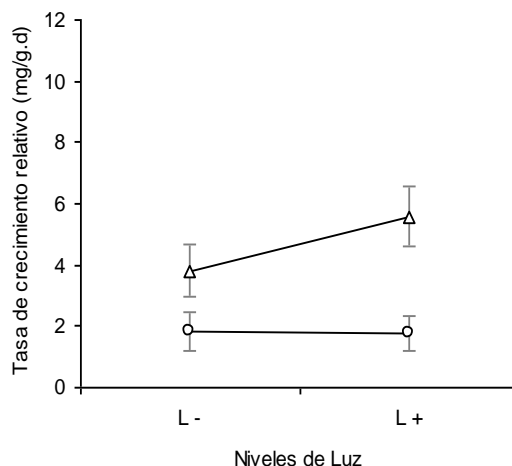


Figura 4. Tasas de crecimiento relativo de *Axonopus affinis* (Δ) y *Coelorachis selloana* (\circ) en respuesta al factor luz (exposición parcial a la luz: L -; exposición total a la luz: L+). Las barras representan el error estándar de la media.

Análisis cualitativo del efecto de las interacciones entre los factores sobre la TCR.

a) Interacciones entre los factores en *Axonopus affinis*

a.1) Interacción entre luz y defoliación

Bajo el efecto del corte, la exposición a la luz total disminuye los valores de TCR, mientras que sin corte la exposición a la luz total incrementa los valores de esta variable de respuesta (Figura 5.a).

a.2) Interacción entre agua y defoliación

En condiciones de estrés hídrico, el corte disminuye el valor promedio de la TCR, mientras que sin estrés hídrico el corte parecería no afectar a esta variable de respuesta (Figura 5.b).

a.3) Interacción entre luz y defoliación

La exposición a la luz total parecería incrementar los valores promedios de TCR, ya sea en condiciones de estrés hídrico como en la situación de capacidad de campo (Figura 5.c). Sin embargo, se observó que con restricción de luz, la TCR promedio es mayor bajo estrés hídrico en comparación con la situación sin estrés. En condiciones de exposición total a la luz, la TCR promedio es mayor bajo capacidad de campo en comparación con la situación de estrés hídrico (Figura 5.c).

b) Interacciones entre los factores en *Coelorachis selloana*

b.1) Interacción entre luz y defoliación

En condiciones de restricción de luz, el corte parecería no afectar la TCR promedio (Figura 5.d). Sin embargo, bajo exposición a la luz total, el corte incrementaría esta variable en comparación con el nivel sin corte (Figura 5.d).

b.2) Interacción entre agua y defoliación

Parecería ser que no hay interacción entre agua y defoliación en *C. selloana* ya que los promedios de las TCRs para las distintas condiciones son similares por existir solapamiento de los errores estándar (Figura 5.e).

b.3) Interacción entre luz y defoliación

No existiría interacción entre luz y defoliación en *C. selloana* ya que los promedios de las TCRs para las distintas condiciones son similares por existir solapamiento de los errores estándar (Figura 5.f).

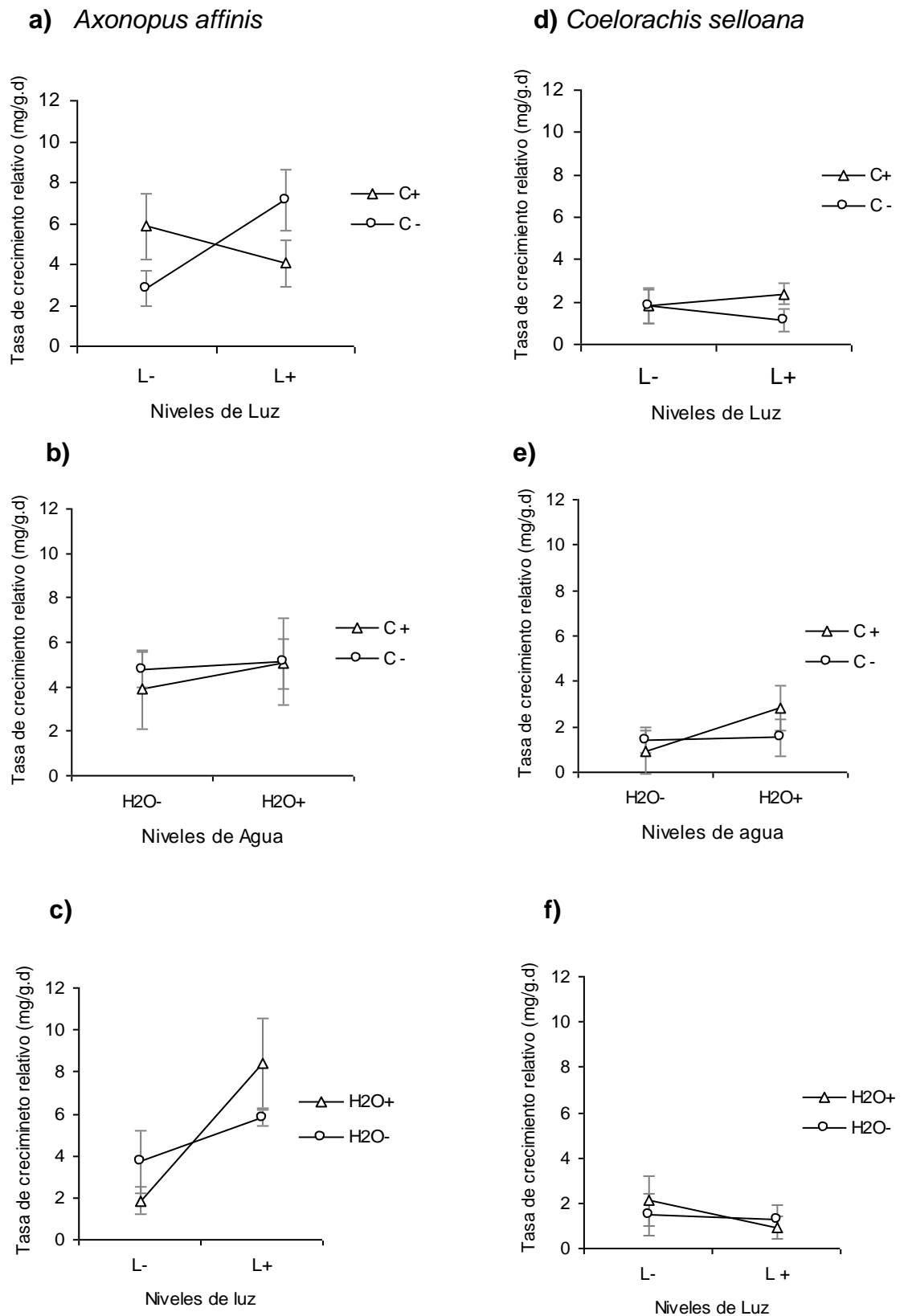


Figura 5. Tasa de crecimiento relativo en respuesta a la interacción entre los factores (defoliación, agua y luz). En barras se representa el error estándar de las medias **a)** Interacción entre los niveles de luz (L-: restricción del 50% de la luz incidente; L+: sin restricción de luz) y los niveles de defoliación (C-: sin corte; C+: con corte) para *Axonopus affinis*. **b)** Interacción

entre los niveles de agua (H₂O-: estrés hídrico; H₂O+: sin estrés hídrico) y los niveles de defoliación (C-: sin corte; C+: con corte) para *Axonopus affinis*. **c)** Interacción entre los niveles de luz (L-: restricción del 50% de la luz incidente; L+: sin restricción de luz) y los niveles de defoliación (C-: sin corte; C+: con corte) para *Axonopus affinis*. **d)** Interacción entre los niveles de luz (L-: restricción del 50% de la luz incidente; L+: sin restricción de luz) y los niveles de defoliación (C-: sin corte; C+: con corte) para *Coelorachis selloana*. **e)** Interacción entre los niveles de agua (H₂O-: estrés hídrico; H₂O+: sin estrés hídrico) y los niveles de defoliación (C-: sin corte; C+: con corte) para *Coelorachis selloana*. **f)** Interacción entre los niveles de luz (L-: restricción del 50% de la luz incidente; L+: sin restricción de luz) y los niveles de la defoliación (C-: sin corte; C+: con corte) para *Coelorachis selloana*.

Variable de respuesta: tasa de senescencia (TS)

Tratamientos

En lo que refiere a las tasas de senescencia de los tratamientos, se observó que en *Axonopus affinis* no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos (H=8.91; p=0.1552). Esta especie registró el máximo promedio de esta variable en el tratamiento C-H₂O-N-L+, siendo este valor 16,67 mg/g.d, mientras que el mínimo fue de 3,07 mg/g.d en el tratamiento C-H₂O+N-L- (Figura 8). Por otro lado, en *Coelorachis selloana* se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos (H=13.99; p=0.0296). Esta especie registró su máxima TS en el mismo tratamiento que *A. affinis* (C-H₂O-N-L+), siendo este valor 36,35 mg/g.d, mientras que la mínima fue de 2,15 mg/g.d en el tratamiento C+H₂O+N-L- (Figura 8).

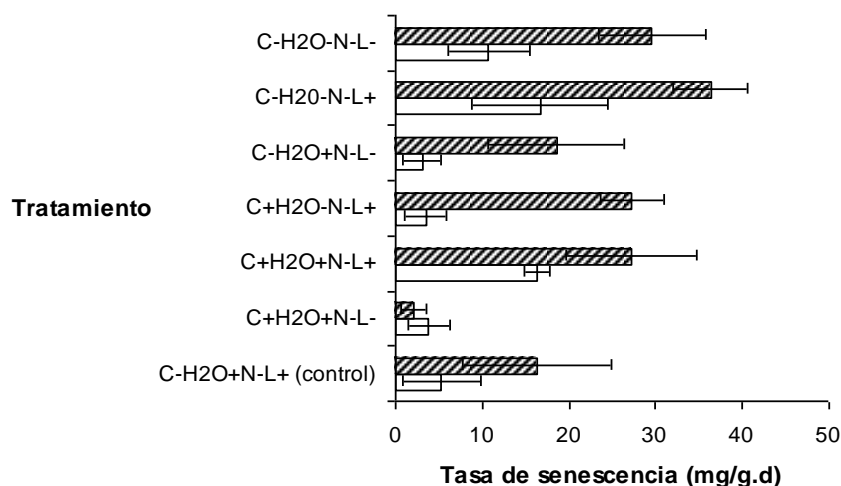


Figura 8. Tasa de senescencia de cada tratamiento para *Axonopus affinis* (□) y *Coelorachis selloana* (▨). (C-=sin corte; C+=con corte; H₂O-=estrés hídrico; H₂O+=sin estrés hídrico (capacidad de campo); N-=sin fertilización; L-=exposición parcial a la luz (restricción del 50% de la luz incidente); L+=exposición total a la luz). Las barras representan el error estándar de la media.

Efecto de cada factor sobre la TS

a) Efecto de la defoliación

a.1) Efecto de la defoliación en *Axonopus affinis*

Las TS promedio correspondientes a los niveles de defoliación fueron 8,94 mg/g.d para el corte y 2,63 mg/g.d para el nivel sin corte (Figura 9). El análisis estadístico realizado señala que existen diferencias significativas entre ambos niveles de este factor ($W=132$; $p=0.0459$).

a.2) Efecto de la defoliación en *Coelorachis selloana*

En *C. selloana* la TS registró una media de 21.50 mg/g.d bajo el efecto del corte y 23.24 mg/g.d sin este efecto (Figura 9). No se observan diferencias significativas entre estos dos niveles de defoliación ($W=147$; $p=0.2098$).

a.3) Comparación entre especies del efecto de la defoliación

Existen diferencias significativas entre las TS de las especies, siendo esta variable mayor en *C. selloana*, tanto bajo el efecto del corte ($W=104$; $p=0.0068$) así como en el nivel sin corte. ($W=181$; $p=0.0017$).

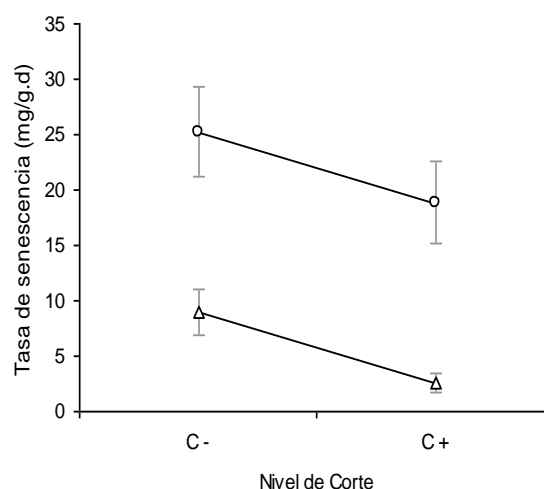


Figura 9. Tasas de senescencia promedio de *Axonopus affinis* (Δ) y *Coelorachis selloana* (○) en respuesta al factor defoliación (sin corte: C -; con corte: C+). Las barras representan el error estándar de la media.

b) Efecto del agua

b.1) Efecto del agua en *Axonopus affinis*

En situación de estrés hídrico *A. affinis* registró una TS promedio de 10.31 mg/g.d, mientras que en condiciones sin estrés hídrico esta variable fue de 2.19 mg/g.d (Figura 10). Según la prueba estadística realizada, existen diferencias significativas entre los valores de TS de ambos niveles de agua ($W=227$; $p=0.0111$).

b.2) Efecto del agua en *Coelorachis selloana*

Respecto a *C. selloana*, se observó una TS promedio de 31.08 mg/g.d para la situación de estrés hídrico y una media de 16.06 mg/g.d para el nivel sin estrés (Figura 10). Existen diferencias significativas entre los valores de TS para ambos niveles de agua ($W=233.5$; $p=0.0057$).

b.3) Comparación entre especies del efecto del agua

Existen diferencias significativas entre las TS de las especies, siendo esta variable mayor en *C. selloana* en situación de estrés hídrico ($W=89$; $p=0.0004$) así como en la condición sin estrés ($W=178$; $p=0.001$).

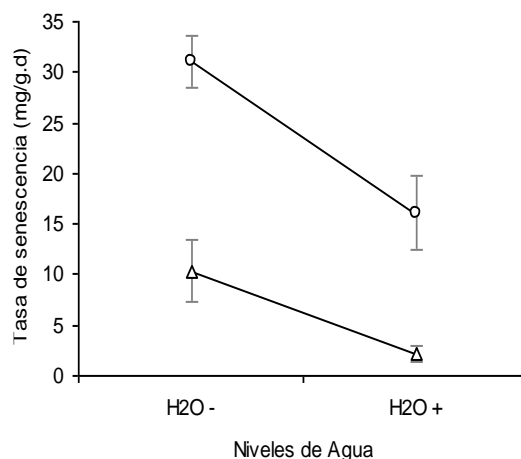


Figura 10. Tasas de senescencia de *Axonopus affinis* (Δ) y *Coelorachis selloana* (○) en respuesta al factor agua (estrés hídrico: H₂O-; sin estrés: H₂O+). Las barras representan el error estándar de la media.

c) Efecto de la luz

c.1) Efecto de la luz en *Axonopus affinis*

La TS promedio de *A. affinis* fue de 5.55 mg/g.d para aquellos ejemplares que estuvieron bajo restricciones de este recurso, mientras que bajo exposición total de luz, esta variable de respuesta obtuvo una media de 6.74 mg/g.d (Figura 11). Según la prueba estadística realizada, no existen diferencias significativas entre las TS de ambos niveles de luz ($W=170.5$; $p=0.8679$).

c.2) Efecto de la luz en *Coelorachis selloana*

C. selloana registró una TS promedio de 16.76 mg/g.d para el nivel de restricción de luz, mientras que 26.80 mg/g.d para la condición de exposición total de este recurso (Figura 11). No existen diferencias significativas entre las TS de ambos niveles de luz ($W=134.5$; $p=0.0666$).

c.3) Comparación entre especies del efecto de la luz.

Existen diferencias significativas entre las TS de las especies, siendo esta variable de respuesta mayor en *C. selloana*, tanto para exposición parcial de la luz ($W=117$; $p=0.0537$) así como para exposición total ($W=158$; $p=0.0001$).

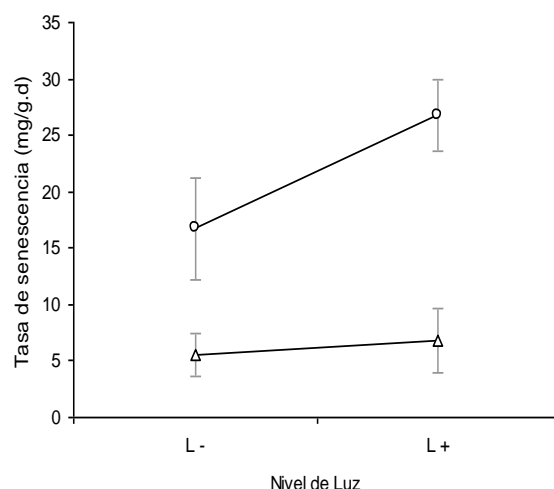


Figura 11. Tasas de senescencia de *Axonopus affinis* (Δ) y *Coelorachis selloana* (○) en respuesta al factor luz (exposición parcial a la luz: L-; exposición total a la luz: L+). Las barras representan el error estándar de la media.

DISCUSIÓN

Los resultados del experimento muestran que la tasa de crecimiento relativo de la especie creciente bajo pastoreo (*A. affinis*) responde de forma distinta ante la defoliación y ante la disponibilidad de recursos, en comparación con la especie decreciente frente al pastoreo (*C. selloana*). Sin embargo, en lo que refiere a la tasa de senescencia se observó una respuesta similar en ambas especies. Por otro lado, para todas las condiciones experimentales *A. affinis* registró mayor tasa de crecimiento relativo y menor tasa de senescencia que *C. selloana*.

En lo que refiere a la defoliación, se observó que *A. affinis* obtuvo valores de TCR similares para ambos niveles (con corte y sin corte), por lo cual este factor parecería no afectar su tasa de crecimiento. En condiciones de campo *A. affinis* aumenta su frecuencia y abundancia en sitios pastoreados, donde presenta constante remoción de biomasa por parte del ganado doméstico. En este contexto, posiblemente esta perturbación no afecte su crecimiento debido a las estrategias que posee para tolerar la herbivoría por ganado doméstico. Las especies crecientes en pastoreo tienen ciertas características que le permiten tolerar actividad del ganado (remoción de biomasa, pisoteo, entre otras), tales como concentrar su biomasa al ras del

suelo, explorar el espacio horizontalmente, poseer alta tasa de macollaje y de producción de hojas verdes (Leoni *et al.*, 2009; Rodríguez *et al.*, 2003).

Si bien para el caso de *C. selloana* no se encontraron diferencias significativas entre las TCR de ambos niveles de defoliación (con corte y sin corte), los resultados muestran que sin corte de biomasa, el promedio de esta variable es menor que en condiciones de corte. Además, la tasa de senescencia en esta especie es menor en situación de corte. Diversos estudios sugieren que luego de cierto tiempo, la defoliación genera mayor demanda por parte de los tejidos aéreos, observándose aumentos del potencial de agua de las hojas y de absorción de nutrientes (McNaughton y Chapin, 1985). En este contexto, la defoliación puede promover el crecimiento por estimulación de la fotosíntesis (Wallace *et al.*, 1984) y remoción de biomasa seca (Hilbert *et al.*, 1981; Oosterheld y McNaughton, 1991). Otros trabajos que abordaron esta temática como Oosterheld y McNaughton (1988), encontraron que luego de dos semanas de experimento las TCRs de las plantas sometidas a tratamientos con corte de biomasa fueron mayores que las que no presentaron corte. Sin embargo, al comienzo del experimento el resultado fue exactamente opuesto. En este marco, es importante mencionar que el tiempo debe ser considerado como una variable sumamente importante para estudiar la respuesta de la planta individual a la defoliación (Hilbert *et al.*, 1981; Ferraro y Oosterheld, 2002). Es posible que durante el experimento la defoliación tienda a aumentar la TCR en *C. selloana* por impedir que se acumulen ciertos efectos de los atributos asociados a esta especie, como el efecto del auto-sombreado (Leoni *et al.*, 2009). Por lo tanto, la tendencia obtenida en este trabajo podría deberse a que, durante el experimento la defoliación disminuye la tasa de senescencia y consecuentemente la acumulación de biomasa senescente, aumenta la captación de luz y estimula la fotosíntesis (Wallace *et al.*, 1984), lo cual conduciría a un aumento de la tasa de crecimiento de la planta.

Poorter (1989) plantea que en ocasiones, las diferencias entre las TCR de las especies están relacionadas con la disponibilidad de recursos en el ambiente. En este sentido, se podría esperar que para las dos especies existan diferencias entre ambos niveles de agua y luz, donde los ejemplares con restricciones de estos factores registrarían menores TCR. Si bien para *A. affinis* y *C. selloana* no se encontraron diferencias significativas entre ambos niveles

de agua y luz, se observaron ciertas tendencias interesantes que concuerdan con la hipótesis de Poorter (1989). Es de gran importancia destacar que cada especie obtuvo su máximo y mínimo valor de TCR para diferentes factores, siendo el factor luz para *Axonopus affinis* y estrés hídrico para *Coelorachis selloana*. En el caso de la tasa de senescencia, ambas especies registraron los valores máximos y mínimos en el mismo factor. Las dos especies registraron su máximo valor de TS bajo condiciones de estrés hídrico, mientras que el mínimo en el nivel sin estrés.

El estrés hídrico fue el factor que más afectó a las dos variables de respuesta (TCR y TS) en el caso de la especie decreciente *C. selloana*. En sitios no pastoreados, la altura de la vegetación es alta y posiblemente impida que el suelo alcance temperaturas elevadas. En este sentido, probablemente la evaporación de agua del suelo sea menor que en sitios pastoreados, siendo la disponibilidad de este recurso mayor en sistemas de clausura que en sitios pastoreados. Asimismo, en Altesor *et al.* (2006) se observó que el contenido de agua en el suelo es menor en pastizales pastoreados que en clausuras. En este marco, es posible que las especies decrecientes en pastoreo sean más sensibles a los cambios en la disponibilidad de agua debido a que este recurso no es limitante en las clausuras y por lo tanto, las especies no han desarrollado estrategias para tolerar la condición del estrés hídrico.

En el caso de *A. affinis*, la especie creciente frente al pastoreo, la luz aparece como el factor de mayor efecto sobre la tasa de crecimiento relativo, inclusive en las interacciones con los demás factores. Esta especie se encuentra principalmente en sitios pastoreados, en los cuales la exposición a la luz es total, debido a la altura de la vegetación que en general no supera los cinco centímetros del suelo. *Axonopus affinis* no resulta ser una especie con características favorables para competir por luz debido a su hábito de crecimiento postrado. Además, este recurso no es limitante en los sitios donde comúnmente se encuentra esta especie, y por lo tanto no posee estrategias para maximizar la captación de luz. En este marco, posiblemente restricciones de este recurso afecten su TCR.

En lo que refiere a las distintas intensidades de luz para *C. selloana*, se observó que esta especie obtuvo valores similares de TCR para ambos niveles. Parecería ser que su TCR no es afectada por las distintas disponibilidades de

luz dado su hábito de crecimiento erecto, que le permite maximizar la captación de este recurso. Sin embargo, se observó que la TS de esta especie es afectada por la disponibilidad de luz, ya que bajo exposición total a la luz esta variable de respuesta fue mayor en comparación con el nivel de restricción de este recurso. Este resultado podría deberse a *C. selloana* aumenta su TS en situaciones de exposición total a la luz debido a que mayor disponibilidad de luz podría indicar régimen de pastoreo, donde esta especie sería consumida por el ganado por su palatabilidad. Mingo y Oestreheld (2009) sugieren que la retención de hojas senescentes en gramíneas palatables sería una estrategia de defensa contra la herbivoría. En este contexto, mayores disponibilidades de luz indicarían régimen de pastoreo, donde *C. selloana* disminuye su abundancia y/o frecuencia por su palatabilidad, a menos que desarrolle alguna estrategia a para tolerar la herbivoría por ganado, tal como la retención de hojas senescentes.

A modo de conclusión acerca de los efectos del agua y la luz sobre las tasas de crecimiento relativo de estas gramíneas, se observaron ciertas tendencias que estarían asociadas a las disponibilidades de estos recursos en condiciones de campo. Existen ciertos cambios estructurales en la comunidades promovidos por el pastoreo (composición de especies, tipos funcionales y distribución vertical de la biomasa) que modifican los niveles de recursos (luz, agua y nutrientes) (Altesor *et al.*, 2006). Los ambientes resultantes de la presencia u ausencia del ganado difieren en las disponibilidades de recursos, siendo la luz un recurso limitante en sitios de clausura y el agua un recurso de menor disponibilidad en sitios bajo pastoreo. *A. affinis* registró el valor mínimo de TCR en el tratamiento C-H₂O+L- (sin corte, sin estrés hídrico y con restricción de luz). Éste representa las condiciones de clausura. *A. affinis* es una especie creciente bajo pastoreo, por lo tanto aumenta su abundancia y cobertura en presencia del ganado (Rodríguez *et al.* 2003, Altesor *et al.* 2005, 2006). Cuando se excluye el ganado, esta especie desaparece al cabo de dos años (Rodríguez *et al.* 2003). A nivel individual quedan en evidencia los mecanismos que explican este patrón observado en la comunidad, *A. affinis* disminuye su tasa de crecimiento relativo en ausencia de defoliación y restricción de luz. En lo que refiere a *C. selloana*, se observó que esta especie registró los mínimos valores de TCR en el tratamiento C+H₂O-L+

(con corte, con estrés hídrico y sin restricción de luz). Ésta es la situación característica de un sistema pastoreado. *C. selloana* es una especie decreciente bajo pastoreo, su abundancia y cobertura disminuyen en presencia del ganado (Rodríguez *et al.* 1993). *C. selloana* disminuye su tasa de crecimiento relativo en respuesta a la defoliación y al estrés hídrico. Por lo tanto, se observa que las respuestas de ambas especies a los tratamientos de invernáculo están claramente asociadas a los patrones observados en campo.

Por otro lado, al realizar la comparación interespecífica, es decir entre las respuestas de las especies a las condiciones experimentales propuestas, se observó que *A. affinis* registró mayor TCR y menor TS que *C. selloana* para todas las condiciones experimentales. Este resultado concuerda con lo obtenido en Leoni *et al.* (2009), donde al final del experimento las especies crecientes tuvieron mayor TCR que las decrecientes. Sin embargo, en Leoni *et al.* (2009) encontraron que las especies decrecientes en pastoreo registraron mayores TCR por un corto período de tiempo. A lo largo del experimento, las TCR de las especies decrecientes fueron disminuyendo significativamente, mientras que las especies crecientes mantuvieron constante esta variable. De esta observación se desprendió la hipótesis de que los atributos asociados a las especies decrecientes, como la alta tasa de elongación foliar y acumulación de biomasa seca, tienden a reducir la TCR a lo largo del tiempo (Leoni *et al.*, 2009). Tal como se menciona en Leoni *et al.* (2009), los atributos asociados a las especies crecientes y decrecientes, seguramente expliquen las diferencias que existen entre las TCR de las mismas, independientemente de la disponibilidad de recursos. Es posible que *Axonopus affinis* tenga como estrategia maximizar su TCR por la constante defoliación que debe tolerar en su ambiente natural. Además, la biomasa acumulada en *C. selloana* posiblemente reduzca la TCR debido al costo que implica mantener el hábito de crecimiento erecto (Konings, 1989).

Si bien fue posible tener una aproximación de los efectos de la defoliación sobre las variables de respuesta (tasa de crecimiento relativo y tasa de senescencia) en *A. affinis* y *C. selloana*, los ejemplares que se encontraron bajo la mismas condiciones registraron gran variabilidad entre sí. Por lo tanto, para futuros estudios relacionados con esta temática se propone aumentar el número de réplicas de forma tal de disminuir la dispersión de los datos.

Además, sigue pendiente evaluar los efectos de la fertilización con urea, este tratamiento fue desechado debido a que no se logró realizar el tratamiento con las dosis adecuadas. Por otra parte, se propone contemplar todas las posibles combinaciones mediante la aplicación de un diseño factorial completo.

A modo de perspectiva, han quedado preguntas abiertas y nuevas preguntas a responder, entre ellas explorar cómo afecta la defoliación y la disponibilidad de recursos en gramíneas de metabolismo fotosintético C_3 . Además, sería conveniente ampliar la selección de especies crecientes y decrecientes de forma tal de explorar si existe un patrón general que distinga a estos dos grupos de respuesta al pastoreo.

Agradecimientos

Bibliografía

Anon. 2005. Dirección Nacional de Meteorología. http://www.meteorología.com.uy/estadística_climat.htm.

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

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

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

Del Puerto, O. 1993. Vegetación del Uruguay. Boletín de Facultad de Agronomía, UdelaR. Montevideo, Uruguay.

Facelli, J.M. 1988. Response to grazing after nine years of cattle exclusion in a Flooding Pampa grassland, Argentina. *Vegetatio*, 78: 21-25.

Ferraro, D. & Oesterheld, M. 2002. Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos*, 98: 125–133.

Fowler, J.; Cohen, L.; Jarvis, P. 1998. Practical Statistics for Field Biology. Segunda Edición. John Wiley & Sons.

Garnier, E.; Cortez, J.; Billes, G.; Navas, M.L.; Roumet, C.; Debussche, M.; Laurent, G.; Blanchard, A.; Aubry, D.; Bellmann, A.; Neill, C. & Toussaint,

J.P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630–2637.

Grime, J. P. & Hunt, R. 1975. Relative growth-rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology*, 63:393-422.

Hilbert, D. W.; Swift, D. M.; Detling, J. K. & Dier, M. I. 1981. Relative growth rates and grazing optimization hypothesis. *Oecología*, 51:14-18.

INFOSTAT. 2008. Programa de Estadística. Universidad de Córdoba, Argentina.

Konings, H. Physiological and morphological differences between plants with a high NAR or high LAR as related to environmental conditions. En: Lamberts, H.; Cambridge, M.L.; Konings, H.; Pons, T.L. (eds). *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants*, pp 101-123. SPB Academic Publishing, The Hague.

Lambers, H.; Chapin III, F. S. & Pons, T. L. 2008. Plant Physiological Ecology. Segunda Edición. Springer.

Lavorel, S. & Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545–556.

León, O. G. & Montero, I. 2001. Cómo explicar el concepto de interacción sin estadística: análisis gráfico de todos los casos posibles en un diseño 2x2. *Psicothema*, 13: 159 -165.

Leoni, E.; Altesor, A. & Paruelo, J. M. 2009. Explaining patterns of production from individual level traits. *Journal of Vegetation Science*, 20: 612-619.

McNaughton, S. J. & Chapin III, F.S. 1985. Effects of phosphorus nutrition and defoliation on C4 graminoids from the serengeti plains. *Ecology*, 66:1617-1629.

Mingo, A. & Oosterheld, M. 2009. Retention of dead leaves by grasses as a defense against herbivores. A test on the palatable grass *Paspalum dilatatum*. *Oikos*, 118: 753-757.

MGAP. DIEA. Censo Agropecuario. 2000. En: www.mgap.gub.uy

Oosterheld M. & McNaughton, S. J. 1988. Intraspecific variation in the response of *Themeda triandra* to defoliation. The effect of time of recovery and growth rates on compensatory growth. *Oecologia*, 77:181-186.

Oosterheld, M. & McNaughton, S.J. 1991. Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia*, 85:305-313.

Piñeiro, G. 1999. Biogeoquímica del carbono y nitrógeno en los pastizales pastoreados del Río de la Plata: Un análisis basado en modelos de simulación, sensores remotos y experimentos a campo. Tesis para optar por el grado de Doctor en Ciencias Agropecuarias. Escuela Para Graduados "Alberto Soriano", Facultad de Agronomía Universidad de Buenos Aires.

Poorter, H. 1989. Interspecific differences in relative growth rate: On ecological causes and physiological consequences. En: Lamberts, H.; Cambridge, M.L.; Konings, H.; Pons, T.L. (eds). *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants*, pp 101-123. SPB Academic Publishing, The Hague.

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.

Sala, O.E.; Lauenroth, W.K; McNaughton, S.J.; Rusch, G. & Zhang, X. 1996. Biodiversity and ecosystem functionig in grasslands. In: Money, H.A; Cushman. J.H.; Medina, E.; Sala, O.E; Schulze, E. D. (eds) *Functional roles of biodiversity: A global perspectiva*, pp. 129-149. Wiley y Sons, Chichester.

Sala, O.E. & Paruelo, J.M. 1997. Ecosystem services in grasslands. En: G.C. Daily (Ed.). *Nature`s Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems. Part III. Services supplied by major biomes*, pp 237-251, Island Press, Washington, D.C.

Soriano, A. 1991. Río de la Plata grasslands. In: Coupland R.T. (ed.), *Natural Grasslands. Introduction and Western Hemisphere. Elsevier, Amsterdam*, pp. 367–407.

Wallace, L. L.; McNaughton, S. J. & Coughenour, M. B. 1984. Compensatory photosynthetic responses of three african graminoids to different fertilization, watering, and clipping regimes. *Botanical Gazette*, 145: 151-156.

Westoby, M. & Wright, I.J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21: 261–268.

