

**Efecto del arbusto *Eupatorium buniifolium* (Hook. y Arn.) en el
desempeño y la distribución espacial de gramíneas nativas en un
pastizal natural de Uruguay**

Lic. Gastón Fernández Píriz

Montevideo, diciembre de 2011



**Efecto del arbusto *Eupatorium buniifolium* (Hook. y Arn.) en el
desempeño y la distribución espacial de gramíneas nativas en un
pastizal natural de Uruguay**

Lic. Gastón Fernández Píriz (gfernandez@fcien.edu.uy)

Orientadora de tesis: Dra. Alice Altesor (aaltesor@fcien.edu.uy)

Tribunal:

Dr. Alejandro Brazeiro (Presidente)

Dra. Claudia Rodríguez (Vocal)

Dra. Pamela Graff (Vocal)

Resumen

Las interacciones entre plantas vecinas son procesos clave que afectan el desempeño y la distribución espacial de los individuos en comunidades vegetales. La competencia reduce la supervivencia, el crecimiento y/o el éxito reproductivo de las plantas y puede verse reflejada en la estructura espacial de la comunidad como un patrón de repulsión. Por otro lado, las plantas pueden facilitar a sus vecinos mejorando las condiciones microambientales, lo que genera la agregación de los individuos. En este trabajo se analizaron los efectos del arbusto *Eupatorium buniifolium* sobre el desempeño de *Axonopus affinis* y *Coelorachis selloana* (gramíneas C₄) y de *Bromus auleticus* (C₃). Asimismo se estudió la asociación espacial entre el arbusto y dos gramíneas C₄ (*Coelorachis selloana* y *Paspalum dilatatum*) y dos C₃ (*Piptochaetium stipoides* y *Melica brasiliana*). A escala de micrositio y a nivel individual, se realizó un diseño experimental a campo para evaluar la competencia y la facilitación, así como el balance entre ambas interacciones. Los patrones espaciales se describieron a escala de parche en un pastizal natural pastoreado de la región centro-sur. Los resultados mostraron que el efecto neto del arbusto fue negativo para *A. affinis* y *C. selloana*, mientras que fue neutro o positivo para *B. auleticus*. En las gramíneas C₄, la competencia subterránea disminuyó la tasa de macollaje, la tasa de elongación foliar y la biomasa total, mientras que la menor radiación debajo del arbusto redujo la biomasa de inflorescencias. En *B. auleticus*, la competencia subterránea disminuyó la tasa de macollaje, mientras que la facilitación aumentó la tasa de macollaje y la tasa de elongación foliar. La distribución espacial de las gramíneas C₄ evidenció repulsión o aleatoriedad con respecto al arbusto a escala de micrositio, mientras que en las gramíneas C₃ se observó un patrón de agregación. Los resultados indican que el efecto del arbusto sobre el desempeño individual y la distribución espacial varió dependiendo del metabolismo fotosintético de las gramíneas estudiadas.

Agradecimientos

A mis compañeros del Grupo de Ecología de Pastizales: Anaclara, Ana Laura, Beatriz, Elsa, Fabiana, Federico, Gerardo, Luis y Silvina que me ayudaron con la instalación del experimento y la toma de datos. A Felipe que me ayudó con la identificación de las plantas. A Claudia y José que colaboraron en la toma de datos. A Marcos Texeira que colaboró con el análisis espacial de plantas. A mi madre, que hizo las bolsas para las plantas. A Alice, que me impulsó hacia adelante con la tesis y siempre estuvo para lo que necesitara. A Guillermo Maccio y Señora por su amabilidad. Al PEDECIBA y a la ANII por el apoyo económico para realizar esta Tesis. Al tribunal que evaluó esta tesis, cuyos aportes y comentarios mejoraron el resultado final del trabajo.

A Leticia, mi compañera en la vida, por su ayuda y apoyo incondicional.

Índice

Introducción general	6
Bibliografía	11
Capítulo I	15
Introducción	16
Materiales y métodos	21
Resultados	25
Discusión	40
Bibliografía	47
Capítulo II	52
Introducción	53
Materiales y métodos	56
Resultados	58
Discusión	62
Bibliografía	67
Discusión general	71
Bibliografía	76

Introducción general

Determinantes de la heterogeneidad de la vegetación a distintas escalas espaciales

La vegetación es heterogénea en el espacio y en el tiempo debido a que resulta de la acción de diferentes controles tanto abióticos como bióticos. La importancia de estos controles varía de acuerdo a la escala de análisis considerada (Auerbach y Shmida, 1987) y su identificación es uno de los objetivos centrales de la ecología vegetal (Greig-Smith, 1983; Crawley, 1987).

A escala regional los principales determinantes de la heterogeneidad de la vegetación son la precipitación, la temperatura, la topografía y las propiedades edáficas (Perelman *et al.*, 2001; Rajaniemi *et al.*, 2006; Bisigato *et al.*, 2009), junto con la dispersión de propágulos (Jobbagy *et al.*, 1996). La mayor o menor disponibilidad de agua, junto con la variación de temperatura y la respuesta diferencial de las especies a estas condiciones promueve la formación de distintos tipos de vegetación en una región (Terradas, 2001). Además, a través de la configuración espacial del hábitat, la topografía puede interactuar con el clima generando diferentes condiciones ambientales. Esto provoca que en una misma región, con el mismo régimen hídrico y de temperatura, una zona expuesta al sol y otra no expuesta varíen en su composición florística (Jobbagy *et al.*, 1996).

A escala local, la heterogeneidad de la vegetación está determinada por la microheterogeneidad ambiental y las interacciones bióticas (Rajaniemi, 2002; Gómez-Aparicio *et al.*, 2008; Moe *et al.*, 2009). La distribución de nutrientes en el espacio, la presencia de sitios adecuados para la germinación de las plantas, las variaciones en la textura del suelo, etc., generan una microheterogeneidad espacial que promueve o inhibe el desarrollo y crecimiento de las plantas en un determinado sitio (Ludwig y Tongway, 1995; Aguiar y Sala 1999). La competencia y la facilitación entre plantas vecinas (Rajaniemi, 2002) y la depredación (Inouye *et al.*, 1980; Brown y Gange, 1992; Weltzin *et al.*, 1997) también afectan la estructura y dinámica de las comunidades vegetales. Otro importante control de la heterogeneidad de la vegetación son las perturbaciones (fuego, inundaciones, pastoreo, etc.) (Bisigato *et al.*, 2009).

El papel de las interacciones entre plantas a escala local

Las interacciones entre diferentes especies vegetales juegan un rol clave en la determinación de la estructura de la comunidad a escala local (Callaway, 1995). Las plantas modifican la concentración de recursos y las condiciones físicas y químicas de su entorno

afectando la capacidad de otras plantas de establecerse y crecer en ese sitio (Stoll y Weiner, 2000). Los cambios generados por una planta pueden ser positivos o negativos para el resto y por lo tanto pueden promover o inhibir su establecimiento en la comunidad vegetal (Holmgren *et al.*, 1997).

Debido a que las plantas son organismos sésiles y que consumen básicamente los mismos recursos (agua, luz, nutrientes, etc.), la competencia es esperable cuando los recursos son limitados (Stoll y Weiner, 2000). La competencia disminuye la probabilidad de sobrevivir, crecer y dejar descendencia de los organismos y, en casos extremos, puede llevar a la eliminación de la especie menos competitiva de la comunidad vegetal (Rajaniemi, 2002). Por otra parte la facilitación promueve el desarrollo y crecimiento de los individuos, aumentando el rango de distribución de las especies en la naturaleza (Bruno *et al.*, 2003; Armas *et al.*, 2009). Esta interacción ocurre a través de mejoras en las condiciones microambientales, causadas por un organismo, que benefician a otro (Holmgren *et al.*, 1997). Entre los mecanismos de facilitación se han planteado la reducción de la temperatura y velocidad del viento que promueven los arbustos en ambientes áridos o semi-áridos (Callaway, 1995). Por lo general debajo de los arbustos son los sitios más favorables en donde las semillas pueden germinar y las plántulas sobrevivir a las condiciones de extrema desecación (Callaway, 1995). Además de los mecanismos planteados anteriormente, la facilitación puede ocurrir a través de la protección frente a la herbivoría (Callaway *et al.*, 2000; Oesterheld y Oyarzabal, 2004). En ambientes pastoreados es frecuente observar que las especies más apetecidas crecen asociadas a especies no consumidas o con algún tipo de defensa, física o química, que evite la herbivoría (Callaway *et al.*, 2005; Fidelis *et al.*, 2009). Se ha propuesto que la importancia relativa de la competencia y la facilitación en las comunidades vegetales varían inversamente de acuerdo a un gradiente de estrés tanto abiótico como biótico. La facilitación sería más importante que la competencia en ambientes sometidos a estrés abiótico (caracterizados por falta de agua, alta salinidad, etc.) ó biótico (elevada presión de consumo); mientras que la competencia sería más importante en ambientes más productivos y con baja presión de consumo (Bertness y Callaway, 1994).

Heterogeneidad de los pastizales naturales

Los pastizales naturales son ecosistemas que se caracterizan por la dominancia de vegetación herbácea, principalmente gramíneas, y en algunos casos la presencia de un componente leñoso (Sala *et al.*, 1996). Ocupan un 30% de la superficie terrestre y su distribución está determinada por factores abióticos, principalmente temperatura y

precipitación. Se desarrollan en regiones del planeta que poseen una precipitación anual acumulada que varía entre los 150 y 1200 mm y una temperatura media anual que va entre 0 y 25° C (Sala *et al.* 2001).

Los pastizales naturales son altamente heterogéneos en el espacio y en el tiempo. A escala de paisaje esta heterogeneidad espacial se percibe como cambios florísticos y/o fisonómicos a lo largo de gradientes ambientales. Entre estos gradientes encontramos la precipitación, la temperatura y la topografía (León y Faccelli, 1981; Perelman *et al.*, 2001; Lezama *et al.*, 2006). La dispersión de propágulos y la configuración espacial de distintos hábitats también influyen sobre la variación florística o fisonómica (Jobbagy *et al.*, 1996). El pastoreo también ha sido identificado como un agente importante que puede modificar la heterogeneidad de la vegetación de una región (Adler *et al.*, 2001).

A escala local son altamente heterogéneos debido al pequeño tamaño relativo de los organismos que los componen. Los principales controles de la heterogeneidad a esta escala son las interacciones entre especies (planta-planta y planta-animal), la presencia de diferentes formas de vida (gramíneas, arbustos, hierbas) y las estrategias de colonización espacial, así como la microheterogeneidad ambiental (Reed *et al.*, 1993; Altesor *et al.*, 1999; Altesor *et al.*, 2006; Olofsson *et al.*, 2008).

Los pastizales del Río de la Plata cubren 700.000 km² de superficie, se extienden desde el centro-este de Argentina hasta el sur de Brasil y abarcan la totalidad del territorio uruguayo (Soriano, 1991). Corresponden a la unidad biogeográfica más extensa de pastizales templados en Sudamérica. En Uruguay cubren 140.000 km², lo que representa algo más del 70% del territorio (MGAP, DIEA, 2000). Por su ubicación latitudinal corresponden a una zona de transición en la distribución de las gramíneas C₃ y C₄, por lo cual en Uruguay coexisten especies con ambos tipos de metabolismo fotosintético.

A escala de paisaje los estudios realizados en pastizales de la región se basan en clasificaciones de la vegetación en función del tipo de suelo, el sustrato geológico y la composición florística (Rosengurtt, 1944; Chebataroff, 1960; Millot *et al.*, 1987; Soriano, 1991; Sganga, 1994; Perelman *et al.*, 2001; Lezama *et al.*, 2006; Lezama *et al.*, 2011). Se han identificado a la precipitación y las características topográficas y edáficas como los principales determinantes de la heterogeneidad (Perelman *et al.*, 2001; Lezama *et al.*, 2006).

A escala local, el pastoreo por ganado doméstico ha sido señalado como una perturbación clave que determina la estructura, la dinámica sucesional y el funcionamiento del pastizal (Rusch y Oesterheld, 1997; Altesor *et al.*, 2006; Rodríguez *et al.*, 2003; Haretche y Rodríguez, 2006). Estructuralmente el pastoreo modifica la composición de especies, la

riqueza y el perfil vertical de la vegetación, entre otros atributos (Rodríguez y Cayssials, 2011). El pastoreo promueve una estructura vertical de la vegetación con dos estratos: un estrato bajo y denso formado por plantas herbáceas, principalmente gramíneas, y un estrato alto dominado por sufrútices y arbustos (Soriano, 1991). En nuestro país el arbusto dominante en condiciones de pastoreo es *Eupatorium buniifolium* (Hook. y Arn.) (Chebataroff, 1960; Soriano, 1991, Altesor *et al.*, 2005).

Las interacciones entre especies vegetales también juegan un importante papel como determinantes de la estructura y el funcionamiento del pastizal a escala local (Perelman *et al.*, 2003). En Rio Grande do Sul se observó que en condiciones de pastoreo *Eryngium horridum* protegía a las gramíneas más apetecidas con las espinas de sus hojas, mientras que, en condiciones de clausura al ganado, posibilitaba el pasaje de luz permitiendo que pequeñas hierbas, intolerantes a la sombra, prosperaran en esos sitios (Fidelis *et al.*, 2009). En lo referente al arbusto *E. buniifolium* y su efecto sobre el estrato herbáceo, Fernández (2008) encontró que la sombra que provoca mejoraba el estado hídrico de las gramíneas, principalmente en horas de mayor demanda hídrica, a la vez que reducía la productividad del estrato herbáceo. Por otro lado, Rossado (2011), en un experimento de campo encontró que en parcelas en donde los arbustos habían sido removidos, aumentaba la frecuencia de *Paspalum dilatatum* (gramínea C₄), mientras que *Piptochaetium stipoides* (gramínea C₃) disminuía su frecuencia. Por su parte Pezzani *et al.* (2011), en el mismo experimento, encontraron que la radiación absorbida por el estrato herbáceo era mayor en las parcelas en donde los arbustos habían sido removidos en comparación con las parcelas control. Sin embargo también observaron que la eficiencia en el uso de la radiación tendía a ser mayor en las parcelas control que en aquellas sin arbustos. Estos antecedentes sugieren la existencia de efectos positivos y negativos de *E. buniifolium* sobre el estrato herbáceo. Por otra parte, surgiría como un aspecto interesante a evaluar el comportamiento diferencial de las gramíneas C₃ y C₄ frente a la remoción de arbustos. No se han encontrado trabajos que analicen el crecimiento de gramíneas con distinto metabolismo fotosintético en respuesta a la presencia de arbustos.

Determinar el efecto de *E. buniifolium* sobre el estrato herbáceo es un aspecto central, tanto desde el punto de vista teórico como aplicado. Desde el punto de vista teórico aborda un aspecto muy importante, pero poco explorado en nuestro país, como es el papel de las interacciones entre especies a distintos niveles de organización, desde individuos hasta ecosistemas (Fernández, 2008; Pezzani *et al.*, 2011; Rossado, 2011). En la literatura ecológica este tema ha cobrado particular interés en la última década debido la inclusión de la facilitación en la teoría ecológica (Bruno *et al.*, 2003; Lortie *et al.*, 2004). En este sentido, los

pastizales como modelo de estudio tienen la ventaja de que están compuestos por especies relativamente pequeñas y manipulables, lo que simplifica la realización de trabajos experimentales. Desde el punto de vista aplicado la importancia de estos estudios radica en el hecho de que, en Uruguay, se ha destinado un gran esfuerzo en evaluar técnicas de erradicación de los arbustos (Alemán y Gómez, 1989; Barrios y Noguez, 1999). Esto se debe a que en general se considera que la presencia de arbustos es negativa para las gramíneas y por lo tanto afectan la disponibilidad de forraje para la ganadería (Sarroca y Strauch, 1994).

Con el objetivo de comprender de qué manera el arbusto *E. buniifolium* afecta el desempeño y la distribución espacial de gramíneas nativas se realizó un estudio a diferentes escalas espaciales y niveles de organización. A escala de micrositio y a nivel individual, se diseñó un experimento a campo, con el objetivo de evaluar los mecanismos a través de los cuales *E. buniifolium* afecta el desempeño en el crecimiento individual de las gramíneas. El diseño experimental estuvo orientado a separar los efectos de la competencia y de la facilitación, así como el balance entre ambos, sobre el crecimiento de tres especies de gramíneas nativas con diferente metabolismo fotosintético (C_3 y C_4).

A escala de parche y a nivel de comunidad, a través de un análisis espacialmente explícito, se describió el patrón de distribución espacial de cuatro especies de gramíneas nativas (dos C_3 y dos C_4) y el arbusto *E. buniifolium* en un pastizal natural pastoreado de la región centro-sur de Uruguay.

Bibliografía

- Adler, P. B.; Raff, D. A. y Lauenroth, W. K. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128: 465-479.
- Aguiar, M. R. y Sala, O. E. 1999. Patch structure, dynamics, and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 273-277.
- Alemán, A. y Gómez, A. 1989. Control de malezas de campo sucio y reservas de carbohidratos de plantas arbustivas. Tesis Facultad de Agronomía (UDELAR), Montevideo, Uruguay.
- Altesor, A.; Oesterheld, M.; Leoni, E.; Lezama, F. y Rodríguez, C. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology* 179: 83-91.
- Altesor, A.; Pezzani, F.; Grun, S. y Rodríguez, C. 1999. Relationship between spatial strategies and life-history attributes in a Uruguayan grassland: a functional approach. *Journal of Vegetation Science* 10: 457-462.
- Altesor, A.; Piñeiro, G.; Lezama, F.; Jackson, R. B.; Sarasola, M. y Paruelo, J. M. 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17: 323-332.
- Armas, C.; Kikvidze, Z. y Pugnaire, F. I. 2009. Abiotic conditions, neighbour interactions, and the distribution of *Stipa tenacissima* in a semiarid mountain range. *Journal of Arid Environments* 73: 1084-1089.
- Auerbach, M. y Shmida, A. 1987. Spatial scale and the determinants of plant species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 2: 238-242.
- Barrios, J. y Noguez, J. 1999. Control de malezas en campo sucio con máquina de alfombra. Tesis Facultad de Agronomía (UDELAR), Montevideo, Uruguay.
- Bertness, M. D. y Callaway, R. M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.
- Bisigato, A. J.; Villagra, P. E.; Ares, J. O. y Rossi, B. E. 2009. Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: A multi-scale approach linking patterns and processes. *Journal of Arid Environments* 73: 182-191.
- Brown, V. K. y Gange, A. C. 1992. Secondary plant succession: how is it modified by insect herbivory? *Vegetatio* 101: 3-13.
- Bruno, J. F.; Stachowicz, J. J. y Bertness, M. D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119-125.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306-349.

- Callaway, R. M.; Kikodze, D.; Chiboshvili, M. y Khetsuriani, L. 2005. Unpalatable plants protect neighbors from grazing and increase plant community diversity. *Ecology* 86: 1856-1862.
- Callaway, R. M.; Kikodze, D. y Kikvidze, Z. 2000. Facilitation by unpalatable weeds may conserve plant diversity in overgrazed meadows in the Caucasus Mountains. *Oikos* 89: 275-282.
- Chebataroff, J. 1960. Algunos aspectos evolutivos de la vegetación de la Provincia Fitogeográfica Uruguayense. Apartado de Revista Nacional N° 201.
- Crawley, M. J. 1987. The structure of plant communities. En: Crawley, M. J. (ed.). *Plant Ecology*. Blackwell, Oxford.
- Fernández, G. 2008. Efecto de los arbustos sobre el estrato gramíneo y comportamiento hídrico de los Tipos Funcionales de Plantas en pastizales naturales. Informe de pasantía de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias (UDELAR), Montevideo, Uruguay.
- Fidelis, A.; Overbeck, G. E.; Pillar, V. D. y Pfadenhauer, J. 2009. The ecological value of *Eryngium horridum* in maintaining biodiversity in subtropical grasslands. *Austral Ecology* 34: 558-566.
- Gómez-Aparicio, L.; Zamora, R.; Castro, J. y Hódar, J. A. 2008. Facilitation of tree saplings by nurse plants: Microhabitat amelioration or protection against herbivores? *Journal of Vegetation Science* 19: 161-172.
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications. London.
- Haretche, F. y Rodríguez, C. 2006. Banco de semillas de un pastizal uruguayo bajo diferentes condiciones de pastoreo. *Ecología Austral* 16: 105-113.
- Holmgren, M.; Scheffer, M. y Huston, M. A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975.
- Inouye, R. S.; Byers, G. S. y Brown, J. H. 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity and community structure of desert annuals. *Ecology* 61: 1344-1351.
- Jobbagy, E. G.; Paruelo, J. M. y León, R. J. C. 1996. Vegetation heterogeneity and diversity in flat and mountain landscapes of Patagonia (Argentina). *Journal of Vegetation Science* 7: 599-608.
- León, R. J. C. y Facelli, J. M. 1981. Descripción de una coenoclinea en el SW del Chubut. *Revista de la Facultad de Agronomía* 2: 163-171.
- Lezama, F.; Altesor, A.; León, R. J. C. y Paruelo, J. M. 2006. Heterogeneidad de la vegetación en pastizales naturales de la región basáltica de Uruguay. *Ecología Austral* 16: 167-182.

- Lezama, F.; Altesor, A.; Pereira, M. y Paruelo, J. M. 2011. Descripción de la heterogeneidad florística en los pastizales naturales de las principales regiones geomorfológicas de Uruguay. En: Altesor, A.; Ayala, W. y Paruelo, J. M. (eds.). Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie: FPTA N° 26. Montevideo, Uruguay.
- Lortie, C. J.; Brooker, R. W.; Choler, P.; Kikvidze, Z.; Michalet, R.; Pugnaire, F. I. y Callaway, R. M. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107: 433-438.
- Ludwig, J. A. y Tongway, D. J. 1995. Spatial organisation of landscapes and its function in semi-arid woodlands, Australia. *Landscape Ecology* 10: 51-63.
- MGAP 2000. Censo General Agropecuario. DIEA. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Montevideo, Uruguay. www.mgap.gub.uy.
- Millot, J. C.; Risso, D. y Methol, R. 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. Consultora FUCREA. Informe técnico para la Comisión Honoraria del Plan Agropecuario, MGAP, Montevideo.
- Moe, S. R.; Mønbæk, R. y Narmo, A. K. 2009. Mound building termites contribute to savanna vegetation heterogeneity 202: 31-40.
- Oesterheld, M. y Oyarzabal, M. 2004. Grass-to-grass protection from grazing in a semi-arid steppe. Facilitation, competition, and mass effect. *Oikos* 107: 576-582.
- Olofsson, J.; de Mazancourt, C. y Crawley, M. J. 2008. Spatial heterogeneity and plant species richness at different spatial scales under rabbit grazing. *Oecologia* 156: 825-834.
- Perelman, S. B.; Burkart S. E. y León, R. J. C. 2003. The role of a native tussock grass (*Paspalum quadrifarium* Lam.) in structuring plant communities in the Flooding Pampa grasslands, Argentina. *Biodiversity and Conservation* 12: 225-238.
- Perelman, S. B.; León, R. J. C. y Oesterheld, M. 2001. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* 89: 562-577.
- Pezzani, F.; Baeza, S. y Paruelo, J. M. 2011. Efecto de los arbustos sobre el estrato herbáceo de pastizales. En: Altesor, A.; Ayala, W. y Paruelo, J. M. (eds.). Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie: FPTA N° 26. Montevideo, Uruguay.
- Rajaniemi, T. K. 2002. Why does fertilization reduce plant species diversity? Testing three competition-based hypotheses. *Journal of Ecology* 90: 316-324.
- Rajaniemi, T. K.; Goldberg, D. E.; Turkington, R. y Dyer, A. R. 2006. Quantitative partitioning of regional and local processes shaping regional diversity patterns. *Ecology Letters* 9: 121-128.
- Reed, R. A.; Peet, R. K.; Palmer, M. W. y White, P. S. 1993. Scale dependence of vegetation-environment correlations: A case study of a North Carolina piedmont woodland. *Journal of Vegetation Science* 4: 329-340.

- Rodríguez, C. y Cayssials, V. 2011. Cambios estructurales en los pastizales asociados a la ganadería. En: Altesor, A.; Ayala, W. y Paruelo, J. M. (eds.). Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie: FPTA N° 26. Montevideo, Uruguay.
- Rodríguez, C.; Leoni, E.; Lezama, F. y Altesor, A. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science* 14: 433-440.
- Rosengurtt, B. 1944. Las formaciones campestres y herbáceas del Uruguay. Cuarta Contribución, Agros n° 134. Montevideo.
- Rossado, A. 2011. Efecto del arbusto *Eupatorium buniifolium* sobre la composición florística del estrato herbáceo en un pastizal natural. Informe de pasantía de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias (UDELAR), Montevideo, Uruguay.
- Rusch, G. M. y Oesterheld, M. 1997. Relationship between productivity and species functional group diversity in grazed and non-grazed pampas grassland. *Oikos* 78: 519-526.
- Sala, O. E.; Lauenroth, W. K.; McNaughton, S. J.; Rusch, G. M. y Zhang, X. 1996. Biodiversity and Ecosystem Function in Grasslands. En: Mooney, H. A.; Cushman, H.; Medina, E. R.; Sala, O. E. y Schulze, E. D. (eds.). *Functional Roles of Biodiversity: A Global Perspective*. John Wiley & Sons, Chichester, NY.
- Sala, O. E.; Austin, A. y Vivanco, L. 2001. Temperate grassland and shrubland ecosystems. En Levin, S. (ed.). *Encyclopedia of biodiversity* 5: 627-635. Academic Press, San Diego.
- Sganga, J. C. 1994. Caracterización de la vegetación de la República Oriental del Uruguay. En: Contribución de los estudios edafológicos al conocimiento de la vegetación en la República Oriental del Uruguay. Boletín técnico n° 13, MGAP, Dirección Suelos y Aguas, Montevideo.
- Sarroca, C. y Strauch, J. J. 1994. Efecto de la competencia de *Baccharis coridifolia* (mío-mío) sobre la producción del campo natural. Tesis Facultad de Agronomía (UDELAR), Montevideo, Uruguay.
- Soriano, A. 1991. Río de la Plata Grasslands. En: Coupland, R. T. (ed.). *Natural grasslands. Introduction and Western Hemisphere*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Stoll, P. y Weiner, J. 2000. A neighborhood view of interactions among individual plants. En: *The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexity*. Dieckmann, U.; Law, R. y Metz, J. A. J. (eds.). Cambridge University Press.
- Terradas, J. 2001. Ecología de la vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes. Omega, Barcelona.
- Weltzin, J.; Archer, S. y Heitschmidt, R. 1997. Small-mammal regulation of vegetation structure in a temperate savanna. *Ecology* 78: 751-763.

Capítulo I. Efecto de *Eupatorium buniifolium* sobre el desempeño de tres especies de gramíneas nativas con diferente metabolismo fotosintético

Introducción

Las interacciones entre plantas vecinas afectan, de manera negativa o positiva, la supervivencia, el crecimiento y el éxito reproductivo de los individuos en las comunidades vegetales (Tielbörger y Kadmon, 2000; Armas y Pugnaire, 2005; Fidelis *et al.*, 2009). Los efectos negativos entre plantas ocurren principalmente a través de la competencia por la adquisición de recursos (Begon *et al.*, 2006). La competencia surge debido a que los recursos (agua, luz, nutrientes, etc.) son finitos y su consumo, por parte de un individuo, disminuye su disponibilidad para otros individuos de la comunidad (Begon *et al.*, 2006). La limitación en la disponibilidad de recursos reduce el crecimiento y/o la reproducción de los individuos y, en casos extremos, puede producir su muerte. Además la competencia entre especies puede provocar la extinción local de la especie competitivamente subordinada (Armesto y Pickett, 1985; Gibson, 1988). Por estas razones durante décadas se le atribuyó a la competencia un rol clave en la estructura y dinámica de las comunidades vegetales (Hairston *et al.*, 1960; Tilman, 1985; Goldberg y Barton, 1992). Importantes trabajos teóricos y experimentales fueron realizados en procura de detectar competencia entre especies y determinar su importancia en las comunidades. De esta manera la ecología se transformó en sinónimo de competencia (Morin, 1999).

Sin embargo la competencia no es la única forma en que las plantas interactúan con sus vecinos más cercanos (Martínez, 2003). Desde principios de la década de 1990 se ha puesto de manifiesto la importancia de la facilitación en la determinación de la estructura de las comunidades vegetales (Callaway, 1995; Tirado y Pugnaire, 2005). La facilitación surge a través de modificaciones en las condiciones ambientales, generadas por la presencia de algunas plantas, que aumentan el desempeño de otras en la comunidad (Holmgren *et al.*, 1997). Un ejemplo de facilitación es la reducción en el estrés hídrico que experimentan ciertas plántulas, en zonas áridas o semi-áridas, cuando crecen debajo del dosel arbustivo (Aguilar y Sala, 1994; Holmgren *et al.*, 1997). Debajo de los arbustos, la temperatura, la velocidad del viento y la radiación solar disminuyen lo que protege a las plántulas de la desecación y del daño fotoquímico. Este efecto positivo, conocido como efecto nodriza, aumenta la supervivencia y el crecimiento de las plántulas en comparación con las plantas de las áreas inter-arbustos (Pugnaire y Luque, 2001). De esta manera la facilitación promueve el establecimiento de plantas en comunidades en las que no podrían establecerse por sí solas, aumentando el rango de distribución de las especies (Armas *et al.*, 2009).

Se ha propuesto que la importancia relativa de la competencia y la facilitación, como determinantes de la estructura de la comunidad vegetal, varía dependiendo, entre otros

factores, de las condiciones abióticas del sitio. Bertness y Callaway (1994), propusieron un modelo conceptual según el cual las interacciones positivas (facilitación) serían más importantes en ambientes con elevado estrés abiótico, mientras que las negativas (competencia) lo serían en ambientes más benignos. Este modelo ha sido ampliamente corroborado y aceptado por diferentes investigadores (Pugnaire y Luque, 2001; Holzapfel *et al.*, 2006), aunque desde hace algunos años su capacidad predictiva comenzó a ser cuestionada (Maestre *et al.*, 2005; Holmgren y Scheffer, 2010). Además, las plantas pueden competir con sus vecinos y facilitarlos al mismo tiempo (co-ocurrencia de interacciones). En este caso, el efecto neto de una planta sobre otra (resultado de un balance entre los efectos negativos y los positivos) cambiaría dependiendo de las condiciones ambientales (Holmgren *et al.*, 1997).

La co-ocurrencia de interacciones entre arbustos y gramíneas son un ejemplo de la complejidad de las interacciones entre plantas (Pugnaire y Luque, 2001). Por ejemplo en zonas áridas y semi-áridas se ha demostrado el importante efecto nodriza de los arbustos facilitando el crecimiento de plántulas de gramíneas (Aguiar y Sala, 1994; Armas y Pugnaire, 2005). Debajo de los arbustos la probabilidad de supervivencia de las plántulas es mayor, lo que genera un crecimiento agregado de gramíneas y arbustos. Sin embargo también se ha visto que la competencia puede ser importante en momentos de escasez de agua (Armas y Pugnaire, 2005). Por otra parte, en pastizales templados la competencia por luz ha sido identificada como la principal interacción entre arbustos y gramíneas (Briggs *et al.*, 2005). La reducción de la radiación, debajo de los arbustos, afecta negativamente el crecimiento de las gramíneas (Lett y Knapp, 2003). Si bien la radiación debajo de los arbustos disminuye, las mejores condiciones de humedad y de temperatura pueden facilitar el crecimiento de las gramíneas si estos efectos positivos sobrepasan el costo de crecer en un sitio con menor radiación (Holmgren *et al.*, 1997). En este sentido Fernández (2008) observó que debajo del arbusto *Eupatorium buniifolium* el estrato herbáceo absorbía menos radiación y por lo tanto tenía menos productividad, a la vez que algunas gramíneas tenían un mejor estado hídrico en comparación con sitios sin arbusto.

Para explorar la manera en que los arbustos afectan a las plantas herbáceas, han sido realizados diferentes trabajos, tanto observacionales (Tielbörger y Kadmon, 2000; López y Ortuño, 2008) como manipulativos (Köchy y Wilson, 2000; Lett y Knapp, 2003; Pezzani *et al.*, 2011). Los pastizales, como sistema de estudio, tienen la ventaja de estar constituidos por especies relativamente pequeñas y fácilmente manipulables, lo cual favorece la realización de experimentos. Los trabajos manipulativos realizados se han basado, principalmente, en la

remoción de los arbustos y en la posterior comparación del desempeño del estrato herbáceo en los tratamientos sin arbusto y control (Sala *et al.*, 1989; Briggs *et al.*, 2005; Pezzani *et al.*, 2011). Este tipo de estudios nos permiten conocer el efecto neto del arbusto sobre el estrato herbáceo, pero no podemos distinguir los mecanismos a través de los cuales los arbustos generan dicho efecto. Por otro lado, algunos autores han realizado trabajos en los que pudieron separar exitosamente los efectos debidos a la competencia por recursos del suelo, de los efectos aéreos debidos al dosel arbustivo (Holzapfel y Mahall, 1999).

Un aspecto importante a tener en cuenta, a la hora de analizar el efecto de los arbustos sobre el estrato herbáceo, y en particular sobre las gramíneas, son las diferencias en el tipo de ambiente que las plantas requieren para crecer y desarrollarse. Las condiciones ambientales y la respuesta diferencial de las distintas especies, promueven o inhiben su presencia en un sitio particular. En este sentido, las gramíneas C₄ crecen con temperaturas más altas y son más tolerantes a las condiciones de sequía que las gramíneas C₃. A gran escala, las gramíneas C₄ dominan en zonas tropicales y subtropicales, pero a bajas temperaturas son reemplazadas por las C₃ que dominan a mayores latitudes y altitudes (Sage *et al.*, 1999). Las diferencias entre ambas vías están determinadas por modificaciones anatómicas y bioquímicas de las gramíneas C₄, con respecto a las C₃. Estas modificaciones producen cambios en la respuesta a estos factores ambientales (Sage, 2004).

Nuestro país está ubicado en una zona de transición en lo que refiere a los límites de distribución de las gramíneas, por lo que nuestros pastizales son una mezcla de gramíneas C₃ y C₄ (Lezama *et al.*, 2011). Si bien las gramíneas C₃ y C₄ tienen diferentes requerimientos ambientales para su crecimiento y desarrollo, el efecto de los arbustos sobre gramíneas con distinto metabolismo ha sido escasamente explorado en nuestro país y en la región.

Los estudios de interacciones entre arbustos y plantas herbáceas han sido realizados en sitios con diferentes condiciones ambientales, desde sitios con estrés abiótico por falta de agua (Sala *et al.*, 1989; Holzapfel y Mahall, 1999; López y Ortuño, 2008), hasta sitios sub-húmedos (Pezzani *et al.*, 2011).

En pastizales templados sub-húmedos, la luz ha sido identificada como uno de los recursos que más limita el crecimiento del estrato herbáceo (Lett y Knapp, 2003). Esta limitación lleva a que en ausencia de factores externos que liberen a las especies de la competencia por luz (fuego, ganadería, facilitación, etc.), ocurra la extinción local de especies de la comunidad vegetal (Altesor *et al.*, 2006; Fidelis *et al.*, 2009). En la región y en nuestro país el pastoreo por ganado doméstico ha sido identificado como la mayor perturbación que determina la estructura de la comunidad vegetal (Rusch y Oosterheld, 1997; Rodríguez *et al.*

2003, Altesor *et al.*, 2005). En sitios clausurados al pastoreo, la comunidad vegetal tiene tres estratos y es dominada por arbustos y gramíneas de hábito de crecimiento erecto con metabolismo C_3 y C_4 (Altesor *et al.*, 2006). El pastoreo promueve una comunidad con dos estratos: un estrato herbáceo, bajo y denso, dominado por gramíneas con crecimiento postrado y metabolismo C_4 y otro alto, dominado por gramíneas con crecimiento erecto, sufrútices y arbustos (Soriano, 1991). El arbusto dominante en condiciones de pastoreo es *E. buniifolium*, que logra crecer y desarrollarse aunque sea ocasionalmente ramoneado cuando es joven o sus hojas son tiernas (Altesor *et al.*, 2006). La remoción de materia orgánica y la selectividad del ganado impiden que las especies compitan por luz y por lo tanto que ocurra la exclusión competitiva de especies de la comunidad (Altesor *et al.*, 2006). Esto genera condiciones para que otras especies de gramíneas, en particular las C_4 , dominen en la comunidad (Rodríguez y Cayssials, 2011). En pastoreo, el estrato arbustivo podría tener un rol preponderante sobre la estructura de la comunidad al generar microambientes que permitan que especies decrecientes en pastoreo crezcan debajo de su dosel.

Entender de qué manera *E. buniifolium* afecta el crecimiento y desarrollo de las gramíneas es relevante desde el punto de vista teórico y aplicado. En lo que refiere a la teoría, el estudio de las interacciones entre especies es un aspecto central que ha jugado un papel muy importante en el desarrollo de la ecología. Desde un punto de vista aplicado, es imprescindible saber cómo interactúa el componente herbáceo con el leñoso del pastizal. Este aspecto es esencial en nuestro país ya que la ganadería en pastizales naturales ha sido históricamente, y sigue siendo, una de las principales actividades productivas.

El objetivo general de este trabajo fue evaluar los efectos de la facilitación, la competencia y el efecto neto ejercidos por el arbusto *E. buniifolium* sobre el desempeño de tres especies de gramíneas con diferente metabolismo fotosintético, a través de un experimento manipulativo en un pastizal natural.

A partir de un diseño experimental con tres especies de gramíneas (*Axonopus affinis*, *Coelorachis selloana* y *Bromus auleticus*) plantadas debajo de arbustos y por fuera de los mismos, con y sin competencia radicular, se plantearon los siguientes objetivos específicos:

- a) caracterizar y comparar las condiciones microambientales, en los parches con y sin arbustos, a través de la radiación fotosintéticamente activa incidente, la temperatura y la velocidad del viento.
- b) comparar la tasa de macollaje y la tasa de elongación foliar de las gramíneas.
- c) comparar la biomasa total, la biomasa de hojas, la biomasa de inflorescencias y la relación biomasa aérea/ biomasa subterránea de las gramíneas.

Este estudio se basó en las siguientes hipótesis:

- a) El arbusto compite con las gramíneas por agua, luz, y nutrientes, al tiempo que, bajo su dosel, las condiciones ambientales varían (menor radiación incidente, menor temperatura y velocidad del viento) lo que genera un microclima que facilita el crecimiento de algunas gramíneas.
- b) El efecto neto (signo) que ejercerá el arbusto sobre las gramíneas dependerá de las condiciones ambientales y del metabolismo fotosintético de las gramíneas. Éste será positivo en momentos de estrés abiótico y de signo negativo en momentos más benignos. En el caso de *B. auleticus* (C₃) se esperan efectos netos predominantemente positivos, mientras que en los casos de *A. affinis* y *C. selloana* (gramíneas C₄) se esperan efectos netos predominantemente negativos.

Materiales y métodos

El estudio se realizó en el establecimiento “El Relincho” (34°20’ S, 56°58’ O) ubicado en la localidad de Ecilda Paullier, San José, Uruguay. Esta zona forma parte de la región geomorfológica Centro-sur (Panario, 1988). El promedio anual de lluvia para la zona (1980-2009) fue de 1118 mm, mientras que el de temperatura fue de 16,8 °C (INIA, GRAS).

El sitio de estudio, si bien tiene historia agrícola, hace más de 30 años que se destina a la producción ganadera en pastizal natural. En esta región el pastoreo promueve una fisonomía de la comunidad con dos estratos: un estrato bajo y denso (de hierbas y gramíneas postradas) y otro erecto (de gramíneas y arbustos) (Altesor *et al.*, 2006). Las gramíneas más comunes en pastoreo por ganado doméstico son C₄ postradas como *Paspalum notatum*, *Axonopus affinis* y *Stenotaphrum secundatum*. Mientras que en condiciones de clausura al pastoreo se produce un reemplazo de especies, aumentando la presencia de gramíneas con hábito erecto como *Stipa neesiana* (C₃), *Piptochaetium spp.* (C₃), *Bromus auleticus* (C₃) y *Coelorachis selloana* (C₄) (Altesor *et al.*, 2005). En general los arbustos son más frecuentes y diversos en clausura que en pastoreo, sin embargo *E. buniifolium* es abundante en condiciones de pastoreo (Altesor *et al.*, 2006).

Diseño experimental

El experimento se realizó a campo y se utilizó una especie de arbusto y tres especies de gramínea con diferente metabolismo fotosintético. El arbusto utilizado fue *E. buniifolium*, una especie frecuente en la zona y en gran parte del país (Chebataroff, 1960; Altesor *et al.*, 2006). Las gramíneas seleccionadas fueron *Bromus auleticus* (C₃ erecta) y dos especies con metabolismo C₄: *Axonopus affinis* (con hábito de crecimiento postrado) y *Coelorachis selloana* (con hábito erecto). Las gramíneas se colectaron en octubre de 2008 en una parcela clausurada al pastoreo por ganado desde hace 15 años. Para cada una de las tres especies se colectaron vástagos con 3 a 5 macollos (de aquí en adelante individuos) de diferentes plantas. Los individuos fueron plantados en bolsas plásticas con tierra de la misma clausura y puestos al aire libre durante 6 meses, bajo la sombra de árboles, para su aclimatación. Luego de este período se eligieron los individuos similares en tamaño para la instalación del experimento en el campo.

En un área clausurada al pastoreo por ganado doméstico, se seleccionaron arbustos de aproximadamente 1,5 m de altura y tamaños de copa similares separados al menos tres metros de otros arbustos. En abril de 2009 se plantaron, debajo de cada arbusto seleccionado y a 10 cm de distancia, dos individuos de la misma especie de gramínea (individuos con sombra: S⁺).

Para ello se cavaron pozos de 30 cm de profundidad y 10 cm de diámetro orientados en posición este. Uno de los individuos se colocó dentro de una bolsa de tela que permitía el pasaje de agua e impedía la entrada de raíces del arbusto (con bolsa: B^+), el otro se plantó directamente en la tierra, sin bolsa, permitiendo que las raíces del arbusto entraran en contacto con las de la gramínea (sin bolsa: B^-). A los individuos plantados debajo del arbusto con bolsita se los denominó S^+B^+ y a los plantados debajo, pero sin bolsita S^+B^- . Otro individuo de la misma especie se plantó con bolsa a dos metros de distancia del arbusto (S^-B^+) (Figura 1). De esta manera cada unidad experimental quedó conformada por un arbusto y dos individuos plantados debajo de su dosel (S^+B^+ y S^+B^-) y un tercero plantado fuera del arbusto con bolsa (S^-B^+). Una vez instalado el experimento, se realizó el seguimiento de las unidades experimentales que lograron establecerse. En el caso de *Axonopus affinis* se contó con 10 réplicas. Para *Coelorachis selloana* se contó con 7 réplicas y en el caso de *Bromus auleticus* se establecieron 7 individuos debajo de los arbustos y 5 fuera de los mismos. Durante todo el experimento, se eliminó la cobertura vegetal herbácea cercana a los tratamientos para evitar interacciones con otras especies.

Interpretación del diseño experimental:

Si $S^+B^- < S^+B^+$, hay efecto negativo de la competencia entre raíces.

Si $S^+B^+ > S^-B^+$, hay facilitación por parte del arbusto; si $S^+B^+ < S^-B^+$, hay efecto negativo por reducción de la radiación.

Si $S^+B^- > S^-B^+$, el efecto neto es positivo; si $S^+B^- < S^-B^+$, el efecto neto es negativo; el efecto neto es neutro si $S^+B^- = S^-B^+$.

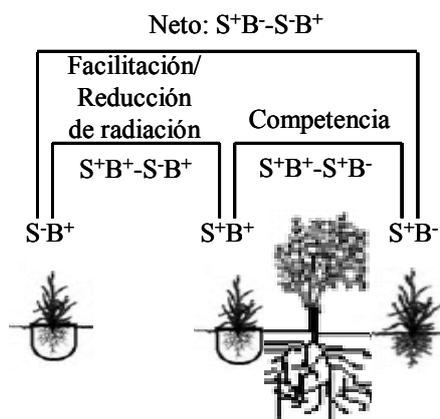


Figura 1. Esquema del diseño experimental propuesto para cuantificar el efecto positivo, negativo y neto de los arbustos sobre las gramíneas. La figura muestra los diferentes tratamientos del experimento para una de las tres especies. El tratamiento S^-B^+ (fuera del arbusto y con bolsa); el tratamiento S^+B^+ (debajo del arbusto y con bolsa) y el tratamiento S^+B^- (debajo del arbusto y sin bolsa). Modificado de Graff *et al.*, 2007.

VARIABLES AMBIENTALES

Reflectancia espectral

Se utilizó un sensor de radiación fotosintéticamente activa (RFA) (modelo Cavadevices) para estimar la radiación interceptada por las plantas. Las mediciones se realizaron en todas las unidades experimentales, debajo y fuera del arbusto. Las mismas fueron hechas de mañana y de tarde en febrero y setiembre de 2010 y en enero de 2011. Con la radiación incidente y reflejada se estimó la fracción de RFA (fRFA) interceptada por las gramíneas de la siguiente manera: incidente-reflejado/incidente.

Temperatura y velocidad relativa del aire en el estrato herbáceo

Se utilizó un sensor de mano (modelo Kestrel 2000) para medir la temperatura y la velocidad del viento. Las mediciones se realizaron seis veces (desde febrero de 2010 hasta enero de 2011) en todas las unidades experimentales, debajo y fuera del arbusto, a 150 cm del suelo y a 10 cm del suelo.

Para todas las unidades experimentales, debajo y fuera del arbusto, se calculó la temperatura a 10 cm del suelo, en relación a la temperatura a 150 cm del suelo, de la siguiente manera: $(t^{\text{a}} \text{aire a 10 cm suelo} - t^{\text{a}} \text{aire a 150 cm suelo}) / t^{\text{a}} \text{aire a 150 cm suelo} * 100$.

Para todas las unidades experimentales, debajo y fuera del arbusto se calculó la velocidad del viento a 10 cm del suelo, en relación a la velocidad del viento a 150 cm del suelo, de la siguiente manera: $(\text{velocidad del viento a 10 cm suelo} - \text{velocidad del viento a 150 cm suelo}) / \text{velocidad del viento a 150 cm suelo} * 100$.

VARIABLES ESTIMADORAS DEL DESEMPEÑO DE LAS GRAMÍNEAS

Desde setiembre de 2009 hasta febrero de 2011 se contabilizó, cada dos meses, el número de macollos de los individuos de *C. selloana* y *B. auleticus*. El número de macollos de los individuos de *Axonopus affinis* fue contado hasta marzo de 2010, cuando las plantas fueron cosechadas debido a que produjeron estolones y comenzaron a “escapar” de los tratamientos. Luego de la cosecha, la biomasa de las gramíneas se separó en raíces, hojas e inflorescencias. Posteriormente se secó en estufa a 70°C durante 72 hs y luego se pesó la biomasa total, la biomasa de raíces, la biomasa de hojas y la de inflorescencias.

Desde agosto de 2010 hasta enero de 2011 se calculó, en *Bromus auleticus* y *Coelorachis selloana*, la tasa de elongación foliar (TEF). Para esto se marcaban dos hojas de similar tamaño en cada planta y se les medía la longitud inicial (L_{t_0}). A los tres o cuatro días se medía nuevamente la longitud de las hojas marcadas (L_{t_1}). El cálculo de la TEF se realizó de la siguiente manera: $((L_{t_1} - L_{t_0}) / L_{t_0}) / \text{tiempo} * 100$. De esta manera se calculó la TEF como

porcentaje de incremento de la longitud de las hojas por día, estandarizado por la longitud inicial de las hojas. Los dos valores de TEF calculados para cada planta eran promediados y tomados como un único valor. La TEF se calculó doce veces (una vez en agosto, tres veces en setiembre, tres veces en octubre, dos veces en noviembre, una vez en diciembre y dos veces en enero) y en cada oportunidad se escogieron hojas nuevas, similares en tamaño, expandidas y sin señales aparentes de daño.

Análisis de datos

La *temperatura*, la *velocidad del viento* y la *fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada*, debajo y fuera del arbusto, fueron comparadas mediante test de t y en el caso de que no cumplieran con los supuestos del análisis paramétrico mediante el test no paramétrico Kruskal-Wallis.

El efecto de los tratamientos en la *biomasa total final* de las plantas, en la *biomasa de hojas*, en la *biomasa de inflorescencias* y en la relación *biomasa aérea/ biomasa subterránea* fueron comparados mediante ANOVA de una vía. El efecto de los tratamientos en la *tasa de elongación foliar* de las gramíneas *C. selloana* y *B. auleticus*, fue comparado mediante ANOVA de dos vías para ver los efectos del tratamiento y del tiempo. Cuando el ANOVA mostró diferencias significativas entre los tratamientos se realizó el análisis a posteriori LSD Fisher, en *A. affinis* y *C. selloana* y UNEQUAL, en el caso de *B. auleticus*, para ver entre qué tratamientos existían las diferencias. En todos los casos, previo al análisis, se verificó que los datos cumplieran con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza. En los casos que no cumplieran con estos supuestos, los datos se transformaron con la función $\text{Log}_{10} + 1$ (Zar, 1996). Todos los análisis de varianza se realizaron con el programa Statistica versión 6.1 (Statsoft software).

Las *tasas de macollaje* fueron estimadas a través de las pendientes de las rectas resultantes del modelo de regresión lineal, ajustado entre el número de macollos y el tiempo para cada tratamiento y especie. Para esto se utilizó el programa GraphPad Prism versión 3.0 para Windows (GraphPad Software).

Resultados

Variabes ambientales

La fracción de radiación fotosintéticamente activa (fRFA) interceptada por las plantas varió en función de la presencia o ausencia del arbusto. En las tres fechas registradas, la fRFA interceptada por las gramíneas plantadas fuera del arbusto fue mayor que para las gramíneas plantadas debajo del arbusto ($W= 55, p< 0,001$; $W= 160, p<0,0001$ y $W= 55, p< 0,001$; para *A. affinis*, *C. selloana* y *B. auleticus* respectivamente). (Fig. 2).

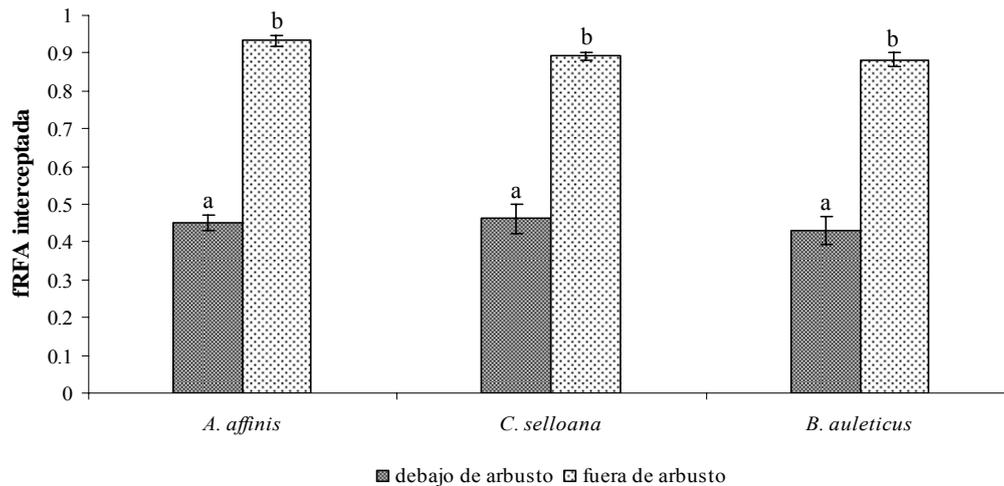


Figura 2. Promedio (± 1 error estándar) de la fracción de radiación fotosintéticamente activa (fRFA) interceptada por las gramíneas debajo de la cobertura de los arbustos y fuera de la cobertura de arbustos. Diferentes letras indican diferencias significativas ($p< 0,05$).

La temperatura relativa del aire fue diferente medida por debajo o por fuera del arbusto. En las seis fechas registradas, la temperatura se incrementó menos debajo del arbusto que lejos del mismo ($W= 6980,5; p< 0,0001$). Estas diferencias fueron significativas en los meses de abril, noviembre y enero ($p< 0,05$) y marginales en febrero ($p< 0,06$) (Fig. 3).

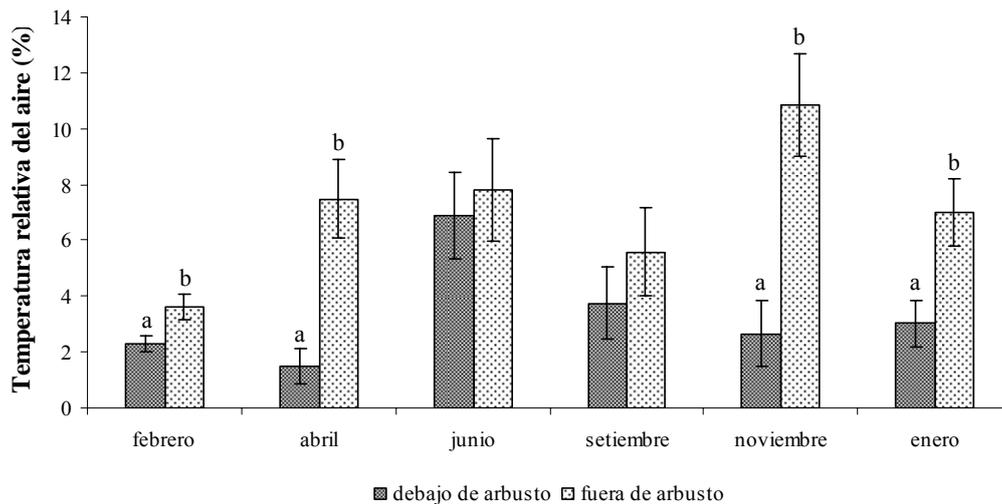


Figura 3. Promedio (± 1 error estándar) de la temperatura relativa del aire (%) debajo y lejos del arbusto. Fuera de los arbustos la temperatura se incrementó más que debajo del arbusto. Diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

La velocidad relativa del viento fue diferente medida por debajo o por fuera del arbusto. En las seis fechas registradas, la velocidad del viento se redujo más debajo de los arbustos que fuera de los arbustos ($W = 6991,5$; $p < 0,0001$). Las diferencias fueron significativas ($p < 0,05$) en los meses de abril, setiembre y noviembre y marginales ($p < 0,1$) en los meses de junio y enero (Fig. 4).

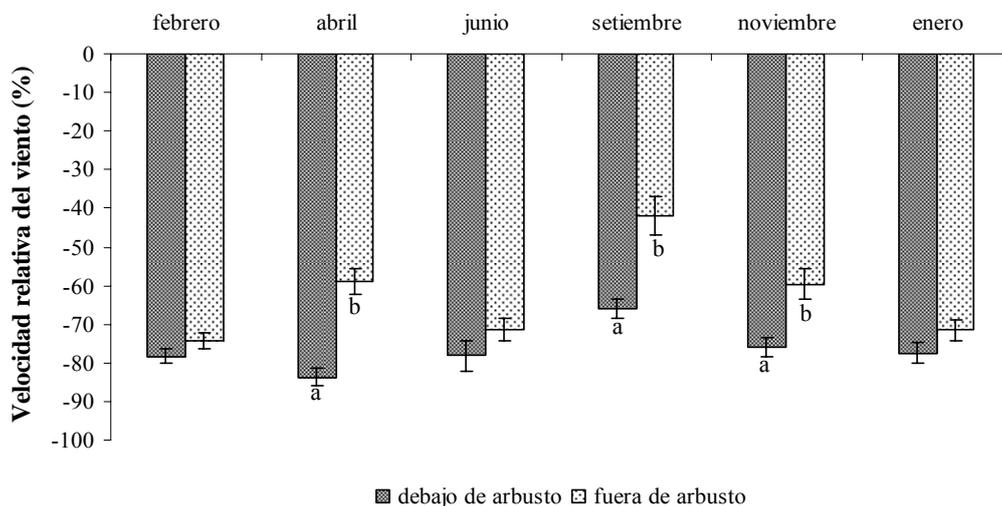


Figura 4. Promedio (± 1 error estándar) de la velocidad relativa del viento (%) debajo y por fuera de los arbustos. Debajo de los arbustos la velocidad del viento se redujo más que fuera de la cobertura de los arbustos. Diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

VARIABLES ESTIMADORAS DEL DESEMPEÑO DE LAS GRAMÍNEAS

La biomasa total de las plantas de *Axonopus affinis*, medida al final del ensayo, varió con los tratamientos ($F_{(2, 27)} = 7,89$; $p < 0,003$). Las plantas S^-B^+ pesaron, en promedio, un 110% más que las S^+B^- ($p < 0,0006$). Por otra parte las plantas S^+B^+ pesaron un 65% más que las S^+B^- ($p < 0,028$). Si bien las plantas del tratamiento S^-B^+ pesaron un 27% más que las plantas del tratamiento S^+B^+ no hubo diferencias significativas ($p > 0,11$) (Fig. 5a; Tabla 1).

En el caso de *Coelorachis selloana*, la biomasa total, medida al final del ensayo, varió con los tratamientos ($F_{(2, 18)} = 3,96$; $p < 0,038$). Las plantas S^-B^+ pesaron, en promedio, un 162% más que las S^+B^- ($p < 0,013$) y un 56% más que las plantas del tratamiento S^+B^+ , aunque sin diferencias significativas ($p > 0,11$). Las plantas S^+B^+ pesaron un 68% más que las S^+B^- pero no hubo diferencias significativas ($p > 0,24$) (Fig. 5b; Tabla 1).

La biomasa total de las plantas de *Bromus auleticus* no se vio afectada por los tratamientos ($F_{(2, 16)} = 0,106$; $p > 0,8$) (Fig. 5c; Tabla 1).

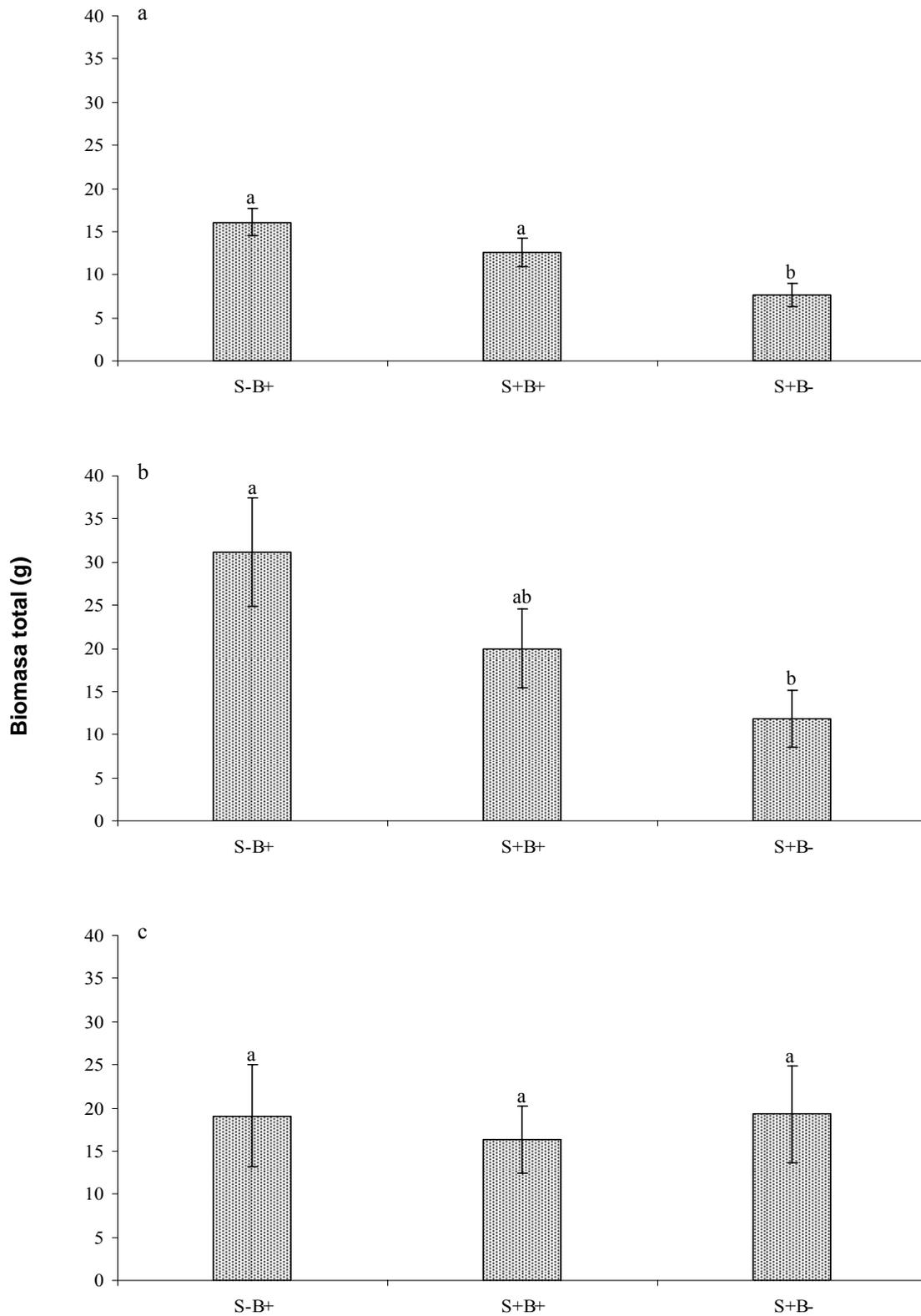


Figura 5. Promedio (± 1 error estándar) de la biomasa total, al final del experimento, de las plantas en los diferentes tratamientos para las tres especies: a) *A. affinis*; b) *C. selloana* y c) *B. auleticus*. **S⁻B⁺**: fuera del arbusto y con bolsa; **S⁺B⁺**: debajo del arbusto y con bolsa y **S⁺B⁻**: debajo del arbusto y sin bolsa. Diferentes letras indican diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$).

El número de macollos de *Axonopus affinis* aumentó linealmente con el tiempo en los tres tratamientos, con coeficientes de regresión significativos ($R^2= 0,49$; $p< 0,0001$; $n= 40$; $R^2= 0,49$; $p< 0,005$; $n= 40$ y $R^2= 0,39$; $p< 0,04$; $n= 40$ para el tratamiento S^-B^+ , S^+B^+ y S^+B^- respectivamente). Las tasas de macollaje, representadas por las pendientes de las rectas de regresión, de los tratamientos S^-B^+ ($y= 0,3502x-46,839$) y S^+B^+ ($y= 0,2651x-33,832$) fueron significativamente mayores que la pendiente del tratamiento S^+B^- ($y= 0,167x-19,003$) ($F_{(1, 76)}= 7,46$; $p< 0,008$ y $F_{(1, 76)}= 3,16$; $p< 0,08$ respectivamente) (Fig. 6a; Tabla 1).

En los casos de *C. selloana* y *B. auleticus*, se realizaron dos regresiones entre el número de macollos y el tiempo, la primera con el mismo intervalo temporal usado en *A. affinis* y la segunda con el tiempo adicional que duró el experimento para estas dos especies.

En *Coelorachis selloana*, el número de macollos aumentó linealmente con el tiempo, durante los meses de primavera y verano 2009-2010, en los tratamientos S^-B^+ ($y= 0,0719x+5,3581$; $R^2= 0,15$; $p< 0,05$; $n= 28$) y S^+B^+ ($y= 0,0382x+5,8748$; $R^2= 0,16$; $p< 0,04$; $n= 28$), sin embargo no hubo diferencia entre las pendientes ($F_{(1, 52)}= 0,8$; $p> 0,35$). Para el tratamiento S^+B^- la regresión no fue significativa ($y= -0,0089x+16,842$; $R^2= 0,01$; $p> 0,6$; $n=28$). Entre los meses de otoño (2010) y verano (2011) no hubo una relación lineal entre el número de macollos y el tiempo en ninguno de los tres tratamientos ($y= -0,0037x+31,181$; $R^2= 0,0003$; $p> 0,9$; $n= 28$; $y= -0,0011x+18,497$; $R^2= 0,00006$; $p> 0,9$; $n= 28$; $y= 0,0007x+10,969$; $R^2= 0,0002$; $p= 0,9$; $n=28$ para el tratamiento S^-B^+ ; S^+B^+ y S^+B^- respectivamente) (Fig. 6b; Tabla 1).

En el caso de *Bromus auleticus*, el número de macollos aumentó linealmente con el tiempo, durante los meses de primavera y verano 2009-2010, sólo en el tratamiento S^+B^+ ($y= 0,0606x-2,3396$; $R^2= 0,4$; $p< 0,003$; $n= 28$), no así para las plantas S^-B^+ ($y= 0,0316x+2,4762$; $R^2= 0,11$; $p> 0,1$; $n= 20$) ni para las S^+B^- ($y= 0,0091x+5,1934$; $R^2= 0,04$; $p> 0,4$; $n= 28$). Entre los meses de otoño (2010) y verano (2011) no hubo una relación lineal entre el número de macollos y el tiempo en ninguno de los tratamientos ($y= 0,0114x+12,655$; $R^2= 0,006$; $p> 0,75$; $n= 20$; $y= 0,0019x+19,066$; $R^2< 0,00001$; $p> 0,99$; $n=28$; $y= 0,0162x+5,0949$; $R^2= 0,006$; $p> 0,7$; $n=28$ para el tratamiento S^-B^+ ; S^+B^+ y S^+B^- respectivamente) (Fig. 6c; Tabla 1).

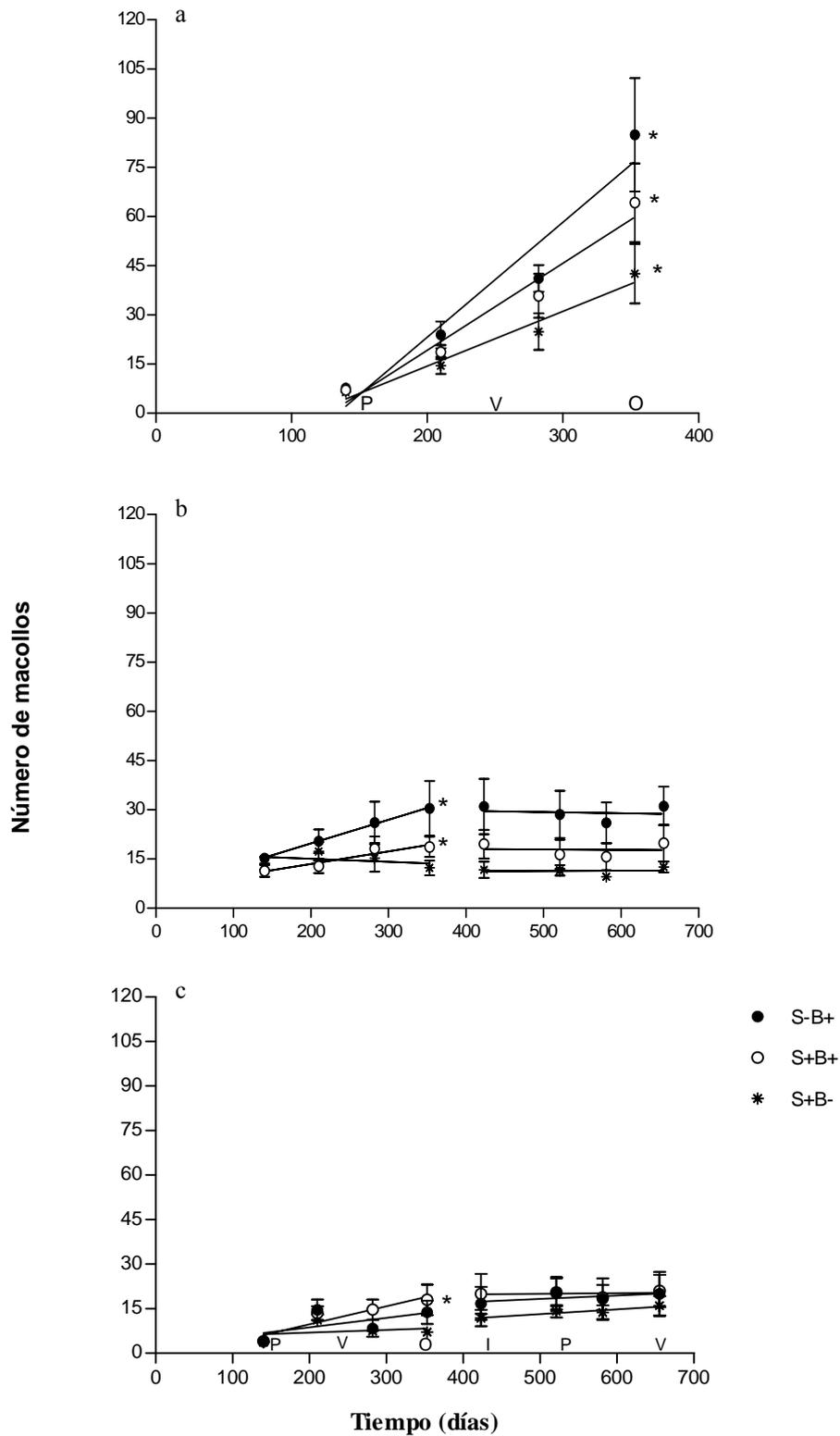


Figura 6. Relación entre el número de macollos y el tiempo, ajustadas a través de un modelo de regresión lineal de: a) *A. affinis*; b) *C. selloana* y c) *B. auleticus*. Las regresiones significativas se vieron sólo desde la primavera 2009 y hasta el otoño 2010. **S⁻B⁺**: fuera del arbusto y con bolsa; **S⁺B⁺**: debajo del arbusto y con bolsa y **S⁺B⁻**: debajo del arbusto y sin bolsa. Nótese que el tiempo de permanencia de las plantas de *A. affinis* en el campo fue menor que el de *C. selloana* y *B. auleticus* y que en *A. affinis* el número de macollos se contó sólo durante el período primavera-otoño. P (primavera); V (verano); O (otoño) e I (invierno). Con * se indican las rectas de regresión significativas ($p < 0,05$).

La biomasa de hojas de *Axonopus affinis*, al final del experimento, varió con los tratamientos ($F_{(2, 27)} = 6,1$; $p < 0,007$). Al momento de la cosecha los individuos del tratamiento S^-B^+ presentaron, en promedio, un 112% más biomasa de hojas que las plantas del tratamiento S^+B^- ($p < 0,0022$) y un 25% más que las correspondientes al tratamiento S^+B^+ aunque no hubo diferencias significativas ($p > 0,34$). Por otro lado, la biomasa de hojas del tratamiento S^+B^+ fue 68% mayor que la biomasa del tratamiento S^+B^- ($p < 0,0224$) (Figura 7a; Tabla 1).

La biomasa de hojas de las plantas de *Coelorachis selloana*, varió con los tratamientos ($F_{(2, 18)} = 3,864$; $p < 0,041$). Al momento de la cosecha las plantas del tratamiento S^-B^+ tuvieron en promedio, un 170% más biomasa que las plantas del tratamiento S^+B^- ($p < 0,013$) y un 45% más que las del tratamiento S^+B^+ aunque no hubo diferencias significativas ($p > 0,22$). Por otro lado, la biomasa de hojas de las plantas del tratamiento S^+B^+ fue 86% mayor que en el tratamiento S^+B^- , aunque no hubo diferencias significativas ($p > 0,14$) (Figura 7b; Tabla 1).

En *Bromus auleticus* la biomasa de hojas no varió con los tratamientos ($F_{(2, 16)} = 0,06$; $p > 0,94$) (Figura 7c; Tabla 1).

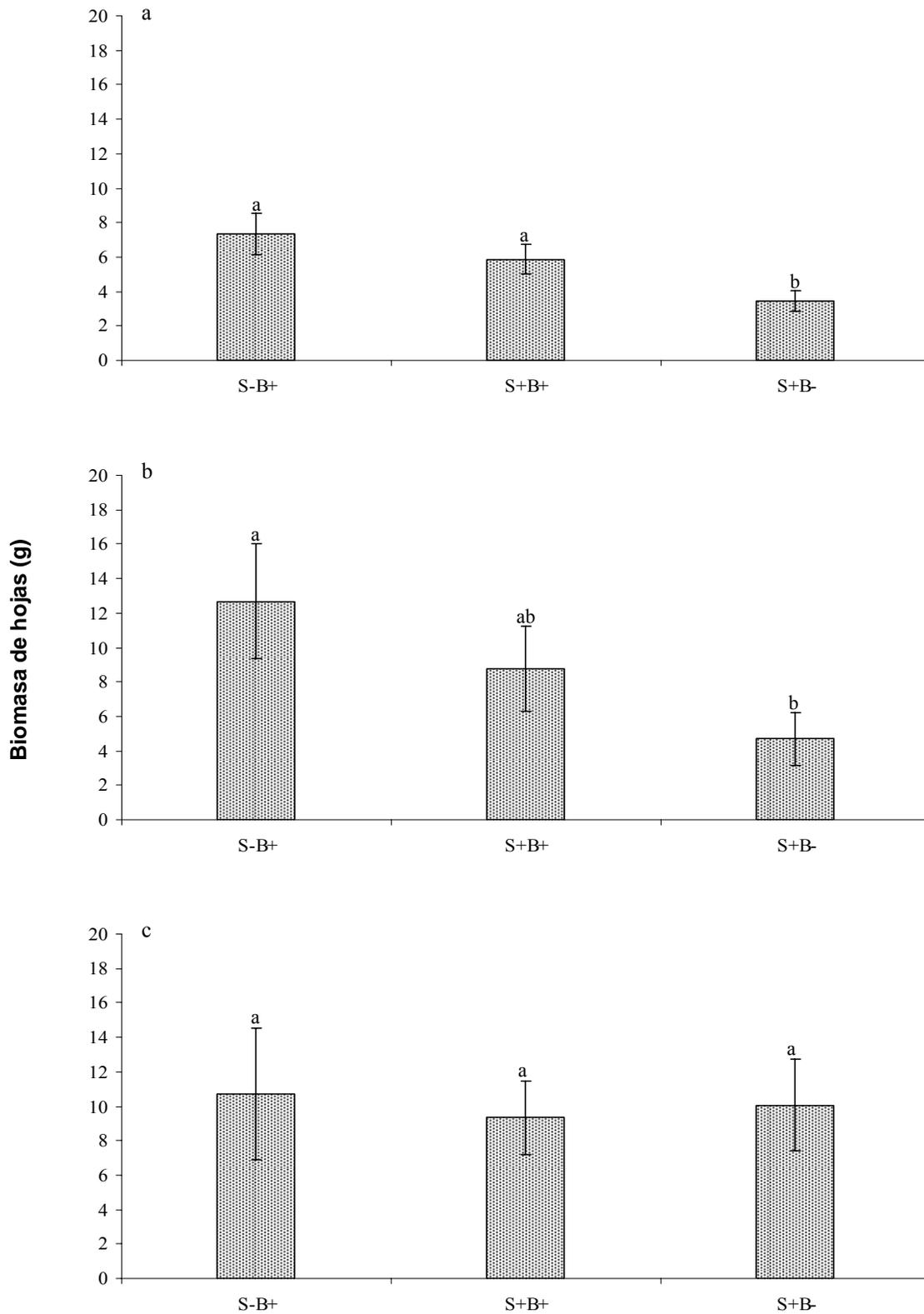


Figura 7. Promedio (± 1 error estándar) de la biomasa de hojas al finalizar el experimento, en los diferentes tratamientos para las tres especies: a) *A. affinis*; b) *C. selloana* y c) *B. auleticus*. **S⁻B⁺**: fuera del arbusto y con bolsa; **S⁺B⁺**: debajo del arbusto y con bolsa y **S⁺B⁻**: debajo del arbusto y sin bolsa. Diferentes letras indican diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$).

La biomasa de inflorescencias producida por las plantas de *Axonopus affinis*, al momento de la cosecha, varió dependiendo de los tratamientos ($F_{(2, 27)} = 5,36$; $p < 0,011$). Las plantas del tratamiento S^-B^+ produjeron, en promedio, un 133% más biomasa que las plantas S^+B^- ($p < 0,004$) y un 63% más que las plantas S^+B^+ ($p < 0,04$). Si bien las plantas S^+B^+ produjeron un 42% más biomasa que las S^+B^- estas diferencias no fueron significativas ($p > 0,31$) (Fig. 8a; Tabla 1).

En el caso de *Coelorachis selloana*, la biomasa de inflorescencias producida por las plantas también varió con los tratamientos ($F_{(2, 18)} = 3,56$; $p < 0,05$). Al momento de la cosecha las plantas del tratamiento S^-B^+ produjeron, en promedio, un 163% más biomasa que las plantas S^+B^- ($p < 0,025$) y un 140% más que las plantas S^+B^+ ($p < 0,05$). Las plantas de los tratamientos S^+B^+ y S^+B^- tuvieron valores similares de biomasa de inflorescencias ($p > 0,74$) (Fig. 8b; Tabla 1).

En el caso de *Bromus auleticus*, la biomasa de inflorescencias no varió con los tratamientos ($F_{(2, 16)} = 0,61$; $p > 0,55$) (Fig. 8c; Tabla 1).

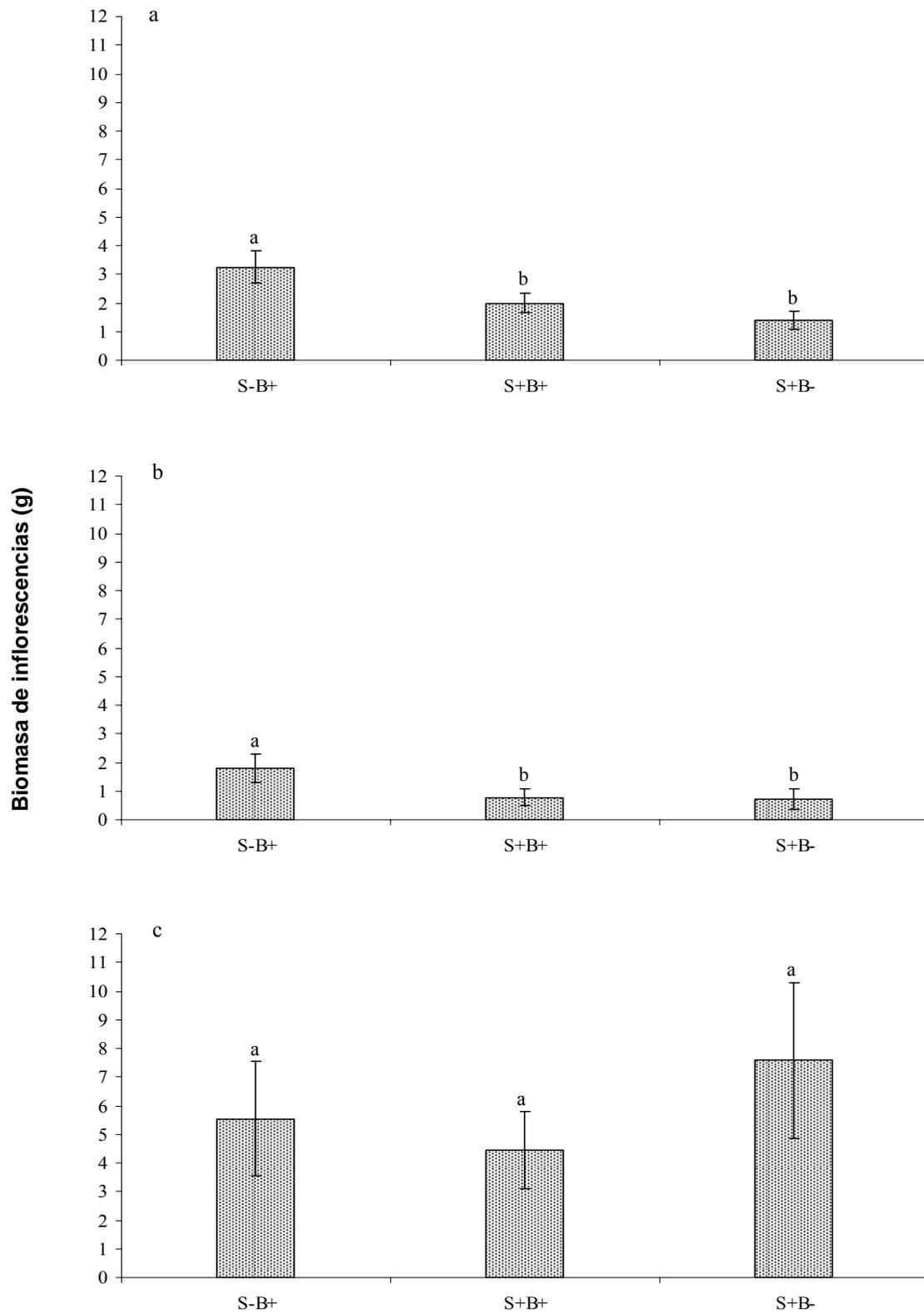


Figura 8. Promedio (± 1 error estándar) de la biomasa de inflorescencias al finalizar el experimento, en los diferentes tratamientos para las tres especies: a) *A. affinis*; b) *C. selloana* y c) *B. auleticus*. **S⁻B⁺**: fuera del arbusto y con bolsa; **S⁺B⁺**: debajo del arbusto y con bolsa y **S⁺B⁻**: debajo del arbusto y sin bolsa. Diferentes letras indican diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$).

La relación entre la biomasa aérea y la biomasa subterránea de las plantas de *Axonopus affinis*, no se vio afectada por los tratamientos ($F_{(2, 27)} = 1,76$; $p > 0,18$) (Fig. 9a; Tabla 1).

En el caso de *Coelorachis selloana*, la relación biomasa aérea/ biomasa subterránea no varió con los tratamientos ($F_{(2, 18)} = 0,25$; $p > 0,77$) (Fig. 9b; Tabla 1).

En el caso de *Bromus auleticus*, la relación biomasa aérea/ biomasa subterránea fue diferente dependiendo del tratamiento ($F_{(2, 16)} = 4,95$; $p < 0,022$). Esta relación fue, en promedio, un 95% mayor para las plantas del tratamiento $\mathbf{S^+B^-}$ que para las plantas del tratamiento $\mathbf{S^+B^+}$ ($p < 0,028$) y un 80% mayor que para las plantas $\mathbf{S^-B^+}$, aunque las diferencias fueron marginales ($p > 0,08$). Entre las plantas de los tratamientos $\mathbf{S^-B^+}$ y $\mathbf{S^+B^+}$, la relación fue similar y no hubo diferencias significativas ($p > 0,96$) (Fig. 9c; Tabla 1).

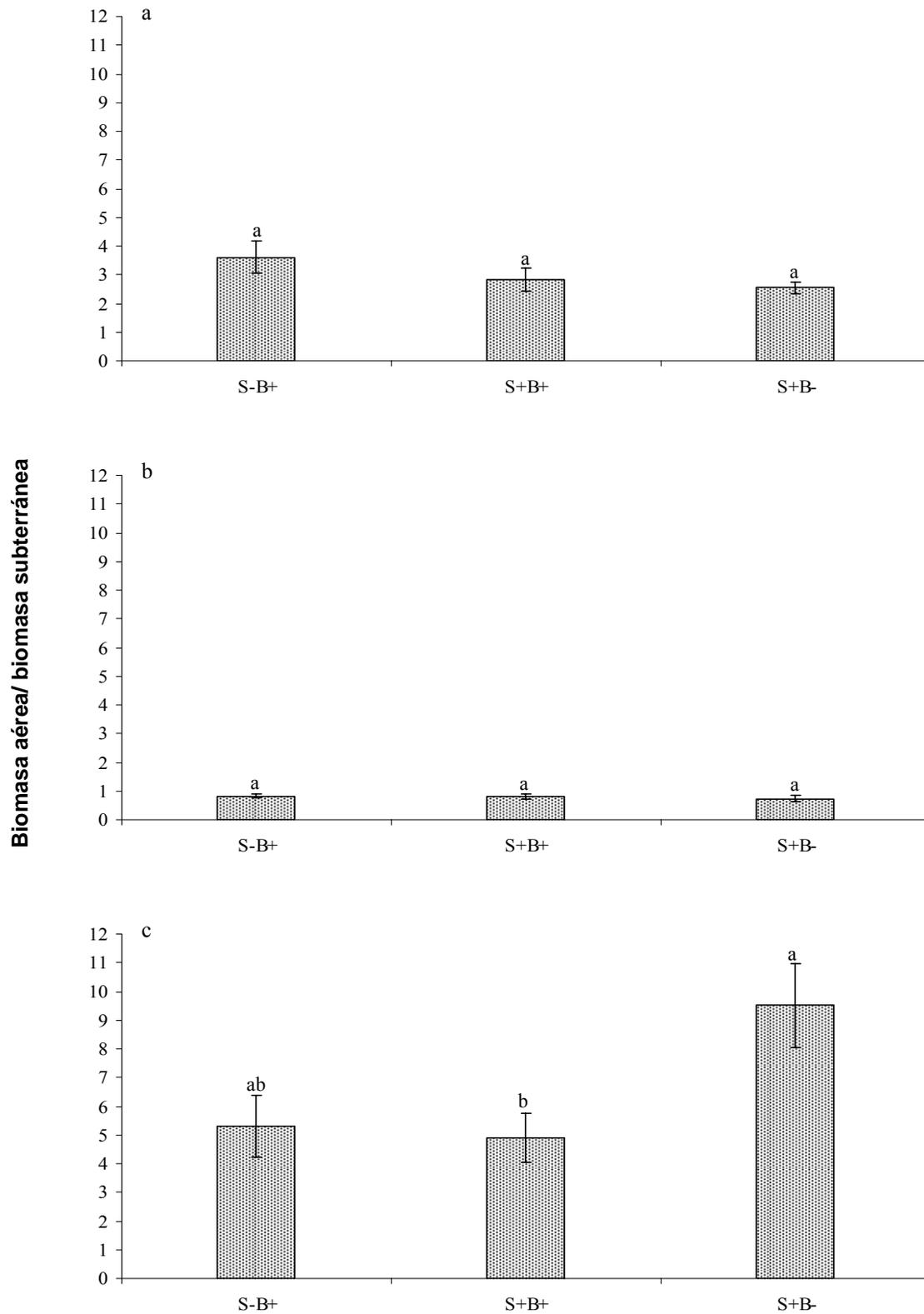


Figura 9. Promedio (± 1 error estándar) de la biomasa aérea/ biomasa subterránea, en los diferentes tratamientos, para las tres especies: a) *A. affinis*; b) *C. selloana* y c) *B. auleticus*. **S⁻B⁺**: fuera del arbusto y con bolsa; **S⁺B⁺**: debajo del arbusto y con bolsa y **S⁺B⁻**: debajo del arbusto y sin bolsa. Diferentes letras indican diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$).

La tasa de elongación foliar varió dependiendo de los tratamientos, tanto para los individuos de *C. selloana* como para los de *B. auleticus*. En el caso de *C. selloana* el análisis mostró diferencias entre individuos con y sin competencia radicular ($F_{(2, 216)} = 3,31; p < 0,039$). Durante el tiempo de medición, las hojas de los individuos S^+B^+ elongaron un 13% más que en los S^+B^- ($p < 0,023$) y en los individuos S^-B^+ un 12,5% más que en los S^+B^- ($p < 0,034$). Las tasas de elongación foliar de los individuos de los tratamientos S^+B^+ y S^-B^+ no se diferenciaron ($p > 0,87$). El tiempo fue significativo ($F_{(11, 216)} = 25,25; p < 0,0001$), no así la interacción tratamiento x tiempo ($F_{(22, 216)} = 0,9; p > 0,5$) (Fig. 10a; Tabla 1).

En el caso de *B. auleticus* las diferencias ocurrieron entre individuos facilitados y no facilitados ($F_{(2, 192)} = 8,73; p < 0,0003$). Las hojas de los individuos S^+B^+ elongaron, en promedio, un 37,3% más que en los S^-B^+ ($p < 0,0004$) y en los individuos S^+B^- un 22,5% más que en los S^-B^+ ($p < 0,05$). Las hojas de los individuos S^+B^+ elongaron un 12% más que en los S^+B^- , aunque las diferencias no fueron significativas ($p > 0,17$). El tiempo fue significativo ($F_{(11, 192)} = 26,02; p < 0,0001$), no así la interacción tratamiento x tiempo ($F_{(22, 192)} = 1,4; p > 0,11$) (Fig. 10b; Tabla 1).

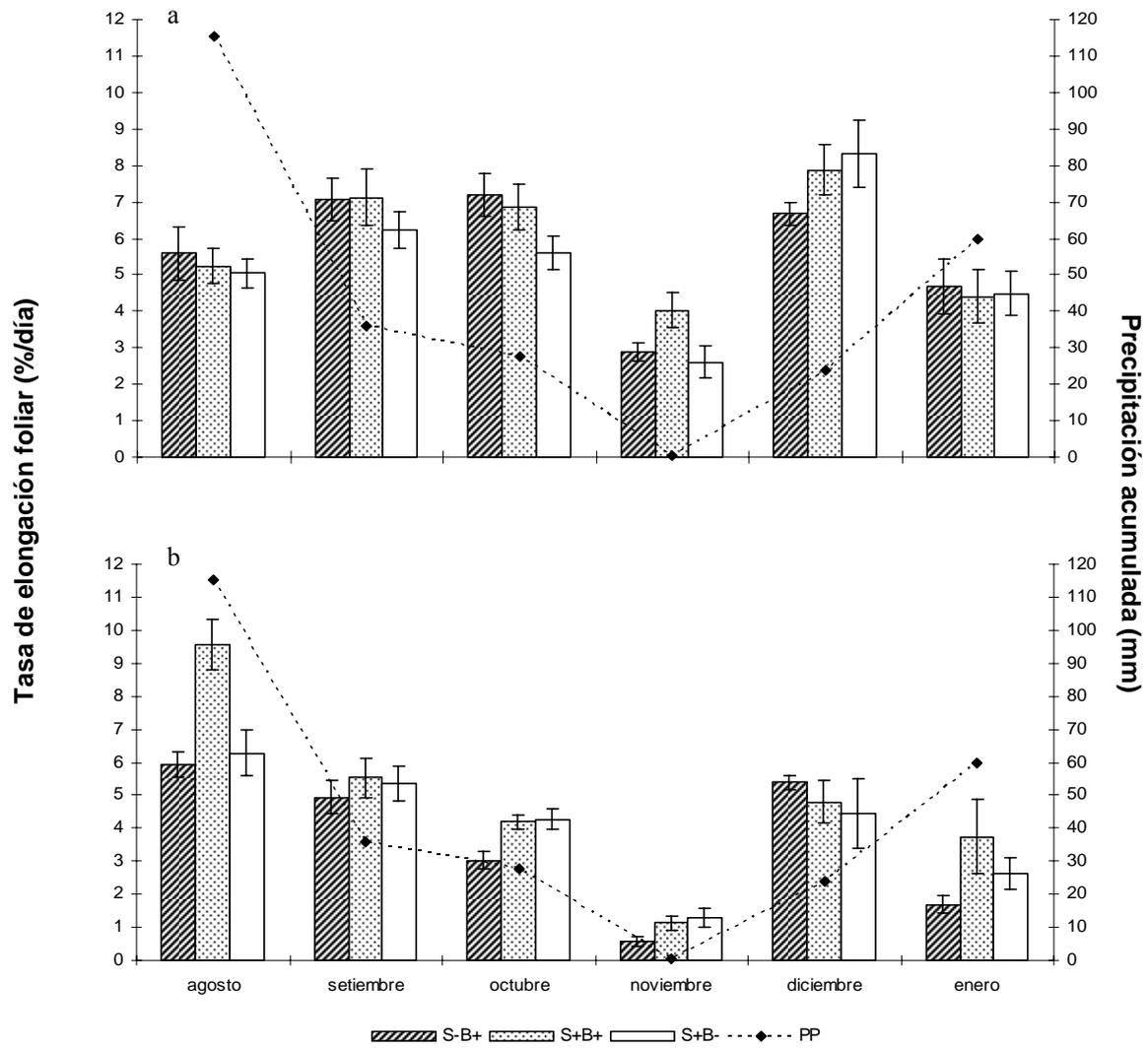


Figura 10. Promedio (± 1 error estándar) de la tasa de elongación foliar (TEF) en los diferentes tratamientos para las dos especies: a) *C. selloana* y b) *B. auleticus*. **S⁻B⁺**: fuera del arbusto y con bolsa; **S⁺B⁺**: debajo del arbusto y con bolsa y **S⁺B⁻**: debajo del arbusto y sin bolsa. En la figura se representan los promedios para cada mes, excepto para agosto y diciembre que se calculó una sola vez. En línea punteada se representa la precipitación acumulada, en milímetros, de los 5 días previos a la medición.

Tabla 1. Efecto neto, de facilitación/reducción de radiación y competencia de *E. buniifolium* sobre las variables de respuesta estimadoras del desempeño de *A. affinis*; *C. selloana* y *B. auleticus*. Los símbolos de más (+) y menos (-) indican el resultado de la comparación del desempeño de las gramíneas en los diferentes tratamientos ($p < 0,05$), mientras que ns indica que el efecto no fue significativo. Si $S^+B^- - S^-B^+ > 0$ entonces el efecto neto es positivo, de lo contrario es negativo. Si $S^+B^+ - S^-B^- > 0$ entonces hay facilitación, de lo contrario hay efecto negativo por reducción de radiación. Si $S^+B^- - S^-B^+ < 0$ entonces hay efecto negativo debido a la competencia subterránea. La tasa de elongación foliar no se calculó para *A. affinis*.

Variables de respuesta	<i>A. affinis</i>			<i>C. selloana</i>			<i>B. auleticus</i>		
	Neto $S^+B^- - S^-B^+$	Fac./Red. radiación $S^+B^+ - S^-B^-$	Comp. $S^+B^- - S^-B^+$	Neto $S^+B^- - S^-B^+$	Fac./Red. radiación $S^+B^+ - S^-B^-$	Comp. $S^+B^- - S^-B^+$	Neto $S^+B^- - S^-B^+$	Fac./Red. radiación $S^+B^+ - S^-B^-$	Comp. $S^+B^- - S^-B^+$
Biomasa total	-	ns	ns	-	ns	ns	ns	ns	ns
Tasa de macollaje	-	ns	-	-	ns	-	ns	+	-
Biomasa de hojas	-	ns	-	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Biomasa de inflorescencias	-	ns	ns	-	-	ns	ns	ns	ns
Tasa de elongación foliar				-	ns	-	+	+	ns

Discusión

De acuerdo a lo esperado, las gramíneas crecieron en lugares con condiciones microambientales diferentes según hayan sido plantadas debajo o fuera de la cobertura de los arbustos. Las gramíneas colocadas debajo de los arbustos interceptaron menos radiación fotosintéticamente activa que aquellas plantadas lejos de la sombra del arbusto. Asimismo, bajo la sombra, las gramíneas estuvieron en un microambiente caracterizado por menor velocidad del viento y menor temperatura, en comparación con las plantadas lejos de los arbustos. La microheterogeneidad ambiental impuesta por los arbustos ha sido reportada en estudios previos en nuestro país y en diversas regiones del mundo (Aguiar y Sala, 1994; Pugnaire y Luque, 2001; Pezzani *et al.*, 2011). En sitios áridos o semi-áridos, estos efectos sobre las variables ambientales han sido identificados como los principales mecanismos de facilitación, a través de los cuales los arbustos protegen y aumentan la supervivencia de las gramíneas (Aguiar y Sala, 1994; Holmgren *et al.*, 1997). Por otra parte, en sitios más húmedos, se ha visto que la menor radiación incidente afecta negativamente la productividad del estrato herbáceo (Lett y Knapp, 2003; Pezzani *et al.*, 2011).

En lo referido específicamente al efecto neto del arbusto sobre el desempeño de las gramíneas, los resultados obtenidos apoyan la segunda hipótesis planteada. El arbusto afectó negativamente a las gramíneas *A. affinis* y *C. selloana* (C_4), mientras que el efecto fue neutro o positivo para *B. auleticus* (C_3). En los casos de *A. affinis* y *C. selloana*, la tasa de macollaje, la biomasa total, la biomasa de hojas y de inflorescencias de las plantas que crecieron bajo el tratamiento fuera del arbusto y sin competencia radicular (S^-B^+) fueron mayores que los valores de las plantas que lo hicieron bajo el dosel del arbusto y sin aislamiento de las raíces (S^+B^-). Además en *C. selloana*, la tasa de elongación foliar de las plantas S^-B^+ fue mayor que la de las plantas S^+B^- . En el caso de *B. auleticus*, se evidenció un efecto neto positivo en la tasa de elongación foliar, ya que las plantas del tratamiento S^+B^- tuvieron mayores valores que las plantas del tratamiento S^-B^+ . Sin embargo en todas las otras variables medidas no se registró efecto del arbusto. Estos resultados son consistentes con diversas evidencias sobre la tolerancia diferencial de las plantas C_3 y C_4 a las condiciones de radiación, temperatura y humedad (Brown y Morgan, 1980; Ward *et al.*, 1999; Osborne *et al.*, 2008). Las gramíneas C_3 dominan en zonas de latitudes altas o de altitud en donde las temperaturas son bajas, mientras que las C_4 lo hacen en zonas de latitudes bajas, caracterizadas por altas temperaturas (Paruelo y Lauenroth, 1996). Además, las gramíneas C_3 son más abundantes en lugares sombreados y húmedos, mientras que las C_4 lo son en sitios soleados y secos (Klink y Joly, 1989; Bianchin y Rúgolo de Agrasar, 2002).

El efecto neto del arbusto varió con la estación del año, lo cual apoya la segunda hipótesis planteada. La tasa de macollaje fue la variable de respuesta que evidenció este resultado en las plantas de *C. selloana*. En el tratamiento S^+B^+ la tasa de macollaje fue positiva y creció linealmente durante los meses de primavera y verano de 2009-2010, posteriormente el número de macollos se mantuvo constante en el tiempo. Por otro lado, las tasas de elongación foliar de *C. selloana* y *B. auleticus* variaron significativamente con el tiempo. En *C. selloana*, los meses de setiembre, octubre y diciembre fueron los de mayor tasa de elongación foliar y noviembre el de menor tasa, posiblemente por la escasa precipitación de esas fechas. En el caso de *B. auleticus*, el mes de agosto fue el de mayor tasa de elongación foliar y noviembre el de menor tasa. La tasa de elongación foliar de *B. auleticus* dependió más de la precipitación que la de *C. selloana*, posiblemente debido a que las gramíneas C_3 son menos eficientes en el uso del agua que las gramíneas C_4 . Sin embargo la falta de una interacción significativa entre el tiempo y el tratamiento sugiere que el efecto del arbusto no varió con el tiempo.

En lo que refiere específicamente a los efectos de la competencia y la facilitación, los resultados obtenidos apoyan, la primera hipótesis planteada. Bajo el dosel de *Eupatorium buniifolium*, las condiciones microambientales cambian con respecto a las zonas alejadas del arbusto. Sin embargo, en los casos de *Axonopus affinis* y *Coelorachis selloana* no se detectó co-ocurrencia de efectos, ya que sólo se evidenció el efecto negativo de la competencia y de la reducción de radiación. Por el contrario, en la tasa de macollaje de *Bromus auleticus*, los resultados indicaron efectos simultáneos de competencia y de facilitación.

Tal vez la competencia subterránea pudo enmascarar, en alguna medida, el efecto de la facilitación. Es decir, el tratamiento S^+B^+ pudo haber sido efectivo en evitar la competencia por interferencia con el arbusto pero tal vez no la competencia por explotación. Esto haría que las diferencias en el desempeño entre los individuos S^+B^+ y S^-B^+ estuvieran afectadas por la competencia por explotación entre el arbusto y los individuos S^+B^+ , reduciendo el efecto de facilitación.

Efecto de *E. buniifolium* sobre *A. affinis* y *C. selloana*

Tanto para *A. affinis* como para *C. selloana*, los resultados sugieren un patrón similar de respuesta frente al arbusto. En ambas especies, el crecimiento vegetativo se vio afectado principalmente por la competencia subterránea, mientras que el desarrollo reproductivo por la menor disponibilidad de radiación. En *A. affinis*, la competencia subterránea se evidenció a través de la reducción de la tasa de macollaje y de la biomasa de hojas de las plantas S^+B^+ en comparación con las plantas del tratamiento S^+B^+ . Este resultado es contrario a lo reportado

por Guido (2009), quien encontró, en un experimento factorial realizado en invernáculo en el que manipuló agua y luz, que la disponibilidad de luz fue el principal factor que limitó la tasa de crecimiento relativo de esta especie. Si bien un ensayo a campo es muy diferente a uno realizado en un invernáculo (ya que en el campo hay varios factores que escapan al control del investigador), las diferencias observadas con este trabajo ponen de manifiesto la necesidad de seguir investigando en el tema. En el caso de *C. selloana*, la competencia subterránea redujo la tasa de macollaje y la tasa de elongación foliar de las plantas del tratamiento S^+B^- con respecto a las S^+B^+ . La competencia subterránea fue el único factor que afectó la tasa de elongación foliar de esta especie. Guido (2009) encontró, en el experimento mencionado anteriormente, que el agua fue el principal factor que limitó la tasa de crecimiento relativo de esta especie. Si bien en este trabajo, no se determinó por qué recurso compitieron, se ha visto que la disponibilidad de agua en el suelo, hasta los 30 cm de profundidad, es menor debajo de *E. buniifolium* que lejos del arbusto (Fernández, 2008). Para ambas especies, la menor disponibilidad de agua debajo del arbusto podría explicar el menor desempeño de las plantas del tratamiento S^+B^- en comparación con las plantas S^+B^+ . La importancia del agua sobre la elongación foliar de las plantas ya ha sido evidenciada en otros trabajos (Lemaire y Chapman, 1996). En este sentido se han observado reducciones en la tasa de elongación foliar de plantas de maíz debidas al déficit hídrico de las plantas (Tang y Boyer, 2008).

Los resultados obtenidos en este trabajo, para ambas especies, resaltan la importancia de la competencia subterránea sobre el crecimiento vegetativo de las gramíneas. Varios estudios han mostrado efectos negativos, sobre el crecimiento de las gramíneas, debidos a la competencia por recursos del suelo con arbustos (Peltzer y Köchy, 2001; Maestre *et al.*, 2003) y árboles (Picon-Cochard *et al.*, 2001; Ludwig *et al.*, 2004; Simmons *et al.*, 2008) sugiriendo que la competencia puede ser una interacción importante entre gramíneas y plantas leñosas en pastizales. Pero si bien la competencia subterránea fue importante, las plantas no aumentaron significativamente la asignación de recursos a la parte subterránea. Aunque las plantas S^+B^- tuvieron la tendencia a presentar menores valores en la relación biomasa aérea/ biomasa subterránea que las plantas con barrera a la competencia (sugiriendo más recursos a las raíces), estos valores no fueron lo suficientemente importantes como para ser detectados con el análisis de varianza. Sería de esperar que si las plantas detectan la falta de agua y/o nutrientes, aumenten la asignación de recursos a las raíces (Poorter y Nagel, 2000; Heggenstaller *et al.*, 2009). La falta de una respuesta consistente podría estar evidenciando una limitante morfológica y fisiológica de las plantas que les haya impedido modificar la asignación de recursos. Aumentar la asignación de recursos a las raíces trae costos de

mantenimiento asociados como es una mayor pérdida de CO₂, debida al aumento de la respiración de las plantas. Además, a causa de que hay un “trade-off” entre la asignación de recursos a las raíces y las hojas, el aumento de recursos a las raíces reduciría los recursos destinados a los órganos fotosintéticos de la planta. La menor cantidad de hojas reduciría la captación de luz y por lo tanto la capacidad de la planta de realizar fotosíntesis, lo que haría muy difícil compensar el mayor costo de CO₂ anteriormente mencionado.

Una explicación alternativa a la esbozada, sería que las diferencias en el crecimiento de las plantas **S⁺B⁺** y **S⁺B⁻** pudieron haber ocurrido por la secreción de sustancias alelopáticas por parte de *E. buniifolium*, que hayan inhibido el crecimiento de las plantas **S⁺B⁻**. Se ha visto que la alelopatía es muy común en la naturaleza y se ha sugerido que no se descarte en los estudios de interacciones entre especies vegetales (Bais *et al.*, 2004; Hussaiun *et al.*, 2011). En el caso específico de *E. buniifolium*, no hay información disponible referida a si produce o no sustancias alelopáticas. Sería necesario realizar estudios de exudados de raíces del arbusto para ver si produce sustancias inhibitorias del crecimiento de otras plantas en general y de estas gramíneas en particular.

Es importante resaltar que si bien la menor disponibilidad de radiación debajo del arbusto no redujo significativamente el crecimiento de *A. affinis* y *C. selloana*, los valores de biomasa total, biomasa de hojas y la tasa de macollaje de las plantas del tratamiento **S⁻B⁺** de ambas especies, fueron mayores que los de las plantas **S⁺B⁺**. Estos resultados ponen de manifiesto la importancia de la radiación en el crecimiento de estas gramíneas. La falta de un efecto claro y consistente de la menor disponibilidad de radiación sobre el crecimiento de estas especies podría deberse, en el caso de *A. affinis*, a la limitante temporal del trabajo, mientras que en el de *C. selloana* al escaso número de réplicas de los tratamientos.

En lo que respecta a la producción de inflorescencias, la radiación fue más importante que la competencia subterránea y afectó por igual a *A. affinis* y a *C. selloana*. Las gramíneas que fueron plantadas fuera de los arbustos (**S⁻B⁺**) produjeron más biomasa de inflorescencias que las plantadas debajo de los arbustos sin competencia radicular (**S⁺B⁺**). Los resultados podrían indicar un efecto regulador de la floración por parte de la radiación. Si bien la floración es un tema muy complejo e involucra diversos factores tales como la temperatura, la disponibilidad de nutrientes, las hormonas, etc., se ha visto que la radiación afecta la floración de algunas especies (Bernier *et al.*, 1993; Putterill *et al.*, 2004). Además se sabe que algunas plantas florecen en respuesta a la cantidad de horas de radiación (plantas de día corto o día largo) y que la modificación de la calidad de la radiación (relación R/RL) también afecta el momento de la floración de las plantas (Clavijo *et al.*, 2010). La modificación de la calidad de

la radiación ocurre debido a que las hojas utilizan más algunas porciones del espectro electromagnético (rojo) y transmiten otras (rojo lejano), disminuyendo la relación rojo/rojo lejano (R/RL) de la radiación (Taiz y Zeiger, 2010). Si bien no se midió la relación R/RL, es de suponer que debajo del arbusto esta relación sea menor que al sol directo. Tanto la menor cantidad de radiación incidente como la menor relación R/RL (o ambas) podrían ser las responsables de la menor producción de inflorescencias de los individuos de *A. affinis* y *C. selloana* colocados debajo de los arbustos. En bosques de Norteamérica, se observó que debajo del arbusto *Lindera benzoin* la gramínea C_4 *Microstegium vimineum* produjo menos inflorescencias que lejos de los mismos (Schramm y Ehrenfeld, 2010). Sin embargo los autores no distinguieron si las diferencias observadas se debieron a la reducción de la cantidad de radiación incidente o a la modificación de su calidad. Tampoco hay trabajos en los que se haya cuantificado de forma separada el efecto de la cantidad y la calidad de la luz, en la producción de inflorescencias en gramíneas. Sin embargo, aunque la radiación haya sido importante, las plantas no aumentaron significativamente la asignación de recursos a la parte aérea y la relación biomasa aérea/ biomasa subterránea fue similar en todos los casos. Esto es contrario a lo esperado según resultados obtenidos por otros autores (Poorter y Nagel, 2000). En este sentido, en un trabajo en el que se comparó el crecimiento y la asignación de recursos a la parte aérea de dos especies de gramíneas tropicales, se vio que las gramíneas aumentaron la asignación de recursos a la parte aérea, procurando captar más radiación, en los ambientes con reducida disponibilidad de luz (Días-Filho, 2000). La falta de trabajos en esta materia marca la necesidad de investigar el efecto de la radiación en el desarrollo de las gramíneas.

Efecto de *E. buniifolium* sobre *B. auleticus*

En el caso de *B. auleticus* se evidenció un efecto facilitador del arbusto sobre los individuos de esta especie en la tasa de macollaje y en la tasa de elongación foliar. La menor temperatura y velocidad del viento, debajo del arbusto, promovieron el aumento en el número de macollos y en la elongación de las hojas de las plantas de los tratamientos S^+B^+ en comparación con las S^-B^+ . El microambiente generado debajo del arbusto pudo haber mejorado el estado hídrico de las gramíneas S^+B^+ en comparación con las S^-B^+ . En este sentido Fernández (2008) encontró que las gramíneas *Stipa neesiana* y *Paspalum notatum* tenían mejor estado hídrico debajo de *E. buniifolium* que las de lugares sin arbusto. Algunos trabajos han mostrado un aumento de la elongación foliar debido a un mejor estado hídrico de las plantas (Tang y Boyer, 2008). Este efecto facilitador del dosel arbustivo se ha visto, principalmente, en ambientes áridos o semi-áridos en donde la reducción de la temperatura, velocidad del viento y radiación debajo de arbustos mejoran el estado hídrico de las plántulas

y aumentan su supervivencia (Holmgren *et al.*, 1997). Por otro lado, las plantas del tratamiento S^+B^+ tuvieron mayor tasa de macollaje y tasa de elongación foliar (aunque no tuvieron diferencias significativas) que las plantas S^+B^- . Estos resultados muestran que la competencia subterránea con el arbusto también afectó negativamente a los individuos de *B. auleticus*. Esto pudo deberse a que las plantas S^+B^- invirtieron menos en raíces (mayor relación biomasa aérea/ biomasa subterránea) que las plantas del tratamiento S^+B^+ . En el resto de las variables de respuesta analizadas (biomasa total, biomasa de hojas, biomasa de inflorescencias) no se detectaron diferencias entre los tratamientos debidas a la competencia subterránea o a la facilitación. Esto estaría indicando que la menor disponibilidad de radiación se balanceó con un mejor estado hídrico de las plantas debajo de los arbustos (Holmgren *et al.*, 1997). Si bien hubo pocas diferencias en el desempeño de esta especie, es interesante resaltar el hecho de que, en la mayoría de las variables medidas, las plantas que crecieron debajo del arbusto (ambas o una de ellas) superaron el desempeño de las plantas que crecieron fuera del arbusto. Esto estaría marcando que la menor radiación, temperatura y velocidad del viento debajo del arbusto afectó positivamente a esta especie.

Otra posible interpretación que también explicaría el aumento en la tasa de elongación foliar de las plantas que crecieron debajo del arbusto, sería una respuesta fotomorfogénica a la variación en la calidad de radiación incidente. Es decir, el aumento en la tasa elongación de las hojas pudo haber ocurrido en respuesta a la menor relación R/RL de la radiación debajo del arbusto y no al microclima generado. Sería importante poder realizar experimentos para resolver esta incertidumbre.

Este es el primer trabajo en donde se cuantificó el efecto negativo, positivo y neto de los arbustos sobre gramíneas en un pastizal templado. El diseño experimental permitió detectar diferentes efectos sobre las gramíneas, debidos a la parte aérea y subterránea del arbusto. Los resultados obtenidos muestran que la competencia por agua y la menor disponibilidad de radiación afectaron negativamente el desempeño de las gramíneas *A. affinis* y *C. selloana*. En el caso de *B. auleticus*, los resultados son menos claros, no hubo una respuesta significativa en la mayoría de las variables de respuesta y sólo en la tasa de macollaje y en la tasa de elongación foliar se evidenció un posible efecto de facilitación.

Estos resultados tienen varias consecuencias, tanto desde el punto de vista teórico como aplicado. Desde el punto de vista teórico amplían la importancia de la facilitación entre plantas a zonas más productivas de las que comúnmente se había estudiado (Bertness y Callaway, 1994; Holmgren *et al.*, 1997). La inmensa mayoría de trabajos sobre facilitación han sido realizados en ambientes con fuerte estrés abiótico (Holmgren *et al.*, 1997; Madrigal

et al., 2008). Además ponen de manifiesto la importancia del metabolismo fotosintético de las gramíneas en el resultado final de las interacciones con los arbustos. Desde el punto de vista aplicado subrayan la importancia de los arbustos para el crecimiento de especies de calidad forrajera (baja relación C/N) como es *B. auleticus*. Estos resultados deberían ser tenidos en cuenta a la hora de tomar decisiones sobre el manejo del componente arbustivo en pastizales naturales de nuestro país.

Bibliografía

- Aguiar, M. R. y Sala O. E. 1994. Competition, facilitation, seed distribution, and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* 70: 26-34.
- Altesor, A.; Oesterheld, M.; Leoni, E.; Lezama, F. y Rodríguez, C. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology* 179: 83-91.
- Altesor, A.; Piñeiro, G.; Lezama, F.; Jackson, R. B.; Sarasola, M. y Paruelo, J. M. 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17: 323-332.
- Armas, C.; Kikvidze, Z.; Pugnaire, F. I. 2009. Abiotic conditions, neighbour interactions, and the distribution of *Stipa tenacissima* in a semiarid mountain range. *Journal of Arid Environments* 73: 1084-1089.
- Armas, C. y Pugnaire, F. I. 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology* 93: 978-989.
- Armesto, J. J. y Pickett, S. T. A. 1985. Experiments on disturbance in old-field plant communities: impact on species richness and abundance. *Ecology* 66: 230-240.
- Bais, H. P.; Park, S.-W.; Weir, T. L.; Callaway, R. M. y Vivanco, J. M. 2004. How plants communicate using the underground information superhighway. *Trends in Plant Science* 9: 26-32.
- Begon, M.; Townsend, C. R. y Harper J. L. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Cuarta edición. Blackwell Publishing Ltd.
- Bernier, G.; Havelange, A.; Houssa, C.; Petitjean, A. y Lejeuneet, P. 1993. Physiological signals that induce flowering. *The Plant Cell* 5: 1147-1155.
- Bertness, M. D. y Callaway, R. M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.
- Bianchin, M. C. y Rúgolo de Agrasar, Z. E. 2002. Analysis of the patterns of distribution of photosynthetic pathways and representativity of the family Poaceae on Martín García Island, Río de La Plata, Buenos Aires, Argentina. *Flora* 197: 351-360.
- Briggs, J. M.; Knapp, A. K.; Blair, J. M.; Heisler, J. L.; Hoch, G. A.; Lett, M. S. Y McCarron, J. K. 2005. An ecosystem in transition: causes and consequences of the conversion of mesic grassland to shrubland. *BioScience* 55: 243-254.
- Brown, R. H. y Morgan, J. A. 1980. Photosynthesis of grass species differing in carbon dioxide fixation pathways. VI. Differential effects of temperature and light intensity on photorespiration in C₃, C₄, and intermediate species. *Plant Physiology* 66: 541-544.
- Callaway, R. M. 1995. Positive Interactions among Plants. *The Botanical Review* 61: 306-349.

- Clavijo, M. P.; Cornaglia, P. S.; Gundel, P. E.; Nordenstahl, M. y Jobbagy, E. G. 2010. Limits to recruitment of tall fescue plants in poplar silvopastoral systems of the Pampas, Argentina. *Agroforestry Systems* 80: 275-282.
- Chebataroff, J. 1960. Algunos aspectos evolutivos de la vegetación de la Provincia Fitogeográfica Uruguayense. Apartado de Revista Nacional N° 201.
- Días-Filho, M. B. 2000. Growth and biomass allocation of the C₄ grasses *Brachiaria brizantha* and *B. humidicola* under shade. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 35: 2335-2341.
- Fernández, G. 2008. Efecto de los arbustos sobre el estrato gramíneo y comportamiento hídrico de los Tipos Funcionales de Plantas en pastizales naturales. Informe de pasantía, Licenciatura en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias (UDELAR), Montevideo, Uruguay.
- Fidelis, A.; Overbeck, G. E.; Pillar, V. D. y Pfadenhauer, J. 2009. The ecological value of *Eryngium horridum* in maintaining biodiversity in subtropical grasslands. *Austral Ecology* 34: 558-566.
- Gibson, D. J. 1988. The maintenance of plant and soil heterogeneity in dune grassland. *Journal of Ecology* 76: 497-508.
- Goldberg, D. E. y Barton, A. M. 1992. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants. *American Naturalist* 139: 771-801.
- Graff, P.; Aguiar, M. R. y Chaneton, E. J.; 2007. Shifts in positive and negative plant interactions along a grazing intensity gradient. *Ecology* 88: 188-199.
- Guido, A. 2009. Efecto de la defoliación y la disponibilidad de recursos sobre la tasa de crecimiento relativo y la tasa de senescencia en dos gramíneas nativas (*Axonopus affinis* y *Coelorachis selleana*). Informe de pasantía, Licenciatura en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias (UDELAR), Montevideo, Uruguay.
- Hairton, N.; Smith, F. y Slobodkin, L. 1960. Community structure, population control and competition. *American Naturalist* 94: 421-425.
- Heggenstaller, A. H.; Moore, K. J.; Liebman, M. y Anex, R. P. 2009. Nitrogen influences biomass and nutrient partitioning by perennial, warm-season grasses. *Agronomy Journal* 101: 1363-1371.
- Holmgren, M.; Scheffer, M. y Huston, M. A. 1997. The interplay of competition and facilitation in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975.
- Holmgren, M. y Scheffer, M. 2010. Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited. *Journal of Ecology* 98: 1269-1275.
- Holzappel, C. y Mahall, B. E. 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave desert. *Ecology* 80: 1747-1761.

Holzappel, C.; Tielbörger, K.; Pavag, H. A.; Nigel, J. y Sternbeug, H. 2006. Annual plant-shrub interactions along an aridity gradient. *Basic and Applied Ecology* 7: 268-279.

Hussaiun, M. I.; González, L. y Reigosa, M. J. 2011. Allelopathic potential of *Acacia melanoxylon* on the germination and root growth of native species. *Weed Biology and Management* 11: 18-28.

INIA-GRAS. <http://www.inia.org.uy/gras>.

Klink, C. A. y Joly, C. A. 1989. Identification and distribution of C₃ and C₄ grasses in open and shaded habitats in Sao Paulo State, Brazil. *Biotropica* 21: 30-34.

Köchy, M. y Wilson, S. D. 2000. Competitive effects of shrubs and grasses in prairie. *Oikos* 91: 385-395.

Lemaire, G. y Chapman D. 1996. Tissue flows in grazed plant communities. In: Hodgson, J. y Illius, A. W. (eds). *The Ecology and Management of Grazing Systems*. CAB International, Wallingford (UK), pp 3-36.

Lett, M. S. y Knapp, A. K. 2003. Consequences of shrub expansion in mesic grassland: resource alterations and graminoid responses. *Journal of Vegetation Science* 14: 487-496.

Lezama, F.; Altesor, A.; Pereira, M. y Paruelo, J. M. 2011. Descripción de la heterogeneidad florística en los pastizales naturales de las principales regiones geomorfológicas de Uruguay. En: Altesor, A.; Ayala, W. y Paruelo, J. M. (eds.). *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales*. Serie: FPTA N° 26. Montevideo, Uruguay.

Liu, M. Z. y Osborne, C. P. 2008. Leaf cold acclimation and freezing injury in C₃ and C₄ grasses of the Mongolian Plateau. *Journal of Experimental Botany* 59: 4161-4170.

López, R. P. y Ortuño, T. 2008. La influencia de los arbustos sobre la diversidad y abundancia de plantas herbáceas de la Prepuna a diferentes escalas espaciales. *Ecología Austral* 18: 119-131.

Ludwig, F.; Dawson, T. E.; Prins, H. H. T.; Berrendees, F. y de Kroon., H. 2004. Below ground competition between trees and grasses may overwhelm the facilitative effects of hydraulic lift. *Ecology Letters* 7: 623-631.

Madrigal, J.; García-Rodríguez, J.; Julian, R.; Puerto, A. y Fernández-Santos, B. 2008. Exploring the influence of shrubs on herbaceous communities in a Mediterranean climatic context of two spatial scales. *Plant Ecology* 195: 225-234.

Maestre, F. T.; Bautista, S. y Cortina, J. 2003. Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* 84: 3186-3197.

Maestre, F.; Valladares, F. y Reynolds, J. F. 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology* 93: 748-757.

- Martínez, M. L. 2003. Facilitation of seedling establishment by an endemic shrub in tropical coastal sand dunes. *Plant Ecology* 168: 333-345.
- Morin, P. 1999. *Community Ecology*. Blackwell Science.
- Osborne, C. P.; Wythe, E. J.; Ibrahim, D. G.; Gilbert, M. E. y Ripley, B. S. 2008. Low temperature effects on leaf physiology and survivorship in the C₃ and C₄ subspecies of *Alloteropsis semialata*. *Journal of Experimental Botany* 7: 1743-1754.
- Panario, D. 1988. *Geomorfología del Uruguay*. Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- Paruelo, J. M. y Lauenroth, W. K. 1996. Relative Abundance of Plant functional types in Grasslands and Shrublands of North America. *Ecological Applications* 6: 1212-1224.
- Peltzer, D. y Köchy, M. 2001. Competitive effects of grasses and woody plants in mixed-grass prairie. *Journal of Ecology* 89: 519-527.
- Pezzani, F.; Baeza, S y Paruelo, J. M. 2011. Efecto de los arbustos sobre el estrato herbáceo de pastizales. En: Altesor, A.; Ayala, W. y Paruelo, J. M. (eds.). *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales*. Serie: FPTA N° 26. Montevideo, Uruguay.
- Picon-Cochard, C.; Nsourou-Obame, A.; Collet, C.; Guehl, J. M. y Ferhi, A. 2001. Competition for water between walnut seedlings (*Juglans regia*) and rye grass (*Lolium perenne*) assessed by carbon isotope discrimination and $\delta^{18}\text{O}$ enrichment. *Tree Physiology* 21: 183-191.
- Poorter, H. y Nagel, O. W. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 595-607.
- Pugnaire, F. I. y Luque, M. T. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93: 42-49.
- Putterill, J.; Laurie, R. y Macknight, R. 2004. It's time to flower: the genetic control of flowering time. *Bioessays* 26: 363-373.
- Rodríguez, C. y Cayssials, V. 2011. Cambios estructurales en los pastizales asociados a la ganadería. En: Altesor, A.; Ayala, W. y Paruelo, J. M. (eds.). *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales*. Serie: FPTA N° 26. Montevideo, Uruguay.
- Rodríguez, C.; Leoni, E.; Lezama, F. y Altesor, A. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science* 14: 433-440.
- Rusch, G. M. y Oesterheld, M. 1997. Relationship between productivity and species functional group diversity in grazed and non-grazed pampas grassland. *Oikos* 78 519-526.
- Sage, R. F. 2004. The evolution of C₄ photosynthesis. *New phytologist* 161: 341-370.

Sage, R. F.; Wedin, D. A. y Li, M. R. 1999. The biogeography of C₄ photosynthesis: patterns and controlling factors. En: Sage, R. F. y Monson, R. K. (eds.). C₄ plant biology. Academic Press, San Diego, pp. 313-373

Sala, O. E.; Golluscio, R. A.; Lauenroth, W. K. y Soriano, A. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecología* 81: 501-505.

Schramm, J. W. y Ehrenfeld, J. G. 2010. Leaf litter and understory canopy shade limit the establishment, growth and reproduction of *Microstegium vimineum*. *Biological Invasions* 12: 3195-3204.

Simmons, M. T.; Archer, S. R.; Teague, W. R. y Ansley, J. R. 2008. Tree (*Prosopis glandulosa*) effects on grass growth: an experimental assessment of above- and belowground interactions in a temperate savanna. *Journal of Arid Environments* 72: 314-325.

Soriano, A. 1991. Río de la Plata Grasslands. En Coupland, R. T. (ed.). Natural grasslands. Introduction and Western Hemisphere. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, pp 367-407.

Taiz, L. y Zeiger, E. 2010. Plant physiology. Cuarta Edición. Sinauer Associates, Inc.

Tang, A. C. y Boyer, S. J. 2008. Xylem tension affects growth-induced water potential and daily elongation of maize leaves. *Journal of Experimental Botany* 59: 753-764.

Tielbörger, K. y Kadmon, R. 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81: 1544-1553.

Tilman, D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *The American Naturalist* 125: 827-852.

Tirado, R. y Pugnaire, F. I. 2005. Community structure and positive interactions in constraining environments. *Oikos* 111: 437-444.

Ward, J. K.; Tissue, D. T.; Thomas, R. B. y Strain, B. R. 1999. Comparative responses of model C₃ and C₄ plants to drought in low and elevated CO₂. *Global Change Biology* 5: 857-867.

Zar, J. H. 1996. Biostatistical analysis. Tercera edición. Prentice Hall, New Jersey, EE.UU.

Capítulo II. Análisis de la asociación espacial entre el arbusto *Eupatorium buniifolium* y cuatro especies de gramíneas con distinto metabolismo fotosintético en un pastizal natural de la región centro-sur de Uruguay

Introducción

El estudio de la distribución espacial de plantas ocupa un lugar muy importante en ecología vegetal (Fortin y Dale, 2005). El patrón de distribución espacial de plantas afecta las interacciones planta-planta y planta-animal por lo que juega un rol central en la dinámica y estructura de la comunidad (Zamora *et al.*, 2004). Existen diversos factores que influyen en la distribución de los individuos en el espacio como la heterogeneidad ambiental, la dispersión de semillas, las interacciones bióticas, etc., cuya importancia relativa varía en función de la escala de estudio (Greig-Smith, 1983). En este sentido, los factores abióticos pueden ser los principales determinantes de la distribución de la vegetación a escala de paisaje. En esta escala de análisis la distribución espacial de las plantas está fuertemente determinada por factores como la topografía, las diferencias en el tipo de suelo, la distribución de nutrientes, etc. (Greig-Smith, 1983). Las características del paisaje promueven que los individuos de diferentes especies se asocien, de acuerdo con sus necesidades y tolerancia diferencial a las condiciones ambientales, formando distintas comunidades (Terradas, 2001). A escalas de análisis más pequeñas (parches), otros procesos adquieren mayor relevancia en la generación del patrón de distribución. A escala de parche factores como la disponibilidad de sitios adecuados para la germinación, las interacciones bióticas y las condiciones micro-ambientales pasan a jugar un papel más importante (Callaway, 1995).

En comunidades vegetales, la interacción entre plantas vecinas es uno de los factores que más influyen en la determinación de los patrones de distribución espacial de los individuos (Escudero *et al.*, 2005; Fajardo *et al.*, 2008). Estos procesos comprenden un conjunto de efectos positivos y negativos que las plantas ejercen entre sí de manera simultánea (Bertness y Callaway, 1994; Holmgren *et al.*, 1997). Las plantas reducen la supervivencia, el crecimiento y/o el éxito reproductivo de sus vecinos, a través de la competencia por recursos, generando un patrón de repulsión entre los individuos (Rejmánek y Lepš, 1996; Kikvidze *et al.*, 2005). Por otro lado, pueden facilitar a sus vecinos a través de mejoras de las condiciones microambientales (reducción de la temperatura, velocidad del viento, radiación, etc.) o disminuyendo la presión de pastoreo, lo que puede ser positivo para algunas especies en ambientes sometidos a condiciones de estrés (Aguiar y Sala, 1994; Holmgren *et al.*, 1997; Pugnaire y Luque, 2001; Oosterheld y Oyarzabal, 2004; Graff *et al.*, 2007). La facilitación promueve el crecimiento y desarrollo de plántulas cerca de adultos de otras plantas, lo que genera la agregación de los individuos (Haase *et al.*, 1996; Tirado y Pugnaire, 2003). Debido a que las interacciones positivas y negativas ocurren simultáneamente, la distribución espacial de individuos refleja el balance de las mismas. En

condiciones de alto estrés se espera un balance neto positivo de las interacciones, promoviendo un crecimiento agregado de los individuos, mientras que en condiciones de menor estrés dominarían los efectos negativos de la competencia y por lo tanto las plantas tendrían un patrón de distribución regular (Kikvidze *et al.*, 2005; Tirado y Pugnaire, 2005).

El análisis del patrón de distribución espacial de plantas ha sido realizado, principalmente, para inferir las interacciones entre especies (Perry *et al.*, 2002). En este sentido los patrones de repulsión han sido interpretados como consecuencia de la competencia entre individuos, mientras que los de agregación como resultado de la facilitación (Perry *et al.*, 2002). Buena parte de estos estudios fueron hechos en el área de la ecología forestal, en donde se han analizado los patrones espaciales de mortalidad y regeneración de diferentes especies de árboles (Rozas y Fernández Prieto, 1998; McDonald *et al.*, 2003; Hou *et al.*, 2004; Getzin *et al.*, 2006). En pastizales semi-áridos se han realizado algunos estudios en los que se analizó la distribución espacial de gramíneas y arbustos (Aguilar y Sala, 1994; Pugnaire y Luque, 2001; Wiegand *et al.*, 2006). En estos ambientes se ha descrito un patrón agregado de distribución espacial de gramíneas y arbustos, generado por las mejoras en las condiciones micro-ambientales que los arbustos promueven (Armas y Pugnaire, 2005). Si bien en ambientes más productivos se ha visto que los arbustos reducen la productividad del estrato herbáceo (Lett y Knapp, 2003), no hay trabajos en los que se haya analizado el patrón de distribución de gramíneas y arbustos.

Los pastizales del Río de la Plata son una de las áreas más extensas de pastizales naturales templados. Ocupan 700.000 km² de superficie extendiéndose desde el este de Argentina, a través de Uruguay, al sur de Brasil (Soriano, 1991). En Uruguay el pastizal ocupa 140.000 km², alrededor del 70% del territorio (MGAP, DIEA, 2000). En la región se han realizado algunos trabajos en los que se analizó el patrón espacial de plantas por diversas razones. Por ejemplo en la zona del palmar en Argentina se realizó un trabajo en donde se analizó el patrón espacial de mortalidad y regeneración de *Baccharis dracunculifolia* y *Eupatorium buniifolium* luego de un incendio (Biganzoli *et al.*, 2009). En la zona de Mal Abrigo en el departamento de San José en Uruguay se realizaron dos trabajos en los que se describió la dinámica espacial de la vegetación a pequeña escala (Altesor *et al.*, 1999 y Texeira y Altesor, 2009). Estos estudios fueron realizados en plots permanentes de 40 x 40cm (divididos en 256 celdas de 2,5 x 2,5cm) y se buscó explicar la coexistencia de especies a partir de su movilidad (Texeira y Altesor, 2009) y sus estrategias de exploración espacial (Altesor *et al.*, 1999).

Una de las características de los pastizales de nuestro país es la presencia de un importante componente arbustivo (Chebataroff, 1960). Si bien hay muchas especies de arbustos que logran crecer en la matriz herbácea, una de las más importantes en cuanto a cobertura es *Eupatorium buniifolium* (Chebataroff, 1960). Esta especie crece incluso en situaciones de pastoreo, aunque es más abundante en las clausuras (Altesor *et al.*, 2006). La presencia de *E. buniifolium* modifica las condiciones microclimáticas (disminuye la radiación solar, la temperatura y velocidad del viento y la disponibilidad de agua en el suelo) generando un microambiente particular debajo de su dosel (Fernández, 2008). Estos efectos generan, por un lado, una disminución de la productividad del estrato herbáceo, y por otro, una mejora en el estado hídrico de las gramíneas que crecen debajo del arbusto (Fernández, 2008). Además generan modificaciones de la cobertura de gramíneas en la comunidad. Por ejemplo en un trabajo de remoción del arbusto se vio que, en parcelas en donde el arbusto fue removido, una especie C₃ *Piptochaetium stipoides* disminuyó su frecuencia, mientras que una C₄ *Paspalum dilatatum* la aumentó (Rossado, 2011).

En este trabajo describimos el patrón de distribución espacial de cuatro especies de gramíneas, dos con metabolismo fotosintético C₃ (*Piptochaetium stipoides* y *Melica brasiliensis*) y dos con metabolismo C₄ (*Coelorachis selloana* y *Paspalum dilatatum*) y una especie de arbusto (*Eupatorium buniifolium*) en un pastizal pastoreado de la región centro-sur de Uruguay.

La hipótesis de este trabajo es que *Eupatorium buniifolium* disminuye la radiación incidente, la temperatura y velocidad del viento, generando un microclima positivo para las gramíneas C₃ y negativo para las C₄. En consecuencia se espera observar un patrón de distribución espacial agregado, en torno a los arbustos, en las gramíneas C₃ y de repulsión con respecto al arbusto en las gramíneas C₄.

Materiales y métodos

El estudio se realizó en el establecimiento “El Relincho” ubicado en la localidad de Ecilda Paullier, San José (31°54’S, 58°15’O). El establecimiento comprende unas 500 há de campo natural dedicado a la producción ganadera. En esta región el pastoreo promueve una fisonomía de la comunidad con dos estratos: un estrato bajo y denso (de hierbas y gramíneas postradas) y otro erecto (de gramíneas y arbustos) (Soriano, 1991). Las gramíneas más comunes en pastoreo son C_4 postradas como *Paspalum notatum*, *Stenotaphrum secundatum* y *Axonopus affinis*. En clausura hay un reemplazo en la dominancia por especies con hábito erecto como *Stipa neesiana*, *Stipa charruana* (C_3) y *Coelorachis selloana* (C_4). En general los arbustos son más frecuentes en clausura que en pastoreo, sin embargo *Eupatorium buniifolium* (chirca) y *Baccharis trimera* (carqueja) son frecuentes también en condiciones de pastoreo (Altesor *et al.*, 2006).

El muestreo se realizó en diciembre de 2010 en un área homogénea de pastizal pastoreado con una densidad intermedia de arbustos (0,5 ind./m²). Para obtener una descripción detallada del patrón de distribución espacial de las especies, se muestreó un área de 180 m² (9 m x 20 m) y se marcaron las coordenadas cartesianas del centro (estimado) de cada arbusto y cada ramet individual en el caso de las gramíneas. Para esto se utilizaron cuadros de 1 m² (1 m x 1 m) subdivididos en 100 celdas de 0,01 m² (0,1 m x 0,1 m).

Los patrones de distribución espacial fueron analizados, en el software R, a través de la función K de Ripley modificada para patrones bivariados (K_{12}) y el estadístico anillo- O (Goreaud y Pélissier, 2003; Wiegand y Moloney, 2004; Baddeley, 2010). Ambos estadísticos se basan en el análisis de las propiedades de segundo orden (distancia entre pares de punto) de un área mapeada y tienen la capacidad de detectar tanto el tipo de patrón como la escala a la cual ocurre (Wiegand y Moloney, 2004). La función K_{12} de Ripley considera cada evento de la especie 1 como el centro de un círculo de radio r y contabiliza el número de eventos de la especie 2 dentro del mismo (Wiegand y Moloney 2004). El estadístico anillo- O no utiliza un círculo sino un anillo de radio r y ancho dr , por lo que considera los eventos de la especie 2 a una distancia r de la especie 1 (Wiegand y Moloney 2004). La diferencia entre ambos, es que la función K cuenta los eventos desde el cero hasta una distancia r determinada, mientras que el anillo- O los cuenta a la distancia r (Wiegand y Moloney 2004).

El efecto borde fue corregido mediante la corrección *toroidal shift* (Haase, 1995). El valor obtenido lo comparamos contra el modelo nulo de aleatoriedad espacial completa; CSR (del inglés; *Complete Spatial Randomness*). Para contrastar los patrones observados contra la hipótesis nula CSR se construyeron intervalos de confianza (IC) mediante 199 simulaciones

Monte Carlo que corresponden a un nivel de significación de 0,01. Los IC fueron generados asumiendo el modelo nulo de independencia entre las dos especies en cuestión para cada caso. De esta manera pusimos a prueba si los individuos de la especie 2 se distribuyen de manera aleatoria en torno a los de la especie 1, si se distribuyen de manera agregada o si se repelen. Si el patrón de distribución es aleatorio, entonces $K_{12}(r) = \pi r^2$. Si existe agregación de la especie 2 en torno de la especie 1, entonces $K_{12}(r) > \pi r^2$ y si existe repulsión entre ambas especies, entonces $K_{12}(r) < \pi r^2$.

Para remover la dependencia de la escala y estabilizar la varianza lo que se suele graficar es la función transformada (L) de la función $K(r)$:

$$L_{12}(r) = \sqrt{(K_{12}(r)/\pi) - r}$$

Donde $L_{12}(r)$ es la raíz cuadrada de $K_{12}(r)$ y r es el radio. Del mismo modo que para K , si $L = 0$ el patrón es aleatorio, si $L > 0$ existe agregación, si $L < 0$ lo que hay es repulsión entre la especie 1 y la especie 2 (Haase, 1995; Dale y Powell, 2001).

Resultados

Se censaron y mapearon un total de 2475 ramets individuales de las 4 especies de gramíneas en el área de 180 m². En el caso de *E. buniifolium* censamos 94 individuos (5222 ind./há.), de *C. selloana* 1680 ramets individuales (93333 ind./há.), *P. dilatatum* 233 (12944 ind./há.), *M. brasiliiana* 116 (6444 ind./há.) y de *P. stipoides* censamos 446 individuos (24777 ind./há.). Los patrones de punto bivariados de cada una de las especies de gramíneas y el arbusto se muestran en la Figura 1.

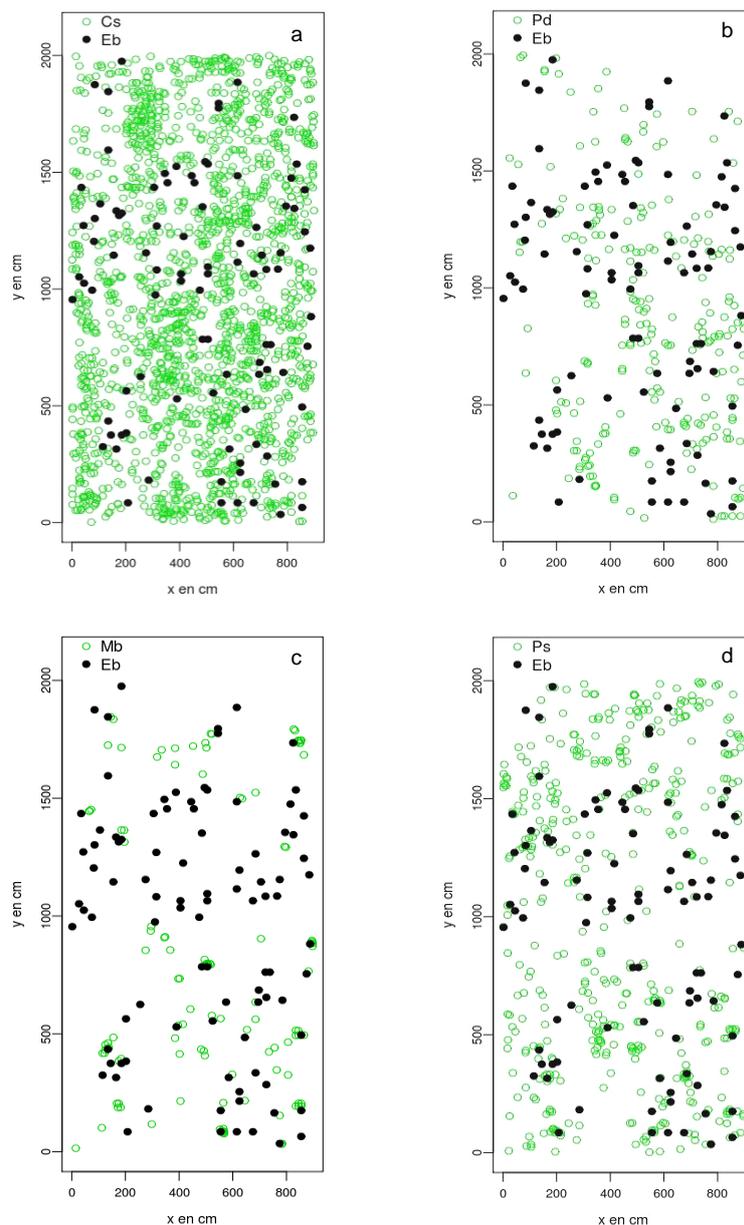


Figura 1. Patrones espaciales de puntos de cuatro especies de gramíneas y *E. buniifolium* en un área de 180 m² de pastizal natural de Uruguay. a) Patrón de puntos bivariado de *C. selloana*. b) Patrón de puntos bivariado de *P. dilatatum*. c) Patrón de puntos bivariado de *M. brasiliiana*. d) Patrón de puntos bivariado de *P. stipoides*. En círculos negros se representa la posición del arbusto y en círculos blancos la posición de la gramínea.

El patrón bivariado de distribución de *C. selloana* y *E. buniifolium*, varió de acuerdo a la distancia analizada para ambos estadísticos (Fig. 2). Utilizando la función K de Ripley, mostró repulsión desde el centro del arbusto hasta los 40 cm y desde los 50 cm hasta los 120 cm y aleatoriedad a mayores distancias (Fig. 2a). Del mismo modo, el estadístico anillo- O mostró repulsión a distancias en torno a los 30 y 40 cm y aleatoriedad a distancias menores y mayores (Fig. 2b).

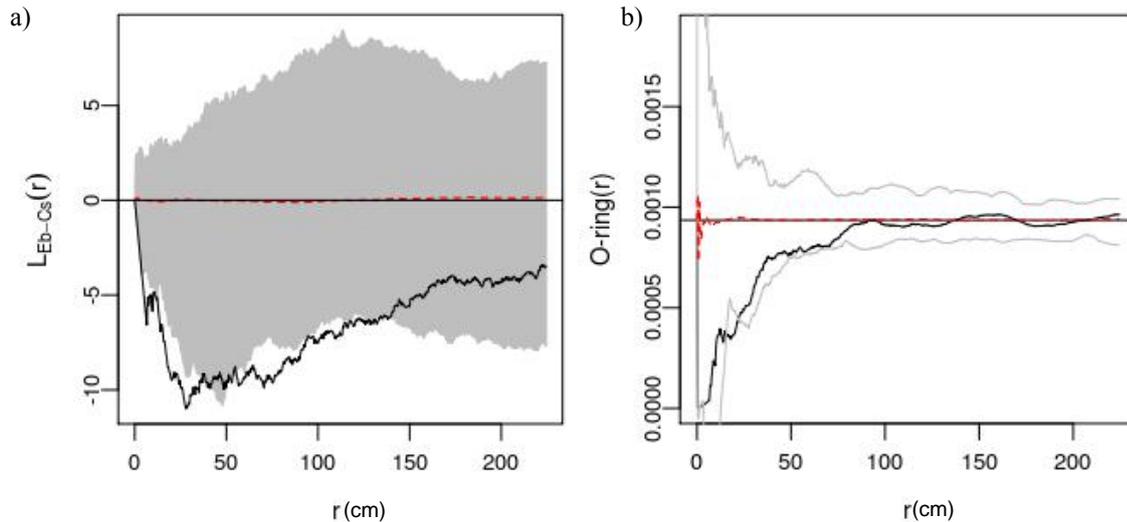


Figura 2. Análisis espacial de segundo orden del patrón bivariado de distribución de *C. selloana* y *E. buniifolium* en un pastizal natural de Uruguay. a) Análisis utilizando la función K de Ripley. b) Análisis utilizando el estadístico anillo- O . Los IC fueron generados con 199 aleatorizaciones y corresponden a un nivel de significancia de 0,01.

El patrón bivariado de distribución de *P. dilatatum* y *E. buniifolium*, utilizando la función K de Ripley, mostró una distribución aleatoria en todas las distancias analizadas (Fig. 3a). El análisis con el estadístico anillo- O mostró agregación para distancias entre los 150 y 160 cm y aleatoriedad a distancias menores y mayores (Fig. 3b).

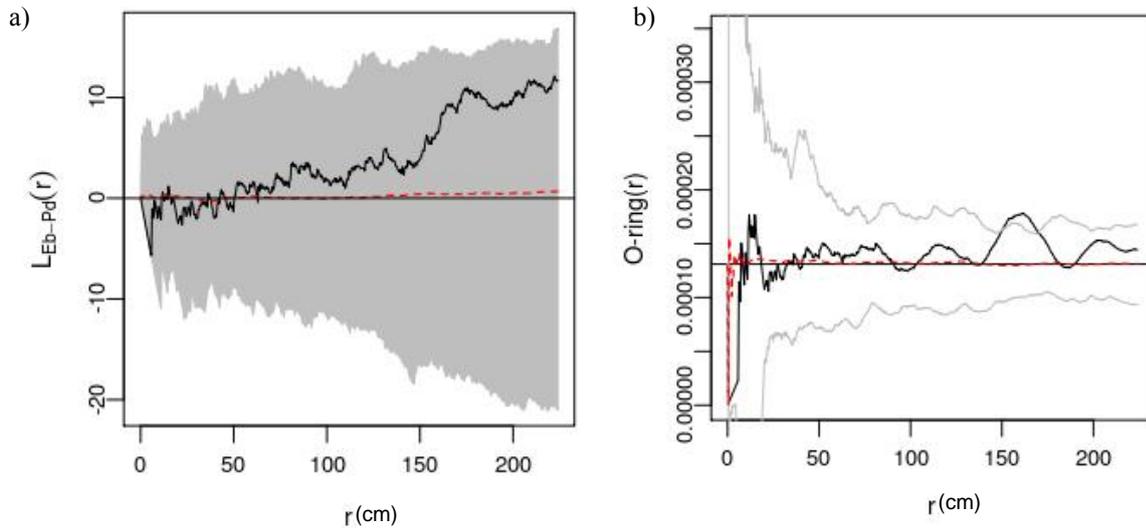


Figura 3. Análisis espacial de segundo orden del patrón biviado de distribución de *P. dilatatum* y *E. buniifolium* en un pastizal natural de Uruguay. a) Análisis utilizando la función K de Ripley. b) Análisis utilizando el estadístico anillo- O . Los IC fueron generados con 199 aleatorizaciones y corresponden a un nivel de significancia de 0,01.

El patrón biviado de distribución de *M. brasiliana* y *E. buniifolium*, varió de acuerdo a la distancia analizada para ambos estadísticos (Fig. 4). El análisis realizado con la función K de Ripley, mostró agregación desde los 10 cm hasta los 60 cm y aleatoriedad a distancias menores y mayores (Fig. 4a). Los resultados obtenidos con el estadístico anillo- O mostraron valores de agregación para distancias de hasta 35 cm, con un máximo a los 25 cm (Fig. 4b).

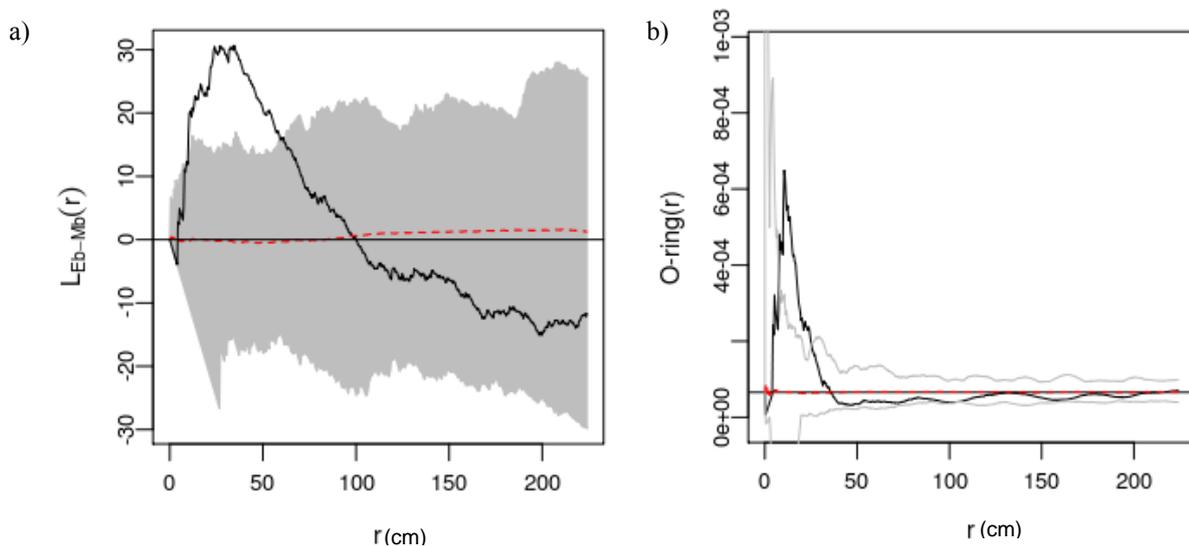


Figura 4. Análisis espacial de segundo orden del patrón biviado de distribución de *M. brasiliana* y *E. buniifolium* en un pastizal natural de Uruguay. a) Análisis utilizando la función K de Ripley. b) Análisis utilizando el estadístico anillo- O . Los IC fueron generados con 199 aleatorizaciones y corresponden a un nivel de significancia de 0,01.

El patrón bivariado de distribución de *P. stipoides* y *E. buniifolium*, varió de acuerdo a la distancia analizada (Fig. 5). El análisis de la distribución espacial, utilizando la función K de Ripley, mostró una distribución agregada desde los 3 cm hasta los 40 cm y aleatoriedad a distancias menores y mayores (Fig. 5a). Los resultados obtenidos con el estadístico anillo- O mostraron valores de agregación para distancias de hasta 25 cm, con un máximo a los 20 cm. (Fig. 5b).

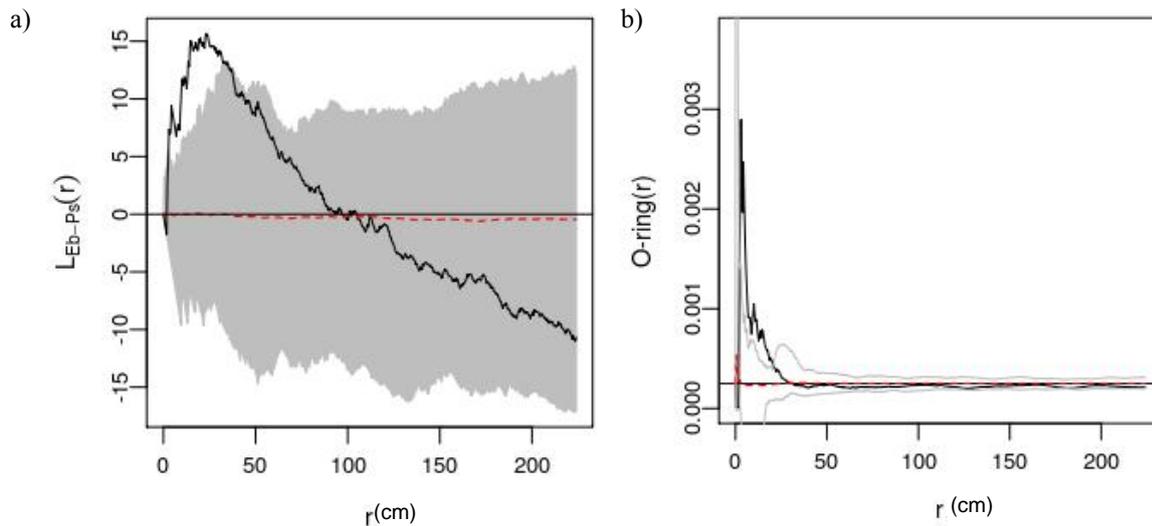


Figura 5. Análisis espacial de segundo orden del patrón bivariado de distribución de *P. stipoides* y *E. buniifolium* en un pastizal natural de Uruguay. a) Análisis utilizando la función K de Ripley. b) Análisis utilizando el estadístico anillo- O . Los IC fueron generados con 199 aleatorizaciones y corresponden a un nivel de significancia de 0,01.

Discusión

Los patrones bivariados de distribución espacial de las gramíneas y el arbusto variaron a distintas escalas de análisis y de acuerdo al metabolismo fotosintético de las plantas. Por un lado, *C. selloana* y *P. dilatatum* (gramíneas C₄) mostraron repulsión ó aleatoriedad con el arbusto a escala de micrositio. Mientras que *M. brasiliana* y *P. stipoides* (gramíneas C₃) presentaron un patrón agregado a esta escala y aleatoriedad a escalas mayores.

En el caso de *C. selloana* el análisis mostró un patrón de repulsión, desde el centro del arbusto hasta los 120 cm, y aleatoriedad a distancias mayores. Este patrón indicaría un efecto negativo del arbusto sobre la gramínea a escala de micrositio (Rejmánek y Lepš, 1996). En el capítulo anterior se observó que la competencia subterránea y la reducción de la radiación incidente, debajo de los arbustos, limitaron el crecimiento y desarrollo de esta gramínea. Los individuos que fueron plantados debajo del arbusto sin competencia radicular (S^+B^+) tuvieron mayor tasa de elongación foliar y biomasa vegetativa (aunque sin diferencias significativas) que los plantados debajo y con competencia radicular (S^+B^-). Además, los individuos plantados fuera del arbusto (S^-B^+), tuvieron mayor biomasa reproductiva que los individuos plantados debajo del arbusto con o sin competencia radicular (S^+B^+ y S^+B^-). Por lo tanto el patrón de distribución espacial de *C. selloana* es consistente con lo hallado en el capítulo anterior y refleja su intolerancia a la falta de agua y luz. Diferentes estudios han mostrado efectos negativos de la competencia por recursos del suelo entre gramíneas y arbustos (Peltzer y Köchy, 2001; Maestre *et al.*, 2003) y entre gramíneas y árboles (Picon-Cochard *et al.*, 2001; Ludwig *et al.*, 2004; Simmons *et al.*, 2008) sugiriendo que la competencia puede ser una interacción importante entre gramíneas y leñosas. Otros trabajos, realizados en pastizales templados, mostraron efectos negativos de los arbustos sobre la productividad de gramíneas (Heisler *et al.*, 2004). En este sentido Lett y Knapp (2003) observaron que debajo del arbusto *Cornus drummondii* la radiación incidente se reducía y esto era la principal limitación para el crecimiento de la gramínea *C₄ Andropogon gerardii*.

La intolerancia de *C. selloana* a la sombra puede deberse a dos posibles causas que no son excluyentes. Una de ellas sería que, debido a su metabolismo fotosintético, tendría altos requerimientos energéticos para la fijación de CO₂ y por eso no toleraría la sombra (Taiz y Zeiger, 2010). Es sabido que el metabolismo C₄ requiere 2 moléculas extras de ATP para la fijación de una molécula de CO₂, en relación a la vía C₃ (Taiz y Zeiger, 2010). Este alto requerimiento energético se compensaría con una elevada tasa de fotosíntesis, para lo que sería necesario crecer en un sitio con buena exposición a la luz solar (Sage, 2004). La otra posibilidad sería que al invertir mucho en raíces aumentaría la pérdida de CO₂ por respiración

(alto punto de compensación de CO₂) lo que debería ser compensado con altas tasas de fijación de CO₂ para lo cual requeriría de mucha luz solar.

Es importante resaltar que esta gramínea es muy apetecida por el ganado y aumenta su cobertura en sitios clausurados al pastoreo (Altesor *et al.*, 2006; Cayssials, 2010). Sin embargo mostró repulsión con el arbusto a distancias menores a los 120 cm (distancias bastante mayores que la cobertura promedio de la copa del arbusto). Esto es interesante ya que podríamos suponer que la presión de pastoreo podría modificar el signo de la interacción entre el arbusto y la gramínea (Graff *et al.*, 2007). Es decir, en una situación de pastoreo, la presión de consumo podría hacer que las plantas encuentren refugio, debajo de los arbustos, incluso a expensas de menor crecimiento. Diversos estudios han mostrado que bajo pastoreo, las plantas más apetecidas por el ganado se encuentran asociadas a plantas no apetecidas, lo que disminuye la presión de consumo sobre las primeras (Oesterheld y Oyarzabal, 2004; Graff *et al.*, 2007). La falta de asociación entre *C. selloana* y *E. buniifolium* podría deberse a que tal vez la presión de pastoreo no fue lo suficientemente alta como para modificar el signo de la interacción, ó a que el arbusto no sea un buen refugio anti-depredación. En general las plantas protectoras presentan algún tipo de mecanismo de defensa como la presencia de espinas, la dureza de hojas, la toxicidad, etc. (Callaway *et al.*, 2000; 2005; Fidelis *et al.*, 2009). En el caso de *E. buniifolium* no posee tales características e incluso es ramoneado por el ganado cuando sus brotes son jóvenes (Altesor *et al.*, 2006). Por estos motivos creo que es un arbusto que posee una capacidad limitada de protección frente a la herbivoría. La única manera de proteger a las gramíneas sería a través de algún mecanismo de “barrera física”, como podrían ser las ramas y vástagos, que impidan que el ganado acceda a las gramíneas o debido a diferencias de palatabilidad con la gramínea (Graff *et al.*, 2007).

La distribución espacial de *P. dilatatum* fue agregada, con respecto al arbusto, a distancias en torno a los 150 hasta 160 cm y aleatoria a distancias menores y mayores. La ausencia de patrón, a escala de micrositio, podría reflejar un efecto neto neutro del arbusto sobre esta especie (Kikvidze *et al.*, 2005). Un efecto obvio de los arbustos es la sombra que provocan sobre las gramíneas que crecen debajo. En el caso de *E. buniifolium* la reducción de la radiación incidente alcanza valores, promedio, cercanos al 50% (Fernández, 2008; Capítulo 1). Se ha visto que la reducción en la radiación incidente es negativa para las plantas C₄ (como *P. dilatatum*) y para la PPNA del estrato herbáceo (Lett y Knapp, 2003; Fernández, 2008; Pezzani *et al.*, 2011). En este sentido otros trabajos mostraron la incapacidad de esta especie de crecer en ambientes con baja disponibilidad de radiación (Mc Daniel y Ostertag, 2010). Además, en un experimento de remoción del arbusto instalado en el mismo sitio de

muestreo, se encontró que *P. dilatatum* aumentaba su frecuencia en las parcelas en donde el arbusto había sido removido (Rossado, 2011). Estas evidencias sugieren que esta especie se ve desfavorecida en sitios de escasa radiación incidente, por lo que la presencia del arbusto sería un aspecto negativo para su crecimiento. Sin embargo, para que el efecto sea neutro tiene que compensar el efecto de la reducción de radiación incidente con algún efecto positivo. El efecto positivo más obvio, dado el sitio del estudio, sería la protección contra la herbivoría. Sin embargo esta especie es tolerante al pastoreo y no disminuye su cobertura en sitios pastoreados, sino que tiene una tendencia a incrementarla (Altesor *et al.*, 2005; Cayssials, 2010). Sumado a que el arbusto tendría poca capacidad como especie protectora frente a la herbivoría, nos hace suponer que el efecto positivo no estaría relacionado a la protección anti-herbivoría. Alternativamente, debajo del arbusto la temperatura y la velocidad del viento se reducen, lo que disminuye la demanda hídrica de las gramíneas que crecen en este sitio (Fernández, 2008). En este sentido, otra especie del mismo género, *P. notatum*, tuvo mayores valores de potencial hídrico en las horas de mayor demanda, debajo del arbusto comparado con las plantas fuera del arbusto (Fernández, 2008). Si bien *P. dilatatum* es una especie que tolera condiciones adversas, como sequías, el mejor estado hídrico debajo de los arbustos podría, de alguna manera, balancear el efecto negativo de la reducción de radiación (Holmgren *et al.*, 1997).

Otra posible explicación a estos resultados estaría dada por aspectos relacionados con la forma de crecimiento de esta gramínea. Las plantas de *P. dilatatum* tienen rizomas cortos y crecen en forma de “torta” y si bien variaban en su tamaño ninguna tenía un diámetro menor a los 20 cm. Esto podría posibilitarle a la planta tener su parte central debajo del arbusto y parte de sus hojas fuera de la copa del arbusto, permitiéndole captar radiación y contrarrestar un posible efecto negativo.

Por otro lado, podríamos suponer que las semillas de *P. dilatatum* germinan más debajo del arbusto que lejos de éste, generando un patrón de agregación con el arbusto en este estadio de desarrollo. Posteriormente, a medida que las plántulas logran establecerse y comienzan a crecer, se ven desfavorecidas por el arbusto y proporcionalmente mueren más plántulas debajo del arbusto en comparación con las que germinaron fuera del arbusto. Este cambio en el signo de la interacción, debido al estadio de desarrollo, generaría un patrón de distribución aleatorio de la gramínea con el arbusto. Los cambios en el efecto neto de los arbustos sobre las gramíneas han sido descritos en ambientes semi-áridos (Aguiar y Sala, 1994). Se deberían realizar otros estudios para poder determinar el efecto del arbusto sobre esta gramínea.

En el caso de las plantas C₃, tanto para *P. stipoides* como *M. brasiliiana*, el efecto fue de agregación a distancias comparables al diámetro de la copa del arbusto. Este patrón indica que el arbusto generaría efectos positivos sobre el crecimiento de las gramíneas (Armas y Pugnaire, 2005). Como vimos en el capítulo anterior el efecto neto del arbusto fue neutro ó positivo para *B. auleticus* (gramínea C₃). Este efecto positivo fue promovido por la reducción de la radiación incidente y de la temperatura debajo de los arbustos que provocaron un mejor estado de las plantas en comparación con las plantas que fueron plantadas fuera de los arbustos. En trabajos previos se vio que el microclima generado por los arbustos mejoró el estado hídrico de la gramínea C₃ *Stipa neesiana*, en horas de mayor demanda hídrica (Fernández, 2008). Otros trabajos detectaron efectos positivos de los arbustos en el crecimiento de gramíneas, principalmente en ambientes áridos ó semi-áridos (Callaway, 1995). El mecanismo planteado en esos casos (reducción de radiación solar, temperatura, viento, etc.) es similar al propuesto en este caso.

Es interesante ver que los valores, promedio, de asociación entre estas gramíneas y el arbusto fueron bastante similares. El análisis con la función *K* de Ripley mostró, en ambos casos, que el valor promedio de asociación entre estas especies y el arbusto fue de unos 25 cm. Estos valores de asociación se corresponden con los valores, promedios, del radio de la copa del arbusto, es decir que estas gramíneas efectivamente están debajo de los arbustos. Este resultado apoya lo hallado por Rossado (2011) quién encontró que *P. stipoides* disminuyó su frecuencia en las parcelas en donde este arbusto fue removido.

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran la importancia del estrato arbustivo en la estructura espacial de la comunidad herbácea. La microheterogeneidad ambiental generada por *E. buniifolium*, promueve una distribución espacial agregada de las gramíneas C₃ y de repulsión con las C₄. Se ha visto que las gramíneas C₃ disminuyen drásticamente su cobertura en los sitios pastoreados, debido a que son altamente consumidas por el ganado (Rodríguez *et al.*, 2003; Altesor *et al.*, 2006). Al facilitar el crecimiento de las gramíneas C₃, los arbustos promoverían el establecimiento de plantas en sitios en los que las condiciones ambientales son desfavorables, aumentando la riqueza de especies a nivel local. La presencia del arbusto actuaría como refugio para estas plantas y permitiría tener una fuente de propágulos que genere un efecto de masa. El efecto de masa permite que las especies se mantengan en comunidades con condiciones ambientales desfavorables para su crecimiento debido a que continuamente llegan propágulos de otros sitios que remplazan a los individuos que mueren. Es importante resaltar que las gramíneas C₃ son plantas de muy buena calidad

forrajera, debido a su baja relación C/N. Este aspecto es importante ya que uno de los problemas de la ganadería extensiva es la pérdida de forraje de calidad.

Los resultados obtenidos en este trabajo, tienen implicancia tanto desde el punto de vista teórico como aplicado al manejo del pastizal. Desde el punto de vista de la teoría ecológica, presenta evidencias de la existencia de mecanismos de facilitación, propuestos inicialmente para sitios con estrés abiótico, en sitios más productivos (Bertness y Callaway, 1994; Holmgren *et al.*, 1997). Es decir, la reducción de la radiación, de la temperatura y de la velocidad del viento, principales mecanismos de facilitación en comunidades áridas y semi-áridas, serían aquí también los principales mecanismos de facilitación para las gramíneas C₃. También provee evidencia sobre el rol de las interacciones entre plantas en la determinación de la estructura espacial de la comunidad vegetal. Por último resalta la importancia del tipo de metabolismo fotosintético de las gramíneas en el resultado final de las interacciones entre gramíneas y arbustos.

Desde el punto de vista del manejo subraya la importancia de *E. buniifolium* sobre el crecimiento de las gramíneas C₃ en condiciones de pastoreo. En general los arbustos son plantas indeseables en los pastizales ya que se cree que afectan negativamente al estrato herbáceo. Si bien parte de esto es cierto, ya que las gramíneas C₄ tienen la tendencia a la repulsión con los arbustos, las gramíneas C₃ crecen asociadas al mismo. La erradicación de los arbustos promovería una homogeneidad ambiental que resultaría en la pérdida de especies de alta calidad forrajera.

Bibliografía

- Aguiar, M. R. y Sala O. E. 1994. Competition, facilitation, seed distribution, and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* 70: 26-34.
- Altesor, A.; Pezzani, F.; Grun, S. y Rodríguez, C. 1999. Relationship between spatial strategies and life-history attributes in a Uruguayan grassland: a functional approach. *Journal of Vegetation Science* 10: 457-462.
- Altesor, A.; Oosterheld, M.; Leoni, E.; Lezama, F. y Rodríguez, C. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology* 179: 83-91.
- Altesor, A.; Piñeiro, G.; Lezama, F.; Jackson, R. B.; Sarasola, M. y Paruelo, J. M. 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17: 323-332.
- Armas, C. y Pugnaire, F. I. 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology* 93: 978-989.
- Baddeley, A. 2010. Analysing spatial point patterns in R. Workshop notes. CSIRO Online Technical Publication. www.csiro.au/resources/Spatial-Point-Patterns-in-R.html.
- Bertness, M. D. y Callaway, R. M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.
- Biganzoli, F.; Wiegand, T. y Batista, W. B. 2009. Fire-mediated interactions between shrubs in a South American temperate savannah. *Oikos* 118: 1383-1395.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306-349.
- Callaway, R. M.; Kikodze, D. y Kikvidze Z. 2000. Facilitation by unpalatable weeds may conserve plant diversity in overgrazed meadows in the Caucasus Mountains. *Oikos* 89: 275-282.
- Callaway, R. M.; Kikodze, D.; Chiboshvili, M. y Khetsuriani, L. 2005. Unpalatable plants protect neighbors from grazing and increase plant community diversity. *Ecology* 86:1856-1862.
- Cayssials, V. 2010. Relación entre atributos de las gramíneas nativas de pastizales uruguayos y el ambiente: efectos del hábitat y del pastoreo. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, opción Ecología
- Chebataroff, J. 1960. Algunos aspectos evolutivos de la vegetación de la Provincia Fitogeográfica Uruguayense. Apartado de Revista Nacional N° 201.
- Dale, M. R. T. y Powell, R. D. 2001. A new method for characterizing point patterns in plant ecology. *Journal of Vegetation Science* 12: 597-608.

- Escudero, A.; Romão, R. L.; de la Cruz, M. y Maestre, F. T. 2005. Spatial pattern and neighbour effects on *Helianthemum squamatum* seedlings in a Mediterranean gypsum community. *Journal of Vegetation Science* 16: 383-390.
- Fajardo, A.; Quiroz, C. L. y Cavieres, L. A. 2008. Spatial patterns in cushion-dominated plant communities of the high Andes of central Chile: How frequent are positive associations? *Journal of Vegetation Science* 19: 87-96.
- Fernández, G.; 2008. Efecto de los arbustos sobre el estrato gramíneo y comportamiento hídrico de los Tipos Funcionales de Plantas en pastizales naturales. Informe de pasantía, Licenciatura en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias (UDELAR), Montevideo, Uruguay.
- Fidelis, A.; Overbeck, G. E.; Pillar, V. D. y Pfadenhauer, J. 2009. The ecological value of *Eryngium horridum* in maintaining biodiversity in subtropical grasslands. *Austral Ecology* 34: 558-566.
- Fortin, M.-J. y Dale, M. 2005. *Spatial Analysis: A Guide for Ecologists*. Cambridge University Press: Cambridge, UK.
- Getzin, S., Dean, C., He, F., Trofymow, J. A., Wiegand, K. y Wiegand, T. 2006. Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver Island. *Ecography* 29: 671-682.
- Goreaud, F. y Pélissier, R. 2003. Avoiding misinterpretation of biotic interactions with the intertype K_{12} -function: population independence vs. random labelling hypotheses. *Journal of Vegetation Science* 14: 681-692.
- Graff, P.; Aguiar, M. R. y Chaneton, E. J.; 2007. Shifts in positive and negative plant interactions along a grazing intensity gradient. *Ecology* 88: 188-199.
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications. London.
- Haase, P. 1995. Spatial Pattern Analysis in Ecology Based on Ripley's K-Function: Introduction and Methods of Edge Correction. *Journal of Vegetation Science* 6: 575-582.
- Haase, P.; Pugnaire, F. I.; Clark, S. C. e Incoll, L. D. 1996. Spatial patterns in a two-tiered semi-arid shrubland in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* 7: 527-534.
- Heisler, J. L.; Briggs, J. M.; Knapp, A. K.; Blair, J. M. y Seery, A. 2004. Direct and indirect effects of fire on shrub density and aboveground productivity in a mesic grassland. *Ecology* 85: 2245-2257.
- Holmgren, M.; Scheffer, M. y Huston, M. A. 1997. The interplay of competition and facilitation in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975.
- Hou, J. H.; Mi, X. C.; Liu, C. R. y Ma, K. P. 2004. Spatial patterns and associations in a *Quercus-Betula* forest in northern China. *Journal of Vegetation Science* 15: 407-414.

- Kikvidze, Z.; Pugnaire, F. I.; Brooker, R. W.; Choler, P.; Lortie, C. J.; Michalet, R. y Callaway, R. M. 2005. Linking patterns and processes in alpine plant communities: a global study. *Ecology* 86: 1395-1408.
- Lett, M. S. y Knapp, A. K. 2003. Consequences of shrub expansion in mesic grassland: resource alterations and graminoid responses. *Journal of Vegetation Science* 14: 487-496.
- Ludwig, F.; Dawson, T. E.; Prins, H. H. T.; Berrendees, F. y de Kroon., H. 2004. Below ground competition between trees and grasses may overwhelm the facilitative effects of hydraulic lift. *Ecology Letters* 7: 623-631.
- Maestre, F. T.; Bautista, S. y Cortina, J. 2003. Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* 84: 3186-3197.
- Mc Daniel, S. y Ostertag, R. 2010. Strategic light manipulation as a restoration strategy to reduce alien grasses and encourage native regeneration in Hawaiian mesic forests. *Applied Vegetation Science* 13: 280-290.
- McDonald, R. I.; Peet, R. K. y Urban, D. L. 2003. Spatial pattern of *Quercus* regeneration limitation and *Acer rubrum* invasion in a Piedmont forest. *Journal of Vegetation Science* 14: 441-450.
- MGAP 2000. Censo General Agropecuario. DIEA. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Montevideo, Uruguay. www.mgap.gub.uy.
- Oosterheld, M. y Oyarzabal, M. 2004. Grass-to-grass protection from grazing in a semi-arid steppe: facilitation, competition, and mass effect. *Oikos* 107: 576-582.
- Peltzer, D. y Köchy, M. 2001. Competitive effects of grasses and woody plants in mixed-grass prairie. *Journal of Ecology* 89: 519-527.
- Perry, J. N.; Liebhold, A. M.; Rosenberg, M. S.; Dungan, J.; Miriti, M.; Jakomulska, A.; Citron-Pousty, S. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* 25: 578-600.
- Pezzani, F.; Baeza, S y Paruelo, J. M. 2011. Efecto de los arbustos sobre el estrato herbáceo de pastizales. En: Altesor, A.; Ayala, W. y Paruelo, J. M. (eds.). Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie: FPTA N° 26. I.N.I.A., Montevideo, Uruguay.
- Picon-Cochard, C.; Nsourou-Obame, A.; Collet, C.; Guehl, J. M. y Ferhi, A. 2001. Competition for water between walnut seedlings (*Juglans regia*) and rye grass (*Lolium perenne*) assessed by carbon isotope discrimination and $\delta^{18}\text{O}$ enrichment. *Tree Physiology* 21: 183-191.
- Pugnaire, F. I. y Luque, M. T. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93: 42-49.
- Rejmánek, M. y Lepš, J. 1996. Negative association can reveal interspecific competition and reversal of competitive hierarchies during succession. *Oikos* 76: 161-168.

- Rodríguez, C.; Leoni, E.; Lezama, F. y Altesor, A. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science* 14: 433-440.
- Rossado, A. 2011. Efecto del arbusto *Eupatorium buniifolium* sobre la composición florística del estrato herbáceo en un pastizal natural. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias (UDELAR), Montevideo, Uruguay.
- Rozas, V. y Fernández Prieto, J. A. 1998. Patrones espaciales de tamaño y mortalidad del roble (*Quercus robur* L.) en un bosque del litoral de Cantabria. *Orsis* 13: 79-90.
- Sage, R. F. 2004. The evolution of C₄ photosynthesis. *New phytologist* 161: 341-370.
- Simmons, M. T.; Archer, S. R.; Teague, W. R. y Ansley, J. R. 2008. Tree (*Prosopis glandulosa*) effects on grass growth: an experimental assessment of above- and belowground interactions in a temperate savanna. *Journal of Arid Environments* 72: 314-325.
- Soriano, A. 1991. Río de la Plata Grasslands. En Coupland, R. T. (ed.). *Natural grasslands. Introduction and Western Hemisphere*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, 367-407.
- Taiz, L. y Zeiger, E. 2010. *Plant physiology*. Cuarta Edición. Sinauer Associates, Inc.
- Terradas, J. 2001. *Ecología de la vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes*. Omega, Barcelona.
- Texeira, M. y Altesor, A. 2009. Small-scale spatial dynamics of vegetation in a grazed Uruguayan grassland. *Austral Ecology* 34: 386-394.
- Tirado, R. y Pugnaire, F. I. 2003. Shrub spatial aggregation and consequences for reproductive success. *Oecologia* 136: 296-301.
- Tirado, R. y Pugnaire, F. I. 2005. Community structure and positive interactions in constraining environments. *Oikos* 111: 437-444.
- Wiegand, T.; Kissling, W. D.; Cipriotti, P. A. y Aguiar, M. R. 2006. Extending point pattern analysis for objects of finite size and irregular shape. *Journal of Ecology* 94: 825-837.
- Wiegand, T. y Moloney, K. A. 2004. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104: 209-229.
- Zamora, R. García-Fayos, P. y Gómez-Aparicio, L. 2004. Las interacciones planta-planta y planta animal en el contexto de la sucesión ecológica. En: Valladares, F. (ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Páginas 371-393. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid.

Discusión general

Esta tesis abordó el estudio de los patrones de distribución espacial de dos especies de gramíneas C_3 y dos C_4 en relación al arbusto dominante de los pastizales naturales pastoreados de Uruguay (*Eupatorium buniifolium*). También se analizaron los procesos que podrían explicar el comportamiento espacial, como la competencia y la facilitación y sus efectos sobre el desempeño en el crecimiento individual de gramíneas nativas con diferente metabolismo fotosintético.

El estudio a campo permitió experimentar con la competencia subterránea y la sombra del arbusto y así distinguir los mecanismos a través de los cuales el arbusto afecta a las gramíneas. Los resultados mostraron que el efecto neto del arbusto sobre el desempeño de las gramíneas, varió en función de la especie analizada. Este efecto fue negativo para el crecimiento de *Axonopus affinis* y *Coelorachis selloana* (gramíneas C_4), mientras que fue neutro o positivo para *Bromus auleticus* (gramínea C_3).

En el caso de las gramíneas C_4 , el crecimiento vegetativo se vio afectado principalmente por la competencia subterránea, mientras que la reproducción por la reducción de la radiación incidente. Los resultados obtenidos resaltan la importancia de la competencia subterránea de los arbustos sobre el crecimiento vegetativo de las gramíneas, lo cual ha sido observado en otros sitios (Peltzer y Köchy, 2001; Maestre *et al*, 2003). Si bien no se identificó el recurso subterráneo por el que compitieron, en este sitio se encontró que la disponibilidad de agua en el suelo, hasta los 30 cm de profundidad, era menor debajo del arbusto que lejos del mismo (Fernández, 2008). Esto estaría indicando que la competencia por agua pudo ser la responsable del menor desempeño de las plantas del tratamiento S^+B^- debajo del arbusto. La menor disponibilidad de radiación redujo la biomasa de hojas y la tasa de macollaje de las plantas del tratamiento S^+B^+ en comparación con las S^-B^+ , de *A. affinis* y de *C. selloana*, aunque las diferencias no fueron significativas. Esto indica que la reducción en la disponibilidad de radiación también afectó negativamente el crecimiento vegetativo de las gramíneas C_4 . Estos resultados son consistentes con los obtenidos por otros investigadores en trabajos en los que se observó que la reducción de radiación disminuyó el crecimiento de gramíneas C_4 (Lett y Knapp, 2003; Mc Daniel y Ostertag, 2010). El metabolismo C_4 tiene elevados requerimientos de radiación ya que para la fijación de una molécula de CO_2 se necesitan dos moléculas extras de ATP en relación a la vía C_3 (Taiz y Zeiger, 2010). Tal vez por estas razones se encuentren más gramíneas C_4 en sitios abiertos y soleados que en los ambientes con sombra (Klink y Joly, 1989; Bianchin y Rúgolo de Agrasar, 2002).

En lo que respecta a la inversión en reproducción de las gramíneas C_4 , la radiación fue más importante que la competencia subterránea. Los individuos que fueron plantados fuera de los arbustos (S^-B^+) produjeron más biomasa de inflorescencias que los plantados debajo de arbustos (S^+B^+ y S^+B^-). Es sabido que algunas plantas florecen en respuesta a la cantidad de horas de luz (plantas de día corto o día largo) y que además la relación R/RL afecta el momento de la floración de las plantas (Clavijo *et al.*, 2010). Tanto la menor cantidad de radiación incidente como su menor relación R/RL (o ambos factores), pudieron ser responsables de la menor producción de inflorescencias de las gramíneas plantadas debajo de los arbustos. Esto se ha visto en bosques de Norteamérica, en dónde debajo del arbusto *Lindera benzoin* la gramínea C_4 *Microstegium vimineum* produjo menos inflorescencias que lejos de los mismos (Schramm y Ehrenfeld, 2010). En el caso de la gramínea C_3 , *Bromus auleticus*, solamente en la tasa de elongación foliar se evidenció un efecto neto positivo (facilitación) del arbusto ya que las plantas del tratamiento S^+B^- tuvieron mayores valores que las plantas del tratamiento S^-B^+ . Este resultado indicaría que el microambiente generado debajo del arbusto caracterizado por menor radiación incidente, menor temperatura y menor velocidad del viento, afectó positivamente la tasa de elongación foliar de *B. auleticus*. Si bien la facilitación ha sido propuesta como el principal mecanismo de estructura de las comunidades vegetales en sitios con elevado estrés abiótico (Bertness y Callaway, 1994; Holmgren *et al.*, 1997; Pugnaire y Luque, 2001), es preciso notar que el sitio en donde se realizó este estudio es templado y subhúmedo y no tiene importantes períodos de estrés hídrico, sin embargo pudimos detectar un efecto facilitador del arbusto sobre una de las especies.

La reducción de la radiación incidente, de la temperatura y de la velocidad del viento debajo del arbusto, generó un microambiente que afectó diferencialmente a las gramíneas. Holmgren *et al.* (1997) discuten que la facilitación ocurre siempre y cuando el beneficio de crecer debajo de una planta sea mayor que el costo de crecer en un sitio con menor radiación. Es decir, la menor radiación debajo del arbusto genera un costo (menos fotosíntesis) que puede ser compensado solamente si la reducción de la demanda hídrica atmosférica es disminuida, mejorando el estado hídrico de la planta. Esto parece haber sido así en el caso de *B. auleticus*, pero no en los de *A. affinis* y *C. selleana*. Estas diferencias podrían deberse a que las gramíneas C_4 son más eficientes en el uso del agua que las C_3 , por lo que necesitarían un beneficio aún mayor que las C_3 para compensar el costo de la menor radiación.

El efecto diferencial del arbusto sobre el desempeño en el crecimiento de las gramíneas C_3 y C_4 , se vio reflejado en el patrón de distribución espacial de las gramíneas. En

las gramíneas C_4 (*Coelorachis selloana* y *Paspalum dilatatum*) la distribución espacial mostró un patrón de segregación o aleatoriedad a escala de micrositio, evidenciando el efecto negativo del arbusto (Rejmánek y Lepš, 1996). En *C. selloana*, este patrón puede ser explicado por los mecanismos explorados en el capítulo 1, dónde se evidenció el efecto negativo de la competencia subterránea y de la disminución de radiación del arbusto sobre esta especie. Para las gramíneas C_3 (*Piptochaetium stipoides* y *Melica brasiliana*), la distribución espacial fue de agregación a escala de micrositio y aleatoriedad a escalas mayores, lo que demuestra el efecto positivo del arbusto sobre estas gramíneas. En este caso, además de no haber podido trabajar experimentalmente con las mismas especies en el ensayo de campo, los resultados obtenidos con la gramínea C_3 (*B. auleticus*) no fueron lo suficientemente consistentes como para explicar este patrón espacial. Si bien algunos resultados obtenidos en el ensayo de campo indicarían posibles efectos positivos del arbusto (mejora de las condiciones microambientales), la asociación espacial también podría deberse a un efecto de protección frente al pastoreo por ganado doméstico. Mientras que el diseño experimental fue realizado en condiciones de clausura, el análisis espacial se realizó en condiciones de pastoreo. Sería interesante explorar en qué medida *E. buniifolium* facilita a las gramíneas a través de mecanismos de protección frente a la herbivoría por ganado doméstico.

Los resultados de este trabajo ponen de manifiesto la importancia de este arbusto en el crecimiento de las gramíneas y en la determinación de la estructura espacial de la comunidad vegetal herbácea. En Uruguay los pastizales pastoreados están dominados por especies de bajo porte, principalmente gramíneas C_4 y pequeñas hierbas, y arbustos creciendo en esta matriz herbácea (Soriano, 1991). La presencia de arbustos generaría condiciones abióticas más favorables para las gramíneas C_3 , como por ejemplo menor temperatura y menor velocidad del viento. Esta microheterogeneidad ambiental permitiría el crecimiento de las gramíneas C_3 , en sitios dominados por especies C_4 , aumentando la riqueza de especies de la comunidad.

La existencia de patrones espaciales diferentes entre arbustos y gramíneas C_3 y C_4 , así como su correspondencia con procesos de facilitación y de competencia co-ocurriendo en el tiempo, ponen de manifiesto la relevancia de este tipo de estudio.

Restan por analizar varios aspectos fundamentales, por ejemplo sería importante realizar estudios en los que se incluya un mayor número de especies para generalizar lo hallado en este trabajo con sólo dos especies C_4 y una C_3 . Así mismo es necesario determinar la cobertura de *E. buniifolium* en los pastizales de nuestro país y entender los controles de su distribución. La realización de análisis de patrones espaciales de asociación arbusto-

gramíneas en diferentes zonas, sujetas a diferentes regímenes de temperatura y precipitación, contribuiría a la generalización de los resultados obtenidos en este trabajo realizado en un sitio particular.

Otro aspecto interesante sería el análisis comparativo de la estructura de la comunidad herbácea en pastizales con y sin arbustos. Este aspecto es importante ya que se ha visto que la presencia del arbusto reduce la productividad del estrato herbáceo en comparación con las zonas sin arbustos (Fernández, 2008; Pezzani *et al.*, 2011). También se han observado cambios en la composición de especies del estrato herbáceo una vez removidos los arbustos (Rossado 2011). Además sería interesante analizar la distribución espacial de gramíneas en áreas no pastoreadas, para remover el efecto de la herbivoría por ganado doméstico.

En los últimos años la importancia de la competencia y la facilitación sobre la estructura de las comunidades ha sido objeto de intenso debate. En este sentido se ha planteado que la facilitación aumenta conforme aumenta el estrés ambiental, mientras que la competencia es más importante en ambientes más productivos (Bertness y Callaway, 1994). Sería interesante poder estudiar el efecto del arbusto sobre las gramíneas en un gradiente de estrés ambiental y poder poner a prueba esta hipótesis. También habría que estudiar el efecto del arbusto sobre las gramíneas en diferentes años para tener una ventana temporal más amplia y poder captar si existen diferencias entre años con diferente temperatura y precipitación.

En lo referido a las variables de respuesta seleccionadas como indicadores del desempeño de las gramíneas, la tasa de elongación foliar fue la que mostró una alta sensibilidad a las condiciones de crecimiento de los individuos de *C. selloana* y de *B. auleticus*. Esto permitió identificar los mecanismos a través de los cuales el arbusto afectó a estas especies. En el caso de *B. auleticus* fue la única variable de respuesta que respondió significativamente y permitió evidenciar la facilitación. En el caso de *C. selloana* también fueron las diferencias en las tasas de elongación foliar lo que permitió detectar la competencia subterránea entre el arbusto y la gramínea.

La escala temporal de trabajo pudo ser insuficiente en el caso de *A. affinis*. Esta especie fue cosechada, aproximadamente un año antes que *C. selloana* y *B. auleticus* debido a que produjo estolones que comenzaron a “escaparse” de los tratamientos. O sea que el crecimiento vegetativo horizontal de *A. affinis* provocó que los individuos comenzaran a ocupar espacio por fuera del tratamiento experimental y en consecuencia tuvieron que ser cosechados. El escaso tiempo de las plantas en el campo pudo haber impedido detectar diferencias en la tasa de macollaje entre los tratamientos S^-B^+ y S^+B^+ .

Un aspecto metodológico a destacar sería la necesidad de aumentar el esfuerzo de monitoreo de las variables ambientales (temperatura, velocidad del viento, radiación) e incluir registros de la humedad del suelo en los tratamientos durante el experimento. Lo ideal sería disponer de sensores que pudieran ser instalados en los tratamientos y que registren dichas variables de manera continua para tener un adecuado registro de los datos.

Otro punto importante es el escaso número de individuos con el que se contó para realizar el experimento. Este hecho fue particularmente evidente en los casos de *C. selloana* y de *B. auleticus*. Si bien se diseñó el experimento con 10 individuos de cada especie por tratamiento, la alta mortalidad nos obligó a trabajar con menos individuos. El bajo número de réplicas utilizadas pudo haber influido en la escasa detección de efectos del arbusto debido a la alta variabilidad de respuesta. Los individuos que se utilizaron para el experimento fueron “generados” a través de macollos extraídos de distintas plantas de una parcela clausurada a la herbivoría por ganado. Si bien los individuos estuvieron aclimatándose durante seis meses, previo a ser instalados en el campo, su desempeño pudo verse afectado por este hecho y no solamente por los tratamientos. Tal vez hubiera sido mejor generar clones en un invernáculo y minimizar de esa manera el efecto debido al origen de las plantas. El diseño del experimento a partir de semillas o plántulas hubiera permitido realizar un seguimiento a través de diferentes estadios de desarrollo. Esta alternativa no es sencilla y tampoco asegura contar con un buen número de réplicas hasta el final del experimento.

Aún considerando todos los aspectos que podrían implementarse mejor, tanto el diseño del experimento a campo como el muestreo para detectar los patrones espaciales permitieron alcanzar resultados relevantes en un tema muy poco explorado en los pastizales naturales de Uruguay.

Bibliografía

- Bertness, M. D. y Callaway, R. M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.
- Bianchin, M. C. y Rúgolo de Agrasar, Z. E. 2002. Analysis of the patterns of distribution of photosynthetic pathways and representativity of the family Poaceae on Martín García Island, Río de La Plata, Buenos Aires, Argentina. *Flora* 197: 351-360.
- Clavijo, M. P.; Cornaglia, P. S.; Gundel, P. E.; Nordenstahl, M. y Jobbagy, E. G. 2010. Limits to recruitment of tall fescue plants in poplar silvopastoral systems of the Pampas, Argentina. *Agroforestry Systems* 80: 275-282.
- Fernández, G.; 2008. Efecto de los arbustos sobre el estrato gramíneo y comportamiento hídrico de los Tipos Funcionales de Plantas en pastizales naturales. Informe de pasantía, Licenciatura en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias (UDELAR), Montevideo, Uruguay.
- Holmgren, M.; Scheffer, M. y Huston, M. A. 1997. The interplay of competition and facilitation in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975.
- Klink, C. A. y Joly, C. A. 1989. Identification and distribution of C₃ and C₄ grasses in open and shaded habitats in Sao Paulo State, Brazil. *Biotropica* 21: 30-34.
- Lett, M. S. y Knapp, A. K. 2003. Consequences of shrub expansion in mesic grassland: resource alterations and graminoid responses. *Journal of Vegetation Science* 14: 487-496.
- Maestre, F. T.; Bautista, S. y Cortina, J. 2003. Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* 84: 3186-3197.
- Mc Daniel, S. y Ostertag, R. 2010. Strategic light manipulation as a restoration strategy to reduce alien grasses and encourage native regeneration in Hawaiian mesic forests. *Applied Vegetation Science* 13: 280-290.
- Peltzer, D. y Köchy, M. 2001. Competitive effects of grasses and woody plants in mixed-grass prairie. *Journal of Ecology* 89: 519-527.
- Pezzani, F.; Baeza, S. y Paruelo, J. M. 2011. Efecto de los arbustos sobre el estrato herbáceo de pastizales. En: Altesor, A.; Ayala, W. y Paruelo, J. M. (eds.). *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales*. Serie: FPTA N° 26. Montevideo, Uruguay.
- Pugnaire, F. I. y Luque, M. T. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93: 42-49.
- Rejmánek, M. y Lepš, J. 1996. Negative association can reveal interspecific competition and reversal of competitive hierarchies during succession. *Oikos* 76: 161-168.
- Schramm, J. W. y Ehrenfeld, J. G. 2010. Leaf litter and understory canopy shade limit the establishment, growth and reproduction of *Microstegium vimineum*. *Biological Invasions* 12: 3195-3204.

Soriano, A. 1991. Río de la Plata Grasslands. En Coupland, R. T. (ed.). Natural grasslands. Introduction and Western Hemisphere. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, 367-407.

Taiz, L. y Zeiger, E. 2010. Plant physiology. Cuarta Edición. Sinauer Associates, Inc.