

Relación entre la riqueza de especies vegetales y la productividad en pastizales naturales

LUIS LÓPEZ MÁRSICO✉ Y ALICE ALTESOR

Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.

RESUMEN. En las últimas dos décadas se generó un debate acerca de la relación entre la diversidad y el funcionamiento ecosistémico. Los pastizales y sus herbívoros proveen uno de los casos de estudio más ampliamente utilizados para analizar esta relación. En los pastizales del Río de la Plata existen evidencias de relaciones positivas y negativas entre la riqueza de especies y la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA). El objetivo de este trabajo fue analizar dicha relación en pastizales naturales pastoreados de la región Centro-Sur de Uruguay. Se utilizaron dos estimadores de la PPNA, el Índice de Vegetación Normalizado (IVN) y la biomasa acumulada. En un ambiente heterogéneo en cuanto a fertilidad del suelo se evaluó la riqueza de especies, el IVN y la biomasa acumulada. El IVN y la biomasa acumulada se relacionaron positivamente con la riqueza. Las gramíneas erectas y las hierbas mostraron los valores más altos para riqueza de especies. Por su parte, las gramíneas postradas con únicamente 4 especies (8% del total) aportaron cerca del 35% de la biomasa total y explicaron gran parte de la productividad de estos pastizales. Este trabajo brinda evidencias a favor de una relación positiva y lineal entre riqueza y productividad primaria.

[Palabras clave: funcionamiento ecosistémico, tipos funcionales de plantas, índice de vegetación normalizado, biomasa acumulada, Uruguay]

ABSTRACT. Relationship between plant species richness and productivity in natural grasslands: In the past two decades a considerable debate was generated among ecologists due to differences in the results of experiments which evaluated the relationship between diversity and ecosystem functioning. Recent experimental and theoretical work in this area has also led to animated debates and controversies. A large number of hypotheses linking species richness and ecosystem functioning have been tested. This relationship has been studied primarily through manipulative experiments but little is known about descriptive studies. Grasslands and their grazers provide one of the strongest and widespread cases for studying this relationship. Evidences of both, positive and negative relationships between species richness and Aboveground Net Primary Productivity (ANPP) were founded in the Río de la Plata grasslands. The aim of this paper is to examine the relationship between species richness and ANPP in natural grasslands under continuous grazing of the Southern-Central region of Uruguay. We used two estimators of the ANPP, the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) and the accumulated green biomass. In a heterogeneous environment in terms of soil fertility, species richness and NDVI were measured in 44 plots of 30 cm of diameter. The plots were harvested to estimate the accumulated green biomass and the species were grouped in three Plant Functional Types. The results indicated that both descriptors were positively related to species richness (only the NDVI was significant). Erect grasses and herbs showed higher values for species richness. On the other hand, the prostrate grasses despite being a group with only four species (8% of the total species), contribute with abundant biomass (about 35% of the total biomass) and explain much of the productivity of these grasslands. This paper provides evidence for a linear and positive relationship between species richness and ecosystem functioning descriptors.

[Keywords: ecosystem functioning, plant functional types, normalized difference vegetation index, accumulated biomass, Uruguay]

✉ Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Iguá 4225, (11400) Montevideo, Uruguay.
luislopez@fcien.edu.uy

Recibido: 22 de junio de 2010; Fin de arbitraje: 5 de noviembre de 2010; Revisión recibida: 5 de diciembre de 2010; Aceptado: 12 de diciembre de 2010

INTRODUCCIÓN

Las consecuencias de la pérdida de biodiversidad para el funcionamiento de los ecosistemas es un tema de debate entre los ecólogos desde hace más de dos décadas (McNaughton et al. 1989; Vitousek & Hooper 1994; Naeem et al. 1995; Sala et al. 1996; Rusch & Oesterheld 1997; Tilman 1999; Loreau et al. 2001; Schmid 2002; Wilsey & Polley 2004; Zhou et al. 2006; van Ruijven & Berendse 2009). Entre las hipótesis que relacionan la riqueza de especies con los descriptores del funcionamiento ecosistémico se destacan: 1) la hipótesis clásica, que plantea una relación lineal y positiva y ha sido mencionada desde tiempos de Darwin (McNaughton 1994; Vitousek & Hooper 1994; Sala et al. 1996), 2) la hipótesis asintótica ("the rivet hypothesis" Ehrlich & Ehrlich 1981; Vitousek & Hooper 1994) que propone que la adición de especies provoca al inicio un aumento en el funcionamiento ecosistémico y luego el efecto disminuye de forma paulatina hasta hacerse nulo, 3) la hipótesis de especies redundantes ("redundant species hypothesis" Lawton & Brown 1994), que destaca la irrelevancia de la adición de especies, bajo la condición de que todos los Tipos Funcionales de Plantas (TFPs) estén representados, y 4) la hipótesis de rangos de las especies ("the species rank - hypothesis", Sala et al. 1996), la cual propone que además de la riqueza, la abundancia relativa de las especies retiradas o agregadas a una comunidad influye sobre la magnitud de los cambios en el funcionamiento ecosistémico.

Las evidencias disponibles acerca de la relación entre la riqueza de especies y ciertas variables del funcionamiento ecosistémico provienen de experimentos manipulativos realizados en microcosmos o a campo (Naeem et al. 1995; Tilman et al. 1996; Symstad et al. 1998; Hector et al. 1999), de observaciones a campo (Rusch & Oesterheld 1997; Troumbis & Memtsas 2000; Thompson et al. 2005) y de meta-análisis, en los cuales por lo general se reúnen resultados obtenidos con distintos protocolos de observación (Balvanera et al. 2006; Cardinale et al. 2007). En la mayoría de los experimentos manipulativos y de meta-análisis se encontró una relación positiva entre

la riqueza y la productividad; sin embargo, esta relación resultó neutral o negativa en los pocos estudios realizados a campo (Jiang et al. 2009).

Los pastizales y sus herbívoros proveen uno de los casos de estudio más utilizados para analizar las relaciones entre la diversidad y la productividad. Éstos constituyen un sistema que, por el tamaño de los organismos y los tiempos de respuesta de los procesos, permite evaluar aspectos ecológicos básicos. En la región de los pastizales del Río de la Plata se han realizado estudios acerca de los efectos estructurales y funcionales que ejerce la herbivoría sobre las comunidades vegetales. En la Pampa inundable de Argentina y en la región Centro-Sur de Uruguay las evidencias indican que el pastoreo promueve un aumento en la riqueza de especies de plantas (Rush & Oesterheld 1997; Rodríguez et al. 2003; Altesor et al. 2005, 2006). En la Pampa, este incremento se explica por un aumento de hierbas exóticas con crecimiento invernal (Sala et al. 1986; Facelli 1988; Chaneton & Facelli 1991; Rush & Oesterheld 1997), mientras que en Uruguay, por un aumento de hierbas arrosadas nativas (Altesor et al. 1998, 2006; Rodríguez et al. 2003). Si bien el pastoreo promueve un aumento de la riqueza de especies en ambas regiones, su efecto sobre la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) parece ser diferente en cada sitio analizado. Rusch & Oesterheld (1997) encontraron que en la Pampa el incremento en la riqueza de especies no promovió un aumento en la PPNA, que fue siete veces menor en el pastoreo que en la clausura. En cambio, en Uruguay se registró un aumento en la PPNA superior a 50% en el área pastoreada con respecto al área clausurada (Altesor et al. 2005). Los resultados de estos trabajos parecen indicar que para poder explicar los cambios en la PPNA, además de conocer el número de especies, es importante también conocer su identidad.

En este trabajo se evaluó la relación entre la riqueza de especies vegetales y la productividad primaria neta aérea en pastizales naturales pastoreados de Uruguay. Para ello se registró, en condiciones de campo, la riqueza y la PPNA de pequeñas parcelas ubicadas en una zona heterogénea en cuanto a fertilidad del suelo.

MÉTODOS

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en pastizales naturales de la región Centro-Sur de Uruguay, dentro del establecimiento "El Relincho", localizado en el departamento de San José (34°20'17.55" S, 56°58'49.69" O). Los promedios anuales de precipitación y temperatura de los últimos 40 años son de 1099 mm y 17.4 °C, respectivamente (Dirección Nacional de Meteorología). En esta región, el pastoreo ha promovido la presencia de dos estratos en la vegetación: uno denso y bajo, que no supera los 10 cm de altura, en el que predominan las gramíneas C₄ con crecimiento postrado, y otro más alto, con gramíneas erectas no palatables y pequeños arbustos (Soriano 1991; Altesor et al. 2005, 2006). Si bien en el sitio de estudio existen antecedentes agrícolas, hace más de 25 años que se practica exclusivamente la ganadería extensiva por ganado vacuno y ovino. Esta zona es heterogénea desde el punto de vista edáfico, con un rango de valores de materia orgánica particulada en los primeros 30 cm del suelo, de 8.4 a 11.6 t/ha (Piñeiro et al. 2009).

Obtención de datos a campo

En noviembre de 2004 se realizó un muestreo de tipo preferencial (Mateucci & Colma 1982) que consistió en la elección de áreas de pastizal pastoreado con vegetación herbácea y sin arbustos cercanos. En estas áreas, se ubicaron 44 parcelas circulares de 30 cm de diámetro a lo largo de un gradiente de fertilidad del suelo. Se dispuso de datos de materia orgánica particulada del suelo tomados de Piñeiro et al. (2009) para 38 de las 44 parcelas.

Se utilizaron dos estimadores de la PPNA, el Índice de Vegetación Normalizado (IVN) y la biomasa verde acumulada. El IVN es un estimador lineal de la Fracción de Radiación Fotosintéticamente Activa absorbida por los tejidos fotosintéticos de las plantas (FRFA) (Di Bella et al. 2004). La FRFA es el principal determinante de la PPNA y se relaciona de forma lineal con ésta para una dada estructura

de la vegetación, en particular en una medición acotada en el tiempo (Monteith 1981). El IVN se calcula como: $(IR-R)/(IR+R)$, donde IR es la reflectancia en la región del infrarrojo cercano, en donde las hojas verdes reflejan una gran proporción de la radiación incidente y R corresponde a la reflectancia en la región del rojo y en donde los tejidos fotosintéticos absorben gran parte de la radiación incidente y reflejan una pequeña proporción (Rouse et al. 1973 en Paruelo et al. 2009). Para obtener los valores de reflectancia en cada una de las parcelas se utilizó un radiómetro de mano Skye con dos canales, uno para IR y otro para R. Se obtuvieron los valores de la radiación incidente y los de la radiación reflejada por la vegetación en cada una de las bandas. A través del cociente entre el valor reflejado y el incidente se obtuvo la reflectancia en las bandas IR y R. La biomasa (una variable de estado) puede usarse para inferir la PPNA (un flujo) suponiendo que la herbivoría y la senescencia son despreciables (Paruelo et al. 2010). En este caso se consideró que la herbivoría fue homogénea para todas las parcelas. Se cosechó la biomasa vegetal aérea en cada parcela y se conservó en freezer a -12 °C hasta su procesamiento.

Procesamiento de las muestras

Para cada parcela se determinó la riqueza de especies y la biomasa aérea fue dividida en biomasa verde y biomasa seca. La biomasa verde fue clasificada en tres Tipos Funcionales de Plantas (TFPs) de acuerdo a uno de los criterios planteados por Lavorel et al. (1997), que reúne a las especies según sus respuestas frente a perturbaciones, en este caso el pastoreo. Los TFPs utilizados fueron: Gramíneas erectas (Ge: especies cuyos macollos tienen un ángulo superior a 45° con el suelo y su crecimiento es erguido); Gramíneas postradas (Gp: especies con propagación vegetativa horizontal a través de rizomas o estolones) y Hierbas (H: especies herbáceas, por lo general arrosetadas). La biomasa seca no fue considerada en este estudio por ser cuantitativamente despreciable. Cada muestra de biomasa verde fue colocada en bolsas de papel, etiquetada y luego secada en estufa a 70 °C durante 48 h. Pasado ese tiempo las

muestras se pesaron en balanza de precisión para obtener la biomasa acumulada de cada TFP y la biomasa acumulada total de cada parcela.

Análisis de datos

Se realizó un análisis de correlación de Spearman entre los valores de materia orgánica particulada (Piñeiro et al. 2009) y de riqueza de especies vegetales para 38 de las 44 parcelas muestreadas. Se utilizaron modelos de regresión lineal para analizar la relación entre la riqueza de especies y los estimadores de la PPNA (IVN y biomasa acumulada). Además, se realizaron dos análisis de regresión múltiple de tipo "stepwise" utilizando como variables independientes la riqueza de especies correspondiente a cada uno de los TFPs y como variables dependientes el IVN, en un caso, y la biomasa acumulada, en el otro. También se realizaron análisis de regresión simple entre la riqueza de especies de cada uno de los TFPs, y sus correspondientes biomasa. Por último, para describir las contribuciones de los TFPs, en cuanto a número de especies y biomasa, se realizaron comparaciones no paramétricas (prueba de Kruskal-Wallis) (Zar 1996). Para esto fue necesario transformar los datos a la función seno para cumplir con el supuesto de homogeneidad de varianzas.

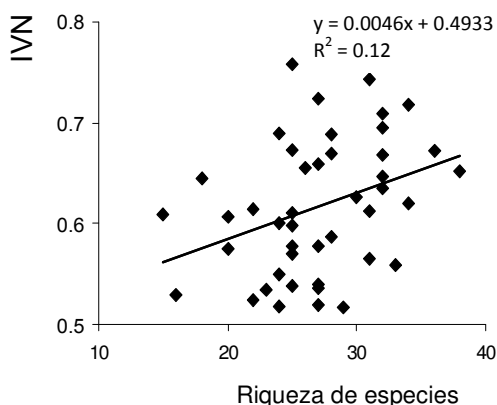


Figura 1. Relación entre la riqueza de especies y el Índice de Vegetación Normalizado (IVN) para las 44 parcelas muestreadas en pastizales naturales pastoreados de la región Centro-Sur de Uruguay.

Figure 1. Relationship between species richness and Normalized Differential Vegetation Index (IVN) for the 44 plots sampled in grazed natural grasslands of South-Central region of Uruguay.

RESULTADOS

La riqueza de especies vegetales estuvo asociada a la materia orgánica particulada ($r=0.50$; $P=0.002$). El IVN aumentó de forma lineal con la riqueza de especies. Se registraron en promedio $26.95 (\pm 8.29)$ especies, con un rango de riqueza entre 15 y 38 especies, mientras que el IVN presentó valores entre 0.52 y 0.76 (Figura 1). El modelo de regresión lineal entre riqueza e IVN fue significativo y su pendiente fue positiva ($R^2=0.12$; $n=44$; $P<0.016$) (Figura 1). El modelo de regresión múltiple en el que se utilizaron como variables independientes la riqueza de especies de los tres TFPs y como variable dependiente el IVN, fue significativo ($R^2=0.13$; $P<0.0001$) (Tabla 1).

La biomasa verde acumulada presentó un promedio de $220.18 \text{ g/m}^2 (\pm 117.28)$ y el rango abarcado fue entre 99 g/m^2 y 559 g/m^2 . La biomasa aumentó con la riqueza de especies, pero la relación no fue significativa ($R^2=0.07$; $n=44$; $P=0.087$) (Figura 2a). El modelo de regresión lineal entre la riqueza de gramíneas postradas y su correspondiente biomasa fue positivo y el coeficiente de regresión significativo ($R^2=0.44$; $n=44$; $P<0.00001$) (Figura 2b). Las regresiones simples correspondientes a la riqueza de especies de los restantes TFPs y sus biomasa no fueron significativas. El modelo de regresión múltiple en el que se utilizaron como variables independientes la riqueza de especies de los tres TFPs y como variable de respuesta la biomasa verde acumulada, fue significativo ($R^2=0.28$; $P=0.0014$) (Tabla 1). La riqueza de gramíneas postradas explicó de forma significativa 28% de la varianza ($P=0.0003$; $Beta=0.52$).

La distribución de la riqueza de especies entre los distintos TFPs fue significativamente diferente ($n=132$; $H=16.68$; $gl=2$; $P=0.0002$) (Figura 3). Las hierbas y las gramíneas erectas presentaron los mayores valores de riqueza de especies ($R_{hi}=13.732 \pm 3.24$, $R_{ce}=11.11 \pm 2.84$), en tanto que las gramíneas postradas presentaron valores más bajos ($R_{cp}=2.11 \pm 1.17$). Las gramíneas en conjunto (erectas + postradas) contribuyeron con el 49% de la riqueza de especies de estos pastizales, mientras que las hierbas representaron el 51% del total

Tabla 1. Análisis de regresión múltiple del tipo "stepwise" para la relación entre la riqueza de especies de cada uno de los Tipos Funcionales de Plantas (TFPs) y los estimadores de la productividad (Biomasa acumulada e Índice de Vegetación Normalizado (IVN)) en pastizales de la región Centro-Sur de Uruguay. Sólo se muestran los TFP con valores de $P < 0.15$. R_H =Riqueza de especies de hierbas y R_{Gp} =Riqueza de especies de gramíneas postradas.

Table 1. Multiple regression analysis of the type stepwise for the relationship between species richness of each plant functional types (PFT) and productivity estimates (Accumulated biomass and Normalized Differential Vegetation Index (IVN)) in grasslands of the South-Central region of Uruguay. Shows only the PFTs with P values < 0.15 . R_H =Herbs grasses species richness and R_{Gp} =Prostrate grasses species richness.

Estimadores de la productividad	Ordenada al origen	R ²	F	TFPs	Beta	Cambio R ²	P
Biomasa	108.52	0.28	15.98				0.0014
				R _{Gp}	0.52	0.28	0.0003
IVN	0.50	0.13	3.07				< 0.0001
				R _H	0.30	0.07	0.0500
				R _{Gp}	0.24	0.06	0.1030

de especies. Por su parte, la distribución de la biomasa verde fue similar entre los distintos TFPs y no presentaron diferencias significativas ($n=132$; $H=1.27$; $gl=2$; $P=0.53$) (Figura 3). Las gramíneas en conjunto (erectas + postradas) aportaron el 70% de la biomasa de estos pastizales, mientras que las hierbas contribuyeron con el 30% restante.

DISCUSIÓN

El resultado central de este trabajo indica que ambos estimadores de la Productividad Primaria Neta Aérea aumentan conforme se incrementa la riqueza de especies. Ambos estimadores son complementarios; el IVN provee una descripción instantánea, mientras que la biomasa acumulada integra ganancias de carbono en el tiempo. Sin embargo, en este último caso, parte de las ganancias pueden no haberse acumulado por efecto del pastoreo o la senescencia. Este efecto habría sido similar para todas las parcelas muestreadas. Varios estudios manipulativos han demostrado que la riqueza de especies ejerce un efecto positivo sobre la productividad (Naeem et al. 1995; Tilman et al. 1996; Symstad et al. 1998, Hector et al. 1999). Si bien algunos trabajos realizados a campo han observado una disminución de la productividad con el aumento del número de especies (Rusch & Oesterheld 1997; Thompson et al. 2005; Jiang et al. 2009), nuestros datos apoyan lo propuesto por la hipótesis clásica (Vitousek & Hooper 1994). El patrón descrito

también podría representar la porción inicial de la curva asintótica (hipótesis de Ehrlich & Ehrlich 1981), sin alcanzar los valores de saturación de la productividad a lo largo del gradiente de riqueza.

Nuestros resultados coinciden con trabajos previos en la región que indican un aumento en la riqueza de especies a medida que aumenta la fertilidad del suelo indicada por la materia orgánica particulada (Chaneton et al. 2002; Perelman et al. 2007). Jiang et al. (2009) plantearon que la diversidad tiene un efecto positivo sobre la productividad en ambientes homogéneos, a pequeña escala, característicos de los experimentos manipulativos. Sin embargo, los autores también señalan que en ambientes heterogéneos, a mayor escala, característicos de los estudios a campo, este efecto positivo tiende a desaparecer. Nuestro estudio, si bien fue realizado a pequeña escala, abarcó una extensión de amplio rango de fertilidad del suelo. En un ambiente heterogéneo desde el punto de vista edáfico la riqueza tuvo un efecto positivo sobre la productividad, lo cual contradice lo discutido por Jiang et al. (2009). Estos autores también señalaron que el efecto de selección positiva (i.e., a mayor riqueza, mayor probabilidad de incorporar especies más productivas) es característico de condiciones experimentales en las que las especies están igualmente representadas. Por el contrario, en condiciones naturales, donde las comunidades están dominadas

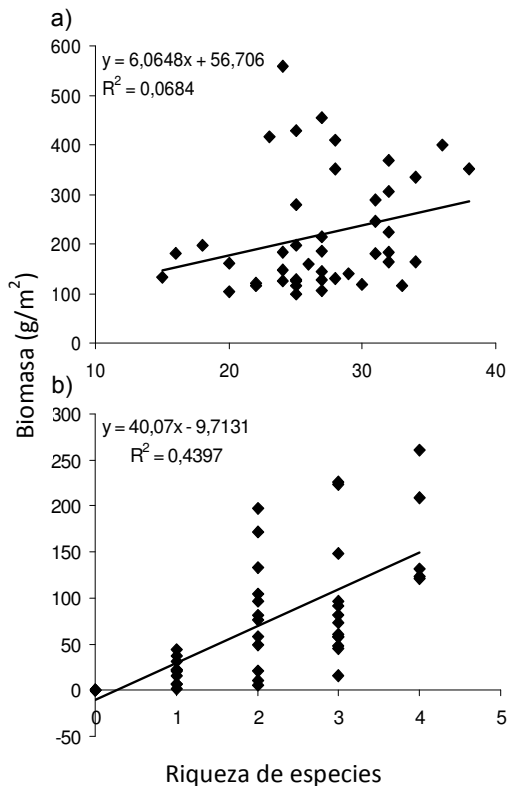


Figura 2. a) Relación entre la riqueza de especies y la biomasa acumulada para las 44 parcelas muestreadas en pastizales naturales pastoreados de la región Centro-Sur de Uruguay. b) Relación entre la riqueza de especies de gramíneas postradas y su correspondiente biomasa para las 44 parcelas muestreadas.

Figure 2. a) Relationship between species richness and accumulated biomass for the 44 plots sampled in grazed natural grasslands of South-Central region of Uruguay. b) Relationship between prostrate grasses species richness and its biomass for the 44 plots sampled.

por pocas especies muy productivas que en general tienen amplia distribución espacial, el efecto de selección positiva desaparecería. Las comunidades de pastizales donde se realizó este estudio están dominadas por gramíneas C_4 con crecimiento postrado, efectivamente de amplia distribución (Rodríguez et al. 2003; Altesor et al. 2005, 2006; Teixeira & Altesor 2009). A pesar de esta clara dominancia, nuestros resultados muestran que el IVN aumentó de manera lineal con la riqueza de especies. Por otra parte, el tipo funcional de las gramíneas postradas, representado sólo

por 4 especies (8% de la riqueza promedio), fue el único que mostró una relación positiva y significativa entre riqueza y biomasa. Este resultado evidencia la importancia de la identidad de las especies y sus abundancias relativas, tal como se plantea en la hipótesis de rangos de las especies (Sala et al. 1996). Sin embargo, contradice lo planteado en la hipótesis de las especies redundantes (Lawton & Brown 1994), ya que la incorporación de especies, aun dentro del mismo TFP, continúa incrementando la productividad.

Otros argumentos señalados por Jiang et al. (2009) en relación a la desaparición del efecto positivo de la riqueza sobre la productividad en condiciones de campo, son el aumento de la exclusión competitiva y la disminución del efecto de la complementariedad entre especies. Sin embargo, en los pastizales del Río de la Plata la herbivoría por ganado doméstico es una perturbación biótica permanente que impide la exclusión competitiva y, en consecuencia, aumenta la riqueza de especies (Sala et al. 1986; Facelli 1988; Chaneton & Facelli 1991; Rush & Oesterheld 1997; Altesor et al. 1998, 2006; Rodríguez et al. 2003). Las evidencias existentes tampoco inducen a pensar en una disminución del efecto de complementariedad entre especies. Por el contrario, los pastizales pastoreados de Uruguay están estructurados como una densa matriz de hierbas y gramíneas perennes, que presentan distintos hábitos de crecimiento (erecto, postrado y roseta) y de colonización y persistencia espacial (rizomas, estolones y bulbos) (Altesor et al. 1999). Teixeira & Altesor (2009) discuten que la coexistencia de especies se ve favorecida por la diversidad de estrategias de exploración espacial y de fenologías observadas, por lo cual es probable que exista complementariedad tanto estructural como funcional entre las especies.

Nuestros resultados coinciden con otros registros de riqueza y productividad realizados en la misma zona (Altesor et al. 2005) y en otras zonas de Uruguay (Lezama 2005; Baeza et al. 2010). En estos estudios se encontró que la PPNA fue mayor en las comunidades más ricas. Dentro de la región de los pastizales del Río de la Plata también existen evidencias contrarias, donde un aumento de la riqueza de especies en sitios pastoreados implicó una

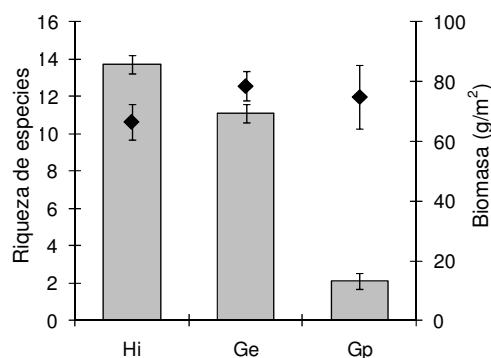


Figura 3. Número de especies (■) y biomasa acumulada (◆) correspondientes a cada Tipo Funcional de Planta: Hierbas (Hi), Gramíneas erectas (Ge) y Gramíneas postradas (Gp). Las barras y los rombos corresponden a la media ± 1 error estándar.

Figure 3. Number of species (■) and accumulated biomass (◆) for each Plant Functional Type: Herbs (Hi), Erect grasses (Ge) and Prostrate grasses (Gp). The bars and the diamonds correspond to the mean ± 1 standard error.

disminución de la PPNA en comparación con los sitios clausurados (Rusch & Oesterheld 1997). En este caso las hierbas invernales con alta cobertura en sitios continuamente pastoreados disminuirían los recursos disponibles para las gramíneas estivales, que son las que tienen mayores tasas de producción por unidad de biomasa (Rusch & Oesterheld 1997).

Los TFPs utilizados en este trabajo, fueron determinados por el tipo de respuesta que presentan frente a una perturbación biótica continua: el pastoreo por ganado (Lavorel et al. 1997). Otra alternativa podría ser clasificar a las especies de acuerdo a su contribución al funcionamiento ecosistémico (TFPs de funcionamiento). En este sentido, el grupo de las gramíneas erectas está representado por especies con metabolismo C_3 y C_4 y esta diferenciación podría arrojar mayor luz sobre el patrón observado.

El presente trabajo aporta evidencias, con datos de campo, acerca de una relación muy poco explorada en los pastizales naturales de la región del Río de la Plata. Se presentan resultados que indican que la productividad primaria se ve incrementada con la riqueza de especies vegetales, lo cual

apoya la hipótesis clásica. Sin embargo esta hipótesis no alcanza a explicar el fuerte efecto de las gramíneas postradas sobre el funcionamiento ecosistémico observado en este trabajo, evidencia que se relaciona con lo planteado en la hipótesis de rangos de las especies. El funcionamiento ecosistémico responde no sólo al número de especies sino también a sus abundancias relativas y a la complementariedad espacial y temporal entre las especies que coexisten bajo condiciones de pastoreo.

AGRADECIMIENTOS

A E. Leoni, B. Costa, G. Piñeiro, S. Baeza, V. Cayssials, F. Lezama, A. Mello, J.M. Paruelo y C. Rodríguez por la colaboración en campo y laboratorio, así como sus valiosos comentarios en todo el proceso de este trabajo. A Guillermo y Mabel Macció, dueños del establecimiento "El Relincho" por su hospitalidad. El trabajo fue realizado con fondos provenientes de los proyectos FPTA 175, CRN 2031 y FONTAGRO.

BIBLIOGRAFÍA

- ALTESOR, A; E DI LEANDRO; H MAY & E ESCURRA. 1998. Long-term species change in a Uruguayan grassland. *J. Veg. Sci.* 9:173-180.
- ALTESOR, A; M OESTERHELD; E LEONI; F LEZAMA & C RODRÍGUEZ. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecol.* 179:83-91.
- ALTESOR, A; F PEZZANI; S GRUN & C RODRIGUEZ. 1999. Relationships between spatial strategies and morphological attributes in a Uruguayan grassland: a functional approach. *J. Veg. Sci.* 10: 457-462.
- ALTESOR, A; G PIÑEIRO; F LEZAMA; RB JACKSON; M SARASOLA; ET AL. 2006. Ecosystem changes associated with grazing removal in sub-humid grasslands of South America. *J. Veg. Sci.* 17: 323-332.
- BAEZA, S; F LEZAMA; G PIÑEIRO; A ALTESOR & JM PARUELO. 2010. Spatial variability of above-ground net primary production in Uruguayan grasslands: a remote sensing approach. *Appl. Veg. Sci.* 13:72-85.
- CARDINALE, B; J WRIGHT; M CADOTTE; I CARROLL; A HECTOR; ET AL. 2007. Impacts of plant diversity

- on biomass production increase through time because of species complementarity. *PNAS* **104**: 18123-18128.
- CHANETON, EJ & JM FACELLI. 1991. Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio* **93**:143-155.
- CHANETON E; S PERELMAN; M OMACINI & RJ LEÓN. 2002. Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions* **4**:7-24.
- DI BELLA, CM; JM PARUELO; JE BECERRA; C BACOUR & F BARET. 2004. Effect of senescent leaves on NDVI-based estimates of fAPAR: experimental and modelling evidences. *International Journal of Remote Sensing* **24**:5415-5427.
- DIRECCIÓN NACIONAL DE METEOROLOGÍA. www.meteorologia.com.uy/estad_colonia.htm.
- EHRlich, PR & AH EHRlich. 1981. *Extincion. The causes and consequences of the disappearance of species*. Random House, New York. EE.UU.
- FACELLI, JM. 1988. Response to grazing after nine years of cattle exclusion in a Flooding Pampa grassland, Argentina. *Vegetatio* **78**:21-25.
- HECTOR, A; B SCHMID; C BEIERKUHNEIN; MC CALDEIRA; M DIEMER; ET AL. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* **286**:1123-1127.
- JIANG, L; S WAN & L LI. 2009. Species diversity and productivity: why do results of diversity-manipulation experiments differ from natural patterns? *J. Ecol.* **97**:603-608.
- LAVOREL, S; S MCINTYRE; J LANDSBERG & TD FORBES. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *TREE* **12**:474-478.
- LAWTON, JH & VK BROWN. 1994. Redundancy in ecosystems. Pp. 255-270 en: Schulze, ED & HA Mooney (eds.). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York. EE.UU.
- LEZAMA, F. 2005. *Las comunidades herbáceas de un área de pastizales naturales de la región Basáltica, Uruguay*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- LOREAU, M; S NAEEM; P INCHAUSTI; J BENGTSSON; JP GRIME; ET AL. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* **294**:804-808.
- MATTEUCCI, S & A COLMA. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. Secretaría de la OEA. Washington, D.C. EE.UU.
- McNAUGHTON, SJ. 1994. Biodiversity and function of grazing ecosystem. Pp. 361-383 en: Schulze, ED & HA Mooney (eds.). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer. Berlin, Heidelberg, New York. EE.UU.
- McNAUGHTON, SJ; M OESTERHELD; DA FRANK & KJ WILLIAMS. 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature* **341**:142-144.
- MONTEITH, JL. 1981. Climatic variation and the growth of crops. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* **107**:749-774.
- NAEEM, S; LJ THOMPSON; SP LAWLER; JH LAWTON & RM WOODFIN. 1995. Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **347**:249-262.
- PARUELO, JM; G PIÑEIRO; G BALDI; S BAEZA; F LEZAMA; ET AL. 2010. Carbon Stocks and Fluxes in Rangelands of the Río de la Plata Basin. *Rangeland Ecology & Management* **63**:94-108.
- PERELMAN, S; E CHANETON; W BATISTA; S BURKART & RJ LEÓN. 2007. Habitat stress, species pool size and biotic resistance influence exotic plant richness in the Flooding Pampa grasslands. *J. Ecol.* **95**: 662-673.
- PIÑEIRO, G; J PARUELO; E JOBBÁGY; R JACKSON & M OESTERHELD. 2009. Grazing effects on belowground C and N stocks along a network of cattle enclosures in temperate and subtropical grasslands of South America. *Global Biogeochemical Cycles* **23**:1-14.
- RODRÍGUEZ, C; E LEONI; F LEZAMA & A ALTESOR. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *J. Veg. Sci.* **14**:433-440.
- ROUSE JR, JW; RH HAAS; JA SCHELL & DW DEERING. 1973. Monitoring vegetation systems in the great plains with ERTS. Pp. 309-317 en: *Proceedings of the 3rd ERTS Symposium, NASA SP-351*. Washington, D.C. U.S. Government Printing Office. EE.UU.
- VAN RUIJVEN, J & F BERENDSE. 2009. Long-term persistence of a positive plant diversity-productivity relationship in the absence of legume. *Oikos* **118**:101-106.
- RUSCH, GM & M OESTERHELD. 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos* **78**:519-526.
- SALA, OE; WK LAUENROTH; SJ McNAUGHTON; G RUSCH & X ZHANG. 1996. Biodiversity and ecosystem functioning in grasslands. Pp 129-149 en: Mooney, HA; JH Cushman; E Medina, OE Sala & ED Schulze (eds.). *Functional roles of biodiversity: a global perspective*. Wiley, Chichester, New York. EE.UU.
- SALA, OE; M OESTERHELD; RJ LEÓN & A SORIANO. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* **67**:27-32.
- SCHMID, B. 2002. The species richness-productivity controversy. *TREE* **17**:113-114.

- SORIANO, A. 1991. Río de la Plata grasslands. Pp. 367-407 en: Coupland, RT (ed.). *Natural Grasslands. Introduction and Western Hemisphere*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- SYMSTAD, AJ; D TILMAN; J WILLSON & JM KNOPS. 1998. Species loss and ecosystem functioning: effects of species identity and community composition. *Oikos* **81**:389-397.
- TEXEIRA, M & A ALTESOR. 2009. Small-scale spatial dynamics of vegetation in a grazed Uruguayan grassland. *Austral Ecology* **34**:386-394.
- THOMPSON, K; A ASKEW; J GRIME; N DUNNETT & A WILLIS. 2005. Biodiversity, ecosystem function and plant traits in mature and immature plant communities. *Func. Ecol.* **19**:355-358.
- TILMAN, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* **80**:1455-1474.
- TILMAN, D; D WEDIN & J KNOPS. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* **379**:718-720.
- TROUMBIS, AY & D MEMTSAS. 2000. Observational evidence that diversity may increase productivity in Mediterranean shrublands. *Oecologia* **125**:101-108.
- VITOUSEK, PM & DUHOOPER. 1994. Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. Pp. 3-14 en: Schulze, ED & HA Mooney (eds.). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- WILSEY, BJ & HW POLLEY. 2004. Realistically low species evenness does not alter grassland species-richness-productivity relationships. *Ecology* **85**: 2693-2700.
- ZAR, JH. 1996. *Biostatistical analysis*. 3rd ed, Prentice Hall, New Jersey. EE.UU.
- ZHOU, Z; OJ SUN; J HUANG; Y GAO & X HAN. 2006. Land use affects the relationship between species diversity and productivity at the local scale in a semi-arid steppe ecosystem. *Func. Ecol.* **20**:753-762.