



UNIVERSIDAD DE LA REPUBLICA
FACULTAD DE AGRONOMIA

ESTRATEGIAS DE EXPLORACION ESPACIAL DE ESPECIES
COLONIZADORAS EN UNA PRADERA NATURAL PASTOREADA

por

Claudia Fabiana PEZZANI GUTIERREZ

FACULTAD DE AGRONOMIA

1997

MONTEVIDEO
URUGUAY

TESIS presentada como uno de
los requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo.
(Orientación Agrícola - Ganadera)

MONTEVIDEO
URUGUAY
1997

Tesis aprobada por:

Director: Dra. Alice Altesor

Nombre completo y firma

MSc. Stella Grun

Nombre completo y firma

Ing. Agr. Juan Carlos Millot

Nombre completo y firma

Fecha: -----

Autor: Claudia Fabiana Pezzani Gutiérrez

Nombre completo y firma

AGRADECIMIENTOS

A Alice Altesor y Stella Grun por su invaluable colaboración en la dirección y ejecución de este trabajo.

Al Sr. Fernando Yañez, administrador del establecimiento donde se realizaron los muestreos, por facilitarnos los medios para el trabajo de campo.

A los compañeros de Ecología Funcional de Facultad de Ciencias, Claudia Rodríguez, Julio Campo y Beatriz Costa por sus aportes y continuo apoyo en la realización de esta tesis.

Al Lic. Eduardo Marchesi por su apoyo y dedicación en las consultas del Herbario de la Facultad de Agronomía.

A los compañeros de la Cátedra de Ecología de Facultad de Agronomía, por sus aportes y sugerencias para la elaboración de esta tesis.

A todos aquellos que con su apoyo, ideas y sugerencias hicieron posible la realización y culminación de este trabajo. Especialmente a Agustina.

TABLA DE CONTENIDO

	<u>Página</u>
PAGINA DE APROBACIÓN	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	6
2.1 ANTECEDENTES.....	6
2.2 UN ENFOQUE ESPACIAL A PEQUEÑA ESCALA.....	6
2.3 REPRODUCCIÓN VEGETATIVA.....	9
2.4 ESTRATEGIAS DE EXPLORACIÓN ESPACIAL.....	15
2.5 FORMA DE VIDA.....	18
2.6 CARACTERÍSTICAS DE LAS ESPECIES COLONIZADORAS.....	22
3. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	26
3.1 DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO.....	26
3.2 DESCRIPCIÓN DEL PROYECTO MARCO.....	27
3.3 DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES.....	30
3.4 FORMA DE VIDA Y MECANISMO DE REPRODUCCIÓN VEGETATIVA.....	36
3.5 DINÁMICA ESPACIAL.....	36
3.6 ANÁLISIS DE DATOS.....	39
4. <u>RESULTADOS</u>	40
4.1 FORMA DE VIDA Y MECANISMO DE REPRODUCCIÓN	

VEGETATIVA.....	40
4.2 DINÁMICA ESPACIAL.....	41
4.2.1 PARÁMETROS.....	41
4.2.2 IEC.....	42
4.2.3 ACP.....	42
4.2.4 ANOVA.....	44
5. <u>DISCUSION</u>	48
6. <u>CONCLUSIONES</u>	53
7. <u>RESUMEN</u>	55
8. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	57
9. <u>ANEXOS</u>	64

1. INTRODUCCION

Las praderas naturales cubren aproximadamente el 25% de la superficie terrestre, estando distribuidas en los seis continentes en un amplio rango de condiciones ambientales, fisiográficas y climáticas. Las regiones en las que más comúnmente aparecen estos biomas presentan valores de temperatura media anual que oscilan entre 0 y 20° y registros pluviométricos anuales que se ubican en el rango de 250 a 1000 mm. Se han identificado distintos tipos de praderas, a pesar de lo cual todas se caracterizan por un paisaje de campo abierto, que consiste principalmente en un tapiz herbáceo, perenne, compuesto por gramíneas, hierbas de hoja ancha y en ocasiones algunas especies leñosas que se disponen aisladamente (MacFadden, 1997).

Las comunidades vegetales de este ecosistema se encuentran bajo el continuo efecto de la selección natural y adaptación en respuesta a interacciones bióticas y factores abióticos (Hendrix, 1988). Si bien los ecosistemas terrestres caracterizados por una cobertura vegetal con sus correspondientes herbívoros han existido desde hace 300 millones de años, la coevolución de las praderas naturales y la ganadería, lo que se conoce como historia del pastoreo, es mucho más reciente (MacFadden, 1997). Estas interacciones resultan en diversas modificaciones de las relaciones biológicas, alterando la flora y el potencial productivo del sistema (Hulme, 1996).

La importancia de este ecosistema para la producción ganadera, ha suscitado el desarrollo de numerosos estudios. El principal objetivo de la mayoría de las investigaciones en este tema ha sido evaluar la respuesta del sistema, en términos productivos, a las diversas actividades que el hombre

realiza, como el manejo del ganado, siembras y fertilizaciones. Por otro lado, son pocos los estudios básicos tendientes a entender los patrones espacio - temporales que presentan las especies de pradera natural.

Las praderas naturales en Uruguay, conocidas comúnmente como campo natural, representan el mayor ecosistema, ocupando el 87% de la superficie nacional (aproximadamente 14 millones de ha). Constituyen la principal oferta de forraje para la explotación ganadera de ovinos y vacunos, actividad que representa la base de la economía nacional (Milot *et al.*, 1987).

En condiciones de pastoreo, son comunidades vegetales con predominio de gramíneas de bajo y mediano porte, compuestas, cyperáceas y numerosas familias que aparecen con menor frecuencia (Milot *et al.*, 1987). Una de las características más importantes de la pradera actual es el elevado número de especies y la diversidad de caracteres vegetativos y productivos representados. El número total de especies que componen las praderas naturales de nuestro país es de casi 2.000 (del Puerto, 1987).

Otro aspecto a resaltar de las praderas templadas del Río de la Plata es que constituyen uno de los centros más importantes de origen de plantas forrajeras y de diversificación de especies forrajeras templadas. Esto ha dado lugar a innumerables poblaciones de gran valor agronómico, a la vez que encierra un enorme potencial para el desarrollo de mejoramiento genético (Milot *et al.*, 1987).

Según del Puerto (1987), son dos los factores principales de diversificación de la pradera natural uruguaya :

- 1) suelos y topografía
- 2) influencia de la ganadería.

La ganadería ocupa prácticamente la totalidad del territorio desde hace más de 300 años y se ha acentuado desde hace 140 por la introducción de los ovinos. La intensidad del pastoreo parece ser la causa principal de modificación del tapiz vegetal.

Los efectos más notorios producidos por el pastoreo se dan a través de la defoliación, de las deyecciones y del pisoteo animal (Grubb, 1986; Edwards & Gillman, 1987). Estas actividades producen claros en la vegetación cuyo tamaño y dinámica determinan en gran parte el tipo de especies que persisten en la comunidad (Fenner, 1985). Asimismo, existe una presión selectiva a nivel de la planta individual, lo cual conduce a que algunos genotipos se vean más favorecidos que otros bajo determinado régimen de pastoreo (Crawley, 1983; citado en Edwards & Gillman, 1987).

Estudios realizados en praderas naturales de Argentina han registrado un cambio en la estructura de la vegetación hacia una progresiva miniaturización de las estructuras fotosintéticas y concentración de biomasa en la superficie del suelo a medida que se incrementó la intensidad del pastoreo (Sala *et al.*, 1986; Díaz *et al.*, 1992).

Estas respuestas también han sido reportadas en nuestro país (Gallinal *et al.*, 1938; Rosengurtt, 1942; Millet *et al.*, 1987; del Puerto, 1987). Altesor *et al.* (1997) analizaron los efectos de 55 años de pastoreo continuo en praderas naturales de Cerro Largo (Palleros). Observaron una disminución de las especies cespitosas que son altamente preferidas por el ganado, un incremento de especies de porte rastrero, y fundamentalmente la aparición de varias especies colonizadoras nativas, consideradas malezas desde el punto de vista forrajero. Muchas de estas colonizadoras corresponden a lo que Rosengurtt (1979) denominó "malezas enanas" refiriendo a sus reducidas dimensiones. Varias de ellas presentan órganos subterráneos de reserva que aseguran su perennidad y posibilitan la colonización de claros que se generan en la matriz formada principalmente por gramíneas.

A pesar de la importancia de las especies colonizadoras nativas en las comunidades de campo natural de nuestro país, muy poco se conoce acerca de su ecología y atributos que les permiten su gran dispersión y persistencia.

El objetivo central de este trabajo es la descripción de las estrategias de exploración espacial que contribuyan a explicar el éxito de las especies colonizadoras en las praderas naturales sometidas a pastoreo. Se plantea

estudiar en una comunidad de pradera natural bajo pastoreo continuo y a través del seguimiento a pequeña escala de sitios de muestreo permanentes:

- 1) el comportamiento espacial de especies colonizadoras de alta frecuencia;
- 2) la relación entre las estrategias de exploración espacial y los siguientes atributos de la historia de vida:

- forma de vida (Raunkiaer, 1934)

- mecanismo de reproducción vegetativa (Abrahamson, 1980).

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 Antecedentes

Como se mencionó en la introducción, son pocos los estudios enfocados a entender los patrones espacio - temporales que presentan las especies de pradera natural. En particular, en nuestro país no existe ningún antecedente de trabajos en sitios permanentes a pequeña escala espacial en el campo natural.

2.2 Un enfoque espacial a pequeña escala

De acuerdo a lo detallado anteriormente, las praderas naturales de zonas templadas se caracterizan por ser comunidades que presentan alta diversidad específica. Esto ha centrado el interés de muchos trabajos de investigación, tendientes a encontrar los mecanismos que explican la coexistencia de las especies. Muchos estudios no consideran las interacciones espacio - temporales que existen en estas comunidades. Para ello es necesario conocer el comportamiento espacial de las especies individuales y la dinámica espacial interespecífica (Herben *et al.*, 1993b; van der Maarel & Sykes, 1993).

En las comunidades de pradera se han observado cambios divergentes en su estructura, que han resultado impredecibles (Herben *et al.*, 1993a). Dichos cambios resultarían de por lo menos tres mecanismos, los cuales no son mutuamente excluyentes:

- a) diferencias en la composición de la comunidad entre sitios a escala macroscópica;
- b) variaciones ambientales, las cuales pueden ser temporales o espaciales;
- c) dinámicas internas, o sea procesos a pequeña escala que operan dentro de la comunidad. Estos procesos pueden ser tanto autónomos como dirigidos por variables forzadoras externas, y pueden incluir cambios de dominancia a pequeña escala temporal, o procesos fuera del equilibrio a pequeña escala espacial.

En el caso particular de las praderas, las dinámicas internas parecerían tener un rol importante, a pesar de la aparente estabilidad que muestran estos sistemas a escalas mayores. Herben *et al.* (1993a) trabajando en praderas pastoreadas de Checoslovaquia, demostraron que la movilidad espacial de las especies es un importante componente de la dinámica a pequeña escala. Observaron además, que esta dinámica varía en el espacio y en el tiempo. Resultados similares se obtuvieron para otros sistemas de pradera en los países bajos (Lippe *et al.*, 1985; citados en Herben *et al.*, 1993a) y en Gran Bretaña (Usher, 1987).

Van der Maarel & Sykes (1993) realizaron estudios a pequeña escala sobre la distribución de especies en comunidades de praderas naturales en Suecia. Observaron que la composición de especies en parcelas de 0.25 m² era constante, mientras que en cuadros pequeños (0.01 m² y menores) ocurrían cambios importantes. A pequeña escala la tasa y el grado de movilidad de las especies variaba individualmente, e implicaba la aparición y desaparición de especies de los cuadros. Propusieron el "modelo carrusel" para ambientes

homogéneos, sometidos a pastoreo, con deficiencias de agua y nutrientes. En este modelo las especies pueden alcanzar cualquier parte del área de la comunidad. La principal diferencia entre las mismas radica en la habilidad individual para establecerse o persistir en microsítios creados en una trama de alta complejidad espacio - temporal. Este modelo contribuye al entendimiento de la coexistencia de especies y el mantenimiento de altas densidades en comunidades de praderas.

El seguimiento de parcelas permanentes brinda información sobre los patrones espacio - temporales de las comunidades vegetales. Particularmente el estudio de procesos que involucran relaciones interespecíficas, las cuales no podrían analizarse a través de un único muestreo. A pesar de estas ventajas, los muestreos mediante parcelas permanentes han sido poco usados en este contexto (Herben, 1996).

Esta herramienta de relevamiento puede aportar información muy detallada cuando las unidades de muestreo son de tamaño pequeño. En estos casos los datos sobre el comportamiento de las especies pueden usarse para inferir procesos a nivel de cada planta individual; particularmente permiten analizar el comportamiento espacial de las mismas. Uno de los resultados más atrayentes de este tipo de estudio es la construcción de gráficos de reemplazamiento de especies, que reúnen los posibles estados transicionales por los que puede atravesar la estructura de determinada comunidad (Usher, 1987).

Es bien reconocido el valor del seguimiento de parcelas permanentes en cuanto a la posibilidad que ofrecen para generar hipótesis. Si bien esta herramienta no provee información sobre el mecanismo imperante, permite descartar modelos que no se ajustarían en principio a los patrones espacio - temporales detectados (Herben. 1996).

2.3 Reproducción vegetativa

En comunidades pastoreadas las especies que conforman el tapiz ven reducidas sus posibilidades de reproducción por semilla, y en consecuencia existe una fuerte tendencia a la selección de las especies rizomatosas y estoloníferas (Baker, 1974, Abrahamson, 1980). En el área de estudio se ha observado que varias especies presentan distintos mecanismos de reproducción vegetativa. A continuación se describirán los mecanismos de reproducción vegetativa y algunas características ecológicas sobre este atributo de historia de vida de las plantas.

Según Abrahamson (1980) los mecanismos de reproducción vegetativa son:

1) **ESTOLONES:** tallos postrados, largos, que crecen sobre la superficie del suelo, y producen raíces adventicias y nuevos tallos.

2) RIZOMAS: tallos subterráneos que producen raíces adventicias y tallos (renuevos aéreos).

3) TUBÉRCULOS: engrosamientos de las porciones terminales de los rizomas. Poseen tejido de reserva y yemas axilares.

4) BULBOS: yemas subterráneas modificadas que consisten de un tallo y hojas carnosas (catáfils). El tejido de reserva está en las hojas.

5) CORMOS: tallos verticales subterráneos, engrosados, cubiertos por una o más capas de hojas. El tejido de reserva está en el tallo.

6) RAÍCES: muchas especies producen largas raíces horizontales que originan renuevos aéreos.

7) TALLOS: algunas especies producen raíces adventicias y nuevos tallos cerca de los extremos de las ramificaciones, mientras que otras producen renuevos desde la base de los tallos.

8) HOJAS Y YEMAS ADVENTICIAS: los renuevos se originan desde tejidos meristemáticos situados en los bordes de las hojas, en los ápices foliares o en las inflorescencias.

9) FRAGMENTACIÓN: consiste en la dispersión y establecimiento de módulos a partir de partes de plantas como hojas y tallos. Este método de propagación puede ocurrir a través de porciones de material subterráneo.

10) ROSETAS CAULINARES: es un mecanismo muy raro, que implica la formación de una roseta de hojas sobre el escapo de la inflorescencia, luego de la producción de semillas.

Algunos autores (Harper, 1977; Abrahamson, 1980) han señalado la similitud que existe entre el mecanismo de crecimiento de las plantas y lo que se denomina "reproducción vegetativa". Normalmente, el crecimiento vegetal es modular, y si alguno de los módulos es capaz de independizarse, entonces correspondería a reproducción vegetativa. Debido a esta semejanza, Harper (1977) ha sugerido considerar tales formas de propagación como crecimiento clonal, mientras que el término reproducción quedaría reservado para la progenie originada por mecanismos sexuales. Considerando que el mecanismo asexual genera propágulos genéticamente idénticos al material parental, mientras que la reproducción sexual origina renuevos genéticamente diferentes de ambos progenitores, parecería más lógico referirse a la propagación asexual como "reproducción" (*re-* Latín: repetición), y a la sexual llamarla "neoproducción" (*neo-* Latín: nuevo) (Weiner, 1988). Esta terminología no ha sido adoptada, y ambos mecanismos son considerados tipos de reproducción.

La reproducción vegetativa es más común, aunque no exclusiva, de plantas perennes. Estas plantas pueden ser tanto herbáceas como leñosas. Si bien las perennes se definen como aquellas plantas que viven más de dos estaciones (ciclos) de crecimiento, resulta difícil determinar la edad actual de las mismas, ya que sus distintos módulos pueden tener diferente edad.

De acuerdo a la terminología propuesta por Harper (1977) una unidad de origen clonal se denomina ramet, mientras que individuos genéticamente diferentes son genets.

Grime (1982) denomina expansión vegetativa a todos los mecanismos regenerativos que implican la expansión y subsiguiente fragmentación de la planta vegetativa por la formación de rizomas persistentes, estolones o vástagos. El rasgo más consistente de la expansión vegetativa es el bajo riesgo de mortalidad del vástago. Esto es posible a través de la prolongada unión con la planta madre y del flujo de materiales de la planta inicial al brote en cantidades suficientes para mantenerlo durante la etapa de establecimiento. Debido a esto, esta estrategia tiene a menudo éxito en ciertos tipos de vegetación en los que el establecimiento a partir de semilla se ve impedido por la presencia de una densa cobertura.

Schaffer & Gadgil (1975; citados en Abrahamson, 1980) sugieren que es más probable encontrar reproducción vegetativa en situaciones de alta competitividad y relativa estabilidad. La reproducción vegetativa puede ser más ventajosa cuando las condiciones ambientales son relativamente estables y la posibilidad de perturbación es poco frecuente o predecible, por ejemplo en hábitats acuáticos y en comunidades influidas por fuego (Radosevich y Holt, 1984). Se ha señalado que el crecimiento clonal no solo mejora la habilidad competitiva de las plantas, sino que también les confiere mejores condiciones para la interacción con patógenos y herbívoros (Waller, 1988).

Por otra parte, Waller (1988) afirma que el crecimiento clonal se asocia a las primeras etapas de un proceso sucesional y a hábitats reciente o constantemente perturbados, donde permite una rápida exploración y ocupación del espacio.

Se ha señalado que muchas especies de amplia dispersión tienen multiplicación vegetativa como una alternativa a la producción de semillas (Abrahamson, 1980). Se sugiere que la reproducción vegetativa como la reproducción sexuada en plantas con flores, especialmente en especies colonizadoras, son ventajosas en condiciones ambientales óptimas. Si no lo fueran, los procesos evolutivos habrían eliminado aquel modo de reproducción de menor valor para las especies. Aunque muchas especies perennes utilizan ambos mecanismos, indicando que en términos de balance de energía el retorno por unidad invertida es aproximadamente equivalente para ambos procesos reproductivos. Aunque, ambos mecanismos no resultan estrictamente comparables en términos de costo energético para la planta, ya que las estructuras vegetativas que producen ramets no están especializadas para ese único propósito. Por ejemplo, los rizomas cumplen funciones de absorción, reserva, enraizamiento y propagación; los estolones pueden ser fotosintéticamente activos y participan en la fijación de la planta, así como también permiten la exploración y colonización del espacio, produciendo ramets (com.pers. Marchesi, 1997).

Las reservas de yemas vegetativas representan clones de una planta que es exitosa en un microambiente, mientras que la población de semillas representa una reserva de genotipos no probados. Cuando ambos mecanismos reproductivos ocurren simultáneamente, la estrategia vegetativa se desarrolla

Facultad de

De

rápidamente para mantener la población local. Por otro lado, la reproducción sexual provee las semillas que posibilitarán la colonización de otros microambientes o sitios (Abrahamson, 1980).

La reproducción vegetativa puede también considerarse como un mecanismo de bajo riesgo para la regeneración de genets, mediante la generación de ramets fisiológicamente independientes. La población de ramets se puede contraer o expandir dependiendo de las condiciones ambientales existentes (Sarukhán, 1976; citado en Abrahamson, 1980). Otra ventaja de este mecanismo de propagación es el aumento de la longevidad y perennidad del genet, lo cual a su vez implica menores tasas de cambio genético en la población (Waller, 1988).

Comúnmente en las formas de reproducción vegetativas, las yemas permanecen en dormancia hasta que ocurre alguna separación de la planta que la origina. En algunos casos los rizomas y tubérculos permanecen inactivos hasta que es dañado el sistema radicular o aéreo, luego de lo cual se producen numerosos renuevos desde los fragmentos (Radosevich y Holt, 1984).

Silvertown & Lovet Doust (1993) señalan que en muchas especies clonales en las cuales el rizoma, estolón o cualquier otra conexión se mantiene intacta, el genet se comporta como una unidad fisiológicamente integrada. Tales especies pueden presentar lo que estos autores denominan "estrategia de forrajeo": es un comportamiento que incrementa la captura de recursos en ambientes espacialmente heterogéneos.

2.4 Estrategias de exploración espacial

En plantas con crecimiento clonal, como es el caso de muchas de las que componen las comunidades de pradera, Harper (1977) ha señalado la importancia de conocer su comportamiento espacial, ya que dicho crecimiento implica una fuerte correlación entre la ocupación de un determinado parche y la probabilidad de ocupar parches vecinos. La coexistencia de las especies y la diversidad de la comunidad dependen del valor de dicha correlación en especies competitivas.

Schmid (1985) sostiene que en comunidades de pradera el crecimiento clonal tiene mayor incidencia en los cambios de abundancia de la mayoría de las especies que la dispersión por semillas. La arquitectura de las plantas integrantes de estas comunidades es uno de los principales aspectos de su biología poblacional, ya que determina la tasa e intensidad potenciales de expansión lateral que pueden desarrollar las distintas especies.

Bell (1991) afirma que las diferentes características de movilidad que presentan las especies puede facilitar su coexistencia y mantener así la diversidad de la comunidad.

Los mecanismos de acceso de las plantas a un determinado sitio difieren entre las distintas especies, y dependen de procesos espaciales complejos y de las estrategias de ocupación espacial de las plantas. En los últimos años se han identificado dinámicas espaciales activas en las plantas, especialmente en

aquellas que poseen estolones, como mecanismos de ocupación de espacio y captura de nutrientes (Herben *et al.*, 1993b).

Dependiendo del largo de la conexión y de su frecuencia de ramificación, el crecimiento clonal puede producir arreglos lineales de los ramets, en tramas o formando grupos. Las especies perennes de las comunidades de pradera que presentan algún mecanismo de expansión vegetativa pueden agruparse en dos categorías, existiendo una continuidad de formas de crecimiento entre ambas. Una de ellas consiste en un frente de avance continuo de unidades modulares, por ejemplo macollos, ramificaciones o rosetas, en la cual las conexiones entre estas unidades tienen pocos entrenudos y/o son muy cortos (Schmid & Harper, 1985). En la otra categoría los módulos están espaciados, infiltrados en la vegetación circundante, y las conexiones se realizan a través de numerosos entrenudos, los que a su vez pueden ser muy largos (Schmid & Harper, 1985). L.Lovet Doust (1981) ha denominado modo falange y modo guerrilla respectivamente a cada uno de estas estrategias de exploración espacial (Silvertown & Lovet Doust, 1993). El primer modo se caracteriza por ser un mecanismo de crecimiento clonal lento, en el cual cada genet presenta una alta densidad de módulos asegurando de esta forma su espacio, mientras que el segundo permite una rápida exploración y explotación de nuevos espacios, siendo la densidad de módulos de cada genet menor que en las especies falange (Schmid & Harper, 1985; Waller, 1988).

Herben *et al.* (1993b) en su trabajo en praderas pastoreadas de Checoslovaquia registraron algunas especies que no se ajustaban a ninguna de las dos estrategias propuestas. Dichas plantas fueron las más estables en el

tiempo analizado ya que presentaron altos valores de persistencia y baja capacidad de exploración espacial a larga distancia. Los autores denominan a esta nueva estrategia sedentaria, aunque teniendo en cuenta la terminología militar propuesta podría llamarse fortificada.

No existe una explicación clara de la existencia de este amplio rango de comportamiento clonal. Una posible explicación se basa en el compromiso entre dos aspectos funcionales relacionados al crecimiento clonal: el grado de dependencia fisiológica entre los ramets, y el grado en que este crecimiento ayuda a las plantas a obtener recursos. Una de las mayores ventajas del modo guerrilla es permitirle a las plantas el forrajeo de recursos en ambientes donde éstos se distribuyen fragmentadamente (Silvertown & Lovet Doust, 1993).

Esta diferenciación de formas de crecimiento clonal fue anticipada por Salisbury (1942; citado en Waller, 1988), quien distinguió entre “órganos de migración” (por ejemplo estolones delgados) y estructuras que permiten la “continuidad de ocupación de un sitio y la imposibilidad de colonización de éste por otras especies” (por ejemplo rizomas y bulbos dispuestos en forma compacta). Tales patrones de crecimiento clonal interfieren directamente con su biología reproductiva. En especies falange los ramets interiores, más viejos, usualmente florecen y fructifican, mientras que los ramets periféricos conquistan el espacio contiguo así como también “cubren el flanco” de los interiores. Esto sugiere que los nuevos ramets estarían siendo subsidiados y representan el “capital de inversión” para testear la conveniencia del hábitat cercano, mientras que los ramets interiores constituyen órganos de persistencia en el sitio, y producen semillas (Waller, 1988).

La clasificación de las especies en función de su comportamiento espacial permite el estudio de las plantas de acuerdo a su dinámica dentro de la comunidad.

2.5 Forma de vida

Los conceptos formas de vida y formas de crecimiento que se refieren al aspecto externo de las plantas, fueron los primeros que usaron los exploradores naturalistas y geógrafos para describir y definir la vegetación; aparecen en la literatura desde von Humboldt en 1808. Estos conceptos o criterios han variado con el transcurso del tiempo. Algunos autores han usado ambos términos como sinónimos. Sin embargo, es preferible diferenciarlos, reservando la expresión forma de vida para indicar una connotación adaptativa y forma de crecimiento para designar las situaciones en las que no se alude a una relación causa-efecto de la arquitectura de la planta (según Vareschi: biotipo y fisiotipo, respectivamente) (Mateucci y Colma, 1982).

Las clasificaciones según forma de crecimiento que se conocen corresponden a von Humboldt (1808), Grisebach (1875) y Hult (1881), mientras

que las clasificaciones según forma de vida fueron realizadas por Warming (1909), Raunkiaer (1934) y Schmidt (1963).

De todas estas clasificaciones, la más usada hasta la fecha es la de Raunkiaer (1934), y será la empleada en este trabajo. Este sistema se basa en la posición de las yemas vegetativas que persisten, lo cual es un carácter adaptativo porque de estas estructuras depende la regeneración luego de un período de condiciones ambientales desfavorables (McIntyre *et al.*, 1995). Raunkiaer (1934) clasifica las plantas en cinco categorías principales que indican una secuencia de tolerancia creciente a situaciones climáticas adversas:

- 1) *Fanerófitos*: plantas cuyas yemas vegetativas se encuentran en las partes aéreas por encima de los 25 cm de altura;
- 2) *Caméfitos*: plantas cuyas yemas vegetativas se encuentran en las partes aéreas pero debajo de los 25 cm de altura;
- 3) *Hemicriptófitos*: plantas cuyas yemas vegetativas se encuentran al nivel de la superficie;
- 4) *Criptófitos*: plantas cuyas yemas vegetativas se encuentran por debajo del nivel del suelo;
- 5) *Terófitos*: plantas anuales, que pasan el período adverso en estado de semilla.

Cada categoría comprende subdivisiones, lo que hace un total de 26 tipos principales.

Basados en el sistema de Raunkiaer, Ellenberg & Mueller-Dombois propusieron en 1967 un sistema modificado y ampliado.

Las especies que se estudian en este trabajo corresponden a las categorías *hemcriptófitos* y *criptófitos*, por lo cual solo se describirán en detalle dichos grupos, de acuerdo a Ellenberg & Mueller-Dombois (1967b; citados en Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974).

Hemcriptófitos: mantienen sus yemas muy próximas a la superficie del suelo, a una altura no mayor a 1 cm. Frecuentemente se encuentran protegidas por restos aéreos secos. Son plantas típicamente herbáceas, que presentan una reducción periódica del sistema aéreo permaneciendo el remanente contra el suelo. El vástago maduro puede presentar engrosamiento secundario (lignificación), por ejemplo en varias especies bianuales. Este grupo incluye muchas gramíneas.

Se distinguen los siguientes subgrupos:

- * Cespitosas: con tallos agrupados formando una mata densa o matas circulares.
- * Rastreras: pueden ser trepadoras o formar matas.
- * Escapíferas: pueden ser:
 - arrosetadas
 - semi - arrosetadas.
- * Acuáticas: pueden ser: cespitosas, rastreras o escapíferas.

Otra posible subdivisión es de acuerdo a la altura:

- * Hemcriptófitas muy pequeñas: < 3cm.

- * Hemicriptófitas pequeñas: 3 - 10cm.
- * Hemicriptófitas medianas: 10 - 30cm
- * Hemicriptófitas altas: 30 - 100cm.
- * Hemicriptófitas muy altas: > 100cm.

McIntyre *et al.* (1995) distinguen los siguientes grupos en la categoría hemicriptófitas escapíferas:

- * Rosetas planas o versátiles: todas las hojas radicales, aplastadas o erectas, dependiendo de las condiciones de crecimiento.
- * Rosetas erectas: todas las hojas radicales, siempre erectas. Igual que en el caso anterior, el tallo erecto solo porta flores.
- * Plantas parcialmente en roseta: generalmente bianuales, con hojas radicales o del tallo (caulinares), las hojas más largas se ubican en las partes más bajas.
- * Protohemicriptófitos: todas las hojas caulinares, las más largas se ubican en posiciones intermedias.

Criptófitos o geófitos: plantas herbáceas con sus órganos de sobrevivencia (yemas) protegidos debajo de la superficie del suelo o del agua.

Periódicamente el sistema aéreo se reduce totalmente permaneciendo órganos de reserva subterráneos. Son típicas de climas con estaciones claramente desfavorables. Aunque, también pueden ocurrir en climas menos severos, pudiendo ocupar un nicho temporario como especies complementarias en ciertas comunidades de plantas (Ellenberg & Mueller- Dombois, 1974) .

Se distinguen los siguientes subgrupos:

- * Geófitos "root-budding": yemas que se originan en las raíces.

- * Geófitos bulbosos: se regeneran a partir de bulbos o cormos.
- * Geófitos rizomatosos: se regeneran a partir de rizomas, los cuales pueden ser variables en longitud.

* Geófitos acuáticos: pueden ser: "root-budding", bulbosas o rizomatosas.

Se pueden también agrupar de acuerdo al hábito de crecimiento:

- * cespitosas
- * escapíferas
- * rastreras.

Otra posible subdivisión es en función de la altura:

- * Geófitas muy pequeñas: < 3cm
- * Geófitas pequeñas: 3 - 10cm.
- * Geófitas medianas: 10 - 30cm.
- * Geófitas altas: 30 - 100cm.
- * Geófitas muy altas: 1 a 3m.
- * Geófitas extremadamente altas: > 3m.

2.6 Características generales de las especies colonizadoras

Las especies en estudio se caracterizan por su capacidad de colonización de pequeños, y en ocasiones muy pequeños espacios que aparecen en los intersticios de la matriz que forma la comunidad, principalmente integrada por gramíneas, según lo observado en las distintas épocas del año.

Lewontin (1965) define colonización como el establecimiento de poblaciones de especies en espacios geográficos o ecológicos que no estaban ocupados por esas especies. El mismo autor propone que es más apropiado considerar episodios de colonización más que especies colonizadoras. Dichos episodios refieren a instancias de colonización por algunas poblaciones de las especies en cuestión, lo cual refleja claramente el comportamiento de las especies seleccionadas en el área analizada. En este sentido, Lloyd (1980) también denomina como “episodios de colonización y de establecimiento” cuando metapoblaciones de especies de hábito colonizador originan nuevos propágulos en el área circundante. Estos renuevos constituyen extensiones del pool génico existente.

Más recientemente Grubb (1986) define como especies colonizadoras aquellas que tienen capacidad de invadir zonas en las cuales no son nativas, o que se vuelven muy abundantes en donde son nativas debido a la influencia humana. En el caso de la comunidad de campo natural, esta influencia se manifiesta principalmente a través de la introducción del ganado y el manejo de la comunidad vegetal en función de la demanda de forraje.

Las especies colonizadoras que se estudian en este trabajo son plantas herbáceas, perennes y que corresponden a la flora nativa de las praderas uruguayas. Se caracterizan por su habilidad de colonizar tapices vegetales bajo pastoreo, y se conocen en la comunidad de campo natural como “malezas menores y enanas” (Rosengurtt, 1979). Esta denominación hace referencia a su porte rastrero, a sus reducidas dimensiones aún en condiciones de fertilidad, y particularmente a su muy baja productividad como especies forrajeras. Tales características determinan que estas especies no sean particularmente

afectadas por la herbivoría. Como resultado se ven favorecidas en condiciones de pastoreo intenso, ya que la selección del ganado de las especies más productivas modifica las relaciones de competencia a favor de las colonizadoras, que adquieren la capacidad de cubrir densamente el suelo. Cuando esto ocurre, impiden el contacto de las semillas de otras especies con el suelo, y si éstas germinan dificultan su arraigamiento. Por otro lado, esa cobertura densa protege el suelo del lavado o erosión que provocan las lluvias sobre el suelo desnudo (Rosengurtt, 1979).

El comportamiento que presentan las especies en estudio refleja su carácter de malezas de acuerdo a la definición propuesta por Baker (1974): corresponden a especies de la flora nativa y naturalizada que por sus características fisiológicas, mecanismos de sobrevivencia, formas de reproducción y capacidad adaptativa han podido colonizar los ambientes perturbados. Se sugiere que la habilidad competitiva de estas especies podría relacionarse con su carácter de "oportunistas" para colonizar hábitats perturbados. En este sentido, Harper (1977) denomina a las especies que presentan tales comportamientos como colonizadoras oportunistas.

Noy Meir (1973; citado en Grime, 1982) ha descrito a estos componentes distintivos de la vegetación perturbada, pero improductiva, agrupándolas como "las efemeroides perennes". Muchas de estas plantas se asemejan a pequeñas anuales invernales que abundan en suelos someros e improductivos. Para sobrevivir la estación de condiciones desfavorables para su crecimiento se forma un órgano subterráneo de almacenamiento, como bulbo, tubérculo o rizoma. También es característico de estas geófitas el pequeño tamaño, las

tasas relativas de crecimiento algo lentas, y las semillas de tamaño diminuto. Estas tres características parecen estar relacionadas con la baja productividad del hábitat (Grime, 1982), lo cual podría estar ocurriendo en el área de estudio, de acuerdo a la información disponible.

3. MATERIALES Y METODOS

3.1 Descripción del área de estudio

El área de estudio del presente trabajo pertenece a un establecimiento lechero del departamento de San José, próximo a la localidad de Mal Abrigo. El predio posee una superficie total de 237 ha. en las cuales se realizan diversos cultivos, destinados principalmente a cubrir la demanda de forraje del ganado.

El sitio de muestreo corresponde a una superficie de pradera natural ubicada en un potrero que se encuentra bajo pastoreo continuo de bovinos fundamentalmente, y que no ha sido alterado por laboreo y/o siembra en los últimos 25 años (com.pers. Sr. administrador, 1997).

Esta zona corresponde a la unidad de suelos Isla Mala, de acuerdo a la clasificación propuesta por la Dirección de Suelos del Ministerio de Agricultura y Pesca (1979). Los materiales generadores de estos suelos son sedimentos limo - arcillosos de la Formación Libertad sobre basamento cristalino. El relieve característico presenta lomadas fuertes apianadas, asociadas a colinas cristalinas, algo rocosas. Los suelos dominantes de esta unidad son Brunosoles Eutrícos Lúvicos y Típicos y Vertisoles Rúpticos Lúvicos. Los suelos asociados son Brunosoles Subéutrícos Háplicos, y entre los suelos accesorios se mencionan Fluvisoles, Gleysoles, Planosoles y Argisoles. Los suelos dominantes ocupan los interfluvios, mientras que los accesorios ocupan las concavidades y planicies. En esta unidad se describe

como vegetación característica la pradera predominantemente invernal de espartillar de tapiz denso, a veces algo abierto, con parque de talas (suelos asociados) y selva fluvial típica hacia los cursos de agua. En esta zona la ganadería es el principal rubro de explotación, ocupando más del 85% de la superficie (MAP, 1979).

3.2 Descripción del proyecto marco

Esta propuesta se plantea en el marco de un proyecto desarrollado desde 1995 por la Unidad de Ecología Funcional de la Facultad de Ciencias titulado "*Estudio de la dinámica espacial y temporal de una comunidad de pradera*", financiado por la Comisión Sectorial de Investigación Científica (CSIC).

Se estudió la comunidad vegetal a pequeña escala para lo cual se realizaron muestreos estacionales en sitios permanentes. Para ello se escogió un área homogénea en cuanto a su cobertura vegetal en el potrero descrito. Esta área presenta un tapiz denso de una altura no mayor a los 5 cm., aunque hacia fines de primavera se ha observado un porte mayor de muchas de las especies integrantes de la comunidad, encontrándose en etapa de floración.

En noviembre de 1995 se realizó el primer relevamiento para determinar el área mínima fitosociológica de la comunidad vegetal en estudio (pradera natural). Se construyó la curva especie - área

correspondiente, y se ajustó un valor de 0.16 m². Esta superficie correspondió al área de muestreo de cada una de las cinco réplicas. Se delimitó una superficie de 15m × 12m, la cual fue subdividida en pequeñas parcelas cuadradas de 0.16 m², entre las cuales se seleccionaron al azar las cinco parcelas en estudio.

Los muestreos se realizaron en febrero, mayo, agosto y noviembre; el primero se llevó a cabo en febrero de 1996. Un mes antes de cada relevamiento se excluía el área que comprende a las réplicas para evitar las deyecciones del ganado en el sitio. Se utilizó una rejilla con marco de aluminio de 0.4m × 0.4m de lado, dividida en 256 celdas de 2.5cm × 2.5cm. En cada una de estas celdas se registró la presencia de las especies. Se cuantificó el número de celdas en las cuales la especie en estudio permanecía, el número de celdas colonizadas (nuevas ocupaciones) y el número de desapariciones, así como su ubicación dentro de la rejilla. Posteriormente, con los datos del relevamiento de campo se elaboraron planillas electrónicas para analizar la información.

Se eliminaron las especies presentes en un solo cuadro y aquellas que presentaron muy bajas frecuencias. Para determinarlas el criterio utilizado fue eliminar todas aquellas especies que presentaron un valor esperado por debajo de cuatro en la tabla de frecuencias. El valor esperado se calculó a través de una tabla de contingencia (es decir, total de la fila × total de la columna / suma total de la tabla; Everitt, 1977).

Con esta metodología se determinaron 24 especies que comprenden gramíneas, graminoides y compuestas entre otras. El 50% de este grupo de especies más abundantes en la comunidad son especies colonizadoras. De este grupo se seleccionaron: *Chaptalia exscapa*, *Chaptalia piloselloides*, *Chevreulia sarmentosa*, *Carex phalaroides*, *Bulbostylis juncooides* y *Oxalis macachín*.

3.3 Descripción de las especies

Chaptalia exscapa (Pers.) Baker

Familia: Compositae

Hábito: herbácea, perenne, arrosetada

Ciclo: invernal

Hojas: en roseta, elípticas; acaule (o casi acaule). Glabras en el haz, densamente blanco-tormentosas en el envés; 4 a 7 cm de largo, 2 a 4 cm de ancho.

Raíz: fasciculadas, gruesas

Reproducción: florece desde junio a octubre. Flores blancas. Escapo de 2 a 3 cm de largo. Semillazón de mayo a junio.

Productividad: mínima

Apetecibilidad: no apetecida

Tipo productivo: maleza menor o enana

Distribución: especie frecuente en las praderas naturales del sur de Brasil, Uruguay y centro y este de Argentina.

(Cabrera, 1963; Peitz, 1973; Burkart, 1974; Rosengurt, 1979; Lombardo 1982).



***Chaptalia piloselloides* (Vahl) Baker**

Familia: Compositae

Hábito: herbácea, perenne, arrosetada

Ciclo: invernal

Hojas: en roseta, oblanceoladas, acaule. Glabras en el haz, blanco-tomentosas en el envés; 3,5 a 9 cm de largo y 0,7 a 1,5 cm de ancho.

Raíz: fasciculadas, gruesas

Reproducción: florece en primavera y verano. Flores blancas o rosadas; escapos lanosos. Semillazón de mayo a julio.

Productividad: mínima

Apetecibilidad: no apetecida

Tipo productivo: maleza menor o enana

Distribución: especie frecuente en las praderas naturales del sur de Brasil, Uruguay y NE de Argentina

(Cabrera, 1963; Reitz, 1973; Burkart, 1974; Rosengurtt, 1979; Lombardo, 1982).



***Chevreulia sarmentosa* (Pers.) Blake**

Familia: Compositae

Hábito: herbácea, perenne, estolonífera, que puede formar césped

Ciclo: invernal

Hojas: en roseta, espatuladas, sésiles, íntegras, con mucrón apical; 1 a 2 cm de largo. Glabras en la cara superior, argéteo-tormentosas en la inferior.

Tallos: muy cortos

Reproducción: florece en noviembre y diciembre. Capítulos solitarios, sostenidos por pedúnculos que se alargan al fructificar. Flores femeninas numerosas, 2 o 3 masculinas.

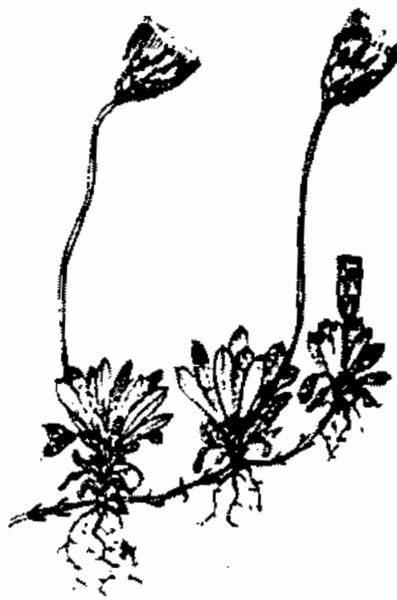
Productividad: mínima

Apetecibilidad: no apetecida

Tipo productivo: maleza enana

Distribución: especie que vive en varios países sudamericanos. En nuestro país es muy común en campos, rastrojos y céspedes.

(Cabrera, 1963; Correa, 1971; Burkart, 1974; Rosengurt, 1979; Lombardo, 1982).



Carex phalaroides Kunth

Familia: Cyperaceae

Hábito: herbácea, perenne, rizomatosa

Hojas: de lámina plana, de 2,5 mm de ancho

Tallos: más cortos que las hojas, trígonos

Rizoma: de largo variable, leñoso, de 2,5 mm de diámetro

Reproducción: florece de setiembre a diciembre

Productividad: baja

Apetecibilidad: baja

Tipo productivo: maleza menor

Distribución: especie de América del Sur, desde Brasil y Ecuador al sur. En nuestra flora vive en campos y serranías de casi todo el país.

(Rosengurtt, 1979; Lombardo, 1984)



***Bulbostylis juncoides* (Vahl) Kükenthal**

Familia: Cyperaceae

Hábito: herbácea, perenne, cespitosa, con rizoma horizontal de entrenudos cortos

Hojas: de $\frac{1}{4}$ a $\frac{1}{2}$ del largo de los tallos; lámina de 0.4 mm de ancho

Tallos: de hasta 40 cm de altura, surcados

Reproducción: florece de setiembre a marzo. Inflorescencia en cabezuela.

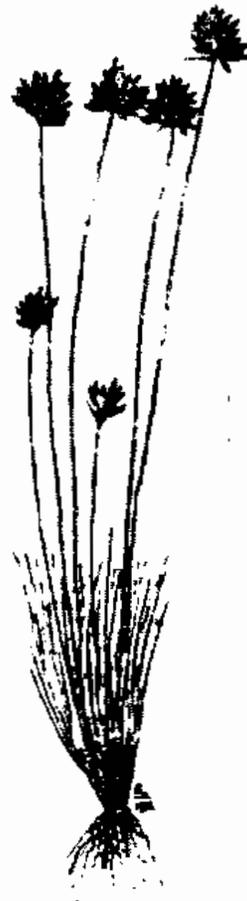
Productividad: baja

Apetecibilidad: muy baja a baja

Tipo productivo: maleza menor

Distribución: especie que se encuentra desde el sur de los Estados Unidos nuestro país y Argentina.

(Rosengurtt, 1979; Lombardo, 1984)



***Oxalis macachín* Arechavaleta**

Familia: Oxalidaceae

Hábito: herbácea, perenne, bulbosa, acaule, de 10 - 15 cm de altura

Ciclo: invernal

Hojas: numerosas, trifoliadas, por lo común glabras, de ambito redondeado; pecíolos glabros, largos

Bulbo: simple, globoso, escamoso, de 1 cm o poco más de diámetro, con raíz gruesa, reservante, blanca (macachín). Puede originar algunos bulbillos unido por una pequeña conexión similar a un estolón (observado en material de Herbario de Facultad de Agronomía).

Reproducción: florece a fines de invierno y primavera. Flores rosadas. Semillazón de mayo a agosto.

Productividad: mínima

Apetecibilidad: mínima

Tipo productivo: maleza enana

Distribución: vive en terrenos algo húmedos, campos, lugares arenosos, sierras y cerros.

(Mulgura de Romero, 1970; Rosengurt, 1979; Lombardo, 1983)



3.4 Forma de vida y mecanismo de reproducción vegetativa

Se clasificaron las especies seleccionadas de acuerdo a su forma de vida, según la clasificación propuesta por Raunkiaer (1934). Para ello se realizó una revisión bibliográfica sobre cada una de las especies. Se complementó la información existente con observaciones a campo y colecta de muestras herborizadas y en macetas, que luego se compararon con materiales de la colección del Herbario de la Facultad de Agronomía.

Siguiendo la misma metodología, se estudió el mecanismo de reproducción vegetativa que presenta cada especie, de acuerdo a la descripción propuesta por Abrahamson (1980).

3.5 Dinámica espacial

Parámetros usados para la determinación de la estrategia de exploración espacial:

a) Estación de máxima frecuencia: se estableció para cada especie esta estación, para lo cual se cuantificaron las celdas en las que aparece en cada cuadro, calculándose el promedio por estación.

b) Persistencia (P): en la estación determinada en el ítem a se calculó la persistencia de la especie para cada cuadro. Se contaron las celdas en las que la especie permanece de un año al siguiente, y se dividió sobre el total de apariciones del primer año.

c) Exploraciones a larga distancia: manteniendo como base la estación de máxima frecuencia, se cuantificaron las exploraciones a larga distancia para cada especie en las 5 réplicas. Para ello se contaron las celdas colonizadas por la especie sin considerar las 8 celdas que rodean a las que estaban ocupadas el año anterior. Este valor se dividió sobre el total de posibles celdas a ser exploradas a larga distancia en el cuadro (celdas "libres"; LD/l). Las celdas libres corresponden a las celdas resultantes luego de descontar las celdas vecinas y las celdas de los bordes de la rejilla; esto último para evitar considerar posibles ramets de otros individuos externos al cuadro. Además, el número total de exploraciones a larga distancia se relativizó según 2 variables: 1) el total de nuevas apariciones de la especie en el cuadro (incluyendo exploraciones a corta distancia; LD/n), y 2) el valor de presencias registradas en la primera fecha de muestreo (existentes; LD/e).

En el trabajo de Herben *et al.* (1993b) se consideraron la persistencia (P) y la capacidad de colonización a larga distancia en las celdas libres (LD/l) para determinar la estrategia de exploración espacial de cada especie.

d) Exploraciones a corta distancia: se cuantificaron las exploraciones a corta distancia, y se relativizó este valor según 2 variables: 1) el total de nuevas apariciones de la especie en el cuadro (incluyendo exploraciones a larga distancia; CD/n), y 2) el valor de presencias registradas en la primera fecha de muestreo (existentes; CD/e).

e) Índice Espacial de Colonización (IEC): a través de este índice se buscó cuantificar la capacidad de colonización de las especies. Para ello se relativizó para cada especie y en cada réplica, el total de nuevas exploraciones sobre las existencias en la primer fecha de muestreo, resultando:

$$IEC = n/e \quad (1)$$

donde **n** son las nuevas colonizaciones y **e** son las existencias en la primera fecha de muestreo.

Si se analiza esta relación, se deduce que resulta de la suma de los siguientes parámetros:

$$IEC = LD/e + CD/e \quad (2)$$

ya que las nuevas colonizaciones pueden ser de corta o de larga distancia.

Otra forma de calcular este índice podría ser:

$$IEC = \frac{LD/n + CD/n}{e} \quad (3)$$

aunque el resultado así obtenido no es igual al calculado usando la relación 2. Esto se debe a que el parámetro LD/n incluye las colonizaciones en las celdas de los bordes, lo que según se explicó en el ítem c podría introducir errores.

Todos estos valores se expresaron en medidas porcentuales.

FACULTAD DE INGENIERÍA
UNIVERSIDAD NACIONAL DE TRUJILLO
TRUJILLO, PERÚ
FÍSICA
ELECTRICIDAD
ELECTRÓNICA

3.6 Análisis de datos

1. Se realizó un análisis multivariado, Análisis de Componentes Principales (ACP), no estandarizado y centrado por variable, con una matriz formada por las especies en las filas y los parámetros de exploración espacial en las columnas. Este análisis se efectuó para cada una de las 5 réplicas y también con los valores promedio de los parámetros.

Este método multivariado permitió visualizar el ordenamiento de las especies de acuerdo a sus estrategias espaciales, y a partir de su resultado generar hipótesis acerca de cuales serían los parámetros más relevantes.

2. Para poner a prueba lo observado con el método de ordenamiento multivariado, se realizó un Análisis de Varianza (ANOVA) para cada parámetro en búsqueda de diferencias significativas entre las especies. También se hizo un ANOVA con el promedio de las 5 réplicas de los parámetros.

Por tratarse de medidas porcentuales, para poder realizar el ANOVA, los datos fueron previamente transformados de la siguiente forma (Little & Hill, 1976):

$$\text{valor transformado} = \arcsen(\sqrt{\text{porcentaje}/100})$$

3. Con los resultados obtenidos en 1 y 2 y la revisión acerca de la forma de vida y mecanismos de reproducción vegetativa se elaboró un cuadro para relacionar todas las variables estudiadas.

4. RESULTADOS

4.1 Forma de vida y mecanismo de reproducción vegetativa

Se presenta en el Cuadro N°1 el resumen de estos caracteres para las 6 especies analizadas.

Cuadro N° 1 Atributos de historia de vida de seis especies colonizadoras del campo natural.

Espece	Ciclo anual	Hábito	F.de vida	Rep.veg.
<i>Chaptalia exscapa</i>	invernal	arrosetada	hemcriptófito escapifera	no tiene?
<i>Chaptalia piloselloides</i>	invernal	arrosetada	hemcriptófito escapifera	no tiene?
<i>Chevreulia sarmentosa</i>	invernal	estolonifera	hemcriptófito rastrera	estolón subterráneo
<i>Carex phalaroides</i>	invernal	rizomatosa	geófito rizomatosa	rizoma de largo variable
<i>Bulbostylis juncoides</i>	estival	cespitosa	geófito	rizoma horizontal de entrenudos cortos
<i>Oxalis macracina</i>	invernal	bulbosa	geófito bulbosa	bulbo que origina bulbillos juntos o separados por pequeño estolón

De acuerdo a la bibliografía consultada sobre las características anatómicas y fisiológicas de las especies, y en consultas realizadas oportunamente en el Herbario de la Facultad de Agronomía, las especies *Chaptalia exscapa* y *Chaptalia piloselloides* no tendrían ningún mecanismo de reproducción vegetativa (com.pers. Marchesi, 1997). Sin embargo, sería necesario realizar cortes a nivel de la corona y observar la existencia de yemas, o plantar fragmentos de corona y raíz para investigar si se pueden generar nuevos módulos a partir de los mismos.

4.2 Dinámica espacial

4.2.1 PARÁMETROS

En el Anexo 1 se presentan para cada especie y en cada uno de los cuadros, los valores de persistencia y exploración a larga y corta distancia, calculados de acuerdo a la metodología detallada en el ítem 3.5. Para cada parámetro se calculó el promedio de las 5 réplicas y el desvío estándar correspondiente.

Para los análisis estadísticos se utilizaron además los valores promedio de cada uno de los parámetros para cada especie. En el Anexo 2 se presenta esta información.

4.2.2 IEC

En el siguiente cuadro se presentan los valores promedio del **Índice Espacial de Colonización** de cada especie.

Cuadro N° 2 Índice Espacial de Colonización (IEC) de las especies colonizadoras en estudio (promedio de las 5 réplicas).

<u>Especie</u>	<u>IEC</u>
<i>Chaptalia exscapa</i>	0.58
<i>Chaptalia piloselloides</i>	0.18
<i>Chevreulia sarmentosa</i>	0.29
<i>Carex phalaroides</i>	0.85
<i>Bulbostylis juncooides</i>	0.34
<u><i>Oxalis macachin</i></u>	0.42
PROMEDIO	0.44
DESV.EST.	0.24

4.2.3 ACP

Se analizaron los gráficos resultantes de lo análisis multivariados, y se observó que el ACP realizado con los valores promedio refleja los resultados obtenidos en cada réplica. Por este motivo, se presentan solamente los resultados correspondientes al análisis con los valores promedio considerando las 5 réplicas.

ACP (ordenación por spp.)

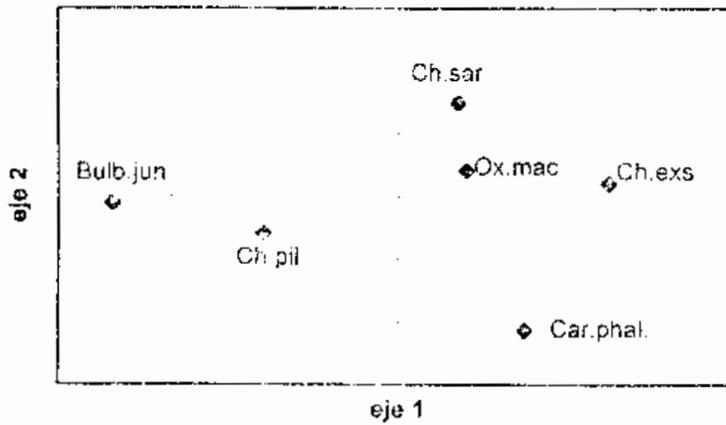


Figura N°1 Análisis de Componentes Principales que muestra la ordenación de las especies con respecto a los dos primeros ejes.

ACP (ordenación por parámetros)

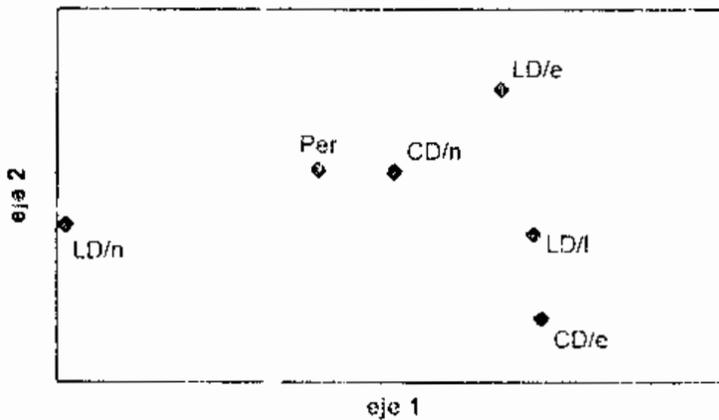


Figura N°2 Análisis de Componentes Principales que muestra la ordenación de las parámetros con respecto a los dos primeros ejes.

Los dos primeros ejes de este análisis explican el 79.6% de la varianza.

En la Fig.2 se muestra la ordenación de los parámetros. El eje 1 separa con claridad los parámetros de exploración LD/I y CD/e, mientras que el eje 2 separa la persistencia (P) y LD/e.

4.2.4 ANOVA

De la misma manera que con el ACP, el ANOVA para los valores promedio de los parámetros reflejó lo observado en cada una de las réplicas. Por lo tanto, se reportan solo los resultados de este ANOVA. Con el propósito de identificar las especies que presentaban diferencias significativas en los valores de los parámetros se realizó un test de Tukey. En el siguiente cuadro se presentan los resultados del análisis, señalándose con (**) aquellos significativos ($p < 0.05$).

Cuadro N° 3 Resultados del ANOVA y del test de Tukey. Los parámetros con (**) mostraron diferencia significativas entre las especies que se indican ($p < 0.05$).

Especie	Especie					
	1	2	3	4	5	6
1						
2				CD/n		
3				LD/n		
4		LD/e**			P**	LD/I**
5						
6				CD/e		

Referencias de las especies: 1- *Chaptalia exscapa*; 2- *Chaptalia piloselloides*; 3- *Chevreulia sarmentosa*; 4- *Carex phalaroides*; 5- *Bulbostylis juncooides*; 6- *Oxalis macachín*.

La persistencia (P) mostró diferencias significativas entre *Carex phalaroides* y *Bulbostylis juncooides* ($F = 2.927$; $p = 0.033$; g.l. = 5). La capacidad de exploración a larga distancia calculada como LD/i y LD/e también fueron significativamente diferentes entre *Carex phalaroides* y *Oxalis macachín* ($F = 2.835$; $p = 0.038$; g.l. = 5), y entre *Carex phalaroides* y *Chaptalia piloselloides* ($F = 2.965$; $p = 0.025$; g.l. = 5), respectivamente. Los restantes parámetros (LD/n, CD/n y CD/e) no mostraron diferencias significativas entre las especies.

De acuerdo a los resultados de los análisis realizados, ACP y ANOVA, y al trabajo de Herben *et al.* (1993b, planteado en el ítem 3.5 de Materiales y Métodos), se utilizaron los parámetros LD/e y CD/e para construir el IEC. Por otro lado, con los parámetros correspondientes a persistencia (P) y exploración a larga distancia calculado en función de las celdas libres (LD/l) se determinaron las estrategias de exploración espacial de las especies. Esta información se presenta en el Cuadro N°4.

Cuadro N° 4. Estrategias de exploración espacial de las especies basadas en: persistencia y capacidad de exploración a larga distancia (LD/l). La especie entre paréntesis no se ajusta a la estrategia indicada.

Exploración a larga distancia (LD/l)		
	Alta	Baja
Persistencia		Sedentaria:
Alta	<i>Carex phalaroides</i>	<i>Chaptalia exscapa</i>
		Faiange:
Media		<i>Chevreulia sarmentosa</i> <i>Oxalis macachín</i> (<i>Chaptalia piloselloides</i>)
		Guerrilla:
Baja		<i>Bulbostylis juncooides</i>

Finalmente, en el siguiente cuadro se relacionan las estrategias de exploración espacial con la forma de vida y el mecanismo de reproducción vegetativo que presenta cada especie.

Cuadro N° 5 Estrategia de exploración espacial, forma de vida y mecanismo de reproducción vegetativa de seis especies colonizadoras del campo natural.

	Guerrilla	Falange	Sedentaria	Otra
Roseta	HE: <i>Ch.piloselloides</i>		HE: <i>Ch.exscapa</i>	
Rizoma largo				GR <i>C.phalaroides</i>
Rizoma corto	GR: <i>B.juncoides</i>			
Estolón		HR: <i>Ch.sarmentosa</i>		
Bulbo		GB: <i>O.mecachín</i>		

Referencias: HE: hemicriptófito escapífera
 HR: hemicriptófito rastrera
 GR: geófito rizomatosa
 GB: geófito bulbosa

5. DISCUSIÓN

En la revisión se describieron los aspectos generales de las especies colonizadoras. Las especies estudiadas en este trabajo colonizaron nuevos sitios si se observan los resultados del Índice Espacial de Colonización (IEC, Cuadro N° 2). En todos los casos el comportamiento observado concuerda con las descripciones presentadas por Grubb (1986), aunque se ajustan mejor a lo que Lewontin (1965) y Lloya (1980) llamaron episodios de colonización. Asimismo, la terminología propuesta por Harper (1977), colonizadoras oportunistas, refleja el comportamiento observado. Podría ocurrir que estas especies, cinco de las cuales son de ciclo invernal, aprovechan los nichos que son liberados por las especies que conforman la matriz de esta comunidad de pradera. Varias de las gramíneas que forman esta matriz reducen su crecimiento durante el invierno. Aunque, esta idea requiere un estudio particular.

Puede observarse que si bien las seis especies pudieron colonizar nuevos sitios en el período que fueron analizadas, *Carex phalaroides* presentó la mayor habilidad colonizadora según este índice. También resultó ser la más persistente y la que presentó los mayores registros de exploración a larga distancia. Por otro lado, puede llamar la atención el valor del IEC de *Chaptalia exscapa*, que representa fundamentalmente nuevas ocupaciones de la especie a corta distancia. Esto se explica por el tamaño de la unidad muestral utilizada y la forma de crecimiento de esta especie: cada genet de *Chaptalia exscapa* si bien enraiza en el espacio comprendido por una única celda de 2.5 cm de lado, puede ocupar varias de las celdas vecinas por el tamaño y disposición de sus hojas. Otra especie que presenta un hábito de crecimiento similar es *Chaptalia*

piloselloides, aunque sus hojas son más finas y cubren una superficie mucho menor a las de *Ch.exscapa*. Por esto, *Ch.piloselloides* no logra ocupar las celdas vecinas a aquellas en las que enraiza, y entonces presenta menor IEC. Los parámetros de exploración a corta y larga distancia con los cuales se construyó el índice fueron los de mayor peso en los ejes del método de ordenación multivariado.

Las especies colonizadoras estudiadas fueron clasificadas de acuerdo a su estrategia de exploración espacial (Cuadro N° 4). Se observaron claras diferencias considerando la persistencia y la capacidad de exploración a larga distancia. Como se mostró en el Cuadro N° 3 de Resultados, los parámetros de exploración a larga distancia medidos como LD/l y LD/e mostraron diferencias significativas. Sin embargo, se utilizó LD/l considerando que es el parámetro que refleja con mayor fidelidad la capacidad de las especies de colonizar a larga distancia. Esto, como se vio, coincide con lo señalado en el trabajo de Herben *et al.* (1993b). Además, el parámetro LD/e incluye las presencias en las celdas de los bordes, las cuales no necesariamente corresponden a colonizaciones a larga distancia.

Como se muestra en los Cuadros N° 4 y 5, se identificó a *Chaptalia exscapa* como una especie "estable" de estrategia sedentaria o fortificada, que presenta alta persistencia y muy baja capacidad de dispersarse a larga distancia. Esta especie (Cuadro N°1) no presentaría ningún mecanismo de reproducción vegetativa, por lo que se podría suponer que las nuevas colonizaciones a larga distancia se realicen a partir de semillas. Aunque, como se señalara en la revisión, este mecanismo de regeneración en un tapiz vegetal denso que cubre casi totalmente el suelo, como ocurre en el área de estudio,

es menos exitoso que el crecimiento clonal (Baker, 1974; Abrahamson, 1980). Un comportamiento similar presentó *Chaptalia piloselloides*, aunque tiene valores de persistencia menores que *Ch.exscapa*, y por tal motivo correspondería al modo falange. Sin embargo, no se ajusta con la descripción de este tipo de crecimiento, y por este motivo aparece citada entre paréntesis. Otros aspectos a considerar sobre la ecología de estas especies es que ambas son compuestas, hemicriptófitas escapíferas según la clasificación de Raunkiaer (1934). El escape floral se eleva muy pocos centímetros del suelo, y la fructificación ocurre enseguida de la floración. Presentan una importante producción de semillas que se dispersan como aquenios con pappus, lo que facilita su diseminación por el viento (Lombardo, 1982). Como se detalló en el ítem 2.5, la clasificación según forma de vida, tiene connotaciones adaptativas. Las características señaladas podrían resultar ventajosas para la perpetuación de estas dos especies en ambientes pastoreados.

Chevreulia sarmentosa y *Oxalis macachín* correspondieron a especies falange. La primera, es una especie hemicriptófito rastrera, que presenta estolones que le permiten el crecimiento clonal, colonizando principalmente los espacios vecinos inmediatos. Al igual que las especies de *Chaptalia* estudiadas, la ocupación a larga distancia es posible a través de las semillas (también es una especie compuesta, que forma escapos y sus numerosos aquenios tienen pappus). La segunda, corresponde a una especie geófito bulbosa. Como se describió anteriormente, los bulbos no solo posibilitan la persistencia de la planta, sino que pueden generar nuevos módulos cercanos al ya existente, a través de bulbillos hijos. Esto estaría determinando un crecimiento continuo y en onda suave (modo falange) que caracteriza a esta especie. En los registros de *Oxalis macachín* no se cuantificó ninguna

exploración a larga distancia en las celdas libres en ninguna de las cinco réplicas. Esto podría interpretarse como una muy baja capacidad de la especie de reproducirse a través de semillas en este tipo de ambiente. Este comportamiento coincide nuevamente con lo señalado por Rosengurt (1979) y Grime (1982) en cuanto a las limitantes de las semillas para germinar en tapices densos.

Bulbostylis juncooides es la especie que presentó estrategia espacial tipo guerrilla. Según Herben *et al.* (1993b) correspondería a la estrategia guerrillera de corto alcance debido a su escasa capacidad de exploración a larga distancia. La forma opuesta, guerrillera de largo alcance (característica de especies anuales) refiere a especies de baja persistencia pero alta dispersión a larga distancia. Es necesario precisar que han existido problemas en la identificación de *Bulbostylis juncooides*, debido a su fisionomía parecida a la de otras cyperáceas y algunas gramíneas que también estaban presentes al momento de realizarse los muestreos. Por esta razón podría haberse subestimado el valor de persistencia de esta especie. Considerando además que se trata de una especie cespitosa que posee rizoma corto, se ajustaría mejor a las características del modo falange.

Finalmente, *Carex phalaroides* se caracterizó por presentar altos valores de persistencia y de colonización a larga distancia. Estas características definen una estrategia de exploración espacial que no ha sido descrita en ninguno de los trabajos anteriores en el tema (L. Lovett Doust, 1981; Herben *et al.*, 1993b). La alta capacidad de colonización de esta especie se debería a la presencia de rizoma, que presenta la particularidad de poder extenderse si las condiciones del sitio lo permiten (a diferencia de lo observado en la otra

cyperácea estudiada, *Bulbostylis juncooides*). Esta característica podría reflejar la plasticidad de la especie: la dinámica espacial puede variar en función de la comunidad y de las condiciones abióticas (Herben *et al.*, 1993b).

En *Carex phalaroides* y *Chevreulia sarmentosa* se observó que las conexiones entre los ramets, rizoma y estolón respectivamente, se mantenían activas, lo cual permite al genet comportarse como una unidad fisiológicamente integrada. Tales casos podrían identificarse como estrategias de forrajeo (Silvertown y Lovett Doust, 1993), mediante la cual estas especies incrementan la captura de nutrientes en ambientes fragmentados.

Los problemas para relacionar los atributos de historia de vida con las estrategias de exploración espacial fueron señalados por Herben *et al.* (1993b), indicando que a pequeña escala existen dificultades para poder correlacionar el comportamiento espacial que presentan las especies con sus formas de vida.

Por último, cabe resaltar que las seis especies comparten una serie de características que podrían contribuir a explicar el comportamiento observado: se trata de especies nativas, que han evolucionado a través de una larga historia de pastoreo. Presentan una arquitectura que les permite escapar de los efectos del pastoreo mediante la miniaturización de sus estructuras fotosintéticas. Además, las yemas se ubican en el suelo (geófitas) o muy cerca de la superficie (hemicriptófitas), lo que les permite propagarse horizontalmente, sin ser dañadas por el ganado.

6. CONCLUSIONES

De acuerdo a los objetivos planteados, se identificaron las estrategias de exploración espacial de seis especies colonizadoras nativas de una comunidad de pradera natural sometida a pastoreo continuo. Asimismo, se relacionó este comportamiento con atributos de historia de vida de las especies: forma de vida (Raunkiaer, 1934) y mecanismo de reproducción vegetativa (Abrahamson, 1980).

Chaptalia exscapa fue identificada como especie sedentaria o fortificada; *Chevreulia sarmentosa* y *Oxalis macachini* correspondieron a la estrategia falange mientras que en *Chaptalia piloselloides* y *Eulbostylis juncooides* los atributos analizados no se ajustan adecuadamente a las estrategias indicadas (falange y guerrilla, respectivamente). *Carex phalaroides* mostró alta persistencia y alta capacidad de exploración a larga distancia, características que definen una estrategia que aún no ha sido definida.

Una característica común en las seis especies estudiadas es su capacidad de colonizar, lo cual se expresó a través del IEC. Este índice permitió observar que las nuevas ocupaciones de cada una de las especies (colonizaciones) fueron mayores a los registros de las existencias en la primera fecha de muestreo. Sería interesante observar en un estudio de mayor duración si esta tendencia se mantiene o responde de manera fluctuante a condiciones climáticas particulares.

Concordando con lo señalado por Bell (1991) este trabajo permitió observar la movilidad de las especies, y la existencia de dinámicas espaciales

activas (Herben *et al.*, 1993), a través del seguimiento de pequeñas parcelas permanentes.

Las estrategias de exploración espacial presentadas por las especies colonizadoras estudiadas, junto a los demás atributos ecológicos descritos, pueden contribuir a explicar su abundancia en comunidades pastoreadas. Asimismo, con estudios de este tipo, se podría analizar toda la comunidad, para contribuir a entender la coexistencia de la gran cantidad de especies presentes.

En el área de estudio en particular, se señaló que la abundancia de especies colonizadoras de las características de las descritas en esta tesis (malezas enanas) podría asociarse con la baja productividad del hábitat. Por un lado, las colonizadoras en su mayoría tienen estructuras foliares muy reducidas pero con gran capacidad de crecimiento horizontal; ambas características podrían estar positivamente relacionadas a una disminución de la productividad primaria. Para analizar esta hipótesis serían necesarios estudios sobre la disponibilidad y dinámica de nutrientes en el suelo, así como sobre el papel de las colonizadoras en la comunidad vegetal en campos pastoreados.

7. RESUMEN

En una comunidad de pradera natural sometida a pastoreo continuo se estudió el comportamiento espacial, su relación con la forma de vida y el mecanismo de reproducción vegetativa para seis especies colonizadoras. Se realizaron muestreos estacionales en cinco parcelas permanentes de 0.4m x 0.4m, subdivididas en 256 celdas de 2.5cm de lado. En cada celda se registró la presencia de las especies, y se cuantificaron el número de celdas en que las especies permanecían, el número de celdas colonizadas y el número de desapariciones, así como su ubicación dentro de la rejilla. Las estrategias de exploración espacial se determinaron considerando la persistencia y la capacidad de exploración a larga distancia de las especies. Se encontraron comportamientos especiales que corresponden a las estrategias sedentaria, falange y guerrilla. Las especies colonizadoras estudiadas y los atributos que se determinaron fueron:

* *Chaptalia excoecpa*: sedentaria, hemiptófita escapífera, aparentemente sin mecanismo de reproducción vegetativa;

* *Chaptalia piloselloides*: falange, hemiptófita escapífera, aparentemente sin mecanismo de reproducción vegetativa;

* *Chevreulia serotensa*: falange, hemiptófita rastrea, se reproduce vegetativamente a través de estolones;

* *Carex phalaroides*: la estrategia que presenta esta especie aún no ha sido definida (presenta alta persistencia y alta capacidad de colonización a larga

distancia), geófito rizomatosa, se reproduce vegetativamente a través de rizomas laxos;

* *Bulbostylis frutescens*: quonilla, cospitosa, geófito, se reproduce vegetativamente a través de rizomas cortos;

* *Oxalis stricta*: falange, geófito bulbosa, se reproduce vegetativamente a través de bulbos y bulbillos unidos por estolones.

8. BIBLIOGRAFIA

1. ABRAHAMSON, W.G. 1980. Demography and vegetative reproduction. *In*: *Demography and evolution in plant populations*. Solbrig, O.T. ed. Oxford. Blackwell Scientific. pp. 89 - 106. Botanical Monographs v.15.
2. ALTESOR, A.; Di LANDRO, E.; MAY, H.; EZCURRA, E. 1997. Long - term species change in a Uruguayan grassland. *Journal of Vegetation Science* (en prensa).
3. BAKER, H.G. 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:1-24.
4. BELL, A.D. 1991. *Plant Form: an illustrated guide to flowering plant morphology*. New York. Oxford University Press. 341 p.
5. BURKART, A. 1974. *Flora Ilustrada de Entre Ríos*. Buenos Aires. I.N.T.A. T.VI P.6 554 p.
6. CABRERA, A.L. 1963. *Flora de la Provincia de Buenos Aires*. Buenos Aires. I.N.T.A. T.IV P. 6 443 p.
7. CORREA, M.N. 1971. *Flora Patagónica*. Buenos Aires. I.N.T.A. T.VIII. P.7
8. DEL PUERTO, O. 1987. *Vegetación del Uruguay*. Montevideo. Facultad de Agronomía. 16 p.

9. DÍAZ, S.; ACOSTA, A.; CABIDO, M. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science* 3:689 - 696.
10. EDWARDS, P. J. ;GILLMAN, M. P. 1987. Herbivores and plant succession. In: *Colonization, Succession and Stability*. Gray, A.J.; Crawley, M. J.; Edwards, P. J. eds. Oxford. Blackwell Scientific. pp. 295 - 314.
11. EVERITT, B.S. 1977. *The analysis of Contingency Tables*. London. Chapman & Hall.
12. FENNER, M. 1985. *Seed ecology*. London. Chapman & Hall. 151 p.
13. GALLINAL, J.; BERGALLI, L.; CAMPAL, E.; ARGONE, L.; ROSENGURTT, B. 1938. *Estudios sobre praderas naturales del Uruguay. 1era. Contribución*. Montevideo. Imprenta Germano Uruguay. 207 p.
14. GRIME, J.P. 1982. *Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación*. Mexico. Limusa. 291 p.
15. GRUBB, P.J. 1986. Problems posed by sparse and patchily distributed species in species-rich plant communities. In: *Community ecology*. Diamond, J.; Case, T. J. eds. New York. Harper & Row. pp. 207 - 225.
16. HARPER, J.L. 1977. *Population biology of plants*. London. Academic Press. 892 p.

17. HENDRIX, S.D. 1988. Herbivory and its impact on plant reproduction. In: *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. J.Lovett Doust ; L. Lovett Doust eds. New York. Oxford University Press. pp. 228 - 245
18. HERBEN, T. 1996. Permanent plots as tools for plant community ecology. *Journal of Vegetation Science* 7:195 - 202.
19. HERBEN, T.; KRAHULEC, F.; HADINCOVA, V.;SKALOVA, H. 1993a. Small-scale variability as a mechanism for large-scale stability in mountain grasslands. *Journal of Vegetation Science* 4:163 - 170.
20. HERBEN, T.; KRAHULEC, F.; HADINCOVA, V.; KOVAROVA, M. 1993b. Small-scale spatial dynamics of plant species in a grassland community over six years. *Journal of Vegetation Science* 4:171 - 178.
21. HULME, P.E. 1996. Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. *Ecology* 84:609 - 615.
22. LEWONTIN, R. 1965. Selection for Colonizing Ability. In: *The genetics of colonizing species*. Baker, H.G.; Stebbins, G.L. eds. New York. Academic Press. pp. 77 - 94.
23. LITTLE, T.M.; HILL, F.J. 1976. *Métodos estadísticos para la investigación en la agricultura*. México. Trillos. 270 p.

24. LLOYD, D.G. 1980. Demographic factors and mating patterns in angiosperms. In: *Demography and evolution in plant populations*. Solbrig, O.T. ed. Oxford. Blackwell Scientific. pp. 67 - 88. Botanical Monographs v. 15.
25. LOMBARDO, A. 1982. *Flora montevicensis*. Montevideo. Intendencia Municipal T 1. 316 p.
26. LOMBARDO, A. 1983. *Flora montevicensis*. Montevideo. Intendencia Municipal T 2. 347 p.
27. LOMBARDO, A. 1984. *Flora montevicensis*. Montevideo. Intendencia Municipal T 3. 465 p.
28. MacFADDEN, B.J. 1997. Origin and evolution of the grazing guild in New World terrestrial mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 12:182 - 187.
29. MAP 1979. *Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay. Clasificación de suelos*. Montevideo. MAP. Dirección de Suelos y Fertilizantes. 452 p.
30. MATTEUCCI, S. Y COLMA, A. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. Washington D.C. 168 p. (Monografía N° 22. Serie de Biología. OEA.)

31. McINTYRE, S.; LAVOREL, S.; TREMONT, M. 1995. Plant-life history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 83:31 - 44.
32. MILLOT, J.C.; RISSO, D.; METHOL, R. 1987. *Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay*. Montevideo. MGAP. Informe Técnico para la Comisión Honoraria del Plan Agropecuario. 199 p.
33. MUELLER - DOMBOIS, H.; ELLEMBERG, D. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. New York. John Wiley & Sons. v. 2. 545 p.
34. MULGURA DE ROMERO, M.E. 1973. Sinopsis de las especies de *Oxalis* L. de la Mesopotamia Argentina. *Darwiniana* 18:44 - 69.
35. RADOSEVICH, S.; HOLT, J. 1984. *Weed ecology: implications for vegetation management*. New York. John Wiley & Sons. 265 p.
36. REITZ, P.R. 1973. *Flora Ilustrada Catarinense*. Itajaí. Santa Catarina. Brasil. P.I 124 p.
37. ROSENGURTT, B. 1943. *Estudios sobre praderas naturales del Uruguay. 3era. Contribución*. Montevideo. Barreiro y Ramos. 281 p.

38. ROSENGURTT, B. 1979. *Tablas de comportamiento de las especies de campos naturales en el Uruguay*. Montevideo. Facultad de Agronomía. División Publicaciones y Ediciones de la Universidad de la República. 86 p.
39. SALA, O.E.; OESTERHELD, M.; LEÓN, R.J.C.; SORIANO, A. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67:27-32.
40. SCHMID, B. 1985. Clonal growth in grassland perennials. 2. Growth form and fine - scale colonizing ability. *Journal of Ecology* 73:809 - 818.
41. SCHMID, B.; HARPER, J.L. 1985. Clonal growth in grassland perennials. 1. Density and pattern dependent competition between plants with different growth forms. *Journal of Ecology* 73:793 - 808.
42. SILVERTOWN, J.; LOVETT DOUST, J. 1993. *Introduction to plant population biology*. Oxford. Blackwell Scientific. 210 p.
43. USHER, M.B. 1987. Modelling successional process in ecosystems. In: *Colonization, Succession and Stability*. Gray, A.J.; Crawley, M. J., Edwards, P. J. eds. Oxford. Blackwell Scientific. pp. 31 -55.
44. van der MAAREL, E.; SYKES, M.T. 1993c. Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *Journal of Vegetation Science* 4:179 - 188.

45. WALLER, D.M. 1988. Plant morphology and reproduction. In: *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. J.Lovett Doust; L. Lovett Doust eds. New York. Oxford University Press. pp. 203 - 227

46. WEINER, J. 1988. The influence of competition on plant reproduction. In: *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. J.Lovett Doust; L. Lovett Doust eds. New York. Oxford University Press. pp. 228 - 245

9. ANEXOS

Anexo 1

Especie	Cuadro	Persistencia	LD/l	LD/n	LD/e	CD/e	CD/n
1	1	0.58	0.05	0.87	0.37	0.05	0.13
1	2	0.91	0.04	0.46	0.55	0.64	0.54
1	3	0.39	0.01	0.13	0.17	0.13	0.75
1	4	0.46	0.00	0	0.00	0.09	1.00
1	5	0.31	0.04	0.5	0.44	0.44	0.50
	PROM	0.52	0.02	0.36	0.34	0.27	0.58
	D.EST	0.23	0.02	0.34	0.22	0.26	0.32
2	1	0.44	0.00	0.25	0.06	0.17	0.75
2	2	0.00	0.00	0	0.00	0.00	0.00
2	3	0.48	0.03	0.03	0.02	0.29	0.89
2	4	0.34	0.00	0	0.00	0.11	1.00
2	5	0.42	0.02	0.25	0.05	0.16	0.75
	PROM	0.34	0.01	0.11	0.03	0.15	0.68
	D.EST	0.20	0.01	0.13	0.03	0.11	0.39
3	1	0.25	0.01	0.15	0.11	0.58	0.85
3	2	0.62	0.00	0	0.00	0.15	0.86
3	3	0.40	0.01	0.14	0.04	0.24	0.86
3	4	0.15	0.01	0.33	0.03	0.06	0.67
3	5	0.59	0.00	0.25	0.06	0.18	0.75
	PROM	0.41	0.00	0.17	0.05	0.24	0.80
	D.EST	0.20	0.00	0.12	0.04	0.20	0.09
4	1	0.44	0.05	0.02	0.01	0.72	0.89
4	2	0.33	0.01	0.33	0.11	0.22	0.67
4	3	0.75	0.28	0.18	0.23	0.90	0.69
4	4	0.74	0.18	0.23	0.44	1.22	0.63
4	5	0.69	0.00	0	0.00	0.39	1.00
	PROM	0.59	0.10	0.15	0.16	0.69	0.78
	D.EST	0.19	0.12	0.14	0.18	0.40	0.16
5	1	0.06	0.00	0	0.00	0.18	1.00
5	2	0.33	0.05	0.6	0.29	0.19	0.40
5	3	0.21	0.02	0.38	0.06	0.15	0.63
5	4	0.10	0.00	0.66	0.10	0.10	0.33
5	5	0.27	0.00	0.06	0.04	0.58	0.94
	PROM	0.19	0.02	0.34	0.10	0.24	0.66
	D.EST	0.11	0.02	0.30	0.11	0.19	0.30
6	1	0.15	0.00	0	0.00	0.65	1.00
6	2	0.25	0.00	0	0.00	0.25	1.00
6	3	0.33	0.00	0	0.00	0.33	0.82
6	4	0.40	0.00	0	0.00	0.44	1.00
6	5	0.36	0.00	0.11	0.05	0.38	0.84
	PROM	0.30	0.00	0.02	0.01	0.41	0.93
	D.EST	0.10	0.00	0.05	0.02	0.15	0.09

Referencias de las especies: 1- *Chaptalia exscapa*; 2- *Chaptalia piloselloides*; 3-*Chevreulia sarmentosa*; 4- *Carex phalaroides*; 5- *Bulbostylis juncooides*; 6- *Oxalis macachín*.

Anexo 2

Especie	Persist.	LD/l	LD/n	LD/e	CD/e	CD/n
Ch.exs	0.53	0.03	0.39	0.31	0.27	0.56
Ch.pl	0.34	0.01	0.11	0.03	0.15	0.68
Ch.sar	0.41	0.01	0.17	0.05	0.24	0.8
Cyp	0.59	0.1	0.15	0.16	0.69	0.78
Bulb.jun	0.19	0.02	0.34	0.1	0.24	0.66
Ox.mac	0.3	0	0.02	0.01	0.41	0.93
PROM.	0.39	0.03	0.20	0.11	0.33	0.74
D.EST	0.15	0.04	0.14	0.11	0.19	0.12