

Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, opción Ecología

Relación entre atributos de las gramíneas nativas de  
pastizales uruguayos y el ambiente: efectos del hábitat y  
del pastoreo.

Lic. Valerie Cayssials da Cunha

Orientadora de Tesis: Dra. Claudia Rodríguez

Tribunal:

Dr. Alejandro Brazeiro (Presidente)

Dra. Alice Altesor (Vocal)

Dr. Daniel Naya (Vocal)

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas – PEDECIBA

Facultad de Ciencias – Universidad de la República

Junio 2010

## **Agradecimientos**

En primer lugar quiero agradecerle a Claudia Rodríguez, orientadora de esta tesis y compañera, por su constante apoyo y, sobre todo, paciencia.

A los miembros del tribunal por sus valiosos comentarios y aportes que permitieron mejorar el manuscrito final.

A Alice Altesor y Alejandro Brazeiro por su generosidad en la facilitación de datos de vegetación imprescindibles para el desarrollo de esta tesis.

A Felipe Lezama por su buena disposición a la hora de aclararme dudas de las especies y por las enriquecedoras discusiones de las que surgieron ideas para la tesis.

Al programa de Maestría del PEDECIBA y a la CSIC.

A mis compañeros y amigos de Ecología Terrestre y ciencias afines, por el aguante, las sugerencias y en particular, por hacer el ambiente de trabajo siempre muy cómodo y agradable.

A mi familia natural y elegida, Pablo y mis amigos.

A todos ellos, muchas gracias!

# Índice

<b>Resumen</b> .....	4
<b>Introducción</b> .....	6
<i>Interacción organismo-ambiente</i> .....	6
<i>Origen e historia evolutiva de las gramíneas</i> .....	8
<i>Efectos del pastoreo sobre las gramíneas</i> .....	16
<i>La aproximación filogenética</i> .....	19
<i>Hipótesis</i> .....	21
<b>Objetivo general y objetivos específicos</b> .....	22
<b>Metodología</b> .....	23
<i>Conjunto de datos - Información de las especies</i> .....	23
<i>Análisis de los atributos de las gramíneas</i> .....	26
<i>Relaciones filogenéticas</i> .....	30
<b>Resultados</b> .....	32
<i>La familia Poaceae en Uruguay</i> .....	32
<i>Los atributos de las gramíneas en los diferentes hábitats</i> .....	35
<i>Las gramíneas de los pastizales uruguayos</i> .....	38
<i>Análisis filogenéticamente controlado de los atributos de las gramíneas de pastizales</i> .....	42
Efectos del hábitat .....	43
Efectos de la herbivoría .....	45
Restricciones y respuestas alineadas .....	48
<b>Discusión</b> .....	49
<i>Atributos de las especies y el hábitat</i> .....	50
<i>Efectos de la herbivoría sobre los atributos de las gramíneas</i> .....	53
<b>Conclusiones</b> .....	60
<b>Bibliografía</b> .....	62
<b>Anexo</b> .....	71

## Resumen

A lo largo de su historia evolutiva, las plantas se han adaptado a diferentes condiciones ambientales, y las gramíneas no han sido una excepción. En los trópicos húmedos las gramíneas usualmente presentan hojas largas, con láminas ovadas u oblongas, mientras que en las regiones semiáridas las hojas son estrechas y lineales. En pastizales templados, se ha observado que ciertos atributos como la altura de la planta, el tamaño foliar y el área foliar varían a lo largo de gradientes de precipitación y temperatura.

Por otro lado, en pastizales sudamericanos, la temprana interacción entre gramíneas y grandes herbívoros probablemente propició que las gramíneas desarrollaran atributos que les permitieran reducir el impacto de la herbivoría. La acción del pastoreo resulta en perjuicio directo sobre las plantas individuales y en consecuencia, promueve grandes cambios en la estructura de la comunidad vegetal. Estudios previos indican que en pastizales naturales uruguayos, los sitios pastoreados están caracterizados por gramíneas  $C_4$  con semillas pequeñas, hojas anchas y crecimiento horizontal. Estas son reemplazadas por plantas erectas y altas con semillas más grandes, hojas estrechas y crecimiento vegetativo invernal ( $C_3$ ), cuando los herbívoros son excluidos.

Tradicionalmente, los análisis utilizados para evaluar la relación entre atributos y el ambiente tratan a las especies como muestras estadísticamente independientes, ignorando sus relaciones filogenéticas. Sin embargo, las especies son parte de una filogenia estructurada jerárquicamente, donde las especies comparten ancestros. Las especies estrechamente relacionadas comparten varios de sus atributos además de aquellos responsables de su éxito ecológico en circunstancias particulares. Mientras que las aproximaciones clásicas no permiten establecer cuál es el origen de ciertos patrones de asociación entre atributos y ambiente, los análisis controlados filogenéticamente ayudan a remover los efectos de los atributos históricos y distinguirlos de aquellos dados por convergencia evolutiva.

En esta tesis se evaluó el efecto del hábitat y del pastoreo sobre la evolución de distintos atributos de las gramíneas nativas de pastizales uruguayos. A través de métodos filogenéticamente controlados, se compararon atributos de las gramíneas nativas de pastizales con otros hábitats (bosque y hábitat hidrófilo). De igual manera se evaluó la relación entre distintos atributos de las gramíneas de pastizales y la respuesta de las especies al pastoreo.

Los resultados obtenidos sugieren que las gramíneas nativas han respondido evolutivamente a las presiones selectivas del ambiente. En pastizales se han seleccionado láminas estrechas y filiformes, mientras que en bosques se han seleccionado láminas más anchas y ovaladas. Por otro lado, el pastoreo ha sido una fuerza selectiva importante para las gramíneas con un claro efecto sobre la evolución del tamaño de las plantas. El pastoreo ha seleccionado plantas de menor altura, con láminas más cortas. El valor adaptativo de tales cambios en condiciones de herbivoría queda evidenciado en el análisis controlado filogenéticamente. A pesar de las ventajas adaptativas que confieren estos atributos bajo condiciones de pastoreo, muchas especies nativas de pastizales presentan cañas altas y láminas largas, que podrían indicar la presencia de fuerzas selectivas divergentes en pastizales subhúmedos con larga historia de pastoreo.

**Palabras clave:** atributos, gramíneas, métodos comparativos, contrastes filogenéticamente independientes (PICs), respuesta al pastoreo.

## **Introducción**

### *Interacción organismo-ambiente*

Los organismos evolucionan como consecuencia de la interacción entre patrones internos y su medio externo. A diferencia del Lamarckismo, donde los organismos pueden incorporar el mundo externo en su heredabilidad, en el Darwinismo existe una clara separación de lo interno y de lo externo, de organismo y ambiente. Ciertos mecanismos internos de los organismos causan variaciones entre ellos, que no son inducidas por el ambiente, sino que son producto del azar. De forma independiente, existe un mundo externo construido por fuerzas autónomas a la influencia de los organismos, que establece las condiciones para la sobrevivencia y reproducción de aquellas formas que mejor se acoplen “por azar”. Sin embargo, tal autonomía del mundo externo es irreal. Si bien existe un mundo físico que experimenta ciertas transformaciones autónomas, tal mundo físico no es un ambiente, sino tan solo las circunstancias en que los ambientes pueden ser construidos. Los organismos construyen su propio ambiente, determinando qué partes de ese mundo son relevantes para ellos, y modificándolo a través de sus actividades. Por lo tanto, el ambiente de un organismo no es un conjunto independiente y preexistente de problemas a los que el organismo “debe encontrar soluciones” mediante la selección natural. Los organismos no sólo solucionan problemas, sino que también los crean. Así como los organismos son producto de su ambiente, el ambiente es producto de los organismos (Lewontin & Levins 2007).

Las modificaciones adaptativas de los organismos a factores ambientales a menudo resultan en compromisos en el balance del conflicto costo-beneficio de tales modificaciones (Ricklefs 1990). Muchas veces el beneficio alcanzado por el cambio en un atributo está ligado a un costo que genera un cambio en otro atributo (Stearns 1992). Por otra parte, no todas las propiedades que posee un organismo han sido seleccionadas bajo el ambiente en el que vive en la actualidad. A lo largo de la historia evolutiva, los organismos han acumulado algunas propiedades y se han desprendido de otras. El bagaje de historia evolutiva establece límites a las

posibilidades de evolución (Begon *et al.* 1999). En consecuencia, los atributos de los organismos son una mezcla de adaptación y restricción (Stearns 1992).

Las plantas se han adaptado a diferentes condiciones ambientales a través de la evolución de las características fenotípicas en la fisiología, morfología, anatomía u otros atributos, o por la evolución de la plasticidad fenotípica (Gurevitch *et al.* 2006). La gran congruencia que exhiben las plantas en la variación de sus atributos con las condiciones climáticas y ambientales a escalas local, regional y global, fomentan la idea de que las características ecofisiológicas de las plantas están bien adaptadas a sus circunstancias locales (Ackerly *et al.* 2000). Esto se hace muy evidente cuando se observa la estrecha correspondencia que existe entre las zonas de vegetación y el clima, donde las plantas adaptadas a un régimen climático a menudo presentan morfologías y formas de crecimiento semejantes (Pianka 1982; Ricklefs 1990). Por ejemplo, en climas mediterráneos las características adaptativas de las plantas están representadas por hojas perennifolias, esclerófilas y pequeñas (Cody & Mooney 1978). En general, las formas de plantas pequeñas y las hojas coriáceas, así como la presencia de pelos, espinas y cutículas de cera densas, son adaptaciones comunes a la aridez que reducen las pérdidas de agua (Ricklefs 1990). A escala más local, las características de las plantas están influenciadas por una multitud de factores como luz, disponibilidad de agua, régimen de vientos y la acción de la herbivoría (Pianka 1982). Por ejemplo, las plantas tolerantes a la sombra usualmente presentan hojas amplias y poco divididas, mientras que las especies que crecen bajo sol directo tienen hojas más pequeñas (Pianka 1982). En relación a la disponibilidad de recursos, Cunningham *et al.* (1999) compararon las características foliares de plantas perennes de Australia a lo largo de gradientes de precipitación y de nutrientes de suelo. Las mismas divergencias evolutivas en la estructura de la hoja ocurren repetidamente hacia los extremos del gradiente: a menor precipitación y nutrientes del suelo las hojas son más estrechas, tienen menor área específica foliar y son más gruesas.

En las gramíneas, la relación entre atributos y las condiciones del hábitat y/o el ambiente es menos conocida. No obstante, se ha observado que la forma de las hojas está relacionada a las condiciones ambientales. Por ejemplo, en los trópicos húmedos las gramíneas a menudo presentan hojas largas, con láminas ovadas u oblongas. En contraste, en regiones semiáridas éstas son estrechas y lineales, que se enrollan o

pliegan en condiciones de sequía (Redman 1985; Gibson 2009). Asimismo, las características epidérmicas de las hojas frecuentemente reflejan adaptaciones a condiciones xéricas (por ej.: las células bulliformes en la base de los surcos sobre la cara abaxial permiten que la hoja se enrolle en déficit hídrico; Gibson 2009). También se han reportado diferencias en los atributos de las gramíneas dominantes de pastizales templados a lo largo de gradientes climáticos cuando crecen en igualdad de condiciones; el tamaño foliar, la altura de la planta y el área foliar (absoluta y específica) disminuyen en las especies provenientes de sitios con menor precipitación mientras que el contenido de materia seca foliar aumenta (Oyarzabal *et al.* 2008).

Por otra parte en pastizales, los atributos de las gramíneas que pueden ser considerados adaptaciones a la aridez a menudo pueden ser interpretados como el resultado de una relación co-evolutiva con mamíferos adaptados al pastoreo. La evolución de las gramíneas y la expansión de pastizales, se encuentran muy ligadas a condiciones ambientales de aridez y pastoreo (ver más adelante *Origen e historia evolutiva de las gramíneas*). Coughenour (1985) discutió como ciertos atributos de las gramíneas que permiten evadir, resistir o tolerar la sequía (tales como estructuras pequeñas, meristemas basales, hojas deciduas, reservas de nutrientes por debajo del suelo y crecimiento rápido) proveen similares beneficios a las plantas sujetas a pastoreo. En consecuencia, a veces resulta difícil establecer cuánto de los cambios evolutivos en las gramíneas reflejan adaptaciones a la aridez y cuánto al pastoreo. Los factores climáticos probablemente han jugado un rol importante en la evolución de las gramíneas y la expansión de pastizales, pero la posible relación co-evolutiva con mamíferos adaptados al pastoreo ha sido sujeto de muchas conjeturas y especulaciones (Coughenour 1985).

### *Origen e historia evolutiva de las gramíneas*

La familia Poaceae es un grupo ampliamente diversificado. Pueden encontrarse gramíneas en casi todos los tipos de hábitats y alrededor de un cuarto de la superficie terrestre mundial tiene pastizales como vegetación natural potencial (Shantz 1954). La familia es reconocida como un grupo “natural” y está integrada por aproximadamente 10.000 especies clasificadas en 700 géneros (Watson & Dallwitz 1992; Clayton *et al.* 2002). De acuerdo al registro fósil el origen de la familia se ubica

en el Paleoceno, hace entre 60 y 55 millones de años (Jacobs *et al.* 1999; Linder & Rudall 2005). Originalmente las gramíneas eran plantas que crecían bajo la sombra de bosques o de sus márgenes, hábitat que actualmente mantienen los grupos basales de la familia y los bambúes (Kellogg 2001). Allí persistieron por varios millones de años sin diversificar demasiado hasta que adquirieron una mayor tolerancia a la sequía y la capacidad de crecer y prosperar en hábitats abiertos secos (Kellogg 2001). Este cambio de hábitat, probablemente ocurrido en el Oligoceno temprano (32-30 Ma), precedió a la mayor radiación taxonómica de la familia (Jacobs *et al.* 1999; Stromberg 2005).

Los ecosistemas dominados por gramíneas se originan y dispersan en el Mioceno aunque en América del Sur tal expansión se habría iniciado al final del Oligoceno temprano (~30 Ma), unos 15 Ma antes que en el hemisferio Norte (Jacobs *et al.* 1999; MacFadden 2000; Ortiz Jaureguizar & Cladera 2006). En América del Sur, desde el Paleoceno temprano (~65 Ma), hubo una sucesión de climas a gran escala donde la tendencia fue de condiciones más estables a menos estables. El clima cambió desde cálido, húmedo y no estacional a frío, seco y estacional. Consecuentemente, los ecosistemas cambiaron desde bosques tropicales a sabanas de parque, pastizales y estepas (Ortiz Jaureguizar & Cladera 2006). Inicialmente, la vegetación estaba dominada por gramíneas C<sub>3</sub> y las C<sub>4</sub> no constituían una proporción significativa de la biomasa vegetal (Cerling *et al.* 1993; Jacobs *et al.* 1999; Kellogg 2000; Osborne 2008). La expansión de los ecosistemas dominados por gramíneas C<sub>4</sub> ocurrió entre el Mioceno tardío y el Plioceno (8-4 Ma), cuando los pastizales C<sub>4</sub> se expandieron a lo largo de al menos 4 continentes (Cerling *et al.* 1993; Jacobs *et al.* 1999; Sage 2004; Osborne 2008). Dado que el origen más temprano de las gramíneas C<sub>4</sub> se ubica en el Oligoceno hace ~32 Ma, éstas habrían persistido como un componente menor de la flora por varios millones de años antes de hacerse “ecológicamente” dominantes (Christin *et al.* 2008; Vicentini *et al.* 2008). Las gramíneas C<sub>4</sub> habrían permanecido aisladas en hábitats abiertos extremos (donde tenían ventajas competitivas sobre las plantas C<sub>3</sub>) hasta que ciertos cambios ambientales les dieron la oportunidad de dominar en muchos biomas tropicales y subtropicales (Christin *et al.* 2008). La gran dispersión de gramíneas C<sub>4</sub> al final del Mioceno (así como su distribución actual) habría sido conducida primariamente por

una mayor eficiencia en el uso del agua, que les permitió explotar áreas de clima cálido con alta disponibilidad de luz, en un mundo globalmente más frío pero más árido y estacional (Pagani *et al.* 1999; Christin *et al.* 2008; Edwards & Still 2008). Algunos autores han señalado que factores tales como incendios y actividad de grandes herbívoros (ramoneadores y adaptados al pastoreo) permitieron que especies  $C_4$  reemplazaran a las  $C_3$  al ser favorecidas por el aumento en la disponibilidad de luz bajo condiciones de clima cálido (Sage 2001; Keeley & Rundel 2005; Christin *et al.* 2008; Edwards & Still 2008).

La fotosíntesis  $C_4$  es uno de los principales cambios evolutivos que han ocurrido dentro de la familia, y resulta de la modificación de la vía fotosintética  $C_3$ . Existen cerca de 7.500 especies  $C_4$  (~3% de las plantas terrestres) correspondientes a 18 familias de angiospermas: 15 de dicotiledóneas y 3 de monocotiledóneas. La mayoría de las plantas  $C_4$  son gramíneas (~4600 *spp.*), seguido por la familia Cyperaceae (~1300 *spp.*) y las dicotiledóneas (~1600 *spp.*) (Sage *et al.* 1999a). Dado que gramíneas y cyperáceas dominan casi todos los pastizales tropicales, subtropicales y de zonas templadas cálidas, la fotosíntesis  $C_4$  excede su dimensión florística y contribuye con cerca de un cuarto de la productividad primaria del planeta (Sage 2004). En las plantas  $C_4$  una serie de modificaciones anatómicas y bioquímicas permiten concentrar  $CO_2$  alrededor de la enzima carboxilante RuBisCO, y aumentar la eficiencia de fotosíntesis en condiciones que promueven altas tasas de fotorrespiración (ej.: altas temperaturas y baja presión de  $CO_2$  atmosférico) (Ehleringer & Monson 1993; Sage *et al.* 1999b; Sage 2004). Cuando la temperatura es menor a 25-30 grados, la eficiencia en el uso de la luz ( $CO_2$  fijado por mol de fotón absorbido) de las plantas  $C_3$  es mayor que en las plantas  $C_4$  debido a que esta última vía metabólica requiere 2 ATPs adicionales en la reducción de una molécula de  $CO_2$ . Pero conforme aumenta la temperatura, la apertura restringida de los estomas y la baja concentración de  $CO_2$  intercelular provoca que las plantas  $C_3$  experimenten aumentos de fotorrespiración y en consecuencia, la eficiencia en el uso de la luz disminuye de forma continua. Contrariamente, en las plantas  $C_4$  la eficiencia del uso de la luz permanece constante con los aumentos de temperatura (Ehleringer & Monson 1993). De hecho, el acceso a intensidades de luz moderada a alta y estación de crecimiento cálida son los dos principales requerimientos de las plantas  $C_4$  (Sage *et al.* 1999b). Además, el aumento de la concentración de  $CO_2$  en el interior de las hojas de las

plantas C<sub>4</sub> permite una baja conductancia estomática, lo cual confiere una fuerte ventaja competitiva en áreas propensas a la sequía (Sage 2004). Aunque no está claro el número de veces que ésta vía metabólica surge (y se revierte) en la filogenia, el primer origen de C<sub>4</sub> ocurre en las gramíneas hace ~32 Ma (Sage 2004; Christin *et al.* 2008; Vicentini *et al.* 2008). Posteriormente ocurrieron entre 15 y 20 orígenes independientes dentro de las gramíneas, todos en las subfamilias que resultaron de la última radiación de la familia Poaceae (Kellogg 2000; Giussani *et al.* 2001; GPWG 2001; Christin *et al.* 2008; Edwards & Smith 2010). La caída en los niveles de CO<sub>2</sub> atmosférico durante el Oligoceno a valores menores de 500 ppm habría sido un evento clave para la aparición inicial de la fotosíntesis C<sub>4</sub> pero no explicaría los siguientes orígenes ocurridos durante el Mioceno temprano y medio (Sage 2004; Christin *et al.* 2008; Osborne 2008; Vicentini *et al.* 2008). Éstos estarían explicados por la combinación de bajos niveles de CO<sub>2</sub> (aparente precondition para la evolución C<sub>4</sub>) y de las condiciones climáticas generadas en períodos de enfriamiento global (Sage 2004; Vicentini *et al.* 2008). Durante dichos períodos, las zonas tropicales permanecen cálidas pero experimentan aumentos en la aridez y en la estacionalidad de las precipitaciones, favoreciendo la vía fotosintética C<sub>4</sub> (Sage 2004). La evolución de la vía C<sub>4</sub> en gramíneas ocurrió exclusivamente en linajes de origen tropical (Edwards & Still 2008). Además, los cambios evolutivos en la vía fotosintética se encuentran agrupados en el tiempo geológico indicando que a lo largo de la historia hubo períodos en que el régimen selectivo cambió en favor de una u otra vía. La distinción entre grupos de transición C<sub>4</sub>-C<sub>3</sub> de aquellos C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> sugiere un efecto de ciclos de cambio climático ya que la presión de CO<sub>2</sub> global fue mantenida relativamente baja desde el Mioceno temprano o incluso antes (Vicentini *et al.* 2008).

Junto a la expansión de los ecosistemas dominados por gramíneas, se diversificaron los mamíferos adaptados al pastoreo (consumidores que se alimentan predominantemente de gramíneas o pequeñas hierbas asociadas al bioma de pastizal) (MacFadden 1997; Jacobs *et al.* 1999). En general, estos herbívoros presentan dientes de coronas altas (hipsodontia) y crecimiento continuo (hipselodontia) (MacFadden 1997; Jacobs *et al.* 1999; Ortiz Jaureguizar & Cladera 2006). Tales características les permiten alimentarse de pastos impregnados en fitolitos de sílice altamente abrasivos, y aparentemente son una respuesta coevolutiva al aumento en el contenido de sílice de las gramíneas inducido por pastoreo (McNaughton & Tarrants 1983; MacFadden

1997; Jacobs *et al.* 1999). Los primeros mamíferos con dentición hipsodonte aparecen en América del Sur al final del Paleoceno (~55-50 Ma) (MacFadden 1997; Jacobs *et al.* 1999; Ortiz Jaureguizar & Cladera 2006). Sin embargo, la primera vez que las comunidades de mamíferos terrestres aparecen dominadas por herbívoros adaptados al pastoreo fue en el Oligoceno tardío (~30 a 25 Ma) cuando muchas familias de notoungulados (ungulados endémicos de América del Sur) adquirieron dentición hipsodonte, característicamente hipselodonte (MacFadden 2000; Ortiz Jaureguizar & Cladera 2006). La importancia relativa de estos herbívoros aumentó durante el Mioceno, alcanzando la mayor diversidad en el mundo en el Mioceno medio (MacFadden 1997). Inicialmente la composición de la dieta fue exclusivamente de plantas C<sub>3</sub>, pero a partir de la expansión de gramíneas C<sub>4</sub> algunos herbívoros de América del Sur del Mioceno tardío (7-6 Ma) incorporaron plantas C<sub>4</sub> (Cerling *et al.* 1993; Ortiz Jaureguizar & Cladera 2006). El cambio en la composición de especies desde el predominio de gramíneas C<sub>3</sub> al predominio C<sub>4</sub> posiblemente afectó la diversidad de herbívoros ya que las gramíneas C<sub>3</sub> en general son más nutritivas que las C<sub>4</sub>, y tienen más materia digerible (Wilson & Hattersley 1989, Barbehenn *et al.* 2004). Algunos autores (Jacobs *et al.* 1999; MacFadden 2000) han sugerido que la disminución en la diversidad de ungulados del final del Mioceno podría estar asociada a la dispersión de gramíneas “menos nutritivas”. De todas maneras, los grandes herbívoros fueron un componente dominante de la fauna sudamericana desde el Mioceno medio hasta el Pleistoceno (Ortiz Jaureguizar & Cladera 2006). Durante este tiempo, los notoungulados ocuparon un ambiente hiperpastoreado (MacFadden 1997). Tras la unión de las Américas por el Istmo de Panamá (~3 Ma), durante el Pleistoceno medio (~1 Ma) se produjo un pico de intercambio de la biota conocido como el “Gran Intercambio Americano” (MacFadden 2000; Ortiz Jaureguizar & Cladera 2006). El efecto de este intercambio sobre la fauna fue asimétrico y provocó una caída en la diversidad de ungulados de América del Sur; el arribo de los inmigrantes de América del Norte aparentemente afectó a los herbívoros nativos sudamericanos, pero no al revés (MacFadden 2000). Al final del Pleistoceno - principio del Holoceno (~10 mil años) los grandes mamíferos (masa corporal > 200 Kg.) sufrieron una casi completa extinción, particularmente los megaherbívoros (masa corporal > 1000 Kg.) que habían caracterizado la fauna del Pleistoceno temprano (MacFadden 2000; Ortiz Jaureguizar & Cladera 2006). Esta extinción afectó a grandes mamíferos de todo el mundo y ha

sido atribuida a diferentes factores (actividades de caza por humanos, cambios climático-ambientales, y una combinación de ambos) (MacFadden 1997; 2000; Ortiz Jaureguizar & Cladera 2006). A partir de ese tiempo, la gran diversidad de herbívoros que habitó América durante el Pleistoceno quedó reducida a una pequeña proporción estableciéndose la relativamente baja diversidad de herbívoros nativos del presente (MacFadden 1997; 2000). En la región del Río de la Plata, la mayor extensión de pastizales templados de América del Sur (Soriano *et al.* 1992), el pastoreo por grandes mamíferos fue reestablecido con la introducción de la ganadería por los españoles a principios del siglo XVII. En la Figura 1 se sintetizan los principales eventos ocurridos en los últimos 65 Ma, que acompañaron el origen y la evolución de las gramíneas (familia Poaceae).

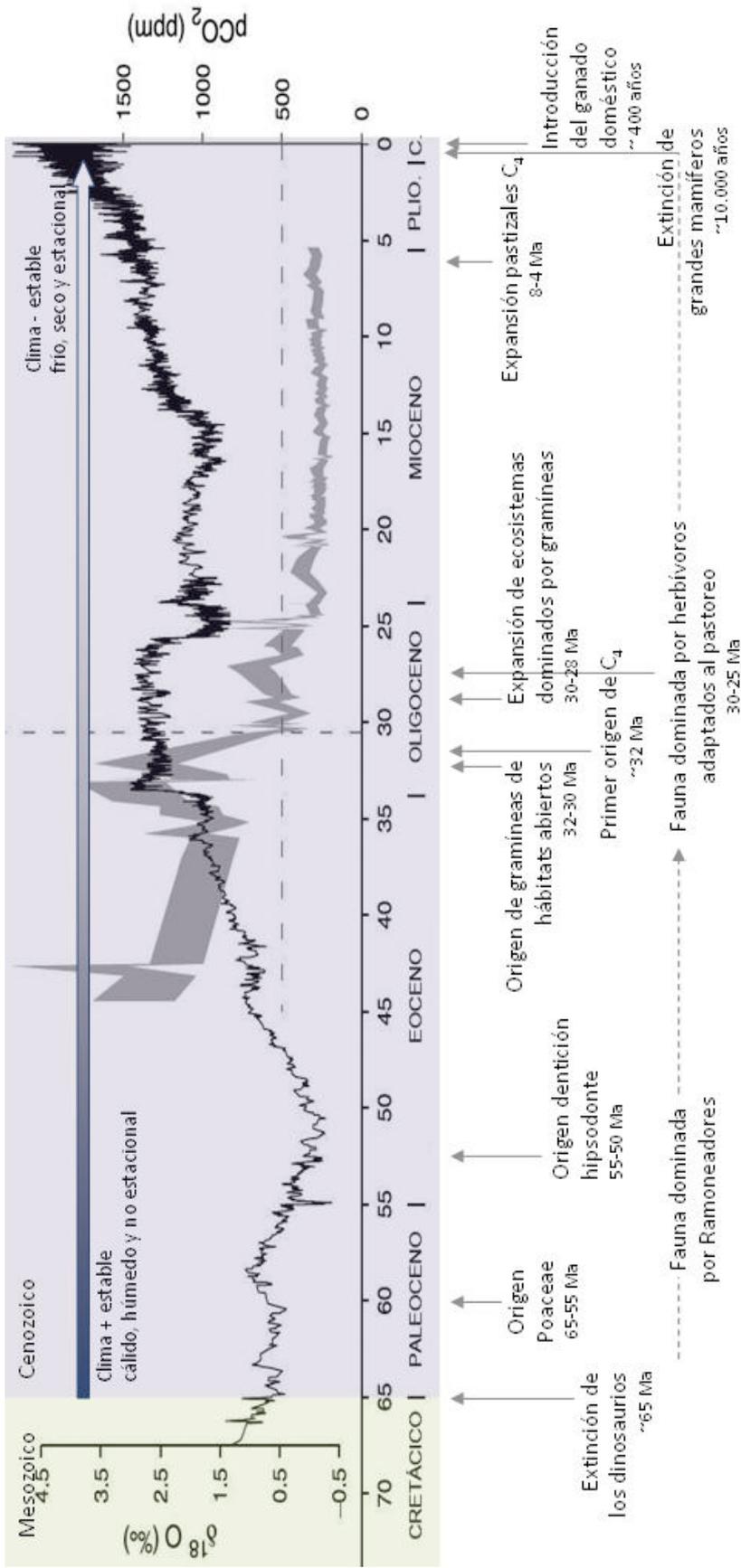


Figura 1. Principales eventos ocurridos a lo largo de la historia evolutiva de las gramíneas (familia Poaceae). Se grafica la variación de  $\delta^{18}\text{O}$  en foraminíferos del océano, utilizada como estimador de la temperatura global oceánica y del volumen de hielo continental; los aumentos de  $\delta^{18}\text{O}$  indican enfriamiento global y crecimiento del hielo. A partir de los 45 Ma se grafican los cambios en la  $\text{pCO}_2$ , donde la línea punteada indica la primera vez que la  $\text{pCO}_2$  cae por debajo de las 500 ppm. Tomado de: Cerling *et al.* 1993; Christin *et al.* 2008; Edwards & Still 2008; Edwards & Smith 2010; Jacobs *et al.* 1999; Keeley & Rundel 2000; Kellogg 2005; Linder & Rudall 2005; MacFadden 1997; 2000; Ortiz Jaureguizar & Cladera 2006; Osborne 2008; Pagani *et al.* 1999; 2005; Sage 2004; Stromberg 2005; Vicentini *et al.* 2008; Zachos *et al.* 2001.

En consecuencia, la interacción entre las gramíneas y los herbívoros adaptados al pastoreo se inició tempranamente en los pastizales de estas regiones. La íntima y extendida historia evolutiva compartida entre los pastos y tales herbívoros, aunque varió en intensidad a lo largo del tiempo geológico, probablemente propició que las gramíneas en un proceso de coevolución, desarrollaran atributos que les permitieran reducir el impacto de la herbivoría. Si bien el origen de los pastizales está asociado con el aumento de la aridez y la estacionalidad, y los atributos que permiten evadir o tolerar la aridez también pueden proporcionar beneficios en condiciones de pastoreo (Coughenour 1985; Milchunas *et al.* 1988), las presiones selectivas ejercidas por los herbívoros deben haber perpetuado ciertas características en las gramíneas. Milchunas *et al.* (1988) plantean que hay una interacción entre las presiones de selección resultantes del pastoreo y de la humedad ambiental. Mientras que la aridez y el pastoreo por grandes ungulados son fuerzas selectivas convergentes y promueven atributos que les permiten a las plantas minimizar el impacto de la sequía y/o la herbivoría (por ej.: crecimiento postrado y baja estatura), el pastoreo es una presión de selección divergente de otras presiones generadas en pastizales subhúmedos como los nuestros. La falta de estrés hídrico permite una mayor inversión en la producción aérea y un aumento en el desarrollo de la canopia. En estas condiciones aumenta la importancia relativa de la competencia por la luz, y las presiones de selección promueven atributos en las plantas que aumentan sus habilidades competitivas por dominar en la canopia (por ej.: crecimiento erecto y alta estatura) pero que las hacen más vulnerables al pastoreo. En base a estas premisas Milchunas *et al.* (1988) desarrollaron un modelo generalizado donde proponen que el efecto de la herbivoría sobre las comunidades de pastizales en tiempo ecológico depende de la historia pasada. Según este modelo, las presiones resultantes del pastoreo y de la humedad ambiental a lo largo del tiempo evolutivo constituyen dos fuerzas importantes que, a través de su influencia sobre la evolución de los atributos de las especies, moldearon la presente estructura (composición y fisionomía) de los pastizales y sus relativas habilidades para soportar el pastoreo (Figura 2).

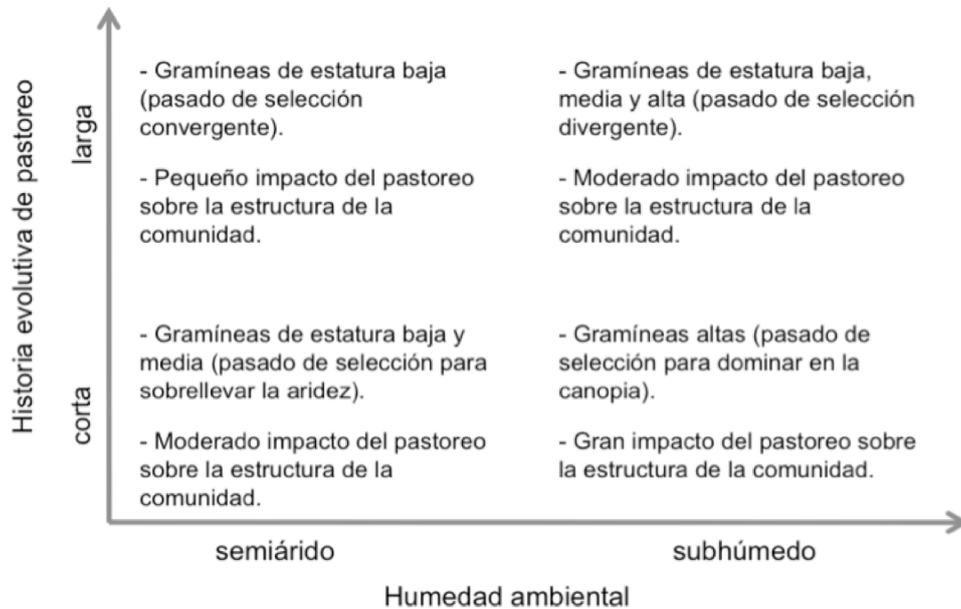


Figura 2. Características de las comunidades de pastizal y el efecto del pastoreo esperados a lo largo de un gradiente de humedad ambiental y de historia de pastoreo según el modelo de Milchunas *et al.* (1988).

### *Efectos del pastoreo sobre las gramíneas*

La herbivoría es una de las principales fuerzas selectivas que actúan sobre las plantas. En pastizales, los herbívoros (invertebrados y mamíferos) consumen el 50% o más de la productividad primaria neta aérea (Detling 1988). La actividad de los herbívoros (que incluye el consumo de biomasa vegetal, la generación de disturbios en el suelo, y la deposición de heces y orina) afecta el balance entre la colonización local de especies desde el pool regional, la extinción local y la dinámica de exclusión competitiva (Olf & Ritchie 1998). El efecto de los herbívoros sobre los pastizales y las especies individuales varía con el tipo de herbívoro, el tipo de hábitat (en particular la fertilidad del suelo y la precipitación) y la escala espacial y temporal (Olf & Ritchie 1998; Bakker *et al.* 2006). Los herbívoros de menor tamaño como insectos y pequeños mamíferos frecuentemente son especialistas en su dieta, consumiendo selectivamente tanto forraje como semillas. Si no son excavadores, generan relativamente pocos disturbios en la canopia y en el suelo. En el caso de pequeños mamíferos excavadores su impacto en el suelo es mayor, afectando el microrelieve, la aeración, la capacidad de carga del agua, y la incorporación de humus (Gibson 2009). Por otro lado, los grandes herbívoros ejercen una presión de consumo relativamente uniforme a lo largo de las especies (son más generalistas), abren la

canopia y en ambientes productivos pueden prevenir la exclusión competitiva por las especies dominantes y favorecer el establecimiento de plantas subordinadas (Milchunas *et al.* 1988; Olf & Ritchie 1998; Bakker *et al.* 2006). En cuanto a la escala, el disturbio generado por los herbívoros puede promover una mayor coexistencia de especies a nivel local y/o a corto plazo, pero una fuerte selección de especies tolerantes al pastoreo puede llevar a que solo unas pocas puedan permanecer en el pool regional y/o a largo plazo (Olf & Ritchie 1998).

Varios trabajos en pastizales naturales han reportado cambios en la estructura de la comunidad vegetal (en la configuración espacial de la vegetación, y/o en la composición y abundancia de las especies) como consecuencia del pastoreo por grandes herbívoros (McNaughton 1984; Sala *et al.* 1986; Milchunas *et al.* 1988; Pucheta *et al.* 1992; Rodríguez *et al.* 2003; Altesor *et al.* 2006) (Figura 3). La acción del pastoreo resulta en perjuicio directo sobre las plantas individuales y en consecuencia, en cambios en la fisionomía de la comunidad vegetal alterando las condiciones microambientales de la canopia (Milchunas *et al.* 1988; Sala 1988). En general, el pastoreo reduce la altura promedio de la canopia y afecta la distribución espacial de las hojas. En sitios pastoreados la mayor parte de la biomasa verde se acumula en el estrato más bajo, cerca del nivel del suelo, mientras que cuando los herbívoros son removidos la biomasa verde se acumula en un estrato herbáceo superior (McNaughton 1984; Sala *et al.* 1986; Altesor *et al.* 2006). En algunos pastizales uruguayos, se ha reportado que la exclusión de los grandes herbívoros puede promover el aumento de arbustos, tanto en cobertura como en riqueza, y formar un estrato superior al herbáceo (Altesor *et al.* 2006). El pastoreo también afecta la acumulación de materia seca. La proporción de la biomasa seca, tanto en pie como en forma de broza, aumenta cuando los herbívoros son excluidos (Formoso 1987; Pucheta *et al.* 1998; Altesor *et al.* 2005; 2006).

En cuanto a la composición de especies de las comunidades de pastizales, el pastoreo promueve grandes cambios florísticos, así como aumentos en la riqueza y en la diversidad de las mismas (Sala *et al.* 1986; Chaneton *et al.* 1995; Pucheta *et al.* 1998; Rodríguez *et al.* 2003; Altesor *et al.* 1998; 2005; 2006). Ciertas especies son favorecidas por la actividad de los herbívoros y aumentan su abundancia relativa (especies crecientes) mientras otras se hacen escasas (especies decrecientes) (Noy-

Meir *et al.* 1989; Vesk & Westoby 2001). Dado que las especies que difieren en su respuesta al pastoreo (creciente, decreciente o indiferente) también presentan diferencias en ciertas características o atributos, los principales cambios en la estructura de la comunidad son el resultado de los cambios en la composición y en las formas de crecimiento de las especies (Sala 1988).

Bajo condiciones de pastoreo la comunidad vegetal se encuentra dominada por gramíneas de corta altura, con hojas más chicas, elevada área específica foliar y crecimiento postrado o planófilo, con la consecuente concentración de la biomasa cerca del suelo (McNaughton 1984; Sala *et al.* 1986; Noy-Meir *et al.* 1989; Díaz *et al.* 1992; 2001; 2007; Pucheta *et al.* 1992; Altesor *et al.* 1998; Cingonali *et al.* 2005; Leoni *et al.* 2009). Además, el pastoreo promueve el aumento de especies con ciclo de vida anual (Sala *et al.* 1986; Noy-Meir *et al.* 1989; Pucheta *et al.* 1998). En pastizales uruguayos, las gramíneas dominantes son de crecimiento estival y utilizan la vía fotosintética C<sub>4</sub> (Altesor *et al.* 2005; 2006). También se ha observado que dentro de la familia Poaceae la cleistogamia (autofertilización en una flor cerrada) ocurre en mayor proporción que en cualquier otra familia de angiospermas, y se ha sugerido que las especies que pueden producir semillas cleistógamas cerca del nivel del suelo presentan ciertas ventajas selectivas en condiciones de pastoreo (Campbell *et al.* 1983; Clay 1983). En particular, un estudio realizado por Rodríguez *et al.* (2003) en praderas naturales del Uruguay, reportó cambios en los atributos de las gramíneas asociados a los cambios sucesionales dados por la exclusión de los herbívoros domésticos. Al inicio de la sucesión, los sitios fueron caracterizados por gramíneas C<sub>4</sub> con semillas pequeñas y hojas anchas, con crecimiento horizontal por medio de rizomas largos o estolones, mientras que la exclusión de grandes herbívoros favoreció plantas erectas y altas con semillas más grandes, hojas estrechas y crecimiento vegetativo invernal (C<sub>3</sub>).



Figura 3. Principales diferencias en la estructura de la comunidad y en los atributos de las especies dominantes en pastizales bajo diferentes condiciones de pastoreo; a la izquierda un pastizal en clausura, y a la derecha el pastizal bajo pastoreo.

### *La aproximación filogenética*

La identificación de los atributos que hacen exitosas a las especies en determinadas circunstancias ecológicas es un tema central en ecología y evolución. En un ambiente particular, ciertos atributos pueden conferir un beneficio a los organismos, aumentando su supervivencia y/o reproducción. Sin embargo, los organismos son “prisioneros de su pasado evolutivo” y sólo pueden evolucionar en un número limitado de opciones. Ciertos atributos son más resistentes a las presiones selectivas mientras que otros responden más rápidamente. Por esta razón, ni todas las especies presentes en iguales condiciones ecológicas tienen los mismos atributos ni todos los atributos compartidos son beneficiosos en esas condiciones, debido a que pueden ser resultado de una historia evolutiva común (Harper *et al.* 1997).

El avance de la biología molecular ha permitido trazar la historia evolutiva de las especies con mayor precisión, aunque esta información no siempre es usada por los ecólogos. Tradicionalmente, los análisis utilizados para evaluar la relación entre atributos y el ambiente tratan a las especies como muestras estadísticamente independientes, ignorando sus relaciones filogenéticas. Sin embargo, las especies son parte de una filogenia estructurada jerárquicamente, donde las especies comparten ancestros. Cuando ignoramos las relaciones filogenéticas de las especies estamos ignorando el hecho que especies muy cercanas filogenéticamente comparten toda su

historia evolutiva excepto la pequeña evolución independiente que ha ocurrido desde su separación del ancestro común más cercano. Por lo tanto, los principales cambios evolutivos de sus atributos no han sido independientes. Incluir estas especies en un test estadístico sobreestima el número de veces que su combinación particular de atributos ha evolucionado (Harvey & Pagel 1991), lo que es equivalente a la pseudoreplicación en un diseño experimental (Silvertown & Dodd 1997).

Los análisis controlados filogenéticamente ayudan a remover los efectos de los atributos históricos y distinguirlos de aquellos dados por convergencia evolutiva (Wanntrop *et al.* 1990; Harvey 1996; Harper *et al.* 1997). Los métodos comparativos han sido propuestos para el análisis comparativo de datos en un contexto filogenético y la mayoría han sido desarrollados a partir de Felsenstein (1985). Este autor señaló que la diferencia entre un par de especies que comparten un ancestro común inmediato captura los cambios evolutivos que han tomado lugar desde su divergencia y es independiente del cambio evolutivo en otros pares de la filogenia. Aunque las especies no son independientes, las diferencias entre pares de especies sí lo son (contrastes filogenéticamente independientes - PICs) y pueden ser utilizadas para propósitos estadísticos.

Como se expuso anteriormente varios trabajos en pastizales han reportado la asociación de ciertos atributos de las gramíneas con el ambiente, y en particular con el pastoreo. Pero las aproximaciones utilizadas (mediante métodos clásicos) no permiten establecer cual es el origen de dichos patrones. Las características de las especies son legajos de la historia y algunos atributos de las especies pueden haber evolucionado bajo presiones selectivas diferentes a las de su ambiente actual (Gould & Lewontin 1979) constituyendo exaptaciones más que verdaderas adaptaciones (Gould & Vrba 1982). Por otra parte, las restricciones evolutivas reducen la variedad de opciones disponibles para las especies, así como un atributo puede ser una consecuencia necesaria de otro atributo (Coughenour 1985). Por lo tanto, los patrones observados en la altura de las plantas, el tamaño de las semillas u otro carácter de las especies que crecen en diferentes hábitats y/o bajo ciertas condiciones de herbivoría pueden ser resultado de la convergencia evolutiva o simplemente ser consecuencia de la herencia ancestral. En este sentido la aproximación filogenética, utilizada en esta tesis, resulta tan útil como novedosa ya que permite establecer el origen de las relaciones entre los

atributos de las gramíneas y el ambiente. De esta manera se pretende responder principalmente las siguientes preguntas: ¿Cómo ha operado el ambiente en la evolución de las gramíneas nativas de los pastizales uruguayos? ¿Cuáles son los atributos seleccionados en los pastizales en comparación a los hábitats sombreados o hidrófilos? Y dentro de pastizales ¿cuáles son los atributos que responden a las presiones selectivas generadas por el pastoreo? Específicamente, mediante la incorporación del control filogenético en el análisis comparativo de las especies, se pretende establecer si hay evolución convergente en los atributos de las gramíneas bajo ciertas condiciones ambientales: en pastizales y en pastoreo.

### *Hipótesis*

La hipótesis que subyace en este trabajo es que las gramíneas responden a las presiones selectivas del ambiente, donde el hábitat y las condiciones de pastoreo son dos factores importantes. Ciertos atributos de las gramíneas de pastizales (como la altura, dimensiones de las hojas, tamaño de las semillas) reflejan las presiones selectivas ejercidas por el hábitat y por el pastoreo.

De acuerdo a la hipótesis planteada se espera que la divergencia de especies de gramíneas hacia diferentes hábitats (por ej.: pastizal vs bosque) esté asociada a cambios particulares en sus atributos. En relación al pastoreo, se espera que los cambios evolutivos de ciertos atributos de las gramíneas de pastizales estén acompañados por cambios en el desempeño de las especies bajo diferentes condiciones de pastoreo.

## **Objetivo general**

Evaluar el efecto del hábitat y del pastoreo sobre la evolución de distintos atributos de las gramíneas nativas de pastizales uruguayos.

## **Objetivos específicos**

1 - Establecer los principales patrones de asociación entre distintos atributos de las gramíneas y su ambiente de crecimiento (hábitat y condiciones de herbivoría).

A través de comparaciones filogenéticamente independientes (PICs):

2- Comparar los atributos: longitud de la caña, dimensiones y forma de la lámina de las hojas, y longitud del cariopse, entre las especies de pastizales y de otros hábitats (bosque y hábitat hidrófilo).

3- Evaluar la relación entre los atributos: longitud de la caña, dimensiones y forma de la lámina de las hojas, longitud del cariopse, metabolismo fotosintético, período de crecimiento, ciclo de vida y presencia de cleistogamia, y la respuesta de las especies al pastoreo (estimada por el Índice de Respuesta al Pastoreo *IRP*).

4 – Con el fin de detectar repuestas alineadas o restricciones en la evolución de los atributos considerados, evaluar posibles correlaciones entre la longitud de la caña, dimensiones y forma de la lámina de las hojas, longitud del cariopse y vía fotosintética de las gramíneas de pastizales.

## Metodología

### *Conjunto de datos - Información de las especies*

Para la construcción de la matriz de especies con sus atributos (longitud de la caña, largo, ancho y relación largo/ancho de la lámina de las hojas, longitud del cariopse, vía fotosintética, período de crecimiento, ciclo de vida y presencia de cleistogamia), el hábitat que ocupan (pastizal, bosque, hidrófilo u otro) y su respuesta al pastoreo, se utilizaron diferentes fuentes de información.

La lista de especies de gramíneas nativas del Uruguay fue extraída de las descripciones de Rosengurtt *et al.* (1970), Zuloaga *et al.* (1994) y de la base de gramíneas obtenida en el proyecto PDT 32-26 (Brazeiro *et al.* 2006). Dado que la nomenclatura ha cambiado y varias de las especies están en sinonimia, se buscó seguir la nomenclatura del “*Missouri Botanical Garden*” y así evitar la repetición de especies. Para poder definir el conjunto de gramíneas nativas propias de pastizales naturales, se buscó información del hábitat que ocupa cada una de las especies en las descripciones de Rosengurtt *et al.* (1970). Los vacíos de información fueron completados (en la medida de lo posible) con datos de las colectas del herbario de la Facultad de Agronomía ingresados a la base de datos del proyecto PDT 32-26 (Brazeiro *et al.* 2006).

Los atributos longitud de la caña, largo y ancho de la lámina de las hojas, y longitud del cariopse (Figura 4) fueron tomados de la base de datos “*World Grass Species*” (Clayton *et al.* 2002), y de Rosengurtt *et al.* (1970) cuando los datos en la base fueron incompletos. La vía fotosintética utilizada por las especies fue tomada a partir de la descripción de los géneros de la base de datos “*The Grass Genera of the World*” (Watson & Dallwitz 1992), excepto para las especies del género *Panicum* (donde el carácter varía entre las especies) cuya información fue tomada de Aliscioni *et al.* (2003). El período de crecimiento y el ciclo de vida fueron tomados de Rosengurtt *et al.* (1970). Se consideraron especies cleistógamas aquellas que producen panojas, espigas o espiguillas solitarias insertas en los nudos de la caña, en la axila de la hoja que las envuelve total o parcialmente (cleistogamia axilar basal o suprabasal) y que generalmente son producidas a nivel del suelo. Las especies que presentan cleistogamia

únicamente en la inflorescencia terminal de la caña no fueron catalogadas como cleistógamas ya que no presentarían ventajas selectivas en condiciones de pastoreo. Esta información fue extraída de Rosengurt (1984).

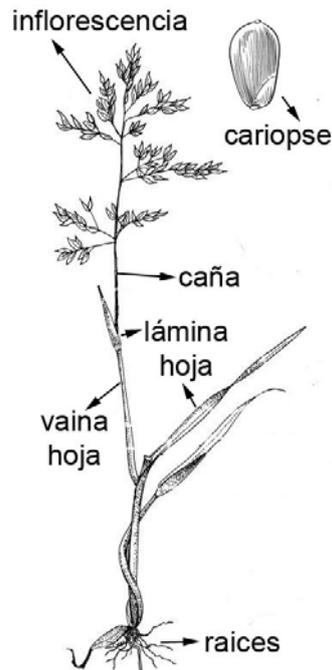


Figura 4. Estructuras morfológicas de las gramíneas.

La respuesta de las especies a la herbivoría fue estimada a través del Índice de Respuesta al Pastoreo (*IRP*) de Cingolani *et al.* (2005). Para calcular este índice se requieren datos de cobertura de las especies en sitios pareados, donde las condiciones de pastoreo y de clausura son comparables. En este trabajo se utilizaron los datos de cobertura de las especies de 17 pares de parcelas adyacentes, una bajo condiciones de pastoreo y la otra de clausura, en distintas localidades de pastizales naturales del país (Figura 5). Estos datos fueron obtenidos a partir de muestreos de vegetación realizados por la Sección Ecología Terrestre en el marco de diferentes proyectos de investigación (BID-Conicyt N° 4042, y BID FTG/RF-01-03-RG - FONTAGRO), y de datos publicados por Formoso (1987).

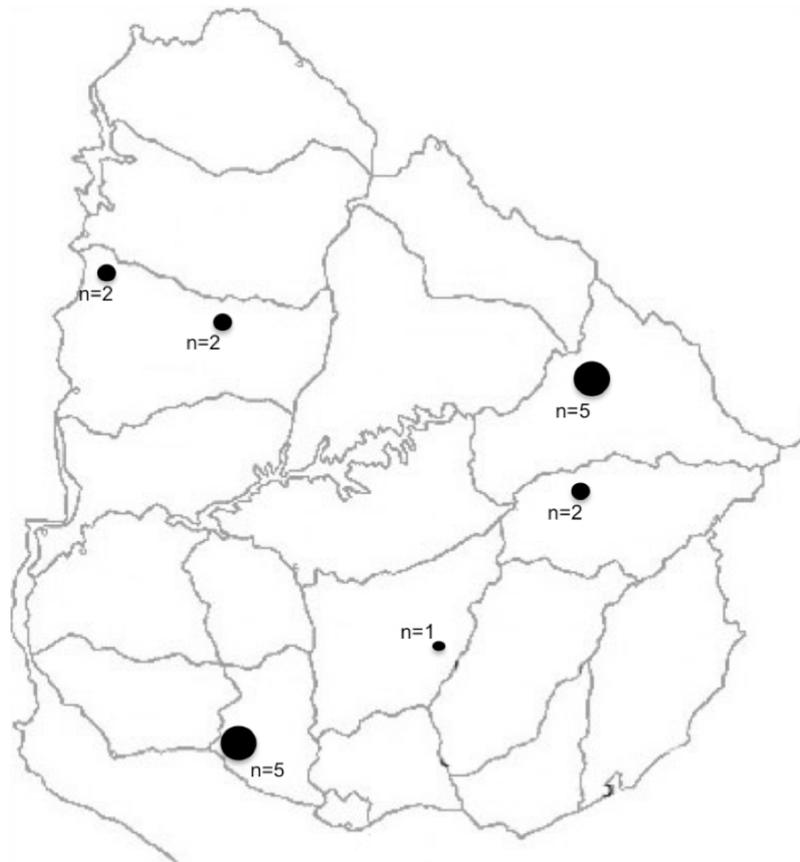


Figura 5. Ubicación de los sitios correspondientes a pastizales donde se realizaron 17 relevamientos de vegetación sobre pares de parcelas adyacentes ( $n$ ), una bajo condiciones de pastoreo y la otra de clausura. A partir de estos relevamientos se calcularon los valores del Índice de Respuesta al Pastoreo  $IRP$  de las especies.

El cálculo de  $IRP$  se realizó de la siguiente manera:

$$IRP = \frac{1}{n} \sum [(cob. \text{ en pastoreo}_i - cob. \text{ en clausura}_i) / (cob. \text{ en pastoreo}_i + cob. \text{ en clausura}_i)]$$

donde  $cob. \text{ en pastoreo}_i$  es la cobertura de una especie en la parcela pastoreada del par “ $i$ ”,  $cob. \text{ en clausura}_i$  es la cobertura de la especie en la parcela clausurada del mismo par, y  $n$  es el número de pares donde la especie estuvo presente en al menos una de las parcelas del par. El índice  $IRP$  varía entre 1 (cuando la especie está presente sólo en parcelas pastoreadas) y -1 (cuando la especie está presente sólo en parcelas clausuradas). Los valores intermedios representan la magnitud del decremento o incremento de las especies en ambientes pastoreados, mientras que los valores cercanos a cero indican ausencia de respuesta o indiferencia a la herbivoría (Cingolani *et al.* 2005). El índice de respuesta al pastoreo  $IRP$  fue calculado únicamente para especies que aparecieron en al menos tres pares de parcelas ( $n \geq 3$ ) con el fin de descartar las especies raras.

Paralelamente se evaluó la consistencia de las especies en su respuesta al pastoreo, es decir si son consistentes en mostrar aumentos o decrementos de cobertura. Para ello se evaluaron las diferencias en la cobertura de cada especie entre los pares de parcelas adyacentes (pastoreada y clausurada) a través del test de muestras pareadas de *Student*. Dado que los datos de cobertura se expresan como proporciones y por tanto toman valores acotados entre 0 y 1, éstos fueron transformados a arcoseno de la raíz para cumplir con el supuesto de normalidad requerido en el test antes mencionado (Zar 1996). En los casos que la transformación de los datos falló en la normalización de los mismos, se utilizó el test de muestras pareadas de *Wilcoxon*.

#### *Análisis de los atributos de las gramíneas*

Como primera aproximación, se estudió la representación de las gramíneas nativas en los distintos grupos taxonómicos de la familia Poaceae. También se estudió la distribución de la riqueza de gramíneas en los principales hábitats del territorio (pastizales, bosques, hábitats hidrófilos y otros). Posteriormente, se buscó establecer los principales patrones de asociación entre distintos atributos de las gramíneas y el hábitat que ocupan sin considerar las relaciones filogenéticas de las especies (análisis con las “puntas del iceberg” o las puntas del árbol filogenético – “TIPs”). Para ello se utilizaron Análisis de varianza (ANOVAs). Los datos de los atributos fueron transformados para cumplir con los supuestos requeridos por el análisis. En igual sentido, para las gramíneas de pastizales, se buscaron los patrones de asociación entre la respuesta de las especies al pastoreo (*IRP*) y los distintos atributos. Para los atributos de variación continua se realizaron análisis de correlación, mientras que para los atributos discretos se utilizaron *Test de t*.

El análisis de atributos que incorporó la información filogenética de las especies se realizó a través del método de contrastes filogenéticamente independientes (PICs) según Pagel (1992). Este método constituye una generalización del método desarrollado por Felsenstein (1985) ya que puede aplicarse a filogenias que no están completamente resueltas (permite politomías). El mismo se basa en que la diferencia entre un par de especies que comparten un ancestro común inmediato, captura los cambios evolutivos que han tomado lugar desde su divergencia y constituye un evento

de evolución independiente (contraste). La evolución de un carácter fenotípico a lo largo de una rama puede ser modelado por un proceso de movimiento Browniano, el cual es un proceso aleatorio en el que el cambio evolutivo que ocurre en los atributos fenotípicos durante cualquier intervalo de tiempo se encuentra normalmente distribuido, tiene media cero y varianza proporcional al tiempo transcurrido (longitud de las ramas). Por lo tanto, los contrastes (diferencias entre pares de especies) que involucran largos períodos de tiempo probablemente tendrán un valor absoluto mayor que los contrastes de especies hermanas más recientes. Por esta razón los contrastes se calculan como diferencias estandarizadas (por la raíz cuadrada de la varianza esperada) de la variable (o atributo) entre pares de especies (actuales y/o ancestrales) de la filogenia (Garland *et al.* 1992; Pagel 1992). Para un árbol filogenético totalmente resuelto de  $N$  especies, el número de contrastes posibles será  $N-1$ , mientras que los árboles filogenéticos que presentan politomías producirán menor número de contrastes (Pagel 1992). Estos contrastes permiten evaluar la relación entre pares de variables a través de test estadísticos convencionales. Para dos variables continuas (por ej.: relación entre la longitud de la caña de las especies y el índice de respuesta al pastoreo *IRP*) un análisis de regresión a través del origen (Harvey & Pagel 1991; Garland *et al.* 1992) entre las diferencias de la variable  $X$  (contrastos en  $X$ ) y las diferencias de la variable  $Y$  (contrastos en  $Y$ ) permite evaluar si las mismas se encuentran correlacionadas; si la pendiente es significativamente diferente de cero los cambios en los atributos se encuentran correlacionados evolutivamente (Figura 6).

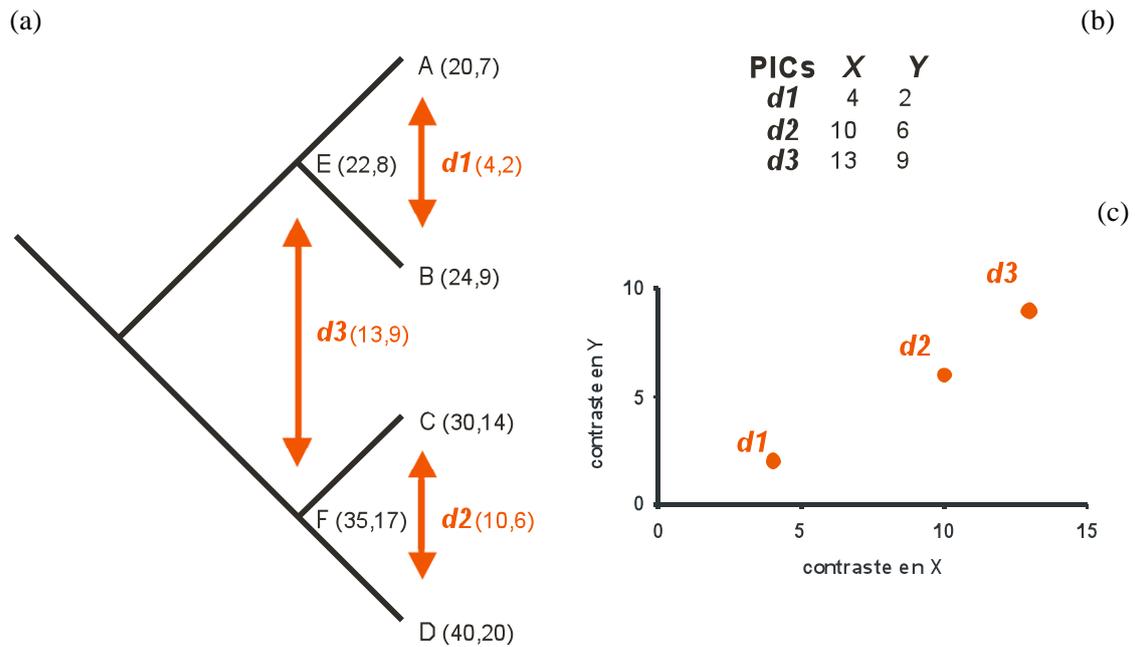


Figura 6. Ilustración simplificada del método de contrastes filogenéticamente independientes (PICs) de Pagel (1992) para el análisis de atributos continuos. En (a) se muestra una hipótesis filogenética para la especies A, B, C y D con el valor de sus atributos X e Y entre paréntesis. Los atributos X e Y en los nodos E y F son calculados como el valor promedio de los nodos descendientes (AB y CD). Las diferencias generadas en la divergencia de cada par de especies hermanas (AB, CD y EF), contrastes  $d1$ ,  $d2$  y  $d3$  (PICs), son independientes entre si. En (b) se muestra la matriz con los valores de los contrastes X e Y, los cuales se calculan como las diferencias en los valores de los atributos X e Y entre los pares de especies AB, CD y EF respectivamente. En (c) se grafica la relación entre los cambios del atributo X (contrastos en X) y los cambios en el atributo Y (contrastos en Y) a través de la filogenia. En esta ilustración la longitud de las ramas es ignorada con el fin de simplificar el análisis.

Si bien este método fue desarrollado para analizar la relación entre pares de variables continuas, permite la inclusión de una variable discreta dicotómica (Purvis & Rambaut 1995). En este caso, la variable discreta es asumida como independiente y la variable continua como dependiente. Los contrastes tienen que incluir una o más especies de cada una de las dos categorías de la variable discreta (por ej.: hábitat abierto y sombreado, metabolismo fotosintético  $C_3$  y  $C_4$ , etc.) (Figura 7). Bajo la hipótesis nula que la evolución de la variable continua (dependiente) no se encuentra asociada de ninguna manera a la variable categórica (independiente), la variable continua deberá producir igual cantidad de contrastes positivos que negativos, y la media de los mismos deberá ser igual a cero. Por lo tanto la relación entre un atributo de variación continua y una variable discreta dicotómica puede ser evaluada a través de un *Test de t* de una sola muestra sobre la media de los contrastes de la variable

continua; una media significativamente diferente de cero indica asociación entre variables.

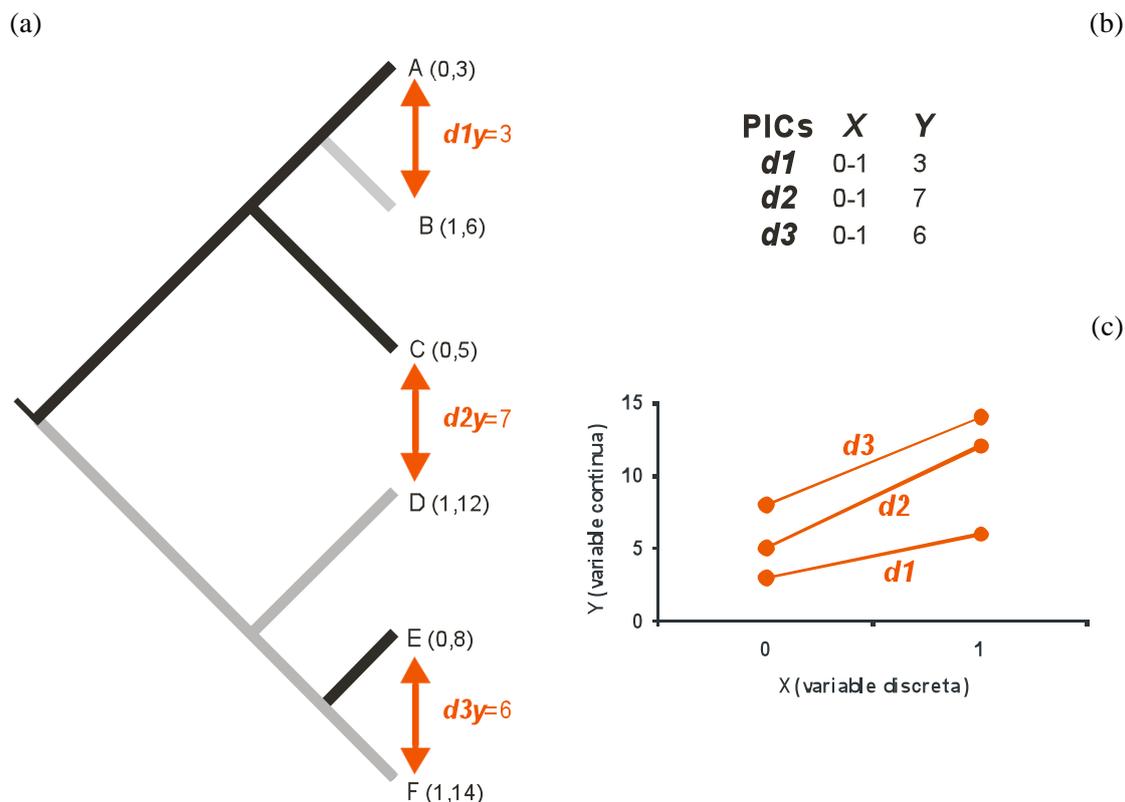


Figura 7. Ilustración simplificada del método de contrastes filogenéticamente independientes (PICs) de Pagel (1992) con la inclusión de una variable discreta dicotómica. En (a) se muestra una hipótesis filogenética para la especies A, B, C, D, E y F con el valor de sus atributos X e Y entre paréntesis siendo X una variable discreta con dos estados posibles e Y la variable continua. En este caso, la variable X es considerada la variable independiente y la variable Y dependiente. Los contrastes filogenéticamente independientes (PICs) están formados por pares de especies que difieren en sus estados para la variable X (cada contraste debe incorporar los 2 estados posibles de la variable discreta dicotómica). Las diferencias generadas en los contrastes *d1*, *d2* y *d3* (PICs), son independientes entre si. En (b) se muestra la matriz con los valores de los contrastes Y, calculados como las diferencias en los valores de Y entre los pares de especies AB, CD y EF que integran los contrastes *d1*, *d2* y *d3* respectivamente. En (c) se grafica el cambio de la variable Y cuando la variable X cambia de estado. La longitud de las ramas es ignorada de forma de simplificar el análisis.

El método descrito arriba fue utilizado para evaluar la relación entre los atributos morfológicos (longitud de la caña, largo, ancho y relación largo/ancho de la lámina de las hojas, y longitud del cariopse) y el hábitat (pastizal vs bosque; y pastizal vs hábitat hidrófilo). Para las gramíneas de pastizales, se evaluó la relación del índice de respuesta al pastoreo *IRP* con los distintos atributos: longitud de la caña, largo, ancho y relación largo/ancho de la lámina de las hojas, longitud del cariopse, metabolismo fotosintético ( $C_3 / C_4$ ), período de crecimiento (estival / invernal), ciclo de vida (anual o bianual / perenne), y presencia de cleistogamia. Dado que existe la posibilidad de que los

atributos morfológicos presenten respuestas alineadas, las relaciones entre sí también fueron evaluadas. Con el fin de detectar posibles efectos del metabolismo fotosintético en la evolución de los atributos morfológicos se evaluó la relación entre la longitud de la caña, largo, ancho y relación largo/ancho de la lámina de las hojas, y la longitud del cariopse con la vía fotosintética utilizada C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>. Los contrastes filogenéticamente independientes fueron generados usando el software CAIC (Comparative Analysis by Independent Contrast) desarrollado por Purvis & Rambaut (1995), y se asumió igual longitud en todas las ramas de la filogenia. De forma similar a otros tipos de análisis, previamente al análisis de los contrastes estandarizados (datos) debe corroborarse que efectivamente las correlaciones filogenéticas fueron totalmente removidas. De acuerdo a las predicciones del modelo, se espera que el valor absoluto del contraste estandarizado sea independiente del valor estimado para el atributo en el nodo donde se produjo el contraste. Por lo tanto, en los casos donde se detectó una correlación significativa entre dichas variables (valor absoluto del contraste y el valor estimado a nivel del nodo), se recalcularon los contrastes con los valores de los atributos transformados a logaritmo (Purvis & Rambaut 1995; Freckleton 2000).

### *Relaciones filogenéticas*

Las relaciones filogenéticas de las especies fueron tomadas de trabajos publicados y en su defecto, de información taxonómica. La hipótesis filogenética más completa para las subfamilias de las gramíneas es la propuesta por el Grass Phylogeny Working Group (GPWG 2001), que combina 8 conjuntos de datos moleculares y morfológicos. De acuerdo al GPWG (2001), la familia Poaceae está compuesta por 12 subfamilias. Usando este árbol como base de la filogenia de las subfamilias, se incorporaron relaciones filogenéticas publicadas para las subfamilias y tribus: Zhang (2000) (subfamilia Bambusoideae), Ge *et al.* (2002) y Guo & Ge (2005) (subfamilia Ehrharthoideae), Cialdella *et al.* (2007) (tribu Stipeae), Quintanar *et al.* (2007) y Soreng *et al.* (2007) (tribu Poeae), Petersen & Soberg (2003) (tribu Triticeae), Hilu & Alice (2001) (subfamilia Chloridoideae), Duvall *et al.* (2001), Giussiani *et al.* (2001), Aliscioni *et al.* (2003), Kellogg *et al.* (2004), Bess *et al.* (2005) (subfamilia Panicoideae) y Mathews *et al.* (2002) (tribu Andropogoneae). Cuando no se contó con información filogenética, se apeló a información taxonómica. La taxonomía es subóptima comparada con la información filogenética, pero es mejor que asumir que todos los taxa de un grupo

están igualmente relacionados (Tullberg & Hunter 1996; Silvertown & Dodd 1997). La taxonomía usada fue la propuesta por GPWG (2001) y se asumieron a los géneros como grupos monofiléticos excepto en aquellos casos donde se contó con la información precisa.

## Resultados

### *La familia Poaceae en Uruguay*

La flora de gramíneas nativas de Uruguay cuenta con 340 especies de las aproximadamente 10.000 existentes en la familia Poaceae (Clayton *et al.* 2002), y abarca a 9 de las 12 subfamilias propuestas en la taxonomía del Grass Phylogeny Working Group (2001). Desde el punto de vista de las relaciones filogenéticas, los grupos mayormente representados corresponden a la subfamilia Pooideae y al clado PACCAD (Panicoideae, Arundinoideae, Chloridoideae, Centothecoideae, Aristidoideae, Danthonioideae), ambos grupos ampliamente diversificados en hábitat abiertos (Kellogg 2001) (Figura 8).

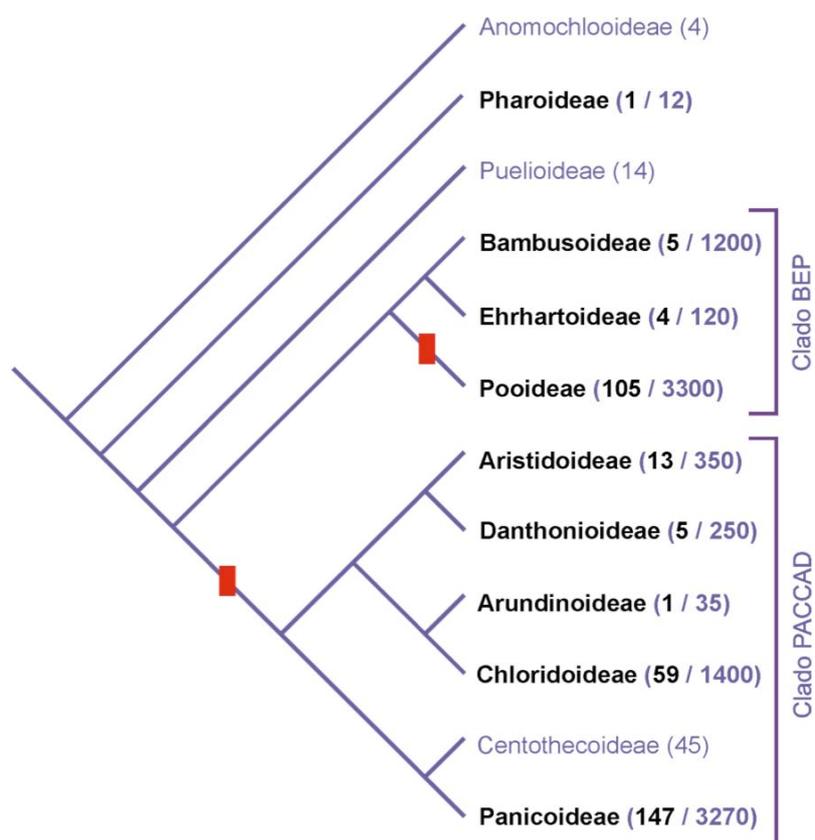


Figura 8. Relaciones filogenéticas de la familia Poaceae según el GPWG (2001). Las subfamilias marcadas en negrita son aquellas que se encuentran representadas en la flora uruguaya. Entre paréntesis se indica el número de especies nativas en relación al total de cada subfamilia. Las barras que cruzan sobre las ramas indican la evolución hacia hábitats abiertos.

La distribución de especies nativas entre las diferentes subfamilias se aparta de la distribución observada a nivel mundial ( $\chi^2 = 48,27$ ;  $gl = 8$ ;  $p < 0,001$ ). Particularmente, las dos subfamilias que se desvían significativamente de las proporciones esperadas son la Bambusoideae con menos especies ( $\chi^2 = 36,07$ ;  $gl = 1$   $p < 0,001$ ) y la Panicoideae con más especies ( $\chi^2 = 16,41$ ;  $gl = 1$ ;  $p < 0,001$ ). Al considerar el metabolismo fotosintético, se observa que las subfamilias que se encuentran por debajo de los valores esperados (Bambusoideae, Ehrhartoideae, Pooideae, Danthonioideae y Arundinoideae) están compuestas exclusivamente por gramíneas C<sub>3</sub>, mientras que las subfamilias que presentan mayores números de especies a los esperados (Aristidoideae, Chloridoideae y Panicoideae) incluyen predominantemente gramíneas C<sub>4</sub> (Figura 9).

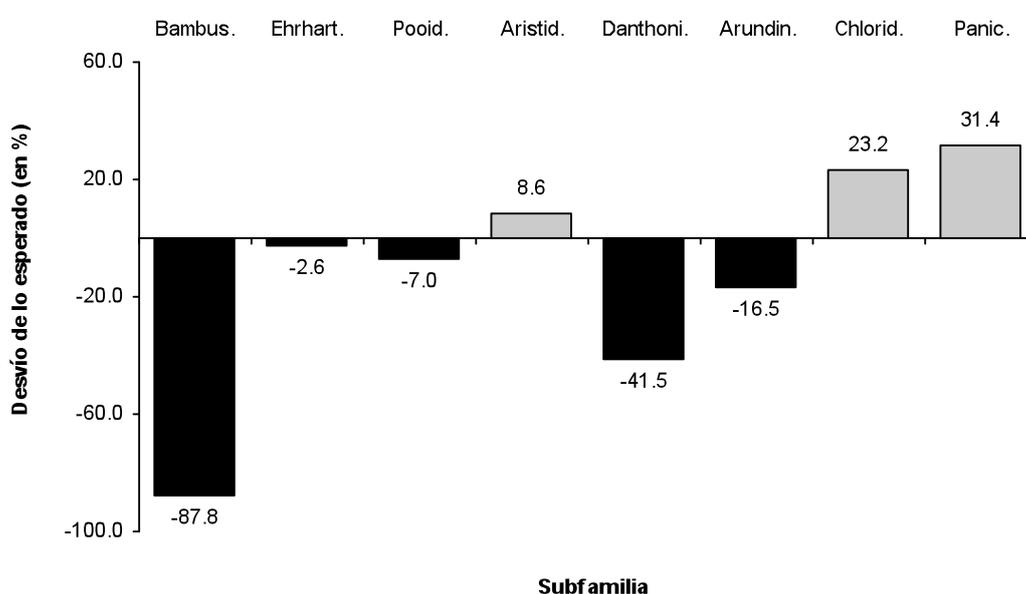


Figura 9. Desvío de la distribución esperada del número de especies nativas en las subfamilias Bambusoideae, Ehrhartoideae, Pooideae, Aristidoideae, Danthonioideae, Arundinoideae, Chloridoideae y Panicoideae respecto a la distribución observada por subfamilia a nivel mundial. Las barras en negro señalan las subfamilias de gramíneas C<sub>3</sub> y las barras en gris claro a las subfamilias de gramíneas predominantemente C<sub>4</sub>.

Las gramíneas nativas se encuentran en prácticamente todos los hábitats naturales del territorio. Sin embargo, la mayor riqueza de especies nativas de la familia se observa en pastizales, donde están representadas 14 de las 18 tribus presentes en Uruguay (Tabla 1).

Tabla 1. Riqueza de especies nativas totales y de pastizales de la familia Poaceae según la taxonomía propuesta por el GPWG (2001).

<b>Subfamilia</b>	<b>Tribu</b>	<b># especies totales</b>	<b># especies pastizal</b>
Aristidoideae	Aristideae	13	12
Arundinoideae	Arundineae	1	0
Bambusoideae	Bambuseae	4	0
	Olyreae	1	0
Chloridoideae	Cynodonteae	25	17
	Eragrostideae	32	26
	Pappophoreae	2	2
Danthonioideae	Danthonieae	5	5
Ehrhartoideae	Oryzeae	4	1
Panicoideae	Andropogoneae	34	29
	Arundinelleae	1	1
	Paniceae	112	67
Pharoideae	Phareae	1	0
Pooideae	Bromeae	3	2
	Meliceae	10	8
	Poeae	41	39
	Stipeae	47	40
	Triticeae	4	4
<b>Total</b>		<b>340</b>	<b>253</b>

Los pastizales naturales concentran el 74% de las gramíneas, mientras que el resto se distribuyen entre bosques, hábitats hidrófilos u otros hábitats (por ej.: arenas marítimos, sitios perturbados, etc.) (Figura 10).

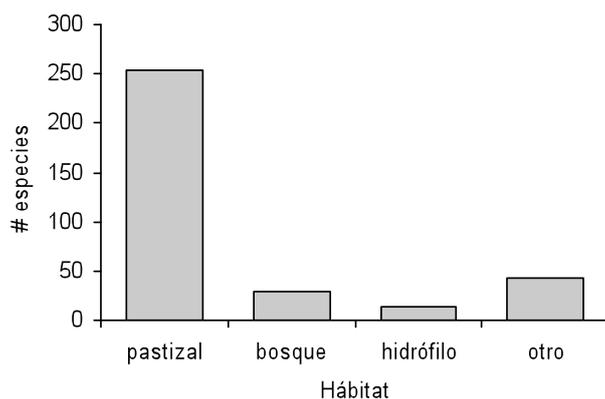


Figura 10. Distribución de gramíneas nativas en hábitats naturales.

### Los atributos de las gramíneas en los diferentes hábitats

En cuanto a los atributos de las gramíneas uruguayas, el 91 % de las especies son perennes, predominan las especies con metabolismo fotosintético  $C_4$  y con período de crecimiento estival. Sin embargo, al discriminar por hábitats, la relación entre especies  $C_3$  y  $C_4$  se invierte para bosques y hábitats hidrófilos, donde se observa mayor proporción de especies  $C_3$  a la vez que se mantiene el predominio de estivales sobre las invernales (Figura 11).

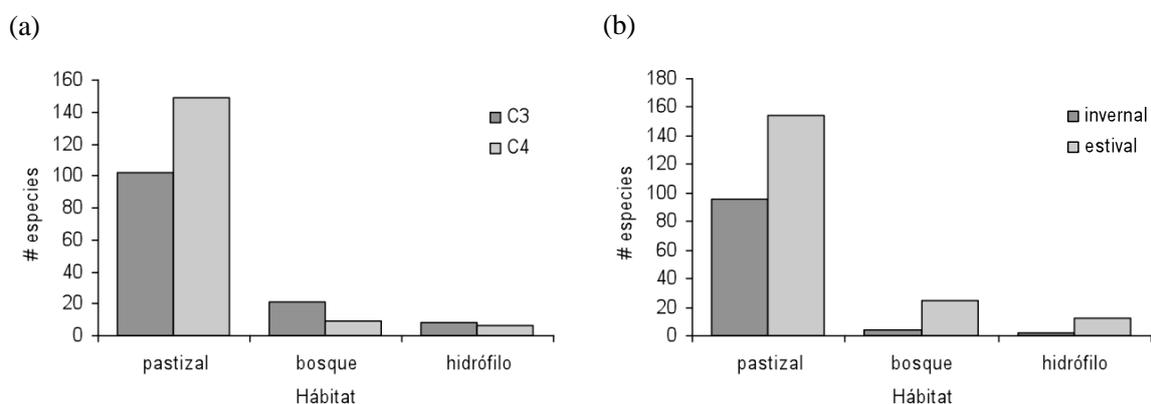


Figura 11. (a) Vía fotosintética  $C_3$  y  $C_4$ , y (b) período de crecimiento invernal y estival, de las gramíneas nativas de los principales hábitats naturales uruguayos.

Dado que la representación de especies  $C_3$  y  $C_4$  difiere entre hábitats, se realizaron Análisis de varianza de dos vías para evaluar la variación de los atributos morfológicos de las gramíneas con el hábitat y con el metabolismo fotosintético, así como la posible interacción entre dichos factores. La longitud de la caña, el ancho de la lámina y la forma de las hojas varió entre las especies que crecen en los distintos hábitats. Las gramíneas de pastizales presentan cañas más cortas, y láminas más angostas y filiformes (relación largo/ancho mayor) que las especies de los hábitats sombreados (bosque) o acuáticos (hidrófilo) (Tabla 2; Figura 12 a, c y d).

Tabla 2. Resultados de Análisis de varianza de dos vías con los factores hábitat (pastizal, bosque, hidrófilo) y metabolismo fotosintético (C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>) sobre atributos morfológicos de las gramíneas nativas.

<b>Atributo</b>	<b>Factor</b>	<b>gl</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
longitud de caña (cm)	Hábitat	2	3,250	<b>0,04</b>
	Metabolismo	1	2,719	0,10
	Hábitat x Metabolismo	2	2,547	0,08
	Error	284		
longitud de lámina (cm)	Hábitat	2	1,858	0,16
	Metabolismo	1	0,126	0,72
	Hábitat x Metabolismo	2	2,207	0,11
	Error	285		
ancho de lámina (mm)	Hábitat	2	42,786	<b>&lt;0,01</b>
	Metabolismo	1	0,608	0,44
	Hábitat x Metabolismo	2	1,603	0,20
	Error	289		
long./ancho de lámina	Hábitat	2	34,175	<b>&lt;0,01</b>
	Metabolismo	1	0,201	0,65
	Hábitat x Metabolismo	2	3,698	<b>0,03</b>
	Error	285		
longitud de cariopse (mm)	Hábitat	2	2,425	0,09
	Metabolismo	1	4,638	<b>0,03</b>
	Hábitat x Metabolismo	2	0,293	0,75
	Error	145		

A su vez, se encontró interacción significativa entre los factores para la relación long./ancho de la lámina. Mientras que en bosques y hábitats hidrófilos las láminas son igualmente ovaladas en gramíneas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>, en los pastizales las láminas de las C<sub>3</sub> son más filiformes que las C<sub>4</sub> (Tabla 2; Figura 12 d). En relación al tamaño de las semillas, no se encontraron diferencias significativas en la longitud del cariopse asociadas a los diferentes hábitats, aunque sí hubo diferencias asociadas al metabolismo fotosintético, donde los cariopses de las C<sub>3</sub> fueron de mayor tamaño que los cariopses de las C<sub>4</sub>. Estas diferencias son particularmente evidentes en pastizales (Tabla 2; Figura 12 e).

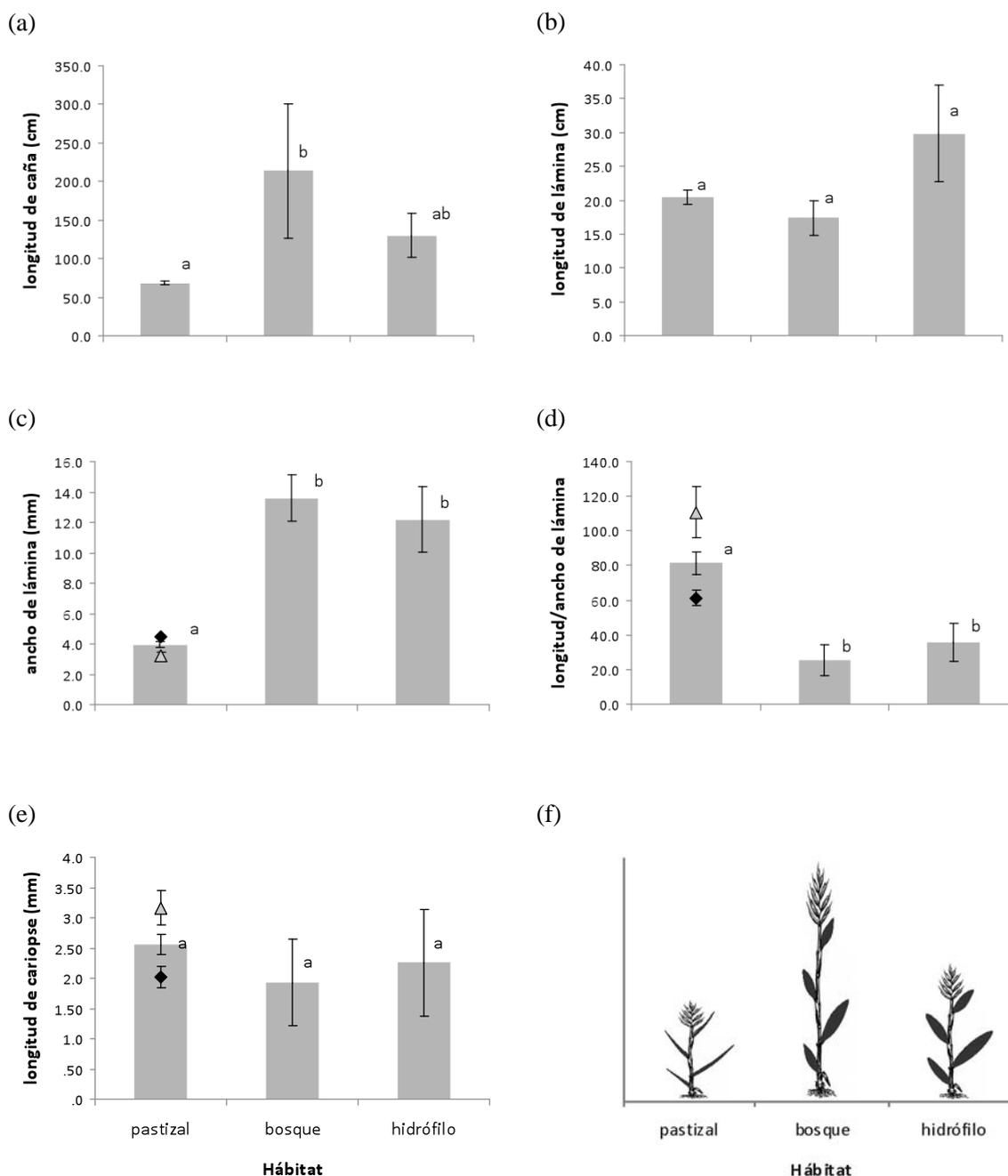


Figura 12. Atributos de las gramíneas nativas en los principales hábitats naturales uruguayos: (a) longitud de la caña (media  $\pm$  EE); (b) longitud de la lámina (media  $\pm$  EE); (c) ancho de la lámina (media  $\pm$  EE); (d) relación long./ancho de la lámina (media  $\pm$  EE); (e) longitud del cariopse (media  $\pm$  EE); y (f) síntesis esquemática de los atributos analizados. Las letras sobre las barras indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ) en la comparación entre hábitats. La comparación entre gramíneas  $C_3$  (triángulos blancos) y  $C_4$  (rombos negros) dentro de un mismo hábitat se muestra únicamente cuando las diferencias fueron significativas ( $p \leq 0,05$ ). Todas las comparaciones múltiples se realizaron utilizando el test de Tukey.

Por otra parte, la cleistogamia está reportada para 33 especies, en su mayoría de pastizales (30 *spp.*), pero también hay 2 especies de bosques y 1 especie de sitios perturbados (“ruderal” según Rosengurt *et al.* 1970).

[Nota: La lista completa de especies nativas de la familia Poaceae con los atributos de las mismas se presentan en el anexo].

### *Las gramíneas en los pastizales uruguayos*

Como se mencionó anteriormente, la gran mayoría de las gramíneas nativas están descritas para pastizales naturales (253 spp.), donde el porcentaje de especies perennes es mayor al 93%, predominan las especies que utilizan la vía fotosintética C<sub>4</sub> frente a las C<sub>3</sub>, así como predominan las estivales sobre las invernales (relación 3:2 en ambos casos). Por otra parte, en los datos de vegetación obtenidos para 17 pares de parcelas ubicadas en diferentes pastizales naturales uruguayos (provenientes de registros de la Sección Ecología Terrestre y de Formoso 1987), aparecen registradas 82 gramíneas nativas (aproximadamente el 30 % del total de gramíneas descritas para los pastizales uruguayos). De estas 82 especies sólo la mitad aparecieron en 3 o más pares de parcelas (número mínimo de pares requerido para calcular el índice de respuesta al pastoreo *IRP* de una especie, y así eliminar las especies raras). Por lo tanto, el índice de respuesta al pastoreo *IRP* fue calculado para un total de 41 especies (Tabla 3). Dado que el número de pares en donde aparece una especie dada es heterogéneo (entre  $n=3$  y  $n=17$ ), se exploró la posible relación entre el *IRP* y el valor de  $n$ . Se encontró que el valor del *IRP* es independiente del número pares de parcelas donde aparece cada una de las especies (Figura 13).

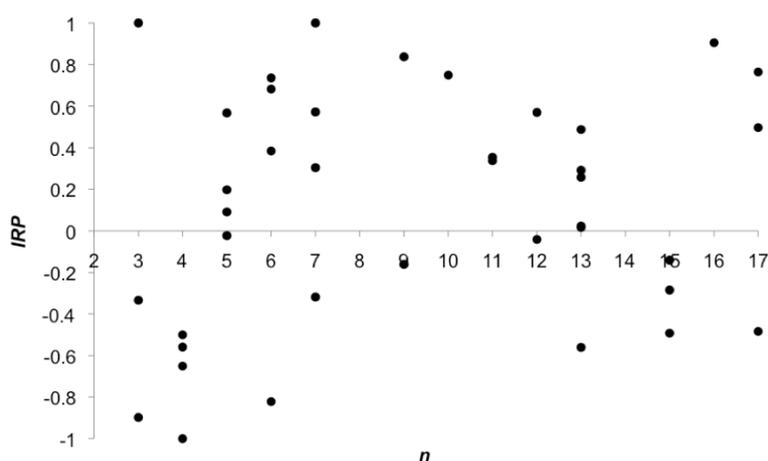


Figura 13. Índice de respuesta al pastoreo *IRP* y número de pares ( $n$ ) donde aparecen las especies, donde  $n \geq 3$ .

En el subconjunto de 41 especies antes mencionado, se encuentran representadas todas las subfamilias de gramíneas presentes en pastizales uruguayos, a la vez que se mantiene la proporción de  $C_3$  y  $C_4$ . Si bien los atributos morfológicos de este subconjunto de especies no mostraron diferencias significativas entre  $C_3$  y  $C_4$ , se mantiene la tendencia encontrada anteriormente para el total de gramíneas de pastizal. Las gramíneas  $C_3$  tienden a tener láminas más angostas y filiformes, y cariopses más grandes que las  $C_4$ . En cuanto a la consistencia de las especies en su respuesta al pastoreo, sólo 17 mostraron un aumento o disminución significativo de la cobertura en tal condición: 11 fueron crecientes y 6 decrecientes (Tabla 3).

Tabla 3. Índice de respuesta al pastoreo *IRP* de 41 especies de gramíneas nativas registradas en al menos 3 de los 17 pares de parcelas (bajo pastoreo y clausura) relevados en pastizales naturales uruguayos. También se presenta la subfamilia, el metabolismo fotosintético, y el número de sitios (pares) donde la especie fue registrada.

Especie	Subfamilia	Vía fotosint.	<i>IRP</i>	n	
<i>Bromus auleticus</i>	Pooideae	C <sub>3</sub>	-1.000	4	*
<i>Piptochaetium bicolor</i>	Pooideae	C <sub>3</sub>	-0.897	3	
<i>Calamagrostis viridiflavescens</i>	Pooideae	C <sub>3</sub>	-0.822	6	*
<i>Gymnopogon grandiflorus</i>	Chloridoideae	C <sub>4</sub>	-0.651	4	
<i>Piptochaetium stipoides</i>	Pooideae	C <sub>3</sub>	-0.561	13	*
<i>Nassella megapotamia</i>	Pooideae	C <sub>3</sub>	-0.559	4	
<i>Paspalum quadrifarium</i>	Panicoideae	C <sub>4</sub>	-0.500	4	
<i>Paspalum plicatulum</i>	Panicoideae	C <sub>4</sub>	-0.492	15	*
<i>Coelorachis selloana</i>	Panicoideae	C <sub>4</sub>	-0.483	17	*
<i>Axonopus suffultus</i>	Panicoideae	C <sub>4</sub>	-0.333	3	
<i>Microbriza poimorpha</i>	Pooideae	C <sub>3</sub>	-0.333	3	
<i>Melica brasiliana</i>	Pooideae	C <sub>3</sub>	-0.318	7	*
<i>Chascolytrum subaristatum</i>	Pooideae	C <sub>3</sub>	-0.285	15	
<i>Jarava plumosa</i>	Pooideae	C <sub>3</sub>	-0.161	9	
<i>Nassella neesiana</i>	Pooideae	C <sub>3</sub>	-0.141	15	
<i>Schizachyrium condensatum</i>	Panicoideae	C <sub>4</sub>	-0.041	12	
<i>Nassella charruana</i>	Pooideae	C <sub>3</sub>	-0.023	5	
<i>Setaria parviflora</i>	Panicoideae	C <sub>4</sub>	0.017	13	
<i>Andropogon ternatus</i>	Panicoideae	C <sub>4</sub>	0.022	13	
<i>Panicum sabulorum</i>	Panicoideae	C <sub>4</sub>	0.091	5	
<i>Stenotaphrum secundatum</i>	Panicoideae	C <sub>4</sub>	0.197	5	
<i>Paspalum dilatatum</i>	Panicoideae	C <sub>4</sub>	0.258	13	
<i>Steinchisma hians</i>	Panicoideae	C <sub>3</sub> /C <sub>4</sub>	0.291	13	
<i>Aristida murina</i>	Aristidoideae	C <sub>4</sub>	0.304	7	
<i>Eragrostis lugens</i>	Chloridoideae	C <sub>4</sub>	0.337	11	
<i>Danthonia cirrata</i>	Danthonioideae	C <sub>3</sub>	0.354	11	
<i>Leptocoryphium lanatum</i>	Panicoideae	C <sub>4</sub>	0.384	6	
<i>Piptochaetium montevidense</i>	Pooideae	C <sub>3</sub>	0.487	13	*
<i>Bothriochloa laguroides</i>	Panicoideae	C <sub>4</sub>	0.497	17	*
<i>Trachypogon spicatus</i>	Panicoideae	C <sub>4</sub>	0.567	5	
<i>Sporobolus platensis</i>	Chloridoideae	C <sub>4</sub>	0.570	12	*
<i>Setaria vaginata</i>	Panicoideae	C <sub>4</sub>	0.572	7	
<i>Aristida venustula</i>	Aristidoideae	C <sub>4</sub>	0.683	6	
<i>Schizachyrium spicatum</i>	Panicoideae	C <sub>4</sub>	0.735	6	*
<i>Sporobolus indicus</i>	Chloridoideae	C <sub>4</sub>	0.749	10	*
<i>Axonopus fissifolius</i>	Panicoideae	C <sub>4</sub>	0.764	17	*
<i>Vulpia australis</i>	Pooideae	C <sub>3</sub>	0.838	9	*
<i>Paspalum notatum</i>	Panicoideae	C <sub>4</sub>	0.905	16	*
<i>Eragrostis neesii</i>	Chloridoideae	C <sub>4</sub>	1.000	7	*
<i>Eustachys bahiensis</i>	Chloridoideae	C <sub>4</sub>	1.000	3	*
<i>Microchloa indica</i>	Chloridoideae	C <sub>4</sub>	1.000	3	*

\* son especies cuya respuesta al pastoreo es significativamente consistente

decreciente en pastoreo

creciente en pastoreo

El índice de respuesta al pastoreo *IRP* mostró patrones de asociación con algunos atributos morfológicos de las gramíneas. Los valores de *IRP* se correlacionaron negativamente con la longitud de la caña ( $r = -0,345$ ;  $gl = 39$ ;  $p = 0,027$ ) y con el largo de la lámina de las hojas ( $r = -0,406$ ;  $gl = 39$ ;  $p = 0,008$ ) (Figura 14). Las gramíneas con cañas más altas y láminas más largas tienden a disminuir su cobertura bajo condiciones de pastoreo.

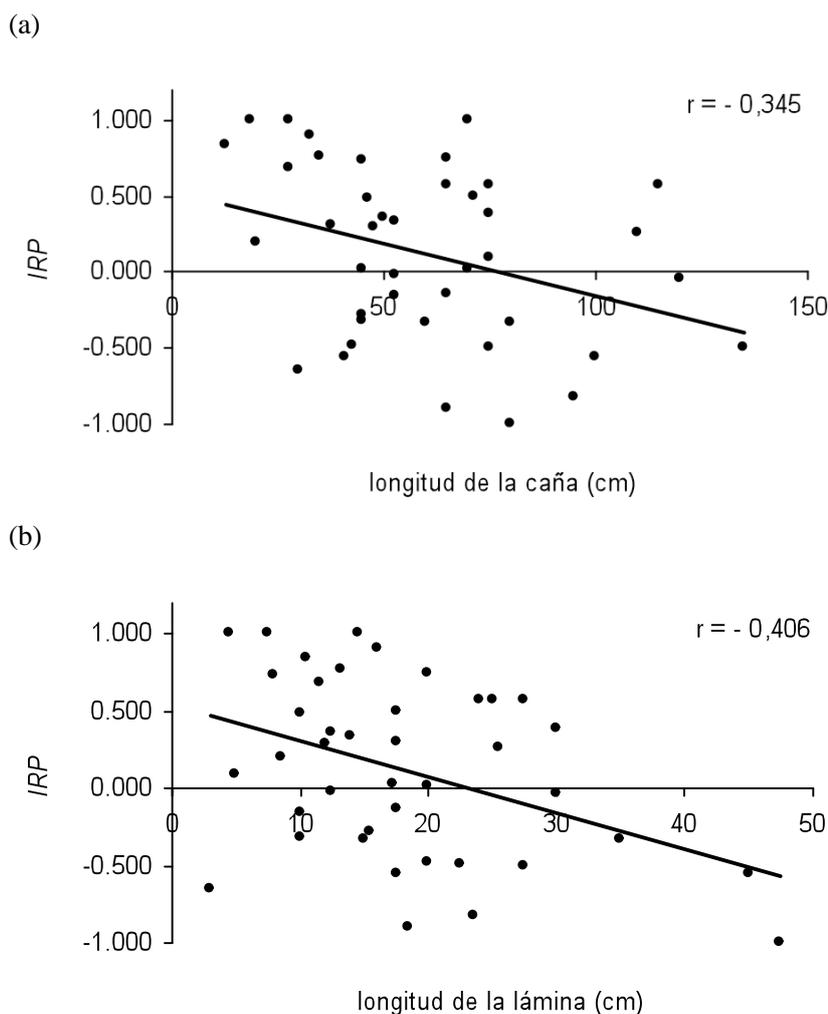


Figura 14. Relación del índice de respuesta al pastoreo *IRP* con (a) la longitud de la caña, y (b) la longitud de la lámina de las hojas en 41 especies de gramíneas nativas de pastizal.

El *IRP* también mostró asociación con la vía fotosintética, el período de crecimiento y el ciclo de vida de las especies. Las gramíneas  $C_3$  presentaron un valor medio de *IRP* negativo, mientras que para las gramíneas  $C_4$  el *IRP* medio fue positivo ( $t = -3,234$ ;  $gl = 38$ ;  $p = 0,003$ ) (Figura 15a). Un patrón muy similar fue encontrado para las gramíneas con período de crecimiento invernal vs. estival, el *IRP* de las especies

invernales fue negativo mientras que el *IRP* de las especies estivales fue positivo ( $t=3,334$ ;  $gl = 39$ ;  $p = 0,002$ ). En relación al ciclo de vida, las especies perennes tuvieron un menor valor de *IRP* que las especies anuales ( $t = 2,121$ ;  $gl = 39$ ;  $p = 0,04$ ) (Figura 15b).

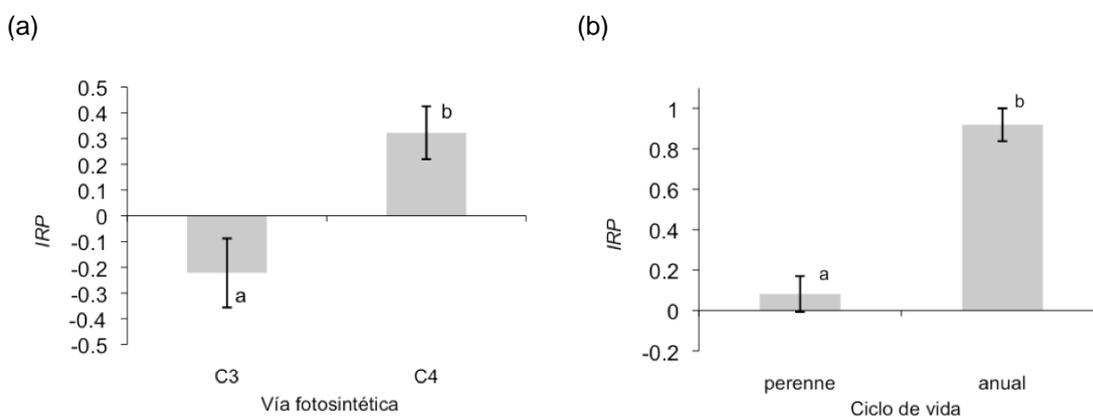


Figura 15. Índice de respuesta al pastoreo *IRP* de gramíneas nativas de pastizales en relación con: (a) vía fotosintética C<sub>3</sub> (n=15) y C<sub>4</sub> (n=25); y (b) ciclo de vida perenne (n=39) y anual (n=2). Las barras indican  $\pm$  error estándar y las letras indican diferencias significativas entre medias ( $p \leq 0,05$ ).

Por otra parte, la respuesta de las especies al pastoreo (*IRP*) no mostró ningún tipo de patrón de asociación con la presencia o ausencia de cleistogamia ( $t = 0,643$ ;  $gl = 39$ ;  $p = 0,52$ ).

#### *Análisis filogenéticamente controlado de los atributos de las gramíneas de pastizales*

El árbol filogenético utilizado para el análisis de atributos fue obtenido a través de la incorporación de filogenias publicadas de las distintas subfamilias y de información taxonómica, dentro de la hipótesis filogenética del GPWG (2001). En este árbol se integraron las 340 especies nativas de la familia Poaceae. No obstante, un alto grado de politomías permanecieron sin ser resueltas, particularmente al nivel de géneros dada la escasa información filogenética disponible dentro de este nivel taxonómico.

Consecuentemente, el número de contrastes filogenéticamente independientes (PICs) generados en el proceso de análisis en general fue bajo. La cantidad de contrastes depende del grado de resolución de la filogenia y de la matriz de especies x atributos. Un árbol filogenético completamente resuelto con  $N$  especies, produce  $N-1$  contrastes, pero un árbol filogenético donde todas las especies radian de un solo evento de especiación

producirá tan solo un contraste (Pagel 1992). Además, en los análisis donde se incluye una variable discreta dicotómica el número de contrastes puede ser limitado ya que cada contraste tiene que incluir una o más especies con cada uno de los dos estados posibles de la variable discreta (ver método). Por otra parte, si la matriz de especies x atributos presenta vacíos de información, las especies con datos incompletos son excluidas en el proceso de análisis. Por estos motivos, el número de contrastes generados difirió según el par de variables analizadas (Tablas 4 y 5).

### Efectos del hábitat

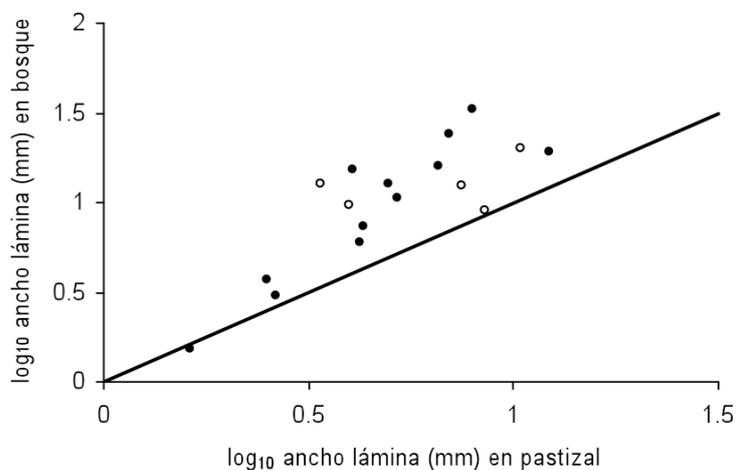
De acuerdo con la metodología planteada, los efectos del hábitat fueron evaluados a través de las diferencias generadas sobre los atributos morfológicos en los contrastes filogenéticamente independientes (PICs) formados por especies (actuales y/o ancestrales) de hábitats de pastizales y de bosques, y posteriormente formados por especies de pastizales y de hábitats hidrófilos. La matriz de especies x atributos utilizada para la generación de los contrastes hábitat pastizal – hábitat bosque incluyó a 283 especies (que crecen en uno u otro tipo de hábitat), mientras que para la generación de los contrastes hábitat pastizal – hábitat hidrófilo se utilizó una matriz con 267 especies (ídem anterior). Para cada comparación de atributos entre los pares de hábitat (pastizal – bosque, y pastizal – hábitat hidrófilo) el número de especies computadas así como el número de contrastes generados varió debido a la presencia de vacíos de información en la matriz (Tabla 4).

Tabla 4. Análisis de la relación entre atributos morfológicos y el hábitat de crecimiento de las especies a través del método de contrastes filogenéticos de Pagel (1992). Se indica el número de especies computadas en el proceso de análisis, el número de contrastes generados (PICs), la significancia de la relación entre el atributo y el hábitat, y la significancia de la misma relación en el análisis no controlado filogenéticamente (“TIPs”).

Atributo	hábitat pastizal – hábitat umbrófilo (bosque) (matriz de 283 spp.)				hábitat pastizal – hábitat hidrófilo (matriz de 267 spp.)			
	n° de spp. computadas	n° de PICs	<i>p</i>	TIPs	n° de spp. computadas	n° de PICs	<i>p</i>	TIPs
longitud de caña	278	18	n.s.	<0,005	263	11	n.s.	n.s.
longitud de lámina	280	18	n.s.	n.s.	263	10	n.s.	n.s.
ancho de lámina	283	18	<0,001	<0,001	267	11	n.s.	<0,001
long./ancho de lámina	280	18	<0,001	<0,001	263	10	n.s.	<0,001
longitud de cariopse	146	8	n.s.	n.s.	143	5	n.s.	n.s.

El análisis comparativo (filogenéticamente controlado) de los atributos morfológicos de las gramíneas asociados a los diferentes hábitats mostró que la lámina de las especies en pastizales son más angostas ( $t = -5,912$ ;  $gl = 17$ ;  $p < 0,001$ ) y filiformes ( $t = 4,162$ ;  $gl = 17$ ;  $p < 0,001$ ) que en hábitats umbrófilos (bosques) (Figura 16; Tabla 4). Para la longitud de la caña, no se encontraron efectos del hábitat sobre la evolución de este atributo pese a las diferencias encontradas entre las especies de pastizales y de bosques en el análisis no controlado filogenéticamente (Figura 12 a). Sin embargo, la estimación del *poder* estadístico del análisis de PICs realizado *a posteriori*, reveló una baja probabilidad de detectar diferencias en la altura de la caña entre pastizal y bosque (*poder* = 0,16).

(a)



(b)

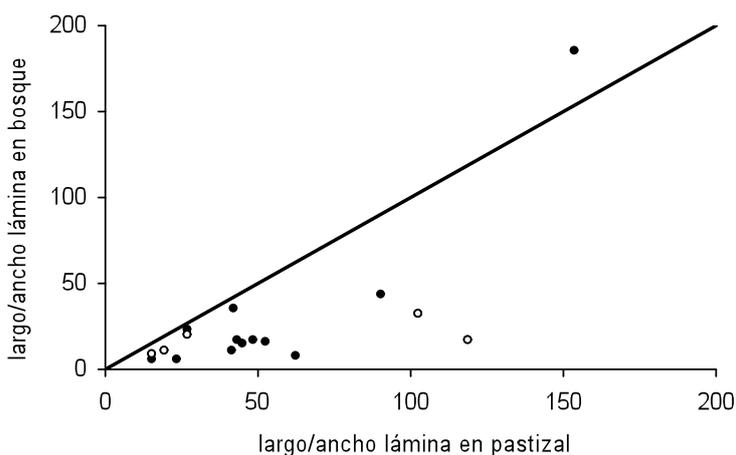


Figura 16. Cambios en (a) el  $\log_{10}$  ancho de lámina, y (b) en la relación largo/ancho de lámina, para 18 pares (contrastes) de especies hermanas de gramíneas (actuales y/o ancestrales) que divergieron una hacia hábitat de pastizal y otra hacia bosque (hábitat umbrófilo). La recta corresponde a la relación 1:1 donde no hay cambio en el atributo de las especies comparadas. Los puntos blancos representan contrastes que incluyen especies que difieren en el metabolismo fotosintético.

Por otra parte, el análisis de las divergencias entre pastizales y hábitats hidrófilos no mostró efectos significativos sobre la evolución de los atributos morfológicos estudiados. El patrón encontrado en la comparación no controlada filogenéticamente de las especies que crecen en pastizales y las que crecen en hábitats hidrófilos para el ancho y la relación largo/ancho de la lámina de las hojas no fue evidenciado en el análisis de contrastes (Figura 12 c y d; Tabla 4). Sin embargo, las estimaciones del *poder* estadístico sobre los análisis de PICs indican que la probabilidad de detectar diferencias en el ancho y en la forma de la lámina a partir de los contrastes pastizal – hábitat hidrófilo, es de 0,31 y 0,24 respectivamente.

### Efectos de la herbivoría

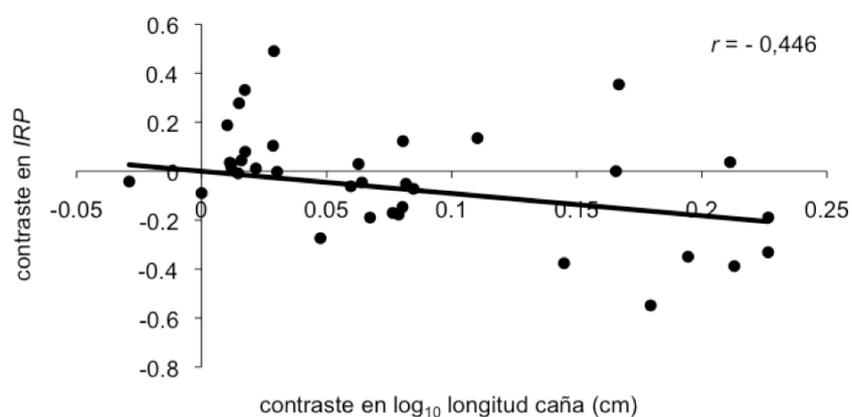
En este caso, el efecto de la herbivoría sobre la evolución de los atributos de las especies fue evaluado a través del análisis de los contrastes filogenéticamente independientes (PICs) generados para el *IRP* y cada uno de los atributos. Debido a la escasa disponibilidad de información necesaria para el cálculo del *IRP*, la matriz de especies x atributos utilizada para la generación de los contrastes contó con 41 especies. Por consiguiente, el número de contrastes generados para todos los pares de variables analizadas (*IRP* – atributo) en general fue bajo, particularmente cuando se analizaron los atributos de variación discreta (Tabla 5).

Tabla 5. Análisis de la relación entre el índice de respuesta al pastoreo *IRP* y diferentes atributos de las especies a través del método de contrastes filogenéticos de Pagel (1992). Se indica el número de especies computadas en el proceso de análisis, el número de contrastes generados (PICs), la significancia de la relación entre el *IRP* y el atributo dado, y la significancia de la misma relación en el análisis no controlado filogenéticamente (“TIPs”). Para algunas variables discretas, el número de contrastes generados en el proceso de análisis fue insuficiente para evaluar su relación con el *IRP*.

Relación <i>IRP</i> – atributo	nº de <i>spp.</i> computadas	nº de PICs	<i>p</i>	TIPs
– longitud de caña	41	35	<0,01	<0,05
– longitud de lámina	41	35	<0,05	<0,01
– ancho de lámina	41	35	n.s.	n.s.
– long./ancho de lámina	41	35	n.s.	n.s.
– longitud de cariopse	35	30	n.s.	n.s.
– vía fotosintética (C <sub>3</sub> vs C <sub>4</sub> )	40	3	-	<0,005
– período de crecimiento (invernal vs estival)	41	2	-	<0,005
– ciclo de vida (anual vs perenne)	41	2	-	<0,05
– cleistogamia (presencia vs ausencia)	41	5	n.s.	n.s.

El análisis controlado filogenéticamente mostró que la respuesta de las gramíneas a la herbivoría (estimada por el *IRP*), está relacionada significativamente a la longitud de la caña y a la longitud de la lámina de las hojas. Los contrastes en el *IRP* se correlacionaron negativamente con los contrastes en el  $\log_{10}$  de la longitud de la caña ( $r = -0,446$  ;  $gl = 34$ ;  $p = 0,006$ ), al igual que con los contrastes en el  $\log_{10}$  de la longitud de la lámina ( $r = -0,404$ ;  $gl = 34$ ;  $p = 0,015$ ) (Figura 17). Es decir, la respuesta a la herbivoría decreciente se encuentra asociada al aumento en la longitud de la caña y/o de la lámina de las hojas.

(a)



(b)

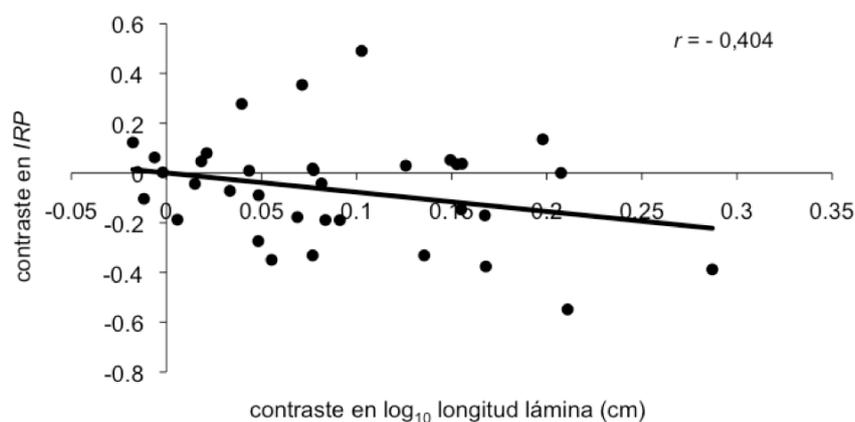


Figura 17. Relación de los contrastes *IRP* con (a) los contrastes  $\log_{10}$  longitud de la caña; y (b) los contrastes  $\log_{10}$  longitud de la lámina en 35 pares de especies (actuales y/o ancestrales) de gramíneas.

En cuanto a la relación entre el índice de repuesta al pastoreo *IRP* y los atributos categóricos tales como: vía fotosintética  $C_3$  y  $C_4$ , período de crecimiento invernal y estival, y ciclo de vida anual y perenne, el número de contrastes generados en el proceso de análisis fue insuficiente para evaluar tales relaciones (Tabla 5). Únicamente la

variable categórica presencia de cleistogamia (vs. ausencia) permitió la generación de suficientes contrastes para evaluar su relación con el *IRP*, no encontrándose evidencias significativas para la misma.

Si bien el número de contrastes generados para la vía fotosintética no permiten hacer ningún tipo análisis estadístico, puede percibirse que en los eventos de transición hacia la vía  $C_4$  (contrastos  $C_3 - C_4$ ) hay una tendencia al aumento del *IRP* (Figura 18 a). Asimismo, si se considera la consistencia de las especies en mostrar una respuesta creciente bajo herbivoría como un atributo de variación discreta (ver Tabla 3), la reconstrucción de su historia evolutiva sobre la filogenia de las gramíneas permite observar que esta característica surge al menos 8 veces sobre ramas  $C_4$  y tan solo 2 veces sobre ramas  $C_3$ . Sin ser éste un resultado concluyente, indicaría una mayor afinidad de las especies  $C_4$  en mostrar respuestas crecientes en condiciones de herbivoría. De hecho, en el análisis sin control filogenético (“TIPs”) la respuesta creciente a la herbivoría ( $IRP > 0$ ) mostró estar asociada significativamente con la vía fotosintética  $C_4$  (Figura 15 a).

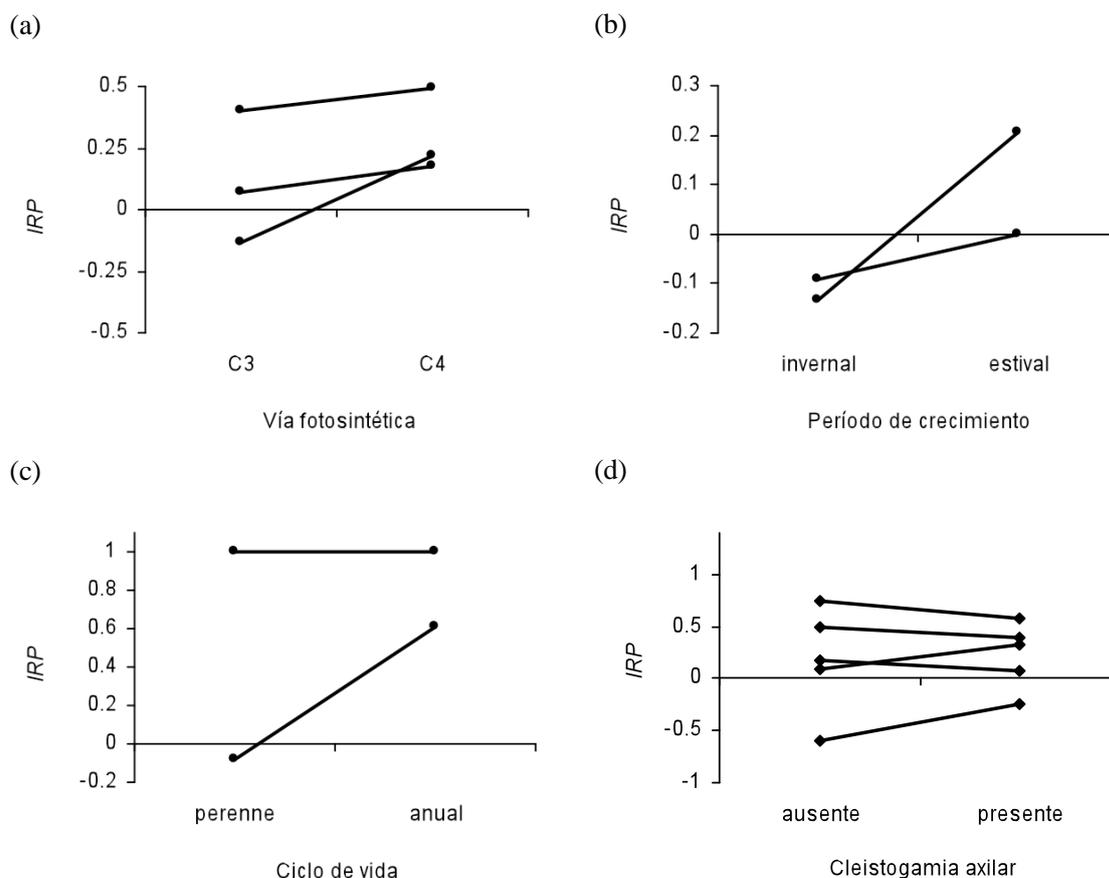


Figura 18. Índice de respuesta al pastoreo *IRP* para los pares de taxa componentes de los contrastes en: (a) vía fotosintética  $C_3$  y  $C_4$ , (b) período de crecimiento invernal y estival, (c) ciclo de crecimiento anual (o bianual) y perenne, y (d) presencia y ausencia de cleistogamia.

## Restricciones y respuestas alineadas

Para evaluar posibles efectos del metabolismo fotosintético sobre la evolución de los atributos morfológicos, así como posibles respuestas alineadas entre los mismos, se utilizó la matriz de especies x atributos de las gramíneas de pastizales con 253 especies.

En cuanto a la posibilidad de que el tipo de metabolismo fotosintético pueda influir en la evolución de los atributos morfológicos de las gramíneas, los resultados no son concluyentes. El análisis filogenéticamente controlado de la relación entre la longitud de la caña, las dimensiones y la forma de la lámina (longitud, ancho, y relación long./ancho, respectivamente) y la longitud del cariopse, con la vía fotosintética utilizada C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> no reveló evidencias en este sentido, posiblemente debido al bajo número de contrastes generados en el proceso de análisis (Tabla 6).

Por otra parte, se encontró que los atributos morfológicos tales como: longitud de la caña, y longitud y ancho de la lámina de las hojas se encuentran correlacionados positivamente entre sí. Los aumentos en las dimensiones de la lámina (longitud y ancho) acompañan los aumentos en la longitud de la caña. No ocurre así con la forma de la lámina (relación long./ancho), la cual varía de manera independiente a los cambios en la longitud de la caña. Como era de esperar, la relación long./ancho de la lámina de las hojas está correlacionada positivamente con la longitud y negativamente con el ancho de la misma. Cuando ocurre un aumento en el tamaño de las hojas, éstas adquieren una forma más filiforme. En cuanto a las semillas, la longitud del cariopse varía de forma independiente al resto de los atributos morfológicos (Tabla 6).

Tabla 6. Correlación entre atributos de las especies a través del método de contrastes filogenéticos de Pagel (1992). Entre paréntesis se indica el número de contrastes generados (PICs).

Atributo	longitud de caña	longitud de lámina	ancho de lámina	long./ancho de lámina	longitud de cariopse
longitud de caña					
longitud de lámina	+ (105)				
ancho de lámina	+ (106)	+ (105)			
long./ancho de lámina	n.s. (105)	+ (105)	- (105)		
longitud de cariopse	n.s. (75)	n.s. (75)	n.s. (75)	n.s. (75)	
vía fotosintética (C <sub>3</sub> vs. C <sub>4</sub> )	n.s. (4)	n.s. (4)	n.s. (4)	n.s. (4)	n.s. (3)

## Discusión

En Uruguay existe una gran riqueza de gramíneas (340 *spp.*) donde la diversidad taxonómica de la familia Poaceae se encuentra relativamente bien representada; 9 de las 12 subfamilias están presentes en la flora nativa.

La disponibilidad de hábitats en el paisaje subyace a la distribución de las especies en los diferentes clados del árbol filogenético. Las subfamilias Pharoideae (integrada por *Pharus lappulaceus*) y Bambusoideae (con 5 *spp.*) han retenido el estado ancestral en el tipo de hábitat que utilizan y sus especies crecen en hábitats sombreados, bajo bosques nativos. La subfamilia Ehrhartoideae está representada por 4 especies, 3 de las cuales crecen en hábitats hidrófilos (estado ancestral de la subfamilia; Kellogg 2009) y *Rhynchoryza subulta* que crece en pastizales uliginosos. Las tres subfamilias mencionadas son grupos menores en cuanto al número de especies. La mayor parte de las gramíneas nativas (97%) pertenecen a los grupos que diversificaron ampliamente en hábitats abiertos, la subfamilia Pooideae (con 105 *spp.*) y el clado PACCAD (con 225 *spp.*). Muchas de estas especies (~76 %) crecen en pastizales naturales y contribuyen a la elevada diversidad taxonómica de los mismos (Tabla 1). Los pastizales naturales representan el ecosistema dominante del país, con aproximadamente el 71 % de la superficie del territorio (MGAP - Censo General Agropecuario 2000). El resto de las especies de estos clados crecen en otros tipos de hábitats abiertos (hábitats hidrófilos, arenales, sitios perturbados, etc.) o incluso algunas han retornado al hábitat ancestral umbrófilo y crecen en bosques pero en una baja proporción.

Dentro de los grupos que radiaron en hábitats abiertos, las subfamilias que incluyen especies con metabolismo C<sub>4</sub> (Aristidoideae, Chloridoideae y Panicoideae) tienden a tener más especies que las esperadas por azar (Figura 9). Las especies C<sub>4</sub> son de distribución tropical y subtropical dominando a latitudes menores a los 30 grados, mientras que las C<sub>3</sub> son dominantes en regiones templadas o de elevada altitud. La zona de transición donde las gramíneas C<sub>3</sub> comienzan a hacerse dominantes frente a las C<sub>4</sub> se encuentra entre las latitudes 30 a 45 grados (Sage *et al.* 1999b). Uruguay se ubica entre los paralelos 30 y 35 grados de latitud Sur por lo que está dentro de la zona de transición. En los pastizales templados los principales factores que afectan la proporción de

gramíneas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> serían la temperatura, la precipitación y la distribución de las precipitaciones a lo largo del año (Paruelo *et al.* 1998). El dominio de gramíneas C<sub>4</sub> en nuestra región (en proporción de cobertura, de biomasa aérea, o de productividad primaria neta aérea) sería el resultado de la alta precipitación de verano y/o alta temperatura (Epstein *et al.* 2002). Las especies C<sub>4</sub> son de crecimiento estival y producen un pico en la productividad primaria en primavera y verano mientras que las especies C<sub>3</sub> son de crecimiento invernal y producen un pico en la productividad primaria durante la primavera (Altesor *et al.* 2005). Por lo tanto, el clima permite el desplazamiento estacional en la actividad de C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> favoreciendo su coexistencia (Ehleringer & Monson 1993; Sage *et al.* 1999b). Más allá de su abundancia, la elevada riqueza de especies C<sub>4</sub> en la flora de gramíneas nativas, así como su distribución en el árbol filogenético, muestra que a lo largo de la historia los linajes C<sub>4</sub> han sido favorecidos en nuestra región.

#### *Atributos de las especies y el hábitat*

La diferencia más notoria entre las comunidades de gramíneas de los principales hábitats del territorio está en la proporción de C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>. Los bosques y los hábitats hidrófilos albergan mayormente gramíneas C<sub>3</sub>, y en pastizales dominan las C<sub>4</sub> (Figura 11a). Este patrón permite suponer que la disponibilidad de luz y de agua son dos importantes agentes estructuradores en las comunidades de gramíneas de los hábitats considerados. Entre los factores que favorecen a las plantas C<sub>3</sub> se encuentran los hábitats sombreados y la abundancia de agua. Las plantas C<sub>3</sub> son tolerantes a bajas intensidades de luz, mientras la gran mayoría de las especies C<sub>4</sub> son intolerantes o malas competidoras bajo sombra. En general (a nivel mundial) los bosques están libres de C<sub>4</sub> (Sage *et al.* 1999b). En hábitats abiertos como pastizales, ocurren mayores niveles de exposición a la radiación solar y a la temperatura. En estas condiciones generalmente aumentan las demandas evaporativas y la probabilidad de estrés hídrico, favoreciendo a las plantas C<sub>4</sub> por su mayor eficiencia de uso del agua (Ehleringer & Monson 1993; Sage 2004).

Las gramíneas nativas han respondido evolutivamente a las presiones selectivas del hábitat y algunos patrones encontrados en los atributos morfológicos de las especies que ocupan los principales hábitats del territorio son el resultado de la convergencia evolutiva. El análisis controlado filogenéticamente muestra que el ancho y la forma de la

lámina de las hojas son atributos que han respondido a tales presiones (Tabla 4). En pastizales se han seleccionado láminas más estrechas y filiformes, mientras que en hábitats sombreados se han seleccionado láminas anchas y ovaladas (Figura 16).

En bosques, las respuestas encontradas en la lámina de las hojas de las gramíneas estarían relacionadas a la maximización de la intercepción de la radiación, mientras que en pastizales estarían vinculadas a la pérdida de agua y calor. En hábitats sometidos a bajas intensidades de luz la adquisición de hojas anchas y ovaladas (y por consiguiente con mayor superficie) puede mejorar la cantidad de luz interceptada por la superficie foliar. Si bien existe un balance entre la radiación interceptada y la pérdida de agua controlada, los riesgos de la mayor exposición a la pérdida de agua por el aumento de la superficie foliar en virtud de aumentar la captación de la luz puede no ser una amenaza importante en hábitats sombreados. En cambio, la mayor exposición al calor y a la transpiración que ocurre en pastizales puede ser contrarrestada por la adquisición de formas más angostas y filiformes. Junto con la velocidad del viento, las dimensiones y la forma de las hojas determinan el grosor de la capa límite (aire circundante) y en consecuencia, la resistencia de la misma a la transferencia de calor. Las hojas pequeñas y estrechas tienen una capa límite delgada, de baja resistencia a las pérdidas de calor latente y/o por convección (Gurevitch *et al.* 2006). Reducir las dimensiones de la lámina puede aumentar la eficiencia en el uso del agua bajo condiciones de mayor aridez (Dudley 1996; Lambers *et al.* 2008). En un estudio realizado por Oyarzabal *et al.* (2008) en pastizales templados se encontró que las dimensiones de la lámina disminuyen conforme aumenta la aridez, y que en general son menores para gramíneas C<sub>3</sub> que para C<sub>4</sub>.

Los cambios evolutivos en la lámina de las hojas asociados a la divergencia de las especies hacia diferentes hábitats no estarían afectados por el metabolismo fotosintético, al menos en la dirección del cambio. En el análisis controlado filogenéticamente la mayor parte de los contrastes generados para hábitat pastizal – hábitat bosque (13 de 18 PICs) son homogéneos en el metabolismo fotosintético y están conformados por pares de taxa C<sub>3</sub> o C<sub>4</sub> (Figura 16). La divergencia de las especies hacia diferentes hábitats es acompañada por el mismo tipo de cambio evolutivo en la lámina de las hojas tanto para pares de especies C<sub>3</sub> como para pares C<sub>4</sub>: más anchas y ovaladas en condiciones umbrófilas respecto a su hermana de pastizal.

En relación a la longitud de la caña, el análisis controlado filogenéticamente no evidenció que los cambios de hábitats hayan sido acompañados por cambios particulares en este atributo (Tabla 4), a pesar del patrón encontrado sobre los “TIPs” (Figura 12 a). Sin embargo, no puede descartarse que existan efectos del hábitat sobre la evolución de la altura de la caña ya que la estimación del *poder* estadístico del análisis de PICs indica una baja probabilidad de detectar diferencias significativas sobre los contrastes generados. El *poder* estadístico depende del criterio de significancia ( $\alpha$ ), el tamaño de la muestra (en este caso el número de contrastes), y del tamaño del efecto (Cohen 1992). Por lo tanto, los resultados no son concluyentes dado que no fue posible establecer si el patrón encontrado sobre los “TIPs” es el resultado de la inercia filogenética (o herencia ancestral), o de la divergencia adaptativa. De igual manera deben ser entendidas las diferencias encontradas en la lámina de las hojas entre las especies de pastizales y las de hábitats hidrófilos (Figura 12 c y d). El análisis de PICs no revela efectos de las condiciones hidrófilas (respecto a las condiciones más xerófilas o mesófilas de los pastizales) sobre la evolución de las dimensiones y la forma de la lámina en las gramíneas (Tabla 4), pero las estimaciones de *poder* tampoco permiten descartar tales efectos.

Da acuerdo con la hipótesis de Salisbury (1942) las plantas de hábitats sombreados tienen semillas más grandes que las plantas de hábitat no sombreados. El significado adaptativo tiene que ver con las condiciones a las que se ven sometidas las plántulas a la hora de establecerse. Un mayor tamaño de semilla le permite a la plántula crecer más a expensas de sus reservas mejorando sus habilidades competitivas en condiciones de baja disponibilidad de luz. Existen dos trabajos que mediante la incorporación de las relaciones filogenéticas de las especies, ponen a prueba esta hipótesis. Si bien Hodkinson *et al.* (1998) encontraron una correlación positiva entre la masa de semillas y el hábitat sombreado dentro de la flora Británica, el reanálisis de los datos de Salisbury (1974) realizado por Kelly (1996) no evidenció tal relación. En el caso de las gramíneas nativas de Uruguay, el tamaño del cariopse no mostró estar relacionado con el hábitat que ocupan las especies ya sea en el análisis controlado filogenéticamente (PICs) como en el análisis convencional (Tabla 4 y Figura 12 e respectivamente).

### *Efectos de la herbivoría sobre los atributos de las gramíneas*

El pastoreo ha sido una fuerza selectiva importante para las gramíneas con un claro efecto sobre la evolución del tamaño de las plantas. La respuesta de las especies al pastoreo (estimada a través del índice *IRP*) se correlacionó negativamente con la longitud de la caña y de la lámina de las hojas, ambos atributos vinculados a la altura y tamaño de las plantas. En otras palabras, las gramíneas de menor tamaño son “favorecidas” en condiciones de pastoreo (incrementan su cobertura y producen valores de *IRP* > 0) (Figura 14). Diferentes abordajes han reportado la disminución en la altura de la planta y en el tamaño foliar en respuesta al pastoreo (McNaughton 1984; Noy-Meir *et al.* 1989; Díaz *et al.* 2001; 2007; Rodríguez *et al.* 2003). Sin embargo, el valor adaptativo de tal disminución en el tamaño de la planta queda evidenciado en el análisis controlado filogenéticamente (Tabla 5 y Figura 17). Los cambios evolutivos en la altura de la caña y en la longitud de la lámina son acompañados por cambios en el impacto que tiene la herbivoría sobre las especies. McNaughton (1984) señala que las gramíneas pueden evolucionar rápidamente en respuesta al régimen de defoliación prevalente y por tanto el pastoreo sería una fuerza evolutiva importante. La disminución en la altura de la planta así como en el tamaño foliar asociada evolutivamente al pastoreo es una muestra de la importancia de las presiones selectivas ejercidas por los herbívoros en la evolución de los atributos de las gramíneas. Díaz *et al.* (2001) encontraron que los principales predictores de la respuesta al pastoreo son la altura de la planta y la masa foliar (y en menor medida el área foliar). Dado que la longitud de la caña y las dimensiones de la lámina son atributos correlacionados positivamente (Tabla 6), es difícil establecer su relevancia individual en la respuesta de las especies a la herbivoría y si ambos están igualmente sujetos a las presiones selectivas del pastoreo.

El trabajo realizado en pastizales naturales uruguayos por Rodríguez *et al.* (2003) reporta que la exclusión de herbívoros domésticos promueve gramíneas que además de ser altas presentan hojas estrechas, mientras que bajo pastoreo dominan gramíneas con hojas anchas. En este trabajo no se encontró relación entre la respuesta de las especies a la herbivoría con el ancho y/o la forma de la lámina de las hojas. El hecho de que las especies dominantes en las diferentes condiciones de pastoreo presenten ciertas características en sus atributos no implica necesariamente ventajas adaptativas. Puede

simplemente significar que las especies que se benefician en una u otra condición presentan atributos diferentes.

Por lo tanto, de acuerdo a los análisis con control filogenético, algunos atributos de las especies responden evolutivamente a las presiones selectivas ejercidas por los herbívoros (altura de la caña y longitud de la lámina), mientras que otros no lo hacen (ancho y forma de la lámina).

Parte de los resultados obtenidos en este trabajo se ajustan a las predicciones del modelo generalizado desarrollado por Milchunas *et al.* (1988) para pastizales subhúmedos con larga historia evolutiva de pastoreo. La presente estructura (composición y fisionomía) de los pastizales y sus relativas habilidades para soportar el pastoreo dependen de la historia pasada. A lo largo del tiempo evolutivo, la densa canopia desarrollada en los pastizales subhúmedos promueve especies altas con atributos asociados a aumentar la capacidad competitiva por la luz, mientras que el pastoreo es una presión de selección divergente que promueve especies de baja estatura con atributos de resistencia y/o tolerancia a la herbivoría (Milchunas *et al.* 1988). En consecuencia, estos pastizales estarán compuestos por gramíneas de diferentes alturas y atributos (resultado de la selección pasada para dominar en la canopia o minimizar el impacto del pastoreo) con diferentes habilidades para soportar la herbivoría en la actualidad. En condiciones de pastoreo se favorecen las plantas pequeñas. La baja estatura de la planta y las hojas pequeñas son típicos mecanismos de resistencia al pastoreo por evasión al mismo (Díaz *et al.* 2001). Las especies más pequeñas sufrirán menor presión de consumo que las especies más altas, pero en ambientes sin herbívoros donde el dosel es alto y denso, serán excluidas por plantas más altas con mayor capacidad de interceptar luz (McNaughton 1984; Milchunas *et al.* 1988; Noy-Meir *et al.* 1989; Díaz *et al.* 2001; Rodríguez *et al.* 2003). Entre las especies más comunes de nuestros pastizales naturales, encontramos varias gramíneas que difieren en sus atributos y en su respuesta a la herbivoría; las especies con mayor altura y hojas más largas (probablemente buenas competidoras por luz) tienden a presentar respuestas decrecientes en pastoreo ( $IRP < 0$ ), las especies de menor tamaño muestran el patrón inverso ( $IRP > 0$ ), y las especies con atributos intermedios presentan  $IRP$  cercanos a cero (Figura 14). Aproximadamente el 40% de las especies presentan respuestas consistentes al pastoreo, creciente o decreciente (en general con valores extremos de  $IRP$ ), mientras que el resto de las especies son

inconsistentes (Tabla 3). Noy-Meir *et al.* (1989) obtuvieron resultados similares y plantearon varios mecanismos que pueden explicar la inconsistencia en la respuesta de las especies al pastoreo; desde que las especies tienen máxima cobertura a intensidades de pastoreo intermedias y que su respuesta depende del régimen de pastoreo a las que están sometidas, hasta respuestas dependientes del sitio o de los atributos de diferentes ecotipos.

Dado que el tamaño de las semillas refleja las condiciones de establecimiento que experimentan las plántulas (Salisbury 1942; Rees 1996) esperábamos encontrar una relación entre la respuesta al pastoreo y el tamaño del cariopse de las especies. En ausencia de pastoreo donde la intensidad de luz a nivel del suelo es escasa, se favorecerían las especies con semillas más grandes debido al mayor éxito de establecimiento y capacidad competitiva de las plántulas, mientras que en ambientes pastoreados la remoción de biomasa y la creación de espacios abiertos (micrositios) aumentarían las oportunidades de colonización de las especies con semillas más pequeñas por su mayor potencial de dispersión (producción de numerosas semillas pequeñas) (Rees 1996; Turnbull *et al.* 1999; Rees *et al.* 2001; Veski *et al.* 2004). Varios trabajos realizados en pastizales han aportado evidencia para el trade-off “habilidades competitivas” vs. “oportunidades de colonización” (derivado del trade-off “semillas grandes” vs. “numerosas semillas”) a través de métodos de análisis con control filogenético (Eriksson & Jakobsson 1998; Jakobsson & Eriksson 2000; Azcárate *et al.* 2002). Sin embargo, la relación entre el pastoreo y el tamaño de las semillas permanece poco clara. Lavorel *et al.* (1999) encontraron que en condiciones de clausura aumenta la densidad de pastos con semillas grandes. El trabajo de Veski *et al.* (2004) reporta ausencia de diferencias entre las semillas de las especies crecientes en pastoreo respecto a las especies decrecientes o neutrales. En pastizales uruguayos, Rodríguez *et al.* (2003) encontraron que cuando los herbívoros domésticos son removidos aumenta la frecuencia de especies con semillas más grandes e hipotetizaron que las especies con semillas más pequeñas fallan en el establecimiento bajo la alta y cerrada canopia de las exclusiones. En el presente trabajo no encontramos relación entre el tamaño del cariopse de las especies y su respuesta al pastoreo (*IRP*), ya sea en el análisis sin control filogenético (“TIPs”) como en el análisis de PICs. Por otra parte, se ha observado que especies crecientes en pastoreo presentan una escasa asignación a la reproducción sexual, donde su principal forma de propagación es la vegetativa a través de rizomas y estolones largos

(características asociadas al hábito de crecimiento postrado) (Rosengurtt 1943; Abrahamson 1980; Leoni *et al.* 2009). Esta estrategia de propagación horizontal le permitiría a las plantas aprovechar las “oportunidades de colonización” generadas por la acción del pastoreo sin involucrar estructuras reproductivas susceptibles a ser consumidas por los herbívoros. Haretche & Rodríguez (2006) reportan una notable escasez de semillas de gramíneas en el banco de semillas en relación a la vegetación establecida en condiciones de pastoreo que podría deberse no solo al consumo directo del ganado sino también a la identidad de las especies dominantes en el pastizal. Además, el tamaño de las semillas es un atributo que parece ser conservado filogenéticamente ya que tampoco encontramos efectos del hábitat sobre la evolución de la longitud del cariopse en las gramíneas (Tabla 4). En este sentido, ya ha sido reportado que una gran proporción de la variación en el tamaño de las semillas entre especies está correlacionada con los miembros taxonómicos y por lo tanto, con la filogenia de las especies (Lord *et al.* 1995). De alguna manera las diferencias encontradas entre los cariopses de las gramíneas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> que crecen en pastizales (Figura 12 e) podrían revelar los efectos de la ancestralidad. La vía fotosintética de las especies de pastizales está fuertemente asociada a los clados Pooideae (C<sub>3</sub>) y PACCAD (predominantemente C<sub>4</sub>). En este caso podría haber restricciones filogenéticas dado que la evolución de la longitud del cariopse estaría limitada por los efectos de la ancestralidad (Lord *et al.* 1995).

Las gramíneas cleistógamas fueron más frecuentes en pastizales que en otros hábitats. Aparentemente la cleistogamia está relativamente bien extendida en gramíneas de las zonas templadas de América (Campbell *et al.* 1983), en general cubiertas por pastizales. Clay (1983) reportó para *Danthonia spicata* mayor porcentaje de flores cleistógamas en poblaciones de sitios abiertos y perturbados en relación a poblaciones de bosques y de sitios no perturbados respectivamente, que indicarían una respuesta asociada con ciertas características del hábitat. A su vez, Clay (1983) sugiere que la cleistogamia puede ser una ventaja selectiva en condiciones de pastoreo debido a que las flores cleistógamas frecuentemente son producidas al nivel del suelo, por debajo de la planta, y pueden escapar ilesas ante un evento de herbivoría. Tal beneficio de las gramíneas cleistógamas no se hizo evidente en nuestros resultados. La respuesta creciente de las especies bajo pastoreo ( $IRP > 0$ ) no mostró estar asociada a la cleistogamia (Tabla 5). Por otra parte, la producción de flores y semillas cleistógamas al nivel del suelo, también presenta ciertas potenciales ventajas en ambientes

impredecibles, estresados o susceptibles a incendios (Campbell *et al.* 1983) que pueden ser relevantes en pastizales.

La vía fotosintética, el período de crecimiento y el ciclo de vida son atributos que muestran estar vinculados al efecto que tienen los herbívoros sobre las gramíneas. Sin embargo, su valor adaptativo no pudo ser establecido. A pesar de que las respuestas crecientes en pastoreo (valores positivos del *IRP*) están asociadas al metabolismo  $C_4$ , el crecimiento estival y el ciclo anual (Figura 15), el análisis controlado filogenéticamente no produjo suficientes contrastes (PICs) que permitan evaluar el origen de dichas relaciones (Tabla 5). No obstante, estos atributos pueden ser favorables para las gramíneas independientemente de si responden o no a las presiones selectivas ejercidas por los herbívoros. El beneficio de las plantas anuales en condiciones de pastoreo también ha sido reportado por los trabajos de Sala *et al.* (1986), Noy-Meir *et al.* (1989) y Díaz *et al.* (2007). Las especies anuales pueden asignar todos los recursos a la reproducción y evadir las consecuencias del pastoreo durante períodos desfavorables, mientras que las perennes permanecen expuestas. A la vez, la mayor asignación reproductiva de las anuales puede significar una mayor producción de semillas con altas oportunidades de colonización debido al disturbio generado por los herbívoros (Vesk *et al.* 2004). Por otro lado, la relación entre el pastoreo y el período de crecimiento de las plantas, seguramente es una consecuencia de la relación entre el pastoreo y el metabolismo fotosintético. Las gramíneas  $C_4$  son en general de crecimiento estival (Sage *et al.* 1999b). Varias características de la vía  $C_4$  pueden influir en cómo responden las plantas al pastoreo (Heckathorn *et al.* 1999). En primer lugar, los herbívoros pueden preferir a las plantas  $C_3$  frente a las  $C_4$ . Las hojas  $C_4$  son nutricionalmente inferiores y menos digeribles que las  $C_3$  (Wilson & Hattersley 1989; Barbehenn *et al.* 2004). En segundo lugar, la acción del pastoreo (y su efecto sobre la estructura de la comunidad herbácea), modifica ciertas variables microambientales en la canopia que pueden beneficiar a las plantas  $C_4$ . El aumento de la intensidad de luz y de la temperatura en el tejido fotosintético sobreviviente a la defoliación puede ser mejor capitalizado por las plantas  $C_4$  que por las plantas  $C_3$  (Ehleringer & Monson 1993; Heckathorn *et al.* 1999). Además, si el pastoreo previene el establecimiento y persistencia de especies leñosas capaces de ocupar un estrato superior al estrato herbáceo (como fue reportado por Altessor *et al.* 2006 en pastizales naturales uruguayos), las gramíneas  $C_4$  no se encuentran limitadas por la luz y son favorecidas (Sage *et al.* 1999b; 2001). En términos de la

conservación del agua, las plantas C<sub>4</sub> usualmente tienen menor conductancia estomática, menores tasas de transpiración, y por lo tanto mayor eficiencia en el uso del agua que las plantas C<sub>3</sub> (Ehleringer & Monson 1993). De esta manera las plantas C<sub>4</sub> presentan ventajas en condiciones de estrés hídrico. Altesor *et al.* (2006) encontraron que en las parcelas pastoreadas, el contenido de agua del suelo entre los 5-10 cm de profundidad disminuye cerca de un 10%.

En consecuencia, la actividad de los herbívoros, iniciada tempranamente en los pastizales de nuestra región, posiblemente ha favorecido a los linajes C<sub>4</sub>. En la divergencia de las gramíneas, los eventos de transición hacia la vía C<sub>4</sub> tienden a ser acompañados por un aumento en el *IRP* (Figura 18 a). A su vez, cuando asumimos la consistencia de las especies como un atributo de variación discreta observamos (a lo largo de la filogenia) que las respuestas crecientes bajo herbivoría surgen al menos 8 veces sobre ramas C<sub>4</sub> y 2 veces sobre ramas C<sub>3</sub>. Los resultados no son concluyentes pero muestran claramente que la vía fotosintética C<sub>4</sub> tiende a constituir una ventaja adaptativa en las gramíneas bajo condiciones de herbivoría. Sage (2001) en el análisis de las condiciones ambientales y evolutivas del origen y diversificación del síndrome C<sub>4</sub> plantea que factores ecológicos, tal como el régimen de disturbios (donde incluye la actividad de grandes herbívoros), casi ciertamente influyeron en dónde y cuándo evolucionó la fotosíntesis C<sub>4</sub>. Las plantas C<sub>4</sub> evolucionaron y diversificaron durante el Oligoceno y Mioceno en un escenario donde además de los bajos niveles de CO<sub>2</sub> atmosférico, de los períodos de enfriamiento global y de la consecuente aridificación, también hubo una sustancial diversificación de mamíferos, particularmente de los megaherbívoros (MacFadden 2000; Sage 2001).

Lamentablemente no pudimos detectar si el metabolismo fotosintético afecta de alguna manera la evolución de los atributos morfológicos de las gramíneas de pastizales. El número de PICs generados en el proceso de análisis fue muy bajo (Tabla 6). Los eventos de divergencia en el metabolismo fotosintético, necesarios para la generación de cada contraste (ver metodología), pueden estar subrepresentados en la filogenia ya que se consideraron sólo las gramíneas nativas de pastizales. Pero la incorporación de más especies en la filogenia (por ej.: incluir todas las gramíneas nativas) puede acarrear heterogeneidad en las condiciones ambientales donde se produjeron dichos eventos de divergencia, y producir resultados confusos. Una posible solución es incorporar en el

análisis gramíneas de pastizales de toda la región del Río de la Plata, por lo que se sumarían especies del centro-este de Argentina y del sur de Brasil. De todas formas, cuando describimos a las gramíneas de pastizales encontramos que las  $C_3$  tienen en promedio láminas más finas y filiformes, y cariopses más grandes que las  $C_4$  pero no difieren ni en la altura de la caña, ni en la longitud de la lámina de las hojas (Figura 12). Como discutimos antes, estos dos últimos atributos son los únicos que han mostrado responder evolutivamente a las presiones selectivas ejercidas por los herbívoros. Por lo tanto es posible que los atributos que no mostraron efectos de las presiones selectivas generadas por el pastoreo, manifiesten efectos filogenéticos. En el conjunto de especies de pastizales, el 90% de las gramíneas  $C_3$  son integrantes de la subfamilia Pooideae mientras que la totalidad de las  $C_4$  pertenecen al clado PACCAD. Las diferencias en los atributos entre  $C_3$  y  $C_4$  pueden deberse entonces a diferencias entre los clados, vinculadas o no al metabolismo fotosintético. Un patrón similar para las dimensiones de la lámina de gramíneas  $C_3$  y  $C_4$  de pastizales templados es reportado por Oyarzabal *et al.* (2008) pero su conjunto de especies presenta el mismo sesgo filogenético que el nuestro. Es posible que en pastizales, donde existe una alta exposición a la radiación y a la temperatura, las gramíneas  $C_3$  (con mayor conductancia estomática y susceptibles a la fotorrespiración) aumenten su eficiencia en el uso del agua disminuyendo el área foliar por medio de la reducción del ancho de la lámina (Dudley 1996). Como el metabolismo fotosintético se encuentra fuertemente asociado a la filogenia, las diferencias encontradas en la lámina de las hojas entre especies  $C_3$  y  $C_4$  de pastizales podrían mostrar un patrón de correlación filogenético.

## Conclusiones

La gran riqueza de especies de pastizales que encontramos en la flora de gramíneas nativas evidencia de alguna manera la temprana expansión de los pastizales en estas regiones. Los resultados obtenidos muestran que algunos atributos de las gramíneas han respondido a las presiones selectivas del ambiente. El ancho y la forma de la lámina son atributos de las gramíneas que han respondido evolutivamente al hábitat. En condiciones umbrófilas se han seleccionado láminas anchas y ovaladas mientras que en pastizales se han seleccionado láminas angostas y filiformes, tanto en gramíneas con metabolismo fotosintético  $C_3$  como en  $C_4$ .

En pastizales uruguayos, las presiones selectivas ejercidas por los herbívoros han influido en la evolución de la altura de la caña y de la longitud de la lámina de las hojas de las gramíneas. El pastoreo ha seleccionado plantas de menor altura, con láminas más cortas. La coincidencia entre el análisis de “TIPs” y de PICs indica que la relación es independiente de la filogenia, y subraya la importancia funcional de estos atributos. A pesar de las ventajas adaptativas que confieren estos atributos a las gramíneas en condiciones de pastoreo, muchas especies presentan cañas altas y láminas largas, indicando la presencia de fuerzas selectivas divergentes. Estos resultados se ajustan al modelo generalizado de Milchunas *et al.* (1988) para pastizales subhúmedos con larga historia de pastoreo. Mientras el pastoreo promueve características que le permiten a las plantas evadir la herbivoría, la competencia por luz promueve características opuestas.

Dado que la vía fotosintética  $C_4$  tiende a ser seleccionada en condiciones de pastoreo, y que varias de las características de las plantas  $C_4$  pueden ser beneficiosas bajo estas condiciones, algunos de sus atributos pueden ser inapropiadamente vinculados al impacto que tiene la herbivoría sobre las especies. Tal es el caso del ancho y la forma de la lámina, así como del tamaño del cariopse. En pastizales, las especies  $C_4$  tienen en promedio láminas más anchas, menos filiformes y cariopses más pequeños que las  $C_3$ , por lo que estos atributos pueden mostrar una aparente asociación con el pastoreo cuando las especies  $C_4$  son favorecidas frente a las  $C_3$ .

Los aspectos filogenéticos son importantes en ecología no solo porque permiten ver el contexto histórico donde las especies han evolucionado sino porque constituyen una herramienta útil para identificar los mecanismos causales de los patrones observados al nivel de la comunidad. Muchos trabajos en pastizales templados han reportado patrones de asociación entre los atributos de las especies y el pastoreo pero pocas veces se ha evaluado el valor adaptativo de dichos atributos. A pesar de que el uso de métodos comparativos en ecología ha aumentado considerablemente, son escasos los trabajos que analizan el efecto del ambiente sobre la evolución de los atributos de las gramíneas. En este sentido, este trabajo es novedoso ya que a través de la incorporación del control filogenético en el análisis, se pudo avanzar en los mecanismos subyacentes a los patrones reportados de la relación entre los atributos de las plantas y el ambiente, particularmente entre los atributos de las gramíneas y la respuesta al pastoreo.

## Bibliografía

Abrahamson, W.G. 1980. *Demography and evolution in plant populations*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Ackerly, D. D., Dudley, S. A., Sultan, S. E., Schmitt, J., Coleman, J. S., Linder, C. R., Sandquist, D. R., Geber, M. A., Evans, A. S., Dawson, T. E., & Lechowicz, M. J. 2000. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. *BioScience* 50: 979-995.

Aliscioni, S. S., Giussani, L. M., Zuloaga, F. O. & Kellogg E. A. 2003. A molecular phylogeny of *Panicum* (Poaceae: Paniceae): tests of monophyly and phylogenetic placement within the Panicoideae. *American Journal of Botany* 90: 796–821.

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

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

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

Azcárate, F.M., Sánchez, A.M., Arqueros, L. & Peco, B. 2002. Abundance and habitat segregation in Mediterranean grassland species: the importance of seed weight. *Journal of Vegetation Science* 13: 159-166.

Bakker, E. S., Ritchie, M. E., Olf, H., Milchunas D. G. & Knops, J. M. H. 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters* 9: 780-788.

Barbehenn, R.V., Chenw, Z., Karowez, D.N. & Spickard, A. 2004. C<sub>3</sub> grasses have higher nutritional quality than C<sub>4</sub> grasses under ambient and elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *Global Change Biology* 10: 1565-1575.

Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. 1999. *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Omega, Barcelona.

Bess, E. C., Doust, A. N. & Kellogg, E. A. 2005. A naked grass in the “Bristle Clade”: A phylogenetic and developmental study of *Panicum* section *Bulbosa* (Paniceae: Poaceae). *International Journal of Plant Sciences* 166: 371-381.

Brazeiro, A. (Responsable científico). Prioridades geográficas para la conservación de la biodiversidad terrestre de Uruguay. Proyecto PDT 32-26 (2005-2006).

- Campbell, C. S., Quinn, J. A., Cheplick, G. P. & Bell, T. J. 1983. Cleistogamy in grasses. *Annual Review of Ecology and Systematic* 14: 411-441.
- Cerling, T. E., Wang, Y. & Quade, J. 1993. Expansion of C<sub>4</sub> ecosystems as an indicator of global ecological change in the late Miocene. *Nature* 361: 344–345.
- Chaneton, E. J., Omacini, M. & Leon, R. J. C. 1995. Plant diversity in relation to grazing, topography and scale in a humid pampean grassland. *Fifth International Rangeland Congress* 91-92.
- Christin, P. A., Besnard, G., Samaritani, E., Duvall, M. R., Hodkinson, T. R., Savolainen, V. & Salamin, N. 2008. Oligocene CO<sub>2</sub> decline promoted C<sub>4</sub> photosynthesis in grasses. *Current Biology* 18: 37–43.
- Cialdella, A. M., Giussani, L. M., Aagesen, L., Zuloaga, F. O. & Morrone, O. 2007. A phylogeny of *Piptochaetium* (Poaceae: Pooideae: Stipeae) and related genera based on a combined analysis including *trnL-F*, *rpl16*, and morphology. *Systematic Botany* 32: 545–559.
- Cingolani, A. M., Posse G. & Collantes, M. B. 2005. Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology* 42: 50–59.
- Clay, K. 1983. Variation in the degree of cleistogamy within and among species of the grass *Danthonia*. *American Journal of Botany* 70: 835-843.
- Clayton, W. D., Harman, K. T. & Williamson, H. 2002 en adelante. World Grass Species: Descriptions, Identification, and Information Retrieval. <http://www.kew.org/data/grasses-db.html>. [acceso 12-10-2006].
- Cody, M. L. & Mooney, H. A. 1978. Convergence versus nonconvergence in mediterranean-climate ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9: 265-321
- Cohen, J. 1992. Statistical power analysis. *Current Directions in Psychological Science* 1: 98-101.
- Coughenour, M. B. 1985. Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 852-863.
- Cunningham, S. A., Summerhayes, B. & Westoby, M. 1999. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecology* 69: 569–588.
- Detling, J. K. 1988. Grassland and savannas: regulation of energy flow and nutrient cycling by herbivores. En *Concepts of ecosystem ecology* (Pomeroy, L. R. & Alberts, J. J., Eds.), pp. 131-148. Springer-Verlag, New York.

- Díaz, S., Acosta, A. & Cabido, M. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science* 3: 689-696.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D. G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H. & Campbell, B. D. 2007. Plant trait responses to grazing – a global synthesis. *Global Change Biology* 13: 313–341.
- Díaz, S., Noy-Meir, I. & Cabido, M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38: 497-508.
- Dudley, S. A. 1996. The response to differing selection on plant physiological traits: evidence for local adaptation. *Evolution* 50: 103–110.
- Duvall, M. R., Noll, J. D. & Minn, A. H. 2001. Phylogenetics of Paniceae (Poaceae). *American Journal of Botany* 88: 1988–1992.
- Edwards, E. J. & Smith, S. A. 2010. Phylogenetic analyses reveal the shady history of C<sub>4</sub> grasses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 2532-2537.
- Edwards, E. J. & Still, C. J. 2008. Climate, phylogeny and the ecological distribution of C<sub>4</sub> grasses. *Ecology Letters* 11: 266–276.
- Ehleringer, J. R. & Monson, R. K. 1993. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 411-39.
- Epstein, H. E., Gill, R. A., Paruelo, J. M., Lauenroth, W. K., Jia, G. J. & Burke, I. C. 2002. The relative abundance of three plant functional types in temperate grasslands and shrublands of North and South America: effects of projected climate change. *Journal of Biogeography* 29: 875–888.
- Eriksson, O. & Jakobsson, A. 1998. Abundance, distribution and life histories of grassland plants: a comparative study of 81 species. *Journal of Ecology* 86: 922-933.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125: 1-15.
- Formoso, D. 1987. Efecto del pastoreo sobre el tapiz natural en campos del basalto. *Secretariado Uruguayo de la Lana. Boletín Técnico* 16: 53-62.
- Freckleton, R. P. 2000. Phylogenetic tests of ecological and evolutionary hypotheses: checking for phylogenetic independence. *Functional Ecology* 14: 129-134.
- Garland, T. Jr., Harvey, P. H. & Ives, A. R. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using independent contrasts. *Systematic Biology* 41: 18-32.

- Ge, S., Li, A., Lu, B.-R., Zhang, S.-Z. & Hong, D.-Y. 2002. A phylogeny of the rice tribe Oryzeae (Poaceae) based on *matK* sequence data. *American Journal of Botany* 89: 1967–1972.
- Gibson, D. J. 2009. *Grasses and grassland ecology*. Oxford University Press, New York.
- Giussani, L. M., Cota-Sánchez, J. H., Zuloaga, F. O. & Kellogg, E. A. 2001. A molecular phylogeny of the grass subfamily Panicoideae (Poaceae) shows multiple origins of C4 photosynthesis. *American Journal of Botany* 88: 1993–2012.
- Gould, S. J. & Lewontin, R. C. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm. A critic of the adaptationist program. *Proceedings of the Royal Society of London B* 205: 581-598.
- Gould, S. J. & Vrba, E. S. 1982. Exaptation; a missing term in the science of form. *Paleobiology* 1: 4-15.
- Grass Phylogeny Working Group. 2001. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88: 373-457.
- Guo, Y.-L. & Ge, S. 2005. Molecular phylogeny of Oryzeae (Poaceae) based on DNA sequences from chloroplast, mitochondrial, and nuclear genomes. *American Journal of Botany* 92: 1548–1558.
- Gurevitch, J., Scheiner, S. M. & Fox, G. A. 2006. Water relations and energy balance. En *The ecology of plants* (2<sup>a</sup> Ed.), pp. 43-69. Sinauer, Sunderland.
- Haretche, F. & Rodríguez, C. 2006. Banco de semillas de un pastizal uruguayo. *Ecología Austral* 16: 105-113.
- Harper, J. L., Silvertown, J. & Franco, M. 1997. *Plant Life Histories: Ecology, Phylogeny and Evolution*. Cambridge University Press, New York.
- Harvey, P. H. 1996. Phylogenies for ecologists. *Journal of Animal Ecology* 65: 255–263.
- Harvey, P.H. & Pagel, M.D. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Heckathorn, S. A., McNaughton, S. J. & Coleman, J. S. 1999. C4 plants and herbivory. En *C4 Plant Biology* (Sage, R. F. & Monson, R. K., Eds.), pp. 285-312. Academic Press, San Diego.
- Hilu, K.W. & Alice, L.A. 2001. A phylogeny of Chloridoideae (Poaceae) based on *matK* sequences. *Systematic Botany* 26: 386–405.
- Hodkinson, D. J., Askew, A. P., Thompson, K., Hodgson, J.G., Bakker, J. P. & Bekker, R.M. 1998. Ecological correlates of seed size in the British flora. *Functional Ecology* 12: 762–766.

- Jacobs, B. F., Kingston, J. D. & Jacobs, L. L. 1999. The origin of grass-dominated ecosystems. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 590-643.
- Jakobsson, A. & Eriksson, O. 2000. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos* 88: 494-502.
- Keeley, J. E. & Rundel, P. W. 2005. Fire and the Miocene expansion of C<sub>4</sub> grasslands. *Ecology Letters* 8: 683–690.
- Kellogg, E. A. 2000. The grasses: a case study in macroevolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 217–238.
- Kellogg, E. A. 2001. Evolutionary history of the grasses. *Plant Physiology* 125: 1198–1205.
- Kellogg, E. A. 2009. The evolutionary history of Ehrhartoideae, Oryzeae, and Oryza. *Rice* 2:1–14
- Kellogg, E. A., Hiser, K. M. & Doust, A. N. 2004. Taxonomy, phylogeny, and inflorescence development of the genus *Ixophorus* (Panicoideae: Poaceae). *International Journal of Plant Sciences* 165: 1089–1105.
- Kelly, C. K. 1996. Seed mass, habitat conditions and taxonomic relatedness: a re-analysis of Salisbury (1974). *New Phytologist* 135: 169-174.
- Lambers, H., Chapin III, F. S. & Pons, T. L. 2008. *Plant water relations*. En *Plant physiological ecology* (2<sup>a</sup> Ed.), pp. 163-223. Springer, New York.
- Lavorel, S., McIntyre, S. & Grigulis, K. 1999. Plant response to disturbance in Mediterranean grassland: How many functional grup? *Journal of Vegetation Science* 10: 661-672.
- Leoni, E., Altesor, A. & Paruelo, J.M. 2009. Explaining patterns of primary production from individual level traits. *Journal of Vegetation Science* 20: 612–619.
- Lewontin, R. & Levins, R. 2007. *Biology under the influence. Dialectical essays on ecology, agriculture, and health*. Monthly Review Press, New York.
- Linder, H. P. & Rudall, P. J. 2005. Evolutionary history of Poales. *Annual Review of Ecology and Systematic* 36:107–24.
- Lord, J., Westoby, M. & Leishman, M. 1995. Seed size and phylogeny in six temperate floras: constraints, niche conservatism, and adaptation. *American Naturalist* 146: 349–364.
- MacFadden, B. J. 1997. Origin and evolution of the grazing guild in New World terrestrial mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 182–187.

- MacFadden, B. J. 2000. Cenozoic mammalian herbivores from the Americas: reconstructing ancient diets and terrestrial communities. *Annual Review of Ecology and Systematic* 31: 33–59.
- Mathews, S., Spangler, R. E., Mason-Gamer, R. J. & Kellogg, E. A. 2002. Phylogeny of Andropogoneae inferred from phytochrome B, GBSSI, and *ndhF*. *International Journal of Plant Sciences* 163: 441–450.
- McNaughton, S. J. 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. *American Naturalist* 119: 757–773.
- McNaughton, S. J. & Tarrants, J. L. 1983. Grass leaf silicification: natural selection for an inducible defense against herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 80: 790-791.
- MGAP. 2000. *Censo General Agropecuario*. DIEA. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Montevideo, Uruguay. Disponible en [URL: http://www.mgap.gub.uy](http://www.mgap.gub.uy).
- Milchunas, D. G., Sala, O. E. & Lauenroth, W. K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132: 87–106.
- Missouri Botanical Garden. Tropicos.org [en línea]. Disponible en [URL: http://www.tropicos.org](http://www.tropicos.org).
- Noy-Meir, I., Gutman, M. & Kapland, Y. 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology* 77: 290–310.
- Olf, H. & Ritchie, M. E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 261-265.
- Ortiz-Jaureguizar, E. & Cladera, G. A. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66: 498 – 532.
- Osborne, C. P. 2008. Atmosphere, ecology and evolution: what drove the Miocene expansion of C<sub>4</sub> grasslands? *Journal of Ecology* 96: 35– 45.
- Oyarzabal, M., Paruelo, J. M., del Pino, F., Oesterheld, M. & Lauenroth, W. 2008. Trait differences between grass species along a climatic gradient in South and North America. *Journal of Vegetation Science* 19: 183-192.
- Pagani, M., Freeman, K. H. & Arthur, M. A. 1999. Late Miocene atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations and the expansion of C<sub>4</sub> grasses. *Science* 285: 876–879.
- Pagani, M, Zachos J.C., Freeman, K.H., Tipple, B. & Bohaty, S. 2005. Marked decline in atmospheric carbon dioxide concentrations during the Paleocene. *Science* 309: 600-603.

- Pagel, M. 1992. A Method for Analysis of Comparative Data. *Journal of Theoretical Biology* 156: 431-442.
- Paruelo, J. M., Jobbagy, E. G., Sala, O. E., Lauenroth, W. K. & Burke, I. C. 1998. Functional and structural convergence of temperate grassland and shrubland ecosystems. *Ecological Applications* 8: 194–206.
- Petersen, G. & Seberg, O. 2003. Phylogenetic analyses of the diploid species of *Hordeum* (Poaceae) and a revised classification of the genus. *Systematic Botany* 28: 293–306.
- Pianka, E. R. 1982. *Ecología evolutiva*. Omega, Barcelona.
- Pucheta, E., Cabido, M., Díaz, S. & Funes, G. 1998. Floristic composition, biomass, and aboveground net plant production in grazed and protected sites in a mountain grassland of central Argentina. *Acta Oecologica* 19: 97-105.
- Pucheta, E., Díaz, S. & Cabido, M. 1992. The effect of grazing on the structure of high plateau grassland in central Argentina. *Coenoses* 7: 145-152.
- Purvis, A. & Rambaut, A. 1995. Comparative analysis by independent contrasts (CAIC): an Apple Macintosh application for analysing comparative data. *Computer Applications in Biosciences* 11: 247-251.
- Quintanar, A., Castroviejo, S. & Catalán, P. 2007. Phylogeny of the tribe Aveneae (Pooideae, Poaceae) inferred from plastid *trnT-F* and nuclear ITS sequences. *American Journal of Botany* 94: 1554–1569
- Redmann, R. E. 1985. Adaptation of grasses to water stress-leaf rolling and stomate distribution. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 833-842.
- Rees, M. 1996. Evolutionary ecology of seed dormancy and seed size. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* 351: 1299–1308.
- Rees, M., Condit, R., Crawley, M., Pacala, S. & Tilman, D. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science* 293: 650-655.
- Ricklefs, R. E. 1990. *Ecology* (3<sup>a</sup> Ed.) W. H. Freeman and Company, New York.
- Rodríguez, C., Leoni, E., Lezama, F. & Altesor, A. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science* 14: 433-440.
- Rosengurtt, B. 1943. *Estudios sobre praderas naturales del Uruguay*. 3<sup>a</sup> contribución. Barreiri & Ramos, Montevideo.
- Rosengurtt, B. 1984. Gramíneas cleistógamas del Uruguay. *Universidad de la República. Facultad de Agronomía. Boletín* 134: 28 pp.

- Rosengurtt, B., Arrillaga, B. R. & Izaguirre, P. 1970. *Gramíneas uruguayas*. Universidad de la República, Montevideo.
- Sage, R. F. 2001. Environmental and evolutionary preconditions for the origin and diversification of the C<sub>4</sub> photosynthetic syndrome. *Plant Biology* 3: 202-213.
- Sage, R. F. 2004. The evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis. *New Phytologist* 161: 341-370.
- Sage, R. F., Li, M. & Monson, R. K. 1999a. The taxonomic distribution of C<sub>4</sub> photosynthesis. En *C<sub>4</sub> Plant Biology* (Sage, R. F. & Monson, R. K., Eds.), pp. 551-584. Academic Press, San Diego.
- Sage, R. F., Wedin, D. A. & Li, M. 1999b. The biogeography of C<sub>4</sub> photosynthesis: patterns and controlling factors. En *C<sub>4</sub> Plant Biology* (Sage, R. F. & Monson, R. K., Eds.), pp. 313-373. Academic Press, San Diego.
- Sala, O. E. 1988. The effect of herbivory on vegetation structure. En *Plant Form and Vegetation Structure: Adaptation, Plasticity, and Relation to Herbivory* (Werger, M. J. A. van der Aart, P. J. M., During, H. J. & Verhoeven, J. T. A., Eds.), pp. 317-330. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Sala, O. E., Oesterheld, M., Leon, R. J. C. & Soriano, A. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67: 27-32.
- Salisbury, E. J. 1942. *The reproductive capacity of plants*. G. Bell & Sons, London.
- Salisbury, E. J. 1974. Seed size and mass in relation to environment. *Proceedings of the Royal Society of London B* 186: 83-88.
- Shantz, H. L. 1954. The Place of Grasslands in the Earth's Cover. *Ecology* 35: 143-145.
- Silvertown, J. W. & Dodd, M. 1997. Comparing plants and connecting traits. En *Plant Life Histories: Ecology, Phylogeny and Evolution* (Silvertown, J. W., Franco, M & Harper, J. L., Eds.), pp. 3-16. Cambridge University Press, New York.
- Soreng, R. J., Davis, J. I. & Voionmaa, M. A. 2007. A phylogenetic analysis of Poaceae tribe Poeae *sensu lato* based on morphological characters and sequence data from three plastid-encoded genes: evidence for reticulation, and a new classification for the tribe. *Kew Bulletin* 62: 425-454.
- Soriano, A. 1992. Río de la Plata grasslands. En *Natural grasslands: introduction and western hemisphere. Ecosystems of the World 8A* (Coupland, R.T., Ed.), pp. 367-407. Elsevier, Amsterdam.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, New York.

- Strömberg, C. A. E. 2005. Decoupled taxonomic radiation and ecological expansion of open-habitat grasses in the Cenozoic of North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 11980–11984.
- Tullberg, B. S. & Hunter, A. F. 1996. Evolution of larval gregariousness in relation to repellent defences and warning coloration in tree-feeding Macrolepidoptera: a phylogenetic analysis based on independent contrasts. *Biological Journal of the Linnean Society* 57: 253-276.
- Turnbull, L. A., Rees, M. & Crawley, M. J. 1999. Seed mass and the competition / colonization trade-off: a sowing experiment. *Journal of Ecology* 87: 899-912.
- Vesk, P. A., Leishman, M. R. & Westoby, M. 2004. Simple traits do not predict grazing response in Australian dry shrublands and woodlands. *Journal of Applied Ecology* 41: 22-31.
- Vesk, P. A. & Westoby, M. 2001. Predicting plant species' responses to grazing. *Journal of Applied Ecology* 38: 897–909.
- Vicentini, A., Barber, J. C., Aliscioni, S. S., Giussani, M. & Kellogg, E. A. 2008. The age of the grasses and clusters of origins of C<sub>4</sub> photosynthesis. *Global Change Biology* 14: 2963–2977.
- Wanntrop, H., Brooks, D. R., Nilsson, T., Nylin, S., Ronquist, F., Stearns, S. C. & Wedell, N. 1990. Phylogenetic approaches in ecology. *Oikos* 57: 119-132.
- Watson, L. & Dallwitz, M. J. 1992 en adelante. The Grass Genera of the World: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval; including synonyms, morphology, anatomy, physiology, phytochemistry, cytology, classification, pathogens, world and local distribution, and references. Version: 28th November 2005. [en línea]. Disponible en URL: <http://delta-intkey.com>.
- Wilson, J.R. & Hattersley, P.W. 1989. Anatomical characters and digestibility of leaves of Panicum and other grass genera with C<sub>3</sub> and different types of C<sub>4</sub> photosynthetic pathway. *Australian Journal of Agricultural Research* 40: 125 – 136.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. & Billups, K. 2001 Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292 686–693.
- Zar, J. 1996. *Biostatistical Analysis* (3<sup>a</sup> Ed.). Prentice-Hall, New Jersey.
- Zhang, W. 2000. Phylogeny of the grass family (Poaceae) from *rpl16* intron sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 15: 135–146.
- Zuloaga, F. O., Nicora, E. G., Rúgolo De Agrasar, Z. E., Morrone, O., Pensiero, J. & Cialdella, A. M. 1994. *Catálogo de la familia Poaceae en la República Argentina*. Monographs in Systematic Botany. Missouri Botanical Garden 47: 1-178.

**Anexo.** Matriz de caracteres por especie con atributos, hábitat y respuesta al pastoreo (*IRP* y consistencia en la respuesta). Los caracteres longitud de la caña, longitud y ancho de la lámina de las hojas y longitud del cariopse fueron tomados de la base de datos “World Grass Species” (Clayton et al 2002) y de Rosengurtt et al (1970) cuando los datos en la base fueron incompletos. La vía fotosintética utilizada por las especies fue tomada a partir de la descripción de los géneros de la base de datos “The Grass Genera of the World” (Watson & Dallwitz, 1992), excepto para las especies del género *Panicum* cuya información fue tomada de Aliscioni et al (2003). El hábitat que ocupan las especies, hábito de la caña, período de crecimiento y ciclo de vida fueron tomados de Rosengurtt et al (1970). La presencia de cleistogamia fue tomada de Rosengurtt (1984) y se refiere a la cleistogamia axilar basal o suprabasal.

Subfamilia / Tribu / Especie	hábitat	ciclo de vida	período de crec.	meta-bolismo	hábito de la caña	longitud de caña (cm)	largo lamina (cm)	ancho lamina (mm)	largo/ ancho lamina	long. cariopse (mm)	cleistogamia	<i>IRP</i>	consist. resp. al pastoreo
<b>Aristidoideae</b>													
<b>Aristideae</b>													
<i>Aristida circinalis</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		55,0	15,0	2,5	60,0	8,1			
<i>Aristida echinulata</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		24,0	8,3	1,7	50,0				
<i>Aristida filifolia</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		60,0	27,5	0,8	366,7				
<i>Aristida hackelii</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	25,0	5,5	1,0	55,0	7,4			
<i>Aristida jubata</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		60,0	27,5	0,8	366,7				
<i>Aristida laevis</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		85,0	37,5	2,6	144,2	5,5			
<i>Aristida megapotamica</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		100,0	35,0	4,0	87,5				
<i>Aristida murina</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		37,5	17,5	2,3	77,8			0,304	
<i>Aristida pallens</i>	Arenal	perenne	estival	C4		39,0	11,0	0,7	157,1				
<i>Aristida spegazzinii</i>	Pastizal	anual	estival	C4		46,0	16,0	0,9	188,2				
<i>Aristida teretifolia</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	30,0	8,5	1,3	68,0	7,2			
<i>Aristida uruguayensis</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		38,5	25,0	1,7	147,1				
<i>Aristida venustula</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		27,5	11,5	0,7	176,9			0,683	
<b>Arundinoideae</b>													
<b>Arundineae</b>													
<i>Phragmites australis</i>	Hidrófilo	perenne	estival	C3	erecto	375,0	40,0	20,0	20,0				
<b>Bambusoideae</b>													
<b>Bambuseae</b>													
<i>Chusquea ramosissima</i>	Bosque	perenne	estival	C3	erecto	700,0	7,0	11,5	6,1				
<i>Chusquea tenella</i>	Bosque	perenne	estival	C3			11,0	19,5	5,6				
<i>Guadua angustifolia</i>	Bosque	perenne	estival	C3	erecto	2500,0	15,0	9,0	16,7				
<i>Guadua trinii</i>	Bosque	perenne	estival	C3		650,0	10,0	22,5	4,4				

Subfamilia / Tribu / Especie	hábitat	ciclo de vida	período de crec.	meta-bolismo	hábito de la caña	longitud de caña (cm)	largo lamina (cm)	ancho lamina (mm)	largo/ ancho lamina	long. cariopse (mm)	cleistogamia	IRP	consist. resp. al pastoreo
<b>Olyreae</b>													
<i>Lithachne pauciflora</i>	Bosque	perenne		C3	erecto	47,5	7,0	22,5	3,1				
<b>Chloridoideae</b>													
<b>Cynodonteae</b>													
<i>Bouteloua curtipendula</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		65,0	20,0	4,5	44,4				
<i>Bouteloua media</i>		perenne	estival	C4		140,0		6,5		2,4			
<i>Bouteloua megapotamica</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	17,5	7,5	1,5	50,0	2,3			
<i>Chloris barbata</i>	Pastizal	?	estival	C4		60,0	22,0	2,5	88,0	1,2			
<i>Chloris berroi</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		47,5	9,0	1,8	51,4	1,5			
<i>Chloris cantherae</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	52,5	15,0	3,0	50,0	1,7			
<i>Chloris ciliata</i>		perenne	estival	C4	erecto	42,5	15,0	4,0	37,5	1,4			
<i>Eustachys bahiensis</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		70,0	14,5	7,5	19,3	1,6	1,000		creciente
<i>Eustachys brevipila</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		27,5	6,5	3,0	21,7	1,2			
<i>Eustachys calvescens</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	75,0	30,0	7,0	42,9				
<i>Eustachys distichophylla</i>	Bosque	perenne	estival	C4		87,5	24,0	11,0	21,8				
<i>Eustachys petraea</i>		perenne		C4	erecto	52,5	13,0	4,5	28,9				
<i>Eustachys retusa</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	60,0	22,5	7,5	30,0				
<i>Eustachys swalleniana</i>		perenne	estival	C4	erecto	65,5	8,5	4,0	21,3	1,0			
<i>Eustachys uliginosa</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	65,0	10,5	6,0	17,5				
<i>Gymnopogon burchellii</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		57,5	3,8	4,0	9,5	1,4			
<i>Gymnopogon grandiflorus</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	30,0	3,0	4,0	7,5	2,8	-0,651		
<i>Gymnopogon legrandii</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	32,5	6,0	4,0	15,0	1,7			
<i>Gymnopogon spicatus</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	65,0	5,3	6,0	8,8	2,0			
<i>Microchloa indica</i>	Pastizal	anual	estival	C4	erecto	27,5	4,5	1,0	43,9	0,9	1,000		creciente
<i>Spartina alterniflora</i>	Halofilo	perenne	estival	C4	erecto	70,0	25,0	7,5	33,3				
<i>Spartina ciliata</i>	Arenal M.	perenne	estival	C4	erecto	150,0	60,0	2,5	240,0				
<i>Spartina densiflora</i>	Halofilo	perenne	estival	C4	erecto	125,0	55,0	5,5	100,0				
<i>Trichloris crinita</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		75,0	20,0	4,5	44,4	2,2			
<i>Willkommia texana</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		30,0	6,0	2,0	30,0				

Subfamilia / Tribu / Especie	hábitat	ciclo de vida	período de crec.	meta-bolismo	hábito de la caña	longitud de caña (cm)	largo lamina (cm)	ancho lamina (mm)	largo/ ancho lamina	long. cariopse (mm)	cleistogamia	IRP	consist. resp. al pastoreo
<b>Eragrostideae</b>													
<i>Distichlis scoparia</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	15,0	3,5	0,8	46,7				
<i>Distichlis spicata</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		35,0	5,0	2,5	20,0				
<i>Eleusine tristachya</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		27,5	15,5	2,5	62,0	2,0			
<i>Eragrostis acutiglumis</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		37,5	18,0	1,5	120,0	0,8			
<i>Eragrostis airoides</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		75,0	45,0	4,5	100,0	0,6			
<i>Eragrostis bahiensis</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	75,0	15,0	2,5	60,0	0,8		0,782	
<i>Eragrostis cataclasta</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	57,5	15,0	2,5	60,0				
<i>Eragrostis hypnoides</i>	Hidrófilo	anual	estival	C4	postrado	17,5	17,0	1,3	136,0	0,5			
<i>Eragrostis lugens</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	52,5	14,0	1,5	93,3	0,6		0,337	
<i>Eragrostis mexicana</i>	Ruderal	anual	estival	C4		67,5	17,5	6,5	26,9	0,4			
<i>Eragrostis neesii</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		18,5	7,5	3,0	25,0	0,6		1,000	creciente
<i>Eragrostis pectinacea</i>	Ruderal	anual	estival	C4		27,5	11,5	2,0	57,5	1,0			
<i>Eragrostis perennis</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	55,0	16,0	2,0	82,1	1,0			
<i>Eragrostis polytricha</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		37,5	15,5	3,5	44,3	0,6			
<i>Eragrostis purpurascens</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	47,5	22,5	1,0	225,0	1,0			
<i>Eragrostis retinens</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		40,0	9,5	3,0	31,7	0,8			
<i>Eragrostis trichocolea</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	45,0	10,0	3,0	33,3	0,6			
<i>Leptochloa chloridiformis</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	105,0	17,5	2,5	70,0				
<i>Leptochloa fusca</i>	Pastizal	anual	estival	C4		105,0	40,0	4,0	100,0	1,7			
<i>Leptochloa virgata</i>	Ruderal	perenne	estival	C4	erecto	75,0	18,0	8,5	21,2				
<i>Muhlenbergia schreberi</i>	Bosque	perenne	estival	C4		20,0	3,5	3,0	11,7				
<i>Sporobolus adustus</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		80,0	17,5	3,0	58,3	1,8			
<i>Sporobolus aeneus</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		45,0	12,5	2,3	55,6				
<i>Sporobolus camporum</i>		perenne		C4	erecto	75,0	20,0	3,0	66,7	2,0			
<i>Sporobolus indicus</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	65,0	20,0	3,0	66,7	1,2		0,749	creciente
<i>Sporobolus monandrus</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	23,0	4,5	2,0	22,5	0,7			
<i>Sporobolus multinodis</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		110,0	25,0	0,9	294,1				
<i>Sporobolus platensis</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		65,0	25,0	3,5	71,4	3,3	si	0,570	creciente
<i>Sporobolus pyramidatus</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		37,5	11,5	3,0	38,3	1,2			
<i>Tridens brasiliensis</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	115,0	22,5	5,0	45,0	1,5			
<i>Tridens hackelii</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		37,5	12,5	1,5	83,3	1,8			
<i>Tripogon spicatus</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	20,0	6,5	1,0	65,0	1,5			

Subfamilia / Tribu / Especie	hábitat	ciclo de vida	período de crec.	meta-bolismo	hábito de la caña	longitud de caña (cm)	largo lamina (cm)	ancho lamina (mm)	largo/ ancho lamina	long. cariopse (mm)	cleistogamia	IRP	consist. resp. al pastoreo
<b>Pappophoreae</b>													
<i>Pappophorum mucronulatum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		42,5	20,0	3,5	57,1	2,3			
<i>Pappophorum philippianum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		37,5	11,5	1,5	76,7				
<b>Danthonioideae</b>													
<b>Danthonieae</b>													
<i>Cortaderia selloana</i>	Pastizal	perenne	estival	C3		200,0	130,0	7,5	173,3				
<i>Danthonia cirrata</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		50,0	12,5	1,5	83,3	1,9	si	0,354	
<i>Danthonia montevidensis</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	45,0	20,0	2,0	100,0	2,1	si		
<i>Danthonia rhizomata</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	40,0	9,5	2,0	47,5		si		
<i>Danthonia secundiflora</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		50,0	27,5	2,5	110,0		si		
<b>Ehrhartoideae</b>													
<b>Oryzeae</b>													
<i>Leersia hexandra</i>	Hidrófilo	perenne	estival	C3		65,0	15,0	6,0	25,0				
<i>Luziola peruviana</i>	Hidrófilo	perenne	estival	C3		38,5	17,0	4,0	42,5	1,5			
<i>Rhynchoryza subulata</i>	Pastizal	perenne	estival	C3		250,0	90,0	10,0	90,0	6,8			
<i>Zizaniopsis bonariensis</i>	Hidrófilo	perenne	invernal	C3		225,0	107,5	10,0	107,5	6,5			
<b>Panicoideae</b>													
<b>Andropogoneae</b>													
<i>Agenium villosum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		32,5	17,5	3,0	58,3				
<i>Andropogon arenarius</i>	Arenal M.	perenne	estival	C4		70,0	23,0	2,5	92,0	1,8			
<i>Andropogon glaucophyllus</i>	Arenal M.	perenne	estival	C4		150,0	28,5	5,0	57,0	3,1			
<i>Andropogon lateralis</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		110,0	20,5	3,0	68,3	2,5		-1,000	
<i>Andropogon lindmanii</i>	Arenal M.	perenne	estival	C4	erecto	70,0	16,5	3,0	55,0	2,4			
<i>Andropogon macrothrix</i>	Pastizal	perenne	estival	C4			26,5	3,5	75,7				
<i>Andropogon selloanus</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	75,0	30,0	4,0	75,0	1,7			
<i>Andropogon ternatus</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	45,0	17,3	2,8	62,7	2,5		0,022	
<i>Bothriochloa barbinodis</i>	Pastizal	perenne		C4	erecto	90,0	27,5	4,5	61,1				
<i>Bothriochloa brasiliensis</i>	Variable	perenne	estival	C4			31,5	4,3	74,1				
<i>Bothriochloa edwardsiana</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	50,0	17,5	1,5	116,7				
<i>Bothriochloa imperatoides</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		90,0	15,0	4,0	37,5				
<i>Bothriochloa laguroides</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		71,5	17,5	4,0	43,8	2,0		0,497	creciente

Subfamilia / Tribu / Especie	hábitat	ciclo de vida	período de crec.	meta-bolismo	hábito de la caña	longitud de caña (cm)	largo lamina (cm)	ancho lamina (mm)	largo/ ancho lamina	long. cariopse (mm)	cleistogamia	IRP	consist. resp. al pastoreo
<i>Coelorachis selloana</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	42,5	20,0	4,0	50,0	2,6		-0,483	decrec.
<i>Elionurus muticus</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	57,5	17,5	1,5	116,7				
<i>Eriochrysis cayennensis</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	85,0	24,0	4,0	60,0				
<i>Hypogynium virgatum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	80,0	30,0	3,0	100,0				
<i>Imperata brasiliensis</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	50,0	10,5	9,0	11,7				
<i>Ischaemum minus</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	20,0	5,3	5,3	10,0				
<i>Saccharum angustifolium</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	145,0	35,0	5,0	70,0	3,1			
<i>Saccharum asperum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	210,0	62,5	25,0	25,0				
<i>Saccharum villosum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	162,5	60,0	15,0	40,0				
<i>Schizachyrium condensatum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	120,0	30,0	5,5	54,5	2,7	si	-0,041	
<i>Schizachyrium gracilipes</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	85,0	4,8	3,0	15,8		si		
<i>Schizachyrium microstachyum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto		17,5	6,0	29,2		si		
<i>Schizachyrium salzmannii</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	53,5	15,0	2,0	75,0				
<i>Schizachyrium sanguineum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	180,0	18,0	5,5	32,7				
<i>Schizachyrium spicatum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	45,0	8,0	3,5	22,9	4,0	si	0,735	creciente
<i>Schizachyrium tenerum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	75,0	17,5	1,8	100,0				
<i>Sorghastrum pellitum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	80,0	37,5	3,0	125,0	2,8			
<i>Sorghastrum setosum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	130,0	32,5	6,0	54,2	3,3			
<i>Sorghastrum stipoides</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	145,0	32,5	5,0	65,0				
<i>Sorghastrum viride</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	125,0	30,0	3,0	100,0				
<i>Trachypogon spicatus</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	115,0	27,5	4,0	68,8			0,567	
<b>Arundinelleae</b>													
<i>Arundinella hispida</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	140,0	22,5	12,5	18,0				
<b>Panicaceae</b>													
<i>Acroceras zizanioides</i>	Bosque	perenne	estival	C3	erecto	65,0	9,5	16,0	5,9				
<i>Axonopus argentinus</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	85,0	20,0	4,0	50,0				
<i>Axonopus compressus</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	37,5	11,5	7,5	15,3				
<i>Axonopus fissifolius</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	35,0	13,3	4,3	31,2	1,5		0,764	creciente
<i>Axonopus rosengurtii</i>	Bosque	perenne	estival	C4	erecto	30,0	10,0	7,5	13,3				
<i>Axonopus siccus</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	70,0	22,5	4,5	50,0				
<i>Axonopus suffultus</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	80,0	35,0	4,0	87,5	1,5		-0,333	
<i>Cenchrus echinatus</i>	Ruderal	anual	estival	C4	erecto	52,5	14,5	6,5	22,3				
<i>Cenchrus incertus</i>	Ruderal	?	estival	C4	erecto	42,5	10,0	4,0	25,0	2,2			
<i>Cenchrus myosuroides</i>	Ruderal	perenne	estival	C4	erecto	125,0	25,0	8,5	29,4				

Subfamilia / Tribu / Especie	hábitat	ciclo de vida	período de crec.	metabolismo	hábito de la caña	longitud de caña (cm)	largo lamina (cm)	ancho lamina (mm)	largo/ ancho lamina	long. cariopse (mm)	cleistogamia	IRP	consist. resp. al pastoreo
<i>Digitaria aequiglumis</i>	Pastizal	anual	estival	C4	erecto	30,0	6,0	2,5	24,0		si		
<i>Digitaria bicornis</i>	Pastizal	anual	estival	C4		32,5	6,5	5,0	13,0	2,3			
<i>Digitaria californica</i>	Variable	perenne	estival	C4	erecto	75,0	7,0	3,5	20,0				
<i>Digitaria ciliaris</i>	Ruderal	anual	estival	C4		60,0	14,0	6,5	21,5				
<i>Digitaria cuyabensis</i>	Pastizal	?	estival	C4	erecto	75,0	10,0	4,0	25,0	1,3	si		
<i>Digitaria enodis</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		22,5	9,0	1,0	90,0	2,0			
<i>Digitaria eriostachya</i>	Pastizal	anual	estival	C4		60,0	6,0	5,0	12,0	1,0			
<i>Digitaria insularis</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	95,0	26,0	11,0	23,6				
<i>Digitaria lanuginosa</i>	Pastizal	anual	estival	C4		37,5	12,5	2,5	50,0		si		
<i>Digitaria phaeothrix</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		135,0	25,0	3,0	83,3	2,0			
<i>Digitaria sellowii</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	105,0	11,0	5,0	22,0	1,7			
<i>Echinochloa colona</i>	Ruderal	anual	estival	C4		55,0	17,5	5,0	35,0				
<i>Echinochloa crus-galli</i>	Ruderal	anual	estival	C4		75,0	21,5	14,0	15,4	1,8			
<i>Echinochloa cruspavonis</i>	Variable	anual	estival	C4		125,0	37,5	15,0	25,0	1,4			
<i>Echinochloa helodes</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		80,0	18,8	8,5	22,1				
<i>Echinochloa polystachya</i>	Hidrófilo	perenne	estival	C4		200,0	37,5	27,5	13,6				
<i>Eriochloa montevidensis</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	65,0	10,0	4,5	22,2	1,6			
<i>Eriochloa punctata</i>	Variable	perenne	estival	C4	erecto	80,0	30,0	7,0	42,9	1,6			
<i>Homolepis glutinosa</i>	Bosque	perenne	estival	C3		150,0	32,5	20,0	16,3				
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	Hidrófilo	perenne	estival	C3		275,0	24,0	20,0	12,0				
<i>Ichnanthus pallens</i>	Bosque	perenne	estival	C3	postrado	40,0	5,5	17,5	3,1				
<i>Leptocoryphium lanatum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	75,0	30,0	2,5	120,0	2,2		0,384	
<i>Oplismenus najada</i>	Hidrófilo	perenne	estival	C3	postrado	45,0	8,5	18,5	4,6				
<i>Oplismenus hirtellus</i>	Bosque	perenne	estival	C3	postrado	57,5	7,0	12,0	5,8				
<i>Panicum bergii</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		45,0	23,5	3,5	67,1	1,2			
<i>Panicum chaseae</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		40,0	17,3	2,5	69,0				
<i>Panicum dichotomiflorum</i>	Bosq./Hdro.	anual	estival	C4		150,0	31,0	7,5	41,3				
<i>Panicum elephantipes</i>	Hidrófilo	perenne	estival	C4		120,0	42,0	15,5	27,1				
<i>Panicum glabripes</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	100,0	35,0	4,5	77,8				
<i>Panicum gouinii</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	30,0	8,8	3,0	29,2	1,5			
<i>Panicum grumosum</i>	Hidrófilo	perenne	estival	C3	erecto	165,0	29,0	18,0	16,1	1,2			
<i>Panicum hylaeicum</i>	Bosque	anual	estival	C3		150,0	16,5	20,0	8,3	0,9			
<i>Panicum missionum</i>	Bosque	perenne	estival	C3		75,0	8,0	8,0	10,0				
<i>Panicum olyroides</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		75,0	50,0	6,0	83,3				

Subfamilia / Tribu / Especie	hábitat	ciclo de vida	período de crec.	metabolismo	hábito de la caña	longitud de caña (cm)	largo lamina (cm)	ancho lamina (mm)	largo/ ancho lamina	long. cariopse (mm)	cleistogamia	IRP	consist. resp. al pastoreo
<i>Panicum ovuliferum</i>	Bosque	perenne	estival	C3		80,0	8,8	10,0	8,8		si		
<i>Panicum peladoense</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	40,0	14,5	3,0	48,3	1,3			
<i>Panicum pernambucense</i>	Bosq./Hdro.	perenne	estival	C3		250,0	38,5	14,0	27,5	1,0			
<i>Panicum prionitis</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		150,0	125,0	10,5	119,0	1,1			
<i>Panicum racemosum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		50,0	33,0	2,1	161,0				
<i>Panicum sabulorum</i>	Pastizal	perenne	estival	C3		75,0	5,0	8,0	6,3	1,5	si	0,091	
<i>Panicum schwackeanum</i>	Pastizal	perenne	estival	C3		40,0	4,0	7,5	5,3				
<i>Panicum sellowii</i>	Bosque	perenne	estival	C3		125,0	9,0	12,5	7,2	1,2			
<i>Panicum trichanthum</i>	Bosque	perenne	estival	C3		125,0	9,3	15,5	6,0	0,8			
<i>Panicum tricholaenoides</i>	Variable	perenne	estival	C4		175,0	30,0	7,0	42,9				
<i>Panicum validum</i>	Bosque	perenne	estival	C4		90,0	63,5	10,0	63,5				
<i>Paspalidium geminatum</i>	Hidrófilo	perenne	estival	C4	postrado	95,0	20,0	7,5	26,7				
<i>Paspalum alnum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		37,5	17,5	3,5	50,0				
<i>Paspalum arundinaceum</i>		perenne		C4	erecto	112,5	42,5	6,0	70,8				
<i>Paspalum coryphaeum</i>	Pastizal	perenne		C4	erecto	232,5	40,0	11,5	34,8				
<i>Paspalum cromyrorhizon</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	60,0	22,5	3,5	64,3				
<i>Paspalum dilatatum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		110,0	25,5	7,5	34,0	1,9		0,258	
<i>Paspalum distichum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		34,0	8,5	5,0	17,0				
<i>Paspalum durifolium</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	175,0	40,0	6,0	66,7				
<i>Paspalum equitans</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		100,0		8,0					
<i>Paspalum erianthum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	87,5	17,5	7,0	25,0				
<i>Paspalum exaltatum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	175,0	37,5	7,5	50,0				
<i>Paspalum falcatum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	105,0	21,5	5,0	43,0				
<i>Paspalum guenoarum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		140,0	30,0	12,0	25,0				
<i>Paspalum haumanii</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	275,0	125,0	13,0	96,2				
<i>Paspalum inaequivalve</i>	Bosque	perenne	estival	C4		20,0	11,0	7,5	14,7	1,0			
<i>Paspalum indecorum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		32,5	11,0	4,5	24,4				
<i>Paspalum intermedium</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		150,0	45,0	11,5	39,1	1,8			
<i>Paspalum ionanthum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		27,5	6,5	3,5	18,6				
<i>Paspalum juergensii</i>	Bosque	perenne	estival	C4		90,0	20,0	14,0	14,3				
<i>Paspalum lividum</i>	Pastizal	?	estival	C4		70,0	21,5	3,5	61,4				
<i>Paspalum maculosum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		75,0	18,5	2,0	92,5				
<i>Paspalum modestum</i>	Hidrófilo	perenne	estival	C4		30,0	15,0	8,0	18,8	2,0			
<i>Paspalum nicorae</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		45,0	12,0	4,5	26,7	1,8			

Subfamilia / Tribu / Especie	hábitat	ciclo de vida	período de crec.	metabolismo	hábito de la caña	longitud de caña (cm)	largo lamina (cm)	ancho lamina (mm)	largo/ ancho lamina	long. cariopse (mm)	cleistogamia	IRP	consist. resp. al pastoreo
<i>Paspalum notatum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		32,5	16,0	6,5	24,6	2,3		0,905	creciente
<i>Paspalum paniculatum</i>	Bosque	perenne	estival	C4		122,5	29,5	15,5	19,0				
<i>Paspalum pauciciliatum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		75,0	19,0	8,0	23,8				
<i>Paspalum plicatulum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	75,0	22,5	4,5	50,0	2,0		-0,492	decrec.
<i>Paspalum polyphyllum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	52,5	5,3	5,0	10,5				
<i>Paspalum pumilum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		25,0	7,5	5,0	15,0				
<i>Paspalum quadrifarium</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		135,0	27,5	6,5	42,3	1,6		-0,500	
<i>Paspalum repens</i>	Hidrófilo	perenne	estival	C4	postrado	125,0	15,0	13,5	11,1				
<i>Paspalum rufum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	140,0	52,5	7,0	75,0	2,2			
<i>Paspalum simplex</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		85,0		3,5					
<i>Paspalum stellatum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	60,0	16,5	2,5	66,0				
<i>Paspalum unispicatum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		65,0	20,0	11,5	17,4				
<i>Paspalum urvillei</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		165,0	25,0	9,0	27,8	1,4			
<i>Paspalum vaginatum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		34,0	8,8	5,5	15,9				
<i>Paspalum yaguaronense</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	67,5	20,0	6,0	33,3				
<i>Pennisetum latifolium</i>	Bosque	perenne	estival	C4		225,0	52,5	32,5	16,2				
<i>Pennisetum nervosum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		200,0	35,0	8,0	43,8				
<i>Pseudechinolaena polystachya</i>	Bosque	anual	estival	C3	postrado	30,0	4,5	11,5	3,9				
<i>Sacciolepis vilvoides</i>	Pastizal	anual	estival	C3		34,0	12,0	4,0	30,0				
<i>Setaria fiebrigii</i>	Variable	perenne	estival	C4	erecto	63,0	15,0	3,0	50,0	1,0			
<i>Setaria globulifera</i>	Variable	perenne	estival	C4		150,0	37,5	7,0	53,6				
<i>Setaria lachnea</i>	Bosque	perenne	estival	C4	erecto	105,0	23,5	16,0	14,7	1,2			
<i>Setaria pampeana</i>		perenne	estival	C4	erecto	35,0	15,0	3,5	42,9	1,1			
<i>Setaria parodii</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		95,0	25,0	5,0	50,0				
<i>Setaria parviflora</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	70,0	20,0	4,5	44,4	1,7		0,017	
<i>Setaria rosenfurtii</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	erecto	52,5	18,5	4,5	41,1				
<i>Setaria vaginata</i>	Pastizal	perenne	estival	C4		75,0	24,0	6,0	40,0			0,572	
<i>Steinchisma decipiens</i>	Pastizal	perenne	estival	C3/C4	erecto	60,0	11,0	4,0	27,5				
<i>Steinchisma hians</i>	Pastizal	perenne	estival	C3/C4	erecto	47,5	12,0	3,5	34,3	1,4		0,291	
<i>Steinchisma laxa</i>	Bosque	?	estival	C3		90,0	18,3	9,5	19,2	0,9			
<i>Stenotaphrum secundatum</i>	Pastizal	perenne	estival	C4	postrado	20,0	8,5	6,5	13,1			0,197	
<i>Urochloa adspersa</i>		anual		C4		65,0	10,0	14,0	7,1				
<i>Urochloa plantaginea</i>	Ruderal	anual	estival	C4		70,0	12,5	9,5	13,2				
<i>Urochloa platyphylla</i>	Ruderal	anual	estival	C4		55,0	8,0	9,5	8,4	1,8	si		

Subfamilia / Tribu / Especie	hábitat	ciclo de vida	período de crec.	metabolismo	hábito de la caña	longitud de caña (cm)	largo lamina (cm)	ancho lamina (mm)	largo/ ancho lamina	long. cariopse (mm)	cleistogamia	IRP	consist. resp. al pastoreo
<b>Pharoideae</b>													
<b>Phareae</b>													
<i>Pharus lappulaceus</i>	Bosque	perenne	estival	C3	erecto	75,0	16,5	40,0	4,1				
<b>Pooideae</b>													
<b>Bromeae</b>													
<i>Bromus auleticus</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		80,0	47,5	3,5	135,7	0,8		-1,000	decrec.
<i>Bromus brachyantherus</i>	Bosque	perenne	invernal	C3		55,0	25,0	6,0	41,7	7,5			
<i>Bromus catharticus</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	90,0	20,0	5,5	36,4		si		
<b>Meliceae</b>													
<i>Glyceria multiflora</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		50,0	20,0	9,5	21,1	2,0			
<i>Melica argyrea</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	41,0	8,0	1,5	53,3	1,7			
<i>Melica brasiliana</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		45,0	10,0	6,3	16,0	3,3		-0,318	decrec.
<i>Melica brevicoronata</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	75,0	15,0	2,0	75,0	3,0			
<i>Melica eremophila</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	40,0	5,3	2,5	21,0	3,0			
<i>Melica hyalina</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	75,0	12,0	4,5	26,7	2,7			
<i>Melica macra</i>	Variable	perenne	invernal	C3	erecto	60,0	12,0	2,5	48,0	2,3			
<i>Melica parodiana</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	40,0	7,0	2,8	25,5	3,0			
<i>Melica sarmentosa</i>	Bosque	perenne	invernal	C3		275,0	13,0	3,8	34,7	2,0			
<i>Melica tenuis</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	90,0	12,5	1,8	71,4	1,9			
<b>Poeae</b>													
<i>Agrostis lenis</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		60,0	8,5	2,0	42,5	0,9			
<i>Agrostis montevidensis</i>	Pastizal	?	invernal	C3	erecto	50,0	6,0	2,5	24,0				
<i>Alopecurus bonariensis</i>	Pastizal	anual	invernal	C3		17,5	4,5	2,8	16,4	1,4			
<i>Briza calotheca</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	105,0	19,5	6,0	32,5	1,6			
<i>Briza lamarckiana</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	50,0	10,5	1,8	60,0	1,2			
<i>Briza macrostachya</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3			20,0	3,5	57,1				
<i>Briza rufa</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	60,0	15,5	7,5	20,7	1,2		-1,000	
<i>Briza uniolae</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	90,0	18,0	6,0	30,0	1,4			
<i>Bromidium hygrometricum</i>	Pastizal	anual	invernal	C3	erecto	35,0	14,0	2,5	56,0	1,5			
<i>Bromidium tandilense</i>	Pastizal	anual	invernal	C3	erecto	22,5	4,5	2,5	18,0	1,3			
<i>Calamagrostis alba</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	60,0	9,5	4,5	21,1			-1,000	
<i>Calamagrostis longearistata</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		60,0	14,0	5,0	28,0				
<i>Calamagrostis viridiflavescens</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	95,0	23,5	5,0	47,0	2,5		-0,822	decrec.

Subfamilia / Tribu / Especie	hábitat	ciclo de vida	período de crec.	meta-bolismo	hábito de la caña	longitud de caña (cm)	largo lamina (cm)	ancho lamina (mm)	largo/ ancho lamina	long. cariopse (mm)	cleistogamia	IRP	consist. resp. al pastoreo
<i>Calotheca brizoides</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	45,0	11,0	1,3	88,0	1,9			
<i>Chaetotropis chilensis</i>	Pastizal	anual	invernal	C3		90,0	25,0	7,0	35,7	1,3			
<i>Chaetotropis elongata</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	80,0	22,5	9,5	23,7				
<i>Chaetotropis imberbis</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		47,5	12,5	5,0	25,0	1,5			
<i>Chaetotropis parvula</i>	Pastizal	anual	invernal	C3	erecto	7,5	2,0	1,0	20,0				
<i>Chascolytrum erectum</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	18,5	15,0	3,0	50,0	2,0			
<i>Chascolytrum parodianum</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	65,0	32,5	1,8	185,7				
<i>Chascolytrum subaristatum</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	45,0	15,5	2,8	56,4	1,3		-0,285	
<i>Erianthecium bulbosum</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		37,5	15,0	4,0	37,5				
<i>Festuca fimbriata</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		150,0	40,0	7,5	53,3				
<i>Helictotrichon quadridentulum</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	87,5	19,0	3,0	63,3		si		
<i>Helictotrichon scabrivalve</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	70,0	20,0	3,5	57,1	3,0	si		
<i>Koeleria permollis</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	30,0		0,8					
<i>Microbriza poimorpha</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		60,0	15,0	2,0	75,0	1,1		-0,333	
<i>Phalaris angusta</i>	Pastizal	anual	invernal	C3		110,0	15,0	8,0	18,8	1,5			
<i>Phalaris platensis</i>	Pastizal	anual	invernal	C3		30,0	7,5	4,0	18,8	1,8			
<i>Poa arechavaletae</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	70,0	22,5	5,5	40,9	1,8			
<i>Poa bonariensis</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		50,0	22,5	4,0	56,3				
<i>Poa lanigera</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		45,0	40,0	2,8	145,5			-1,000	
<i>Poa lanuginosa</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		45,0	25,0	3,0	83,3	2,1			
<i>Poa megalantha</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		80,0	40,0	6,5	61,5				
<i>Poa montevidensis</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		50,0	22,5	4,0	56,3				
<i>Poa pilcomayensis</i>	Variable	perenne	invernal	C3		45,0	40,0	2,8	145,5				
<i>Poa resinulosa</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	22,5	17,5	0,8	233,3	2,0			
<i>Poa uruguayensis</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	45,0	12,5	1,5	83,3				
<i>Puccinellia glaucescens</i>	Hidrófilo	?	invernal	C3		42,5		0,8		1,9			
<i>Rhombolytrum monandrum</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		60,0	15,0	3,0	50,0				
<i>Vulpia australis</i>	Pastizal	anual	invernal	C3	erecto	12,5	10,5	1,3	84,0	3,3		0,838	creciente
<b>Stipeae</b>													
<i>Jarava brachychaeta</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	65,0	21,5	1,8	122,9	2,5	si		
<i>Jarava caudata</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	77,5	47,5	4,5	105,6	3,0	si		
<i>Jarava juncoides</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	42,5	7,5	0,6	125,0	4,5			
<i>Jarava plumosa</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	52,5	10,0	1,5	66,7	4,5		-0,161	
<i>Jarava subnitida</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	67,5	16,5	2,8	60,0	6,8	si		

Subfamilia / Tribu / Especie	hábitat	ciclo de vida	período de crec.	metabolismo	hábito de la caña	longitud de caña (cm)	largo lamina (cm)	ancho lamina (mm)	largo/ ancho lamina	long. cariopse (mm)	cleistogamia	IRP	consist. resp. al pastoreo
<i>Nassella airoides</i>	Bosque	perenne	invernal	C3	erecto	80,0	30,0	3,0	100,0	1,9			
<i>Nassella archavaletae</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	62,5	25,0	3,0	83,3	13,5			
<i>Nassella burkartii</i>		perenne		C3	erecto	105,0	18,0	3,5	51,4	4,5			
<i>Nassella charruana</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	52,5	12,5	0,8	166,7	3,5		-0,023	
<i>Nassella clarazii</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	70,0	13,5	2,3	60,0	6,5			
<i>Nassella crassiflora</i>		perenne	invernal	C3	erecto	85,0	40,0	5,0	80,0	7,8			
<i>Nassella curamalalensis</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	42,5	17,5	0,4	500,0		si		
<i>Nassella entrerriensis</i>	Bosque	perenne	invernal	C3		45,0	20,0	0,8	266,7		si		
<i>Nassella filiculmis</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	57,5	30,0	0,4	750,0	4,0			
<i>Nassella formicarum</i>		perenne	invernal	C3	erecto	60,0	22,5	1,8	128,6	2,7			
<i>Nassella hyalina</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	72,5	17,0	4,3	40,0	2,1	si		
<i>Nassella juergensii</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		40,0	20,0	1,5	133,3	2,8			
<i>Nassella leptocoronata</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	60,0	12,5	2,0	62,5	6,8	si		
<i>Nassella longicoronata</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	60,0	12,5	1,8	71,4	4,0	si		
<i>Nassella longiglumis</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		55,0	15,0	1,8	85,7	6,5	si		
<i>Nassella megapotamia</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	100,0	45,0	10,0	45,0	2,9		-0,559	
<i>Nassella melanosperma</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	60,0	18,5	0,8	246,7	7,3			
<i>Nassella neesiana</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	65,0	17,5	3,8	46,7	8,8	si	-0,141	
<i>Nassella pauciciliata</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	100,0	45,0	10,0	45,0	6,2		0,798	
<i>Nassella philippii</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	70,0	17,5	1,9	92,1	2,2	si		
<i>Nassella poeppigiana</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	75,0	20,0	6,5	30,8	5,0			
<i>Nassella quinqueciliata</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	60,0	25,0	2,0	125,0				
<i>Nassella rosenfurtii</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	55,0	9,0	1,0	90,0		si		
<i>Nassella spgazzinii</i>	Arenal	perenne	invernal	C3	erecto	112,5	22,5	4,0	56,3	6,3			
<i>Nassella tenuiculmis</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	70,0	15,0	0,8	187,5				
<i>Nassella torquata</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		32,5	11,3	0,5	225,0		si		
<i>Nassella trichotoma</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		40,0	30,0	0,4	857,1	1,2			
<i>Piptochaetium bicolor</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	65,0	18,5	1,5	123,3			-0,897	
<i>Piptochaetium calvescens</i>		perenne	invernal	C3	erecto	35,0	7,5	0,5	150,0				
<i>Piptochaetium confusum</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	110,0	32,5	1,8	185,7	5,0			
<i>Piptochaetium cucullatum</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		25,0	5,5	0,5	110,0				
<i>Piptochaetium hackelii</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	80,0	22,5	1,3	180,0	6,0	si		
<i>Piptochaetium jubatum</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	50,0	17,5	0,5	350,0		si		
<i>Piptochaetium lasianthum</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		50,0	22,5	0,5	450,0	1,8			

Subfamilia / Tribu / Especie	hábitat	ciclo de vida	período de crec.	meta-bolismo	hábito de la caña	longitud de caña (cm)	largo lamina (cm)	ancho lamina (mm)	largo/ ancho lamina	long. cariopse (mm)	cleistogamia	IRP	consist. resp. al pastoreo
<i>Piptochaetium lepopodum</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		30,0	12,5	0,5	250,0				
<i>Piptochaetium medium</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	60,0	11,3	1,8	64,3				
<i>Piptochaetium montevidense</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		46,5	10,0	0,5	200,0	0,7		0,487	creciente
<i>Piptochaetium panicoides</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	27,5	10,0	0,5	200,0				
<i>Piptochaetium ruprechtianum</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	115,0	32,5	1,5	216,7	4,0			
<i>Piptochaetium stipoides</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3		41,0	17,5	2,0	87,5	1,7		-0,561	decrec.
<i>Piptochaetium uruguense</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	55,0	30,0	1,8	171,4	1,7			
<i>Stipa filifolia</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto		30,0	0,4	750,0				
<b>Triticeae</b>													
<i>Elymus scabrifolius</i>	Pastizal	perenne	estival	C3	erecto	150,0	17,5	3,5	50,0	6,0			
<i>Hordeum euclaston</i>	Pastizal	anual	invernal	C3		55,0	6,5	2,5	26,0	2,8			
<i>Hordeum flexuosum</i>	Pastizal	?	invernal	C3	erecto	32,5	7,5	2,0	37,5	3,0			
<i>Hordeum stenostachys</i>	Pastizal	perenne	invernal	C3	erecto	90,0	13,0	4,5	28,9				