



UNIVERSIDAD  
DE LA REPÚBLICA  
URUGUAY

# **ESTUDIO DE LA ESTRUCTURA Y EL FUNCIONAMIENTO DE LOS PASTIZALES NATURALES DE LAS LOMADAS Y COLINAS DEL ESTE**

Marcello Adolfo MARTINELLI VARELA

Magíster en Ciencias Agrarias  
opción Ciencias Vegetales

Mayo 2021

Tesis aprobada por el tribunal integrado por Ing Agr (PhD) Gervasio Piñeiro, Ing. Agr. (Dr.) Martín Jaurena e Ing. Agr. (Dra.) Amabelia del Pino el 6 de mayo 2021. Autor: Ing. Agr. Marcello Adolfo Martinelli Varela. Director Lic. Dr. Felipe Lezama, co-director Lic. Dr. Santiago Baeza

Este trabajo está dedicado con mucho cariño al Pechu...

un insólito compañero en este trabajo, gran responsable en la calidad final del mismo, fotógrafo y agrostólogo como pocos y un acompañante de ruta e interlocutor de viajes capaz de sobrellevar y/o generar las charlas más verosímiles como insignificantes.

A él, a sus códigos de amistad y su alegría ¡un abrazo enorme y salute!

## **AGRADECIMIENTOS**

A Felipe y Santiago por la oportunidad, la orientación y el acompañamiento durante el trabajo.

A la lista enorme de productores y contactos que me abrieron las puertas o me facilitaron los caminos para llegar a quienes me podían abrir sus puertas y permitirme realizar el trabajo de campo en sus casas.

Al Enano, Martín, Bruno, Gero y algún otro que estiró su mano y sudor para ver pastos y recorrer campos.

A la Facultad de Agronomía por la posibilidad de continuar mi formación y a la ANII por la financiación y hacer posible el dedicarme a este trabajo.

Al grupo de ecología de pastoreo de FAGRO, principalmente al Nacho, Vari y Pablo por el apoyo y el aguante en estos años.

A los amigos (MCU) que siempre están.

A mi familia (a mi madre por mostrarme otros caminos posibles) por el apoyo permanente y el estímulo a continuar por estos caminos de formación.

A Vicky y a Emi por el apoyo infinito, el aguante y la paciencia inmensa y a Joaqui por la motivación.....

## TABLA DE CONTENIDO

	página
PÁGINA DE APROBACIÓN .....	II
AGRADECIMIENTOS .....	IV
RESUMEN .....	VIII
SUMMARY .....	IX
<b>1. <u>INTRODUCCIÓN</u></b> .....	1
<b>1.1 OBJETIVOS E HIPÓTESIS</b> .....	3
<b>1.2. MARCO CONCEPTUAL</b> .....	4
<b>1.2.1 <u>Heterogeneidad de la vegetación</u></b> .....	4
<b>1.2.1.1 Escala de observación y controles de la heterogeneidad</b> .....	6
<b>1.2.2 <u>Diversidad de la vegetación y su funcionamiento</u></b> ...	10
<b>2. <u>DESCRIPCIÓN DE LA HETEROGENEIDAD DE LOS PASTIZALES DE LA ZONA DE “LOMADAS Y COLINAS DEL ESTE”</u></b> .....	13
<b>2.1 DESCRIPTION OF THE “LOMADAS Y COLINAS DEL ESTE” PLANT COMMUNITIES</b> .....	13
<b>2.2 RESUMEN</b> .....	14
<b>2.3 INTRODUCCIÓN</b> .....	15
<b>2.4 MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	18
<b>2.4.1 <u>Área de estudio</u></b> .....	18
<b>2.4.2 <u>Obtención de datos</u></b> .....	20
<b>2.4.3 <u>Determinaciones y análisis</u></b> .....	22
<b>2.5 RESULTADOS</b> .....	24
<b>2.5.1 <u>Características florísticas generales</u></b> .....	24
<b>2.5.2 <u>Identificación de agrupamientos de especies</u></b> .....	26
<b>2.5.3 <u>Caracterización de atributos estructurales según</u></b>	

<u>comunidad</u> .....	33
2.5.4 <u>Características de los suelos de los agrupamientos</u>	37
2.6 DISCUSIÓN .....	40
2.7 CONCLUSIONES .....	45
2.8 BIBLIOGRAFÍA .....	45
<b><u>3. FUNCIONAMIENTO DE LAS COMUNIDADES DE PASTIZAL EN LAS LOMADAS Y COLINAS DEL ESTE Y SU RELACIÓN CON LA DIVERSIDAD</u></b> .....	52
3.1 EASTERN HILLS GRASSLAND COMMUNITIES FUNCTIONING AND THEIR RELATIONSHIP WITH DIVERSITY	52
3.2 RESUMEN .....	53
3.3 INTRODUCCIÓN .....	54
3.4 MATERIALES Y MÉTODOS .....	57
3.4.1 <u>Área de estudio</u> .....	57
3.4.2 <u>Obtención de datos</u> .....	57
3.4.3 <u>Análisis del funcionamiento de las comunidades ...</u>	58
3.4.4 <u>Relación entre funcionamiento y diversidad</u> .....	59
3.5 RESULTADOS .....	60
3.5.1 <u>Funcionamiento de las comunidades de pastizales .</u>	61
3.5.2 <u>Relaciones entre diversidad y productividad de las comunidades</u> .....	64
3.6 DISCUSIÓN .....	66
3.6.1 <u>Funcionamiento de las comunidades de pastizal ....</u>	67
3.6.2 <u>Relaciones entre el funcionamiento ecosistémico y la diversidad</u> .....	69
3.7 BIBLIOGRAFÍA .....	71
<b><u>4. DISCUSION GENERAL</u></b> .....	77

<b>5. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>.....</b>	<b>79</b>
------------------------------------	-----------

## RESUMEN

En general se acepta que el campo natural (CN) y su alta diversidad, representa una base de alta estabilidad para la ganadería. El manejo de los recursos forrajeros, requiere conocimiento de su heterogeneidad. Dado que los atributos funcionales suelen responder más rápido a los cambios en las condiciones ambientales debido a la inercia en la respuesta de los atributos estructurales, la productividad primaria neta aérea (PPNA) es un indicador clave para monitorear los ecosistemas. El objetivo es describir la heterogeneidad florística del CN de las Lomadas y Colinas del Este y analizar el funcionamiento de las comunidades descritas en términos del índice de vegetación normalizado (IVN) (estimador de la PPNA) de los últimos quince años. Dos hipótesis centrales guían este trabajo; primero, las comunidades se relacionan a las características edáficas y topográficas que se presenten. Segundo, la variación en la magnitud y estacionalidad del IVN y su estabilidad frente a eventos extremos en sistemas de CN, está explicada por la variación en características estructurales (estratos, grupos funcionales de plantas, riqueza, entre otras) de las comunidades. Se realizaron 69 censos fitosociológicos para identificar agrupamientos de especies y se utilizaron series temporales de IVN para la caracterización funcional de 48 stands de vegetación. Se describen tres agrupamientos vegetales, y se relacionan con diferentes variables edáficas. El funcionamiento de esos agrupamientos, si bien es similar en su dinámica presenta diferencias tanto intraanuales como interanuales. Si bien no se encontraron relaciones claras entre la diversidad y la productividad y estabilidad del CN al analizar todos los datos juntos, las relaciones fueron fuertes en la comunidad más xérica cuando se analizaron las comunidades por separado, evidenciando mayor productividad y estabilidad a medida que aumenta la diversidad.

Palabras claves: pastizal nativo, diversidad de pastizal, estabilidad de IVN, comunidades vegetales en pastizales.



# **STUDY OF THE STRUCTURE AND FUNCTIONING OF THE NATURAL GRASSLANDS OF THE EASTERN HILLS**

## **SUMMARY**

It is generally accepted that the natural grassland (NG) and its high diversity represent a highly stable base for livestock farming. The management of forage resources requires knowledge of their heterogeneity. Since functional attributes tend to respond faster to changes in environmental conditions due to the inertia in the response of structural attributes, aboveground net primary productivity (ANPP) is a key indicator to monitor ecosystems. The objective is to describe the floristic heterogeneity of the NG of the Eastern Hills and to analyze the functioning of the described communities in terms of the normalized vegetation index (NVI) (ANPP estimator) of the last fifteen years. Two central hypotheses guide this work; first, the communities are related to the edaphic and topographic characteristics present. Second, the variation in the magnitude and seasonality of the IVN and its stability in the face of extreme events in NG systems is explained by the variation in structural characteristics (strata, plant functional groups, richness, among others) of the communities. Sixty-nine phytosociological censuses were conducted to identify census clusters and IVN time series were used for the functional characterization of 48 vegetation stands. Three plant groupings are described and related to different edaphic variables. The functioning of these clusters, although similar in their dynamics, presents differences both intra-annually and inter-annually. Although no clear relationships were found between diversity and productivity and stability when analyzing all the data together, the relationships were strong in the most xeric community. this cluster showed higher functioning and stability as diversity increased.

Key words: native grassland, grassland diversity, IVN stability, grassland plant communities.

## **1. INTRODUCCIÓN**

Los pastizales representan el tipo de cobertura terrestre más extenso del mundo (Briske, 2017), ocupando una cuarta parte de la superficie terrestre (Lemaire et al., 2011; Gibson, 2009). En base a su extensión y heterogeneidad, brindan numerosos servicios ecosistémicos que incluyen altos niveles de biodiversidad, secuestro de carbono y valores culturales, además de un importante rol para la actividad humana en los servicios de aprovisionamiento de alimentos, fibra y combustible (Briske, 2017).

En América del Sur, los pastizales del Río de la Plata se extienden a través de unos 700.000 km<sup>2</sup>, representando una de las zonas de pastizales determinados climáticamente más extensas del mundo. Esta zona de pastizales se presenta como el principal componente de pastizales templados y subtropicales de Sudamérica presentando gran riqueza de flora y fauna, amenazada debido a los cambios en el uso del suelo (Baldi et al., 2006; Baeza y Paruelo, 2018; Baeza y Paruelo, 2020). La región está compuesta por dos subregiones: las Pampas (centro-este de Argentina) y los Campos (Uruguay, sur de Brasil y este de Argentina) (Soriano, 1992).

El territorio de Uruguay se ubica íntegramente dentro de la región de pastizales del Río de la Plata y dentro de ella en la subregión de Campos. En esta ocurren importantes cambios fisonómicos y/o florísticos que llevan a la división de la subregión, quedando conformada por las subzonas de los Campos del Sur y Campos del Norte (Soriano, 1992).

Los pastizales naturales son el tipo de vegetación dominante en el Uruguay, además de su importancia en cuanto a superficie representan un recurso de relevancia económica. La superficie de pastizales naturales y semi naturales en Uruguay (incluyendo en estos últimos las áreas de campo mejorado tanto por el agregado de fertilizante como de semillas) cubre 11.201.212 ha que representan el 68,5% del área agropecuaria del país (DIEA, 2011). Dentro

de esa área, el pastizal nativo (o campo natural – CN) ocupa una superficie de 10.517.836 ha equivalente al 64,3% de la superficie agropecuaria (DIEA, 2011), en donde se sustenta la actividad vacuna y ovina del país.

Los pastizales naturales son la base alimenticia de la ganadería del Uruguay, teniendo participación preponderante en las fases de cría, recria (vacuna y ovina) y en la producción de lana. La ganadería es uno de los rubros principales de la agropecuaria nacional. Esta ocupa una superficie de 12,579 millones ha (en torno al 75% de la superficie agropecuaria del país) e involucra a un poco más de 43.000 productores (DIEA, 2019). Dentro de estos, más de la mitad se dedica a la cría, nucleando a su vez un gran número de pequeños productores familiares quienes utilizan este recurso para la producción ganadera. Por tal motivo, este recurso tiene un papel importante tanto en la generación de divisas en el país, como factor socio-cultural en la población rural.

Según Paruelo et al. (2004), Uruguay es uno de los casos donde es especialmente importante entender la dinámica de la productividad primaria y sus principales controles, debido a su importancia en la economía nacional. La misma depende directamente de la producción de biomasa (en forma de granos, madera, frutos, etc.) o de pasturas para alimento del ganado (producción secundaria). Basado en que gran parte de la economía gira en torno al sector agropecuario, la productividad primaria es uno de los atributos clave en el funcionamiento de los ecosistemas ya que determina la cantidad de energía disponible para los niveles tróficos subsiguientes (Odum, 1971).

Si partimos de la base que, los pastizales naturales se estructuran en base a diversas comunidades vegetales y que estas no sólo difieren en su composición florística sino también en sus características estructurales y funcionales; entonces la productividad y estabilidad de las mismas podría ser diferente. De esto se infiere que, su uso y manejo debería adaptarse a las

características particulares y ambientales a las que son determinadas cada comunidad (Perelman et al., 2005). El presente trabajo busca aportar información a escala de potrero, la que es de importancia ya que esta puede ser utilizada en la toma de decisiones del manejo predial.

## **1.1 OBJETIVOS E HIPÓTESIS**

El objetivo general del presente trabajo es caracterizar estructural y funcionalmente las comunidades vegetales de los pastizales naturales de las Lomadas y Colinas del Este.

Para ello se plantean los siguientes objetivos específicos:

- Identificar las comunidades de pastizales predominantes de la zona y describirlas en términos de sus características estructurales (altura de la vegetación, número de estratos, números de especies, características -ciclos- de las especies que la componen).
- Relacionar las comunidades descritas con las características edáficas (textura, materia orgánica, pH) que presenten.
- Caracterizar funcionalmente las comunidades a partir de la marcha estacional del índice de vegetación normalizada (IVN), representara su dinámica inter anual e intra anual.
- Explorar las relaciones entre la diversidad de estas comunidades y la magnitud y estabilidad del IVN.

Se plantea la hipótesis de que los pastizales están conformados por diferentes comunidades vegetales, producto de los diferentes arreglos de especies, las que se presentan en función de las características de los suelos y la topografía. Una segunda hipótesis es que cada tipo de comunidad presenta una particular dinámica de funcionamiento (producción

de biomasa), la cual está estrechamente vinculada a las especies que componen la comunidad debido a que éstas presentan diferencias entre sí en términos de estrategia de capturas de recursos. La tercera hipótesis planteada, es que existe una relación estrecha entre diversidad y funcionamiento, resultando en que las comunidades de mayor diversidad presentan mayor producción y mayor estabilidad de la misma.

## **1.2 MARCO CONCEPTUAL**

### **1.2.1 Heterogeneidad de la vegetación**

A lo largo de la superficie terrestre la vegetación se presenta en forma no uniforme, observándose diferencias de un lugar a otro en el paisaje. En ecología, el concepto de heterogeneidad adquirió diversos significados en función del nivel de organización considerado y los métodos utilizados. Según Ewald (2003) la heterogeneidad vegetal puede verse como un mosaico de unidades homogéneas, basándose en el concepto de stand para su descripción. En este sentido, un stand hace referencia a parches de vegetación tratados como unidades para su descripción, que son estructural y ambientalmente homogéneos (Lezama et al., 2011).

En los pastizales naturales se observan diferencias en la presencia y ausencia de especies que lo componen y en su abundancia relativa de un lugar a otro del paisaje (Chaneton, 2005). Esta heterogeneidad en la composición florística no es producto del azar, sino que expresa la respuesta de las poblaciones vegetales a variaciones espaciales de diversos factores ambientales, tanto bióticos como abióticos (Batista et al., 2005). Dentro de la ecología vegetal es la fitosociología la sub disciplina encargada del reconocimiento y caracterización de las comunidades vegetales (Ewald, 2003). Esta se basa en el estudio de la aparición de especies en forma conjunta mediante la comparación de censos de vegetación, los que dan

como resultado una tabla fitosociológica de donde se desprenden las comunidades resultantes. Mediante los estudios fitosociológicos se puede reconocer a través de pasos objetivos la heterogeneidad de la vegetación, sobre todo en áreas con fisionomía uniforme donde a priori sería más complejo de establecer las diferencias (Perelman et al., 2005).

El método fitosociológico, orientado al reconocimiento y caracterización de las comunidades vegetales de una región a partir del estudio de la ocurrencia conjunta de especies, representa una alternativa en este sentido. Las clasificaciones florísticas de conjuntos amplios de datos, que aportan los estudios fitosociológicos, proporcionan marcos de referencia y contextos empíricos indispensables para la ecología vegetal de campo (Ewald, 2003).

A lo largo de una región se pueden encontrar diferentes combinaciones de plantas vasculares en lugares con características más o menos similares, en cuanto a su topografía, tipos de suelos, historia de uso, entre otras. Algunas de estas combinaciones, pueden repetirse en diferentes puntos de la región y muy probablemente también aparezcan algunas de las características implícitas acompañantes de ese conjunto de especies, aunque no siempre sean observadas con facilidad. Así como algunos grupos de especies coinciden y se repiten en ambientes similares, otras coinciden en su exclusión, lo que permite la identificación de las comunidades vegetales (Perelman y León, 2011). El término “comunidad vegetal” es utilizado para la identificación de combinaciones de especies que coinciden en un ambiente semejante como resultado de la clasificación de la vegetación (Kent y Cocker, 1992). En la fitosociología se acepta que las comunidades son combinaciones de especies que se presentan en forma conjunta en ambientes similares (Lezama et al., 2011).

Las comunidades se repiten asociadas con características ambientales que no siempre se hacen evidentes, es importante su identificación para manejarlas adecuadamente. Algunas de ellas, por ejemplo, poseen más

especies de ciclo invernal y en otras predominan especies de ciclo estival. Esos comportamientos diferenciales son los que caracterizan y le imprimen un funcionamiento particular a las comunidades (Perelman y León, 2011). Las comunidades presentan respuestas semejantes ante diversas combinaciones de los factores ambientales, incluyendo el manejo del pastoreo como uno de los principales factores del ambiente que modifica la vegetación (Milchunas et al., 1998, Chaneton, 2005). A partir de esto es que hay una opinión generalizada de que la descripción de la heterogeneidad e identificación de las comunidades es un requisito previo indispensable para los estudios del funcionamiento e imprescindible para los diseños de manejo de los pastizales Burkart et al. (1998) y Perelman et al. (2005).

#### **1.2.1.1 Escala de observación y controles de la heterogeneidad**

En los estudios de vegetación es de gran importancia definir la escala a la que se realizan los muestreos, debido a que esta interactúa con patrones y procesos de los ecosistemas. Según Fuhlendorf et al. (2017), la heterogeneidad no puede ser estudiada sin considerar la escala, tanto en tiempo como en espacio. Es frecuente que se presenten conclusiones contrapuestas entre investigadores y esto se deba, en parte a la falta de mención de las diferentes escalas; la comprensión de un fenómeno ecológico implica tener en cuenta procesos que se desarrollan a diferentes escalas espacio temporales (Wiens, 1989).

De este modo, al observar la heterogeneidad vegetal de los ecosistemas cobra importancia la escala espacial a la que se analiza el sistema, ya que una característica que presenta un determinado comportamiento a una escala de análisis puede no manifestarse del mismo modo cuando se analiza a otra escala. De igual forma, factores ecológicos que actúan sobre

la heterogeneidad vegetal cambian su importancia relativa ante la escala espacial considerada (Chaneton, 2005).

En el caso de los pastizales, se interpreta que son inherentemente heterogéneos en composición de comunidades y potencial de producción, debido al pequeño tamaño de los individuos que los componen (Chaneton, 2005). Diversos factores ambientales promueven la heterogeneidad espacial en la composición de las comunidades de plantas (mediante competencia o tolerancia) y pueden provocar heterogeneidad funcional (Fuhlendorf et al., 2017).

Generalmente a escalas de región o de continente la heterogeneidad vegetal de los pastizales se relaciona con patrones macro climáticos, como gradientes de precipitación (León y Facelli, 1981) y temperatura, influenciados por variaciones latitudinales y/o longitudinales (Sala et al., 1988). A este nivel, la heterogeneidad se manifiesta en forma de gradientes mediante la abundancia de grupos funcionales de plantas, productividad primaria o la diversidad florística (Chaneton, 2005). Los pastizales establecidos climáticamente se generan en áreas que presentan a lo largo del año algún período en el que la disponibilidad de agua en el suelo queda por debajo del mínimo requerido para el establecimiento de bosques, pero se mantiene en niveles suficientes para la mantención de gramíneas como el componente principal de la vegetación (Milchunas et al., 1988).

A escala de paisaje la heterogeneidad ha sido relacionada principalmente con la variabilidad geomorfológica y edafológica (Burkart et al., 1998; Jobbágy et al., 1996) o combinaciones de estas (Perelman et al., 2001). Burkart et al. (1998) describen las relaciones florísticas entre las comunidades vegetales en la pampa húmeda y marcan cómo la variación en la composición de las especies del pastizal en el paisaje puede estar relacionada con dos gradientes ecológicos importantes; como la posición topográfica y la salinidad del suelo. En Uruguay, Lezama et al. (2006);



Lezama et al. (2011) y Lezama et al. (2019) encuentran relación entre la composición florística y características edáficas (profundidad de suelos) y geomorfológicas (topografía, sustratos geológicos).

A escalas locales, con alta resolución espacial la heterogeneidad ha sido relacionada fundamentalmente con la micro heterogeneidad ambiental, las interacciones entre especies, las formas de vida y las estrategias de colonización espacial (Rosengurtt, 1943, Altesor et al., 1999). De este modo, a escalas de mayor nivel de detalles (parche-micrositio) el patrón de distribución de las plantas individuales es quien determina la heterogeneidad. A medida que se aumenta el nivel de detalle, la actividad biológica de las plantas toma mayor importancia que el ambiente abiótico (Wiens, 1989).

Los diferentes agentes de perturbación son una variable más que puede afectar (generar) considerablemente la heterogeneidad de la vegetación, independientemente de la escala (Milchunas et al., 1988). Las perturbaciones abióticas (como incendios o inundaciones) pueden acentuar sustancialmente la variabilidad espacial y temporal del ambiente en la escala de paisaje. Por ejemplo, la frecuencia de incendios naturales interactúa con la topografía creando un mosaico de comunidades en diferentes estados de sucesión luego del fuego (Chaneton, 2005).

El pastoreo de grandes herbívoros es uno de los principales agentes de perturbación en los pastizales de todo el mundo (Milchunas et al., 1988; Adler et al., 2001). El pastoreo generalmente aumenta la densidad de las plantas y lleva a la concentración de la biomasa en niveles cercanos a la superficie del suelo, mientras que los pastizales que no son pastoreados desarrollan un dosel más alto con una proporción relativamente pequeña de biomasa verde y una gran cantidad de material muerto en las zonas más bajas (Sala et al., 1986).

La conducta de rumiantes en pastoreo puede ser modificada por distintos factores ambientales externos, bióticos y abióticos; así como por factores internos del animal (Bailey et al., 1996), lo cual va a determinar alteraciones en las decisiones de pastoreo y el patrón espacial, con impactos en la estructura de la vegetación a diferentes escalas (Milchunas et al., 1988). De este modo, el pastoreo influye de diferentes maneras sobre la heterogeneidad de la vegetación según la escala considerada (Adler et al., 2001). Tanto el comportamiento de los herbívoros nativos, como la historia de uso del pastizal para ganado doméstico son variables que han ejercido fuerte presión sobre la composición florística y diversidad en los pastizales a escalas regionales. Rusch y Oesterheld (1997) reportan, para la pampa húmeda, que la introducción de los herbívoros domésticos y sus prácticas de manejo llevaron a aumentar la diversidad de los pastizales, fundamentalmente debido a un aumento en el número de especies exóticas.

En tanto, a escalas de paisaje, el pastoreo puede afectar la heterogeneidad de la vegetación de distintas maneras, según el rango de variación espacial de la presión de pastoreo y la escala de los gradientes ambientales subyacentes (Adler et al., 2001). En ocasiones, la intensidad del pastoreo varía al unísono con la topografía formando un patrón de utilización del pastizal que acentúa las diferencias entre las comunidades de sitios bajos y altos del paisaje. Pudiendo crear así, marcados gradientes de vegetación en áreas que de otro modo se verían homogéneas a esa escala. En cambio, en otros casos se ha demostrado que el pastoreo reduce las diferencias florísticas entre comunidades situadas en diferentes posiciones del paisaje (Sala et al., 1986; Milchunas et al., 1988; Chaneton, 2005).

El consumo selectivo de los herbívoros puede crear y mantener mosaicos de vegetación, donde parches sobre pastoreados alternan con otros sub pastoreados. La diversidad de especies suele aumentar (variando en su magnitud) en la escala de comunidad en sitios bajo pastoreo y puede afectar

la heterogeneidad de parches a través de mecanismos como el consumo diferencial de especies, el pisoteo o la excreción de nutrientes que van a impactar sobre la tasa de colonización y la tasa de extinción de especies (Olf y Ritchie, 1998; Lezama y Paruelo, 2016). El aumento de la riqueza de especies inducido por el pastoreo refleja, en ocasiones, la mayor variabilidad de la composición florística entre los parches de la comunidad (Olf y Ritchie, 1998; Adler et al., 2001), mientras que en otros casos está asociado a una mayor aglomeración de especies en escalas reducidas (Chaneton y Facelli, 1991).

### **1.2.2 Diversidad de la vegetación y su funcionamiento**

El cambio de uso de la tierra provocado por el hombre es, sin duda, la principal causa relacionada con la alteración de los ecosistemas y su calidad. Gran parte de esta transformación ha llevado a la disminución de la diversidad biológica de los ecosistemas (Vandewalle et al., 2010). Ante esta pérdida de diversidad a nivel mundial y sus impactos en los procesos y servicios ecosistémicos, aumenta la atención en el tema (Rusch y Oesterheld, 1997; Díaz y Cabido, 2001; Roscher et al., 2012), y últimamente se ha trasladado de la comunidad científica a la conciencia pública y al ámbito político (Díaz y Cabido, 2001; Roscher et al., 2012).

Actualmente, las relaciones entre diversidad y el funcionamiento ecosistémico son foco de atención, especialmente sobre la productividad y su estabilidad. Generalmente, se han reportado efectos positivos de la diversidad sobre la productividad a escalas pequeñas de estudio (Díaz y Cabido, 2001; Isbell et al., 2015); aunque este patrón no es tan claro o incluso puede ser contrario en comunidades naturales (Jiang et al., 2009; Wardle, 2016). El vínculo entre diversidad de especies y el funcionamiento del ecosistema presenta diversas hipótesis que las relacionan. La teoría

clásica, establecida por Darwin, indica que las comunidades más diversas serán más productivas que las menos diversas porque a mayor número de especies, serán mayores las vías para la captura de recursos tanto en términos espaciales como temporales, por lo que harán un uso más completo de los mismos (Lawton y Brown, 1994; McNaughton, 1994).

En un sentido similar a la hipótesis tradicional, se encuentra la hipótesis de “especies redundantes”. Esta establece que las especies pueden llegar a tener un rol redundante en el funcionamiento. De este modo la riqueza de especies pasa a ser irrelevante para una determinada función ecosistémica, con la salvedad, de que todos los grupos funcionales estén presentes (Lawton y Brown, 1994).

Una hipótesis alternativa establecida por Sala et al. (1996) establece que la magnitud del cambio en el funcionamiento no se relaciona solo con el número de especies sino también con la magnitud de la importancia de las especies que se eliminan o se agregan en dicha comunidad. Establecen que la pérdida de las especies más abundantes, las que van a contribuir en mayor proporción de la producción primaria, dará lugar a un cambio abrupto en la función del ecosistema, mientras que la pérdida de especies subordinadas (de menores coberturas) tendrá un impacto menor.

La estabilidad de una característica determinada en el funcionamiento del ecosistema, hace referencia al grado de constancia de una variable en relación con su comportamiento promedio. Una forma de medir la estabilidad es mediante la estabilidad temporal (S) propuesta por Tilman (1999), calculada como el valor medio de una variable en un período de tiempo dado sobre su desvío estándar temporal durante el mismo período (Tilman, 1999). La estabilidad temporal, expresa la variación temporal de la variable alrededor de la media.

Algunos trabajos, realizados en condiciones controladas reportan que la diversidad aumenta la estabilidad del funcionamiento ecosistémico (Tilman y Downing, 1994; Tilman et al., 2006; van Ruijven y Berendse, 2010), en tanto otros reportan resultados neutros o inconsistentes (van Ruijven y Berendse, 2010). Varios autores (Tilman y Downing, 1994; Ives y Carpenter, 2007) aportan evidencias para sostener que, la productividad primaria de las comunidades más ricas en especies muestra una menor variación en el tiempo que la de las comunidades menos diversas.

Existen varias teorías para explicar esta relación diversidad-estabilidad, tal vez la más importante, o hipótesis clásica, establece que las especies difieren en sus atributos y que los ecosistemas más diversos tienen más probabilidades de tener especies que pueden tener éxito durante una perturbación ambiental dada. De este modo, podrán compensar a las funciones que se reducen por diversas perturbaciones repercutiendo en mayor estabilidad (Tilman y Downing, 1994).

Se ha sugerido que aunque la mayor parte de la dinámica de los recursos de un ecosistema en un momento dado depende de los atributos dominantes (Sala et al., 1996; Díaz et al., 1999), la presencia de especies no dominantes, dentro de cada tipo funcional con roles similares en términos de dinámica de recursos, podrían tener importantes consecuencias para la estabilidad del ecosistema, siempre que las mismas presenten diferentes respuestas a las condiciones climáticas y factores de perturbación (por ejemplo, incendio, pastoreo, heladas o patógenos) (Grime, 1998; Díaz y Cabido, 2001).

Según Craven et al. (2018) existen cuatro factores por los que la biodiversidad genera estabilidad. Esos son, la composición funcional, la diversidad funcional, la diversidad filogenética y la riqueza de especies. Los tres primeros se expresan básicamente por la diversidad de atributos, en

tanto la riqueza de especies genera estabilidad a través de la asincronía de especies por una mayor producción.

Yachi y Loreau (1999) destacan que la base de la estabilidad del ecosistema esta mediada por la asincronía de las respuestas de las especies ante fluctuaciones ambientales. En un ecosistema con una alta riqueza de especies, se puede esperar que ocurran especies con altas y bajas productividades debido a la asincronicidad de sus respuestas, de modo que una baja productividad en algunas especies no necesariamente afecta la productividad del ecosistema (Yachi y Loreau, 1999).

## **2. DESCRIPCIÓN DE LA HETEROGENEIDAD DE LOS PASTIZALES DE LA ZONA DE “LOMADAS Y COLINAS DEL ESTE”<sup>1</sup>**

### **2.1 DESCRIPTION OF THE HETEROGENITY OF “LOMADAS Y COLINAS DEL ESTE” GRASSLANDS PLANT COMMUNITIES**

Although there are floristic classifications of grasslands in a large part of the territory of Uruguay, we still know little about the relationships between floristic heterogeneity and edaphic characteristics. This study addressed these relationships in the region of Eastern Hills, which, although not a large area, is mainly a livestock area and without antecedents of floristic descriptions. The objective of this work was to identify and describe the plant communities of the Eastern Hills region and to analyze the relationship between them and the edaphic characteristics. Using the phytosociological method, 69 censuses were carried out in fields during the springs of 2015-2016. The study covered the dominant physiognomy in the region and environmental and physical-chemical characteristics of the soils were surveyed. The determination of plant communities was performed with cluster analysis and identified indicator species using the INDVAL method. The relationship with edaphic characteristics was analyzed by analysis of variance and Tukey tests. Three groupings were identified (Ag I, II and III). Ag-I and II presented a predominantly summer vegetation cover, while Ag-III presented similar proportions of summer and winter species. The results show an association between Ag and soil characteristics. Ag-I and Ag-III are located on soils that differ in their characteristics, while Ag-II shares characteristics with some of them. The three Ag grasslands identified for the area differ floristically and by their soil characteristics, being two of them clearly different and the remaining Ag is determined with less forcefulness and at intermediate levels with respect to the previous ones.

Key words: natural field, grassland diversity, phytosociology.

<sup>1</sup> Este artículo se presenta bajo las instrucciones de la revista Ecología Austral

## 2.2 RESUMEN

Si bien se cuenta con clasificaciones florísticas de los pastizales de gran parte del territorio del Uruguay, aún sabemos poco de las relaciones entre la heterogeneidad florística y las características edáficas. En este estudio se abordaron estas relaciones en la región de Lomadas y Colinas del Este, que si bien no es una zona de gran superficie, es una zona principalmente ganadera y sin antecedentes de este tipo de descripciones florísticas. El objetivo del trabajo fue identificar y describir las comunidades vegetales de la región de Lomadas y Colinas del Este y analizar la relación existente entre ellas y las características edáficas. Usando el método fitosociológico se realizaron 69 censos en campos ganaderos durante las primaveras de 2015-2016. El estudio abarcó la fisonomía dominante en la región y se relevaron características ambientales y físico-químicas de los suelos. La determinación de comunidades vegetales se realizó con análisis de conglomerados e identificaron especies indicadoras mediante el método INDVAL. La relación con las características edáficas fue analizada mediante análisis de varianza, y pruebas de Tukey. Se identificaron tres agrupamientos (Ag I, II y III). Los Ag-I y II presentaron una cobertura vegetal predominantemente estival, mientras el Ag-III presenta proporciones semejantes de especies estivales e invernales. Los resultados muestran una asociación entre los Ag y las características de los suelos. El Ag-I y el Ag-III se ubican sobre suelos que difieren en sus características, en tanto el Ag-II comparte características con alguno de ellos. Los tres Ag de pastizales identificados para la zona se diferencian florísticamente y por sus características de suelo en las que se ubican, siendo dos de ellos claramente diferentes y el Ag restante queda determinado con menor contundencia y en niveles intermedio respecto a los anteriores.

Palabras claves: campo natural, diversidad de pastizales, fitosociología



## 2.3 INTRODUCCIÓN

Los pastizales del Río de la Plata registran un total de 4864 especies de plantas vasculares, reunidas en 194 familias entre las cuales Asteraceae, Poaceae y Fabaceae son las principales en cuanto a número de especies. Para Uruguay, Andrade et al. (2018) reportan en los pastizales naturales 2756 especies (equivalente a un número de especies/km<sup>2</sup> de 0,017) lo cual corresponde con una zona de alta diversidad. Por otro lado, los trabajos realizados en el país a escalas locales y con alta resolución espacial, evidencian también una alta diversidad de estos pastizales, mostrando riquezas en el entorno de las decenas de especies / m<sup>2</sup> (Rosengurtt 1943; Altesor et al. 1999). En cuanto a formas de vida, en las comunidades vegetales de los pastizales uruguayos predominan especies de gramíneas de bajo y mediano porte, además de algunos graminoides como juncáceas y/o cyperáceas y hierbas dicotiledóneas (Millot et al. 1987).

A nivel nacional, entre los trabajos que describen los pastizales, se destacan las descripciones de Rosegurtt (1944) en la década del 40, con relevamientos donde principalmente parten de unidades geomorfológicas. Posteriormente Millot et al. (1987) profundiza las descripciones regionalizando el pastizal según la clasificación geomorfológica y/o principales zonas ganadera del Uruguay. Las primeras descripciones a escala regional basadas en una metodología estandarizada y con el soporte de un amplio conjunto de observaciones se establecen en Lezama et al. (2006) para la zona de basalto. Posteriormente, Lezama et al. (2019) extienden esta descripción para las principales zonas ganaderas del país, proponiendo una clasificación de 5 comunidades y 14 subcomunidades de pastizales. Algunas zonas del país de menor importancia en términos de superficie, como las lomadas del este y el litoral, no fueron abarcadas en este trabajo. La extrapolación de la clasificación propuesta en Lezama et al (2019) a estas regiones presenta varias dificultades, especialmente en el contexto actual dado por la intensificación agropecuaria.

La heterogeneidad de la composición florística a escala de paisaje refleja tanto la presencia o ausencia de distintas especies, como los cambios en la abundancia relativa de las especies en diferentes sitios (Chaneton 2005). Cada sitio, es producto de la interacción de diversos factores ecológicos (procesos bióticos como dispersión de especies, disturbios como fuego e inundaciones y/o restricciones ambientales representadas por el clima, topografía y el suelo) que interactúan permanentemente (Batista et al. 2005). La heterogeneidad vegetal resultante, depende de la escala con la que se analice el sistema ya que, un atributo que presente cierta variación a una escala puede ser homogéneo en una mirada mayor o menor de detalle. Con la escala de análisis se ve alterada la preponderancia de los diferentes factores determinantes de la heterogeneidad de la vegetación. Estas variaciones, se ejemplifican en un modelo conceptual que representa la importancia relativa de los factores ecológicos que inciden sobre la heterogeneidad de la vegetación según la escala considerada (Chaneton 2005). Si bien se puede decir que las razones de la heterogeneidad son diversas, tanto Del Puerto (1987) como Millot et al. (1987) mencionan que esta se encuentra principalmente en función de los suelos. Batista et al. (2005) agregan a la diversidad edafológica, citada por los autores anteriores, la diversidad geológica y variaciones topográficas como fuentes de variabilidad a las que se asocia la heterogeneidad florística.

La degradación del pastizal, es definida como un cambio en las comunidades vegetales que lo lleva a un estado de menor calidad, en el que disminuye la productividad primaria y secundaria (Tiscornia et al. 2019), proceso que puede estar acompañado o no de cambios o pérdida de especies. Según Tiscornia et al. (2019) la degradación de los pastizales presenta impulsos multicausales que si bien gran parte se desconoce aún, se pueden distinguir entre ellos, los disturbios antropogénicos. Altesor et al. (2019) hacen un relevamiento del estado de salud de los pastizales de las principales regiones ganaderas de Uruguay. Algo más general comparando

regiones, entre los resultados para la zona de sierras del este se observa que existe cierto grado de alteración en el estado del pastizal. Si bien, no es de las zonas más alteradas del país, se presentan en diversas etapas de la dinámica de las comunidades (Altesor et al. 2019).

La zona de Lomadas y Colinas del Este incluye parte de los departamentos de Cerro Largo, Treinta y Tres, Lavalleja, Maldonado y Rocha. El relieve es variable con pendientes que llegan a valores en el entorno de 12% y escasos afloramientos rocosos. Esta zona no fue abarcada en las descripciones florísticas existentes. En cambio, Ayala et al. (1993) para la zona de Lomadas y Colinas del Este realizan descripciones principalmente basadas en la caracterización de su productividad. Estos autores describen un tapiz netamente estival (entre el 80 y 85% de las especies de ciclo estival), con gran diversidad de especies, y siendo en el entorno de unas 8 – 10 las que aportan alrededor del 80% en la producción de forraje. La zona de las lomadas y colinas del este, los pastizales llevan una extensa exposición a altas cargas e intensos manejos en el transcurso de los años (Millot et al. 1987). Lo que ha llevado a la desaparición de las especies más productivas y a la dominancia de aquellas menos exigentes en fertilidad, sumado a la falta general de leguminosas debido a los bajos niveles de fósforo, que caracterizan los tapices del país (Carámbula 1978; Ayala et al. 1993; Ayala et al. 2001; Boggiano 2003).

Aunque actualmente se cuenta con clasificaciones florísticas de los pastizales de una gran parte del territorio del Uruguay, aún sabemos poco de las relaciones entre la heterogeneidad florística y los factores de suelo y manejo en detalle. En este estudio se abordó esta cuestión enfocados en la región de Lomadas y Colinas del Este, que si bien no es una zona de gran relevancia por su superficie, es una zona principalmente ganadera y que no cuenta con antecedentes de descripciones florísticas. El objetivo de este trabajo fue describir las comunidades de pastizal dominantes de la región de

las lomadas y colinas del este, es decir, asociados a suelos profundos y drenados. Asimismo se planteó explorar la relación de la heterogeneidad florística con características edáficas.

## **2.4 MATERIALES Y MÉTODOS**

### **2.4.1 Área de estudio**

El estudio se realizó en la región de Lomadas y Colinas del Este – Uruguay (Figura 1) según la clasificación geomorfológica de Panario (1988). Ocupa una superficie de 846.291 ha (aproximadamente un 5% de la superficie del país) y se extiende por los departamentos de Maldonado, Lavalleja, Rocha, Treinta y Tres y Cerro Largo. El clima de la región es templado a subtropical subhúmedo, con precipitación media anual de 1300 mm y una temperatura media anual de 17,7 °C (Castaño et al. 2011).

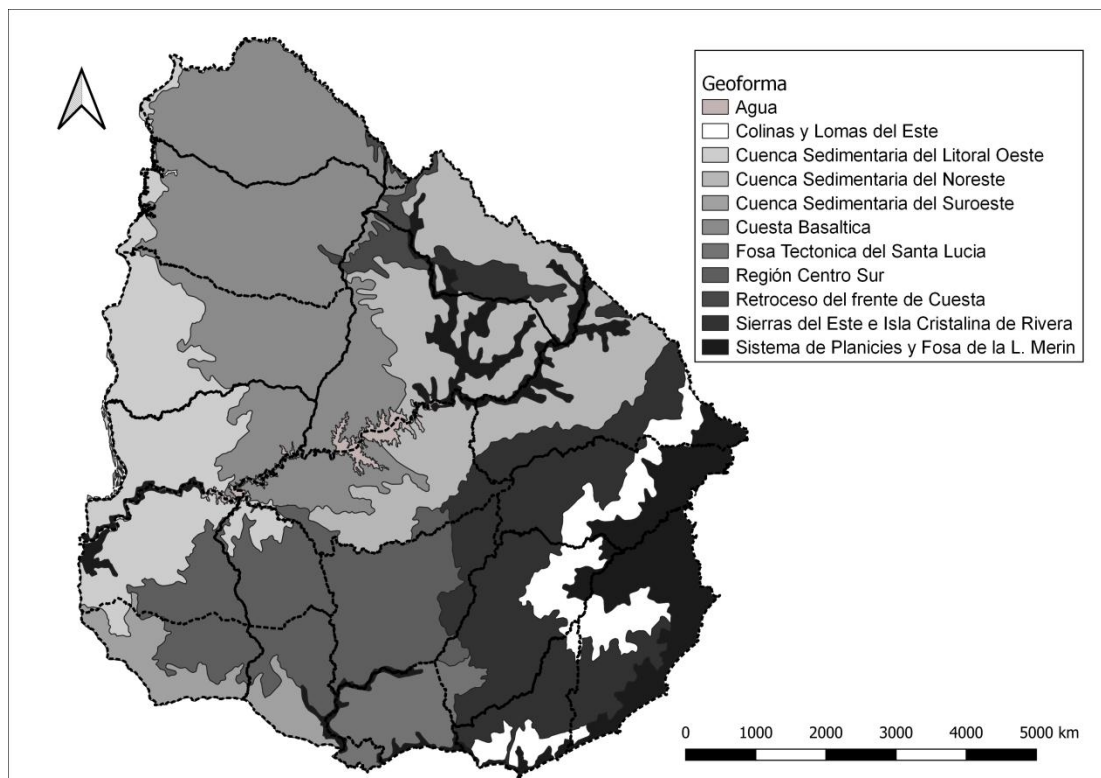


Figura 1. Ubicación de la zona de estudio (Lomas y Colinas del Este en color blanco) dentro del Uruguay (Panario 1988).

La vegetación dominante en la región es el campo natural, el cual está formado por campos vírgenes (que nunca fueron perturbados por agricultura) y campos en diferentes etapas de sucesión secundaria, con grados variables de alteración (en donde tienden a dominar especies espontáneas, nativas o naturalizadas) (Berretta y Nascimento 1991). Según la carta de reconocimiento de suelos a escala 1:1.000.000 (MGAP-DGRN 1976), la zona comprende las unidades Alférez, Bañado de Oro, José Pedro Varela, San Carlos, Sierra de Polanco y Vergara. Como características generales de los suelos se presentan de moderadamente a muy ácidos y de fertilidad pobre, con grandes riesgos de erosión y degradación bajo laboreos (Carámbula 1978; Ayala et al. 1993).

#### **2.4.2 Obtención de datos**

Los muestreos de vegetación se llevaron a cabo a través del método fitosociológico (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974), efectuándose un total de 69 censos (Figura 2). Éstos se efectuaron en dos años sucesivos (2015-2016) durante el los meses de noviembre y diciembre. El momento de muestreo se debe a que en estos meses del año la mayoría de las especies presentan estructuras reproductivas que facilitan su identificación. Las unidades de muestreo se establecieron en los diferentes stands presentes en la zona, entendiendo por stand a parches de vegetación con estructura homogénea y características ambientales uniformes, interpretados como una unidad para su descripción (Lezama et al. 2011). La superficie de muestreo fue de 5 x 5 m (25 m<sup>2</sup>), ubicada en áreas centrales de los stands seleccionados y se registraron todas las especies allí presentes. A la hora de la selección del lugar a censar, fueron evitadas áreas con gran perturbación (como zonas de comederos o dormideros, entre otros) y campos mejorados con siembras en cobertura. A cada especie identificada se le asignó un valor de abundancia-cobertura siguiendo la escala de Braun-Blanquet modificada (Cuadro 1) (Braun-Blanquet 1950). Los censos fueron georreferenciados mediante un dispositivo de geoposicionamiento satelital (GPS). Todos los pastizales muestreados estaban bajo pastoreo aunque no se accedió a las características precisas del régimen de manejo.

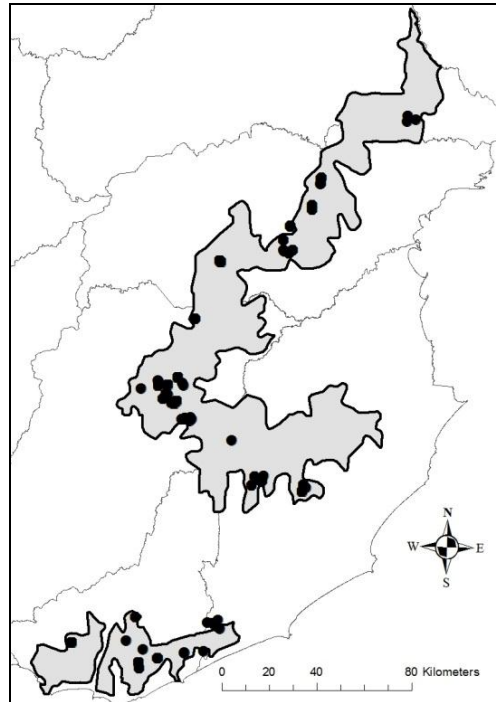


Figura 2. Ubicación de los 69 censos de vegetación dentro de la zona de estudio.

Cuadro 1. Rangos de abundancia – cobertura utilizada

Nomenclatura	Abundancia – Cobertura
R	Especies que aparecían con un solo individuo
X	Especies con varios individuos pero que su cobertura no llegaba al 1%
1	Cobertura $1\% \leq \text{sp.} \leq 2,5\%$
Intervalos de 5 hasta llegar a 100%	Cobertura $2,5\% < \text{sp.} 5, 10, \text{etc.}$

En cada una de las ubicaciones en las que se realizó un censo, se complementó la información florística con una descripción estructural. Se relevó el número de estratos (zonas de acumulación de vegetación en la distribución vertical del pastizal) y sus alturas, y se describió macro y micro

topográficamente cada stand, acompañado de una estimación de su tamaño. Se registró posición topográfica (bajo, ladera baja, ladera media, ladera alta y domo) y grado de pendiente (0 – 1% plana, > 1 – 3% suave, > 3 – 6% moderada, > 6 – 12% fuerte y > 12% escarpado), además visualmente se determinó la proporción de pedregosidad, restos secos, bosta, y suelo desnudo. En cada stand se realizó una descripción del perfil de suelo, mediante el uso de taladro holandés se hizo una perforación hasta un metro de profundidad o hasta llegar al contacto lítico. Se tomó una muestra del horizonte A dentro de cada stand muestreado para la determinación de color y su posterior análisis en el Laboratorio del Dpto. de Suelos y Aguas de Facultad de Agronomía (pH H<sub>2</sub>O, MO (%) y textura). Cada muestras se obtuvo de una única toma con una profundidad de 0 a 25 cm (en función de la profundidad del horizonte A). El color se determinó con las muestras secas y molidas mediante tabla de Munsell.

### **2.4.3 Determinaciones y análisis**

La información de los censos de vegetación se agrupó en una matriz de 69 censos x 253 especies. En dicha matriz se calculó la constancia para cada especie en el conjunto total de censos, esto es, el porcentaje del total de censos en los que aparece registrada cada especie. De la totalidad de especies en los censos se eliminaron las que presentaron constancia menor al 5%, resultando en una nueva matriz de 69 censos x 172 especies para la determinación de comunidades.

Para la determinación de comunidades se realizó un análisis de conglomerados para determinar agrupamientos de censos y las relaciones entre ellos. Se toma el nivel donde la suma de los valores indicadores de las especies es mayor para determinar las comunidades resultantes. Para el análisis de conglomerados, se utilizó como método de agrupamiento “flexible



beta” y la medida de distancia de Sorensen (Bray-Curtis). Posteriormente se realizó el análisis de especies indicadoras utilizando el método INDVAL (Dufrene y Legendre 1997). Este método determina un valor indicador para cada especie en los agrupamientos, para esto se basa en su especificidad (exclusividad en un hábitat) y su fidelidad (frecuencia de ocurrencia en el hábitat). Su rango para cada especie es de 0 a 100% en cada agrupamiento. El valor máximo (100%) se logra cuando todos los individuos de la especie están presentes en un solo grupo de muestras y las especies están presentes en todas las muestras de un grupo. Se utilizó la suma de los valores indicadores significativos ( $p \leq 0,05$ ) de las especies para cada nivel de los dendogramas, con el fin de determinar los niveles más importantes (Dufrene y Legendre 1997). Este análisis arroja la tabla fitosociológica, que muestra cuáles son las comunidades diferentes, así como cuántas y cuáles son las especies que permiten reconocerlas a campo (Perelman y León 2011). Las especies con valores indicadores significativos y mayores a 50% fueron consideradas características y utilizadas para la descripción (McGeoch et al. 2002).

Con el fin de caracterizar las comunidades e interpretarlas ecológicamente, las especies relevadas en los censos se agruparon por sus características en diferentes grupos, tales como, tipos funcionales de plantas (TFP: arbustos, sub-arbustos, gramínoles, gramíneas y hierbas); ciclo de vida (CV: anual y perenne); ciclo de producción (CP: estival e invernal) y tipos productivos (TP: fino, tierno, ordinario, duro y malezas) (Rosengurtt 1943). La relación entre las comunidades y las características edáficas fue analizada mediante análisis de varianza, y pruebas de Tukey.

## 2.5 RESULTADOS

### 2.5.1 Características florísticas generales

La región se relevó mediante 69 censos en total, donde se registró una riqueza acumulada de 253 especies de plantas vasculares, distribuidas en un total de 46 familias y 140 géneros (Anexo 1).

Las familias más numerosas en términos de número de especies fueron: Poaceae (79), Asteraceae (45), Fabaceae (18), Rubiaceae (11) y Apiaceae y Juncaceae con 7 especies cada una (Figura 3). Entre las Poaceae y Asteraceae se encontraron el 50% de las especies registradas. Los géneros que aparecieron representados con mayor número de especies fueron: Paspalum y Briza con 7 especies cada uno, Juncus con 6 especies y Conyza y Baccharis con 5 especies cada uno. La gran mayoría de los ejemplares vistos y colectados a campo fueron identificados a nivel de especies. Los ejemplares que quedaron agrupados a nivel de familia fueron los que correspondían a Cyperaceae, y los que quedaron agrupados a nivel de género fueron los correspondientes a Nothoscordum, Zephyranthes, Hydrocotyle, Gamochaeta, Pterocaulon, Sonchus, Drosera, Euphorbia, Desmanthus, Rhynchosia, Sisyrinchium, Gymnopogon, Vulpia, Rumex y Solanum.

Las especies de mayor constancia fueron, en orden de importancia: *Paspalum notatum* (96%), *Richardia humistrata* (94%), *Cuphea glutinosa* y *Steinchisma hians* (93%) *Bothriochloa laguroides*, *Evolvulus sericeus* y *Mnesithea selloana* (las 3 con 90%).

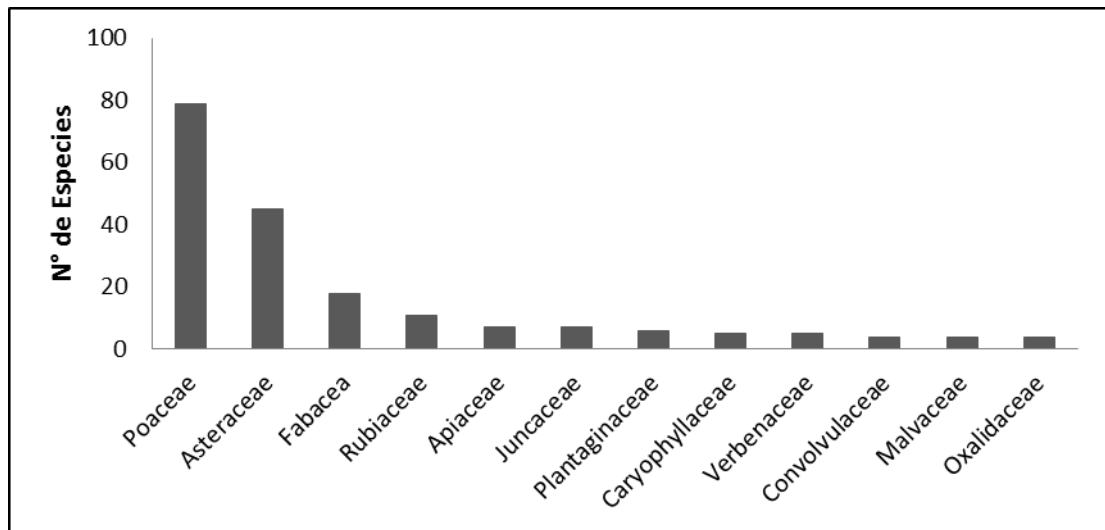


Figura 3. Familias con mayor número de especies registradas.

Dentro de las 253 especies registradas en los relevamientos, las hierbas constituyen el TFP más numeroso, compuestas por 140 especies (55%), le sigue las gramíneas con un total de 79 especies (31%), los sub-arbustos con 16 especies (6%), los gramínoides aportan 13 especies (5%) y los arbustos con 5 especies (2%). En cuanto al Ciclo de Vida (CV), el 82% de las especies son perennes y el 18% restante son anuales o bienales. Con respecto al Ciclo de Producción (CP) este estuvo representado equitativamente entre estivales e invernales, el 49,8% son estivales, el mismo valor fue de especies invernales y 0,4% de ciclo indefinido, entrando en esta categoría únicamente *Eryngium horridum*. La caracterización del conjunto de especies registrado en base a los Tipos Productivos (TP; Rosengurtt, 1979) mostró un 4% de especies finas, 18% son especies tiernas, 20% especies ordinarias, 3% especies duras y un 54% de las especies se clasifican como malezas.

Se debe de tener en cuenta que la categoría gramínoides, nuclea individuos pertenecientes a la familia Cyperaceae. Estas fueron categorizadas según CV y TP pero no respecto a CP, debido a que aquí adentro se encuentran diversos géneros variables en este sentido como *Bulbostylis*, *Carex*, *Fimbristylis*, *Cyperus*, entre otros.

## 2.5.2 Identificación de agrupamientos de especies

Al eliminar las especies con constancia menor a 5% la lista de 253 especies se redujo a 172 (una reducción del 32%). Por otro lado, no se identificaron ni censos ni especies como outlier, resultando para el análisis de agrupamientos una matriz de 69 censos x 172 especies. A partir de la combinación de análisis de clasificación y el análisis de especies indicadoras se distinguieron tres agrupamientos (Ag) de censos (Figura 4).

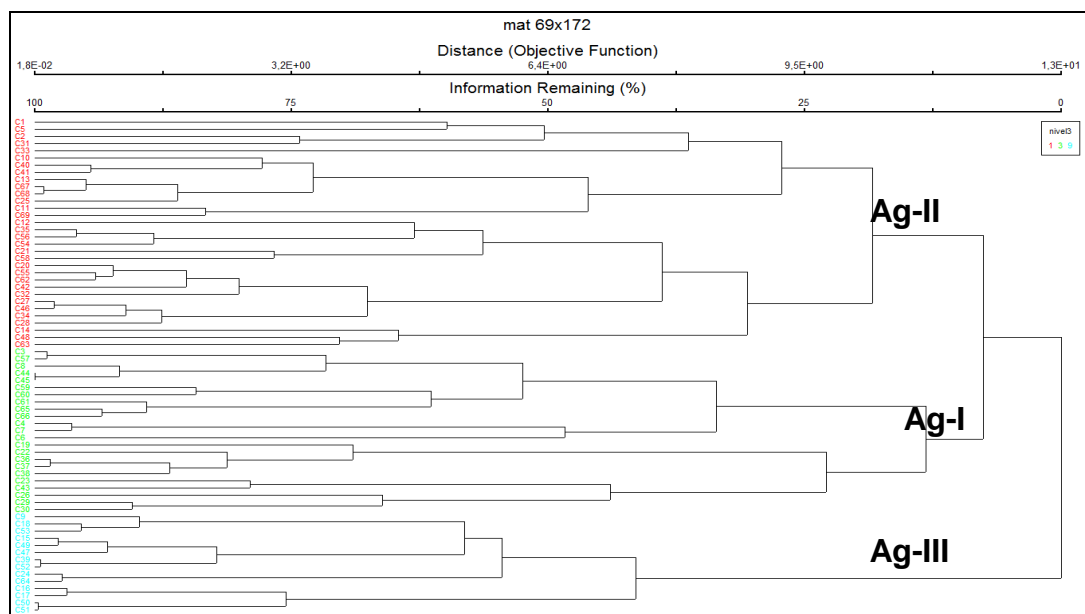


Figura 4. Dendrograma resultante de la clasificación jerárquica de los censos. Censos con números en rojo Agrupamiento-II (Ag-II), en verde Agrupamiento-I (Ag-I), en celeste Agrupamiento-III (Ag-III).

Para la zona se determinó la presencia de tres agrupamientos como se muestra en la figura 4: Ag-I conformado por la conjunción de 23 censos, Ag-II conformado por 32 censos y Ag-III conformado por 14 censos. La distribución espacial de los censos asignados a los distintos grupos no presenta una regionalización clara distribuyéndose a lo largo del área de estudio (Figura 5).

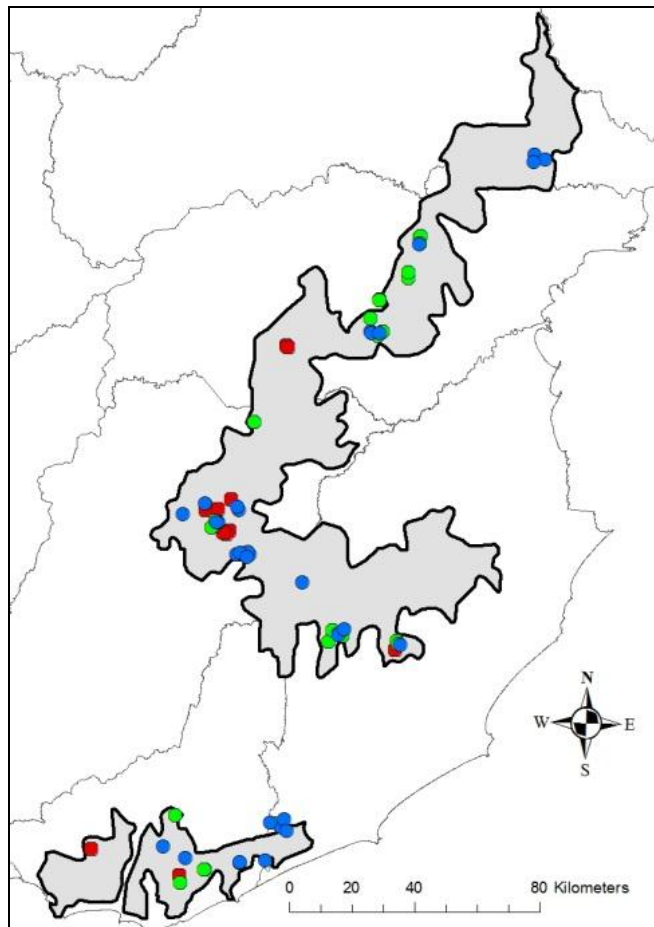


Figura 5. Distribución de los 69 stands muestreados en la región, según agrupamiento al que pertenecen. Ag-I: puntos verdes, Ag-II: puntos azules y Ag-III: puntos rojos.

El Ag-I está representado por 23 censos y sus principales especies indicadoras son *Andropogon ternatus* (Spreng.) Nees, *Piptochaetium montevidense* (Spreng.) Parodi y *Richardia humistrata* (Cham. & Schltdl.) Steud. (Cuadro 2).

Cuadro 2. Especies indicadoras ( $\text{IndVal}_{ij} = \text{Nindividuos}_{ij} / \text{Nindividuos}_i * \text{Nsitios}_{ij} / \text{Nsitios}_i * 100$ ) de los agrupamientos de pastizal de las Lomadas y colinas del este (se presentan las especies con valores indicadores mayores a 25%). En negrita las especies con valor indicador mayor a 50%.

Especie	Agrupamiento		
	I (%)	II (%)	III (%)
<b><i>Andropogon ternatus</i> (Spreng.) Nees</b>	<b>80</b>	7	3
<b><i>Piptochaetium montevidense</i> (Spreng.) Parodi</b>	<b>73</b>	17	3
<b><i>Richardia humistrata</i> (Cham. &amp; Schltl.) Steud.</b>	<b>65</b>	22	10
<b><i>Aristida murina</i> Cav.</b>	<b>64</b>	4	1
<b><i>Aristida venustula</i> Arechav.</b>	<b>57</b>	7	0
<b><i>Stenachaenium campestre</i> Baker</b>	<b>53</b>	2	1
<i>Paspalum plicatulum</i> Michx.	50	11	5
<i>Schizachyrium tenerum</i> Nees	47	0	0
<i>Paspalum pumilum</i> Nees	45	4	0
<i>Axonopus argentinus</i> Parodi	42	0	0
<i>Galianthe fastigiata</i> Griseb.	42	1	0
<i>Schizachyrium microstachyum</i> (Desv. ex Ham.) Roseng., B.R. Arrill. & Izag.	41	0	0
<i>Anthaenantia lanata</i> (Kunth) Benth.	38	0	0
<i>Gymnopogon</i> sp.	36	1	0
<i>Eryngium sanguisorba</i> Cham. & Schltl.	35	1	0
<i>Trachypogon spicatus</i> (L. f.) Kuntze	35	0	0
<i>Stylosanthes montevidensis</i> Vogel	33	0	1
<i>Mecardonia procumbens</i> (Mill.) Small	32	19	0
<i>Centella asiatica</i> (L.) Urb.	29	1	0
<i>Psidium salutare</i> (Kunth) O. Berg	29	0	0
<i>Stylosanthes leiocarpa</i> Vogel	28	0	0

Cuadro 2 cont.

<i>Scoparia montevidensis</i> (Spreng.) R.E. Fr.	26	0	4
<b><i>Chascolytrum subaristatum</i> (Lam.) Desv.</b>	9	<b>64</b>	6
<b><i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.</b>	1	<b>52</b>	30
<b><i>Juncus capillaceus</i> Lam.</b>	6	<b>52</b>	20
<i>Axonopus fissifolius</i> (Raddi) Kuhlm.	19	48	15
<i>Stenotaphrum secundatum</i> (Walter) Kuntze	0	41	7
<b><i>Nassella charruana</i> (Arechav.) Barkworth</b>	0	5	<b>91</b>
<b><i>Steinchisma hians</i> (Elliott) Nash</b>	7	13	<b>78</b>
<b><i>Lolium multiflorum</i> Lam.</b>	0	0	<b>77</b>
<b><i>Piptochaetium stipoides</i> (Trin. &amp; Rupr.) Hack. ex Arechav.</b>	6	8	<b>63</b>
<b><i>Paspalum dilatatum</i> Poir.</b>	2	30	<b>60</b>
<b><i>Verbena montevidensis</i> Spreng.</b>	1	14	<b>57</b>
<b><i>Gaudinia fragilis</i> (L.) P. Beauv.</b>	0	26	<b>54</b>
<b><i>Acmella decumbens</i> (Sm.) R.K. Jansen</b>	6	7	<b>52</b>
<i>Jaegeria hirta</i> (Lag.) Less.	0	6	49
<i>Eryngium echinatum</i> Urb.	0	14	49
<i>Phyla nodiflora</i> (L.) Greene	0	0	49
<i>Cyclosporum leptophyllum</i> (Pers.) Sprague	14	25	43
<i>Centaurium pulchellum</i> (Sw.) Druce	0	1	42
<i>Juncus imbricatus</i> Laharpe	1	11	38
<i>Symphotrichum squamatum</i> (Spreng.) G.L. Nesom	3	17	37
<i>Panicum bergii</i> Arechav.	0	0	36

Cuadro 2 cont.

<i>Stapfochloa canterae</i> (Arechav.) P.M. Peterson	0	0	35
<i>Pavonia glechomoides</i> A. St.-Hil.	6	8	32
<i>Borreria eryngioides</i> Cham. & Schltldl.	6	3	31
<i>Geranium dissectum</i> L.	0	1	30
<i>Borreria dasycephala</i> (Cham. & Schltldl.) Bacigalupo & E.L. Cabral	0	3	26
<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	2	2	26
<i>Mentha pulegium</i> L.	0	1	26

Las especies dominantes del Ag-I fueron principalmente gramíneas, las tres primeras especies de gramíneas fueron *Paspalum notatum*, *Andropogon ternatus* y *Aristida murina* (Cuadro 3). *Richardia humistrata* una hierba de hábito postrado se ubicó en segundo lugar entre las primeras.



Cuadro 3. Especies dominantes en Ag-I y su cobertura (promedio, +-DE). Se consideraron dominantes aquellas especies que cubren el 75%.

Especie	Cobertura % (± DE)
<i>Paspalum notatum</i> Flüggé	16,2 (11,7)
<i>Richardia humistrata</i> (Cham. & Schltl.) Steud.	7,1 (11,5)
<i>Andropogon ternatus</i> (Spreng.) Nees	6,8 (7,1)
<i>Cyperaceae</i> sp.	6,6 (7,2)
<i>Aristida murina</i> Cav.	6,2 (10,5)
<i>Axonopus fissifolius</i> (Raddi) Kuhlms.	5,4 (6,9)
<i>Bothriochloa laguroides</i> (DC.) Herter	5,3 (5,6)
<i>Piptochaetium montevidense</i> (Spreng.) Parodi	5,0 (4,4)
<i>Axonopus argentinus</i> Parodi	4,1 (7,2)
<i>Paspalum pumilum</i> Nees	3,7 (9,3)
<i>Schizachyrium microstachyum</i> (Desv. ex Ham.) Roseng., B.R. Arrill. & Izag.	3,6 (8,8)
<i>Trachypogon spicatus</i> (L. f.) Kuntze	3,1 (7,3)
<i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.	2,2 (4,6)

El Ag-II incluyó 32 censos, y las especies indicadoras para esta comunidad son *Chascolytrum subaristatum* (Lam.) Desv., *Cynodon dactylon* (L.) Pers. y *Juncus capillaceus* Lam. (Cuadro 2), las tres con bajo valor indicador (levemente superior al 50%). El cuadro 4 muestra las especies dominantes para este agrupamiento. En este Ag también hay un gran predominio de gramíneas, las tres primeras especies entre las dominantes fueron gramíneas: *Paspalum notatum*, *Axonopus fissifolius* y *Cynodon dactylon*, destacándose como característica de ellas su porte postrado. En este caso, al igual que en Ag-I con 13 especies se alcanza el 75% de la cobertura.

Cuadro 4. Especies dominantes en Ag-II y su cobertura (promedio, +-DE). Se consideraron dominantes aquellas especies que cubren el 75%.

Especie	Cobertura % (± DE)
<i>Paspalum notatum</i> Flüggé	20,1(13,3)
<i>Axonopus fissifolius</i> (Raddi) Kuhlms.	10,5 (11,3)
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	10,0 (11,7)
<i>Bothriochloa laguroides</i> (DC.) Herter	7,8 (7,9)
<i>Paspalum dilatatum</i> Poir.	4,8 (7,7)
<i>Stenotaphrum secundatum</i> (Walter) Kuntze	4,6 (7,9)
Cyperaceae	3,4 (4,8)
<i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.	3,0 (7,9)
<i>Nassella charruana</i> (Arechav.) Barkworth	2,9 (3,9)
<i>Gaudinia fragilis</i> (L.) P. Beauv.	2,5 (8,1)
<i>Richardia humistrata</i> (Cham. & Schltldl.) Steud.	2,5 (3,4)
<i>Mnesithea selloana</i> (Hack.) de Koning & Sosef	2,4 (4,8)
<i>Eryngium horridum</i> Malme	2,3 (4,1)

El Ag-III comprendió 14 censos. Las especies indicadoras son *Nassella charruana* (Arechav.) Barkworth, *Steinchisma hians* (Elliott) Nash y *Lolium multiflorum* Lam. (Cuadro 2). Entre las especies dominantes al igual que en los anteriores Ag dominan las gramíneas, con la diferencia de que con un menor número de especies (10) que en los otros Ag se alcanza el 75% de cobertura. Entre las especies dominantes se destaca *Nassella charruana* con un porcentaje promedio de 32 (Cuadro 5).

Cuadro 5. Especies dominantes en Ag-III y su cobertura (promedio, +-DE). Se consideraron dominantes aquellas especies que cubren el 75%.

<b>Especie</b>	<b>Cobertura % (± DE)</b>
<i>Nassella charruana</i> (Arechav.) Barkworth	32,1 (10,1)
<i>Paspalum notatum</i> Flüggé	8,8 (10,8)
<i>Paspalum dilatatum</i> Poir.	8,0 (5,2)
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	7,6 (12,9)
<i>Bothriochloa laguroides</i> (DC.) Herter	4,4 (4,7)
<i>Axonopus fissifolius</i> (Raddi) Kuhlms.	3,8 (7,1)
<i>Gaudinia fragilis</i> (L.) P. Beauv.	3,5 (4,8)
<i>Steinchisma hians</i> (Elliott) Nash	3,4 (4,9)
<i>Mnesithea selloana</i> (Hack.) de Koning & Sosef	3,2 (5,6)
Cyperaceae	2,3 (2,1)

### **2.5.3 Caracterización de atributos estructurales según comunidad**

El cuadro 6 resume algunas características estructurales y ambientales de los agrupamientos. La cobertura vegetal fue alta en forma generalizada en los tres agrupamientos. La riqueza promedio por stand tampoco difirió entre agrupamientos, el número de especies por stand fue similar, variando entre 58 a 62 especies/stand promedio para cada agrupamiento. A nivel general, una fisonomía similar de dos estratos fue común a los tres agrupamientos, salvo en un subconjunto de censos del Ag-I que se presentó con un único estrato.

Cuadro 6. Características estructurales según agrupamientos.

Característica	Ag-I	Ag-II	Ag-III
Cobertura (%) *	95	95	95
Riqueza acumulada (N° especies)	210	175	168
Riqueza promedio	58 ( $\pm$ 8,4)	58 ( $\pm$ 9,1)	62 ( $\pm$ 12,7)
Riqueza mín - máx	47 – 75	44 – 75	43 – 86
SD – Bosta – RS (%) *	5,7	5,4	7,8
Fisionomía (N° de Estratos)	1 o 2	2	2
Alturas según Estratos	1 estrato – 3 a 10 cm 2 estratos – bajo 2 a 6 cm alto 10 a 50 cm	Bajo 2 a 17 cm Alto 15 – 50 cm	Bajo 5 – 10 cm Alto 15 – 45 cm

\* Los porcentajes de Cobertura, SD (suelo desnudo), Bosta y RS (restos secos) se expresan como valores absolutos por lo que la suma puede superar el 100%.

Los valores de suelo desnudo, bosta y restos secos fueron variables pero siempre bajos por igual en los tres agrupamientos. En el caso de suelo desnudo varió entre 0 y 15%, la cobertura por bosta varió entre 0 y 5% y la cobertura de restos secos varió entre 1 y 15% (mínimos y máximos respectivamente).

En general, se observó un claro predominio de las especies con ciclo de vida (CV) perennes (Figura 6a), las cuales no presentaron diferencias entre agrupamientos. La cobertura de especies anuales en cambio sí presentó diferencias significativas. El Ag-I presentó menor porcentaje y difiere con respecto al Ag-III, en tanto Ag-II presenta un valor intermedio y no se

diferencia de ninguno de los otros dos. Cuando se caracterizan los agrupamientos según ciclo productivo (CP), se observan diferencias, habiendo un claro predominio de especies estivales en los Ag-I y Ag-II, mientras que en Ag-III se presentan en proporciones similares (Figura 6b).

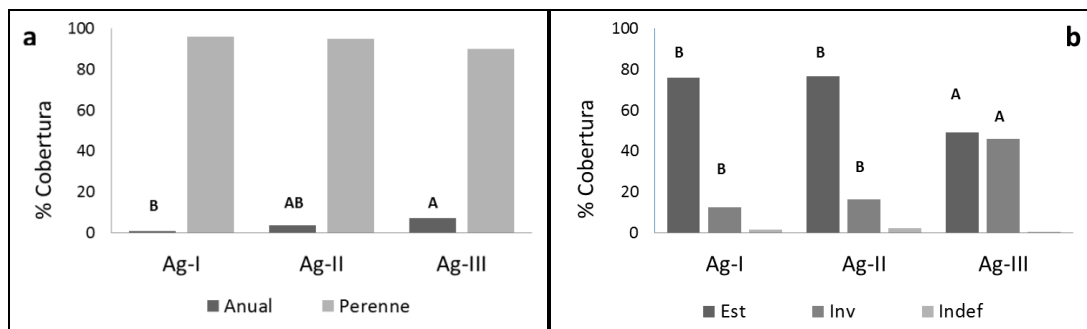


Figura 6. Caracterización de agrupamientos según: a) CV; b) CP; para cada agrupamiento. Letras muestran diferencias significativas entre agrupamientos.

La composición de los agrupamientos según tipos funcionales de plantas (TFP), a primera vista se presenta similar, con predominio de gramíneas seguidas de hierbas, graminoides, sub-arbustos y arbustos. Si bien ese patrón se da en todos los agrupamientos, Ag-I y Ag-III se diferencian significativamente en términos de Gramíneas y hierbas, mientras que Ag-II se presenta sin diferencias con respecto a los otros. El Ag-I presenta un valor menor de gramíneas y mayor de hierbas que Ag-III (Figura 7).

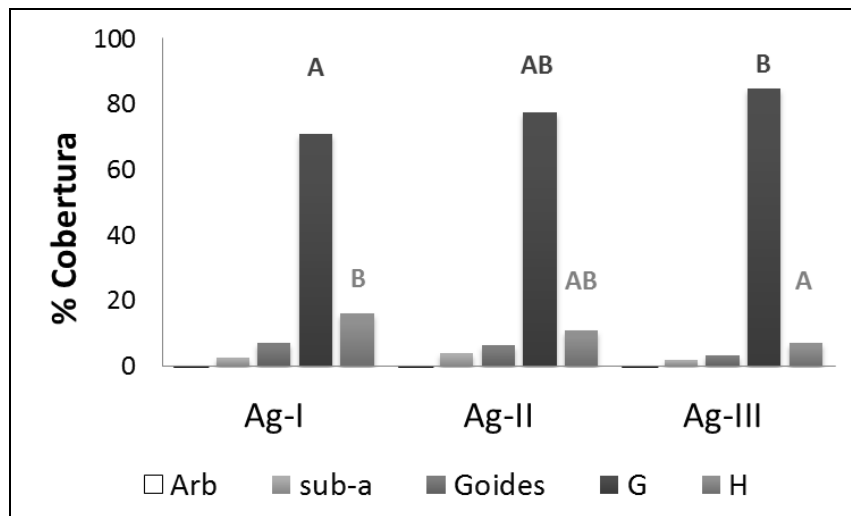


Figura 7. Cobertura vegetal según TFP en función de agrupamientos. Dónde: Arb: arbustos, sub-a: sub-arbustos, Goides: graminoides, G: gramíneas y H: hierbas. Letras muestran diferencias entre agrupamientos para cada TFP.

La caracterización según tipos productivos (TP) presenta algunas diferencias ente agrupamientos. En este caso Ag-I y Ag-II no difieren entre ellos en sus coberturas según TP y son significativas las diferencias con relación al Ag-III en cuanto a especies duras (D) y finas (F). Ag-III se presenta con mayor cobertura de especies finas y duras (Figura 8). Para los restantes TP no se presentaron diferencias.

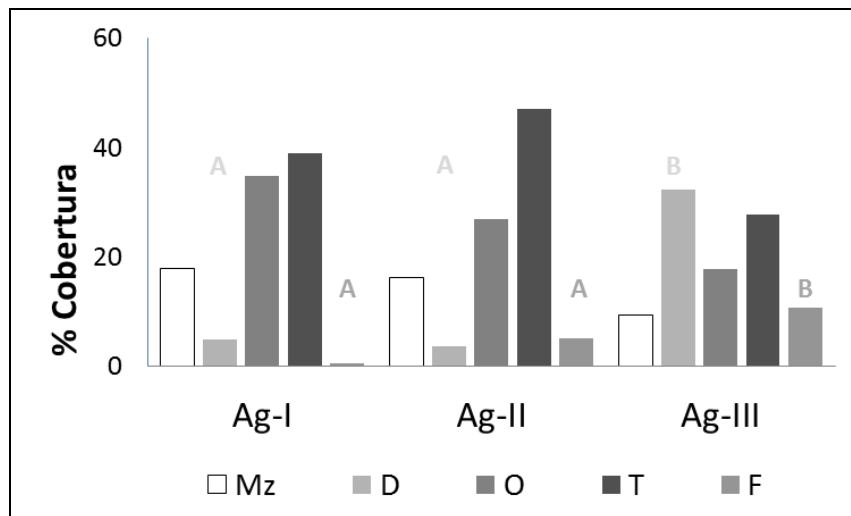


Figura 8. Cobertura de TP en función de los agrupamientos. Donde: Mz: malezas; D: especies duras; O: especies ordinarias; T: especies tiernas; F: especies finas. Letras muestran diferencias entre comunidades para cada TP.

#### **2.5.4 Características de los suelos de los agrupamientos**

La ubicación topográfica o las pendientes registradas en cada stand no difieren entre agrupamientos y muestran un rango muy amplio de registros, y en ningún caso se registraron pedregosidad o rocosidad en superficie (Cuadro 7). Para ninguna de estas características se registraron diferencias entre los agrupamientos registrados.

Desde el punto de vista de los suelos, la distribución de los agrupamientos no se asoció con las clasificaciones de suelos existentes, como unidades de suelo según la carta de reconocimiento 1:1.000.000 o grupos CONEAT. El Ag-I se distribuye ampliamente en la zona, encontrándose en todas las unidades de suelo presentes, aunque cerca del 75% de los censos se ubicaron sobre las unidades JP Varela, Bañado de Oro y San Carlos. El Ag-II también es de amplia distribución entre todas las unidades de suelo presentes en la zona, sin embargo concentra cerca del 90% de los censos

sobre las unidades Alférez, JP Varela, San Carlos y Vergara. En tanto, el Ag-III se da sobre las unidades Alférez, JP Varela, Vergara y San Carlos, estando ausente en Bañado de oro, y Sierra de Polanco. Tampoco se observó diferencias en características generales como perfil de horizontes o profundidad del horizonte A (Cuadro 7). Sin embargo sí se encontraron diferencias en características físicas y químicas de los suelos promedio para cada agrupamiento (Cuadro 8).

Cuadro 7. Características descriptivas del perfil modal de los suelos según agrupamiento.

<b>Característica</b>	<b>Ag-I</b>	<b>Ag-II</b>	<b>Ag-III</b>
Ubicación Topográfica	Ladera media (ladera baja y alta)	Ladera media (ladera baja – alta y domos)	Ladera media – alta – domos
Pendiente	Plana a fuerte	Plana a suave	Plana a moderada
Rocosidad o Pedregosidad	No se registró en ningún caso		
Perfil modal	A / Bt / C	A / Bt / C	A / Bt / C
Prof. horiz. A cm ( $\pm$ DE)	26 ( $\pm$ 8)	31 ( $\pm$ 8)	30 ( $\pm$ 6)
Color (moda)	Pardo	Pardo	Pardo grisáceo muy oscuro
Textura horizonte A	Franco arcillo-arenoso	Franco arcilloso	Franco arcilloso



Cuadro 8. Valores de pH (H<sub>2</sub>O), MO y textura para los diferentes suelo promedio según agrupamiento. Se presentan valores promedio y DE.

<b>Característica</b>	<b>Ag-I</b>	<b>Ag-II</b>	<b>Ag-III</b>
pH H <sub>2</sub> O (±DE)	5,1 (±0,6) <sup>A</sup>	5,1 (±0,4) <sup>A</sup>	5,4 (±0,4) <sup>B</sup>
MO % (±DE)	3,13 (±1) <sup>A</sup>	3,49 (±0,9) <sup>AB</sup>	4,07 (±1,1) <sup>B</sup>
Arcilla % (±DE)	30,5 (±8,2) <sup>A</sup>	30,6 (±9,2) <sup>A</sup>	31,7 (±7,8) <sup>A</sup>
Limo % (±DE)	24,1 (±11,9) <sup>A</sup>	34,9 (±14,3) <sup>B</sup>	42,1 (±7,8) <sup>B</sup>
Arena % (±DE)	45,4 (±12,8) <sup>B</sup>	34,4 (±15,1) <sup>A</sup>	26,2 (±8,4) <sup>A</sup>

En general, se puede observar que el agrupamiento Ag-I y Ag-III se distinguen en casi todos los atributos edáficos evaluados, salvo en contenido de arcilla. Por otro lado Ag-II tiene valores intermedios, asemejándose en unos atributos a Ag-I (pH, MO y Arcilla) y en otros a Ag-III (MO, Arcilla, Limo y Arena).

Los tres agrupamientos se presentan sobre suelos ácidos, habiendo una tendencia de mayor acidez en los suelos de Ag-I y Ag-II. Por su parte, los valores de MO muestran un gradiente con menor contenido en Ag-I y mayor contenido en Ag-III, con valores intermedios en Ag-II. En cuanto al color, se agrupa Ag-I y Ag-II con colores pardos en tanto que el Ag-III presenta predominantemente un color pardo grisáceo muy oscuro. Por otro lado, desde el punto de vista de la textura, Ag-I se presenta en suelos con texturas de un tenor más liviano que los otros agrupamientos, diferenciándose por su contenido de limo y arena (Cuadro 8). En términos de textura, la clasificación de Ag-I es franco arcillo-arenoso en cambio tanto para el Ag-II como para el Ag-III su textura es franco arcilloso.

## 2.6 DISCUSIÓN

En este trabajo se describen por primera vez las comunidades de pastizal de las Colinas y Lomadas del este y su relación con las características edáficas. Los pastizales abordados en este trabajo, no están contemplados en la clasificación previa de pastizales del Uruguay realizado por Lezama et al (2019). En dicho trabajo, Lezama et al. (2019) presentan un esquema de cinco comunidades principales de pastizal y catorce subcomunidades. Al comparar los agrupamientos de censos identificados en este trabajo con la clasificación mencionada, se pueden encontrar algunas correspondencias claras. Por un lado, se encuentra una relación nítida entre el Ag-I con la subcomunidad IIc de pastizales ralos de las regiones Sierras del Este, Centro Sur y Noreste, tan es así que comparten cuatro especies indicadoras (*A. ternatus*, *R. humistrata*, *A. murina* y *S. campestre*) y sus características ambientales complementarias. Por otro lado, el agrupamiento de censos denominados Ag-III se corresponde claramente con pastizales densos de las regiones centro sur, sierras del este y noreste (Lezama et al. 2019), más precisamente con la subcomunidad IV d con la que comparte tres especies indicadoras (*L. multiflorum*, *N. charruana* y *P. dilatatum*). En tanto, el agrupamiento restante (Ag-II), a diferencia de los otros dos agrupamientos, en términos generales, no se corresponde directamente con ninguna de las descripciones previas de pastizales densos en las regiones centro sur, sierras del este y noreste (Lezama et al. 2019), dado que las especies indicadoras la vinculan con distintas subcomunidades (*J. capillaceus* y *Ch. subaristatum* con IVb y *C. dactylon* con IVd). A esto se agrega que se trata de un agrupamiento numeroso (el de mayor cantidad de registros con 32 censos) y está poco definido florísticamente, lo que está evidenciado por presentar solamente tres especies indicadoras, todas con bajo valor indicador.

Las variables de paisaje relevadas (pendiente, microtopografía, rocosidad, pedregosidad) y de morfología edáfica simples (profundidad, horizonte A) no permiten diferenciar claramente los tres agrupamientos de censos. A pesar de que los pastizales ralos están asociados predominantemente a suelos superficiales y moderados (Lezama et al. 2019), en este trabajo se presentaron sobre suelos profundos con horizonte Bt, aunque con una tendencia a tener un horizonte A menos profundo (Ag-I) que los otros agrupamientos. Cuando se examinan las variables edáficas más finas, químicas y físicas, queda en evidencia un gradiente de varias variables combinadas: textura, MO, pH, indicando un gradiente de menos fertilidad en Ag-I a más en Ag-III, en que los rangos de estos agrupamientos no se superponen. A su vez, texturalmente se diferencian en el mismo gradiente: Ag-I se presenta sobre suelos de un tenor más livianos que Ag-III. Asimismo es notorio que Ag-II, a lo largo de este gradiente se solapa con Ag-I en algunas variables (pH) y con Ag-III en otras (Limo), y con ambas en términos de MO. En los pastizales de la pampa deprimida, incluidos también dentro de la región de los PRP, Batista y León (1992) realizaron estudios correlativos de suelo-vegetación en los que encontraron correspondencias más claras que en nuestro estudio. Aunque cabe aclarar que estos autores abarcaron mayores rangos de variabilidad ambiental además de que incluyeron más variables en el análisis. De igual forma, estos autores resaltan la asociación entre la presencia de comunidades vegetales con propiedades del suelo y características ambientales, como por ejemplo las variaciones en pH, nivel de salinidad, morfología del perfil o variaciones topográficas.

En vistas de que explicar la diferenciación del Ag-II de los otros agrupamientos solamente en términos ambientales abióticos no es suficiente, es necesario apelar a incorporar al análisis el régimen de perturbación asociado al manejo ganadero actual o la historia de uso (Chaneton 2005). En cuanto al manejo actual, los pastizales están todos

bajo pastoreo, sin que se distingan particularmente los stands del Ag-II. En relación a la historia de uso, lamentablemente la información disponible es escasa y poco precisa, esta solo nos permite afirmar que no hubo agricultura durante los últimos 30 años aproximadamente. Dicho esto, dado que dos de las tres especies indicadoras de este agrupamiento, *C. dactylon* y *J. capillaceus*, son reportadas como especies características de procesos de degradación, principalmente asociadas a mejoramientos de campo (Milot et al. 1987; Jaurena et al. 2016; Cáceres 2019), es posible interpretar el Ag-II como un estado de degradación del pastizal. *C. dactylon* es la principal especie invasora citada para los pastizales de las regiones ganaderas de Uruguay (Bresciano et al. 2014). *J. capillaceus* es un graminoide de baja producción y nulo valor forrajero que ha sido asociado a mejoramientos extensivos (Cáceres 2019). Coincidentemente con esta idea, Jaurena et al. (2016) proponen un modelo de estados de transiciones para describir la respuesta de un pastizal de esta región a la fertilización prolongada con P, en que *C. dactylon* es característica del estado “dominado por especies exóticas”. Según estos autores una vez traspasado determinado umbral de fertilización, se promueve la abundancia de especies exóticas, un estado de difícil retorno dado que las especies exóticas previenen la reinstalación de nativas. Es más, nuestros resultados indican, a partir de la falta de definición nítida ambiental del agrupamiento, que dos subcomunidades de pastizal diferentes (Ag-I y Ag-III) podrían converger a un mismo estado degradado de difícil retorno, en el cual se enmascaran las diferencias ambientales (Ag-II), homogeneizando la composición florística. Esta homogeneización biótica asociada a la degradación de pastizales ya ha sido descrita profusamente a nivel mundial (Gossner et al. 2016).

La composición funcional, en términos de CV, CP, TFP y TP, mostró variación entre las unidades identificadas, con una tendencia general a que Ag-II se posiciona en forma intermedia entre Ag-I y Ag-III. A lo largo del gradiente florístico descrito, varían todas las categorías funcionales

analizadas, siendo Ag-II similar a Ag-I en unas y en otras categorías se asemeja a Ag-III. La relación entre especies invernales – estivales varía, con un marcado predominio de especies estivales en los Ag-I y Ag-II. Estos resultados concuerdan con los registros previos para la zona que han marcado siempre una importante predominancia estival (Millot et al. 1987; Bermúdez y Ayala 2005). Sin embargo, en el Ag-III aumenta considerablemente la proporción de invernales, en este caso, el agrupamiento se presenta sobre los suelos con mayor nivel de pH, coincidiendo los resultados con las clasificaciones realizadas por Perelman et al. (2001), quienes reportan que a mayor valor de pH es mayor la presencia de especies invernales. En la misma línea, estos resultados concuerdan con una relación positiva entre especies invernales y mayores niveles de fertilidad (Millot et al. 1987; Formoso 2005). Contrariamente a lo que indica la similitud florística, la caracterización por tipos productivos ubica con mayor semejanza al Ag-I y Ag-II. Estas comparten un alto porcentaje de los TP, siendo dominados por especies tiernas y ordinarias y casi no presentan especies finas. En cambio, Ag-III asociado a suelos de mayor fertilidad se diferencia por los dos extremos de la clasificación de TP, tanto la proporción de especies finas y la presencia de duras es mayor que en los otros agrupamientos. El Ag-III presenta la mayor cobertura de especies finas (de mayor valor pastoril) aunque si tomamos en cuenta las especies finas y tiernas como las especies que principalmente componen la dieta de los animales en pastoreo, las tres comunidades rondan el 40% de cobertura (sin diferencias entre ellas).

Es en base a los resultados de los análisis y la predominancia de ciertas especies, se puede establecer la presencia de un gradiente de humedad-fertilidad a lo largo del que se distribuyen los agrupamientos florísticos. En un extremo, Ag-I asociado a suelos más livianos y con especies indicadoras características de hábitat de poca humedad (Andropogóneas y Aristídeas). En el otro extremo del gradiente se ubica Ag-III, en este caso además del

mayor nivel de fertilidad de suelo entre las principales especies indicadores se encuentran gramíneas pertenecientes a las tribus estípeas, poéas, paníceas, avéneas (*Nassella charruana*, *Lolium multiflorum*, *Paspalum dilatatum* y *Gaudinia fragilis* respectivamente) todas indicadoras de ambientes fértiles. La interpretación de Ag-III como la de mayor fertilidad se ve fortalecida por la presencia de invernales, ya que estas aumentan su participación con el aumento del contenido de arcilla y MO (Rosengurtt et al. 1939; May et al. 1990).

Inevitablemente cabe preguntarse porque el Ag-II está ausente en las descripciones de Lezama et al. (2019), cuando este es el agrupamiento más frecuentemente encontrado y no está asociado a características peculiares de la región. Una explicación podría ser que la región es especialmente susceptible a la invasión de *C. dactylon*, por ejemplo, por la extensión en la aplicación de tecnologías que la promueven. En este sentido, la historia de uso registrada en este trabajo no nos permite sacar conclusiones al respecto, pero la historia de fertilización puede estar manifestándose en la composición resultante ya que esta puede mantener sus efectos años después de que cese el agregado de nutrientes (Jaurena et al. 2016). Una segunda explicación es que los relevamientos de este trabajo se orientaron en forma sistemática dentro de los predios, a diferencia de la mayor parte de los censos incluidos en Lezama et al. (2019) que se orientaron en forma preferencial. Si bien con fines descriptivos es aceptable, el sesgo de este tipo de relevamientos restringe seriamente la capacidad de generalizar y extrapolar la información recabada. Ewald (2003) advierte sobre esta limitación a la hora de usar bases de datos fitosociológicas para distintos usos, como por ejemplo evaluar el estado de conservación de un recurso. En esta línea, nuestros datos muestran un serio problema de conservación de los pastizales de la región dado el alto porcentaje de censos que pueden ser considerados degradados.

## 2.7 CONCLUSIONES

Si bien los pastizales de la zona muestran alta homogeneidad fisionómica, del análisis fitosociológico se identifican tres agrupamientos de censos de pastizales, dos de los cuales se corresponden a subcomunidades descritas por Lezama et al. (2019). Por otro lado, si bien desde el punto de vista ambiental se encontraron algunas diferencias, no se puede hacer una distinción nítida y exclusiva de los agrupamientos a partir de las variables ambientales estudiadas. La información recabada permite hipotetizar sobre la existencia de un estado del pastizal, altamente invadido y muy frecuente en la región, asociado a procesos de degradación. En este sentido, este trabajo aporta, por primera vez para los pastizales del país, una descripción de estados del pastizal a partir de información florística.

## 2.8 BIBLIOGRAFÍA

- Altesor, A., M. Ferrón, F. Gallego, L. López-Mársico, F. Pezzani, F. Lezama, S. Baeza, E. Leoni, S. García, M. Pereira, B. Costa, D. Orihuela, D. Cáceres, A. Rossado, J.M. Paruelo. 2019. ¿Pastizales degradados o conservados? Una descripción objetiva de la heterogeneidad generada por el manejo ganadero. Páginas 51-72. *en*: A. Altesor, L. López-Mársico, J.M. Paruelo (eds). Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales II. INIA (Serie fpta; 69), Montevideo, Uruguay.
- Altesor; A., F. Pezzani, S. Grun, C. Rodríguez. 1999. Relationship between spatial strategies and morphological attributes in a Uruguayan grassland: a functional approach. *Journal of Vegetation Science* 10:457-462.

- Andrade, B.O., E. Marchesi, S. Burkart, R.B. Setubal, F. Lezama, S. Perelman, A.A. Schneider, R. Trevisan, G.E. Overbeck, I.I. Boldrini. (2018). Vascular plant species richness and distribution in the Río de la Plata grasslands. *Botanical Journal of the Linnean Society* 188:250-256.
- Ayala, W., R. Bermúdez, M. Carámbula, D. Risso, J. Terra. 2001. Tecnologías para la mejora de la producción de forraje en suelos de la región este. Páginas 69-108. En: D. Risso, E. Berretta. *Tecnologías forrajeras para sistemas ganaderos de Uruguay*. INIA (Boletín de divulgación; 76). Montevideo, Uruguay.
- Ayala, W., E. Carriquiry, M. Carámbula. 1993. Caracterización y estrategias de utilización de pasturas naturales en la región Este. Páginas 1-28. En: C. Mas, M. Carámbula, R. Bermúdez, W. Ayala, E. Carriquiry, D. Vaz Martins, G. Quintans, O. Bonilla, H. Saravia. *Campo natural estrategia invernal, manejo y suplementación*. INIA (Serie actividad de difusión; 49), Montevideo, Uruguay.
- Batista, W.B., R.J. León. 1992. Asociación entre comunidades vegetales y algunas propiedades del suelo en el centro de la Depresión del Salado. *Ecología Austral* 2:47-55.
- Batista, W.B., M.A. Taboada, R.S. Lavado, S.B. Perelman, R.J.C. León. 2005. Asociación entre comunidades vegetales y suelos en el pastizal de la Pampa Deprimida. 113-129. *en*: M. Oesterheld, M. Aguiar, C-Ghersa, J.M. Paruelo (eds.). *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando J. C. León*. Editorial Facultad de Agronomía. Buenos Aires, Argentina.
- Bermúdez, R., W. Ayala. 2005. Producción de forraje de un campo natural de la zona de lomadas del este. Páginas 33-40. En: D. Risso, W. Ayala, R. Bermúdez, E. Berretta. *Seminario de actualización técnica*



en manejo de campo natural. INIA (Serie técnica; 151), Montevideo, Uruguay.

Berretta, E.J., F. Do Nascimento. 1991. Glosario estructurado de términos sobre pasturas y producción animal. *Diálogo*, 32. 144p

Boggiano, P. 2003. Manejo y conservación de la diversidad biológica. Uruguay, Montevideo. 72p.

Braun-Blanquet, J. 1950. Sociología vegetal.: Acme Agency. Buenos Aires, Argentina. 444p.

Bresciano, D., C. Rodríguez, F. Lezama, A. Altesor. 2014. Patrones de invasión de los pastizales de Uruguay a escala regional. *Ecología Austral* 24:83-93.

Cáceres, D. 2019. Cambios en el largo plazo en la salud del campo natural asociados a la tecnología de mejoramientos extensivos con *Lotus subbiflorus* cv "El rincón". Tesis Maestría en Ciencias Ambientales. Facultad de Ciencias-UdelaR. Montevideo, Uruguay. Pp. 53.

Carámbula, M. 1978. Producción de pasturas. Páginas 7-11. Ministerio de agricultura y pesca. Pasturas IV. CIAAB, Montevideo, Uruguay.

Castaño, J.P., A. Giménez, M. Ceroni, J. Furest, R. Auchayna. 2011. Caracterización agroclimática del Uruguay. INIA. (Serie técnica; 193). Montevideo, Uruguay.

Chaneton, E.J. 2005. Factores que determinan la heterogeneidad de la comunidad vegetal en diferentes escalas espaciales. Páginas 19-42. *en*: M. Oesterheld, M. Aguiar, C. Ghera, J.M. Paruelo (eds.) .La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando J. C. León. Editorial Facultad de Agronomía. Buenos Aires, Argentina.

- Ewald, J. 2003. A critique for phytosociology. *Journal of Vegetation Science* 14:291-296.
- Dufrene, M., P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67:345-366.
- Del Puerto O. 1987. La extensión de las comunidades arbóreas primitivas en el Uruguay. Facultad de Agronomía (Notas Técnicas 1), UDELAR, Montevideo, Uruguay.
- Formoso, D. 2005. La investigación en utilización de pasturas naturales sobre cristalino desarrollada por el secretariado uruguayo de la lana. Páginas 51-60. En: R. Gomez, M. Albicette (eds). Seminario de actualización técnica en manejo de campo natural. INIA (Serie técnica; 151), Montevideo, Uruguay.
- Gossner, M., T. Lewinsohn, T. Kahl, F. Grassein, S. Boch, D. Prati, K. Birkhofer, S. Renner, J. Sikorski, T. Wubet, H. Arndt, V. Baumgartner, S. Blaser, N. Blüthgen, C. Börschig, F. Buscot, T. Diekötter, L. Jorge, K. Jung, A. Keyel, A. Klein, S. Klemmer, J. Krauss, M. Lange, J. Müller, J. Overmann, E. Pašalić, C. Penone, D. Perović, O. Purschke, P. Schall, E. Socher, I. Sonnemann, M. Tschapka, T. Tschardt, M. Türke, P. Venter, C. Weiner, M. Werner, V. Wolters, S. Wurst, C. Westphal, M. Fischer, W. Weisser, E. Allan. 2016. Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. *Nature* 540:266–269.
- Jaurena, M., F. Lezama, L. Salvo, G. Cardozo, W. Ayala, J. Terra, C. Nabinger. 2016. The dilemma of improving native grasslands by overseeding legumes: production intensification or diversity conservation. *Rangeland Ecology and Management* 69:35-42.

- Lezama, F., A. Altesor, J.C. León, J.M. Paruelo. 2006. Heterogeneidad de la vegetación en pastizales naturales de la región basáltica del Uruguay. *Ecología Austral* 16:167-182.
- Lezama, F., A. Altesor, M. Perira, J.M. Paruelo. 2011. Descripción de la heterogeneidad florística en los pastizales naturales de las principales regiones geomorfológicas de Uruguay. Páginas 15 – 32. En: A. Altesor, W. Ayala, J.M. Paruelo. *Descripciones de la heterogeneidad florística y seguimiento de la productividad primaria y secundaria del campo natural*. INIA (Serie fpta; 26), Montevideo, Uruguay.
- Lezama, F., M. Pereira, A. Altesor, J.M. Paruelo. 2019. Grasslands of Uruguay: classification based on vegetation plots. *Phytocoenologia* 211-229.
- May, H., E. Di Landro, C. Alvarez. 1990. Avances en la caracterización de sitios en el estudio integrado de pasturas naturales y suelos en la estancia palleros. Páginas 11-13. *en: Seminario Nacional de Campo Natural*. Hemisferio Sur. Tacuarembó, Uruguay.
- McGeoch, M.A., B.J. Van Rensburg, A. Botes. 2002. The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology* 39:661-672.
- MGAP-DGRN o DS (Dirección de suelo) (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca-Dirección General de Recursos Naturales). 1976. Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay a escala 1:1000000. Montevideo, Uruguay.
- Millot, J.C., D. Risso, R. Methol. 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. FUCREA, Montevideo, Uruguay.

- Mueller-Dombois, D., H. Ellemberg. 1974. Community sampling: The relevé method. Páginas 45-66. *en*: Mueller-Dombois D, Ellemberg H. (eds.). Aims and methods of vegetation ecology. Wiley & Sons. New York, EEUU.
- Panario, D. 1988. Geomorfología del Uruguay. Montevideo, Uruguay. Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la Republica, Montevideo, Uruguay.
- Perelman, S.B., R.J.C. León. 2011. Caracterización de las comunidades vegetales y su importancia en sistemas ganaderos extensivos. Páginas 55-68. *En*: A. Altesor, W. Ayala, J.M. Paruelo. Descripciones de la heterogeneidad florística y seguimiento de la productividad primaria y secundaria del campo natural. INIA (Serie fpta; 26), Montevideo, Uruguay.
- Perelman, S.B., R.J.C. León, M. Oesterheld. 2001. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* 89:562-577.
- Rosengurtt, B. 1979. Tabla de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay. Facultad de Agronomía, Montevideo, Uruguay.
- Rosengurtt, B. 1943. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay: 3 Contribución. Facultad de Agronomía, Montevideo, Uruguay.
- Rosengurtt, B., J.P. Gallinal, L. Bergalli, E.F. Campal. 1939. La variabilidad en la composición de las praderas: segunda contribución. *Revista de la AIA*. 11: 28-33. Sala OE, Patron WJ, Joyce LA, Lauenroth WK. 1988. Primary production of the central grassland region of the united states. *Ecology* 69:40-45.

Tiscornia, G., M. Jaurena, W. Baethgen. 2019. Drivers, Process, and Consequences of Native Grassland Degradation: Insights from a Literature Review and a Survey in Río de la Plata Grasslands. *Agronomy* 9:239.

### **3. FUNCIONAMIENTO DE LAS COMUNIDADES DE PASTIZAL EN LAS LOMADAS Y COLINAS DEL ESTE Y SU RELACIÓN CON LA DIVERSIDAD<sup>2</sup>**

#### **3.1 EASTERN HILLS GRASSLAND COMMUNITIES FUNCTIONING AND THEIR RELATIONSHIP WITH DIVERSITY**

Functional characterization of ecosystems is important for their use and management, and remote sensing provides a tool for this purpose. Among several functional attributes, PPNA has a relevant character since it synthesizes several aspects of ecosystem functioning; additionally, in livestock-grazed systems, it is the main determinant of stocking rate. In this chapter, grassland communities functioning is described in terms of the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI, an estimator of primary productivity) and its temporal variations, and analyze the relationships between NDVI and its interannual stability with diversity. The work was carried out on the basis of the grassland clusters defined in the previous chapter. The functional characterization of grassland clusters was performed through time series NDVI images from MODIS sensor, for the period 2000-2016. Diversity - productivity relationships was analyzed by simple regression models, using attributes related to the magnitude and stability of the PPNA as dependent variables and species richness and Shannon diversity as independent variables. All cluster showed bimodal behavior with respect to intra-annual NDVI dynamics, with no differences among them. All grassland clusters showed a similar interannual evolution, with no differences among them. No relationships were found between Diversity and Productivity or between Diversity and Stability when analyzing all the data together, however these relationships are strongly manifested, positively and linearly, for the most xeric cluster and in environments of lower potential.

Key words: Ecosystem functioning, Normalized Difference Vegetation Index, Rangeland functioning, Diversity and Functioning Relationships.

<sup>2</sup> Este artículo se presenta bajo las instrucciones de la revista Ecología Austral

### 3.2 RESUMEN

La caracterización funcional de los ecosistemas es importante para el uso y manejo ganadero, y la conservación de los pastizales. En este contexto, entre varios atributos funcionales, la PPNA tiene un carácter relevante ya que sintetiza diversos aspectos del funcionamiento ecosistémico; adicionalmente, en sistemas ganaderos, es el principal determinante de la carga animal. En este capítulo explora las relaciones existentes entre la diversidad y la magnitud y estabilidad de la productividad primaria (a través de su estimador), en condiciones naturales de predios comerciales, una escala poco explorada en la bibliografía. El trabajo se realizó en base a los agrupamientos vegetales preexistentes obtenidos en campos ganaderos de la zona de Lomadas y Colinas del Este. La caracterización funcional de los sitios relevados se realizó a través de series temporales de imágenes de IVN del sensor MODIS para el período 2000-2016. La relación entre la diversidad y la productividad fue analizada mediante modelos de regresión simple, utilizando atributos vinculados con la magnitud y estabilidad de la PPNA como variables dependientes y la riqueza de especies y diversidad de Shannon como variables independientes. Todos los agrupamientos presentan un comportamiento bimodal respecto a la dinámica intraanual del IVN, sin diferencias entre ellos. Todas las comunidades mostraron un comportamiento interanual similar, sin efecto de los agrupamientos. No se encontraron relaciones entre Diversidad y Productividad ni entre Diversidad y Estabilidad al analizar todos los datos juntos, sin embargo estas relaciones se manifiestan de manera fuerte, de forma positiva y lineal, únicamente para el agrupamiento más xérico y de ambientes de menor potencial.

Palabras claves: funcionamiento ecosistémico, índice de vegetación normalizado, funcionamiento pastizales, relaciones diversidad y funcionamiento

### 3.3 INTRODUCCIÓN

La caracterización de los ecosistemas es un aspecto importante tanto para la definición de prácticas de uso y manejo de los recursos naturales, como para la planificación de desarrollos agropecuarios y/o medidas destinadas a la conservación (IPCC 2000). La vegetación se puede describir desde sus atributos estructurales y/o funcionales, donde la descripción funcional de los ecosistemas es complementaria a la descripción estructural.

El funcionamiento del ecosistema hace referencia al intercambio de materia y energía (Virginia y Wall 2001), en este caso entre la vegetación y su entorno. Entre los atributos funcionales que se pueden registrar mediante la medición de flujos se encuentra la productividad primaria neta aérea (PPNA), la mineralización neta de N, la evapotranspiración (ET), pérdida de nutrientes totales, entre otros (Paruelo 2008; Paruelo y Caride 2014). Entre estos, la PPNA aparece con un carácter relevante debido a que sintetiza diversos aspectos del funcionamiento ecosistémico (McNaughton et al. 1989). En sistemas ganaderos, su importancia radica en parte por ser la variable principal en la determinación de la capacidad de carga de un agroecosistema (Oosterheld et al. 1998).

A pesar de la relevancia de conocer la PPNA, no se cuenta con muchos datos que contemplen su variabilidad espacial y temporal (Paruelo et al. 2010). Esto se debe principalmente a la dificultad de los métodos más utilizados para registrar esta variable (Kumar et al. 2015). El problema que presentan las técnicas tradicionales basadas en el corte y pesada de la biomasa es que son métodos que consumen mucho tiempo y en ocasiones son difíciles de implementar si los lugares no son de fácil acceso. Como resultado, esta metodología no es capaz de registrar variaciones en la distribución espacial en grandes áreas (Kumar et al. 2015). Ante esto, los modelos de estimación de PPNA basados en sensores remotos pueden



brindar una buena herramienta para generar esta información necesaria (Piñeiro et al. 2006; Kumar et al. 2015).

Esta fuente permite obtener de forma directa datos cuantitativos de los servicios ecosistémicos y obtener información antes de que se registren cambios a nivel estructural. Esto se debe a que los atributos funcionales tienden a responder más rápido a cambios en condiciones ambientales debido a la incapacidad de los atributos estructurales en manifestar los cambios registrados (Milchunas y Lauenroth 1995).

La estimación de PPNA mediante sensores remotos tiene su base en la estrecha relación existente entre algunos índices espectrales y el comportamiento fotosintético de la vegetación. El comportamiento de los tejidos verdes con alta absorción de radiación en la longitud de onda del rojo (baja reflectancia) y alta reflectancia en la porción del infrarrojo, permiten la obtención de varios índices espectrales, de los cuales el más conocido es el Índice de Vegetación Normalizado (IVN) (Paruelo y Caride 2014). Este índice, calculado como  $IVN = (IR - R) / (IR + R)$ , donde R corresponden a la reflectancia en la porción roja e IR a la reflectancia en la porción infrarroja del espectro electromagnético, presenta una relación estrecha y positiva con la fracción de Radiación Fotosintéticamente Activa absorbida por los tejidos verdes (fRFA) y por tanto con la productividad (Gallo et al. 1985; Piñeiro et al. 2006).

El modelo planteado por Monteith (1972) ( $PPNA = RFA * fRFA * EUR$ ), brinda la base teórica para relacionar fRFA con la productividad. Este establece que la PPNA está determinada por la cantidad de radiación fotosintéticamente activa absorbida (RFAA) por los tejidos verdes de las plantas y la eficiencia con que esa energía es transformada en biomasa (EUR). La RFAA es producto de la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA) y la fracción de esta que es absorbida por las hojas verdes (fRFA). La RFA se obtiene de estaciones meteorológicas y la fRFA es estimada a partir de

índices espectrales obtenidos de los sensores remotos. La EUR varía entre zonas, principalmente por el tipo de vegetación (composición específica, estructura y metabolismo fotosintético) y, dentro de una misma zona, varía en función de las condiciones ambientales, principalmente la temperatura y el agua disponible (Nouvellon et al. 2000; Bradford et al. 2006).

A nivel nacional existen varios trabajos que realizaron caracterizaciones funcionales. Baeza et al. (2006) caracterizan espacialmente al Uruguay en base a los tipos funcionales de ecosistemas basados en índices de vegetación. A menor escala para la región geomorfológica de basalto, Baeza et al. (2010) caracterizaron las comunidades vegetales en términos de su PPNA utilizando el IVN para su estimación. Para las Sierras del Este Baeza et al. (2011) y Gallego et al. (2017) presentaron estimaciones de PPNA de los pastizales naturales y mejorados basados en índices espectrales.

Existe mucha información generada respecto a la relación entre el funcionamiento de los ecosistemas y su diversidad. Estas relaciones en general reportan que sistemas más diversos tienden a ser más productivos (Cardinale et al. 2006; Cardinale et al. 2012) y a incrementar su estabilidad en el tiempo (Hector et al. 2010; Cardinale et al. 2012). Las mismas, se establecen en base a que la pérdida de diversidad lleva a una disminución en la eficiencia de uso de recursos (nutrientes, agua, luz) y tanto, la captura de recursos como la producción de biomasa son más estables en comunidades más diversas.

En este capítulo, se describe el funcionamiento de las comunidades de pastizal en términos del IVN y sus variaciones temporales y se analizan las relaciones entre el IVN (i.e. Productividad Primaria) su estabilidad interanual con la diversidad.

## **3.4 MATERIALES Y MÉTODOS**

### **3.4.1 Área de estudio**

El estudio se realizó en base a los agrupamientos vegetales obtenidos y descritos en el capítulo anterior de este trabajo. Las comunidades resultantes, están ubicadas en la región de Lomadas y Colinas del Este – Uruguay, según la clasificación geomorfológica de Panario (1988). Esta zona ocupa una superficie de 846.291 ha (aproximadamente un 5% de la superficie del país) y se extiende por los departamentos de Maldonado, Lavalleja, Rocha, Treinta y Tres y Cerro Largo. El clima de la región es templado a subtropical subhúmedo, con precipitación media anual de 1300 mm y una temperatura media anual de 17,7 °C (Castaño et al. 2011).

### **3.4.2 Obtención de datos**

Los datos fueron tomados sobre los mismos stands muestreados para la caracterización estructural del pastizal (ver Cap 2). Los censos fueron georreferenciados mediante un dispositivo de geoposicionamiento satelital (GPS). Todos los pastizales muestreados corresponden a pastizales densos (Lezama et al. 2019) que estaban bajo pastoreo aunque se desconocen las características particulares del régimen de manejo.

La caracterización funcional de los sitios relevados se realizó a través de series temporales de imágenes de Índice de Vegetación Normalizado (IVN) del sensor MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) a bordo de los satélites EOS Terra y EOS Aqua. El MODIS Land Science Team (<http://modis-land.gsfc.nasa.gov/>) produce una imagen cada 16 días (resultante de la mejor imagen diaria de ese período) con una resolución espacial de 250 x 250 m. Se utilizaron un total de 387 imágenes, las que abarcaron el período desde febrero de 2000 hasta diciembre de 2016. Las

series temporales de IVN fueron filtradas mediante la banda de calidad, de forma de utilizar datos libres de nubes, sombras y con baja proporción de aerosoles en la atmósfera (Roy et al. 2002). Los valores removidos por el filtro de calidad fueron reemplazados por el valor resultante de una interpolación lineal entre el valor de IVN de la fecha anterior y la fecha posterior.

Las series temporales de IVN fueron superpuestas sobre imágenes de alta resolución para seleccionar píxeles homogéneos correspondientes a cada stand. Los píxeles se consideraron homogéneos cuando el stand de vegetación muestreado cubría más de un 75 – 80% del pixel a utilizar. De esta forma, se evitaron píxeles en los que hubiera presencia de montes, cursos de agua, alambrados o caminos atravesando el pixel y zonas que pudieran alterar el valor resultante en la imagen. El procesamiento de las imágenes satelitales se realizó mediante el software ENVI 4.7.

### **3.4.3 Análisis del funcionamiento de las comunidades**

Los atributos utilizados para la descripción funcional de las comunidades se obtuvieron a partir de las series temporales de IVN generadas para cada stand. Para cada uno se calculó:

- IVN promedio anual (IVN-PA): Promedio de los 23 valores de cada año. Muestra la variación interanual del IVN
- IVN promedio anual promedio (IVN-PAP): Promedio del IVN-PA para los 17 años considerados.
- IVN año promedio: corresponde a 12 valores, uno para cada mes, construido como el promedio de los valores de IVN de cada mes en toda la serie temporal (el promedio de todos los valores de enero, todos los de febrero, etc.). Muestra la variación intra-anual del IVN

- Mes del máximo IVN (IVN-Max): calculado como la moda del mes en que ocurre el máximo valor de IVN en cada año considerado
- Mes del mínimo IVN (IVN-Min): calculado como la moda del mes en que ocurre el mínimo valor de IVN en cada año considerado
- Estabilidad temporal del IVN (EST-IVN): calculada como el cociente entre el IVN promedio anual promedio y el desvío estándar del IVN promedio anual (IVN-PAP/ Desv Est (IVN-PA)) (Tilman 1999)

Estos atributos derivados de la marcha estacional del IVN dan cuenta de gran parte de la variación en el funcionamiento de los pastizales naturales (Paruelo y Lauenroth 1998).

Las comunidades fueron comparadas en su funcionamiento mediante análisis del IVN-PA e IVN año promedio. Se realizó un ANOVA de medidas repetidas donde se toma el IVN como variable de respuesta, los agrupamientos como variable independiente y los años (para el IVN-PA) o los meses (para el IVN año promedio) como factor repetido en el tiempo. Las modas el valor máximo y mínimo de IVN se utiliza para describir el comportamiento de las comunidades. Para el análisis de estabilidad se hizo un ANOVA simple. Las comparaciones entre pares de comunidades fueron realizadas mediante comparación *post hoc* de Tukey.

#### **3.4.4 Relación entre funcionamiento y diversidad**

La relación entre la diversidad y la productividad fue analizada mediante modelos de regresión simple utilizando el IVN-PAP y la estabilidad temporal del IVN como variables dependientes y la riqueza de especies y diversidad de Shannon como variables independientes.

Estas relaciones, se exploraron en forma conjunta para todos los stands para los que se contaba con información del funcionamiento (N=48) y analizando por separado lo ocurrido en cada uno de los agrupamientos descritos en el capítulo anterior.

### 3.5 RESULTADOS

Se identificaron 48 pixeles útiles del total de 69 utilizados para la caracterización estructural de los pastizales (ver Cap 2), éstos 48 se determinaron como “puros” u “homogéneos”. Esto pixeles, quedan distribuidos dentro de los agrupamientos identificados ubicándose 12 pixeles dentro del Ag-I, 24 pixeles distribuidos en el Ag-II y 12 distribuidos en el Ag-III (Figura 1).

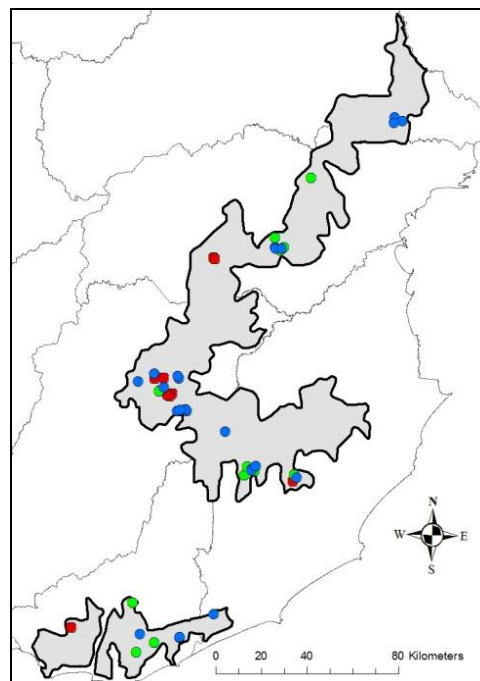


Figura 1. Ubicación de los censos utilizados para el análisis funcional a través del análisis de series temporales de IVN. Puntos verdes corresponden a Ag-I, puntos azules corresponden a Ag-II y puntos rojos corresponden a Ag-III.

### 3.5.1 Funcionamiento de las comunidades de pastizales

Todas las comunidades de pastizal mostraron un comportamiento bimodal en cuanto a la radiación interceptada a lo largo del año (Figura 2). Este comportamiento presenta un pico en primavera, durante los meses de setiembre y octubre (con valores máximos en octubre), una disminución hacia fines de primavera – verano y nuevamente un aumento desde fines de verano e inicio de otoño (con los máximos valores en marzo). Los menores valores registrados para todas las comunidades ocurren en el mes de Julio.

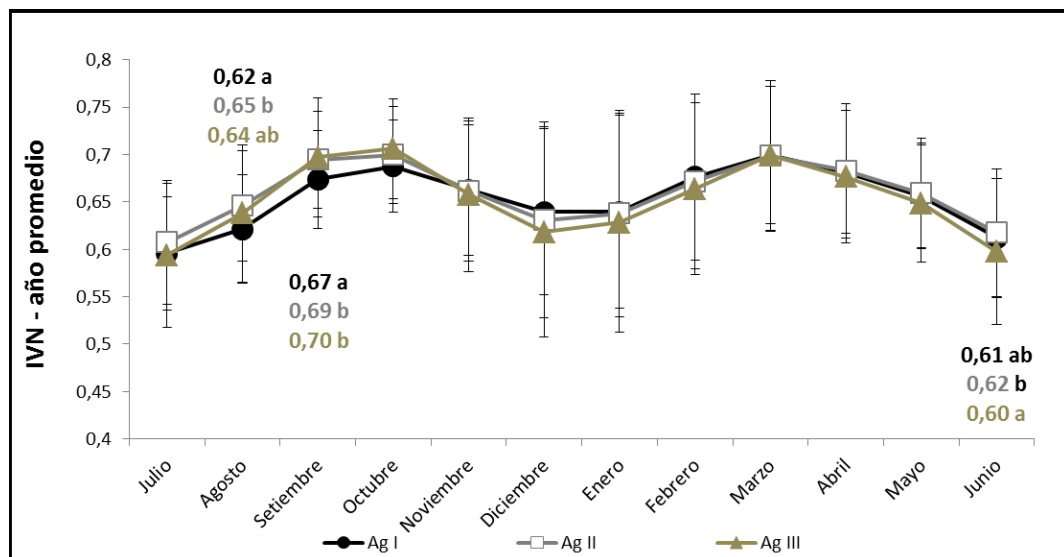


Figura 2. Dinámica intraanual de la evolución del IVN (índice de vegetación normalizado) año promedio para los diferentes agrupamientos (Ag-I está representado por rombos negros, Ag-II representado por cuadrado blanco y línea gris clara y Ag-III representado por triángulos gris y líneas gris) durante los 17 años analizados. Las barras muestran el desvío estándar en cada Agrupamiento y mes. Diferentes letras denotan diferencias significativas.

La moda del mes de máximo valor de IVN fue marzo para Ag-I y Ag-II y fue el mes de octubre para Ag-III. Aunque la moda es muy clara y definida para Ag-I, en el caso del Ag-II y Ag-III este parámetro se encuentra repartido entre octubre y marzo. Por el contrario, la moda del mes de mínimo valor de IVN

fue notoriamente marcada para todas las comunidades en el mes de julio. El IVN año promedio, no fue significativamente diferente entre agrupamientos para el efecto de la comunidad, pero si se encontró nivel de significancia para el efecto del tiempo en meses ( $F=236$ ,  $gl=11$  y  $P<0,001$ ) y en la interacción entre agrupamientos y meses ( $F=3,74$ ,  $gl=22$  y  $P<0,001$ ). La prueba de Tukey mostró diferencias significativas ( $P<0,05$ ) únicamente durante algunos meses de invierno y primavera. En el mes de junio el agrupamiento II es significativamente mayor que el Ag-III ( $F = 4,22$ ,  $gl = 45$  y  $P<0,05$ ), y Ag-I registra valores intermedios sin diferir entre ellos. Para el mes de agosto el Ag-II es mayor que Ag-I ( $F = 5,10$ ,  $gl = 45$  y  $P<0,05$ ) y Ag-III no difiere de ninguno de ellos, y para setiembre Ag-II y Ag-III son significativamente mayores que Ag-I ( $F = 4,52$ ,  $gl = 45$  y  $P<0,05$ ).

Al observar la evolución del IVN-PA para el transcurso de los 17 años de estudio se observa un patrón similar en la evolución del comportamiento interanual para las diferentes comunidades (Figura 3).



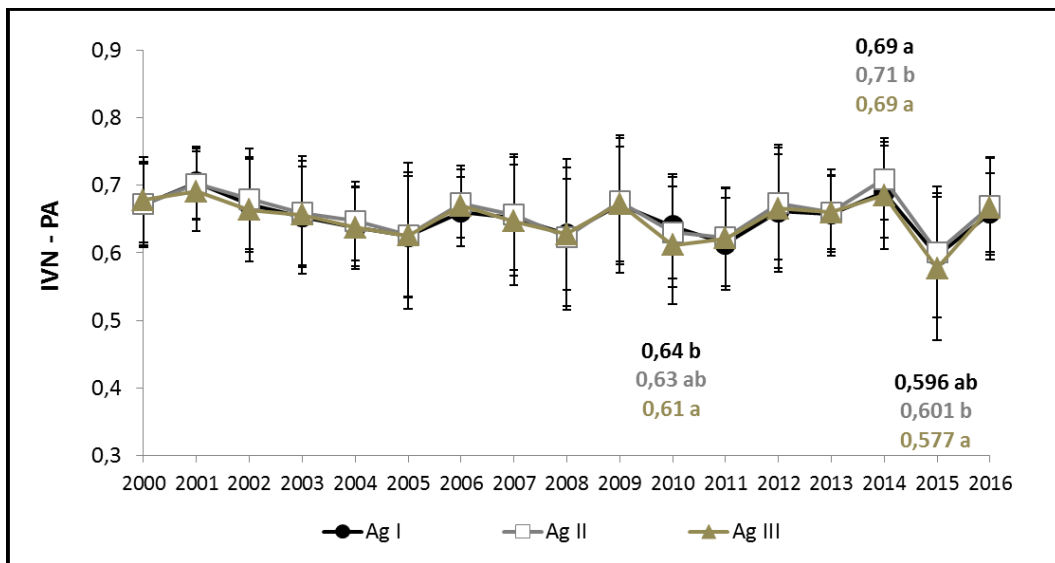


Figura 3. Dinámica inter anual de la evolución del IVN-PA para los diferentes agrupamientos (Ag-I está representado por rombos negros, Ag-II representado por cuadrado blanco y línea gris clara y Ag-III representado por triángulos gris y líneas gris) durante los 17 años evaluados. Las barras que muestran el desvío estándar de cada año promedio. Diferentes letras denotan diferencias significativas.

Los valores más altos de IVN se registraron en los años 2001 y 2014, con valores que se ubicaron entre 0,69 y 0,71 en general para todos los agrupamientos. Los menores registros de IVN se dan durante el año 2015, con valores que oscilan entre 0,58 y 0,61 según el agrupamiento (Figura 3). El IVN promedio anual, no fue significativamente diferente según el efecto de las clases de pastizales, pero si se encontró nivel de significancia para el factor tiempo ( $F = 112$ ,  $gl = 16$  y  $P < 0,001$ ) y en la interacción entre agrupamiento y años ( $F = 1,73$ ,  $gl = 32$  y  $P < 0,01$ ). En este caso, la prueba Tukey mostró diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) solo durante algunos años. En el año 2010 Ag-I es significativamente mayor que Ag-III ( $F = 5,13$ ,  $gl = 45$  y  $P < 0,01$ ) en tanto Ag-II con valores intermedios no difiere de ninguno de los dos. Para el año 2014 Ag-II es significativamente mayor que Ag-I y Ag-III ( $F = 7,55$ ,  $gl = 45$  y  $P < 0,01$ ). Mientras para el 2015 Ag-II es significativamente

mayor que Ag-III ( $F = 4,45$ ,  $gl = 45$  y  $P < 0,05$ ) y Ag-I no difiere de ninguno de los agrupamiento.

Los diferentes tipos de pastizal no difirieron en su estabilidad temporal (Ag-I: 20,75, Ag-II: 19,54 y Ag-III: 19,26;  $F = 1,78$ ,  $gl = 2$  y  $P = 0,18$ ). Cuando se analiza la estabilidad temporal promedio anual promedio para cada agrupamiento mediante ANOVA simple, estas no presentan diferencias significativas.

### **3.5.2 Relaciones entre diversidad y productividad de las comunidades**

Al analizar todo el set de datos de manera conjunta (los 48 censos incluidos en el análisis) no existe relación entre la diversidad (ie. Riqueza) y la productividad (ie. IVN-PAP). Sin embargo, al analizar los datos discriminando subconjuntos según agrupamientos, éstos se comportan de manera diferente. Las relaciones son muy fuertes para el agrupamiento I (el ambiente más xérico) y no se hayan relaciones en los agrupamientos II y III. En este agrupamiento (Ag-I) el IVN-PAP aumenta linealmente a medida que aumenta el número de especies ( $R^2=0,63$ ;  $n=12$ ;  $P < 0,05$  o  $P=0,0021$ ) (Figura 4a).

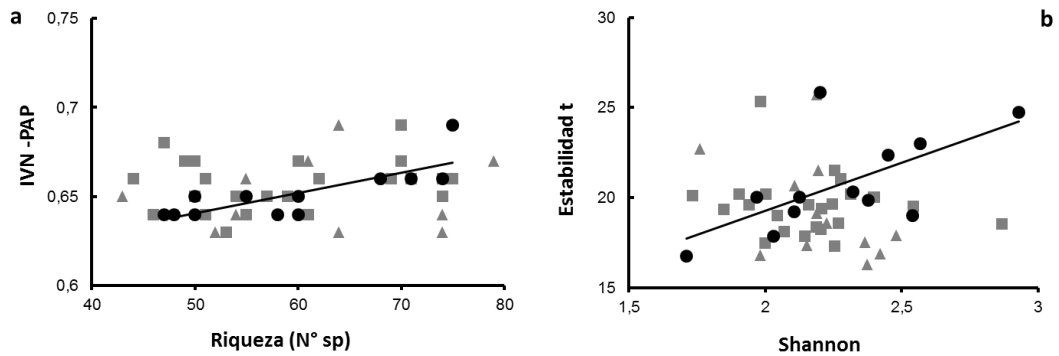


Figura 4. Relaciones entre parámetros de diversidad y productividad para el Ag-I. a) Relación entre el Índice de Vegetación Normalizado (IVN-PAP) y la riqueza de especies (N° de esp) como indicador de diversidad. b) Relación entre estabilidad temporal del IVN-PAP y el índice de Shannon como indicador de diversidad. Dónde: ● Corresponden al Ag-I, ■ corresponde al Ag-II y ▲ corresponde al Ag-III. Se muestran solamente la línea de tendencia para el Ag-I, las otras no se muestran ya que no hubo regresiones significativas.

Los resultados de la relación diversidad (Shannon) – estabilidad fueron similares a los descritos para la relación riqueza – productividad, no se encontraron relaciones cuando se analiza todo el set de datos, pero si se detectaron relaciones significativas para el Ag-I cuando se analiza por separados. La ecuación de la Figura 4a para el Ag-I es  $y=0,0011x+0,5837$ , para los otros agrupamientos no se presentan debido a que no existió una relación significativa.

En este agrupamiento, la estabilidad temporal del IVN-PAP aumentó en forma lineal con el índice de diversidad de Shannon (Figura 4b), mostrando que los stands son más estables cuanto mayor es su diversidad ( $R^2=0,40$ ;  $n=12$ ;  $P=0,026$ ). La ecuación de la Figura 4b para el Ag-I es  $y=5,3143x+8,6475$ , para los otros agrupamientos no se presentan debido a que no existió una relación significativa.

### 3.6 DISCUSIÓN

Este capítulo muestra por primera vez el análisis de la relación diversidad-productividad-estabilidad de las comunidades de pastizal de la región de Lomadas y Colinas del Este. Las descripciones del funcionamiento fueron realizadas a partir de datos estacionales e interanuales del IVN, un estimador ampliamente utilizado de la interceptación de radiación y la PPNA (Paruelo y Caride 2014). A su vez el capítulo explora las relaciones existentes entre la diversidad y la magnitud y estabilidad de la productividad primaria (a través de su estimador), en condiciones naturales de predios comerciales, una escala poco explorada en la bibliografía.

La caracterización funcional, tanto la representación de la dinámica en la producción de forraje como las relaciones con la diversidad, representa un aporte sustancial en línea con la determinación de productividad de las comunidades de los pastizales, con las implicancias prácticas y de manejo que esta representa (impacto directo en la carga animal que soporte ese pastizal) (Oesterheld et al. 1998). A modo de ejemplo los valores de IVN presentados pueden traducirse a valores de PPNA utilizando el modelo de Monteith (1972) (ver introducción en este capítulo) y calibraciones regionales de los parámetros necesarios. Estos valores de IVN representan aproximadamente unos 3500 Kg MS/ha por año, con un mínimo de 2730 en los agrupamientos I (durante el año 2005) y III (durante el año 2015) y un máximo de 4600 kg MS/ha en el Ag-II (durante el año 2014). Estos son producto de utilizar la relación IVN-fRFA publicada por Baeza et al. (2011) para pastizales de Sierras del Este, valores de radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA) de estación meteorológica y de eficiencia en el uso de la radiación (EUR) publicados por Paruelo et al. (2010) para la región Campos del Sur. Estos valores, obtenidos a nivel predial, con diferentes esquemas de pastoreos, cargas y otras variables de manejo, se encuentran

dentro del rango reporta por Gallego et al. (2017) también a nivel predial pero para comunidades de pastizales densos en la zona de Sierras del Este. La ausencia de diferencias en el funcionamiento de agrupamientos asociados a características edáficas contrastantes podría estar explicado por la variación de la intensidad de pastoreo, un determinante clave del funcionamiento de los pastizales (Laca y Lemaire, 2000). Sin embargo, la falta de información sobre el régimen de pastoreo (cargas, especie animal, categorías o usos y manejos en general, entre otros) de los pastizales estudiados limita la interpretación sobre las posibles causas de las escasas diferencias en producción entre agrupamientos.

### **3.6.1 Funcionamiento de las comunidades de pastizal**

El análisis del comportamiento intraanual en las dinámicas de IVN (IVN año promedio) mostró un comportamiento estacional muy claro, con máximos en marzo y octubre y mínimos en julio, y una clara dinámica bimodal también reportados para otros pastizales en Uruguay (Baeza et al. 2010; Guido et al. 2014). Los agrupamientos tuvieron un comportamiento muy similar en producción de forraje. Algo esperable para el caso de Ag-I y Ag-II dada la relativa similitud fisionómica de los mismos pero llamativo con Ag-III debido a la gran diferencia en composición de ciclos productivos. El Ag-III presenta una mayor cobertura de especies invernales que los otros (50 vs 10-15%). Situaciones similares fueron reportadas por Baeza et al. (2010) para algunas de las comunidades de pastizal de basalto superficial.

Las diferencias se registraron en parte de invierno e inicio de primavera, lo que determina que la principal variación se da en la estacionalidad de la fracción de la radiación interceptada (IVN año promedio) por parte de los tipos de pastizal (Figura 2). Estas diferencias parecen tener su explicación en las características estructurales de los agrupamientos (Cap. 2). Por

ejemplo, la mayor proporción de especies invernales (C3) en el Ag-III, determinaría una mayor interceptación de radiación en los meses de fines de invierno e inicios de primavera impulsada por un aumento más temprano de las tasas de crecimiento de estas especies.

Las similitudes entre agrupamientos se mantienen en términos interanuales, sin una explicación clara para los cambios temporales en la dinámica de IVN-PA (interacción tiempo-agrupamiento). Una inspección detallada de las principales variables climáticas de la estación meteorológica de INIA Treinta y Tres (<http://www.inia.uy/gras/Clima/Banco-datos-agroclimatico>) no arrojó información clara para la interpretación de estos patrones. El comportamiento común que se manifiesta es que el Ag-III siempre es el que se diferencia con respecto al Ag-I o al Ag-II según el año, teniendo en todos los casos valores de IVN-PA significativamente menores. La similitud en el funcionamiento de los distintos agrupamientos puede estar parcialmente explicada por la metodología utilizada para su cálculo. Al utilizar imágenes MODIS el dato resultante que arrojan las mismas representan el valor de un área superior a las 5 ha por lo que si el stand de vegetación muestreado no abarcaba toda esa superficies se puede estar incurriendo en errores. Las pocas diferencias encontradas podrían deberse a características de la composición botánica, que hacen al agrupamiento III más sensible a las variaciones en el clima. También podría conjeturarse que el estrato alto gramíneo, con acumulación de restos secos en pie, de este agrupamiento sea responsable de este patrón, este Ag presenta una alta proporción de *Stipa charruana*, una especie factible de generar tapices de doble estructura con espartillares donde se acumulan restos secos. En cualquier caso estudios más detallados son necesarios para explorar esta posibilidad.

Es importante destacar que a la hora de estos análisis no fueron tenidas en cuenta variables de manejo, como cargas, intensidades de pastoreos, categorías en el uso, etc. Estas variables pueden ser de gran impacto a la

hora de determinar la productividad del pastizal (Briske y Heitschmidt 1991; Laca y Lemaire, 2000) por lo que, sacar conclusiones sobre la productividad de los agrupamientos sin tener en cuenta estas variables puede estar enmascarando o potenciando similitudes o diferencias entre ellos. En este sentido, resultados a nivel nacional mostrados por Do Carmo et al. (2018) muestran mayor producción a mayores ofertas de forraje. De esta forma, estos resultados hacen un aporte en la descripción de los agrupamientos pero sin poder profundizar en sus productividades.

### **3.6.2 Relaciones entre el funcionamiento ecosistémico y la diversidad**

Los resultados muestran que las relaciones entre diversidad-productividad-estabilidad de los pastizales de la zona en estudio se expresan de diferente manera según el nivel conceptual de análisis. Las relaciones quedan enmascaradas al analizar todos los datos juntos pero se expresan fuertemente para un tipo particular de agrupamiento (Ag-I). En el caso del Ag-I se confirma la hipótesis planteada detectando aumentos en la productividad (i.e. IVN-PA) y la estabilidad de las comunidades cuando aumenta la diversidad.

La relación entre la diversidad y la productividad es un tema ampliamente estudiado en ecología (Naeem et al. 1994; Tilman y Downing 1994; Tilman et al. 1996; Waide et al. 1999; Gillman y Wright 2006). El sentido y tipo de relación encontrado entre ambas variables depende de la escala y el tipo de sistema estudiado. Un metanálisis relativamente reciente (Gillman y Wrigth 2006) muestra que las relaciones positivas entre la diversidad de plantas y la productividad son las más comunes en la naturaleza, independientemente de la escala estudiada. Los resultados de este trabajo apoyan esta afirmación pero ponen de manifiesto la importancia del conocimiento detallado de las comunidades para el estudio en estas relaciones.

En el caso de la comunidad establecida en el ambiente más limitado (suelo superficial y menos MO) (Figura 4b) se observó que a medida que aumenta el Índice de Shannon la productividad del pastizal en el Ag-I es más estable en el tiempo. Es interesante que el agrupamiento de ambientes más pobres y más xéricos sea en el que se expresan las relaciones. Estos resultados concuerdan con los resultados de Tilman et al. (2006) y con el modelo conceptual expuesto por Borer et al. (2012). Estos últimos, identificaron en experimentos manipulativos con niveles crecientes de especies, que a mayor diversidad es también mayor la biomasa de plantas y esa mayor diversidad provoca a su vez mayor estabilidad.

Además, Tilman y Downing (1994); Tilman et al. (1996) y Tilman et al. (2006) establecen que la diversidad es un parámetro importante para mantener el funcionamiento ecosistémico (ejemplo productividad primaria). Aunque estas afirmaciones generalmente surgen de trabajos experimentales realizados a niveles de diversidad bastante menores a los registrados en pastizales naturales como los registrados en este trabajo.

En efecto, en la revisión realizada no se han encontrado registros de relaciones de diversidad y funcionamiento en ambientes naturales, para los niveles de diversidad de especies de los agrupamientos relevados en este trabajo (riqueza promedio 2,4, máx. 3 y mín. 1,8 especies/m<sup>2</sup>). El hecho de que las relaciones diversidad-productividad suelen estar analizadas a niveles de diversidad más bajos que los reportados en este trabajo pueden estar enmascarando mecanismos poco explorados.

De los resultados obtenidos surge la interrogante sobre porque las relaciones se manifiestan solo en la comunidad desarrollada sobre el ambiente más pobre. En este sentido, una menor competencia por luz y nutrientes y una mayor competencia por agua, puede favorecer situaciones donde diferentes tipos funcionales se complementen en la productividad. En este caso las comunidades con más especies bajan menos su producción



por tener especies más resistentes, en un ambiente limitado por agua hay menos competencia por luz y nutrientes, entonces una menor dominancia de las dominantes, ej: las 5 más dominantes para Ag-I suman 42,9%; Ag-II 53,2% y Ag-III 60,9%. En el Ag-I no solo las dominantes presentan menor dominancia si no que en este agrupamiento presenta menor proporción de gramíneas y mayor proporción de hierbas. Cuando hay menos competencia de las dominantes quizás hay más opciones para coexistencia de especies y que éstas aporten a la productividad vía asincrónica; ej algunas especies aportan más en momentos secos y así hacen que la productividad sea más estable.

Ante estos resultados, si bien no se cuantifico, se plantea a modo de especulación y como disparador para futuros trabajos, la idea sobre que las comunidades de ambientes más pobres son más diversas funcionalmente (estructuras de crecimiento, ciclos, estructura del canopy, entre otros), y que un aumento en la diversidad taxonómica va de la mano un aumento en la diversidad funcional. Si bien en este trabajo no profundizamos en este aspecto, es notorio que sí existe una diferencia en cuanto a los tipos funcionales de plantas (ver Cap. 2). El Ag-I presenta menos gramíneas y más hierbas que el Ag-III, esto lleva a que en el Ag-I se encuentre una mayor diversidad en cuanto a estructuras y hábitos de crecimiento.

### **3.7 BIBLIOGRAFÍA**

Baeza, S., F. Lezama, G. Piñeiro, A. Altesor, J.M. Paruelo. 2010. Spatial variability of above-ground net primary production in Uruguayan grasslands: a remote sensing approach. *Applied Vegetation Science* 13:72-85.

- Baeza, S., J.M. Paruelo, A. Altesor. 2006. Caracterización funcional de la vegetación del Uruguay mediante el uso de sensores remotos. *Interciencia* 31:382-388.
- Baeza, S. J.M. Paruelo, W. Ayala. 2011. Eficiencia en el uso de la radiación y productividad primaria en recursos forrajeros del este del Uruguay. *Agrociencia* 15:48-59.
- Borer, E.T., E.W. Seabloom, D. Tilman. 2012. Plant diversity controls arthropod biomass and temporal stability. *Ecology Letters* 15:1457-1464.
- Bradford, J.B., W.K. Lauenroth, I.C. Burke, J.M. Paruelo. 2006. The Influence of Climate, Soils, Weather, and Land Use on Primary Production and Biomass Seasonality in the US Great Plains. *Ecosystems* 9:934–950.
- Briske, D.D., R.K. Heitschmidt. 1991. An ecological perspective. En: R.K. Heitschmidt, J.W. Stuth (Eds.). *Grazing management and ecological perspective*. Consultado 29-11-17 Disponible en: <http://cnrit.tamu.edu/rlem/textbook/textbookfr.html>
- Cardinale, B.J., J.E. Duffy, A. Gonzalez, D.U. Hooper, C. Perrings, P. Venail, A. Narwanil, G.M. Mace, D. Tilman, D.A. Wardle, A.P. Kinzig, G.C. Daily, M. Loreau, J.B. Grace, A. Larigauderie, D.S. Srivastava, S. Naeem. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486:59-67.
- Cardinale, B.J., D.S. Srivastava, J.E. Duffy, J.P. Wright, A.L. Downing, N. Sankaran, C. Jouseau. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443:989-992.
- Castaño, J.P., A. Giménez, M. Ceroni, J. Furest, R. Auchayna. 2011. Caracterización agroclimática del Uruguay. Montevideo: INIA (Serie técnica; 193), Montevideo, Uruguay.

- Do Carmo, M., L.E. Sollenberger, M. Carriquiry, P. Soca. 2018. Controlling herbage allowance and selection of cow genotype improve cow-calf productivity in Campos grasslands. *The Professional Animal Scientist* 34:32-41.
- Gallego, F., F. Lezama, F. Pezzani, L. López-Mársico, E. Leoni, A.L. Mello, B. Costa. 2017. Estimación de la productividad primaria neta aérea y capacidad de carga ganadera: un estudio de caso en sierra del este. Uruguay. *Agrociencia* 21:120-130.
- Gallo, K.P., C.S.T. Daughtry, M.E. Bauer. 1985. Spectral estimation of absorbed photosynthetically active radiation in corn canopies. *Remote Sensing of environment* 17:221-232.
- Gillman, L.N., S.D. Wright. 2006. The influence of productivity on the species richness of plants: a critical assessment. *Ecology* 87:1234-1243.
- Guido, A., R.D. Varela, P. Baldassini, J.M. Paruelo. 2014. Spatial and temporal variability in aboveground net primary production of Uruguayan grasslands. *Rangeland Ecology & Management* 67:30-38.
- Hector, A., Y. Hautier, P. Saner, L. Wacker, R. Bagchi, J. Joshi, M. Scherer-Lorenzen, M. Spehn, E. Bazeley-White, M. Weilenmann, M. Caldeira, P.G. Dimitrakopoulos, J.A. Finn, K. Huss-Danell, A. Jumpponen, C.P.H. Mulder, C. Palmberg, J.S. Pereira, A.S.D. Siamantziouras, A.C. Terry, A.Y. Troumbis, B. Schmid, M. Loreau. 2010. General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. *Ecology* 91:2213-2220.
- IPCC. 2000. Special report on land use, land-use change, and forestry. Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.

- Kumar, L., P. Sinha, S. Taylor, A.F. Alqurashi. 2015. Review of the use of remote sensing for biomass estimation to support renewable energy generation. *Journal of Applied Remote Sensing* 9:97696
- Laca, E.A., G. Lemaire. 2000. Measuring sward structure. *Field and laboratory methods for grassland and animal production research*; 103-122.
- Lezama, F., M. Pereira, A. Altesor, J.M. Paruelo. 2019. Grasslands of Uruguay: classification based on vegetation plots. *Phytocoenologia*, 211-229.
- McNaughton, S.J., M. Oesterheld, D.A. Frank, K.J. Williams. 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature* 341:142-144.
- Milchunas, D.G., W.K. Lauenroth. 1995. Inertia in plant community structure: state changes after cessation of nutrient enrichment stress. *Ecological Applications* 5:1995-2005.
- Monteith, J.L. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 9:747-766.
- Naeem, S., L.J. Thompson, S.P. Lawler, J.H. Lawton, R.M. Woodfin. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368:734-737.
- Nouvellon, Y., D. Lo Seen, S. Rambal, A. Bégué, M.S. Moran, Y. Kerr, J. Qi. 2000. Time course of radiation use efficiency in a shortgrass ecosystem: consequences for remotely sensed estimation of primary production. *Remote Sensing of Environment* 71:43-55.

- Oesterheld, M., C.M. Di Bella, H. Kerdiles. 1998. Relation between NOAA AVHRR satellite data and stocking rate in grasslands. *Ecological Applications* 8:206-212.
- Panario, D. 1988. Geomorfología del Uruguay. Montevideo, Uruguay. Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la Republica, Montevideo, Uruguay.
- Paruelo, J.M. 2008. La caracterización funcional de ecosistemas mediante sensores remotos. *Ecosistemas* 17:4-22.
- Paruelo, J.M, C. Caride. 2014. Estimación de variables biofísicas a partir de datos espectrales. Páginas 207-230. *en*: J.M. Paruelo, C. Di Bella, M. Milkovic. (eds.). *Percepción Remota y Sistemas de Información Geográfica: Sus aplicaciones en Agronomía y Ciencias Ambientales*. Ediciones Hemisferio Sur. Buenos Aires, Argentina.
- Paruelo, J.M., W.K. Lauenroth. 1998. Interannual variability of NDVI and its relationship to climate for North American shrublands and grassland. *Journal of Biogeography* 25:721-733.
- Piñeiro, G., M. Oesterheld M, J.M. Paruelo. 2006. Seasonal Variation in aboveground production and radiation-use efficiency of temperate rangelands estimated through remote sensing. *Ecosystems* 9:357-373.
- Paruelo, J.M., G. Piñeiro, G. Baldi, S. Baeza, F. Lezama, A. Altesor, M. Oesterheld. 2010. Carbon stocks and fluxes in renglands of the Río de la Plata Basin. *Rengland Ecosystem Management* 63:89-108.
- Roy, D.P., J.S. Borak, S. Devadiga, R.E. Wolfe, M. Zheng, J. Descloitres. 2002. The MODIS Land product quality assessment approach. *Remote Sensing of Environment* 83:62-76.

- Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80:1455-1474.
- Tilman, D., J.A. Downing. 1994. Biodiversity and stability on grasslands. *Nature* 367:363–365.
- Tilman, D., P.B. Reich, J.M.H. Knops. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441:629-632.
- Tilman, D., D. Wedin, J. Knops. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379:718–720.
- Virginia, R.A., D.H. Wall. 2001. Principles of ecosystem function. 345-342. *en: Levin S. (ed). Encyclopedia of biodiversity. Elsevier, Netherlands.*
- Waide, R.B., M.R. Willig, C. Steiner, G. Mittelbach, L. Gough, S.I. Dodson, J.P. Juday, R. Parmenter. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual review of Ecology and Systematics* 30:257-300.

#### **4. DISCUSION GENERAL**

En esta tesis se aborda la descripción de la heterogeneidad estructural y funcional de los pastizales de las Lomadas y Colinas del Este, correspondiendo a los capítulos 2 y 3 respectivamente. A estos efectos se utilizó la combinación de una aproximación fitosociológica con técnicas de teledetección.

De la aproximación fitosociológica se describen para la zona tres agrupamientos basados en la composición florística. Dos de estos tres agrupamientos se pueden ver representados en las descripciones por Lezama et al. (2019) para la zona de Sierras del Este. Estos agrupamientos se encuentran directamente relacionados con las características de los suelos, siendo diferentes los suelos en los que se encuentra cada uno. Este tipo de resultados, que relacionan la vegetación con las características edáficas en las que se encuentra son una novedad a nivel nacional, no habiendo encontrado en la bibliografía trabajos que las cuantifiquen mediante este tipo de metodología. El tercer agrupamiento (Ag-II) por el contrario, tanto por composición de especies como por características físico-químicas de los suelos parece estar representando una situación intermedia. Queda planteada la hipótesis de que esta situación responde a la degradación del pastizal producto del uso antrópico del mismo.

La curva de IVN correspondiente a los agrupamientos presenta una gran similitud con algunos valores de producciones registradas en la zona (Ayala et al., 1993; Ayala et al., 2001; Bermúdez y Ayala, 2005; Gallego et al., 2017) y alguna diferencia con otros más antiguos (Más, 1978). Asimismo, la estacionalidad bimodal del IVN año promedio coincide con la descripciones realizadas para pastizales del país (Baeza et al., 2010; Guido et al., 2014), y las variaciones entre agrupamientos pueden asociarse con la abundancia relativa de especies invernales y estivales observadas a campo. En el caso del Ag-III, es el que presenta mayor cobertura de especies invernales de los

tres descriptos. Por tal motivo, es esperable que su producción exprese un aumento en primavera temprana, provocado por el aumento en la tasa de crecimiento de especies invernales. Si bien la radiación absorbida en la primavera no difiere entre agrupamientos, se observa que la pendiente para este agrupamiento es mayor desde mitad de invierno a mitad de primavera, en referencia a los otros dos (con diferencias sí, en los meses de agosto y setiembre). Esto refleja el aumento de radiación absorbida por parte de las especies invernales, al igual que se reporta para otros pastizales en el país (Altesor et al., 2005; Baeza et al., 2010).

Durante fines de verano e inicios de otoño, se manifiesta el otro pico de IVN, este es producto del componente estival del pastizal y las condiciones ambientales. Si bien los agrupamientos difieren en su proporción de C3/C4, esta diferencia no parece ser de tal magnitud como para afectar el pico de IVN de fines de verano - inicios de otoño, ya que no difiere entre los mismos. Este comportamiento del pastizal, ha sido reportado para otros pastizales del Uruguay (Baeza et al., 2006; Baeza et al., 2010).

Las relaciones entre diversidad y estabilidad del IVN (como estimador de la productividad) cambian de acuerdo al nivel conceptual de análisis. Cuando se analizan los agrupamientos por separado, las relaciones se expresan solo para un agrupamiento (Ag-I). Según lo planteado (cap. 3) la explicación no estaría dada por el N° de especies, sino por su identidad funcional (Díaz y Cabido, 2001).

En este sentido, queda planteada la perspectiva de profundizar en el terreno de la diversidad funcional, por ejemplo diversidad según grupos funcionales en lugar de la diversidad taxonómica tradicional, buscando ahondar en los mecanismos que subyacen al patrón encontrado.



## **5. BIBLIOGRAFÍA**

- Adler PB, Raff DA, Lauenroth WK. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*, 128: 465-479.
- 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, Pezzani F, Grum S, Rodriguez C. 1999. Relationship between spatial strategies and morphological attributes in a Uruguayan grassland: a functional approach. *Journal of Vegetation Science*, 10: 457-462.
- Ayala W, Bermúdez R, Carámbula M, Risso D, Terra J. 2001. Tecnologías para la mejora de la producción de forraje en suelos de la región este. En: Risso D, Berretta E. *Tecnologías forrajeras para sistemas ganaderos de Uruguay*. Montevideo: INIA (Boletín de divulgación; 76). 69 – 108.
- Ayala W, Carriquiry E, Carámbula M. 1993. Caracterización y estrategias de utilización de pasturas naturales en la región Este. En: Mas C, Carámbula M, Bermúdez R, Ayala W, Carriquiry E, Vaz Martins D, Quintans G, Bonilla O, Saravia H. *Campo natural estrategia invernal, manejo y suplementación*. Montevideo: INIA (Serie Actividad de difusión; 49). 1 – 28.
- Baeza S, Paruelo JM. 2020. Land use/land cover change (2000–2014) in the Rio de la Plata grasslands: an analysis based on MODIS NDVI time series. *Remote Sensing*, 12 (3): 381.
- Baeza S, Paruelo JM. 2018. Spatial and temporal variation of human appropriation of net primary production in the Rio de la Plata

- grasslands. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 145: 238–249.
- Baeza S, Lezama F, Piñeiro G, Altesor A, Paruelo JM. 2010. Spatial variability of above-ground net primary production in Uruguayan grasslands: a remote sensing approach. *Applied Vegetation Science*, 13 (1): 72-85.
- Baeza S, Paruelo JM, Altesor A. 2006. Caracterización funcional de la vegetación del Uruguay mediante el uso de sensores remotos. *Interciencia*, 315: 382-388.
- Bailey DW, Gross JE, Laca EA, Rittenhouse LR, Coughenour MB, Swift DM, Sims PL. 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Management*, 49: 386-400.
- Baldi G, Guerschman JP, Paruelo JM. 2006. Characterizing fragmentation in temperate South America grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 116: 197-208.
- Batista WB, Taboada MA, Lavado RS, Perelman SB, León RJC. 2005. Asociación entre comunidades vegetales y suelos en el pastizal de la Pampa Deprimida. En: Oesterheld M, Aguiar M, Ghera C, Paruelo J (Eds.) .La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando J. C. León. Buenos Aires. Editorial Facultad de Agronomía. 113-129.
- Bermúdez R, Ayala W. 2005. Producción de forraje de un campo natural de la zona de lomadas del este. En: Risso D, Ayala W, Bermúdez R, Berretta E. Seminario de actualización técnica en manejo de campo natural. Montevideo: INIA (Serie técnica; 151). 33-40.

- Briske DD. 2017. Rangeland systems: foundation for a conceptual framework. En: Briske DD. (Eds.). Rangeland systems: processes, management and challenges. Texas: Springer. 1-24.
- Burkart SE, León RJC, Perelman SB, Agnusdei M. 1998. The grasslands of the flooding pampa (Argentina): floristic heterogeneity of natural communities of the southern Rio Salado basin. *Coenoses*. 13: 17-27.
- Chaneton EJ. 2005. Factores que determinan la heterogeneidad de la comunidad vegetal en diferentes escalas espaciales. En: Oosterheld M, Aguiar M, Ghera C, Paruelo J (Eds.) .La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando J. C. León. Buenos Aires. Editorial Facultad de Agronomía. 19-42.
- Chaneton EJ, Facelli JM. 1991. Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio*, 93: 143-155.
- Craven D, Eisenhauer N, Pearse WD, Hautier Y, Isbell F, Roscher C, Bahn M, Beierkuhnlein C, Bönisch G, Buchmann N, Byun C, Catford JA, Cerabolini BEL, Cornelissen JHC, Craine JM, De Luca E, Ebeling A, Griffin JN, Hector A, Hines J, Jentsch A, Kattge J, Kreyling J, Lanta V, Lemoine N, Meyer ST, Minden V, Onipchenko V, Polley HW, Reich PB, van Ruijven J, Schamp B, Smith MD, Soudzilovskaia NA, Tilman D, Weigelt A, Wilsey B, Manning P. 2018. Multiple facets of biodiversity drive the diversity–stability relationship. *Nature Ecology and Evolution*, 2: 1579-1588.
- Díaz S, Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16: 646-655.
- Díaz S, Cabido M, Zak M, Martínez Carretero E, Aranibar J. 1999. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a

climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 10: 651-660.

DIEA (Dirección de Estadísticas Agropecuarias). 2019. Producción [En línea]. En: Anuario estadístico agropecuario 2019. Montevideo: MGAP (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca). Consultado 4 enero 2020. Disponible en: <http://www.mgap.gub.uy/unidad-organizativa/oficina-de-programacion-y-politicas-agropecuarias/publicaciones/anuarios-diea/anuario-estad%C3%ADstico-de-diea-2019>

DIEA (Dirección de Estadísticas Agropecuarias). 2011. Producción [En línea]. En: Censo general agropecuario 2011: resultados definitivos. Montevideo: MGAP (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca). Consultado 4 enero 2020. Disponible en: <http://www.mgap.gub.uy/sites/default/files/multimedia/censo2011.pdf>

Ewald J. 2003. A critique for phytosociology. *Journal of Vegetation Science* 14: 291-296.

Fuhlendorf SD, Fynn RWS, McGranahan DA, Twidwell D. 2017. Heterogeneity as the basis for rangeland management. En: Briske DD. (Eds.). *Rangeland systems: processes, management and challenges*. Texas: Springer. 169-196.

Gallego F, Lezama F, Pezzani F, López-Mársico L, Leoni E, Mello AL, Costa B. 2017. Estimación de la productividad primaria neta aérea y capacidad de carga ganadera: un estudio de caso en sierra del este. Uruguay. *Agrociencia*. 21: 120-130.

Gibson D. 2009. *Grasses and grassland ecology*. Oxford: Oxford University Press. 305 p.

- Grime JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*. 86: 902-910.
- Guido A, Varela RD, Baldassini P, Paruelo J. 2014. Spatial and temporal variability in aboveground net primary production of Uruguayan grasslands. *Rangeland Ecology & Management*. 67(1): 30-38.
- Isbell F, Craven D, Connolly J, Loreau M, Schmid B, Beierkuhnlein C, Bezemer TM, Bonin C, Bruelheide H, de Luca E, Ebeling A, Griffin JN, Guo Q, Hautier Y, Hector A, Jentsch A, Kreyling J, Lanta V, Manning P, Meyer ST, Mori AS, Naeem S, Niklaus PA, Polley HW, Reich PB, Roscher C, Seabloom EW, Smith MD, Thakur MP, Tilman D, Tracy BF, van der Putten WH, van Ruijven J, Weigelt A, Weisser WW, Wilsey B, Eisenhauer N. 2015. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 526. 574-577.
- Ives AR, Carpenter SR. 2007. Stability and diversity ecosystems. *Science*, 317: 58-62.
- Jiang L, Wan S, Li L. 2009. Species diversity and productivity: why do results of diversity-manipulation experiments differ from natural patterns?. *Journal of Ecology*, 97: 603-608.
- Jobbágy EG, Paruelo JM, León RJC. 1996. Vegetation heterogeneity and diversity in flat and mountain landscapes of Patagonia (Argentina) [En línea]. 4 marzo 2019. <https://eurekamag.com/pdf/003/003010202.pdf>
- Kent M. Coker P. 1992. *Vegetation Description and Analysis: A Practical Approach*. London. Belhaven Press.
- Lawton JH, Brown VK. 1994. Redundancy in ecosystems. En: Schulze ED, Mooney HA. (Eds.). *Biodiversity and ecosystem function*. Berlin: Springer. 255-270.

- Lemaire G, Hodgson J, Chabbi A. 2011. Grassland productivity and ecosystem services. Wallingford: CABI. 287 p.
- León RJC, Facelli JM. 1981. Descripción de una coenoclina en el sw del Chubut [En línea]. 4 marzo 2019. <https://core.ac.uk/download/pdf/144235145.pdf>
- Lezama F, Pereira M, Altesor A, Paruelo JM. 2019. Grasslands of Uruguay: classification based on vegetation plots. *Phytocoenologia*, 211-229.
- Lezama F, Paruelo JM. 2016. Disentangling grazing effects: trampling, defoliation and urine deposition. *Applied Vegetation Science*, 19: 557-566.
- Lezama F, Altesor A, Perira M, Paruelo J. 2011. Descripción de la heterogeneidad florística en los pastizales naturales de las principales regiones geomorfológicas de Uruguay. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo J. Descripciones de la heterogeneidad florística y seguimiento de la productividad primaria y secundaria del campo natural. Montevideo: INIA (Serie fpta; 26). 15-32.
- Lezama F, Altesor A, León RJ, Paruelo JM. 2006. Heterogeneidad de la vegetación en pastizales naturales de la región basáltica de Uruguay. *Ecología Austral*, 16: 167-182.
- Más C. 1978. Región Este. En: Pasturas IV. Montevideo: CIAAB (Centro de Investigaciones Agrícolas Alberto Boerger). 49-84.
- McNaughton SJ. 1994. Biodiversity and function of grazing ecosystems. En: Schulze ED, Mooney HA. Biodiversity and ecosystems function. Berlin, Springer, 361-383.

- Milchunas DG, Lauenroth WK, Burke IC. 1998. Livestock grazing: animal and plant biodiversity of shortgrass steppe and the relationship to ecosystem function. *Oikos*. 83: 65-74.
- Milchunas DG, Sala OE, Lauenroth WK. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores of grassland community structure. *The American Naturalist*. 132: 87-106.
- Odum, E.P. 1971. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia, Pennsylvania. Saunders.
- Olf H, Ritchie ME. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Tree*, 13: 261-265.
- Paruelo JM, Golluscio RA, Guerschman JP, Cesa A, Jouve VV, Garbulsky MF. 2004. Regional scale relationships between ecosystem structure and functioning: the case of the Patagonian steppes. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 385-395.
- Perelman SB, León RJC. 2011. Caracterización de las comunidades vegetales y su importancia en sistemas ganaderos extensivos. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo J. *Descripciones de la heterogeneidad florística y seguimiento de la productividad primaria y secundaria del campo natural*. Montevideo: INIA (Serie fpta; 26). 55 – 68.
- Perelman SB, Batista WB, León RJ. 2005. El estudio de la heterogeneidad de la vegetación. *Fitosociología y técnicas relacionadas*. Oesterheld, M.; M. Aguiar; C. Ghersa y JM Paruelo (Comp.) *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas, un homenaje a Rolando JC Leon*. Ed. Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires.
- Perelman SB, León RJC, Oesterheld M. 2001. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology*, 89: 562-577.

- Roscher C, Schumacher J, Gubsch M, Lipowsky A, Weigelt A, Buchmann N, Schmid B, Schulze E-D. 2012. Using plant functional traits to explaining diversity-productivity relationships [En línea]. 2 enero 2019. <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0036760>
- Rosengurtt B. 1943. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay: 3 Contribución. Montevideo: Casa Barreiro y Ramos. 281p.
- Rusch GM, Oesterheld M. 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos* 78: 519-526.
- Sala OE, Lauenroth WK, McNaughton SJ, Rusch G, Zhang X. 1996. Biodiversity and Ecosystem function in grasslands. En: Mooney HA, Cushman JH, Medina E, Sala OE, Schulze ED. (Eds.). *Functional roles of biodiversity: a global perspective*. Chichester: Wiley. 129-149.
- Sala OE, Parton WJ, Joyce LA, Lauenroth WK. 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, 69: 40-45.
- Sala OE, Oesterheld M, León RJC, Soriano A. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio*, 67: 27-32.
- Soriano A. 1992. Río de la Plata grasslands. En: Coupland RT. (ed.) *Natural grasslands: introduction and western hemisphere*. Amsterdam: Elsevier, 367-407.
- Tilman D, Reich PB, Knops JMH. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 441: 629-632.
- Tilman D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, 80:1455-1474.



- Tilman D, Downing JA. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367: 363-365.
- van Ruijven J, Berendse F. 2010. Diversity enhances community recovery, but not resistance, after drought. *Journal of Ecology*, 98: 81-86.
- Vandewalle M, de Bello F, Berg MP, Bolger T, Dole´dec S, Dubs F, Feld CK, Harrington R, Harrison PA, Lavorel S, da Silva PM, Moretti M, Niemelä J, Santos P, Sattler T, Sousa JP, Sykes MT, Vanbergen AJ, Woodcock BA. 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation*, 19: 2921-2947.
- Wardle D.A. 2016. Do experiments exploring plant diversity-ecosystem functioning relationship inform how biodiversity loss impacts natural ecosystems?. *Journal of Vegetation Science*, 27: 646-653.
- Wiens JA. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3: 385-397.
- Yachi S, Loreau M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *PNAS*, 96: 1463-1468.

## 6. ANEXOS

Especie	Familia
<i>Acanthostyles buniifolius</i> (Hook. & Arn.) R.M. King & H. Rob.	Asteraceae
<i>Achyrocline satureioides</i> (Lam.) DC.	Asteraceae
<i>Acmella decumbens</i> (Sm.) R.K. Jansen	Asteraceae
<i>Adesmia bicolor</i> (Poir.) DC.	Fabaceae
<i>Adesmia globosa</i> Davyt & Izag.	Fabaceae
<i>Adesmia latifolia</i> (Spreng.) Vogel	Fabaceae
<i>Adesmia securigerifolia</i> Herter	Fabaceae
af. <i>Sorghastrum pellitum</i> (Hack.) Parodi	Poaceae
<i>Agalinis communis</i> (Cham. & Schltdl.) D'Arcy	Orobanchaceae
<i>Agenium villosum</i> (Nees) Pilg.	Poaceae
<i>Agrostis montevidensis</i> Spreng. ex Nees	Poaceae
<i>Aira caryophyllea</i> L.	Poaceae
<i>Aira elegantissima</i> Schur	Poaceae
<i>Ambrosia tenuifolia</i> Spreng.	Asteraceae
<i>Anagallis arvensis</i> L.	Primulaceae
<i>Andropogon lateralis</i> Nees	Poaceae
<i>Andropogon ternatus</i> (Spreng.) Nees	Poaceae
<i>Anthaenantia lanata</i> (Kunth) Benth.	Poaceae
<i>Aristida filifolia</i> (Arechav.) Herter	Poaceae
<i>Aristida laevis</i> (Nees) Kunth	Poaceae
<i>Aristida murina</i> Cav.	Poaceae
<i>Aristida venustula</i> Arechav.	Poaceae
<i>Asclepias mellodora</i> A. St.-Hil.	Apocynaceae
<i>Aspilia montevidensis</i> (Spreng.) Kuntze	Asteraceae
<i>Axonopus argentinus</i> Parodi	Poaceae
<i>Axonopus fissifolius</i> (Raddi) Kuhlmann	Poaceae
<i>Axonopus suffultus</i> (J.C. Mikan ex Trin.) Parodi	Poaceae
<i>Baccharis articulata</i> (Lam.) Pers.	Asteraceae
<i>Baccharis coridifolia</i> DC.	Asteraceae
<i>Baccharis ochracea</i> Spreng.	Asteraceae
<i>Baccharis spicata</i> (Lam.) Baill.	Asteraceae
<i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.	Asteraceae
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	Myrtaceae
<i>Borreria dasycephala</i> (Cham. & Schltdl.) Bacigalupo & E.L. Cabral	Rubiaceae
<i>Borreria eryngioides</i> Cham. & Schltdl.	Rubiaceae
<i>Bothriochloa laguroides</i> (DC.) Herter	Poaceae
<i>Bouchetia anomala</i> (Miers) Britton & Rusby	Solanaceae
<i>Bouteloua megapotamica</i> (Spreng.) Kuntze	Poaceae
<i>Briza minor</i> L.	Poaceae

<i>Buchnera integrifolia</i> Larrañaga	Orobanchaceae
<i>Carthamus lanatus</i> L.	Asteraceae
<i>Centaurium pulchellum</i> (Sw.) Druce	Gentianaceae
<i>Centella asiatica</i> (L.) Urb.	Apiaceae
<i>Centunculus minimus</i> L.	Primulaceae
<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	Caryophyllaceae
<i>Chaptalia exscapa</i> (Pers.) Baker	Asteraceae
<i>Chaptalia piloselloides</i> (Vahl) Baker	Asteraceae
<i>Chascolytrum brizoides</i> (Lam.) Essi, Longhi-Wagner & Souza-Chies	Poaceae
<i>Chascolytrum calotheca</i> (Trin.) Essi, Longhi-Wagner & Souza-Chies	Poaceae
<i>Chascolytrum lamarckianum</i> (Nees) Matthei	Poaceae
<i>Chascolytrum poomorphum</i> (J. Presl) Essi, Longhi-Wagner & Souza-Chies	Poaceae
<i>Chascolytrum poomorphum</i> (J. Presl) Essi, Longhi-Wagner & Souza-Chies	Poaceae
<i>Chascolytrum rufum</i> J. Presl	Poaceae
<i>Chascolytrum subaristatum</i> (Lam.) Desv.	Poaceae
<i>Chevreulia acuminata</i> Less.	Asteraceae
<i>Chevreulia sarmentosa</i> (Pers.) S.F. Blake	Asteraceae
<i>Chromolaena hirsuta</i> (Hook. & Arn.) R.M. King & H. Rob.	Asteraceae
<i>Chrysolaena flexuosa</i> (Sims) H. Rob.	Asteraceae
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	Asteraceae
<i>Cliococca selaginoides</i> (Lam.) C.M. Rogers & Mildner	Linaceae
<i>Convolvulus hermanniae</i> L'Hér.	Convolvulaceae
<i>Convolvulus laciniatus</i> Desr.	Convolvulaceae
<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	Asteraceae
<i>Conyza monorchis</i> (Griseb.) Cabrera	Asteraceae
<i>Conyza primulifolia</i> (Lam.) Cuatrec. & Lourteig	Asteraceae
<i>Conyza sumatrensis</i> (Retz.) E. Walker	Asteraceae
<i>Crocantemum brasiliense</i> (Lam.) Spach	Cistaceae
<i>Cuphea glutinosa</i> Cham. & Schltdl.	Lythraceae
<i>Cyclosporum leptophyllum</i> (Pers.) Sprague	Apiaceae
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Poaceae
Cyperaceae	Cyperaceae
<i>Danthonia montevidensis</i> Hack. & Arechav.	Poaceae
<i>Danthonia rhizomata</i> Swallen	Poaceae
<i>Danthonia secundiflora</i> J. Presl	Poaceae
<i>Desmanthus</i> sp.	Fabaceae
<i>Deyeuxia alba</i> J. Presl	Poaceae
<i>Deyeuxia rupestris</i> (Trin.) Rúgolo	Poaceae
<i>Deyeuxia viridiflavescens</i> (Poir.) Kunth	Poaceae
<i>Dichanthelium sabulorum</i> (Lam.) Gould & C.A. Clark	Poaceae
<i>Dichondra sericea</i> Sw.	Convolvulaceae

<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	Poaceae
<i>Dorstenia brasiliensis</i> Lam.	Moraceae
<i>Drosera</i> sp.	Droseraceae
<i>Dysphania bonariensis</i> (Hook. f.) Mosyakin & Clemants	Chenopodiaceae
<i>Eragrostis bahiensis</i> Schrad. ex Schult.	Poaceae
<i>Eragrostis lugens</i> Nees	Poaceae
<i>Eragrostis neesii</i> Trin.	Poaceae
<i>Erianthus angustifolius</i> Nees	Poaceae
<i>Eryngium echinatum</i> Urb.	Apiaceae
<i>Eryngium horridum</i> Malme	Apiaceae
<i>Eryngium nudicaule</i> Lam.	Apiaceae
<i>Eryngium sanguisorba</i> Cham. & Schltld.	Apiaceae
<i>Euphorbia</i> sp.	Euphorbiaceae
<i>Eustachys paspaloides</i> (Vahl) Lanza & Mattei	Poaceae
<i>Eustachys</i> sp.	Poaceae
<i>Evolvulus sericeus</i> Sw.	Convolvulaceae
<i>Facelis retusa</i> (Lam.) Sch. Bip.	Asteraceae
<i>Galactia marginalis</i> Benth.	Fabacea
<i>Galianthe centranthoides</i> (Cham. & Schltld.) E.L. Cabral	Rubiaceae
<i>Galianthe fastigiata</i> Griseb.	Rubiaceae
<i>Galium bigeminum</i> Griseb.	Rubiaceae
<i>Galium richardianum</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Endl. ex Walp.	Rubiaceae
<i>Galium uruguayense</i> Bacigalupo	Rubiaceae
<i>Gamochaeta</i> sp.	Asteraceae
<i>Gaudinia fragilis</i> (L.) P. Beauv.	Poaceae
<i>Geranium albicans</i> A. St.-Hil.	Geraniaceae
<i>Geranium dissectum</i> L.	Geraniaceae
<i>Glandularia peruviana</i> (L.) Small	Verbenaceae
<i>Glandularia selloi</i> (Spreng.) Tronc.	Verbenaceae
<i>Gomphrena graminea</i> Moq.	Amaranthaceae
<i>Gratiola peruviana</i> L.	Plantaginaceae
<i>Gymnopogon</i> sp.	Poaceae
<i>Habranthus gracilifolius</i> Herb.	Amaryllidaceae
<i>Heimia salicifolia</i> (Kunth) Link	Lythraceae
<i>Herbertia lahue</i> (Molina) Goldblatt lahue	Iridaceae
<i>Hydrocotyle</i> sp.	Apiaceae
<i>Hypochoeris radicata</i> L.	Asteraceae
<i>Hypochoeris</i> sp.	Asteraceae
<i>Hypoxis decumbens</i> L.	Hypoxidaceae
<i>Jaegeria hirta</i> (Lag.) Less.	Asteraceae
<i>Jarava filifolia</i> (Nees) Ciald.	Poaceae
<i>Jarava plumosa</i> (Spreng.) S.W.L. Jacobs & J. Everett	Poaceae
<i>Juncus bufonius</i> L.	Juncaceae

<i>Juncus capillaceus</i> Lam.	Juncaceae
<i>Juncus imbricatus</i> Laharpe	Juncaceae
<i>Juncus marginatus</i> Rostk.	Juncaceae
<i>Juncus pallescens</i> Lam.	Juncaceae
<i>Juncus</i> sp.	Juncaceae
<i>Juncus uruguensis</i> Griseb.	Juncaceae
<i>Justicia axillaris</i> (Nees) Lindau	Acanthaceae
<i>Krapovickasia flavescens</i> (Cav.) Fryxell	Malvaceae
<i>Lathyrus subulatus</i> Lam.	Fabacea
<i>Lepidium auriculatum</i> Regel & Körn.	Brassicaceae
<i>Lepidium bonariense</i> L.	Brassicaceae
<i>Lepidium</i> sp	Brassicaceae
<i>Lobelia hederacea</i> Cham.	Campanulaceae
<i>Lolium multiflorum</i> Lam.	Poaceae
<i>Lotus angustissimus</i> L.	Fabacea
<i>Lotus suaveolens</i> Pers.	Fabacea
<i>Lotus tenuis</i> Waldst. & Kit. ex Willd.	Fabacea
<i>Lucilia</i> sp.	Asteraceae
<i>Margyricarpus pinnatus</i> (Lam.) Kuntze	Rosaceae
<i>Mecardonia procumbens</i> (Mill.) Small	Plantaginaceae
<i>Medicago lupulina</i> L.	Fabacea
<i>Melica brasiliana</i> Ard.	Poaceae
<i>Mentha pulegium</i> L.	Lamiaceae
<i>Micropsis spathulata</i> (Pers.) Cabrera	Asteraceae
<i>Mnesithea selloana</i> (Hack.) de Koning & Sosef	Poaceae
<i>Nassella charruana</i> (Arechav.) Barkworth	Poaceae
<i>Nassella neesiana</i> (Trin. & Rupr.) Barkworth	Poaceae
<i>Nassella pauciciliata</i> (Roseng. & Izag.) Barkworth	Poaceae
<i>Nothoscordum</i> sp.	Amaryllidaceae
<i>Ocimum selloi</i> Benth.	Lamiaceae
<i>Oldenlandia salzmännii</i> (DC.) Benth. & Hook.	Rubiaceae
Orchidaceae sp.	Orchidaceae
<i>Oxalis conorrhiza</i> Jacq.	Oxalidaceae
<i>Oxalis eriocarpa</i> DC.	Oxalidaceae
<i>Oxalis lasiopetala</i> Zucc.	Oxalidaceae
<i>Oxalis</i> sp.	Oxalidaceae
<i>Panicum bergii</i> Arechav.	Poaceae
<i>Panphalea heterophylla</i> Less.	Asteraceae
<i>Paronychia brasiliana</i> DC.	Caryophyllaceae
<i>Paspalum denticulatum</i> Trin.	Poaceae
<i>Paspalum dilatatum</i> Poir.	Poaceae
<i>Paspalum leptum</i> Schult.	Poaceae
<i>Paspalum notatum</i> Flügge	Poaceae

<i>Paspalum plicatulum</i> Michx.	Poaceae
<i>Paspalum pumilum</i> Nees	Poaceae
<i>Paspalum quadrifarium</i> Lam.	Poaceae
<i>Pavonia glechomoides</i> A. St.-Hil.	Malvaceae
<i>Pfaffia gnaphaloides</i> (L. f.) Mart.	Amaranthaceae
<i>Pfaffia tuberosa</i> (Spreng.) Hicken	Amaranthaceae
<i>Phyla nodiflora</i> (L.) Greene	Verbenaceae
<i>Picosia longifolia</i> D. Don	Asteraceae
<i>Piptochaetium bicolor</i> (Vahl) E. Desv.	Poaceae
<i>Piptochaetium montevidense</i> (Spreng.) Parodi	Poaceae
<i>Piptochaetium stipoides</i> (Trin. & Rupr.) Hack. ex Arechav.	Poaceae
<i>Plantago lanceolata</i> L.	Plantaginaceae
<i>Plantago myosuroides</i> Lam.	Plantaginaceae
<i>Plantago</i> sp.	Plantaginaceae
<i>Poa annua</i> L.	Poaceae
<i>Poa lanigera</i> Nees	Poaceae
<i>Poa ligularis</i> Nees ex Steud.	Poaceae
<i>Polycarpon tetraphyllum</i> (L.) L.	Caryophyllaceae
<i>Polygala australis</i> A.W. Benn.	Polygalaceae
<i>Polygala molluginifolia</i> A. St.-Hil. & Moq.	Polygalaceae
<i>Polygala</i> sp.	Polygalaceae
<i>Pombalia parviflora</i> (Mutis ex L.f.) Paula-Souza	Violaceae
<i>Portulaca oleracea</i> L.	Portulacaceae
<i>Portulaca papulosa</i> Schltld.	Portulacaceae
<i>Psidium salutare</i> (Kunth) O. Berg	Myrtaceae
<i>Pterocaulon</i> sp.	Asteraceae
<i>Ranunculus platensis</i> Spreng.	Ranunculaceae
<i>Rhynchosia</i> sp.	Fabaceae
<i>Richardia humistrata</i> (Cham. & Schltld.) Steud.	Rubiaceae
<i>Richardia stellaris</i> (Cham. & Schltld.) Steud.	Rubiaceae
<i>Rostraria cristata</i> (L.) Tzvelev	Poaceae
<i>Rubiaceae</i> sp.	Rubiaceae
<i>Rumex</i> sp.	Polygonaceae
<i>Sagina humifusa</i> (Cambess.) Fenzl & Rohrb.	Caryophyllaceae
<i>Schizachyrium microstachyum</i> (Desv. ex Ham.) Roseng., B.R. Arrill. & Izag.	Poaceae
<i>Schizachyrium salzmannii</i> (Trin. ex Steud.) Nash	Poaceae
<i>Schizachyrium spicatum</i> (Spreng.) Herter	Poaceae
<i>Schizachyrium tenerum</i> Nees	Poaceae
<i>Scoparia montevidensis</i> (Spreng.) R.E. Fr.	Plantaginaceae
<i>Scutellaria racemosa</i> Pers.	Lamiaceae
<i>Selaginella marginata</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Spring	Selaginellaceae
<i>Senecio</i> af. <i>pterophorus</i> DC.	Asteraceae

<i>Senecio madagascariensis</i> Poir.	Asteraceae
<i>Senecio selloi</i> (Spreng.) DC.	Asteraceae
<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguélen	Poaceae
<i>Setaria vaginata</i> Spreng.	Poaceae
<i>Sida rhombifolia</i> L.	Malvaceae
<i>Sida spinosa</i> L.	Malvaceae
<i>Silene gallica</i> L.	Caryophyllaceae
<i>Sisyrinchium</i> sp.	Iridaceae
<i>Solanum</i> sp.	Solanaceae
<i>Solidago chilensis</i> Meyen	Asteraceae
<i>Soliva sessilis</i> Ruiz & Pav.	Asteraceae
<i>Sommerfeltia spinulosa</i> (Spreng.) Less.	Asteraceae
<i>Sonchus</i> sp.	Asteraceae
<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br.	Poaceae
<i>Sporobolus platensis</i> Parodi	Poaceae
<i>Stapfochloa canerae</i> (Arechav.) P.M. Peterson	Poaceae
<i>Steinchisma hians</i> (Elliott) Nash	Poaceae
<i>Stenachaenium campestre</i> Baker	Asteraceae
<i>Stenandrium dulce</i> (Cav.) Nees	Acanthaceae
<i>Stenotaphrum secundatum</i> (Walter) Kuntze	Poaceae
<i>Stylosanthes leiocarpa</i> Vogel	Fabacea
<i>Stylosanthes montevidensis</i> Vogel	Fabacea
<i>Symphotrichum squamatum</i> (Spreng.) G.L. Nesom	Asteraceae
<i>Tibouchina gracilis</i> (Bonpl.) Cogn.	Melastomataceae
<i>Trachypogon spicatus</i> (L. f.) Kuntze	Poaceae
<i>Tragia geraniifolia</i> Klotzsch ex Baill.	Euphorbiaceae
<i>Tragia pinnata</i> (Poir.) A. Juss.	Euphorbiaceae
<i>Tridens brasiliensis</i> (Nees ex Steud.) Parodi	Poaceae
<i>Trifolium dubium</i> Sibth.	Fabacea
<i>Trifolium polymorphum</i> Poir.	Fabacea
<i>Trifolium repens</i> L.	Fabacea
<i>Triodanis perfoliata</i> (L.) Nieuwl.	Campanulaceae
<i>Turnera sidoides</i> L.	Turneraceae
<i>Verbena gracilescens</i> (Cham.) Herter	Verbenaceae
<i>Verbena montevidensis</i> Spreng.	Verbenaceae
<i>Vulpia</i> sp.	Poaceae
<i>Wahlenbergia linarioides</i> (Lam.) A. DC.	Campanulaceae
<i>Zephyranthes</i> sp.	Amaryllidaceae
<i>Zornia multinervosa</i> Burkart ex Bacigalupo	Fabacea
<i>Zygostigma australe</i> (Cham. & Schltld.) Griseb.	Gentianaceae